

## SUR LA SIGNIFICATION BIOGÉOGRAPHIQUE DU *MINUARTIA DICHOTOMA* L.

par

TÜLAY ÇELEBIOĞLU\* & CLAUDE FAVARGER\*\*

### Resumen

ÇELEBIOĞLU, T. & C. FAVARGER (1986). Sobre la significación biogeográfica de *Minuartia dichotoma* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(2): 363-376 (en francés).

El número cromosómico del *Minuartia dichotoma* L., especie endémica de España (y del Rif), ha podido determinarse por primera vez. Es de  $n=30$ . Este taxon es poliploide, mientras que las otras dos especies de la ser. *Minuartia* (*M. hamata* y *M. sclerantha*) son diploides ( $n=15$ ). Basándose en la cariología y en la morfología de los tres táxones, los autores llegan a la conclusión que *M. dichotoma* es probablemente un antiguo autopoliploide de *M. sclerantha* modificado por mutaciones y que su nacimiento tuvo lugar en el terciario, como consecuencia de una inmigración de *M. sclerantha* del Próximo Oriente a España. *M. dichotoma* representa un apoenemismo antiguo de España (y del Rif).

### Résumé

ÇELEBIOĞLU, T. & C. FAVARGER (1986). Sur la signification biogéographique de *Minuartia dichotoma* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(2): 363-376.

Le nombre chromosomique du *Minuartia dichotoma* L., espèce endémique de l'Espagne (et du Rif) été déterminé pour la 1<sup>ère</sup> fois. Il est de  $n=30$ . Ce taxon est polyploïde alors que les deux autres espèces du ser. *Minuartia* (*M. hamata* et *M. sclerantha*) sont diploïdes ( $n=15$ ). Se basant sur la caryologie et sur la morphologie des trois taxons, les auteurs arrivent à la conclusion que *M. dichotoma* est probablement un ancien autopolyploïde de *M. sclerantha* modifié par des mutations et qu'il a pris naissance au Tertiaire, lors d'une migration de *M. sclerantha* du Proche-Orient en Espagne. *M. dichotoma* représente un apoenémisme ancien de l'Espagne (et du Rif).

### Abstract

ÇELEBIOĞLU, T. & C. FAVARGER (1986). On the biogeographic significance of *Minuartia dichotoma* L. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42(2): 363-376 (in French).

The chromosome number of *Minuartia dichotoma* L., an endemic species of Spain (and of the Rif) has been determined for the first time. It is  $n=30$ . This taxon is polyploid whereas the two other species of ser. *Minuartia* (*M. hamata* and *M. sclerantha*) are diploid ( $n=15$ ). On the basis of the karyology and morphology of the three taxa, the authors conclude that *M. dichotoma* is probably an ancient autopolyploid of *M. sclerantha* modified by mutations and originated in the Tertiary Period, during *M. sclerantha*'s migration from the Near East to Spain. *M. dichotoma* represents an ancient apoenemism of Spain (and of the Rif).

\* Division de Biologie, Fac. des Sciences, Université d'Istanbul. Turquie.

\*\* Institut de Botanique, Université de Neuchâtel. Suisse.

## INTRODUCTION

Lors de la révision des espèces de *Minuartia* des herbiers d'Espagne, entreprise par l'un des auteurs (C. F.) en vue de la publication du 2<sup>e</sup> volume de *Flora Iberica*, nous nous sommes intéressés, entre autres, au *M. dichotoma* L., espèce propre à l'Espagne, avec prolongement dans le Rif (Ma). Cette espèce fait partie du sectio *Minuartia*, subsectio *Minuartia*, series *Minuartia* (MCNEILL, 1962). Or, dans un travail précédent (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982), nous avons procédé à une étude caryologique des deux autres espèces de ce series, à savoir *M. hamata* (Hausskn. & Bornm.) Mattf. et *M. sclerantha* (Fischer & C. A. Meyer) Thell. Faute de matériel, nous n'avons pu étudier le *M. dichotoma*; d'ailleurs notre travail était centré sur les espèces de la Turquie et des régions voisines. L'étude caryologique du *M. dichotoma*, dont nous avons pu, entre temps, nous procurer des graines vivantes, nous a paru nécessaire afin de préciser la position systématique et, si possible l'origine, de ce taxon subendémique de l'Espagne. Nous ne nous occuperons pas ici du problème nomenclatural qui paraît avoir été réglé par GREUTER & al. (1984).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel de *M. dichotoma* qui a servi de base à notre étude nous a été obligeamment remis par le professeur P. Montserrat Recoder (Jaca). Nous l'avons complété en prélevant quelques graines sur un échantillon de l'herbier de la Faculté de Pharmacie de Madrid qui nous a été aimablement prêté par le professeur S. Castroviejo. Pour l'étude caryologique d'une provenance marocaine du *M. hamata*, nous avons eu recours à un exsiccatum de l'herbier du Jardin Botanique de Madrid qui offrait des graines mûres. L'étude caryologique a été effectuée selon la méthode indiquée dans un travail antérieur (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982) avec cette différence que le raccourcissement des chromosomes a été obtenu cette fois après un traitement de 2 heures à l'oxyquinoléine à la concentration de 0,0018 mole/litre. L'examen morphologique des trois espèces du ser. *Minuartia* a porté sur des exsiccata des herbiers d'Istanbul (ISTF), de Neuchâtel (NEU), Genève (G), Madrid (MA) et sur une plante vivante de *M. dichotoma* cultivée à Neuchâtel.

OBSERVATIONS CARYOLOGIQUES, MORPHOLOGIQUES  
ET MICROMORPHOLOGIQUES\*

Le nombre chromosomique de *M. sclerantha*, à savoir  $2n = 30$  a été déterminé pour la première fois par l'un des auteurs (FAVARGER, 1962) sur une plante du Kopet Dag (URSS). Il fut confirmé ensuite sur six provenances de Turquie (ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982). Celui du *M. hamata* est aussi de  $2n = 30$  (ou  $n = 15$ \*\* ) et cela aussi bien sur des plantes d'Arménie (FAVARGER, 1967a) que de

\* Nos résultats cytologiques inédits figurent au tableau 1.

\*\* Le nombre  $2n = 30$  a été compté la première fois par Blackburn (in litt., in TISCHLER, 1937) sur du matériel de provenance inconnue.

TABLEAU 1

<i>Taxon</i>	<i>Provenance</i>	<i>N.º de l'échantillon</i>	<i>n 2n</i>	<i>Stade observé</i>
<i>Minuartia hamata</i> L. (Hausskn. & Bomm.) Mattf.	Maroc: Ksar-es-Souk	MA 236668	30	Mitose de racine de jeunes plantules (fig. 1A)
<i>Minuartia dichotoma</i> L.	Espagne (Soria) Puerto de Villaciervos (legit P. Montserrat, 28- VI-1984)	Herbarium Jaca 336674	60	Mitose de racine de jeunes plantules (fig. 1B)
<i>Minuartia dichotoma</i> L.	Espagne (Toledo) Mora Morejón (legit Laor- ga)	MAF 109619 (J. bot. 85 348)	30 ca 60	Métaphase I et mitose de racine de jeunes plantules (fig. 1C).

la Bulgarie (PETROVA, 1975), de l'Iran (ARYAVAND & FAVARGER, 1980) de Turquie (8 provenances, ÇELEBIOĞLU & FAVARGER, 1982) et de la Grèce (FRANZEN & GUSTAVSSON, 1983). Tous les comptages sont d'ailleurs concordants. Si l'espèce est donc bien connue au point de vue cytologique dans la partie orientale de son aire, il n'en est pas de même à l'ouest. Notre comptage sur le matériel du Maroc est le premier, à notre connaissance, qui concerne la partie occidentale de l'aire disjointe de ce taxon. Il n'y a donc pas de différence caryologique entre les populations occidentales et orientales de *M. hamata*. D'autre part, le tableau 1 montre que si *M. sclerantha* et *M. hamata* sont des espèces diploïdes, *M. dichotoma*, en revanche, est tétraploïde. Certes, nous n'avons pu étudier que 2 populations de ce taxon, mais la faible variabilité du *M. dichotoma* laisse supposer qu'il est partout tétraploïde.

L'identité du nombre de base  $x=15$  chez ces trois espèces confirme l'unité du series *Minuartia*. Cette unité existe aussi sur le plan morphologique (cf. fig. 2). Ainsi que l'a indiqué, en particulier, MATTFELD (1922), les feuilles des 3 espèces sont sétacées, à 1-3 nervure (s), leur base est pourvue, sur les bords, de longs poils laineux, les bractées se terminent par une pointe  $\pm$  recourbée en crochet et les pétales sont absents ou rudimentaires. McNEILL (1963) a insisté sur un caractère unique dans le genre *Minuartia* que montre le series *Minuartia*: celui des graines à testa translucide qui confère à celles-ci une couleur paille claire. A quoi l'on pourrait ajouter l'existence d'un bec (= région micropylaïre) prolongé en pointe effilée (MATTFELD, 1922 et nos propres observations). Examinée au microscope électronique à balayage (cf. ÇELEBIOĞLU & *al.*, 1983), la testa des graines de ces trois espèces offre plusieurs caractères communs, en particulier la striation caractéristique et irrégulière de la paroi tangentielle externe des cellules de la zone médiane (type *sclerantha*) et la faible différenciation des cellules de cette zone, qui sont peu allongées ou isodiamétriques. Toutefois, la testa des graines de *M. dichotoma*\* offre aussi quelques caractères originaux, en particulier l'absence de

\* Nos observations de 1983 ont été confirmées par l'un des auteurs (T.Ç) sur un matériel beaucoup plus récent de *M. dichotoma* (puerto de Villaciervos) récolté en 1984.

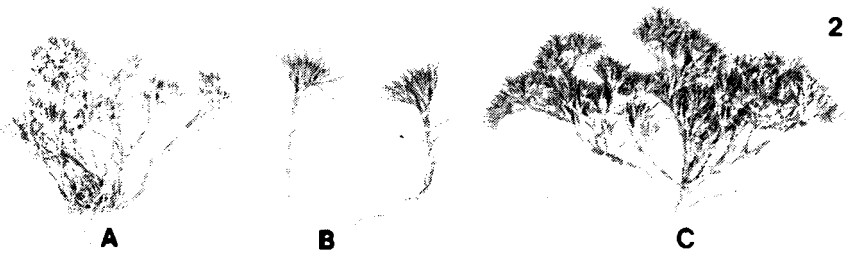


Fig. 1.—Chromosomes: A) *Minuartia hamata* (Maroc), mitose de racine:  $2n=30$ . B) *M. dichotoma* (Puerto de Villaciervos), mitose de racine:  $2n=60$ . C) *M. dichotoma* (Mora Morejón), métaphase I:  $n=30$ . Fig. 2.—Aspect général des plantes: A) *M. hamata*; B) *M. dichotoma*; C) *M. sclerantha* (exsiccata).

papilles, les limites bien plus nettes des cellules de la zone médiane, la face tangentielle externe bombée, avec aspect de "dos d'éléphant" des cellules épidermiques, en vue dorsale.

Cependant les trois espèces du ser. *Minuartia* sont très bien individualisées et il est difficile de les confondre. Plusieurs auteurs de ce siècle: MATTFELD (1922), SHISHKIN (1936), MCNEILL (1963), MAIRE (1963) et HALLIDAY (1964) ont indiqué des caractères diagnostiques soit entre les trois taxons, soit entre deux d'entre eux. Nos observations concordent dans l'ensemble avec les leurs; elles s'en écartent sur quelques points de détail. Au tableau 2, nous avons fait figurer les caractères qui nous ont paru les plus discriminants.

Concernant le port des plantes, il n'y a pas de différence importante. HALLIDAY (1964) dit à propos de *M. dichotoma* que la plante est "occasionally branched from the base" alors que les 2 autres espèces ont une tige toujours ramifiée dès la base. MAIRE (1963) dit de même dans sa clé (p. 248) que la tige de *M. dichotoma* est simple puis dichotome. Certes, on peut rencontrer dans les herbiers de petits exemplaires de cette espèce dont la tige est simple jusqu'à l'inflorescence (cf. fig. 2 B). Nos observations nous ont montré cependant que 80% à 90% des plantes de *M. dichotoma* ont une tige ramifiée dès la base.

A propos des fleurs terminales stériles ou avortées de *M. hamata*, MATTFELD (1922) a bien expliqué que dans les dichasiums terminaux, seule la fleur centrale se développe, alors que les axes latéraux ne portent que des préfeuilles qu'on prend parfois pour des sépales. Nos observations confirment celles de Mattfeld. Chez *M. hamata*, plusieurs auteurs (MATTFELD, 1922; MCNEILL, 1963, 1967) ont mentionné l'existence de pétales rudimentaires qui, selon MCNEILL (1963, 1967) atteignent la moitié de la longueur des sépales. En général, nous n'avons pas trouvé de pétales dans notre matériel; toutefois dans une plante de Turquie cultivée à Neuchâtel (82.505, origine: Konya, Sulutas), nous avons vu très nettement 5 (parfois moins) pétales filiformes qui se distinguent des filets d'étamines rompus par la dissection, à leur extrémité arrondie et à leur largeur un peu plus grande (fig. 3). Ces pétales étaient un peu plus courts que la moitié des sépales. Nous n'avons pas fait cette observation sur les deux autres taxons. Il semble donc que la régression des pétales soit encore en cours chez *M. hamata*, alors qu'elle est accomplie déjà chez *M. sclerantha* et *M. dichotoma*. Il y a aussi, dans le series *Minuartia*, une régression de l'androcée qui se manifeste chez *M. dichotoma* par la présence de 3 à 4 étamines à anthère bien développée, alors que les autres étamines ont une anthère minuscule ou bien ne subsistent plus que sous la forme d'un filet très court. Chose intéressante, l'alternance des nectaires (ou plutôt des deminectaires) avec les filets développés ou rudimentaires est parfaitement conservée dans ces fleurs. Chez *M. hamata* sur 10 étamines, on en trouve souvent 1 ou 2 à anthère(s) avortée(s), alors que *M. sclerantha* semble avoir toujours 10 étamines.

Quant à la synaptospermie, c'est-à-dire le transport par les animaux ou l'homme d'infertescences partielles qui se détachent au moindre choc et s'accrochent par les hameçons des bractées (et des sépales?), elle est le propre de *M. hamata*. Cependant on peut se demander s'il n'y a pas chez *M. sclerantha* et *H. dichotoma*, un transport passif des diaspores par les plantes entières une fois deséchées, qui sont de petite taille (quelques centimètres) et dont la racine est faible. Le vent des steppes disperse sans doute des plantes entières. A noter que chez *M.*

TABLEAU 2

CARACTÈRES DISTINCTIFS PRINCIPAUX ENTRE LES <i>MINUARTIA HAMATA</i> , <i>M. DICHOTOMA</i> , ET <i>M. SCLERANTHA</i>			
Organe	<i>M. hamata</i>	<i>M. dichotoma</i>	<i>M. sclerantha</i>
Inflorescence partielle (capitule de cymes ou glomérule de cyme)	Très dense; pédoncules d'ordre II mesurant ca 1 mm de long	Assez dense; pédoncules d'ordre II mesurant ca 2 mm de long	Peu dense et plus ou moins étalée; pédoncules d'ordre II, atteignant 6 mm de long
Longueur d'une inflorescence partielle	ca 7-8 mm	ca 12-13 mm	ca 7-8 mm
Longueur de la fleur primaire d'un dichasium	ca 3,5-4 mm	ca 6,5 mm	ca 5 mm
Bractées inférieures	Glabres, fortement élargies à la base, à bord scarieux très large	Un peu élargies à la base qui est munie au bord de poils laineux; étroitement scarieuses au bord, brusquement et longuement acuminées	Peu élargies à la base qui est munie de poils laineux; bord scarieux très étroit
Bractées supérieures	Glabres, dépassant les fleurs, à extrémité recourbée en crochet vers l'extérieur	Ciliées floconneuses dépassant longuement les fleurs et recourbées vers l'intérieur avec un long mucron à angle droit	Ciliées floconneuses à la base, dépassant à peine les fleurs, à pointe recourbée vers l'intérieur en crochet court
Calice	A base arrondie à tronquée, sans bosses	A base arrondie à tronquée avec 5 bosses peu marquées	A base tronquée, munie de 5 bosses très marquées
Sépales	Inégaux (1L+1l+3p)	Inégaux (2L+3p)	Inégaux (2L+3p)

Bouton floral (fig. 6)	Recourbé et dissymétrique, les sépales L et l formant une sorte de carène	Droit, symétrique	Droit, symétrique
Étamines	En général 10 (parfois 1 à 2 antères avortées)	En général 3, avec souvent, en plus, des étamines avortées	En général 10
Glandes staminales	5, entières, opposées aux étamines externes	Bifurquées et paraissant au nombre de 10, chaque 1/2 nectaire alternant avec un filet normal ou rudimentaire	Bifurquées et paraissant au nombre de 10, chaque 1/2 nectaire alternant avec un filet
Gynécée jeune (fig. 5)	Non enfoncé dans le réceptacle	Partiellement enfoncé dans le réceptacle	Complètement enfoncé dans le réceptacle
Capsule (à paroi mince)	Plus ou moins indéhiscente, à une seule graine	Déhiscente à (3-) 6-12 graines	Déhiscente, à 2-3 graines
Graine	1,3-1,5 × 0,8-0,9 mm couleur paille avec des papilles visibles à la loupe, aux deux extrémités du grand axe	Presque circulaire, de 0,8 à 0,9 mm de diamètre, de couleur paille à olivâtre, plus foncée à la périphérie, un peu concave au centre, sans papilles visibles à la loupe	0,8-0,9 × 0,5-0,6 mm de couleur paille, avec des papilles visibles à la loupe aux extrémités du grand axe
Dissémination	Par glomérules fructifères se détachant à la maturité (synaptospermie) et par graines	Par graines seulement	Par graines seulement

N. B. L = sépale le plus long  
 l = sépale moyen  
 p = sépale petits

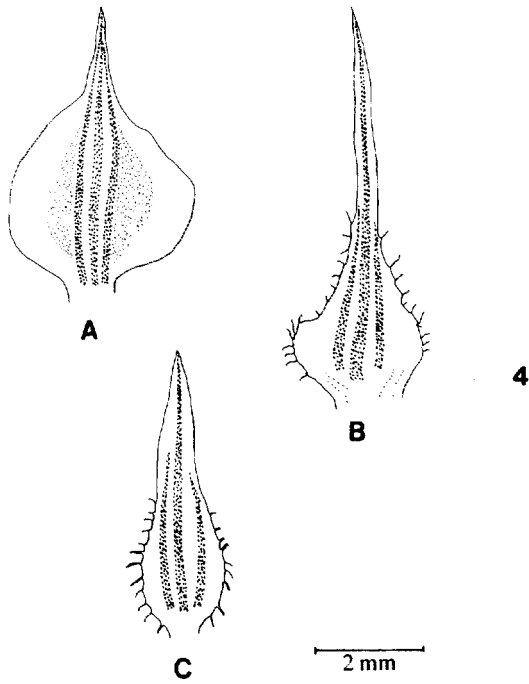
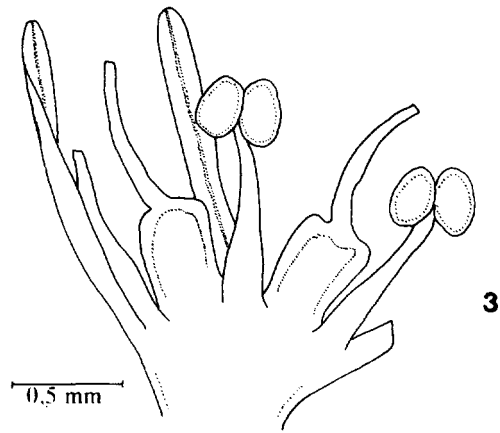


Fig. 3.—*M. hamata* (Turquie, Konya, Sulutas): coupe longitudinale de la fleur montrant 2 pétales. Fig. 4.—Bractées: A) *M. hamata*, B) *M. dichotoma*, C) *M. sclerantha*.



*dichotoma* et *M. sclerantha*, les capsules s'ouvrent en 3 valves (mode normal chez les *Minuartia*). Chez *M. hamata*, la capsule se déchire  $\pm$  irrégulièrement chez les plantes de Turquie, mais s'ouvre en 3 valves chez celles d'Espagne que nous avons examinées.

Pour en revenir à *M. dichotoma*, les caractères de cette espèce peuvent être classés en 4 groupes:

#### 1) Caractères en rapport probable avec la polyploïdie

On peut classer ici la grande taille des inflorescences partielles et des fleurs, la longueur des bractées et probablement le nombre relativement élevé d'ovules et de graines.

#### 2) Caractères communs avec *M. sclerantha*

Les bractées (fig. 4) à bords scarieux étroits, bordés à la base de poils laineux et terminées par un mucron à angle droit ou plus ou moins incurvé vers l'intérieur, les dichasiums dépourvus de fleurs rudimentaires, la disposition et la forme des nectaires, l'ovaire pluriovulé et enfin la dimension et la forme des graines sont des caractères communs à ces deux espèces que MCNEILL (1963, 1967) considère comme très voisines.

#### 3) Caractères intermédiaires entre *M. hamata* et *M. sclerantha*

La lecture du tableau 2 montre que *M. dichotoma* tient à peu près le milieu entre ces deux espèces pour la longueur des axes II des inflorescences partielles (et par conséquent pour le degré de condensation de ces dernières), pour la position de l'ovaire par rapport au réceptacle (fig. 5) et pour la forme de la base du calice.

#### 4) Caractères propres à *M. dichotoma*

Mentionnons ici: l'avortement d'une partie des étamines, l'absence de papilles —visibles à la loupe— aux deux extrémités du grand axe de la graine ou bien à une extrémité, enfin l'inflorescence nettement capituliforme qui termine la tige unique ou ses rameaux.

On voit par là que les 3 espèces du ser. *Minuartia* sont vraiment bien différenciées, ce que MATTFELD (1922) attribue à la grande ancienneté de ces taxons.

La découverte de la polyploïdie de *M. dichotoma* jette cependant un jour nouveau sur la phylogénie de ce groupe. On peut faire, à ce sujet, 4 hypothèses:

1. *M. dichotoma* est un autopolyploïde de *M. sclerantha*, modifié ensuite par des mutations.
2. *M. dichotoma* est un amphidiploïde entre *M. hamata* et *M. sclerantha*.
3. *M. dichotoma* est un allopolyploïde entre *M. sclerantha* et une espèce du ser. *Montanae*, par ex. *M. montana*.
4. *M. dichotoma* est un paléopolyploïde dont l'ancêtre est inconnu.

Malgré certaines ressemblances —à notre avis superficielles— entre *M. dichotoma* et *M. montana*, l'hypothèse 3 nous paraît à écarter pour les raisons suivantes:

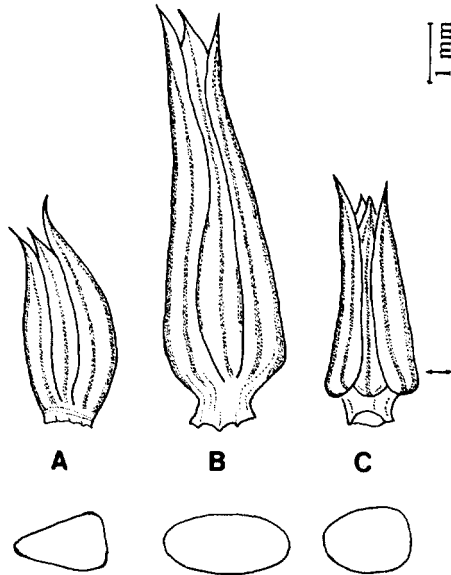
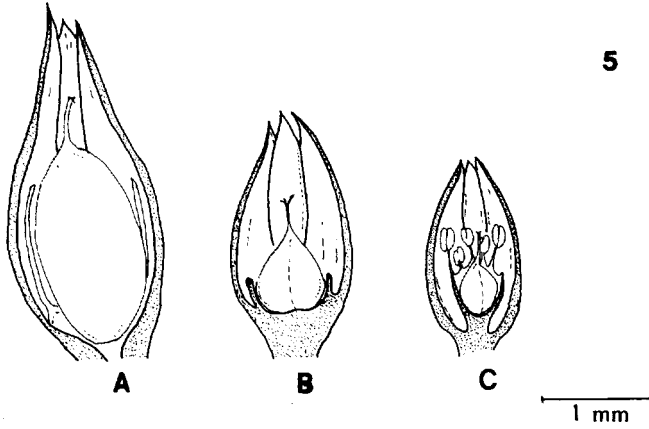


Fig. 5.—Coupe longitudinale d'une fleur montrant la position du gynécée: A) *M. hamata*; B) *M. dichotoma*; C) *M. sclerantha*. Fig. 6.—Bouton floral. A) *M. hamata*; B) *M. dichotoma*; C) *M. sclerantha*. (Le signe  $\leftarrow$  indique la hauteur à laquelle sont faites les coupes transversales schématiques).

a) Le nombre chromosomique de base de *M. montana* est  $x=14$  et non de  $x=15$  comme dans la série *Minuartia*. Or, chez *M. dichotoma*, nous avons compté  $n=30$  à la métaphase I.

b) Les graines de *M. montana* ressemblent à celles de la très grande majorité des espèces du genre *Minuartia* et n'ont pas les caractères spéciaux de celles de la série *Minuartia*.

c) Les caractères micromorphologiques de la testa des graines éloignent aussi *M. dichotoma* de *M. montana* subsp. *wiesneri* (cf. ÇELEBIOĞLU & al., 1983): alors que *M. dichotoma* ne possède pas de papilles, les cellules épidermiques de *M. montana* offrent des papilles cucurbituliformes du "type *intermedia*"; l'ornementation des cellules de la zone médiane est du "type *sclerantha*" dans *M. dichotoma*, alors qu'elle est du type *globulosa* chez *M. montana* subsp. *wiesneri*.

L'hypothèse 4 n'est pas à écarter complètement. Cependant elle ne tient pas compte des affinités étroites qui existent entre *M. sclerantha* et *M. dichotoma*. En outre, elle cadre assez mal avec les données chorologiques (voir ci-dessous, p...).

L'hypothèse 1 est séduisante, toutefois *M. dichotoma* possède des caractères originaux: ovaire peu enfoncé dans le réceptacle, graines sans papilles visibles, inflorescence plus dense que chez *M. sclerantha*, à entre-noeuds un peu plus courts. En outre, sa méiose ne montre pas de multivalents. Ce dernier argument n'est pas péremptoire, car un ancien autopolyploïde peut avoir subi une diploïdisation. L'ancienneté de l'origine du *M. dichotoma* permettrait de rendre compte aussi des quelques différences morphologiques avec *M. sclerantha*, celles-ci étant dues à des mutations.

L'hypothèse 2 est également assez séduisante, car elle rendrait compte de la position du *M. dichotoma*, qui, pour plusieurs caractères est intermédiaire entre celle des deux autres taxons. Il y a toutefois une difficulté: la taille des graines du *M. dichotoma* n'est pas intermédiaire mais se rapproche de celle du *M. sclerantha*. Cette particularité peut cependant s'expliquer par le nombre relativement élevé des ovules dans l'ovaire, car il semble bien que c'est la réduction du nombre des ovules à un seul qui est responsable de la taille élevée des graines du *M. hamata*. On peut imaginer que dans l'amphidiploïde entre *M. hamata* et *M. sclerantha*, le caractère des graines petites domine celui des grosses graines de l'ancêtre *hamata* [phénomène apparenté au "shift" des allopolyploïdes (SANSOME & PHILP, 1939)].

Il convient enfin, dans cet essai de phylogénie du ser. *Minuartia* d'examiner la distribution géographique: selon MATTFELD (1922), la série *Montanae*, qui est très proche de la série *Minuartia* comprend des espèces relativement mésophiles, alors que la série *Minuartia* groupe des plantes xérophiles ± bien adaptées au climat steppique. On peut donc admettre que ce dernier série dérive du premier. Le centre de différenciation (et probablement d'origine) du ser. *Montanae* est le Proche-Orient (et l'Asie occidentale). Il est donc raisonnable de penser que ces régions sont aussi le centre d'origine de la série *Minuartia*. L'espèce la plus ancienne paraît être le *M. sclerantha* dont l'aire actuelle (cf. MATTFELD, 1929) est située entre la Caspienne et le centre de la région pontique. Lors d'une des phases sèches du Tertiaire (peut-être au Miocène, à la faveur de la crise messinienne), *M. sclerantha* a émigré à travers l'Europe (ou à travers la Méditerranée plus ou moins desséchée) et atteint l'Espagne, où il est devenu polyploïde (polyploidie de

migration, cf. FAVARGER, 1967b) en donnant naissance à la suite de quelques mutations à *M. dichotoma*. Ce dernier serait donc le pseudo-vicariant du *M. sclerantha*. Un phénomène très semblable s'est produit chez *M. montana* où le subsp. *wiesneri*, oriental est diploïde alors que le subsp. *montana* (Espagne et Afrique du Nord) est polyploïde (Çelebioğlu & Favarger, en cours de publication)\*. Le parallélisme est trop frappant pour être dépourvu de signification. Ces données nous paraissent en faveur de la première hypothèse\*\*. Quant au *M. hamata*, taxon très spécialisé par sa graine unique et sa synaptospermie, il aurait pris naissance un peu plus tardivement et aurait envahi l'Espagne et l'Afrique du Nord sans subir de polyploïdisation. Les données chorologiques ne sont pas contraires non plus à la 2<sup>e</sup> hypothèse, car on pourrait penser que *M. sclerantha* a émigré le premier en Espagne, y a subi une ou deux mutations géniques; puis lors de la migration subséquente qui a entraîné dans ce pays le *M. hamata*, s'est croisé avec ce dernier pour donner l'amphidiploïde: *M. dichotoma*. Celui-ci aurait ensuite complètement évincé le *M. sclerantha* de la Péninsule Ibérique. Toutefois, on pourrait se demander pour quelle raison un amphidiploïde comparable à *M. dichotoma* n'a pas pris naissance dans la région du Proche-Orient (Anatolie) où *M. sclerantha* et *M. hamata* sont sympatriques. D'après les observations de l'un des auteurs (T. Ç.), *M. hamata* et *M. sclerantha* peuvent croître dans la même station (par ex. Konya, Sulutas et Barrage de Sille).

Il est difficile de se prononcer en faveur de la 1<sup>ère</sup> ou de la 2<sup>e</sup> hypothèse. Dans l'état actuel des connaissances, la première nous paraît plus probable.

Quant à la 4<sup>e</sup> hypothèse, elle nous paraît boîteuse, car on ne voit pas du tout pour quelle raison l'ancêtre (inconnu) du *M. dichotoma* serait devenu polyploïde en Espagne, alors que de toute évidence, le *M. montana* subsp. *montana* est un polyploïde de migration. Le même raisonnement s'oppose à une explication basée sur les idées de CROIZAT (1966) selon lesquelles le *M. sclerantha* aurait eu autrefois une aire continue et aurait différencié par "vicariance" le *M. dichotoma*, car ce dernier serait sans doute alors resté diploïde.

En conclusion, *M. dichotoma* est un taxon apoenémique (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1962) de la Péninsule Ibérique et du Rif, dont l'origine par migration à partir du Proche-Orient, et polyploïdisation, doit être recherchée soit chez *M. sclerantha* (1<sup>ère</sup> hypothèse) soit dans un croisement entre cette espèce et *M. hamata* (2<sup>e</sup> hypothèse, moins probable).

Nos recherches apportent une contribution au problème si captivant des aires disjointes Proche-Orient-Péninsule Ibérique qu'offrent un certain nombre de *Spermatophytes*. MCNEILL (1963: 365-366) a montré que dans la section *Minuartia*, il y avait trois exemples d'une distribution discontinue entre l'Est et l'Ouest de la Méditerranée offrant 3 stades de différenciation géographique. Chez *M. hamata*, il y a absence de différenciation morphologique entre les populations orientales et occidentales; chez *M. montana*, la différenciation —assez faible— ne dépasse pas le niveau subsécifique, alors que chez *M. sclerantha* et *M. dichotoma*

\* ÇELEBIOĞLU, T. & C. FAVARGER. *A propos du Minuartia montana L. et du Series Montanae Mattf. du genre Minuartia (Caryophyllaceae)*: en cours de publication.

\*\* A noter que *M. montana* subsp. *montana* est le seul taxon du series *Montanae* à avoir atteint l'Espagne.

elle atteint le niveau des "bonnes espèces". En mettant en évidence la polypléidie du *M. dichotoma* et celle du *M. montana* subsp. *montana* (Çelebioğlu & Favarger, en cours de publication) nous croyons avoir apporté des arguments en faveur d'une migration d'Est en Ouest de ces taxons ou de leurs ancêtres immédiats. Cette migration est certainement très ancienne (d'âge Miocène?) et ne peut être mise sur le compte des invasions arabes en Espagne ou de quelque autre événement historique ou préhistorique, car les différences entre taxons diploïdes de l'Est et tétraploïdes de l'Ouest sont trop grandes pour être récentes. Enfin les *M. sclerantha* et *M. dichotoma* d'une part, *M. montana* subsp. *wiesneri* et subsp. *montana* d'autre part ne sont pas des vicariants vrais mais des pseudovicariants ou taxons de substitution (LOVE, 1954).

### REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur gratitude à MM. les professeurs P. Montserrat-Recoder et S. Castroviejo pour leur précieuse collaboration ainsi qu'à Mme M. A. Marguerat, à M. M. E. Fortis et G. Boss pour leur assistance technique. Le séjour à Neuchâtel d'un des auteurs a été facilité pour l'octroi d'une bourse de l'Université. Les auteurs remercient vivement M. le Recteur J. Guinard et le conseil rectoral.

### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARYAVAND, A. & C. FAVARGER (1980). Contribution à l'étude cytotoxonomique des Caryophyllacées de l'Iran. *Biol. et Ecol. Médit.* 7(1): 15-26.
- ÇELEBIOĞLU, T. & C. FAVARGER (1982). Contribution à la cytotoxonomie du genre *Minuartia* L. (Caryophyllacées) en Turquie et dans quelques régions voisines. *Biol. et Ecol. Médit.* 9(2-3): 139-160.
- ÇELEBIOĞLU, T., C. FAVARGER, & K. L. HUYNH (1983). Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre *Minuartia* (Caryophyllaceae) I. Sect. *Minuartia*. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* Paris, 4<sup>e</sup> série., 5. Sect. B. *Adansonia* 4: 415-435.
- CROIZAT, L. (1966). L'âge des Angiospermes en général et de quelques Angiospermes en particulier. *Adansonia, Mus. Natl. Hist. Nat.* 6 (1): 65-104; 6(2): 217-242.
- FAVARGER, C. (1962). Contribution à l'étude cytologique des genres *Minuartia* et *Arenaria*. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* Sér. 3, 85: 53-81.
- FAVARGER, C. (1967a). Nombres chromosomiques de quelques taxa principalement balkaniques du genre *Minuartia* (L.) Hiern. *Bot. Jahrb.* 86: 280-292.
- FAVARGER, C. (1967b). Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.* 42: 163-206.
- FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1962). Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- FRANZEN, R. & L. A. GUSTAVSSON. (1983). Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Greece. *Willdenowia* 13: 101-106.
- GREUTER, W., H. M. BURDET & G. LONG. (1984). *Med-Checklist* 1. Edit. Conservat. et Jard. bot. Genève. Bot. Gart. und Bot. Mus. Berlin-Dahlem.
- HALLIDAY, G. (1964). *Minuartia* L. In: Tutin, T. G. & al. (Eds.), *Flora Europaea* 1: 125-132. Cambridge.
- LOVE, A. (1954). Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. *Vegetatio* 5-6: 212-224.
- MAIRE, R. (1963). *Flore de l'Afrique du Nord* 9: 1-300 (publiée par les soins de P. Quézel). Ed. Lechevalier, Paris.
- MCNEILL, J. (1962). Taxonomic studies in the Alsinoideae I. Generic and infra-generic groups. *Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh* 24(2): 79-155.
- MCNEILL, J. (1963). Taxonomic studies in the Alsinoideae II. A revision of the species in the Orient. *Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh* 24(3): 241-426.
- MCNEILL, J. (1967). *Minuartia* L. In: O. M. Davis (Ed.), *Flora of Turkey* 2: 1-581.

- MATTFELD, F. (1922). Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung *Minuartia* (L.) Hiern. *Repert. Spec. Nov. Regni Veget.* 15: 1-228.
- MATTFELD, J. (1929). *Minuartia*. *Pflanzenareale*, 2. Reihe, Heft 6. Karte 51-61. Jena. G. Fischer.
- PETROVA, A. V. (1975). In: A. Love (Ed.), OIPB Chromosome Number Reports XLIX. *Taxon* 24(4): 501-516.
- SANSOME, F. W. & J. PHILP (1939). *Recent advances in plant genetics*. J. et A. Churchill, London.
- SHISHKIN, B. K. (1936). *Flora of the U. S. S. R.* 6: 1-731. [Translated from Russian. Israel program for scientific translations, 1970].
- TISCHLER, G. (1937). Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. *Tabulae Biol.* 12: 57-115. Den Haag, W. Junk édit.

*Aceptado para publicación: 4-IX-85*