

Université de Montréal

Étude biosystématique de la section  
Conyzopsis du genre Aster (Asteraceae)

par

Francine Houle

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de  
Philosophiae Doctor (Ph. D.)  
en sciences biologiques

Février, 1988

Francine Houle, 1988



QK  
3  
U54  
1988  
V.004

Université de Montréal

Faculté des arts et des sciences

Cette thèse de doctorat intitulée:  
"Étude biosystématique de la section  
Conyzopsis du genre Aster (Asteraceae)"  
présentée par Francine Houle a été éva-  
luée par un jury composé des personnes  
suivantes:

André Bouchard

Luc Brouillet

Pierre Brunel

William F. Grant (Université McGill)

Décision du jury, le 23 mars 1988:  
envoi unanime de la thèse à la sou-  
tenance avec corrections mineures à  
remettre le 22 avril 1988.

Département de sciences biologiques

Thèse acceptée le .....  
18/05/88

## SOMMAIRE

Cette étude biosystématique a pour but de déterminer la composition, la nomenclature et l'évolution de la section Conyzopsis. Les diverses hypothèses rapportées dans la documentation mentionnent la présence de deux, quatre ou cinq taxons reliés aux genres Aster, Erigeron, Conyza ou Brachyactis selon les auteurs consultés. Notre démarche expérimentale consiste à établir la morphologie, la distribution, l'écologie, le nombre chromosomique, le mode de reproduction, la possibilité d'hybridation artificielle et les électrophorogrammes des taxons afin de connaître la distance génétique et les facteurs d'isolement entre les espèces.

Nos travaux de recherche ont contribué largement à la connaissance de la biologie du groupe. Nos études taxonomiques traditionnelles nous ont permis d'établir la présence de trois taxons dans la section: Aster frondosus, A. brachyactis et A. laurentianus. Ces trois espèces se caractérisent par des différences morphologiques ténues mais nettes et des préférences écologiques distinctes. La culture de ces espèces dans des conditions uniformes, a confirmé la stabilité des caractères diagnostiques et révélé des différences dans le développement et la floraison de l'A. laurentianus. Cependant, les variétés de l'A. laurentianus et les sous-espèces de l'A. brachyactis ne sont pas reconnues.

La cytologie nous a informés que la section Conyzopsis est composée d'espèces diploïdes à  $2n = 14$  chromosomes.

L'étude de la reproduction nous a révélé que le groupe est autocompatible. L'A. brachyactis et l'A. laurentianus sont des espèces fortement autofécondes alors que l'A. frondosus peut aussi se reproduire par fécondation croisée. Nos expériences d'hybridation artificielle ont démontré une interfécondité unidirectionnelle entre les espèces (A. brachyactis (♀) x A. frondosus (♂); A. laurentianus (♀) x A. frondosus (♂); A. laurentianus (♀) x A. brachyactis (♂)). Quoique des hybrides fertiles puissent être produits expérimentalement, l'isolement des espèces en nature est assuré par l'autofécondation de l'A. brachyactis et de l'A. laurentianus. La production d'hybrides A. frondosus (♀) x A. modestus (♂) a confirmé les relations étroites du groupe étudié avec le genre Aster.

Les analyses électrophorétiques ont mis en évidence une grande similarité génétique entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus et une distance plus considérable de l'A. frondosus.

L'ensemble de nos résultats suggère une lignée évolutive caractérisée par deux spéciations rapides et successives: A. frondosus → A. brachyactis → A. laurentianus. La position ancestrale de l'A. frondosus reflète une origine nord-américaine pour la section Conyzopsis.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE .....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	v
LISTE DES TABLEAUX .....	vii
LISTE DES FIGURES .....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS .....	ix-A
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE 1: Synonymie, morphologie, distribution et éco- logie	
a. Introduction .....	6
b. Matériel et méthode .....	7
c. Résultats .....	8
d. Discussion .....	24
CHAPITRE 2: Nombres chromosomiques	
a. Introduction .....	28
b. Matériel et méthode .....	28
c. Résultats et discussion .....	29

## CHAPITRE 3: Reproduction et croisements expérimentaux

a. Introduction .....	33
b. Matériel et méthode .....	34
c. Résultats .....	37
d. Discussion .....	42

## CHAPITRE 4: Analyses électrophorétiques

a. Introduction .....	45
b. Matériel et méthode .....	46
c. Résultats .....	49
d. Discussion .....	59

CONCLUSION .....	62
------------------	----

BIBLIOGRAPHIE .....	x
---------------------	---

APPENDICE I : Échantillon de la section <u>Conyzopsis</u> .....	xxii
---	------

APPENDICE II : Paramètres statistiques des variables es- timées chez la section <u>Conyzopsis</u> .....	xxvii
--	-------

APPENDICE III: Liste des espèces compagnes récoltées avec les taxons de la section <u>Conyzopsis</u> .....	xxx
---	-----

REMERCIEMENTS .....	xxxviii
---------------------	---------

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I :	Différences morphologiques entre les espèces de la section <u>Conyzopsis</u> .....	23
Tableau II :	Nombres chromosomiques de la section <u>Conyzopsis</u> et des taxa externes primitifs .....	31
Tableau III:	Pourcentages d'akènes formés par autofécondation chez la section <u>Conyzopsis</u> .....	40
Tableau IV :	Hybrides produits par des croisements expérimentaux impliquant les espèces de la section <u>Conyzopsis</u> .....	41



## LISTE DES FIGURES

Figure 1: Distribution générale de <u>Aster frondosus</u> (Nutt.) T. & G. ....	19
Figure 2: Distribution de <u>Aster brachyactis</u> S.F. Blake en Amérique du Nord .....	20
Figure 3: Distribution générale de <u>Aster laurentianus</u> Fer- nald .....	21
Figure 4: Distribution générale de la section <u>Conyzopsis</u>	22
Figure 5: Photographies des métaphases mitotiques de la section <u>Conyzopsis</u> (1000X) .....	32-A
Figure 6: Comparaisons interspécifiques des électrophoré- grammes de la section <u>Conyzopsis</u> (PHA, EST) ...	52
Figure 7: Comparaisons interspécifiques des électrophoré- grammes de la section <u>Conyzopsis</u> (SOD, PER) ...	53
Figure 8: Comparaisons interspécifiques des électrophoré- grammes de la section <u>Conyzopsis</u> (PGI, GOT) ...	54
Figure 9: Photographie de patrons enzymatiques de la sec- tion <u>Conyzopsis</u> (EST) .....	55

Figure 10: Photographie de patrons enzymatiques de la section <u>Conyzopsis</u> (SOD) .....	56
Figure 11: Photographie de patrons enzymatiques de la section <u>Conyzopsis</u> (PER) .....	57
Figure 12: Photographie de patrons enzymatiques de la section <u>Conyzopsis</u> (GOT) .....	58

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A. br. : Aster brachyactis

A. la. : Aster laurentianus

A. fr. : Aster frondosus

H & Bt : Houle & Brouillet

H & L : Houle & Legault

HB : Hélène Brousseau

## INTRODUCTION

Aster sous-section Conyzopsis (Torrey & Gray, 1841) est aussi connue comme la section Conyzopsis (Hoffmann, 1894; Fernald, 1914, 1950; Houle & Brouillet, 1985), la section Brachyactis (Semple & Brouillet, 1980a, b) ou le sous-genre Conyzopsis (Gray, 1880; Jones, 1980a). Il s'agit d'un petit groupe d'halophytes annuelles ou bisannuelles, d'apparence intermédiaire dans leurs structures florales entre les vrais Aster, le genre Erigeron et le genre Conyza (Fernald, 1914). Ces trois genres sont étroitement apparentés et leurs limites mal définies (Bentham, 1873; Hoffmann, 1894; Cronquist, 1943; Grierson, 1964); il en résulte une certaine confusion quant à la position générique du groupe.

D'après Gray (1886), le sous-genre Conyzopsis serait intermédiaire entre la section Oxytripolium (relié à Aster subulatus) et le genre Conyza. Semple et Brouillet (1980a) et Semple et Heard (1987) considèrent que leur section Brachyactis est d'origine nord-américaine et qu'elle est reliée à la section Dumosi sous-section Foliacei (probablement à un membre du complexe Aster occidentalis). Cette hypothèse n'a jamais été discutée par les chercheurs qui ont étudié le complexe de l'A. occidentalis (Cronquist, 1943; Dean & Chambers, 1983; Allen et al., 1983; Allen, 1984). Cependant, l'analyse numérique de Jones et Young (1983) suggère des similarités morphologiques entre ces deux groupes.

Plusieurs auteurs ont classé le groupe au sein du genre Brachyactis (Ledebour, 1845-46; Gray, 1873; Hooker, 1876; Löve & Löve, 1982; Jones, 1984, 1985). Le genre Brachyactis Ledebour (Bentham & Hooker, 1873; Hooker, 1881; Britton & Brown, 1913; Tamamschjan, 1959; Kitamura, 1960, 1964) comprendrait environ six espèces indigènes de l'ouest de l'Amérique du Nord et du nord de l'Asie. Cependant, la plupart de ces espèces ont aussi été classées dans Erigeron, Conyza ou Aster. D'ailleurs, l'espèce type du genre (Brachyactis ciliata Led. = Aster brachyactis Blake) avait originalement été nommée par Ledebour comme un Erigeron, ce qui reflète bien la confusion taxonomique autour de ce genre.

Fernald (1914, 1950) reconnaît cinq taxons dans la section Conyzopsis, dont trois espèces: Aster frondosus (Nutt.) Torrey & Gray, A. brachyactis S.F. Blake et A. laurentianus, Fernald. Cette dernière espèce comprendrait trois variétés: la variété laurentianus à l'Ile-du-Prince-Édouard et à l'extrémité sud-ouest des Iles-de-la-Madeleine, la variété magdalenensis à l'extrémité nord des Iles-de-la-Madeleine et la variété contiguus au nord-est du Nouveau-Brunswick. Selon Svenson (1927) et Erskine (1960), l'A. laurentianus serait le représentant endémique de l'A. frondosus.

Plus récemment, Boivin (1966-67, 1972) a relégué l'A. brachyactis au rang de synonyme de l'A. laurentianus, ce dernier ayant priorité d'usage. Plusieurs auteurs ont ensuite appuyé cette décision, ne reconnaissant donc que deux taxons dans le

groupe (Rousseau, 1968; Scoggan, 1979; Jones, 1980a; Semple & Brouillet 1980a; Morton, 1981; Jones & Young, 1983; Semple et al., 1983; Hinds, 1983, 1986). Jones (1984) nomme quatre taxons, soit: Brachyactis ciliata ssp. ciliata (= A. brachyactis, Asie), B. ciliata ssp. angusta (= A. brachyactis, Amérique du Nord), B. ciliata ssp. laurentiana (= A. laurentianus) et B. frondosa (= A. frondosus) et mentionne que les sous-espèces angusta et laurentiana sont semblables, sans toutefois les combiner.

Selon les auteurs consultés, le groupe serait donc composé de deux, quatre ou cinq taxons reliés aux genres Aster, Eri-geron, Conyza ou Brachyactis. Etant donné la complexité de ce problème taxonomique, nous nous proposons d'éliminer principalement la confusion qui existe à l'intérieur de la section.

Les objectifs de notre projet de recherche sont de déterminer la composition, la nomenclature et l'évolution de la section Conyzopsis. Cette étude d'espèces affines a pour but de cerner les processus évolutifs qui ont joué lors de la spéciation au sein du groupe. Plusieurs auteurs ont discuté des mécanismes de spéciation (Ayala, 1975; White, 1978; Templeton, 1980, 1981, 1982; Grant, 1981; Barigozzi, 1982; Bush, 1982; Stebbins, 1982) et il en ressort que toute étude biosystématique devrait considérer la distance génétique et les facteurs d'isolement entre les espèces. La systématique utilise des caractères de tous les domaines de la botanique pour la description, l'identification et la classification phylogénétique des plantes.

Notre démarche pour résoudre la taxonomie interne de la section Conyzopsis consiste à accumuler des données de taxonomie classique, de cytologie, de biologie de la reproduction et de biochimie sur le groupe afin de connaître la distance génétique et les facteurs d'isolement entre les espèces.

La présente thèse comporte quatre chapitres:

1. Synonymie, morphologie, distribution et écologie
2. Nombres chromosomiques
3. Reproduction et croisements expérimentaux
4. Analyses électrophorétiques

Nos travaux de recherche nous ont permis d'établir la présence de trois taxons dans la section: A. frondosus, A. brachyactis et A. laurentianus. Ces trois espèces se caractérisent par des différences morphologiques ténues mais très nettes et des préférences écologiques distinctes. Il s'agit d'espèces diploïdes à  $2n = 14$  chromosomes (Houle & Brouillet, 1985), autocompatibles et interfertiles de façon unidirectionnelle. L'autofécondation assure l'isolement reproductif des espèces en nature. L'A. brachyactis et l'A. laurentianus sont très similaires génétiquement, alors que l'A. frondosus présente des différences génétiques importantes. L'ensemble de nos résultats suggère une lignée évolutive caractérisée par deux spéciations rapides et successives: A. frondosus → A. brachyactis → A. laurentianus. La position ancestrale de l'A. frondosus reflète une origine

nord-américaine pour la section Conyzopsis et la production d'hybrides A. frondosus (♀) x A. modestus (♂) confirme les relations étroites de la section avec le genre Aster.



## CHAPITRE 1

### Synonymie, morphologie, distribution et écologie

#### Introduction

La taxonomie classique est une science basée principalement sur la morphologie, la distribution et l'écologie des taxons. L'étude morphologique a comme premier objectif de fournir une description complète d'une espèce et de sa variabilité. Des expériences de culture en serre dans des conditions uniformes permettent de déterminer si les variations morphologiques sont de nature génétique ou environnementale. Ainsi, il est possible d'utiliser des caractères morphologiques stables et constants pour mesurer les différences et les similarités entre les taxons. La connaissance de la distribution et de l'écologie d'une espèce procure des données de base pour interpréter l'origine, la migration et l'évolution des espèces. Les méthodes de la taxonomie classique peuvent donc être d'une importance considérable pour déterminer l'affinité génétique entre les espèces.

Une étude taxonomique classique a été entreprise afin d'établir le nombre de taxons dans la section Conyzopsis et de déterminer précisément leur synonymie, leur morphologie, leur écologie et leur distribution.

## Matériel et méthode

La taxonomie traditionnelle du groupe est basée sur des spécimens d'herbier récoltés en Amérique du Nord en 1982-86. Vous trouverez une description de l'échantillon dans l'appendice I de même qu'une représentation de la distribution sur les figures 1, 2 et 3. C'est principalement notre échantillon qui a servi à l'étude des caractères morphologiques et morphométriques (cf. mesures: appendice II). Des akènes ont été récoltés dans le but de cultiver les plantes en serre au Jardin botanique de Montréal dans des conditions uniformes afin d'éliminer l'effet de l'environnement et de vérifier la stabilité des caractères étudiés. Les spécimens témoins de terrain et de serre sont déposés à l'Herbier Marie-Victorin de l'Université de Montréal (MT). Les espèces associées ont été recueillies pour permettre une caractérisation biologique de l'habitat de chacun des taxons (appendice III).

De plus, les spécimens de plusieurs herbiers nord-américains et européens ont été examinés et annotés: A, ACAD, ALTA, ARIZ, ASC, BM, CAN, CAS, COLO, DAO, DS, E, F, GH, IA, ID, IDS, ILL, ISC, JEPS, K, KSC, LA, LE LKHD, MDNR, MICH, MIL, MIN, MO, MONTU, MT, ND, NDG, NEB, NY, OGDF, OKL, OS, OSC, POM QFA, QUE, RENO, RM, ROPA, RSA, SACT, SASK, SCS, SFS, TRT, UAC, UBC, UC, UNB, UNM, USAS, UT, V, WAT, WILLU, WIN, WIS, WS, WTU. D'autres herbiers ont envoyé une liste des spécimens qu'ils possédaient:

CSCN, DUL, KANU, KSTC, MRD, OKLA, SDC, SDU (acronymes selon Holmgren et al., 1981). Le fichier contenant les informations écrites sur les spécimens examinés est déposé à l'Herbier Marie-Victorin.

Finalement, la documentation a servi à compléter les descriptions morphologiques (Fernald, 1950; Hitchcock et al., 1955; Munz, 1959; Gleason & Cronquist, 1963) et la distribution du groupe (Boissier, 1875; Hooker, 1876; Franchet, 1884; Fernald, 1914; Printz, 1921; Scoggan, 1957, 1979; Tamamschjan, 1959; Hultén, 1968; Van Faasen, 1971; McGregor & Barkley, 1977; Porsild & Cody, 1980).

### Résultats

#### Aster § Conyzopsis T. & G.

Halophyte annuelle ou bisannuelle à racine pivotante, tige simple ou ramifiée, parfois rougeâtre, dressée ou plus ou moins prostrée; capitule solitaire ou inflorescence paniculiforme à spiciforme ouverte, souvent diffuse; involucre hémisphérique: 1-4 séries de bractées, les externes foliacées, les internes membraneuses et pubescentes sur la face supérieure près de l'apex; fleurs pistillées sans ligule ou à ligule réduite, en plusieurs rangées, filiformes, fertiles, nombreuses; fleurs hermaphrodites centrales, fertiles, peu nombreuses, limbe campanulé de blanchâ-

tre à rosé, presque égal au stigmate, 4-5 lobes (rarement 3) parfois rouges; akène plurinervé, brun-rougeâtre, pubescent; pappus abondant plus long ou égal aux corolles;  $\underline{x} = 7$ .

Clef des espèces (cf. tableau 1)

- Corolle des fleurs ligulées, 5,5-8 mm de longueur; bractées de l'involucre souvent imbriquées .....  
..... A. frondosus
- Corolle des fleurs ligulées, 2-5 mm de longueur; bractées de l'involucre généralement non imbriquées
  - Feuilles linéaires-atténuées à étroitement lancéolées, ciliées, sèches et scabres; bractées de même forme; tige pubescente ..... A. brachyactis
  - Feuilles linéaires-oblongues à spatulées-oblan-  
céolées, non ciliées, plus ou moins charnues; bractées de même forme; tige glabre .....  
..... A. laurentianus

A. frondosus (Nutt.) T. & G.

Aster frondosus (Nuttall) Torrey & Gray, Fl. N. Amer. 2:165, 1841. Tripolium frondosum Nuttall, Trans. Amer. Phil. Soc. n. s. 7:296, 1840. Brachyactis frondosa (Nutt.) A. Gray,

Proc. Amer. Acad. Arts 8:647, 1873. TYPE: Rocky Mountains, near Lewis River of the Shoshonee, Nuttall s. n. (HOLOTYPE: BM!; ISOTYPE: GH!).--B. ciliata var. carnosula Bentham dans Hooker, Icones Plantarum 12:6, 1876. TYPE: New Mexico, Rio Grande below Dona Ana, July, 1851. Wright 1161 (LECTOTYPE (des. nobis): GH!; ISOLECTOTYPES: GH!, MO!). California, Sonora Pass, 1866. Bolander 6160 (SYNTYPES: BM!, GH!, NY!, MO!, UC/JEPS!).--A. woodhousei Wooton, Bull. Torrey Bot. Club 25:458, 1898. B. woodhousei (Wooton) Wooton & Standley, Contr. U.S. Nat. Herb. 19:682, 1915. TYPE: New Mexico, Albuquerque, 1894. Herrick s. n. (LECTOTYPE (des. nobis)\*: NY!). E. New Mexico, Sept, 1853, Bigelow s. n. (SYNTYPE: GH!, NY!)--A. humistratus Gand. Bull. Soc. Bot. France 65:39. 1918. TYPE: Oregon, near the Dalles, 1905, Suksdorf 663 (LECTOTYPE (Hitchcock et al., 1955): GH!; ISOLECTOTYPES: COLO!, DS!, F!, MICH!, MIN!, MO!, NY!, RSA!, WS!, WTU!). Washington, Klickitat Co., 1905. Suksdorf 5103 (SYNTYPES: DS!, F!, GH!, MIN!, MO!, NY!, WS!, WTU!). A. angustus auct. non Torr. & Gray: Gray, Pl. Wright. 6:76, 1852; Eaton, King, Geol. Expl. 40<sup>th</sup> Par. 5:144, 1871.

\* Lectotype désigné par Wooton & Standley (1915): Woodhouse s. n. = Aster brachyactis Blake (NY!).

Tige 0,4-5-(14) dm de hauteur, pubescente surtout au sommet; feuille linéaire et sessile à oblancéolée-spatulée et subpétiolée, atténuée à obtuse, souvent mucronée, charnue, 0,9-6-(10) cm de longueur, 1,9-10 mm de largeur, largeur maximale si-

tuée en moyenne aux 0,7 de la longueur, marge généralement entière parfois un peu dentée, ciliée; capitules 0,6-2 cm de largeur, les bractées de l'involucre régulièrement imbriquées à presque égales (caractère variable en serre), les externes linéaires-oblongues à subspatulées, généralement ciliées, 4,2-9 mm de longueur, 1-2,6 mm de largeur; corolles des fleurs pistillées 5,5-8 mm de longueur, ligule courte dépassant le style, blanche, rosée ou bleu violacée; fleurs hermaphrodites centrales 4-5,3 mm de longueur. Floraison: mai-octobre. Illustrations: Fernald (1950) et Hitchcock et al. (1955).

L'Aster frondosus a été récolté en 1851 par Wright au Nouveau Mexique (GH!, MO!). C'est une plante de l'ouest de l'Amérique boréale (fig. 1). Il atteint au nord le centre de l'état de Washington et au sud la Basse Californie septentrionale. Les populations les plus orientales se situent dans la ligne formée par les états du Wyoming, du Colorado et du Nouveau-Mexique. A l'ouest, il est limité par la chaîne Côtière qu'il traverse à un seul endroit (San Francisco, Californie). Taylor et MacBryde (1977) le mentionnent au sud de la Colombie Britannique, mais les spécimens examinés correspondaient en réalité à l'A. brachyactis; l'A. frondosus est donc absent du Canada. Par contre, il ne semble pas avoir été rapporté dans les flores du Mexique bien qu'il soit présent au nord de la Basse Californie.

L'A. frondosus croît dans les plateaux désertiques des Rocheuses américaines à une altitude variant entre 700 et 2 600 m

(exceptionnellement à 30m: CA Gilman 2266 RSA!). Il pousse sur divers types de substrats salins, humides ou secs, incluant le sable, l'argile et le calcaire. C'est une plante pionnière qui colonise les grèves sablonneuses, graveleuses ou rocailleuses des cours d'eau, mares, lacs, deltas et lagunes. Il se retrouve aussi en milieu perturbé près des routes, champs cultivés, pâturages, canaux d'irrigation et déchets de mines. Il est présent dans diverses associations végétales des milieux salés intérieurs et arides de l'Ouest américain (cf. espèces compagnes: appendice III, a). Il s'agit donc d'une plante indigène des Rocheuses qui peut devenir adventice dans son aire de distribution.

A. brachyactis S. F. Blake

Aster brachyactis S. F. Blake, Contr. U.S. Nat. Herb. 25:564, 1925 (nouveau nom sous Aster basé sur Ledebour s. n.).  
Erigeron ciliatus Ledebour, Ic. Pl. Fl. Ross. Alt. Ill. p. 24, tab. 100, 1829; Fl. Altaica 4:92, 1833; Boiss. Fl. Or. 3:169, 1875 (sous E. ciliatum). Brachyactis ciliata (Ledebour) Ledebour, Fl. Ross. 2:495, 1845-46. A. ciliatus (Ledebour) B. Fedtschenko, Rastid. Turkest. P. 731, 1915, non Walter (1788). B. ciliata ssp. ciliata (Ledebour) A. G. Jones, Phytologia 55:376, 1984. TYPE: Siberia. Ledebour s. n. (POSSIBLE TYPE (des. Boufford, 1983): GH!; PROBABLE ISOTYPE (Jones, 1984): CGE).  
 -- Tripolium angustum Lindley in Hooker, Fl. Bor. Am. 2:15, 1834.  
A. angustum (Lindley) Torrey & Gray, Fl. N. Amer. 2:162, 1841, non Nees (1818). B. angusta (Lindley) Britton dans Britton &

Brown, Ill. Fl. 3:383, 1898. B. ciliata ssp. angusta (Lindley)  
 A. G. Jones, Phytologia 55:376, 1984. TYPE: Banks of the Sas-  
 katchewan, 1825, Drummond s. n. (LECTOTYPE (des. nobis): BM!).  
 Slave Lake, 1826, Richardson s. n. (SYNTYPE: BM!).--Crinitaria  
humilis Hooker, Fl. Bor. Am. 2:24, 1834. Linosyris ? humilis  
 (Hooker) Torrey & Gray, Fl. N. Amer. 2:234, 1841. Non A. humilis  
 Willd (1803). TYPE: Banks of the Saskatchewan, 1825. Drummond  
s. n. (LECTOTYPE (des. nobis): BM!). Slave Lake, 1826. Ri-  
chardson s. n. (SYNTYPE: BM!).--Conyza altaica De Candolle, Pro-  
 dromus 5:380, 1836. B. altaica (DC) Kitamura, Acta Phytotax.  
 Geobot. Kyoto, 8:145, 1939, in obs. Non A. altaicus Willd  
 (1809). TYPE: Siberia altaica, C. A. Mayer (SYNTYPE: à lecto-  
 typifier (pas vu)).--Erigeron latisquamatus Maximowicz, Mém. Ac.  
 Sc. St-Pétersb. 9:473, 1859, in adnot. B. latisquamata (Maxim.)  
 Kitagawa, Rep. First Sc. Exped. Manchoukuo sect. 4, part 4:94,  
 1936. A. latisquamatus (Maxim.) Handel-Mazzetti, Acta Horti  
 Gothob. 12:204, 1938. TYPE: In China boreali (pas vu).--E. cu-  
pularioides Freyn, Oesterr. Bot. Zeitschr. 45:343, 1895. TYPE:  
 In Sümpfen und an Teichrändern bei Nertschinsk Aug. 1889. Karo  
321 (TYPE (des. nobis): BM!, K!).

Tige 0,2-7 dm de hauteur, pubescente surtout au sommet;  
 feuille linéaire-atténuée à étroitement lancéolée, sessile ou  
 subsessile, souvent mucronée, plutôt sèche et scabre, 1,2-12 cm  
 de longueur, 1-9 mm de largeur, largeur maximale située en moyen-  
 ne aux 0,2 de la longueur, marge entière parfois dentée, plus ou  
 moins ciliée; capitules 0,9-2 cm de largeur, les bractées de



l'involucre en séries presque égales, les externes linéaires à lancéolées, généralement ciliées, 4,5-11,8 mm de longueur, 0,9-1,5 mm de largeur; corolles des fleurs pistillées 2-5 mm de longueur, généralement plus courtes que le style, ligule rudimentaire ou absente, blanche à rosée; fleurs hermaphrodites centrales 3-5 mm de longueur. Floraison: mai-octobre. Illustrations: Fernald (1950), Gleason (1952), Hitchcock et al. (1955), Hultén (1968); Porsild et Cody (1980) et Semple et Heard (1987).

L'Aster brachyactis fut récolté en 1838 en Asie (GH!) et en 1839 aux États-Unis (MO!). Il est très répandu en Amérique boréale: de la Nouvelle-Écosse à l'est à la Colombie Britannique à l'ouest et de l'état du Nouveau-Mexique au sud jusqu'au Grand Lac des Esclaves dans les Territoires du Nord-Ouest (fig. 2); en Asie boréale: du Japon à l'est aux Monts Ourals à l'ouest et du Tibet au sud jusqu'aux environs de la ville de Surgut en Sibérie occidentale; et en Europe orientale: de la mer Caspienne à la Roumanie (fig. 4). Fernald (1925) ainsi que Douglas et al. (1981) le mentionnent en Californie, mais quelques spécimens de l'A. frondosus (Bolander 6160: BM!, F!, GH!, MO!, NY!, UC/JEPS!) identifiés A. brachyactis sont probablement à la source de cette confusion. Douglas et al. (1981) le rapportent au Kentucky, mais aucun spécimen des herbiers consultés n'a pu le confirmer. Il s'agit d'une plante rare au Yukon (Douglas et al., 1981), en Colombie Britannique (Taylor & MacBryde, 1977), en Ohio (Cooper-rider, 1982), au Kansas et au Missouri (Kartesz & Kartesz, 1977; Douglas et al., 1981).

L'A. brachyactis croît généralement dans les plaines salées de l'Amérique du Nord et de la Sibérie. Il se trouve aussi près du niveau de la mer dans l'est du Canada jusqu'à une altitude de 2 500 m dans les Rocheuses et de 4 900 m au Tibet. Il pousse sur divers substrats salins incluant le sable, l'argile, le calcaire, le limon, les terres noires, les dépôts marneux et les régosols. C'est une plante pionnière qui colonise les grèves sablonneuses, graveleuses ou rocailleuses des cours d'eau, mares, lacs et lagunes. Il se retrouve aussi en milieu perturbé près des routes, chemins de fer, ponts, aéroports, stationnements, dépôts à neige, terrains vacants, déchets de mines et pâturages. Il est présent à l'intérieur de diverses associations végétales des marais, prairies, déserts ou milieux perturbés (cf. espèces compagnes: appendice III, b).

L'A. brachyactis est considéré indigène dans l'ouest de l'Amérique du Nord et le centre de l'Asie (Gleason & Cronquist, 1963), mais il est généralement introduit dans l'est de l'Amérique du Nord (Marie-Victorin, 1926; Deam, 1940; Fernald, 1950; Catling & McKay, 1980; Riley & McKay, 1980; Cooperrider, 1982). Des introductions récentes sont rapportées au Nouveau-Brunswick (Houle & Legault 62, 1984, MT!), en Nouvelle-Écosse (Morton, NA 11052, 1977, WAT!) et en Roumanie (Toma & Diaconesand s. n., 1970, MT!). Cette plante peut devenir adventice dans son aire de distribution naturelle et se naturaliser dans son aire d'introduction (Marie-Victorin, 1964; Catling & McKay, 1980; Riley & McKay, 1980). Comme il s'agit d'une espèce pionnière ayant une

vaste distribution, il est très difficile d'établir avec certitude son aire indigène. Cependant, notre hypothèse phylogénétique suggère une origine nord-américaine pour les espèces de la section Conyzopsis (cf. conclusion, p. 65).

A. laurentianus Fernald

Aster laurentianus Fernald, *Rhodora* 16:59, pl. 109, f. 1-3. 1914. Brachyactis laurentiana (Fernald) Botschantzev, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. 16:384, 1954. B. ciliata ssp. laurentiana (Fernald) A.G. Jones, *Phytologia* 55:376, 1984. TYPE: Prince Edward Island, Brackley Point, 31 Aug, 1912. Fernald, Long & St. John 8166 (HOLOTYPE: GH!; ISOTYPES: BM!, DS!, F!, GH!, MO!, MT!, NY!, UC/JEPS!).--A. laurentianus var. magdalenensis Fernald, *Rhodora* 16:59, pl. 109, f.4, 1914. TYPE: Magdalen Islands, Coffin Island, Grande Entrée, 19 Aug, 1912. Fernald, Long & St. John 8165 (HOLOTYPE: GH!; ISOTYPES: BM!, Photo DAO!, DS!, F!, MO!, MT!, NY!, UC/JEPS!, WS!).--A. laurentianus var. contiguus Fernald, *Rhodora* 16:60, pl. 109, f.5, 1914. TYPE: New Brunswick, Gloucester Co., Tracadie, 10 Sept, 1913. S. F. Blake 5645 (HOLOTYPE: GH!; ISOTYPES: Photo DAO!, DS!, NY!, UC/JEPS!).

Tige 0,1-3 dm de hauteur, glabre; feuille linéaire-oblongue à spatulée-oblancoélée, sessile ou subsessile, aiguë à obtuse, souvent mucronée, charnue, 1,1-6,5 cm de longueur, 2-9,8 mm de largeur, largeur maximale située en moyenne aux 0,6 de la

longueur, marge entière, non ciliée; capitules 0,5-1,4-(2) cm de largeur, les bractées de l'involucre en séries presque égales, les externes lancéolées, oblongues ou spatulées, souvent ciliées à la base, 5-11-(18) mm de longueur, 1-2,5-(4) mm de largeur; corolles des fleurs pistillées 2-5 mm de longueur généralement plus courtes que le style, ligule rudimentaire ou absente, blanche à rosée; fleurs hermaphrodites centrales 3-5,4 mm de longueur. Floraison: août-octobre. Illustrations: Fernald (1914, 1950) et Gleason (1952), erreur dans Hinds (1986).

L'Aster laurentianus a été récolté pour la première fois par Macoun à Brackley Point, Ile-du-Prince-Édouard en 1888 et identifié A. subulatus Michx (CAN!, GH!, NY!) (Macoun 1883-1903; Hurst, 1933). Il fut subséquemment rapporté sous le nom A. frondosus (Fernald & Wiegand, 1910; Britton & Brown, 1913; Hurst, 1940) et finalement nommé A. laurentianus par Fernald (1914). Sa distribution est limitée aux Iles-de-la-Madeleine, à l'Ile-du-Prince-Edouard et à l'est du Nouveau-Brunswick (fig. 3). Hinds (1983) le mentionne pour le Parc national de Kouchibouguac (Munro 1784) mais ce spécimen est actuellement introuvable (com. pers. M. Derek Munro, DAO). De plus, Hinds (1986) le rapporte à Bathurst à cause d'une erreur d'identification. Bouchard et al. (1983) considèrent l'A. laurentianus comme une plante peut-être rare au Québec, mais dont le statut taxonomique est controversé. Il s'agit, en fait, d'une plante rare au Canada (Argus & Pryer, 1986), au Nouveau-Brunswick (Hinds, 1983), au Québec (quoique relativement fréquente aux Iles-de-la-Madeleine) et à l'Ile-du-Prince-Edouard.

L'A. laurentianus est une plante côtière qui croît sur un sol saumâtre, sablonneux, vaseux ou graveleux. C'est une espèce pionnière que l'on retrouve dans les marais salés, en bordure d'étangs, dans les dépressions derrière les dunes mobiles ou plus rarement sur les plages protégées de l'effet des marées. Les seules traces visibles d'accumulation de matière organique dans ces sols consistent en de minces stries noires provenant de la décomposition d'algues et de zostères.

Il s'agit d'une espèce associée aux habitats côtiers instables. Une perturbation naturelle ou non survenant dans une formation successionnelle cyclique pourra permettre à l'A. laurentianus de s'établir. Il est présent dans plusieurs associations végétales des prés salés, des dunes et de la zone littorale (Dansereau, 1959; Grandtner, 1966, 1967; Lamoureux & Grandtner, 1976; Géhu & Grandtner, 1982; Thannheiser, 1984) (cf. espèces compagnes: appendice III, c). Plusieurs espèces compagnes s'avèrent de très bons indicateurs de l'habitat et des conditions écologiques requises pour l'A. laurentianus (Houle & Legault, 1986). Il s'agit, par ordre d'importance et selon la nomenclature de Fernald (1950) à moins d'indication contraire, de: Juncus bufonius L., Atriplex patula L., Rumex maritimus var. fueginus (Phil.) Dusen, Agrostis alba var. palustris (Huds.) Pers., Potentilla anserina ssp. egedii (Wormsk) Hüt. (Rousi, 1965), Plantago maritima L. (Basset, 1973), Bidens cernua L., Ranunculus Cymbalaria Pursh., Spergularia marina var. leiosperma (Kindb.) Gürke et Glaux maritima var. obtusifolia Fern.

C'est une plante endémique au golfe du St-Laurent (Fernald, 1925; Erskine, 1960; Marie-Victorin, 1964; Catling & McKay, 1980) étroitement apparentée à l'A. frondosus et l'A. brachyactis.

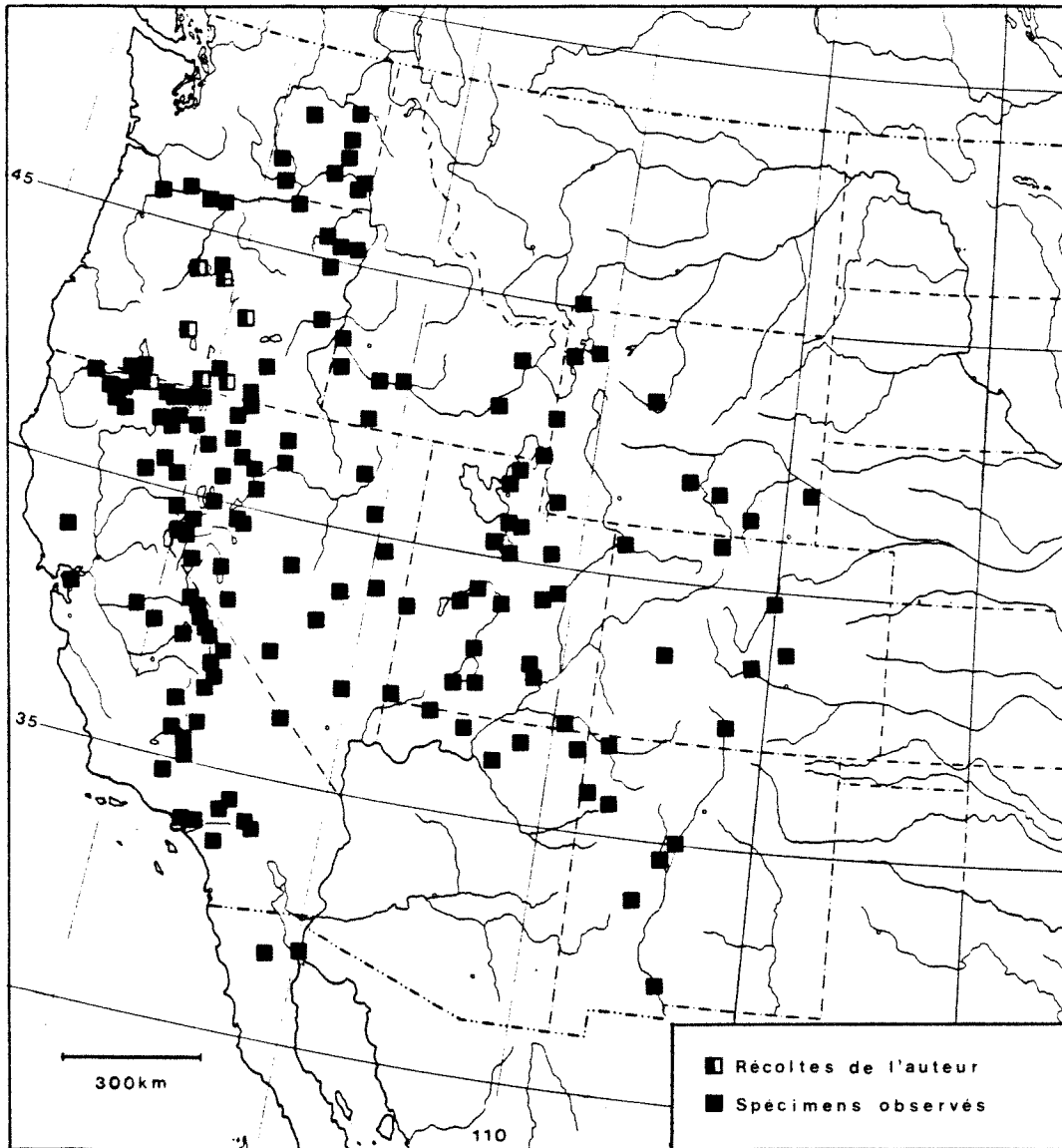


Fig. 1: Distribution générale de *Aster frondosus* (Nutt.) T. & G.

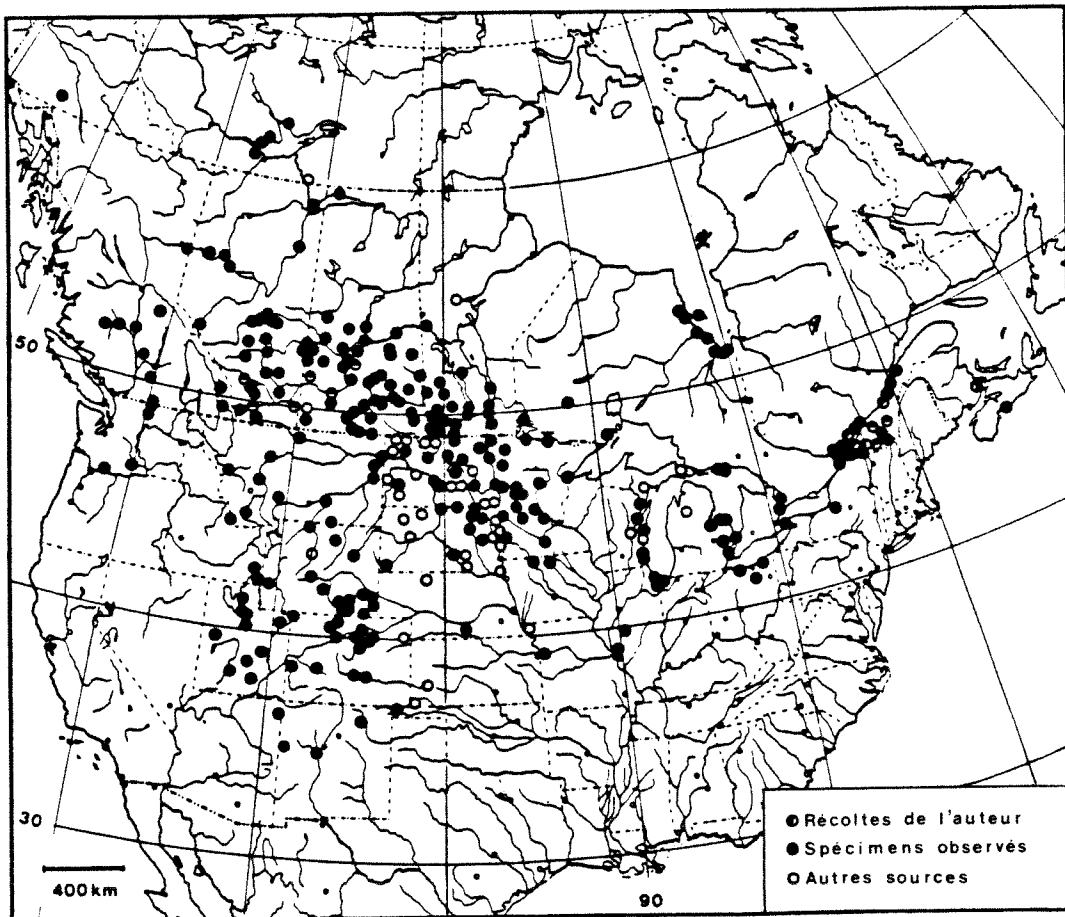


Fig. 2: Distribution de *Aster brachyactis* S.F. Blake en Amérique du Nord.



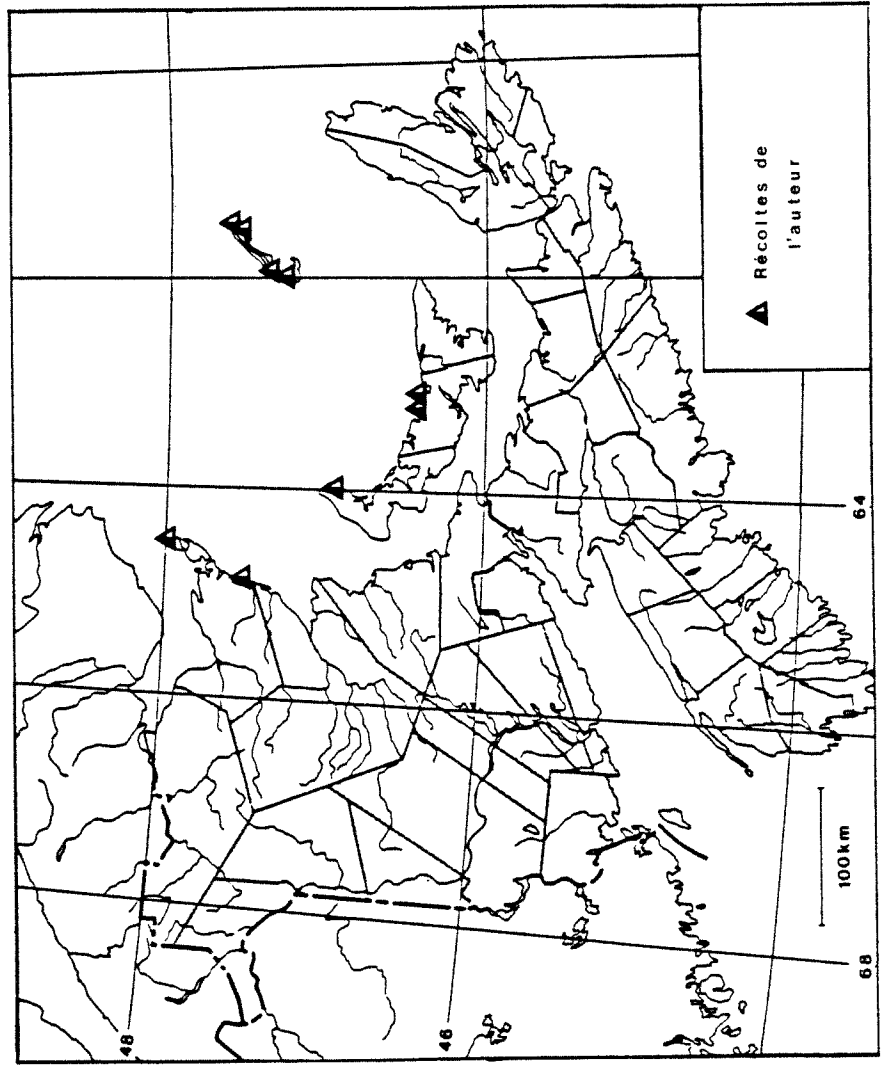


Fig. 3: Distribution générale de *Aster Laurentianus* Fernald. Toutes les localités connues ont été visitées.

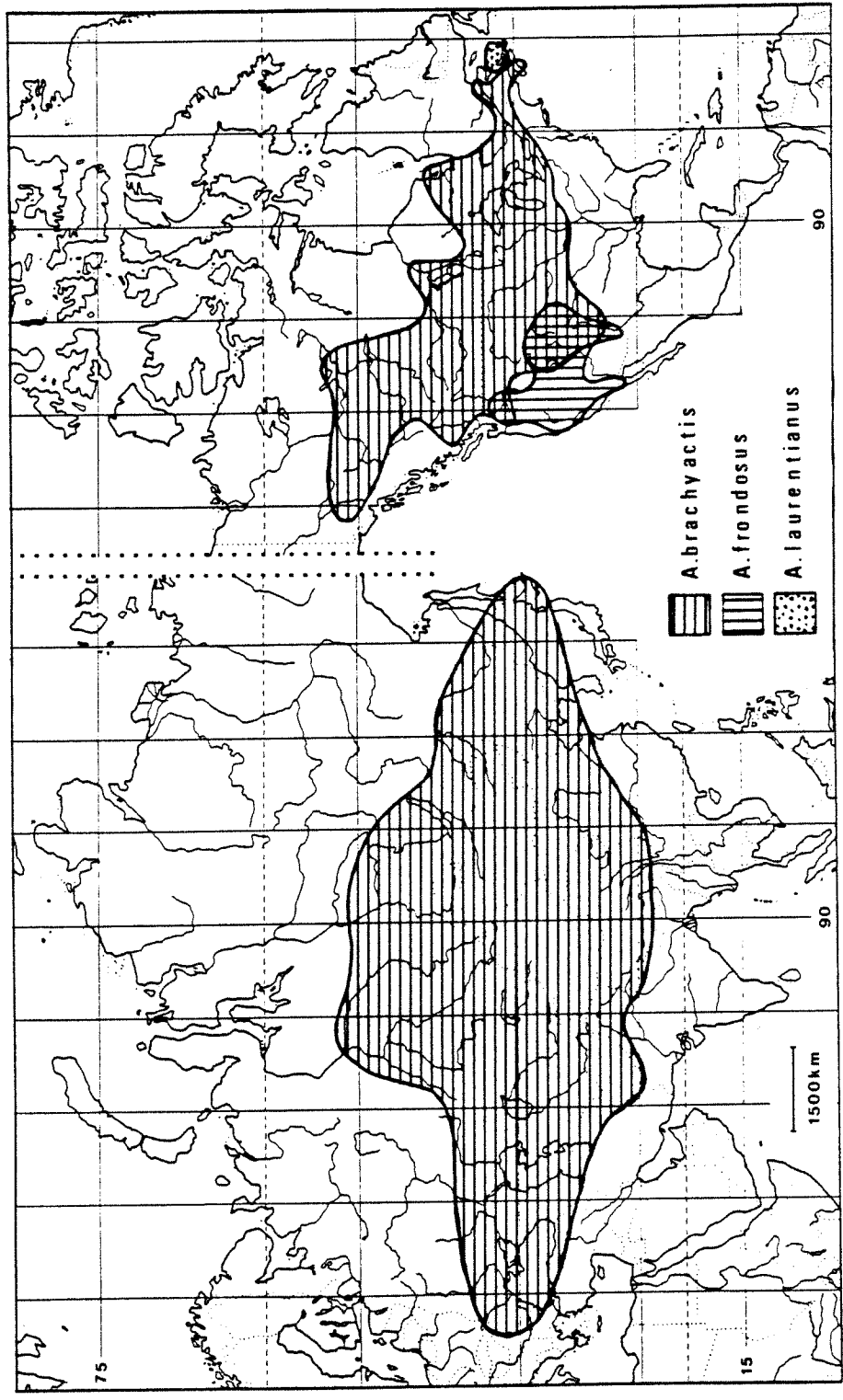


Fig. 4: Distribution générale de la section *Conyzopsis*.

Tableau I: Différences morphologiques entre les espèces de la section Conyzopsis.

Espèces Caractères	<u>A. frondosus</u>	<u>A. brachyactis</u>	<u>A. laurentianus</u>
Pubescence de la tige	+	+	-
Forme de la feuille	Linéaire à oblancéolée-spatulée	Linéaire-atténuée à étroitement lancéolée	Linéaire-oblongue à spatulée-oblancéolée
Position de la largeur maximale	0,7	0,2	0,6
Marge de la feuille	Ciliée	Ciliée	Non ciliée
Texture de la feuille	Douce et charnue	Sèche et scabre	Douce et charnue
Arrangement de l'involucre	Généralement imbriqué	Généralement non imbriqué	Généralement non imbriqué
Forme des bractées	Linéaire à oblancéolée spatulée	Linéaire-atténuée à étroitement lancéolée	Linéaire-oblongue à spatulée-oblancéolée
Longueur des fleurs femelles	5,5-8 mm	2-5 mm	2-5 mm

## Discussion

L'"espèce taxonomique", "typologique" ou "morphologique" est définie par la description des traits morphologiques (diagnose) accompagnée d'un binôme latin. C'est une catégorie systématique classique basée sur le degré de différence morphologique. L'étude morphologique est une étape essentielle à toute recherche taxonomique pour la caractérisation et la description des taxons, elle nous a permis d'identifier les trois espèces: Aster frondosus, A. brachyactis et A. laurentianus. L'A. frondosus se reconnaît par la longueur de ses fleurs ligulées et son involucre souvent imbriqué. L'A. laurentianus se distingue de l'A. brachyactis par la forme et la texture des feuilles caulinaires et des bractées de l'involucre, l'absence de cils à la marge des feuilles et une tige glabre. Ces deux derniers caractères différencient aussi l'A. laurentianus de l'A. frondosus. Ces différences morphologiques sont constantes à l'intérieur de chacune des espèces et sont encore présentes sur les morphotypes de serres. De plus, l'A. laurentianus fleurit de façon synchronisée environ 2-3 mois après la mise en culture alors que généralement l'A. frondosus et l'A. brachyactis nécessitent 6-8 mois de croissance avant la floraison en serre. Dans des conditions uniformes de culture l'A. laurentianus est une plante de taille inférieure. Ses feuilles de rosette et ses capitules sont moins nombreux et de plus petites dimensions.

Cependant, les variétés de l'A. laurentianus décrites par Fernald (1914, 1950) ne sont pas retenues. Il nous a été impossible de distinguer les trois morphotypes dans notre échantillon de terrain, qui est maintenant plus représentatif de l'espèce. Les caractères diagnostiques de ces variétés varient selon les conditions de culture. Cette variabilité correspondrait donc à la plasticité phénotypique de l'espèce. Finalement, la séparation des populations américaines et asiatiques (une quarantaine de spécimens examinés) de l'A. brachyactis en deux sous-espèces (Jones, 1984) est aussi injustifiée à cause de l'absence de caractères distinctifs.

L'étude de la nomenclature nous a permis de compléter la synonymie et de désigner plusieurs types parmi les spécimens des herbiers consultés.

La distribution du groupe révèle la présence de l'A. brachyactis et de l'A. frondosus dans plusieurs états des Rocheuses américaines (Washington, Idaho, Montana, Wyoming, Colorado, Nouveau-Mexique et Utah). Des populations mixtes sont mises en évidence par la présence simultanée des deux espèces sur plusieurs spécimens d'herbier (Parry 45, 1875, Central Utah (BM!, F!, WTU!); Jones 5975, 1984, Marysvale, Utah (MO!); Jones s. n., 1883, Salt Lake, Utah (RM!); Storto et Wood 313, 1981, Carbon Co., Wyoming (RM!); Neese 6875, 1978, Garfield Co., Utah (NY!); Greene s. n., 1896, Canon City, Colorado (ND/NDG!). Il y aurait donc sympatrie géographique et écologique entre l'A. frondosus et

l'A. brachyactis. De plus, on retrouve maintenant l'A. brachyactis à proximité de l'aire de distribution de l'A. laurentianus dans l'est du Canada. Cependant, aucune population mixte n'a pu être mise en évidence. L'A. laurentianus est donc géographiquement isolés par rapport aux deux autres espèces.

Des similarités écologiques importantes entre les espèces de la section Conyzopsis sont reflétées par la présence d'espèces compagnes communes (appendice III, d, e, f, g). L'A. brachyactis montre une très grande amplitude écologique: il arrive à coloniser les habitats de l'A. frondosus et des milieux similaires à ceux de l'A. laurentianus, mais il semble préférer les plaines salées. L'A. frondosus est plutôt restreint aux semi-déserts des Rocheuses américaines et l'A. laurentianus aux habitats côtiers du golfe du St-Laurent.

D'après les diverses hypothèses rapportées dans la documentation, la section Conyzopsis serait composée de deux (Boivin, 1966-67, 1972), quatre (Jones, 1984) ou cinq taxons (Fernald, 1914, 1950). Boivin (1966-67, 1972) ne distinguait pas l'A. laurentianus de l'A. brachyactis. Cependant, des différences morphologiques, écologiques et phénologiques (en serre) entre ces deux espèces confirment la distinction taxonomique de l'A. laurentianus.

En conclusion, les résultats de nos travaux de taxonomie traditionnelle montrent donc la présence de trois taxons dans la

section Conyzopsis. Les caractères diagnostiques sont constants et stables, ce qui nous amène à leur conserver le rang d'espèce, soit A. frondosus, A. brachyactis et A. laurentianus. De plus, les similarités morphologiques et écologiques observées nous suggèrent une grande affinité génétique entre ces espèces.

## CHAPITRE 2

### Nombres chromosomiques

#### Introduction

Peu de comptages chromosomiques ont été rapportés pour la section Conyzopsis et ils s'appliquent tous à l'A. brachyactis,  $2n = 14$  (Bowden, 1966; Semple & Brouillet, 1980b; Morton, 1981, sous A. laurentianus Fern.; Löve & Löve, 1982; Semple et al., 1983, sous A. laurentianus Fern.). Jones (1980a) rapporte  $n = 8$  pour l'A. frondosus, mais sans en donner la référence dans son article cytologique (Jones, 1980b). Dans une lettre adressée au Dr Brouillet en 1984, elle mentionne qu'il s'agit d'une erreur et que ce dénombrement ne doit pas être pris en considération. En ce qui concerne l'A. laurentianus, aucun comptage n'a été retracé dans la documentation. Des nombres chromosomiques différents entre les espèces indiqueraient des différences génétiques d'une importance taxonomique et phylogénétique.

Une étude cytologique a été entreprise afin de déterminer le nombre chromosomique des membres de la section Conyzopsis et des taxa externes primitifs qui serviront aux expériences d'hybridation artificielle.

#### Matériel et méthode

Les dénombrements chromosomiques ont été faits à partir



de méristèmes radiculaires ou latéraux de plantes cultivées à l'intérieur, en pots ou en hydroponique. La technique de coloration des chromosomes à l'acéto-orcéine, soit celle qui est la plus fréquemment appliquée aux Asters (e.g. Semple & Brouillet, 1980b) a été utilisée et modifiée principalement par une fixation plus courte (15 minutes), afin d'éviter le durcissement du cytoplasme. L'examen des métaphases mitotiques et les comptages ont été effectués sur un microscope à contraste de phase Wild M-20. Des photographies pour une publication ont été prises à 1000X en contraste de phase à l'aide d'un microscope Leitz Dialux 22 équipé d'un Photoautomat MPS45 et un film Kodak Technical Pan 2415. Les comptages et les photographies ont été faits sur des préparations fraîches ou des lames montées en permanence. Nous avons déposé dans l'Herbier Marie-Victorin des spécimens témoins de plantes dont le nombre chromosomique a été déterminé. De plus, l'auteur possède des lames permanentes.

### Résultats et discussion

Des comptages de chromosomes à  $2n = 14$  ont été faits sur 16 individus de l'A. frondosus, 20 de l'A. brachyactis et 14 de l'A. laurentianus: ils sont rapportés dans le tableau II avec les nombres chromosomiques des taxa externes primitifs. La longueur des chromosomes des trois espèces de la section (fig. 5) varie entre 1 et  $5 \mu\text{m}$ . Les dénombrements publiés pour l'A. brachyactis sont confirmés alors que pour l'A. frondosus et l'A. laurentianus ce sont les premiers comptages documentés (Houle &

Brouillet, 1985). La section Conyzopsis est donc composée d'espèces diploïdes ayant un nombre chromosomique de base de  $x = 7$ . L'A. brachyactis était le seul Aster connu à  $2n = 14$  jusqu'en 1982, alors que Semple rapporte  $2n = 14$  pour l'A. chapmanii. Actuellement, il y a donc quatre taxons à  $n = 7$  qui pourraient représenter des cas d'évolution par aneuploïdie dans le genre Aster (Semple, 1982).

Tableau II: Nombres chromosomiques de la section Conyzopsis et des taxa externes primitifs.

a) A. frondosus (Nutt.) T. & G.

$2n = 14$

ÉTATS-UNIS. Californie. Co. Siskiyou: Tule Lake, H & L 47-3, 47-31.

Orégon. Co. Crook: Crooked River, H & L 41-1, 42-4, 43-4. Co. Harney: Riley, Semple & Brouillet 7194, H & L 44-2, 44-7, 44-23. Co. Lake: Crump Lake, H & L 46-3, 46-19, 46-21, 46-28, 46-29; Lakeview, H & L 45-2, 45-38.

b) A. brachyactis S.F. Blake

$2n = 14$

CANADA. Alberta. SE de Calgary, H & L 55-18, 55-19.

Québec. Co. Chambly: Chambly, H & L 36-1. Co. Drummond: Drummondville, H & L 30. Communauté urbaine de Montréal: Cap St-Jacques, H & L 2; Pointe-Claire, H & L 10-1, 13-1; Pierrefonds, H & L 12-1; Montréal, H & L 14-7. Co. Mégantic: Black Lake, H & L 3-1, 3-2, 3-4, 4-1, 5-1; Thetford Mines, H & L 7-1, 8-1. Co. Terrebonne: St-Antoine, H & L 34-1.

Saskatchewan. Asquith, Hudson 3877; Kindersley, H & L 54-12; Kyle, H & L 52-8.

c) A. laurentianus Fernald

$2n = 14$

CANADA. Ile-du-Prince-Édouard. Co. Queens: Parc National I.P.E., Covehead Bay, H & L 72-1.

Nouveau-Brunswick. Co. Gloucester: Ile Miscou, H & L 70-15; Val-Comeau, H & L 71-8, 71-36.

Québec. Iles-de-la-Madeleine: Anse aux Étangs, H & L 15-1, 15-2, 15-12, 15-13, 15-15, 15-18, 15-22; Baie du Havre aux Basques, H & L 20-5, 20-11, 20-12.

## d) Taxa externes primitifs (ÉTATS-UNIS)

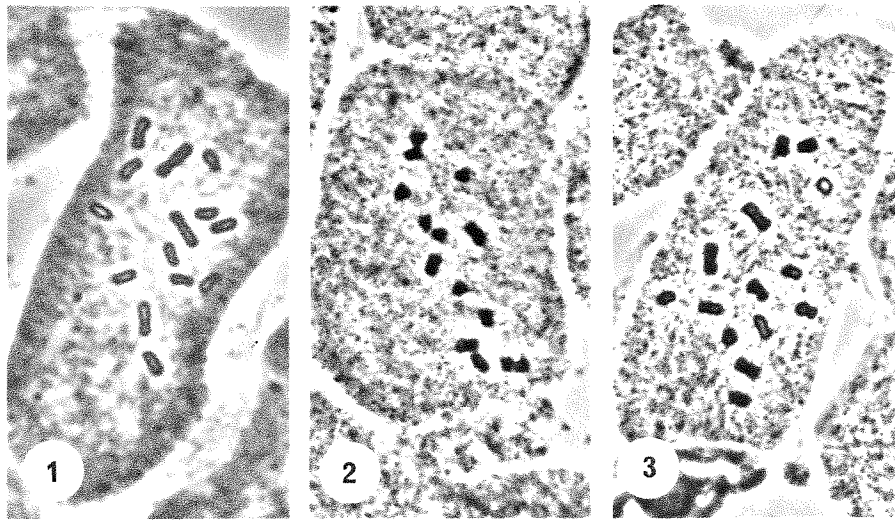
A. modestus Lindl. :  $2n = 18$ : Orégon. Co. Hood River: Mt Hood, H & L 104.

A. adscendens Lindl.:  $2n = 26$ : Orégon. Co. Lake: Crump Lake, H & L 46-6.

A. occidentalis  
(Nutt.) T. & G. :  $2n = 32$ : Californie. Co. Siskiyou: Mt Shasta, H & L 103.

A. occidentalis  
(Nutt.) T. & G. X  
foliaceus Lindl. :  $2n = 64$ : Orégon. Co. Lake: Quartz Mountain, H & L 100.

Fig. 5: Photographies des métaphases mitotiques de la section Cony-  
zopsis (1000 X).



1. A. brachyactis S.F. Blake,  $2n = 14$ . 2. A. frondosus  
(Nutt.) T. & G.,  $2n = 14$ . 3. A. laurentianus Fern.,  
 $2n = 14$ . (Extrait de Houle & Brouillet, 1985).

### CHAPITRE 3

#### Reproduction et croisements expérimentaux

##### Introduction

Le genre Aster est constitué principalement d'espèces vivaces protérandres à fécondation croisée obligatoire. Quoique généralement pourvues d'un système d'auto-incompatibilité sporophytique (Heslop-Harrison, 1977), certaines espèces peuvent former à l'occasion quelques graines issues d'autofécondation (Allen et al., 1983). Le type de variation et le rythme évolutif des espèces sont souvent associés à leurs modes de reproduction. Il nous apparaît donc essentiel de déterminer la biologie de la reproduction des espèces de la section Conyzopsis, aucune précision à ce sujet n'ayant été rapportée dans la documentation.

Afin d'arriver à la classification la plus naturelle possible, il peut être utile de connaître l'homologie génotypique entre les espèces telle qu'indiquée par la production d'hybrides. La présence ou l'absence de barrière à la reproduction est un caractère taxonomique important pour la délimitation d'une espèce. Une progéniture fertile montre que ces espèces ont au moins une part de leur génome dérivée d'une même source. Les résultats d'hybridation artificielle peuvent donc être indicateurs des relations génétiques et taxonomiques entre les espèces parentales. La section Conyzopsis n'a pas encore fait l'objet de telles études.

Des croisements expérimentaux chez les Asters ont été réalisés par Wetmore et Delisle (1939), Avers (1953), Uttal (1962), Jones (1974), Stucky (1978) et Allen et al. (1983); il semble en ressortir que l'hybridation artificielle interspécifique est fréquente dans le genre. D'après Powell (1985), les résultats de croisements peuvent être utilisés aussi au niveau du genre, dans les groupes où la synthèse d'hybrides est possible entre suffisamment d'espèces pour représenter le genre. Des études sur les Peritylinae et les Flaveriinae ont montré que les croisements expérimentaux peuvent être employés dans la délimitation des genres et l'établissement des relations intergénériques chez les Composées (Powell, 1969, 1972a, 1972b, 1973, 1974, 1978).

Les buts de la présente étude sont d'établir le mode de reproduction des espèces de la section Conyzopsis et de comprendre les relations interspécifiques par des expériences d'hybridation artificielle. De plus, des tentatives de croisement avec six autres espèces d'Aster serviront à vérifier l'affinité de la section avec le genre.

#### Matériel et méthode

Nous avons récolté des capitules matures qui serviront à mesurer la fécondité normale en serre et nous avons isolé des capitules en bouton par une enveloppe de papier "Glassine", afin de déterminer le pourcentage d'autofécondation. Nous avons

vérifié la cléistogamie préanthèse ou pseudocléistogamie en recherchant des tubes polliniques dans le style, l'anthère et le filet de l'étamine (Anderson, 1980), selon la méthode de D'Souza (1972). Nous avons amputés des styles de leur stigmate avant la fécondation pour s'assurer aussi de l'absence d'apomixie.

Des croisements expérimentaux ont été tentés sur des plantes cultivées à l'intérieur, en pots ou en hydroponique. Les fleurs ligulées étant uniquement femelles, le capitule récepteur de pollen est émasculé en retirant les fleurs hermaphrodites du disque avant l'anthèse. Cette opération est effectuée avec un microciseau Moria 261 au stéréomicroscope Wild M5A muni d'un système d'éclairage à fibres optiques Volpi intralux 6000, à un grossissement de 12 à 25X. Le capitule est ensuite couvert d'une enveloppe de papier "Glassine" dont l'ouverture est bouchée par un tampon d'ouate jusqu'à ce que les fleurs ligulées soient réceptives. Si l'émascultation est réussie, les branches stigmatiques divergent quelques jours plus tard et le capitule est prêt à être pollinisé.

La pollinisation s'effectue en frottant vigoureusement une aiguille entomologique contre le capitule porteur de pollen, préalablement isolé, afin d'en libérer le pollen mature sur le capitule à féconder. La quantité de pollen ayant atteint les branches stigmatiques est vérifiée au stéréomicroscope avant de recouvrir le capitule de son enveloppe de papier "Glassine". La maturation des fleurons d'un capitule est centripète et les



fleurs ligulées peuvent être réceptives pendant plus d'une semaine; la pollinisation se fera donc à tous les 1 à 3 jours pendant 2 à 3 semaines.

Les six combinaisons possibles de croisements entre les trois espèces de la section ont été essayées. De plus, des tentatives d'hybridation avec six autres espèces d'Aster (A. modestus H & L 104, A. adscendens H & L 46-6, A. occidentalis H & L 103, A. occidentalis x foliaceus H & L 100, A. lanceolatus HB 27-17 et A. puniceus HB 11-84) ont servi à vérifier l'affinité de la section avec le genre (cf. nombres chromosomiques au tableau II). La possibilité de fécondation croisée chez l'A. laurentianus a aussi été testée. A chaque croisement, une centaine de fleurs femelles ont été pollinisées.

Environ un mois après la première fécondation artificielle (Jones, 1974), les capitules croisés sont récoltés et conservés dans des enveloppes de papier à température ambiante. Les plantes F1 ont été cultivées en serre et quelques plantes F2 ont aussi été mises en culture. La viabilité du pollen des trois espèces de la section et de leurs hybrides interspécifiques a été déterminée par coloration au bleu de coton dissous dans le lactophénol à 1% (Jones, 1976). Les spécimens d'herbier des hybrides cultivés sont déposés dans l'Herbier Marie-Victorin.

## Résultats

L'Aster frondosus produit en moyenne 25% d'akènes dans des capitules isolés sous papier "Glassine", l'A. brachyactis, 32% et l'A. laurentianus, 50% (tableau III). Ces akènes ne sont pas produits par cléistogamie préanthèse puisqu'aucun signe de fécondation n'a été retracé avant l'ouverture des fleurons. Aucun fruit sans fécondation n'ayant été obtenu, l'hypothèse d'apomixie est aussi rejetée. La possibilité de pseudogamie (Gustafsson, 1946-47) a pu être éliminée étant donné la transmission de caractères du parent mâle à la progéniture lors de la production d'hybrides. Il s'agirait donc d'autogamie ou de géitonogamie intracapitulaire mécanique (voir ci-dessous), selon que l'on considère respectivement le capitule ou le fleuron comme unité de reproduction chez les Composées.

Plusieurs caractères de la morphologie florale de l'A. laurentianus et de l'A. brachyactis (les ligules et les nectaires réduits ou absents, les styles généralement inclus dans les tubes staminaux et les pappus plus grands que les corolles avant l'anthèse) indiquent que ces espèces n'attirent pas les pollinisateurs et doivent s'autoféconder. De plus, la fécondation des fleurs ligulées de ces espèces est assurée, en serre, par les bractées de l'involucre qui rabattent encore les styles sur les fleurs du disque au moment de l'anthèse. D'un autre côté, sur le terrain, l'A. frondosus est fréquemment butiné par les insectes et il est possible, comme chez d'autres Composées autocompatibles

(Burtt, 1977), que les fleurs périphériques du capitule participent à la fécondation croisée.

L'interfécondité A. laurentianus (♀) X A. brachyactis (♂) est démontrée par la production de 45 hybrides (tableau IV, D et E) qui ont été cultivés en serre. Le statut d'hybride est confirmé par la présence de caractères morphologiques hérités du parent mâle, soit la marge foliaire ciliée et la tige pubescente. Cependant, d'autres caractères appartiennent plutôt à l'A. laurentianus: les feuilles de la base de la tige sont souvent peu ou pas ciliées et la position de la largeur maximale généralement au-dessus de la moitié. De plus, des graines F2 ont été obtenues par autofécondation naturelle des plantes F1 et plusieurs individus F2 retournent vers un morphotype caractéristique de l'A. laurentianus.

La possibilité de fécondation croisée chez l'A. laurentianus a aussi été mise en évidence par la production d'individus F1 et F2 (tableau IV, F). Ces A. laurentianus issus de fécondation croisée ont été cultivés en serre en même temps que les hybrides D et E et peuvent donc servir de points de comparaison lors des études morphologiques.

Les tentatives de croisement A. laurentianus (♀) X A. frondosus (♂) ont produit sept hybrides (tableau IV, H) pouvant être identifiés comme tels par les feuilles ciliées et la tige pubescente. Les feuilles de la base de la tige peu ou pas ci-

liées, de même qu'un cycle de développement très rapide rappellent que l'A. laurentianus a été utilisé comme parent femelle. De plus, les croisements A. brachyactis (♀) X A. frondosus (♂) ont produit sept hybrides (tableau IV, I) possédant souvent des rayons plus longs que le style et des feuilles dont la largeur maximale est située au-dessus de la moitié. Des akènes F2 de ces croisements ont aussi été obtenus par autofécondation naturelle des plantes F1. La viabilité du pollen des trois espèces de la section Conyzopsis et de leurs hybrides interspécifiques était supérieure à 80%. Les croisements réciproques (A. brachyactis (♀) X A. laurentianus (♂); A. frondosus (♀) X A. laurentianus (♂); A. frondosus (♀) X A. brachyactis (♂)) se sont avérés infructueux.

Le succès d'un croisement est fortement influencé par le choix des espèces utilisées comme parent femelle ou mâle (Ornduff, 1969). Lloyd (1965) a montré que chez Leavenworthia (Cruciferae), le pourcentage de graines était plus élevé si le parent mâle était auto-incompatible et le parent femelle autocompatible, d'où le choix des autres Aster auto-incompatibles principalement comme parents mâles. La majorité des croisements tentés avec plusieurs espèces d'Aster ont échoué. Cependant, deux hybrides (tableau IV, Y) ont été obtenus du croisement A. frondosus (♀) X A. modestus (♂) et ont hérité du rayon bien développé du parent mâle et du type de pubescence du parent femelle. De plus, ces hybrides présentent un nombre chromosomique ( $2n = 16$ ) intermédiaire entre ceux des parents.

Tableau III: Pourcentages d'akènes formés par autofécondation  
chez la section Conyzopsis.

Espèces	<u>A. frondosus</u>	<u>A. brachyactis</u>	<u>A. laurentianus</u>
Variables			
% Akènes (capitules nus)			
$\bar{x}$ :	46,57	51,54	61,23
Sx:	24,60	19,25	25,08
N :	15	32	56
% Akènes (capitules sous papier "Glassine")			
$\bar{x}$ :	25,42	32,18	50,80
Sx:	22,42	14,74	21,68
N :	31	32	33

Tableau IV: Hybrides produits par des croisements expérimentaux impliquant les espèces de la section Conyzopsis.

Parents:	♀	x	♂	Nb d'hybrides
D	$\frac{A. \text{ la.}}{H \ \& \ L} \underline{15-13}$	x	$\frac{A. \text{ br.}}{H \ \& \ L} \underline{14-7}$	22
E	$\frac{A. \text{ la.}}{H \ \& \ L} \underline{20-12}$	x	$\frac{A. \text{ br.}}{H \ \& \ L} \underline{14-7}$	23
F	$\frac{A. \text{ la.}}{H \ \& \ L} \underline{15-1}$	x	$\frac{A. \text{ la.}}{H \ \& \ L} \underline{15-22}$	11*
H	$\frac{A. \text{ la.}}{H \ \& \ L} \underline{71-48}$	x	$\frac{A. \text{ fr.}}{H \ \& \ L} \underline{47-26}$	7
I	$\frac{A. \text{ br.}}{H \ \& \ L} \underline{52-38}$	x	$\frac{A. \text{ fr.}}{H \ \& \ L} \underline{47-26}$	7
Y	$\frac{A. \text{ fr.}}{H \ \& \ L} \underline{47-19}$	x	$\frac{A. \text{ modestus}}{H \ \& \ L} \underline{104}$	2

\* Croisements infraspécifiques

N.B.: A chaque croisement, une centaine de fleurs femelles ont été pollinisées (cf. matériel et méthode, p. 36).

### Discussion

Contrairement au reste du genre Aster, les espèces de la section Conyzopsis sont annuelles et autocompatibles.

Les croisements expérimentaux ont montré que l'Aster frondosus peut féconder l'A. laurentianus et l'A. brachyactis alors que l'A. brachyactis peut féconder l'A. laurentianus et produire des hybrides. La viabilité supérieure à 80% du pollen et la production d'akènes viables ont confirmé que ces hybrides étaient fertiles. Les croisements réciproques sont cependant impossibles, ce qui révèle une interfécondité unidirectionnelle entre les espèces de la section Conyzopsis.

D'après le concept d'"espèce biologique" (Mayr, 1942) ou d'"espèce génétique" (Simpson, 1951), une espèce est un système de populations effectivement ou potentiellement interfécondables et possédant, vis-à-vis d'autres systèmes semblables, un ou des mécanismes d'isolement reproductif. Cet isolement reproductif est essentiel pour la préservation de l'intégrité génétique des espèces. Il produit une indépendance évolutive. L'autofécondation est généralement considérée comme un bouclier derrière lequel les barrières reproductives peuvent surgir. Pour Levin (1971), cette méthode de reproduction est elle-même une telle barrière. Quoique des hybrides interspécifiques fertiles puissent être produits expérimentalement entre les espèces de la section Conyzopsis, l'isolement des espèces en nature est assuré par

l'autofécondation de l'A. brachyactis et de l'A. laurentianus. Aucun hybride naturel n'a d'ailleurs pu être identifié à l'intérieur de la zone de sympatrie de l'A. frondosus et de l'A. brachyactis.

L'interfécondité unidirectionnelle entre les espèces suggère une lignée évolutive à l'intérieur du groupe: A. frondosus → A. brachyactis → A. laurentianus. La compatibilité du pollen de l'A. frondosus avec les deux autres espèces lui attribue une position ancestrale dans la section. Une position intermédiaire est accordée à l'A. brachyactis puisqu'il peut féconder l'A. laurentianus mais non l'A. frondosus. L'incompatibilité du pollen de l'A. laurentianus avec les deux autres taxons lui confère un statut plus évolué. De plus, le succès des croisements entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus est nettement plus élevé; ceci confirme que ces deux espèces sont plus étroitement reliées entre elles qu'avec l'A. frondosus. Il semble donc qu'à l'intérieur de la section Conyzopsis, les espèces ancestrales puissent féconder les espèces dérivées alors que l'inverse est impossible. La production d'hybrides interspécifiques fertiles montre que les génomes peuvent s'apparier avec succès; dès lors, l'incompatibilité unidirectionnelle entre les espèces ne peut s'expliquer que par une incompatibilité sporophytique.

L'interfécondité unidirectionnelle entre les espèces ainsi que leurs grandes similarités morphologiques et écologiques nous suggèrent une spéciation rapide caractérisée par un minimum



de divergence génétique entre elles. L'autofécondation aurait assuré l'isolement reproductif entre les espèces et favorisé la fixation rapide des caractères morphologiques diagnostiques. Finalement, la capacité d'hybridation artificielle entre l'A. frondosus et l'A. modestus reflèterait l'affinité génétique de la section Conyzopsis avec le genre Aster.

## CHAPITRE 4

### Analyses électrophorétiques

#### Introduction

Les analyses électrophorétiques peuvent être d'une très grande utilité dans la résolution de problèmes taxonomiques, phylogénétiques et pour l'étude du mode de spéciation (Gottlieb, 1971, 1977, 1984; Avise, 1974, 1976; Baverstock et al., 1979; Crawford & Giannasi, 1982; Crawford, 1983, 1985; Buth, 1984).

Les bandes obtenues sur les gels correspondent à différentes formes moléculaires d'une enzyme (isozymes = loci; allozymes = allèles, Gottlieb, 1981a). Les molécules migrent dans le champ électrique à une vitesse variant selon leur charge nette et dans une certaine mesure selon leur taille et leur configuration spatiale (Gottlieb, 1971). Des variations de charge nette pour une même enzyme résultent de modifications dans la séquence des acides aminés de la chaîne polypeptidique, conséquence d'une modification allélique à un certain locus. L'étude des protéines solubles via l'électrophorèse permet donc une évaluation des similarités et différences génétiques entre les individus, les populations et les espèces.

Hamrick et al. (1979) ont montré que la variabilité génétique d'une espèce est fonction de plusieurs facteurs écologi-

ques tels que le mode de reproduction, la dispersion du pollen et des graines, la phénologie et le cycle de développement, le stade successional, la distribution et l'amplitude écologique. Le principal facteur est le mode de reproduction (Lewontin, 1974; Allard, 1975; Brown, 1979; Hamrick et al., 1979; Clegg, 1980; Loveless & Hamrick, 1984).

Généralement, les études électrophorétiques démontrent une grande similarité génétique entre les populations d'une même espèce et une distance génétique plus grande entre les populations d'espèces différentes (Gottlieb, 1977, 1981a; Crawford, 1983). Cependant, plusieurs auteurs ont mis en évidence une forte identité génétique entre différentes espèces; ces cas représentaient des exemples de spéciation rapide et récente (Gottlieb, 1973, 1974, 1984; Gottlieb & Pilz, 1976; Crawford, 1985).

Très peu d'études enzymatiques ont été faites dans le genre Aster (Brouillet & Simon, 1980; Gottlieb, 1981b). Des analyses électrophorétiques de la section Conyzopsis ont été entreprises afin de déterminer la variabilité génétique à l'intérieur des espèces et de vérifier l'affinité génétique entre les espèces.

#### Matériel et méthode

Plusieurs populations de l'Aster frondosus (H & L 41 à 43, 44, 45, 46 et 47), de l'A. brachyactis (H & L 52, 54, 55, 60

et 61) et de l'A. laurentianus (H & L 15, 16, 70, 71 et 72) ont fait l'objet de cette étude (cf. localités: appendice I). Des plantes cultivées en serre ont fourni le matériel nécessaire à l'analyse électrophorétique. La culture uniforme a pour but d'éliminer autant que possible les interactions génotype - environnement qui pourraient modifier le phénotype enzymatique (Via & Lande, 1985). Des différences dans le développement des trois espèces nous ont obligés à faire les études infraspécifiques de l'A. laurentianus avec des feuilles de tige alors que pour l'A. brachyactis et l'A. frondosus, des feuilles de rosette sont utilisées. Cependant, de petites rosettes de l'A. laurentianus et des feuilles de tige des deux autres espèces ont été récoltées pour fins de comparaisons interspécifiques à un même stade de développement. Les échantillons sont conservés à -80°C jusqu'à leur analyse.

L'extraction des enzymes requiert 1 à 2 g de matériel, broyé à froid avec 0,2 à 0,3 g de pirrolidone de polyvinyle dans 2 à 4 ml d'une solution d'extraction à 0,1M de Tris-HCL (pH = 6,7) et de 20% de sucrose. Le broyat est ensuite centrifugé (Sero-FugeII) au réfrigérateur à 3 400 tours/minute (1 000x g) pendant 3 à 9 minutes. Le surnageant contenant les protéines solubles est récupéré et concentré avec du Sephadex G25 avant d'être soumis à l'analyse.

Le système utilisé est celui du gel discontinu de polyacrylamide, originalement mis au point par Ornstein (1964) et

Davis (1964) pour l'électrophorèse par disque et adapté pour la technique par plaque (Chapel et al., 1974). Les recettes des gels, des tampons de gels et d'électrodes sont tirées de E.C. Apparatus (Anonyme, 1966). Les extraits sont déposés à l'intérieur de puits aménagés dans le gel de compaction 5%. La concentration du gel de séparation varie de 9 à 10%, selon le système enzymatique. Les deux extrémités de la plaque de gel (4,2 mm) sont en contact avec les pôles opposés d'un potentiel électrique et un courant de 25 à 30 mA est appliqué sur une période de 4 à 6 heures, c'est-à-dire jusqu'à ce que les formes enzymatiques les plus rapides aient migré sur une distance de 7 à 8 cm. Afin de comparer adéquatement les profils électrophorétiques des trois espèces, des extraits de l'A. frondosus, l'A. brachyactis et l'A. laurentianus sont placés côte à côte sur un même gel. Le même protocole est aussi employé pour les études infraspécifiques.

Les systèmes enzymatiques sont choisis principalement pour leur grande variabilité et la disponibilité des techniques de coloration. Au total, six systèmes ont été analysés: superoxyde dismutase (SOD), phosphatase acide (PHA), estérase (EST), peroxydase (PER), glutamate-oxaloacétate aminotransférase (GOT = AAT), phosphogluco-isomérase (PGI). Nous pourrions trouver dans la documentation, une description de ces enzymes (Scandalios, 1969; Johnson, 1974; Bergmann, 1978; Lorimer, 1979; Lee et al., 1981; Gottlieb, 1981a, 1982), des précisions sur leurs fonctions et leurs structures (Johnson, 1974; Ward, 1977), de même que leurs implications dans le métabolisme du glucose (Gillepsie &

Kojima, 1968). Les techniques de coloration sont tirées de Scandalios (1969) pour les PHA, EST (modifié par  $\alpha$  et  $\beta$  naphthyl-acetate en proportion 1:1) et PER (modifié pour la coloration par immersion); de Ayala et al. (1972) pour les SOD (modifié par un tampon Tris-HCl, pH = 9,5); de Adams et Joly (1980) pour les GOT et de Yeh et O'Malley (1981) pour les PGI.

Une fois l'électrophorèse terminée, les colorations sont effectuées en baignant la moitié du gel dans une solution contenant le substrat de l'enzyme que l'on veut révéler et un colorant qui se fixera à l'endroit où le substrat aura été modifié. Le gel est ensuite dessiné sur une table lumineuse et fixé dans une solution d'acide acétique 9%. Certains gels sont photographiés avec un appareil Pentax 35 mm et un film Kodak Technical Pan 2415 à 100 ASA.

### Résultats

Quatre systèmes enzymatiques, SOD, PHA, EST et PER, ont été étudiés dans 15 populations représentant 63, 126 et 106 individus de l'Aster frondosus, de l'A. brachyactis et de l'A. laurentianus respectivement. Deux autres systèmes, GOT et PGI, ont été examinés sur 27, 29 et 43 individus de l'A. frondosus, de l'A. brachyactis et de l'A. laurentianus. Les phénotypes électrophorétiques sont présentés aux figures 6, 7 et 8. Les bases génétiques des configurations enzymatiques peuvent généralement être interprétées (Gottlieb, 1977; Crawford, 1983). Cependant,

étant donné le très faible taux de variation à l'intérieur des configurations obtenues et le fait que les hybrides interspécifiques présentaient généralement les configurations du parent femelle, il nous a été impossible d'établir avec certitude les génotypes correspondants. Par contre, la clarté et la constance des résultats nous permettent de comparer les taxons quant à la mobilité et à la présence ou à l'absence des bandes détectées.

Pendant la collecte des résultats, nous avons constaté une grande uniformité génétique à l'intérieur de l'A. brachyactis. Aucune différence entre les populations indigènes et introduites n'a été mise en évidence.

L'A. laurentianus, quoique distinct morphologiquement, a présenté des configurations enzymatiques similaires et une uniformité génétique comparable à ceux de l'A. brachyactis. L'étude de ces six systèmes enzymatiques n'a donc pas révélé de différences importantes entre les populations de l'A. laurentianus, de même qu'entre l'A. laurentianus et l'A. brachyactis.

L'A. frondosus a démontré une plus grande variabilité génétique, quoique celle-ci soit relativement faible. La comparaison interspécifique des configurations enzymatiques reflète des différences génétiques considérables entre l'A. frondosus et les deux autres espèces. Les électrophorogrammes des estérases, peroxydases et phosphogluco-isomérases révèlent la présence de plusieurs bandes ayant une mobilité spécifique à l'A. frondosus.

La configuration des superoxydes dismutases de l'A. frondosus se caractérise par l'absence d'une bande alors que la glutamate-oxaloacétate aminotransférase présente deux allèles supplémentaires. Pour les phosphatases acides, nous observons une configuration similaire à l'A. brachyactis et à l'A. laurentianus. Nous pouvons donc constater la présence de plusieurs électromorphes spécifiques (36%) à l'A. frondosus et plusieurs électromorphes en commun (64%) avec l'A. brachyactis et l'A. laurentianus. Une tentative d'interprétation des configurations enzymatiques nous a révélé un coefficient de similarité génétique (Nei, 1978) de 0,510 entre l'A. frondosus et les deux autres espèces et de 0,998 entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus, ainsi qu'un coefficient de similarité génétique infraspécifique de (0,82-1,00) pour l'A. frondosus et de (0,99-1,00) pour les deux autres espèces.



Fig. 6: Comparaisons interspécifiques des électrophorégrammes de la section Conyzopsis (PHA, EST).

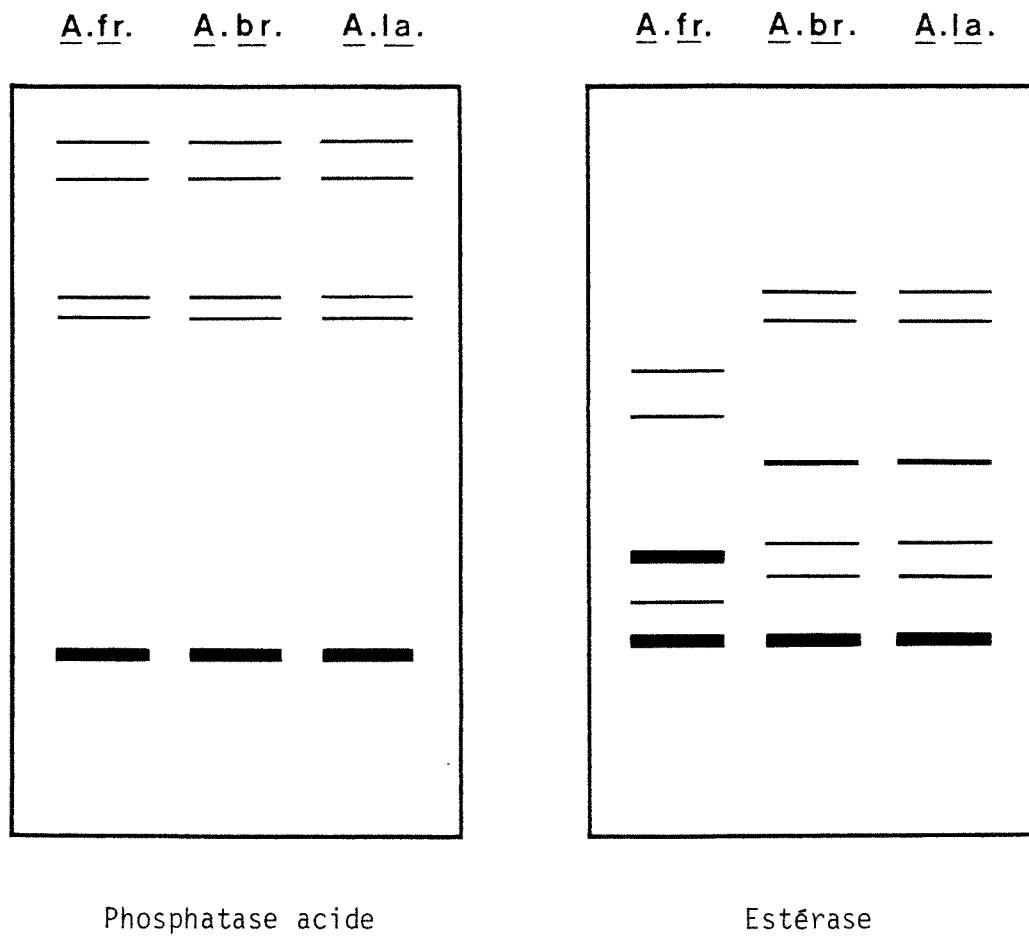


Fig. 7: Comparaisons interspécifiques des électrophorogrammes de la section Conyzopsis (SOD, PER).

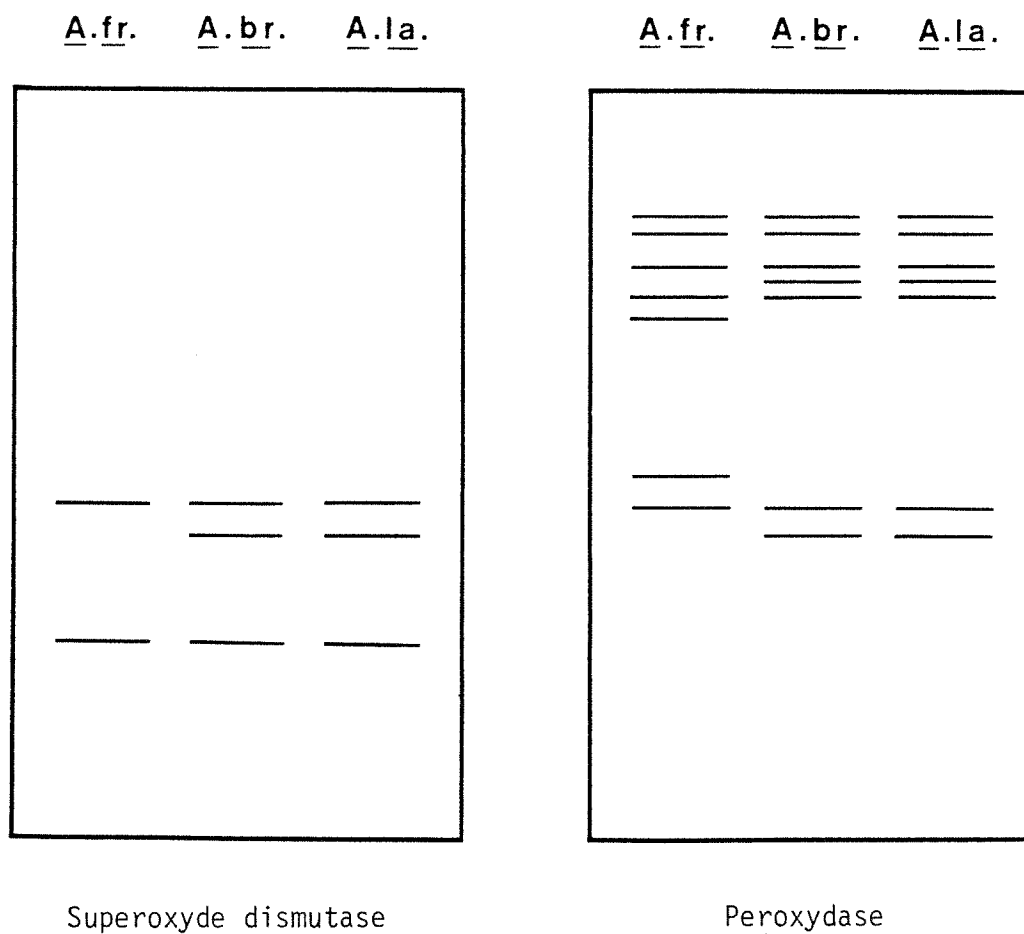


Fig. 8: Comparaisons interspécifiques des électrophorégrammes de la section Conyzopsis (PGI, GOT).

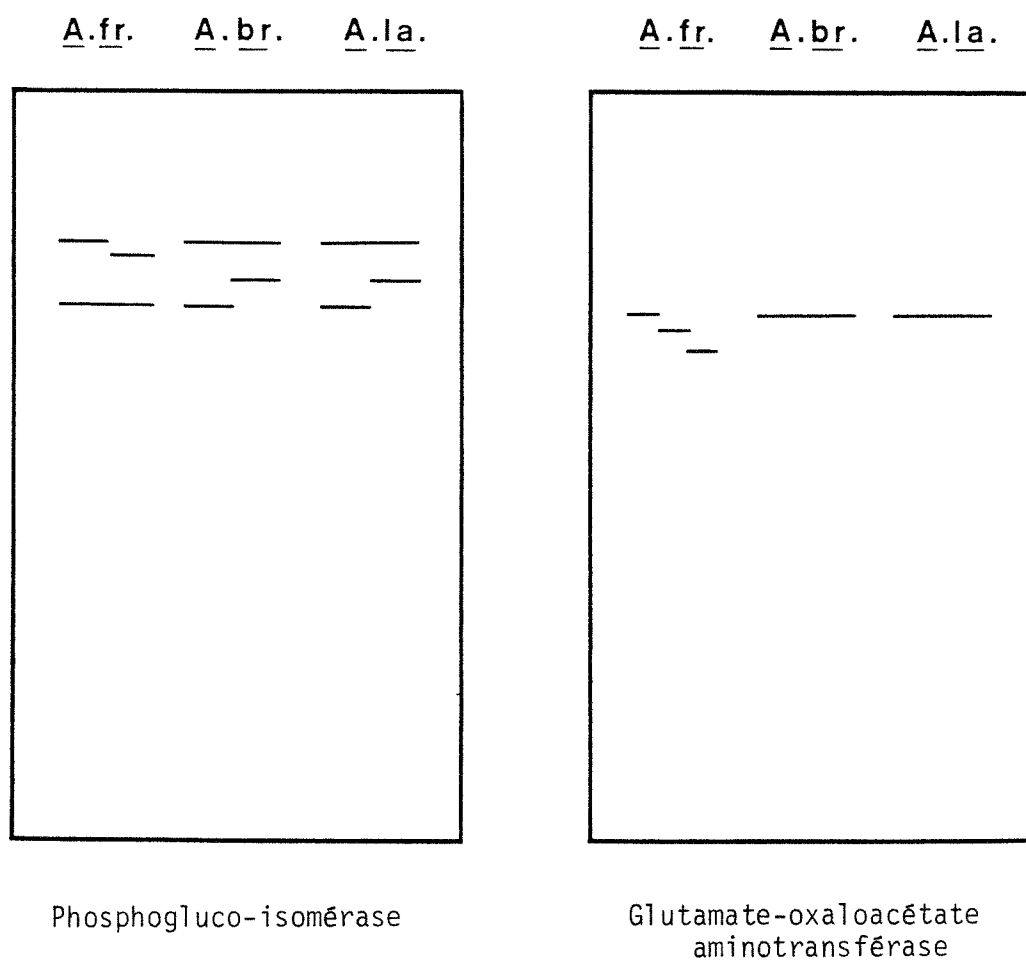
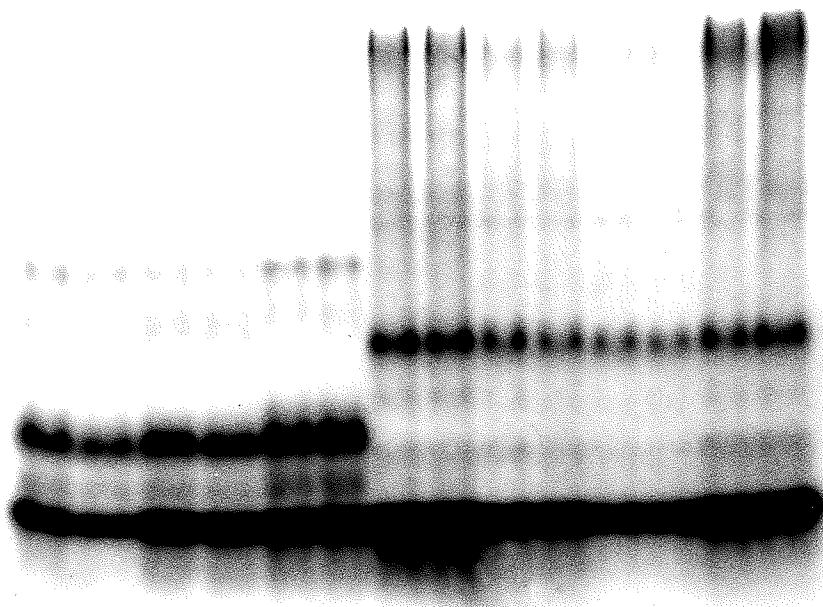
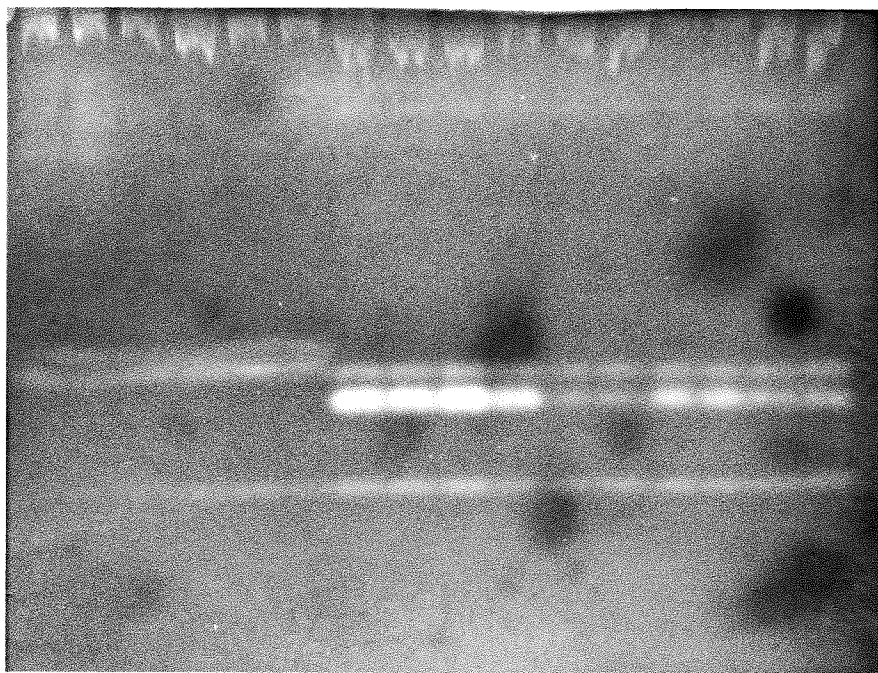


Fig. 9: Photographie de patrons enzymatiques de la section Conyzopsis (EST).



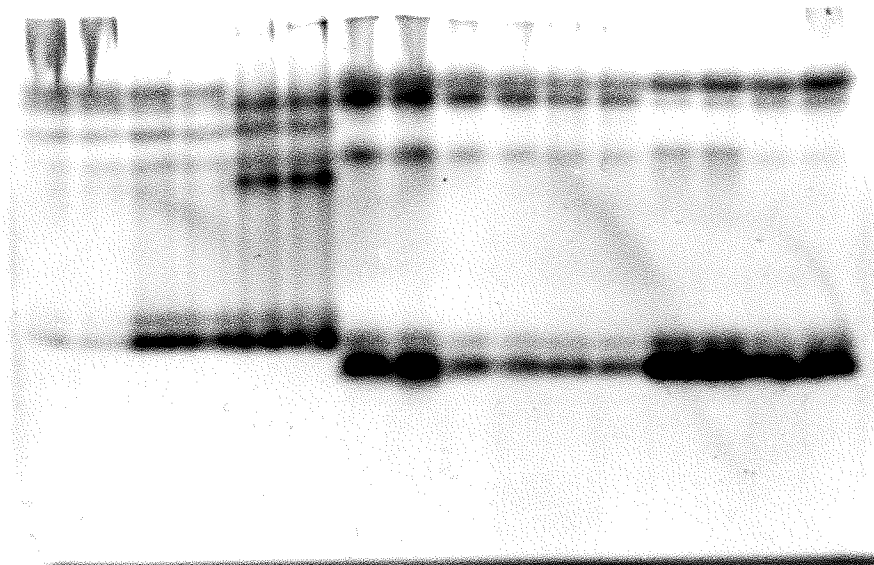
Estérase: 1-6. A. frondosus (Nutt.) T. & G. 7-8. A. brachyactis S. F. Blake. 9-14. A. laurentianus Fernald.

Fig. 10: Photographie de patrons enzymatiques de la section Conyzopsis (SOD).



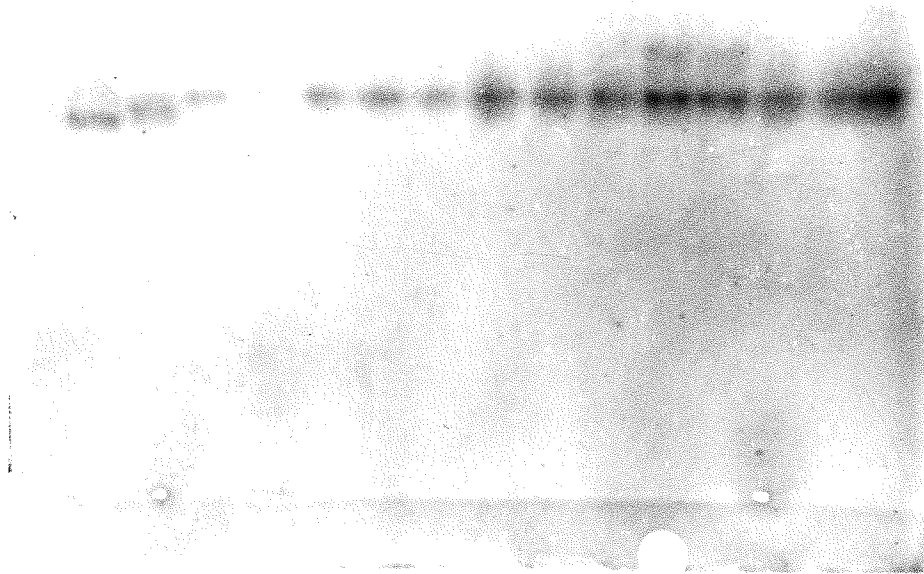
Superoxyde dismutase: 1-6. A. frondosus (Nutt.) T. & G.  
7-10. A. brachyactis S. F. Blake. 11-16. A. laurentianus  
Fernald.

Fig. 11: Photographie de patrons enzymatiques de la section Conyzopsis (PER).



Peroxydase: 1-6. A. frondosus (Nutt.) T. & G. 7-12. A. laurentianus Fernald. 13-16. A. brachyactis S. F. Blake.

Fig. 12: Photographie de patrons enzymatiques de la section Conyzopsis (GOT).



Glutamate-oxaloacétate aminotransférase: 1-4. A. frondosus (Nutt.) T. & G. 5-10. A. laurentianus Fernald. 11-15. A. brachyactis S. F. Blake.

## Discussion

Les variations électrophorétiques infraspécifiques chez l'Aster frondosus, l'A. brachyactis et l'A. laurentianus sont minimales. L'autofécondation de ces espèces assure une grande uniformité génétique infraspécifique. De faibles taux de variation ont aussi été rapportés chez plusieurs espèces fortement autofécondes (Gottlieb, 1977, 1981a; Crawford, 1983). L'A. frondosus a montré une plus grande variabilité, ce qui est probablement associé à la capacité de fécondation croisée de cette espèce (cf. résultats chap. 3). Chez les espèces strictement autofécondes, les différences entre les populations devraient être accentuées à cause de la dérive génétique et l'absence d'échanges géniques (Loveless & Hamrick, 1984). Cependant, nous avons observé une grande similarité génétique entre les populations de l'A. brachyactis, de même qu'entre les populations de l'A. laurentianus. Ceci pourrait suggérer que ces deux espèces ont une origine récente à partir de peu d'individus fondateurs. L'autofécondation aurait permis à ces individus de se reproduire et de coloniser des territoires plus ou moins grands.

La grande similarité génétique entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus révèle une absence de variation isoenzymatique entre ces deux espèces. D'après Crawford (1985), une spéciation primaire, rapide et récente peut se produire sans causer de différences isoenzymatiques. Cette affirmation est basée sur la grande identité génétique observée entre l'espèce ancestrale et



l'espèce dérivée lors d'une spéciation rapide et récente (Gottlieb, 1973, 1974, 1984; Gottlieb & Pilz, 1976). L'absence de différences entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus nous indique donc qu'il s'agit d'une paire d'espèces, l'une ancestrale et l'autre descendante.

Les caractéristiques écologiques de ces deux espèces et leur interfécondité unidirectionnelle nous suggère une direction évolutionnaire. L'A. laurentianus, l'espèce endémique au golfe du St-Laurent, serait dérivé de l'A. brachyactis, l'espèce à plus grande amplitude écologique, par un processus de spéciation rapide et récent. D'après Svenson (1927) et Erskine (1960), l'A. laurentianus serait le représentant endémique de l'A. frondosus. Cependant, nos résultats d'électrophorèse révèlent plutôt qu'il serait le descendant direct de l'A. brachyactis.

La grande affinité génétique entre les espèces de la section Conyzopsis telle que reflétée par leurs similarités morphologiques, écologiques et leurs interfécondités unidirectionnelles nous avaient aussi amenés à favoriser l'hypothèse d'une spéciation rapide à l'intérieur de la section.

Les analyses électrophorétiques ont mis en évidence une distance génétique considérable entre l'A. frondosus et les deux autres espèces de la section. Ces différences enzymatiques ne représentent pas un argument contre une spéciation rapide mais plutôt contre une origine récente. D'après la polarité évolu-

tionnaire déterminée par nos expériences d'hybridation artificielle, l'A. frondosus pourrait être l'ancêtre de l'A. brachyactis, alors que les différences enzymatiques confirmeraient une spéciation moins récente de l'A. brachyactis. La diversification de la section Conyzopsis semble donc résulter de deux spéciations successives: A. frondosus → A. brachyactis → A. laurentianus.

## CONCLUSION

Les buts de cette étude biosystématique sont de reconnaître les taxons, d'étudier la phylogénie et de proposer une nomenclature pour le groupe. Pour bien comprendre les relations phylogénétiques, il est nécessaire de cumuler plusieurs types d'évidences biologiques. Nos conclusions taxonomiques et évolutives sont basées sur la morphologie, la distribution, l'écologie, le nombre chromosomique, la reproduction, la possibilité d'hybridation artificielle et les configurations enzymatiques du groupe étudié.

Nos études de taxonomie traditionnelle nous ont permis d'établir la présence de trois taxons: Aster frondosus, A. brachyactis et A. laurentianus. Ces trois espèces se caractérisent par des différences morphologiques ténues mais nettes et des préférences écologiques distinctes. La culture de ces espèces, dans des conditions uniformes, a confirmé la stabilité des caractères diagnostiques et révélé des différences dans le développement et la floraison de l'A. laurentianus.

Nos études de taxonomie expérimentale ont largement contribué à la connaissance de la biologie du groupe. La cytologie nous a informés que la section est composée d'espèces diploïdes à  $2n = 14$  chromosomes. Les dénombrements publiés pour l'A. brachyactis ont été confirmés, alors que pour l'A. frondosus et l'A. laurentianus, ce sont les premiers comptages documentés (Houle &

Brouillet, 1985). L'étude de la reproduction nous a révélé que le groupe est autocompatible. L'A. brachyactis et l'A. laurentianus sont des espèces fortement autofécondes, alors que l'A. frondosus peut aussi se reproduire par fécondation croisée. Nos expériences d'hybridation artificielle ont montré une interfécondité unidirectionnelle entre ces espèces morphologiquement distinctes (A. brachyactis (♀) x A. frondosus (♂); A. laurentianus (♀) x A. frondosus (♂); A. laurentianus (♀) x A. brachyactis (♂)). Cependant, l'isolement entre les espèces en nature est assuré par l'autofécondation de l'A. brachyactis et de l'A. laurentianus. Des hybrides fertiles A. frondosus (♀) x A. modestus (♂) ont confirmé les relations étroites du groupe étudié avec le genre Aster. Les analyses de six systèmes enzymatiques (SOD, PHA, EST, PER, GOT et PGI) par électrophorèse ont révélé une grande uniformité génétique à l'intérieur des espèces. Des comparaisons interspécifiques ont montré une grande similarité génétique entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus et une distance plus considérable de l'A. frondosus.

Nos travaux de recherche nous ont donc permis d'établir la présence de trois taxons dans la section Conyzopsis. La stabilité des caractères morphologiques distinctifs et l'isolement reproductif entre les taxons nous ont amenés à leur conserver le rang d'espèce, soit: A. frondosus, A. brachyactis et A. laurentianus.

L'A. frondosus se reconnaît par la longueur des fleurs

ligulées, un involucre souvent imbriqué, une distribution dans les plateaux semi-désertiques des Rocheuses américaines, la possibilité de fécondation croisée, la capacité de féconder l'A. brachyactis et l'A. laurentianus pour produire des hybrides expérimentaux fertiles et des configurations enzymatiques particulières, lesquelles démontrent des différences génétiques significatives avec les deux autres espèces. L'A. brachyactis se distingue par la forme et la texture des feuilles et des bractées involucreales, une grande amplitude écologique et la capacité de féconder l'A. laurentianus pour obtenir des hybrides artificiels fertiles. L'A. laurentianus se caractérise par une tige glabre, une marge des feuilles non ciliée, un cycle de développement rapide en serre, une distribution restreinte au golfe du Saint-Laurent et une incapacité à féconder les deux autres espèces. Dans des conditions uniformes de culture, c'est une plante de taille inférieure. Ses feuilles de rosette et ses capitules sont moins nombreux et de plus petites dimensions.

Boivin (1966-67, 1972) ne distinguait pas l'A. brachyactis de l'A. laurentianus et utilisait ces deux noms en synonymie. Cependant, des différences morphologiques, écologiques et phénologiques (en serre) entre ces deux espèces appuient la reconnaissance de l'A. laurentianus comme un taxon distinct. Par contre, les variétés de l'A. laurentianus décrites par Fernald (1914, 1950) ne sont pas valables. Il nous a été impossible de distinguer les différents morphotypes à l'intérieur de notre échantillon, qui est maintenant plus représentatif de l'espèce. De plus,

les caractères diagnostiques de ces variétés varient selon les conditions de culture. Les variations observées par Fernald correspondraient donc plutôt à la plasticité phénotypique de l'espèce. Finalement, la séparation des populations américaines et asiatiques (une quarantaine de spécimens examinés) de l'A. brachyactis en deux sous-espèces (Jones, 1984) est aussi injustifiée à cause de l'absence de caractères distinctifs.

La section Conyzopsis est un groupe monophylétique constitué d'espèces présentant une grande affinité génétique. Leurs similarités morphologiques, écologiques et enzymatiques ainsi que l'interfécondité unidirectionnelle entre les espèces nous suggèrent une spéciation rapide et relativement récente à l'intérieur de la section. L'affinité génétique entre les espèces et l'absence de morphotypes intermédiaires (Crawford, 1985) appuient cette hypothèse.

Nos expériences d'hybridation artificielle ont mis en évidence une interfécondité unidirectionnelle entre les espèces suggérant une polarité évolutive à l'intérieur de la section: A. frondosus → A. brachyactis → A. laurentianus. De plus, le succès des croisements entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus était considérablement plus élevé; ceci reflète que ces deux espèces sont plus étroitement reliées entre elles qu'avec l'A. frondosus.

Certaines grandes tendances évolutives des Compo-

sées, soit la diminution de la longueur des rayons (Jeffrey, 1977) et l'apparition de l'autocompatibilité (Burtt, 1977), nous avons aussi amenés à considérer l'A. frondosus comme l'espèce ancestrale de la section. La morphologie florale et l'autofécondation de l'A. brachyactis et l'A. laurentianus nous ont aussi indiqués des relations phylogénétiques plus étroites entre ces deux espèces dérivées.

Les analyses électrophorétiques ont confirmé la très grande similarité génétique entre l'A. brachyactis et l'A. laurentianus et une distance génétique plus considérable de l'A. frondosus. D'après notre hypothèse évolutive, les patrons enzymatiques de l'A. frondosus représenteraient l'état ancestral et ceux de l'A. brachyactis et de l'A. laurentianus, l'état dérivé. De plus, la très grande affinité génétique entre ces deux dernières espèces confirme une spéciation rapide et récente de l'A. laurentianus à partir de l'A. brachyactis alors que les différences enzymatiques entre l'A. frondosus et l'A. brachyactis appuient une spéciation moins récente de l'A. brachyactis. L'ensemble de nos travaux de recherche propose donc une lignée évolutive à l'intérieur de la section Conyzopsis reflétant un patron de spéciation successive: A. frondosus → A. brachyactis → A. laurentianus.

Au point de vue morphologique, l'évolution de la section Conyzopsis est caractérisée par la diminution dans la longueur des fleurs femelles et le passage d'un involucre généralement

imbriqué à un involucre généralement non imbriqué chez l'A. brachyactis et l'A. laurentianus. La forme des feuilles et des bractées est passée de linéaire à oblancéolée-spatulée chez l'A. frondosus à linéaire-atténuée à étroitement lancéolée chez l'A. brachyactis et à linéaire-oblongue à spatulée-oblancéolée chez l'A. laurentianus. Ce caractère est dérivé chez l'A. brachyactis alors qu'il semble retourner vers l'état ancestral chez l'A. laurentianus. Cependant, il s'agirait plutôt d'un caractère secondairement dérivé dans ce dernier cas. De plus, l'évolution aurait favorisé la disparition de la pubescence sur la tige et des cils à la marge des feuilles, de même qu'un cycle de développement plus rapide tel qu'observé en serre; ces trois caractères dérivés sont uniques à l'A. laurentianus et confirment son statut plus évolué.

La position ancestrale de l'A. frondosus favorise une origine nord-américaine pour la section Conyzopsis. A partir d'un taxon des plateaux semi-désertiques des Rocheuses américaines (A. frondosus), il y aurait eu différenciation d'une espèce à plus grande amplitude écologique préférant les plaines (A. brachyactis) à partir duquel il y aurait eu une spéciation rapide et récente d'une espèce endémique restreinte aux habitats côtiers de l'est du Canada (A. laurentianus). Les espèces dérivées pourraient résulter d'une réorganisation du pool génique lors d'une réduction extrême de l'effectif de la population ancestrale marginale. Les espèces nouvellement formées auraient ainsi acquis un génotype qui leur confère l'adaptation requise pour affronter



les conditions écologiques du nouveau milieu. L'uniformité génétique de l'A. brachyactis et l'A. laurentianus confirme leur origine à partir de peu d'individus fondateurs.

Diverses hypothèses ont été rapportées afin d'expliquer le patron de distribution des espèces de la section Conyzopsis. Fernald (1925) suggère que l'A. laurentianus aurait persisté dans les refuges côtiers de l'est de l'Amérique du Nord alors que Wu (1983) suggère une disjonction est Asie - est Amérique du Nord datant du début du Tertiaire pour l'A. brachyactis. Cependant, notre hypothèse phylogénétique nous amène à proposer une histoire plus récente pour la section Conyzopsis.

L'origine de plusieurs espèces herbacées de l'ouest de l'Amérique de Nord est associée aux périodes glaciaires-interglaciaires du Quaternaire (Raven & Axelrod, 1978). L'A. frondosus et l'A. brachyactis auraient pu se différencier successivement à cette époque et se réfugier au sud du glacier. Pendant les périodes interglaciaires, un étroit corridor non glacé (cf. cartes de glaciation, Dyke & Prest, 1987) permettant la migration d'espèces xériques réunissait le centre de l'Amérique du Nord à la région Alaska-Yukon (Lausi & Nimis, 1985). De plus au Pleistocène, le nord-ouest de l'Amérique du Nord était relié à la Sibérie par la Beringie (Hultén, 1937; Hopkins, 1967; Gjaerevoll, 1980). L'A. brachyactis aurait pu emprunter cette voie de migration pour atteindre le Yukon et finalement la Sibérie. Après la dernière glaciation, plusieurs facteurs auraient favorisé sa dispersion

rapide: les lacs et mers post-glaciaires (ex. mer de Champlain 10 000 ans BP), le vent, les habitats alternatifs pour les halophytes facultatives (calcaire et dépôts marneux) etc. L'A. brachyactis aurait pu ainsi atteindre l'est de l'Amérique du Nord. La présence de l'A. brachyactis à la Baie James résulterait également d'une migration post-glaciaire à partir de l'ouest (Riley & McKay, 1980). Plus récemment, l'utilisation de sel pour déglacer les routes et d'autres facteurs humains auraient contribué à l'introduction de plusieurs populations de l'A. brachyactis dans son aire de répartition.

Le golfe du Saint-Laurent est particulièrement riche en plantes endémiques (dont A. laurentianus) ou disjointes. Morisset (1971, 1974) et Rousseau (1974) ont discuté et présenté les hypothèses biogéographiques et écologiques formulées pour expliquer cette concentration de plantes rares. Bouchard et al. (1985) considèrent que les taxons rares ayant une affinité cordillérienne ou amphi-béringienne auraient pu migrer jusqu'à l'est du continent par un corridor discontinu à la marge sud du glacier. Le climat océanique, plus clément et humide, du golfe du Saint-Laurent aurait favorisé l'établissement de l'A. laurentianus et d'autres taxons rares associés aux habitats côtiers de l'est du Canada (rare en Nouvelle-Écosse (Maher et al., 1978) et au Nouveau-Brunswick (Hinds, 1983): Rumex persicarioides; rare en Nouvelle-Écosse (Maher et al., 1978) et au Québec (Bouchard et al., 1983): Stellaria humifusa; rare au Nouveau-Brunswick (Hinds, 1983): Lomatogonium rotatum et rare en Nouvelle-Écosse

(Maher et al., 1978): Calamagrostis neglecta (cf. espèces compagnes: appendice III, c).

Cette étude biosystématique nous a donc permis de déterminer la composition et les relations entre les espèces de la section Conyzopsis. Cependant, la position générique de la section reste encore à élucider.

La section Conyzopsis se définit par plusieurs caractères dérivés uniques au groupe. Elle est composée de plantes annuelles ou bisannuelles, autocompatibles, possédant un grand nombre de fleurs ligulées à rayons rudimentaires ou absents, disposées sur plusieurs rangées et un nombre chromosomique de base de  $\underline{x} = 7$ . La structure florale de ces espèces est d'apparence intermédiaire entre les genres Aster, Erigeron et Conyza, d'où la confusion au niveau de la position générique et la création d'un genre distinct, Brachyactis.

La position générique de la section Conyzopsis pourra être élucidée lorsque des études biosystématiques des espèces apparemment étroitement reliées dans Aster, Brachyactis, Erigeron ou Conyza seront complétées. Cependant, nous suggérons ici de conserver la section Conyzopsis au sein du genre Aster principalement à cause des liens phénétiques établis par les études de Semple et Brouillet (1980a) et de Jones et Young (1983) avec les Asters à  $\underline{x} = 8$  ainsi que l'affinité génotypique reflétée par la production d'hybrides expérimentaux entre l'A. modestus ( $\sigma$ ) et

l'A. frondosus (♀). Notre connaissance du groupe nous amène donc à proposer d'abord la recherche de liens phylogénétiques entre la section Conyzopsis et le genre Aster.

De plus, il serait probablement possible d'obtenir plus de précision sur le mode de spéciation de l'A. laurentianus à partir de l'A. brachyactis par des méthodes cytogénétiques. L'étude des caryotypes et de la méiose des espèces et des hybrides pourrait nous indiquer si les espèces présentent des différences chromosomiques structurales. Finalement, l'étude et l'interprétation d'un plus grand nombre de systèmes enzymatiques nous auraient probablement révélé que l'espèce dérivée ne contenait qu'un échantillon de la variabilité de l'espèce ancestrale, ce qui expliquerait les différences quant à leur amplitude écologique et leur aire de répartition.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams, W.T. & R.J. Joly. 1980. Genetics of allozyme variants in loblolly pine. *J. Hered.* 71: 33-40.
- Allard, R.W. 1975. The mating system and microevolution. *Genetics* 79: 115-126.
- Allen, G.A. 1984. Morphological and cytological variation in the Western North American Aster occidentalis complex (Asteraceae). *Syst. Bot.* 9: 175-192.
- Allen, G.A., M.L. Dean & K.L. Chambers. 1983. Hybridization studies in the Aster occidentalis (Asteraceae) polyploid complex of Western North America. *Brittonia* 35: 353-361.
- Anderson, W.R. 1980. Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* 207: 892-893.
- Anonyme. 1966. Discontinuous vertical gel electrophoresis using the E-C vertical gel electrophoresis system. E.C. Apparatus Corp. Bull. 11: 1-4.
- Argus, G.W. & K.M. Pryer. 1986. Preliminary list of the rare vascular plants of Canada. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- Avers, C.J. 1953. Biosystematic studies in Aster I. Crossing relationships in the Heterophylli. *Amer. J. Bot.* 40: 669-675.
- Avise, J.C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* 23: 465-481.
- Avise, J.C. 1976. Genetic differentiation during speciation. In *Molecular evolution*, ed. F. J. Ayala, 7: 106-122. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Ayala, F.J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8: 1-78.
- Ayala, F.J., J.R. Powell, M.L. Tracey, C.A. Mourao & S. Perez-Salas. 1972. Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV. Genic variation in natural populations of Drosophila willistoni. *Genetics* 70: 113-139.
- Barigozzi, C. ed. 1982. Mechanisms of speciation. *Prog. in Clinical and Biol. Res.* vol. 96. Alan R. Liss, New York.
- Basset, I.J. 1973. The Plantains of Canada. *Dep. Agricult., Res. Branch Monogr.* 7: 1-47.

- Baverstock, P.R., S.R. Cole, B.J. Richardson & C.H.S. Watts.  
1979. Electrophoresis and cladistics. Syst. Zool. 28:  
214-219.
- Bentham, G. 1873. Notes on the classification, history and geographic distribution of the Compositae. J. Linn. Soc. Bot. 13: 335-577.
- Bentham, G. & W.J. Hooker. 1873. Genera plantarum. Vol. 2, L. Reeve and Company, London.
- Bergmann, F. 1978. The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradient. Theor. Appl. Genet. 52: 57-64.
- Boissier, E. 1875. Flora orientalis. Vol 3: 169, Genevae et Basileae. Apud H. Georg. Lugduni.
- Boivin, B. 1966-67. Énumération des plantes du Canada. Provan-cheria 6. Mémoires de l'Herbier Louis-Marie. Les Presses de l'Université Laval. Québec.
- Boivin, B. 1972. Flora of the Prairie provinces: a handbook to the flora of the provinces of Manitoba, Saskatchewan and Alberta. Phytologia 22: 315-398.
- Bouchard, A., D. Barabé, M. Dumais & S. Hay. 1983. Les plantes vasculaires rares du Québec. Syllogeus no. 48. Musée National des Sciences Naturelles, Ottawa.
- Bouchard, A., D. Barabé, Y. Bergeron, M. Dumais & S. Hay. 1985. La phytogéographie des plantes vasculaires rares du Québec. Nat. Can. 112: 283-300.
- Bowden, W.M. 1966. In IOPB chromosome number reports VIII. Taxon 15: 279-284.
- Britton, N.L. & A. Brown. 1913. An illustrated flora of the northern United States, Canada and the British possessions. Vol 3: 434, Charles Scribner's Sons, New York.
- Brouillet, L. & J.P. Simon. 1980. Adaptation and acclimation of higher plants at the enzyme level: thermal properties of NAD malate dehydrogenase of two species of *Aster* (Asteraceae) and their hybrid adapted to contrasting habitats. Can. J. Bot. 58: 1474-1481.
- Brown, A.H.D. 1979. Enzyme polymorphism in plant populations. Theor. Pop. Biol. 15: 1-42.
- Burt, B.L. 1977. Aspects of diversification in the capitulum. In The biology and chemistry of the Compositae, eds. V.H. Heywood, J.B. Harbone and B.L. Turner, pp. 42-59. Academic Press, London.

- Bush, G. 1982. What do we really know about speciation? In Perspectives on evolution, ed. R. Milkman, pp. 119-128. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Buth, D.G. 1984. The application of electrophoretic data in systematic studies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 501-522.
- Catling, P.M. & S.M. McKay. 1980. Halophytic plants in Southern Ontario. Canadian Field-Naturalist 94: 248-258.
- Chapel, T., L. Iglesias, A. Barreto, F. Baisre & J.P. Simon. 1974. Simplified apparatus for vertical slab electrophoresis in polyacrylamide gels. Lab. Pract. 23: 311-312.
- Clegg, M.T. 1980. Measuring plant mating systems. BioScience 30: 814-818.
- Cooperrider, T.S. 1982. Endangered and threatened plants of Ohio. College of Biological Sciences, the Ohio State University, Columbus.
- Crawford, D.J. 1983. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In Isozymes in plant and breeding, Pt. A, eds. S.O. Tanksley and T.J. Orton, pp. 257-287. Elsevier, Amsterdam.
- Crawford, D.J. 1985. Electrophoretic data and plant speciation. Syst. Bot. 10: 405-416.
- Crawford, D.J. & D.E. Giannasi. 1982. Plant chemosystematics. BioScience 32: 114-124.
- Cronquist, A. 1943. Revision of the Western North American species of Aster centering about Aster foliaceus Lindl. Am. Midl. Nat. 29: 429-468.
- Dansereau, P. 1959. Phytogeographia laurentiana. II. The principal plant associations of the Saint Lawrence valley. Contr. Inst. Bot. Univ. Montreal 75: 1-147.
- Davis, B.J. 1964. Disc electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins. Ann. NY. Acad. Sci. 121: 404-427.
- Deam, C.C. 1940. Flora of Indiana. State of Indiana, Department of Conservation, Indianapolis. Publication No. 82.
- Dean, M.L. & K.L. Chambers. 1983. Chromosome numbers and evolutionary patterns in the Aster occidentalis (Asteraceae) polyploid complex of Western North America. Brittonia 35: 189-196.

- Douglas, G.W., G.W. Argus, H.L. Dickson & D.F. Branton. 1981. The rare vascular plants of the Yukon. Syllogeus no. 28. National Museum of Canada, Ottawa.
- D'Souza, L. 1972. Staining pollen tubes in the styles of cereals with cotton blue: fixation by ethanol-lactic acid for enhanced differentiation. Stain Technology 47: 107.
- Dyke, A.S. & V.K. Prest. 1987. Late wisconsinan and holocene history of the Laurentide Ice Sheet. Géographie Physique et Quaternaire 41: 237-263.
- Erskine, D.S. 1960. The plants of Prince Edward Island. Queen's Printer, Ottawa.
- Fernald, M.L. 1914. Some annual halophytic Asters of Maritime provinces. Rhodora 16: 57-61.
- Fernald, M.L. 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America. Memoirs of the Gray Herbarium 2: 239-342.
- Fernald, M.L. 1950. Gray's manual of botany, 8th ed. Am. Book Co., N.Y.
- Fernald, M.L. & K.M. Wiegand. 1910. The representatives of Erigeron acris in Northeastern America. Rhodora 12: 227 (footnote).
- Franchet, M.A. 1884. Plantae davidianae. I. Plantes de Mongolie, p. 162, G. Masson, Paris.
- Géhu, J.-M. & M.M. Grandtner. 1982. Les unités symphytosociologiques des sables côtiers des Îles-de-la-Madeleine, Québec. Nat. Can. 109: 205-212.
- Gillespie, J.H. & K. Kojima. 1968. The degree of polymorphism in enzymes involved in energy production compared to the non specific enzymes in two Drosophila ananassae populations. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 61: 582-585.
- Gjaerevoll, O. 1980. A comparison between the alpine plant communities of Alaska and Scandinavia. Acta Phytogeogr. Suec. 68: 83-88.
- Gleason, H.A. 1952. The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada, 2nd ed. Lancaster Press Inc., Lancaster.
- Gleason, H.A. & A. Cronquist. 1963. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. Van Nostrand Co., Princeton.



- Gottlieb, L.D. 1971. Gel electrophoresis: new approach to the study of evolution. *BioScience* 21: 939-944.
- Gottlieb, L.D. 1973. Genetic differentiation, sympatric speciation and the origin of a diploid species of Stephanomeria. *Amer. J. Bot.* 60: 545-554.
- Gottlieb, L.D. 1974. Genetic confirmation of the origin of Clarkia lingulata. *Evolution* 28: 244-250.
- Gottlieb, L.D. 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Mo. Bot. Garden* 64: 161-180.
- Gottlieb, L.D. 1981a. Electrophoretic evidence and plant populations. *Progress in Phytochemistry* 7: 1-46.
- Gottlieb, L.D. 1981b. Gene number in species of Astereae that have different chromosome numbers. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 78: 3726-3729.
- Gottlieb, L.D. 1982. Conservation and duplication of isozymes in plants. *Science* 216: 373-380.
- Gottlieb, L.D. 1984. Isozyme evidence and problem solving in plant systematics. In *Plant biosystematics*, ed. W.F. Grant. Academic Press, Orlando, Florida.
- Gottlieb, L.D. & G. Pilz. 1976. Genetic similarity between Gaura longifolia and its obligately outcrossing derivative G. demareei. *Syst. Bot.* 1: 181-187.
- Grandtner, M.M. 1966. Observations sur la végétation des marais des Iles-de-la-Madeleine. *Nat. Can.* 93: 771-777.
- Grandtner, M.M. 1967. Les ressources végétales des Iles-de-la-Madeleine. *Fonds Recherches Forest. Univ. Laval, Québec* 10: 1-53.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*, 2nd ed. Columbia Univ. Press, New York.
- Gray, A. 1873. Notes on Compositae and characters of certain genera and species. *Proc. Am. Acad. Arts and Sciences* 8: 647.
- Gray, A. 1880. Contributions to North American botany. I. Notes on some Compositae. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sciences* 16: 78-102.
- Gray, A. 1886. *Synoptical flora of North America*. Ivison, Blakeman, Taylor & Co., New York.
- Grierson, A.J.C. 1964. A revision of the Asters of the Himalayan area. *Notes R.B.G. Edinb.* 26: 67-163.

- Gustafsson, A. 1946-1947. Apomixis in higher plants. Lunds Universitets Arsskrift 42-43: 1-370.
- Hamrick, J.L., Y.B. Linhart & J.B. Mitton. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 173-200.
- Heslop-Harrison, Y. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. Am. Bot. 41: 1233-1258.
- Hinds, H.R. 1983. Les plantes vasculaires rares du Nouveau-Brunswick. Syllogeus no. 50. Musée National des Sciences Naturelles, Ottawa.
- Hinds, H.R. 1986. Flora of New Brunswick. Primrose Press, Fredericton.
- Hitchcock, C.L., A. Cronquist, M. Ownbey, J.W. Thompson. 1955. Vascular plants of the Pacific Northwest. University of Washington Press, Seattle.
- Hoffmann, O. 1894. Compositae. In Die naturlichen pflanzenfamilien, eds. A. Engler and K. Prantl, IV (5): 87-391.
- Holmgren, P.K., W. Keuken & E.K. Schofield. 1981. Index herbariorum. Part 1. The herbaria of the world. 7<sup>th</sup> ed. Regnum Vegetabile vol. 106. Dr. W. Junk B.V., publishers, The Hague, Boston.
- Hooker, W.J. 1876. Icones plantarum. Vol 12: 6. Williams and Norgate, Covent Garden, London.
- Hooker, W.J. 1881. The flora of British India. Vol. 3, L. Reeve and Company, London.
- Hopkins, D.M. ed. 1967. The Bering Land Bridge. Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- Houle, F. & L. Brouillet. 1985. Chromosome number determinations in Aster section Conyzopsis (Asteraceae). Brittonia 37: 369-372.
- Houle, F. & A. Legault. 1986. Aster laurentianus Fern. and its habitat in Prince Edward Island National Park. Parks Canada, Halifax, contract no. 86/87-50.
- Hultén, E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary Period. Stockholm.
- Hultén, E. 1968. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford University Press, Stanford.

- Hurst, B. 1933. Flowering plants and ferns of Prince Edward Island. Trans. Roy. Can. Inst. 19: 251-273.
- Hurst, B. 1940. A new flora of Prince Edward Island. Guardian Printing Office, Charlottetown.
- Jeffrey, C. 1977. Corolla forms in Compositae - some evolutionary and taxonomic speculations. In The biology and chemistry of the Compositae, eds. V.H. Heywood, J.B. Harborne and B.L. Turner, pp. 111-119. Academic Press, London.
- Johnson, G.B. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism: polymorphism among enzyme loci is related to metabolic function. Science 184: 28-37.
- Jones, A.G. 1974. Aster ericoides L. east of the Mississippi River. Amer. Midl. Nat. 92: 466-475.
- Jones, A.G. 1976. Environmental effects on the percentage of stainable and presumed normal pollen in Aster (Compositae). Amer. J. Bot. 63: 657-663.
- Jones, A.G. 1980a. A classification of the New World species of Aster (Asteraceae). Brittonia 32: 230-239.
- Jones, A.G. 1980b. Data on chromosome numbers in Aster (Asteraceae), with comments on the status and relationship of certain North American species. Brittonia 32: 240-261.
- Jones, A.G. 1984. Nomenclatural notes on Aster (Asteraceae). II. New combinations and some transfers. Phytologia 55: 373-388.
- Jones, A.G. 1985. Chromosomal features as generic criteria in the Astereae. In The generic concept in the Compositae: a symposium, eds. M.L. Lane and B.L. Turner. Taxon 34: 44-54.
- Jones, A.G. & D. Young. 1983. Generic concepts of Aster (Asteraceae): a comparison of cladistic, phenetic and cytological approaches. Syst. Bot. 8: 74-84.
- Kartesz, J.T. & R. Kartesz. 1977. The biota of North America. Part 1: Vascular plants. Volume 1: Rare plants. Biota of North America Committee, Pittsburgh.
- Kitamura, S. 1960. Flora of Afghanistan. Comm. Kyoto Univ. Sci. Exped. Karakoram and Hindukush, 1955. Vol. 2.
- Kitamura, S. ed. 1964. Plants of West Pakistan and Afghanistan. Comm. Kyoto Univ. Sci. Exped. Karakoram and Hindukush, 1955. Vol. 3.

- Lamoureux, G. & M.M. Grandtner. 1976. Contribution à l'étude écologique des dunes mobiles. I. Les éléments phytosociologiques. Can. J. Bot. 55: 158-171.
- Lausi, D. & P.L. Nimis. 1985. Quantitative phytogeography of the Yukon Territory (NW Canada) on a chorological-phytosociological basis. Vegetatio 59: 9-20.
- Ledebour, C.F. von. 1845-46. Flora Rossica. Vol. 2: 495.
- Lee, Y.M., H.P. Miria & F.J. Ayala. 1981. Superoxyde dismutase in Drosophila melanogaster: biochemical and structural characterization of allozyme variants. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 78: 7052-7055.
- Levin, D.A. 1971. The origin of reproductive isolating mechanism in flowering plants. Taxon 20: 91-113.
- Lewontin, R.C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia Univ. Press, New York.
- Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in Leavenworthia (Cruciferae). Cont. Gray. Herb. Harvard Univ. 195: 3-134.
- Lorimer, N. 1979. Genetics of superoxyde dismutase in the forest tent caterpillar and other organism. J. Hered. 70: 199-204.
- Löve, A. & D. Löve. 1982. In IOPB chromosome number reports LXXV. Taxon 31: 342-368.
- Loveless, M.D. & J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 65-95.
- Macoun, J. 1883-1903. Catalogue of Canadian plants. Vol. 5, Dawson, Montreal.
- Maher, R.V., D.J. White, G.W. Argus & P.A. Keddy. 1978. The rare vascular plants of Nova Scotia. Syllogeus no. 18. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- Marie-Victorin, F. 1926. Nouvelles études sur les Composées du Québec. Contributions du Laboratoire de Botanique de l'Université de Montréal 8. (Extrait, sans changement de pagination, des Transactions of the Royal Society of Canada, Serie 3, 20 (Section V): 461-482).
- Marie-Victorin, F. 1964. Flore laurentienne, ed. 2. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.

- McGregor, R.L. & Barkley, T.M. 1977. Atlas of the flora of the Great Plains. The Iowa State University Press, Ames.
- Morisset, P. 1971. Endemism in the vascular plants of the Gulf of St. Lawrence. *Nat. Can.* 98: 167-177.
- Morisset, P. 1974. Localisation et écologie des plantes arctiques-alpines rares dans le parc national Forillon. Ministère des Affaires Indiennes et du Nord, Direction des Parcs Nationaux et des Lieux Historiques.
- Morton, J.K. 1981. Chromosome numbers in Compositae from Canada and the USA. *Bot. J. Linn. Soc.* 82: 357-368.
- Munz, P.A. 1959. A California flora. University of California Press, Berkeley.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18: 121-144.
- Ornstein, L. 1964. Disc electrophoresis. I. Background and theory. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 121: 321-349.
- Porsild, A.E. & W.J. Cody. 1980. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- Powell, A.M. 1969. Taxonomy of Perityle section Pappothrix (Compositae-Peritylinae). *Rhodora* 71: 58-93.
- Powell, A.M. 1972a. Artificial hybridizations in the subtribe Peritylinae (Compositae-Helenieae). *Amer. J. Bot.* 59: 760-768.
- Powell, A.M. 1972b. Taxonomy of Pericome (Compositae-Peritylinae). *Southw. Naturalist* 18: 335-339.
- Powell, A.M. 1973. Taxonomy of Perityle section Laphamia (Compositae-Peritylinae). *Sida* 5: 61-128.
- Powell, A.M. 1974. Taxonomy of Perityle section Perityle (Compositae-Peritylinae). *Rhodora* 76: 229-306.
- Powell, A.M. 1978. Systematics of Flaveria (Flaveriinae-Asteraceae). *Ann. Mo. Bot. Gard.* 65: 590-636.
- Powell, A.M. 1985. Crossing data as generic criteria in the Asteraceae. In *The generic concept in the Compositae: a symposium*, eds. M.L. Lane and B.L. Turner. *Taxon* 34: 55-60.

- Printz, H. 1921. The vegetation of the Siberian-Mongolian frontiers. P. 416, Det Kongelige Norske Videnskabers, Selskab.
- Raven, P.H. & D.I. Axelrod. 1978. Origin and relationships of the California flora. Univ. Calif. Publ. Bot. 72: 1-134.
- Riley, J.L. & S.M. McKay. 1980. The vegetation and phytogeography of coastal southwestern James Bay. Life Science Contributions no 124, Royal Ontario Museum, Toronto.
- Rousi, A. 1965. Biosystematic studies on the species aggregate Potentilla anserina L. Ann. Bot. Fenn. 2: 47-112.
- Rousseau, C. 1968. Histoire, habitat et distribution de 220 plantes introduites au Québec. Nat. Can. 95: 49-171.
- Rousseau, C. 1974. Géographie floristique du Québec/Labrador. Distribution des principales espèces vasculaires. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Scandalios, J.G. 1969. Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants: a review. Biochem. Genet. 3: 37-79.
- Scoggan, H.J. 1957. Flora of Manitoba. Natl. Mus. Can. Bull. 140: 1-619.
- Scoggan, H.J. 1979. The Flora of Canada. Vol. 4: 1498-1499. National Museum of Canada, Ottawa.
- Semple, J.C. 1982. Observations on the morphology and cytology of Aster hemisphaericus, A. paludosus and A. chapmanii (Asteraceae) with comments on chromosomal base number and phylogeny of Aster subg. Aster sect. Heleastrum. Syst. Bot. 7: 60-70.
- Semple, J.C. & L. Brouillet. 1980a. A synopsis of North American Asters: the subgenera, sections and subsections of Aster and Lasallea. Amer. J. Bot. 67: 1010-1026.
- Semple, J.C. & L. Brouillet. 1980b. Chromosome numbers and satellite chromosome morphology in Aster and Lasallea. Amer. J. Bot. 67: 1027-1039.
- Semple, J.C., J.G. Chmielewski & C.C. Chinnappa. 1983. Chromosome number determinations in Aster L. (Compositae) with comments on cytogeography, phylogeny and chromosome morphology. Amer. J. Bot. 70: 1432-1443.
- Semple, J.C. & S.B. Heard. 1987. The Asters of Ontario: Aster L. and Virgulus Raf. (Compositae: Astereae). University of Waterloo Biology Series No. 30, Waterloo.

- Simpson, G.G. 1951. The species concept. *Evolution* 5: 285-298.
- Stebbins, G.L. 1982. Plant speciation. In *Mechanisms of speciation*, ed. C. Barigozzi, *Prog. in Clinical and Biol. Res.* 96: 21-39. Alan R. Liss, New York.
- Stucky, J. 1978. Hybridization between Aster and Machaeranthera and its taxonomic significance. *Amer. J. Bot.* 65: 125-133.
- Svenson, H.K. 1927. Studies of interior distribution of maritime plants. 1. Effects of post-Pleistocene marine submergence in Eastern North America. *Rhodora* 29: 41-48, 57-72, 87-93, 105-114.
- Tamamschjan, O. 1959. Astereae. In *Flora U.R.S.S.*, ed. V.L. Komarov, *Bot. Inst. Acad. Sci. U.R.S.S.* 25: 24-290. Leningrad.
- Taylor, R.L. & B. MacBryde. 1977. *Vascular plants of British Columbia: a descriptive resource inventory.* Univ. of British Columbia Press, Vancouver.
- Templeton, A.R. 1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* 34: 719-729.
- Templeton, A.R. 1981. Mechanism of speciation: a population genetic approach. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 23-48.
- Templeton, A.R. 1982. Genetic architectures of speciation. In *Mechanisms of speciation*, ed. C. Barigozzi, *Prog., in Clinical and Biol. Res.* 96: 105-121. Alan R. Liss, New York.
- Thannheiser, D. 1984. The coastal vegetation of Eastern Canada. Ed. G.F. Bennet. *Memorial University of Newfoundland, Occasional Papers in Biology* no. 8.
- Torrey, J. & A. Gray. 1841. *Flora North America* 2: 162. Wiley and Putnam, N.Y.
- Uttal, L.J. 1962. Synthesis of Aster Herveyi. *Rhodora* 64: 113-117.
- Van Faasen, P. 1971. The genus Aster in Michigan. I. Distribution of the species. *Michigan Bot.* 10: 99-106.
- Via, S. & R. Lande. 1985. Genotype environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-523.

- Ward, R.D. 1977. Relationship between enzyme heterozygosity and quaternary structure. *Biochem. Genet.* 15: 123-135.
- Wetmore R.H. & A.L. Delisle. 1939. Studies in the genetics and cytology of two species in the genus Aster and their polymorphy in nature. *Amer. J. Bot.* 26: 1-12.
- White, M.J.D. 1978. Modes of speciation. Freeman and Co., San Francisco.
- Wu, Z. 1983. On the significance of Pacific intercontinental discontinuity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70: 577-590.
- Yeh, F.C. & D. O'Malley. 1981. Enzyme variations in natural populations of Douglas-fir Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco from British Columbia. 1. Genetic variation patterns in coastal populations. *Silvae Genetica.* 29: 83-92.



APPENDICE I

Échantillon de la section Conyzopsis

a) Aster frondosus (Nutt.) T. & G.: États-Unis

Nos des populations	Localités	Dates
<u>Semple</u> & <u>Brouillet</u> <u>7194</u>	Orégon: Co. Harney, Riley	1983-09-04
<u>H</u> & <u>L</u> <u>40</u>	Orégon: Co. Deschutes, Redmond	1984-09-09
<u>H</u> & <u>L</u> <u>41</u> , <u>42</u> , <u>43</u>	Orégon: Co. Crook, Crooked River	1984-09-10
<u>H</u> & <u>L</u> <u>44</u>	Orégon: Co. Harney, Riley	1984-09-12
<u>H</u> & <u>L</u> <u>45</u>	Orégon: Co. Lake, Lakeview	1984-09-13
<u>H</u> & <u>L</u> <u>46</u>	Orégon: Co. Lake, Crump Lake	1984-09-14
<u>H</u> & <u>L</u> <u>47</u>	Californie: Co. Siskiyou, Tule Lake	1984-09-15
<u>H</u> & <u>L</u> <u>48</u>	Orégon: Co. Lake, Silver Lake	1984-09-16

Permis d'importation #43494 Agriculture Canada  
Certification phytosanitaire #6003 Département d'agriculture,  
Orégon

b) Aster brachyactis S.F. Blake: Canada

Nos des populations	Localités	Dates
<u>Hudson</u> <u>3877</u> (de V. Harms, 1982)	Saskatchewan: O de Saskatoon, Asquith	1979-10-07
<u>H</u> & <u>L</u> <u>1</u>	Québec: Co. Vaudreuil, Ile-Perrot	1982-10-05
<u>H</u> & <u>L</u> <u>2</u>	Québec: Ile-de-Montréal, Cap St-Jacques	1982-10-05
<u>H</u> & <u>L</u> <u>3</u> , <u>4</u> , <u>5</u>	Québec: Co. Mégantic, Black Lake	1982-10-09
<u>H</u> & <u>L</u> <u>6</u> , <u>7</u> , <u>8</u>	Québec: Co. Mégantic, Thetford Mines	1982-10-09

<u>H &amp; L 10</u> , <u>13</u>	Québec: Ile-de-Montréal, Pointe-Claire	1982-10-17
<u>H &amp; L 11</u> , <u>12</u>	Québec: Ile-de-Montréal, Pierrefonds	1982-10-17
<u>H &amp; L 14</u>	Québec: Ile-de-Montréal, Montréal	1982-10-20
<u>H &amp; L 30</u>	Québec: Co. Drummond, Drummondville	1983-09-20
<u>H &amp; L 31</u>	Québec: Co. Lévis, Saint-Romuald-d'Etchemin	1983-09-20
<u>H &amp; L 32</u>	Québec: Co. Nicolet, Sainte-Brigitte	1983-09-20
<u>H &amp; L 33</u>	Québec: Co. Chambly, Boucherville	1983-09-20
<u>H &amp; L 34</u>	Québec: Co. Terrebonne, St-Antoine	1983-09-25
<u>H &amp; L 35</u>	Québec: Co. Shefford, Waterloo	1983-10-10
<u>H &amp; L 36</u>	Québec: Co. Chambly, Chambly	1983-10-10
<u>H &amp; L 37</u>	Québec: Co. Rouville, Richelieu	1983-10-10
<u>H &amp; L 38</u>	Québec: Co. L'Assomption, Le Gardeur	1983-10-26
<u>H &amp; L 39</u>	Québec: Co. L'Assomption, Repentigny	1983-10-26
<u>H &amp; L 50</u>	Alberta: O de Lethbridge, Monarch	1984-09-25
<u>H &amp; L 51</u>	Alberta: SE de Medecine Hat, Irvine	1984-09-26
<u>H &amp; L 52</u>	Saskatchewan: NE de Cabri, Kyle	1984-09-27
<u>H &amp; L 53</u>	Saskatchewan: E de Saskatoon	1984-09-28
<u>H &amp; L 54</u>	Saskatchewan: Kindersley	1984-09-29
<u>H &amp; L 55</u>	Alberta: SE de Calgary	1984-10-01

<u>H &amp; L 60</u>	Québec: Co. Mégantic, Black Lake	1984-10-13
<u>H &amp; L 61</u>	Québec: Ile-de-Montréal, Montréal	1984-10-16
<u>H &amp; L 62</u>	Nouveau-Brunswick: Co. Westmorland, Moncton	1984-10-27

c) Aster laurentianus Fernald: Canada

<u>Nos des populations</u>	<u>Localités</u>	<u>Dates</u>
<u>H &amp; L 15</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Anse aux Étangs	1983-09-16
<u>H &amp; L 20</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Baie du Havre aux Basques	1983-09-16
<u>H &amp; L 70</u>	Nouveau-Brunswick: Co. Gloucester, Ile Miscou	1984-10-22
<u>H &amp; L 71</u>	Nouveau-Brunswick: Co. Gloucester, Val-Comeau	1984-10-23
<u>H &amp; L 72</u>	Ile-du-Prince-Édouard: Co. Queens, Parc National I.P.E., Covehead Bay	1984-10-26
<u>H &amp; Bt 80, 81, 82</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Ile de la Grande Entrée	1985-09-24
<u>H &amp; Bt 83, 84</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Ile de l'Est	1985-09-25
<u>H &amp; Bt 85</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Baie du Havre aux Basques	1985-09-26
<u>H &amp; Bt 86</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Anse aux Étangs	1985-09-26
<u>H &amp; Bt 87</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Ile du Cap aux Meules	1985-09-26
<u>H &amp; Bt 88</u>	Québec: Iles-de-la-Madeleine, Ile du Havre Aubert	1985-09-27

<u>P.E.I.-1</u>	Ile-du-Prince-Édouard: Co.	1986-09-27
	Queens, Parc National I.P.E.,	
	Covehead Bay	
<u>P.E.I.-2</u>	Ile-du-Prince-Édouard: Co.	1986-09-28
	Queens, Long Pond	
<u>P.E.I.-3</u>	Ile-du-Prince-Édouard: Co.	1986-09-28
	Prince, Tignish	

---

Permis de récolte dans le Parc National I.P.E. #86/4 Parcs  
Canada.

APPENDICE II

Paramètres statistiques des variables  
estimées chez la section Conyzopsis

Espèces Variables	<u>A. frondosus</u>	<u>A. brachyactis</u>	<u>A. laurentianus</u>
Tige (longueur)			
$\bar{x}$ (cm)	17,54	19,76	12,27
Sx	13,70	11,64	7,09
N	27	44	42
min. et max. (cm)	(3,6) (50,7)	(1,9) (61,5)	(1,1) (30,5)
Feuille (longueur)			
$\bar{x}$ (cm)	3,24	3,55	3,16
Sx	1,38	1,98	1,28
N	22	41	37
min. et max. (cm)	(0,9) (6,0)	(1,2) (9,25)	(1,1) (6,5)
Feuille (largeur maximale)			
$\bar{x}$ (cm)	0,42	0,35	0,46
Sx	0,16	0,10	0,14
N	22	40	38
min. et max. (cm)	(0,19) (1,0)	(0,19) (0,61)	(0,16) (0,98)
Feuille (position de la largeur maximale)			
$\bar{x}$	0,71	0,17	0,6
Capitule (largeur)			
$\bar{x}$ (cm)	1,41	1,38	0,98
Sx	0,36	0,31	0,23
N	23	25	24
min. et max. (cm)	(0,6) (2,0)	(0,9) (2,0)	(0,5) (1,4)
Tégule externe (longueur)			
$\bar{x}$ (cm)	0,67	0,75	0,75
Sx	0,18	0,17	0,14
N	24	26	23
min. et max. (cm)	(0,42) (0,9)	(0,45) (1,18)	(0,52) (1,09)
Tégule externe (largeur maximale)			
$\bar{x}$ (cm)	0,159	0,114	0,161
Sx	0,045	0,016	0,037
N	24	25	23
min. et max. (cm)	(0,098) (0,26)	(0,088) (0,147)	(0,108) (0,245)

Espèces Variables	<u>A. frondosus</u>	<u>A. brachyactis</u>	<u>A. laurentianus</u>
Fleur pistillée (longueur ligule)			
$\bar{x}$ (cm)	0,329	0,188	0,173
Sx	0,098	0,031	0,043
N	10	10	10
min. et max. (cm)	(0,228) (0,5)	(0,136) (0,241)	(0,099) (0,247)
Fleur pistillée (longueur tube)			
$\bar{x}$ (cm)	0,313	0,225	0,241
Sx	0,069	0,031	0,024
N	10	10	10
min. et max. (cm)	(0,191)(0,469)	(0,173) (0,272)	(0,185) (0,272)
Fleur hermaphro- dite (longueur lobe)			
$\bar{x}$ (cm)	0,037	0,029	0,029
Sx	0,0057	0,0027	0,0073
N	10	9	10
min. et max. (cm)	(0,027)(0,042)	(0,027) (0,034)	(0,019) (0,042)
Fleur hermaphro- dite (longueur limbe)			
$\bar{x}$ (cm)	0,170	0,170	0,177
Sx	0,0187	0,0046	0,0290
N	9	6	10
min. et max. (cm)	(0,141)(0,195)	(0,164) (0,176)	(0,145) (0,248)
Fleur hermaphro- dite (longueur tube)			
$\bar{x}$ (cm)	0,273	0,183	0,192
Sx	0,0340	0,0233	0,0305
N	9	6	10
min. et max. (cm)	(0,237)(0,347)	(0,16) (0,221)	(0,16) (0,256)



APPENDICE III

Liste des espèces compagnes récoltées  
avec les taxons de la section Conyzopsis  
(spécimens témoins déposés à MT)

a) Espèces compagnes de l'A. frondosus (Nutt.) T. & G.

Espèces	Nos des populations
<u>Agropyron cristatum</u> (L.) Gaertn	44
<u>Artemisia ludoviciana</u> Nutt.	41
<u>Aster adscendens</u> Lindl.	44, 45, 46
<u>Aster occidentalis</u> (Nutt.) T. & G.	41
<u>Atriplex confertifolia</u> (Torr. & Frem.) Wats.	44
<u>Atriplex rosea</u> L.	40
<u>Bassia hyssopifolia</u> (Pall.) Ktze.	44
<u>Centaurea repens</u> L.	41
<u>Chenopodium Botrys</u> L.	42
<u>Eleocharis palustris</u> (L.) R. & S.	40
<u>Epilobium minutum</u> Lindl.	44
<u>Equisetum variegatum</u> Schleich.	42
<u>Gnaphalium palustre</u> Nutt.	40
<u>Haplopappus racemosus</u> (Nutt.) Torr.	45
<u>Lagophylla ramosissima</u> Nutt.	42
<u>Lepidium perfoliatum</u> L.	46
<u>Machaeranthera canescens</u> (Pursh) Gray	41
<u>Mimulus glabratus</u> KBK. var. <u>Fremontii</u> (Benth.) Grant	40
<u>Myosotis laxa</u> Lehm.	40
<u>Nitrophila occidentalis</u> (Mog.) Wats.	44
<u>Oenothera pallida</u> Lindl.	46
<u>Phleum arenarium</u> L.	44

<u>Plantago major</u> L. var. <u>pachyphylla</u> Pilger.	40, 41
<u>Polygonum coccineum</u> Muhl.	46
<u>Porterella carnulosa</u> (H. & A.) Torr.	48
<u>Potentilla newberryi</u> Gray	48
<u>Puccinellia distans</u> (L.) Parl.	40
<u>Scutellaria antirrhinoides</u> Benth.	42
<u>Veronica Anagallis-aquatica</u> L.	41

b) Espèces compagnes de l'A. brachyactis S.F. Blake.

<u>Espèces</u>	<u>Nos des populations</u>
<u>Agropyron repens</u> (L.) Beauv.	61
<u>Amaranthus albus</u> L.	50
<u>Ambrosia artemisiifolia</u> L.	61
<u>Artemisia vulgaris</u> L.	61
<u>Aster ericoides</u> L.	52
<u>Aster hesperius</u> Gray	50, 53
<u>Aster simplex</u> Willd.	61
<u>Avena sativa</u> L.	60
<u>Bidens frondosa</u> L.	61
<u>Chenopodium album</u> L.	50, 61
<u>Chenopodium salinum</u> Standl.	51
<u>Chrysanthemum Leucanthemum</u> L.	60
<u>Cichorium Intybus</u> L.	61
<u>Daucus Carota</u> L.	61
<u>Echinochloa crusgalli</u> (L.) Beauv.	61
<u>Erigeron canadensis</u> L.	52, 61

<u>Erucastrum gallicum</u> (Willd.) Schulz.	52
<u>Fragaria virginiana</u> Duchesne	60
<u>Gnaphalium obtusifolium</u> L.	53
<u>Heterotheca villosa</u> (Pursh.) Shinnars	52
<u>Hypericum perforatum</u> L.	60
<u>Kochia Scoparia</u> (L.) Roth.	52, 53, 61
<u>Lepidium densiflorum</u> Schrad.	61
<u>Lotus corniculatus</u> L.	60
<u>Medicago lupulina</u> L.	61
<u>Melilotus officinalis</u> (L.) Lam.	60, 61
<u>Mentha arvensis</u> L.	50
<u>Phragmites communis</u> Trin.	60, 61
<u>Poa compressa</u> L.	61
<u>Populus balsamifera</u> L.	60
<u>Potentilla anserina</u> L. ssp. <u>anserina</u>	50
<u>Prunella vulgaris</u> L.	60
<u>Rumex domesticus</u> Hartm.	60
<u>Rumex mexicanus</u> Meisn.	61
<u>Salicornia rubra</u> Nels.	54
<u>Salix Bebbiana</u> Sarg.	60
<u>Salix eriocephala</u> Michx.	60
<u>Salix lucida</u> Muhl. ssp. <u>caudata</u> (Nutt.) Argus	50
<u>Setaria glauca</u> (L.) Beauv.	61
<u>Solidago canadensis</u> L.	60
<u>Solidago graminifolia</u> (L.) Salisb.	60, 61
<u>Sonchus asper</u> (L.) Hill	60
<u>Sonchus oleraceus</u> L.	61

<u>Sonchus uliginosus</u> Bieb.	50
<u>Taraxacum officinale</u> Weber	61
<u>Trifolium hybridum</u> L.	60, 61
<u>Trifolium pratense</u> L.	60, 61
<u>Trifolium repens</u> L.	60, 61
<u>Vicia Cracca</u> L.	61

c) Espèces compagnes de l'A. laurentianus Fernald.

Espèces	Nos des populations
<u>Agrostis alba</u> L. var. <u>palustris</u> (Huds.) Pers.	71, 81, 85, PEI-1, PEI-2, PEI-3
<u>Agrostis scabra</u> Willd.	70, 71, 81, 83
<u>Arenaria peploides</u> L.	80
<u>Artemisia Stelleriana</u> Bess.	80, PEI-2
<u>Bidens tripartita</u> L.	85
<u>Calamagrostis canadensis</u> (Michx) Nutt.	81
<u>Calamagrostis neglecta</u> (Ehrh.) Gaertn, Mey. & Schreb. (rare en N.E.)	81, 83
<u>Cakile edentula</u> (Bigel.) Hook.	PEI-2
<u>Carex paleacea</u> Wahlenb.	84
<u>Cicuta bulbifera</u> L.	81
<u>Eleocharis halophila</u> Fern. & Brack.	83, 85, PEI-1, PEI-2
<u>Elymus arenarius</u> L.	80, PEI-3
<u>Euphrasia artica</u> Lange	84
<u>Gallium trifidum</u> L.	70, 81, 85, PEI-1
<u>Glaux maritima</u> L. var. <u>obtusifolia</u> Fern.	71, 81, 82, 87, PEI-3

<u>Hippuris vulgaris</u> L.	70
<u>Hypericum virginicum</u> L. var. <u>Fraseri</u> (Spach) Fern.	81, PEI-1
<u>Juncus balticus</u> Willd. var. <u>littoralis</u> Engelm.	83, PEI-2, PEI-3
<u>Lemna minor</u> L.	PEI-2
<u>Limosella subulata</u> Ives	83, PEI-2
<u>Lomatogonium rotatum</u> L. (rare au N.B.)	84
<u>Matricaria matricarioides</u> (Less.) Porter	70
<u>Oenothera</u> L. sp	PEI-2
<u>Plantago maritima</u> L.	80, 81, 83, 85 PEI-1, PEI-3
<u>Polygonum Fowleri</u> Robins	70
<u>Potentilla anserina</u> ssp. <u>egedii</u> (Wormsk.) Hüt.	70, 80, 81, 83, 85, PEI-1
<u>Pucinellia paupercula</u> (Holm.) Fern. & Weath.	80, 83
<u>Rumex persicarioides</u> L. (rare en N.E. et N.B.)	70
<u>Sagina procumbens</u> L.	81
<u>Salicornia europaea</u> L.	71, 84, 85
<u>Scirpus americanus</u> Pers.	71, PEI-1, PEI-2, PEI-3
<u>Scirpus paludosus</u> Nels. var. <u>atlanticus</u> Fern.	83, 85
<u>Solidago sempervirens</u> L.	PEI-3
<u>Spartina alterniflora</u> Loisel.	82, 85
<u>Spartina pectinata</u> Link.	71, 81, PEI-2
<u>Stellaria humifusa</u> Rottb. (rare en N.E. et Qué.)	83
<u>Trifolium procumbens</u> L.	84, PEI-2

<u>Triglochin maritima</u> L.	70, 83
<u>Triglochin palustris</u> L.	81

- d) Espèces compagnes de l'A. frondosus (Nutt.) T. & G., de l'A. brachyactis S.F. Blake et de l'A. laurentianus Fernald.

Espèces	Nos des populations
<u>Atriplex patula</u> L.	47, 54, 60, 61, 70, 80, 81, 83, 85, PEI-1, PEI-2
<u>Gnaphalium uliginosum</u> L.	3, 41, 70, 81
<u>Hordeum jubatum</u> L.	44, 50, 52, 60, 61, 71, 81, 83, 85, 88
<u>Juncus bufonius</u> L.	40, 53, 60, 70, 80, 81, 83, 85, PEI-1, PEI-2
<u>Rumex maritimus</u> L. var. <u>fueginus</u> (Phil.) Dusen	41, 50, 51, 80, 81, 83, 85, PEI-1, PEI-2

- e) Espèces compagnes de l'A. frondosus (Nutt.) T. & G. et de l'A. brachyactis S.F. Blake.

Espèces	Nos des populations
<u>Artemisia biennis</u> Willd.	41, 61
<u>Cirsium</u> Mill. sp.	45, 53
<u>Chenopodium glaucum</u> L.	41, 50, 51, 54, 60, 61
<u>Panicum capillare</u> L.	40, 61
<u>Polygonum aviculare</u> L.	45, 47, 50, 52, 60, 61
<u>Polygonum lapathifolium</u> L.	44, 50, 52
<u>Polypogon monspeliensis</u> (L.) Desf.	41, 44, 50

<u>Rumex crispus</u> L.	41, 50, 61
<u>Salix interior</u> Rowlee	42, 44, 50
<u>Salsola Kali</u> L. var. <u>tenuifolia</u> Tausch.	40, 42, 47, 52
<u>Thlaspi arvense</u> L.	43, 52
<u>Xanthium strumarium</u> L.	41, 61

- f) Espèces compagnes de l'A. frondosus (Nutt.) T. & G. et de l'A. laurentianus Fernald.

Espèces	Nos des populations
<u>Bidens cernua</u> L.	40, 41, 44, 70, 81, 83, PEI-1, PEI-2

- g) Espèces compagnes de l'A. brachyactis S.F. Blake et de l'A. laurentianus Fernald.

Espèces	Nos des populations
<u>Aster novi-belgii</u> L.	60, 81, 83, PEI-2
<u>Epilobium glandulosum</u> Lehm.	50, 71, 81, PEI-2
<u>Leontodon autumnalis</u> L.	60, 61, 70, 81
<u>Matricaria maritima</u> L.	61, 81, 85, PEI-2
<u>Plantago major</u> L.	50, 60, 61, 81
<u>Ranunculus Cymbalaria</u> Pursh.	51, 81, 83, PEI-1, PEI-2, PEI-3
<u>Spergularia marina</u> (L.) Griseb. var. <u>leiosperma</u> (Kindb.) Gürke	52, 71, 80, 81, 83, 85
<u>Tussilago Farfara</u> L.	60, 71



## REMERCIEMENTS

Nous désirons remercier toutes les personnes qui ont collaboré à cette étude et leur témoigner notre gratitude.

En particulier, Dr Luc Brouillet pour ses conseils et le soutien apporté au cours de cette recherche.

Dr Jean-Pierre Simon pour nous avoir permis de bénéficier de son expertise et de son laboratoire lors des analyses électrophorétiques.

M. André Legault pour son assistance sur le terrain et son aide de toute première importance dans l'identification des espèces compagnes et la réalisation des cartes de distribution.

Dr William Grant, de l'Université McGill et Dr Pierre Morisset, de l'Université Laval pour leur disponibilité et leurs précieux conseils en cytogénétique.

Dr John Semple, de l'Université de Waterloo, Dr Vernon Harms, de l'Université de Saskatchewan, Dr Geraldine Allen, de l'Université de Victoria et Mme Hélène Brousseau pour nous avoir procuré les plantes nécessaires à nos études.

Le Jardin botanique de Montréal et son personnel, en particulier M. Sylvain Lebourier, pour nous avoir permis de

maintenir une collection de plantes vivantes en serre. M. Alain Guerrier nous a aussi aidé en ce sens.

Dr Mohamed Ather Ali, Dr Pierre Couillard, Dr Jean-Marie Demers et M. Normand Laurier de Wild-Leitz Canada, pour nous avoir aimablement prêté l'équipement nécessaire à nos travaux de cytologie.

M. Stuart Hay et le personnel de tous les herbiers consultés pour nous avoir permis d'étudier les collections de matériel séché.

Dr Joachim Vieth, pour la traduction de textes allemands et M. Remigiusz Mielcarek, pour la traduction de textes russes.

M. Jean-Luc Verville et Mme Louise Pelletier pour leur collaboration à la réalisation des photographies.

Merci également à toutes les étudiantes qui ont apporté une contribution de nature technique lors de travaux estivaux et de projets d'initiation à la recherche: Mmes Catherine Ouellette, Lyne Lapointe, Parise Ouellette, Danielle Charron, Anne Lasalle, Monique Tremblay et Carole Champagne.

Nous remercions aussi le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, le Fonds F.C.A.R. et la

Faculté des études supérieures pour les bourses d'études qu'ils nous ont accordées.

Parcs Canada et Agriculture Canada pour leurs permis de cueillette et d'importation de plantes.

Mme Ginette Barrette pour la dactylographie du manuscrit.

Si des personnes ont été oubliées, nous nous en excusons et les remercions toutes ici.