

## Diversité biologique du Genévrier commun, espèce collective flavoniquement polymorphe

Marcel Barbero, Christine Bayet, Abdulillah Hammoud, Claire Laracine-Pittet, Philippe Lebreton

---

### Citer ce document / Cite this document :

Barbero Marcel, Bayet Christine, Hammoud Abdulillah, Laracine-Pittet Claire, Lebreton Philippe. Diversité biologique du Genévrier commun, espèce collective flavoniquement polymorphe. In: Ecologia mediterranea, tome 16,1990. pp. 13-39;

doi : <https://doi.org/10.3406/ecmed.1990.1649>

[https://www.persee.fr/doc/ecmed\\_0153-8756\\_1990\\_num\\_16\\_1\\_1649](https://www.persee.fr/doc/ecmed_0153-8756_1990_num_16_1_1649)

---

Fichier pdf généré le 20/04/2020

## Abstract

Three taxa have been described to study common junipers of the old world : *Juniperus communis* L., *Juniperus alpina* (Suter) Celak and *Juniperus hemisphaerica* Presl.. Their populations show a large variability and morphological criteria (habit and leaf morphology) do not always make it possible to differentiate between them. Proanthocyanic (prodelphinidin) analysis was performed on 450 specimens to better understand biological diversity within this complex. A multi-criteria approach (morphology, geography, ecology and biochemistry) yielded reference profiles for *J. communis* (23 specimens), *J. alpina* (18 specimens) and *J. hemisphaerica* (19 specimens).

These types were used as guidelines for the analysis of populations found in several mountain ranges which showed, depending on the area, introgression processes (*J. communis* x *J. alpina*", *J. communis* x *J. hemisphaerica*) revealing the originality of either islands (Corsica) or some mountains that function as continental biogeographic islands (Mount Ventoux, Lure Mountain, Apennines). Creeping junipers found in Mediterranean (Sierra Nevada) and peri-Mediterranean (Pyrénées, Massif Central, Mount Ventoux, Southern Alps pro parte) mountains do not generally belong to the «nana» taxon which is restricted to the Alps and some «islands» (Corsica, Apennines). They are fundamentally linked with the «communis» taxon (sensu stricto) as are Scandinavian and Baltic populations, whatever their habit.

The very high biological diversity of *Juniperus* aggr. *communis* L. led the authors to discuss the phylogenetic origins of the main taxa and to propose a new biogeographic scheme for their distribution. Hypotheses are made concerning the ecological consequences of the studied populations' biochemical structuration on strategies for repelling herbivores.

## Résumé

Trois taxons ont été décrits pour réunir les genévriers communs de l'Ancien Monde : *Juniperus communis* L., *Juniperus alpina* (Suter) Celak, *Juniperus hemisphaerica* Presl. Leurs populations présentent une grande variabilité et les critères morphologiques (port et feuillage) ne permettent pas toujours de les séparer sans ambiguïté. Pour parvenir à une approche plus complète de la diversité biologique au sein de ce groupe, 450 spécimens ont été soumis à l'analyse proanthocyanique (prodelphinidine). Une approche multicritères (morphologique, géographique, écologique et biochimique) a tout d'abord permis de caractériser les profils référentiels de *J. communis* (23 spécimens), *J. alpina* (18 spécimens) et *J. hemisphaerica* (19 spécimens).

Ces types ont ensuite guidé une analyse de populations présentes dans différents massifs montagneux, mettant en évidence selon les secteurs des processus d'introgression (*J. communis* x *J. alpina* ; *J. communis* x *J. hemisphaerica* ) qui expriment l'originalité des îles (Corse), ou de certains massifs fonctionnant comme des îles biogéographiques continentales (Ventoux, Lure, Apennins). Plus généralement, les genévriers rampants des montagnes méditerranéennes (Sierra Nevada) et péri-méditerranéennes (Pyrénées, Massif Central, Mont Ventoux, Alpes du Sud pro parte ) ne relèvent pas du taxon «nana», restreint aux Alpes et à quelques «îles» (Corse, Apennins) ; ils sont à rattacher fondamentalement au taxon communis (sensu stricto), comme d'ailleurs les populations Scandinaves et baltes, quel qu'en soit le port.

La diversité biologique très marquée de *Juniperus* aggr. *communis* L. conduit les auteurs à discuter des origines phylogénétiques des principaux taxons, et à construire un nouveau schéma biogéographique de leur répartition. Des hypothèses sont formulées quant aux conséquences écologiques de la structuration biochimique des populations étudiées sur les tactiques de dissuasion des herbivores.

# Diversité biologique du Genévrier commun, espèce collective flavoniquement polymorphe

Marcel BARBERO\*, Christine BAYET\*\*, Abdulillah HAMMOUD\*,  
Claire LARACINE-PITTET\*\* et Philippe LEBRETON\*\*

(Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléo-écologie)  
U.A. 1152 du C.N.R.S.

## RESUME

Trois taxons ont été décrits pour réunir les genévriers communs de l'Ancien Monde : *Juniperus communis* L., *Juniperus alpina* (Suter) Celak, *Juniperus hemisphaerica* Presl. Leurs populations présentent une grande variabilité et les critères morphologiques (port et feuillage) ne permettent pas toujours de les séparer sans ambiguïté. Pour parvenir à une approche plus complète de la diversité biologique au sein de ce groupe, 450 spécimens ont été soumis à l'analyse proanthocyanique (prodelphinidine). Une approche multicritères (morphologique, géographique, écologique et biochimique) a tout d'abord permis de caractériser les profils référentiels de *J. communis* (23 spécimens), *J. alpina* (18 spécimens) et *J. hemisphaerica* (19 spécimens).

Ces types ont ensuite guidé une analyse de populations présentes dans différents massifs montagneux, mettant en évidence selon les secteurs des processus d'introgession (*J. communis* x *J. alpina*; *J. communis* x *J. hemisphaerica*) qui expriment l'originalité des îles (Corse), ou de certains massifs fonctionnant comme des îles biogéographiques continentales (Ventoux, Lure, Apennins). Plus généralement, les genévriers rampants des montagnes méditerranéennes (Sierra Nevada) et péri-méditerranéennes (Pyrénées, Massif Central, Mont Ventoux, Alpes du Sud *pro parte*) ne relèvent pas du taxon «*nana*», restreint aux Alpes et à quelques «îles» (Corse, Apennins) ; ils sont à rattacher fondamentalement au taxon *communis* (*sensu stricto*), comme d'ailleurs les populations scandinaves et baltes, quel qu'en soit le port.

La diversité biologique très marquée de *Juniperus* aggr. *communis* L. conduit les auteurs à discuter des origines phylogénétiques des principaux taxons, et à construire un nouveau schéma biogéographique de leur répartition. Des hypothèses sont formulées quant aux conséquences écologiques de la structuration biochimique des populations étudiées sur les tactiques de dissuasion des herbivores.

**MOTS-CLES :** Ecologie, variabilité proanthocyanique, diversité biologique, *Juniperus communis*, *Juniperus alpina*, *Juniperus hemisphaerica*.

## SUMMARY

Three taxa have been described to study common junipers of the old world: *Juniperus communis* L., *Juniperus alpina* (Suter) Celak and *Juniperus hemisphaerica* Presl.. Their populations show a large variability and morphological criteria (habit and leaf morphology) do not always make it possible to differentiate between them. Proanthocyanic (prodelphinidin) analysis was performed on 450 specimens to better understand biological diversity within this complex. A multi-criteria approach (morphology, geography, ecology and biochemistry) yielded reference profiles for *J. communis* (23 specimens), *J. alpina* (18 specimens) and *J. hemisphaerica* (19 specimens).

These types were used as guidelines for the analysis of populations found in several mountain ranges which showed, depending on the area, introgression processes (*J. communis* x *J. alpina*; *J. communis* x *J. hemisphaerica*)

\* Laboratoire de Botanique et d'Ecologie méditerranéenne, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme,  
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F - 13397 MARSEILLE Cedex 13

\*\* Laboratoire de Biochimie Végétale, Université LYON-I, 43 Boulevard du 11 novembre 1918, F - 69622 VILLEURBANNE Cedex

revealing the originality of either islands (Corsica) or some mountains that function as continental biogeographic islands (Mount Ventoux, Lure Mountain, Apennines). Creeping junipers found in Mediterranean (Sierra Nevada) and peri-Mediterranean (Pyrénées, Massif Central, Mount Ventoux, Southern Alps *pro parte*) mountains do not generally belong to the «*nana*» taxon which is restricted to the Alps and some «islands» (Corsica, Apennines). They are fundamentally linked with the «*communis*» taxon (*sensu stricto*) as are Scandinavian and Baltic populations, whatever their habit.

The very high biological diversity of *Juniperus aggr. communis* L. led the authors to discuss the phylogenetic origins of the main taxa and to propose a new biogeographic scheme for their distribution. Hypotheses are made concerning the ecological consequences of the studied populations' biochemical structuration on strategies for repelling herbivores.

**KEY WORDS :** Ecology, proanthocyanic variability, biological diversity, *Juniperus communis*, *Juniperus alpina*, *Juniperus hemisphaerica*.

## INTRODUCTION

La place occupée par les Genévriers dans les formations préforestières, de dégradation et de landes d'altitude, ainsi que leur rôle dans la dynamique de la végétation, ne sont plus à démontrer, notamment dans le domaine méditerranéen (QUEZEL et BARBERO, 1981 et 1989). Encore convient-il, pour préciser ce rôle, d'appréhender exactement les taxons en cause, la diversité biologique de leurs populations ainsi que leur structure, en relation avec leur histoire et leur environnement.

Ainsi, la question a-t-elle été maintes fois débattue du statut taxonomique à accorder au Genévrier «commun», pris au sens le plus large : convient-il d'y voir une seule espèce regroupant l'ensemble des taxons morphologiquement apparentés (eurasiatiques, nord-africains et nord-américains ; voir GAUSSEN, 1968) (1), ou bien doit-on distinguer - en n'envisageant ici que les Genévriers de l'Ancien Monde - au moins trois entités respectivement spécifiées comme *Juniperus communis* L., *Juniperus nana* Willd. et *Juniperus hemisphaerica* Presl. ?

Morphologie (de la plante, des aiguilles, des galbules) et biogéographie n'étant point parvenues à départager les points de vue, nous nous sommes proposés d'ajouter aux divers critères ceux d'ordre chimiotaxonomique découlant de la séquence causale : ADN nucléaires/ARN messagers/protéines enzymatiques/substrats primaires/métabolites secondaires ; les flavonoïdes (groupe des polyphénols) sont ici retenus, comme ils l'ont été avec profit chez deux autres espèces de Genévriers, *Juniperus phoenicea* L. (LEBRETON et RIVERA, 1988) et *Juniperus thurifera* L. (GAUQUELIN *et al.*, 1988).

(1) Au sein du sous-genre *Oxycedrus*, il s'agit des taxons regroupés dans la section III *Rigidoides*, distincte de la précédente, *Oxycedroides*, par la présence d'une seule bande stomatique sur la face supérieure des aiguilles.

## PARTIE EXPERIMENTALE

### 1. ANALYSE BIOCHIMIQUE

Le traitement acide à chaud (HCl 2 N, 40 mn au bain-marie-bouillant) de 2,00 g de feuillage sec pulvérisé génère les anthocyanes cyanidine et delphinidine à partir des proanthocyanidines natives (la seconde molécule ne diffère de la première que par la présence d'un hydroxyle supplémentaire sur le phényle latéral). Après filtration, la mesure de la D.O. à 535 nm permet le dosage global (mg.g<sup>-1</sup>) des (pro) anthocyanidines.

La séparation par C.L.H.P. (Chromatographie Liquide Haute Pression) donne accès au pourcentage (+/- 1 %) des deux substances (Colonne C 18 MicroBondapak Waters, granulométrie 10 microns ; longueur 30 cm, diamètre 0,4 cm. Solvant Eau/méthanol/acide acétique 6/3/1, débit 1 ml.mn<sup>-1</sup>. Détection à 546 nm. Temps de rétention : 6,9 mn pour la delphinidine, 9,1 mn pour la cyanidine).

Le produit des deux mesures (mg.g<sup>-1</sup> x %) permet d'obtenir la teneur absolue (+/- 5 % relatifs) de chaque proanthocyanidine. L'ensemble des résultats figure dans le tableau 1 présenté à la fin du texte.

### 2. DEFINITION DES TYPES CHIMIQUES

Dans un premier temps, il importe de définir le profil proanthocyanique moyen de chacun des trois taxons étudiés, à partir de spécimens ne prêtant flanc à aucune critique du point de vue de leur rattachement botanique ; les critères géographiques (latitude), écologiques (altitude) et morphologiques (port de l'arbuste et aspect des aiguilles) ont été mis à contribution sur la base d'une stratégie d'échantillonnage stratifiée. Par commodité, les trois taxons sont ici considérés

comme autant d'espèces, sans préjuger des conclusions à tirer de leur étude ultérieure.

### 2.1. Genévrier commun

Ont été retenus 25 spécimens répondant *simultanément* aux quatre critères suivants (2) :

- port érigé (hauteur > 50 cm) ;
- aiguilles dressées, piquantes ;
- altitude faible (< 1100 m) ;
- latitude élevée (> 45° N, France).

Leurs caractéristiques proanthocyaniques moyennes et extrêmes sont les suivantes :

- proanthocyanidines totales, L.A. = 2,4 +/- 0,7 mg/g (extrêmes : 1,4 et 3,8 mg/g) ;
- prodéphinidine relative, L.D.% = 15 +/- 8 % (extrêmes : 3 et 39 %).

### 2.2. Genévrier nain

Les quatre critères observés de façon concomitante sur 18 individus sont :

- port rampant, ou prostré ;
- aiguilles apprimées, peu piquantes ;
- altitude élevée (> 1600 m) ;
- latitude élevée (> 45° N, soit à partir de la Tarentaise incluse).

On observe :

- proanthocyanidines totales, L.A. = 6,9 +/- 1,7 mg/g (extrêmes : 4,2 et 10,0 mg/g) ;
- prodéphinidine relative, L.D.% = 72 +/- 8 % (extrêmes : 55 et 87 %).

### 2.3. Genévrier hémisphérique

Ce taxon est défini par les critères :

- port intermédiaire et/ou variable (prostré à semi-érigé) ;
- aiguilles plutôt dressées et piquantes ;
- altitude élevée (> 1500 m) ;
- latitude faible (< 40° N).

Il s'agit en fait de 19 individus prélevés dans 3 stations du massif de la Djurdjura (Kabylie, Algérie) (3) ; on obtient :

- proanthocyanidines totales, L.A. = 6,8 +/- 0,9 mg/g (extrêmes : 4,9 et 8,2 mg/g) ;

- prodéphinidine relative, L.D.% = 42 +/- 13 % (extrêmes : 21 et 62 %).

Les résultats sont résumés dans le tableau 2 et représentés par la figure 1.

Tableau 2

Taxon	<i>communis</i> (n = 25)	<i>nana</i> (n = 18)	<i>hemisphaerica</i> (n = 19)
L.A. (mg/g)	2,4 +/- 0,7	6,9 +/- 1,7	6,8 +/- 0,9
Extrêmes	1,4 à 3,8	4,2 à 10,0	4,9 à 8,2
L.D. %	15 +/- 8	72 +/- 8	42 +/- 13
Extrêmes	3 à 39	55 à 87	21 à 62
L.D. (mg/g)	0,3 +/- 0,2	5,0 +/- 1,6	2,9 +/- 1,1
Extrêmes	0,1 et 1,1	2,6 et 7,8	1,3 et 4,4

Assorties d'un écart-type autour des moyennes, ces valeurs définissent le «noyau dur» de chacun des trois taxons.

La comparaison des valeurs proanthocyaniques (test t de Student,  $p < 0,001$ ) montre alors que *J. communis* se distingue à tous égards des deux autres taxons, alors que *J. nana* et *J. hemisphaerica*, rigoureusement comparables quant à la teneur en proanthocyanes totales, se distinguent significativement par leurs teneurs (relatives et absolues) en prodéphinidine. Un graphe (figure 1) combinant les deux variables expérimentales L.A. et L.D.% définit ainsi trois polygones distincts correspondant aux trois taxons, tout en faisant ressortir la proximité (domaine L.D.% = 55 à 60 %) des deux taxons *nana* et *hemisphaerica*. Pour ce qui concerne la teneur proanthocyanique globale, la valeur critique se situe vers 4,5 mg/g, séparant ainsi à nouveau *communis* et *nana/hemisphaerica*.

Pour les Genévriers nain et commun, ces résultats confirment tout en les amplifiant ceux précédemment fournis par l'un d'entre nous (LEBRETON, 1979), qui concluait en faveur de la caractérisation spécifique des deux entités systématiques correspondantes. L'étude morpho-anatomique conduite depuis par l'un d'entre nous (HAMMOUD, 1986) va dans le même sens : aiguilles de longueur comprise entre 7,7 et 13,2 mm (moyenne : 10 mm) pour *nana*, alors qu'elle oscille de 15 à 22,5 mm (moyenne : 18 mm) pour *communis*. Bien que portant sur un nombre restreint de spécimens (5 et 8 respectivement), la caractéristique du diamètre stomatique appuie cette distinction ; il est égal à 880-1070 microns dans le premier cas, contre 520-770 dans le second.

(2) Ce qui ne signifie pas que des individus ne répondant pas simultanément à ces critères ne puissent relever du taxon *communis* ; de même pour les autres.

(3) Le type de l'espèce provenant de Sicile, mais ne nous ayant pas été accessible, la provenance «Djurdjura» constitue donc un «paratype chimique» du taxon.

Pour le *Genévrier* hémisphérique, les conclusions doivent être plus nuancées, d'autant que font (pour l'instant) défaut les données biométriques. La concordance des teneurs globales en proanthocyanidines avec celles du *Genévrier* nain (6,9 et 6,8 mg/g respectivement) amène à rapprocher les deux taxons, le premier pouvant dériver du second par régression de la synthèse en prodelphinidine (4). Corrélativement, et malgré un certain recoupement des teneurs relatives en prodelphinidine (autour de 25-30 %), les proanthocyanidines totales, qui ne dépassent pas 4 mg/g chez *J. communis*, sont un critère absolu pour écarter tout rapprochement avec *J. hemisphaerica* (L.A. > 4,5 mg/g).

Si, pour les trois pôles biogéographiques ci-dessus mentionnés, les critères synthétiques proposés permettent sans problèmes majeurs de déterminer l'appartenance taxonomique du gr. *communis*, la situation est autrement plus complexe lorsqu'on aborde le cas de certaines populations isolées en zone continentale ou insulaire, au sein desquelles de nombreux spécimens ont été prélevés (transects altitudinaux, de la zone pré-alpine à la zone intra-alpine, massifs isolés, îles, etc., voir tableau). Nous présentons quelques exemples documentés de telles situations.

### 3. SITUATIONS LOCALES

#### 3.1. Sierra Nevada (Espagne)

Les avis sont partagés quant à l'attribution spécifique des genévriers prostrés de Sierra Nevada, présents de 1600 à plus de 3000 m d'altitude. Pour certains auteurs (CARRIERE, 1867 ; QUEZEL, 1953), il s'agit « simplement » de *nana*, alors que pour d'autres (dont DO AMARAL FRANCO, 1962), c'est bien au taxon *hemisphaerica* (espèce ou sous-espèce) que l'on a affaire. Notre étude a porté sur 24 spécimens, prélevés à toutes cotes en 2 (3) missions distinctes.

Des résultats (tableau 1 et figure 2) semblent se dégager deux idées-force, qui devront être nuancées ultérieurement :

- un seul individu (n° 219 ; L.A. = 7,4 mg/g, L.D.% = 66 %) semble pouvoir être rapporté au taxon *nana*, le plus riche après lui (n° 180 : 7,1 mg/g et 44 %) relevant alors du type *hemisphaerica* ;

- à première vue, aucune « logique » biochimique ne semble se faire jour avec l'altitude, des

(4) Le parallèle morphologique est évident ; on peut parler de vicariance à propos de ces deux formes prostrées d'altitude, l'une méditerranéenne, l'autre méditerranéenne.

individus à faible teneur pouvant être observés à des cotes très élevées (n° 233 : 3020 m ; 5,6 mg/g et 8 %), et inversement (n° 180 encore : 2400 m, mais aussi n° 126 : 2400 m ; 3,7 mg/g et 45 %).

Peut-on pour autant conclure que nous sommes en présence (quasi) exclusive de *J. hemisphaerica*, distribué au hasard au sein d'une population écologiquement isolée sur un massif ? Au vu du paratype algérien, seuls 3 (voire 4) individus pourraient être considérés comme tels (n° 180, 183, 222 ; 126 : L.D.% = 39 à 45 % ; L.A. = 3,7 à 7,1 mg/g), alors que la plupart des autres spécimens relèveraient plutôt d'un profil *communis* (L.D.% < 20 % ou L.A. < 3,5 mg/g). En outre, un certain effet-altitude est décelable, bien que ténu, comme le montre le regroupement des spécimens en 5 tranches altitudinales (tableau 3).

Tableau 3

Tranche d'altitude :	Effectifs	L.A. (mg/g)	L.D.%
1700 à 2100 m exclus	5	3,1 +/- 0,9	11 +/- 7%
2100 à 2350 m exclus	4	3,3 +/- 0,6	9 +/- 5%
2350 à 2600 m exclus	6	4,0 +/- 1,6	25 +/- 19%
2600 à 2800 m exclus	5	4,3 +/- 2,0	21 +/- 25%
2800 à 3020 m	4	4,6 +/- 1,1	29 +/- 15%

La différence entre les deux sous-groupes (cote critique 2350 m) ainsi mis en évidence est significative (test t) pour la teneur relative en prodelphinidine : 10 +/- 6 vs 24 +/- 19 % ; t = 2,06, d.d.l. = 22, p = 0,05).

Doit-on pour autant assimiler directement à l'entité *communis* les (9) échantillons de faibles altitudes (< 2350 m) et/ou teneurs en proanthocyanes (< 4 mg/g ; < L.D.% = ca. 20 %) ? Non seulement le recoupement des deux paramètres n'est pas univoque, nous l'avons vu, mais une structure peut être proposée pour l'ensemble des individus considérés comme population(s), qui suggère un processus d'hybridation entre deux « types proanthocyaniques », l'un riche (L.D.% > 59 %), l'autre pauvre (L.D.% < 29 %) en prodelphinidine.

Cette démarche est appuyée par l'aspect des histogrammes construits à partir des 3 taxons « purs » (62 individus), ou de l'ensemble des 425 spécimens issus d'Europe moyenne et méditerranéenne (voir figure 3). On définit ainsi trois domaines A, B et C recoupant pour partie les 3 taxons, et scindant l'échantillon névadéen en trois sous-ensembles manifestement inégaux par rapport à l'effort d'échantillonnage réalisé.

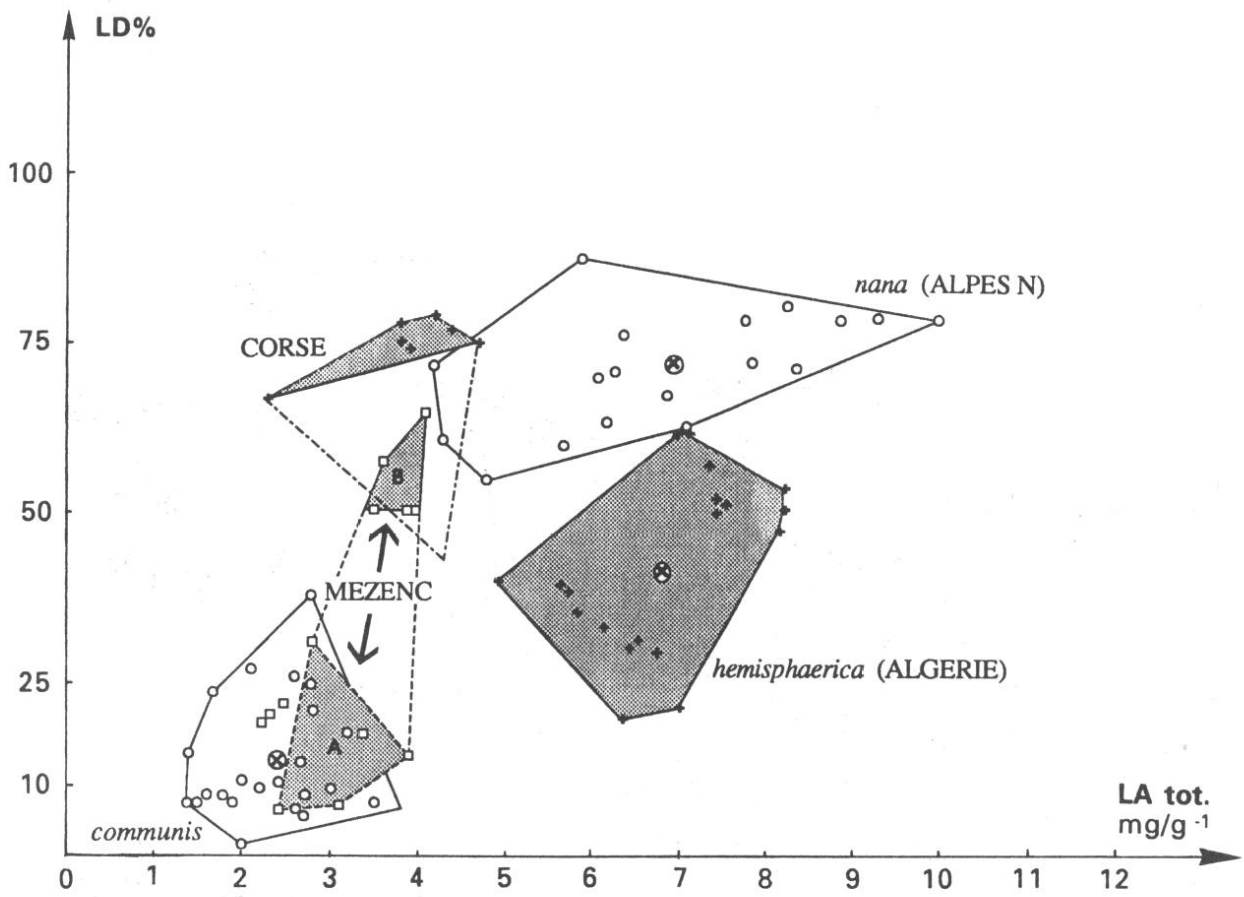


Figure 1.- Définition des taxons *nana*, *communis* et *hemisphaerica* (ainsi que des origines Corse et Mézenc)

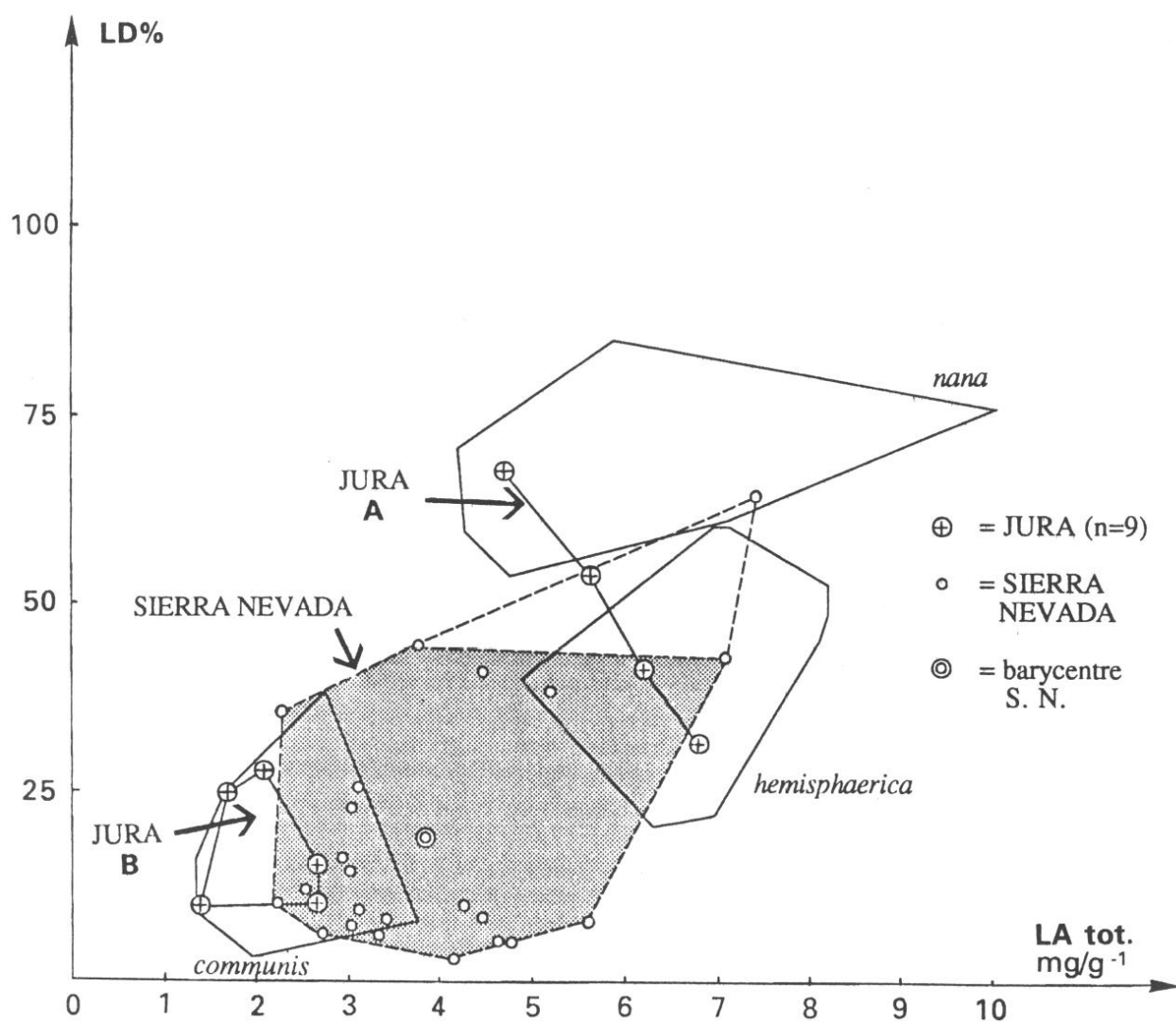


Figure 2.- Situation des origines Sierra Nevada et Jura, par rapport aux trois taxons de référence



Tableau 4

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés calculés	
A (< 29 %)	2350(370)	3,5(0,9)	10(6)	18	18,1
B (29-59 %)	2600(230)	4,5(1,8)	41(4)	5	5,4
C (> 59 %)	2600	7,4	66	1	0,4
Ensemble	2415(350)	3,9(1,4)	19(17)	24	24

Valeurs extrêmes, 5 et 66 % pour L.D. (avec p(d)=0,87) (entre parenthèses, écarts-types)

Les effectifs des 3 sous-ensembles autorisent tout à fait l'hypothèse d'un croisement entre deux types extrêmes, conduisant à un sous-ensemble intermédiaire, en application de la formule binomiale  $p^2 + 2pq + q^2$  (où p et q sont les fréquences respectives des deux génomes parentaux) (Loi de HARDY-WEINBERG).

Doit-on voir alors dans les genévriers prostrés de Sierra Nevada le résultat actuel d'une hybridation ancienne (5) entre *communis* et *nana* ? Ou bien le signe actuel de l'expression d'un large polymorphisme du taxon *hemisphaerica*, analogue à celui connu par ailleurs pour l'espèce *J. thurifera* (IDRISSI HASSANI, 1985 ; GAUQUELIN *et al.*, 1988) ? Dans ce dernier cas, la biosynthèse de la prodelphinidine serait gouvernée par le jeu de deux allèles, respectivement «prodelphinidine forte» D et «faible» d ; les deux types extrêmes sont alors homozygotes pour le(s) gène(s) considéré(s), tandis que les individus intermédiaires sont hétérozygotes pour le même système génétique. Les effectifs observés sont en très bon accord pour une fréquence p(d) ici égale à 0,87 (q(D) égal à 0,13 par complémentarité).

Ces propositions ne sont pas fondamentalement contradictoires, mais doivent être éclairées par l'étude d'autres situations, afin d'en éprouver la portée générale.

### 3.2. Pyrénées (françaises)

Nous avons affaire à un ensemble plus homogène que précédemment, biochimiquement parlant, ce qui peut être éventuellement rapporté à une moindre amplitude altitudinale, sinon écologique des territoires colonisés par les Genévriers étudiés (6). Si une logique altitudinale est ici très difficile à déceler, une structure génétique analogue à la précédente n'en est pas moins parfaitement soutenable (tableau 5).

(5) Ancienne, car nous serons amenés à conclure à l'absence actuelle de ces deux taxons «purs» en Espagne (méridionale) et même en Afrique du Nord.

Tableau 5

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés calculés	
A (< 29 %)	1850(235)	3,5(0,6)	18(6)	22	21,7
B (29-59 %)	1950(390)	4,0(0,4)	43(6)	8	7,7
C (> 59 %)	-	-	-	0	0,7
Ensemble	1875(280)	3,7(0,6)	25(13)	30	30

Valeurs extrêmes, 8 et 52 % pour LD (avec p(d)=0,85)

La comparaison (figure 4) des polygones proanthocyaniques montre un recouvrement non négligeable de la population névadéenne à la fois avec les types *hemisphaerica* et *communis*. Pour la population pyrénéenne par contre, si un recouvrement notable (8 individus sur 30) apparaît avec le polygone *communis*, aucun n'est visible avec le type *hemisphaerica* ! Le phénomène est dû à une teneur absolue significativement différente entre les deux ensembles (L.A. = 6,8 +/- 0,9 vs 3,7 +/- 0,6 mg/g ; t = 14,2, d.d.l. = 47, p < 0,001) (7). La position intermédiaire du polygone pyrénéen et l'alignement des 3 barycentres suggère alors que la métapopulation pyrénéenne puisse résulter d'une introgression de *hemisphaerica* par *communis*, ou réciproquement.

### 3.3. Massif Central (oriental : Mézenc et Meygal)

Le nombre plus faible de spécimens ne laisse toutefois pas de doute quant au rattachement de cette population (pour laquelle l'attribution *nana* a été également formulée par certains auteurs, en raison d'un port buissonnant à prostré) au modèle génétique précédent (tableau 6 et figure 1).

Tableau 6

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés calculés	
A (< 29 %)	1680(55)	3,2(0,6)	13(5)	4	4,2
B (29-59 %)	1485(160)	3,6(0,5)	49(10)	5	4,6
C (> 59 %)	1730	4,1	65	1	1,2
Ensemble	1590(160)	3,5(0,6)	36(22)	10	10

Valeurs extrêmes, 8 et 65% pour L.D. (avec p(d)=0,65)

(6) Les prélèvements concernent en effet plusieurs départements (Ariège, Pyrénées-Orientales, Haute-Garonne, Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées) ; on peut parler de superpopulation.

(7) La différence entre les teneurs relatives en prodelphinidine est également significative (t = 4,37, d.d.l. = 47, p < 0,01). Il en est de même pour la Sierra Nevada comparée à *hemisphaerica* de Djurdjura (t = 7,65 et 4,76 respectivement pour L.A. et L.D. %).

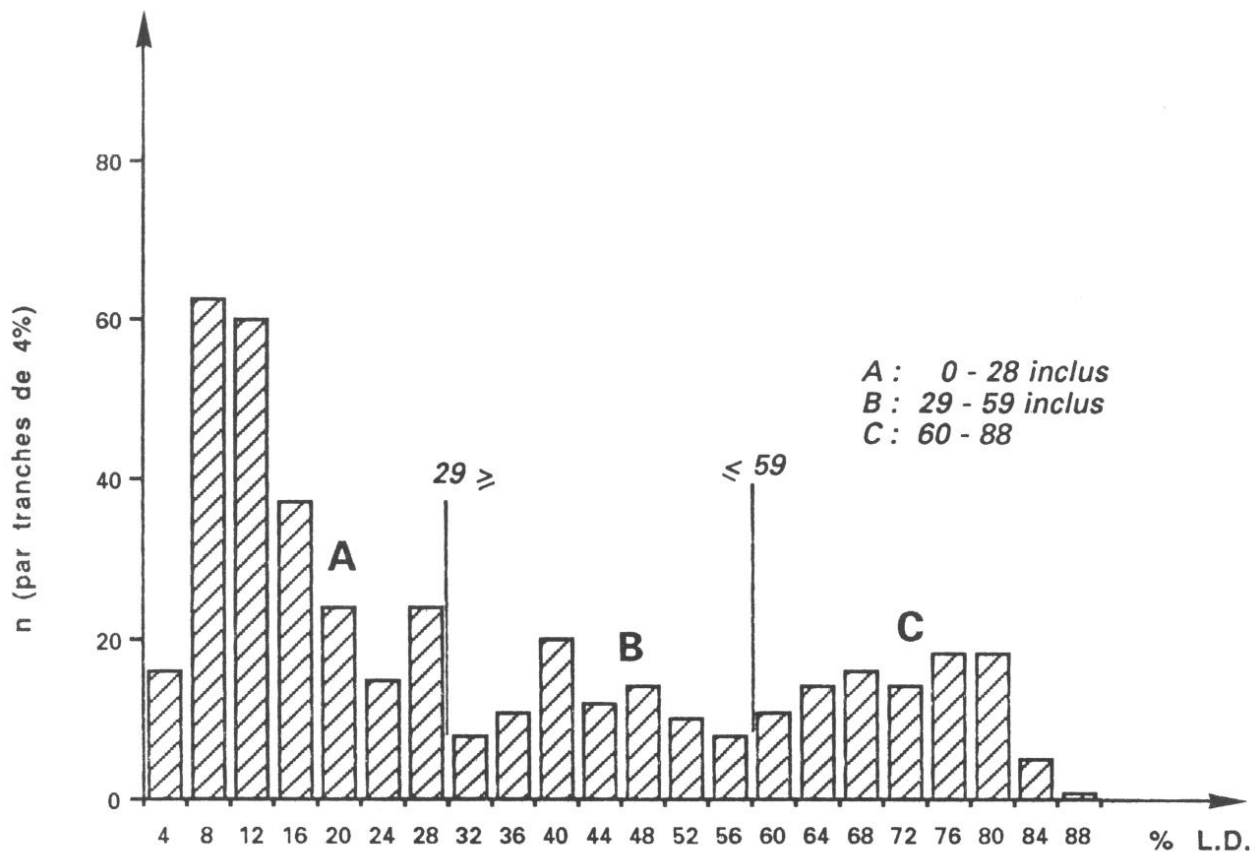


Figure 3.- Définition des types proanthocyaniques A,B, C.

Les valeurs calculées ont été obtenues pour une fréquence  $p(d)$  égale à 0,65, assez nettement inférieure donc aux deux valeurs précédentes (0,87 et 0,85), ce qui dénote un moindre poids du type *communis*.

### 3.4. Mont Ventoux et Montagne de Lure

Compte-tenu du nombre assez élevé d'individus étudiés à cet égard ( $n = 37$ ), le modèle précédent s'applique encore parfaitement à la population «montagnarde» ( $= > 1000$  m) du Ventoux, où l'un d'entre nous (BARBERO *et al.*, 1978) a signalé l'influence du taxon *hemisphaerica* il y a une dizaine d'années déjà. On obtient une fréquence  $p(d) = 0,64$ , identique à celle du Mézenc (tableau 7 et figure 5).

Tableau 7

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (> 29 %)	1465(225)	2,7(0,7)	15(8)	15	15,1
B (29-59 %)	1390(235)	3,1(0,7)	45(10)	17	17,0
C (> 59 %)	1610(170)	4,0(0,9)	64(5)	5	4,8
Ensemble	1450(230)	3,0(0,9)	35(20)	37	37

Valeurs extrêmes, 4 et 72% pour L.D. (avec  $p(d)=0,64$ )

Si nous prenons simultanément en compte les valeurs de L.D.% ( $> 59$  %) et de L.A. ( $> 4,5$  mg/g) (cf. figure 1), seuls deux individus (n° 24 et 325) répondent sans ambiguïté aux critères *nana*. «Type C» et «taxon *nana*» ne sont donc pas des notions parfaitement superposables dans la réalité biologique ; d'une manière générale, l'abaissement de la teneur absolue (mg/g) chez un individu pourvu d'une valeur L.D.% compatible avec *nana* ou *hemisphaerica* traduit probablement l'effet d'une introgression ancienne par *J. communis*.

Bien que d'altitude comparable, et proche (*ca.* 35 km E), la Montagne de Lure offre une situation nettement différente, bien que toujours soumise au modèle général (tableau 8 et figure 5).

Tableau 8

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	1700	4,4	4	1	0,2
B (29-59 %)	1600	4,8	35	1	1,8
C (> 59 %)	1660(260)	6,2(0,9)	69(6)	5	5,0
Ensemble	1660(220)	5,7(1,1)	55(26)	7	7

Valeurs extrêmes, 4 et 77% pour L.D. (avec  $p(d)=0,15$ )

Diversité biochimique du Genévrier commun

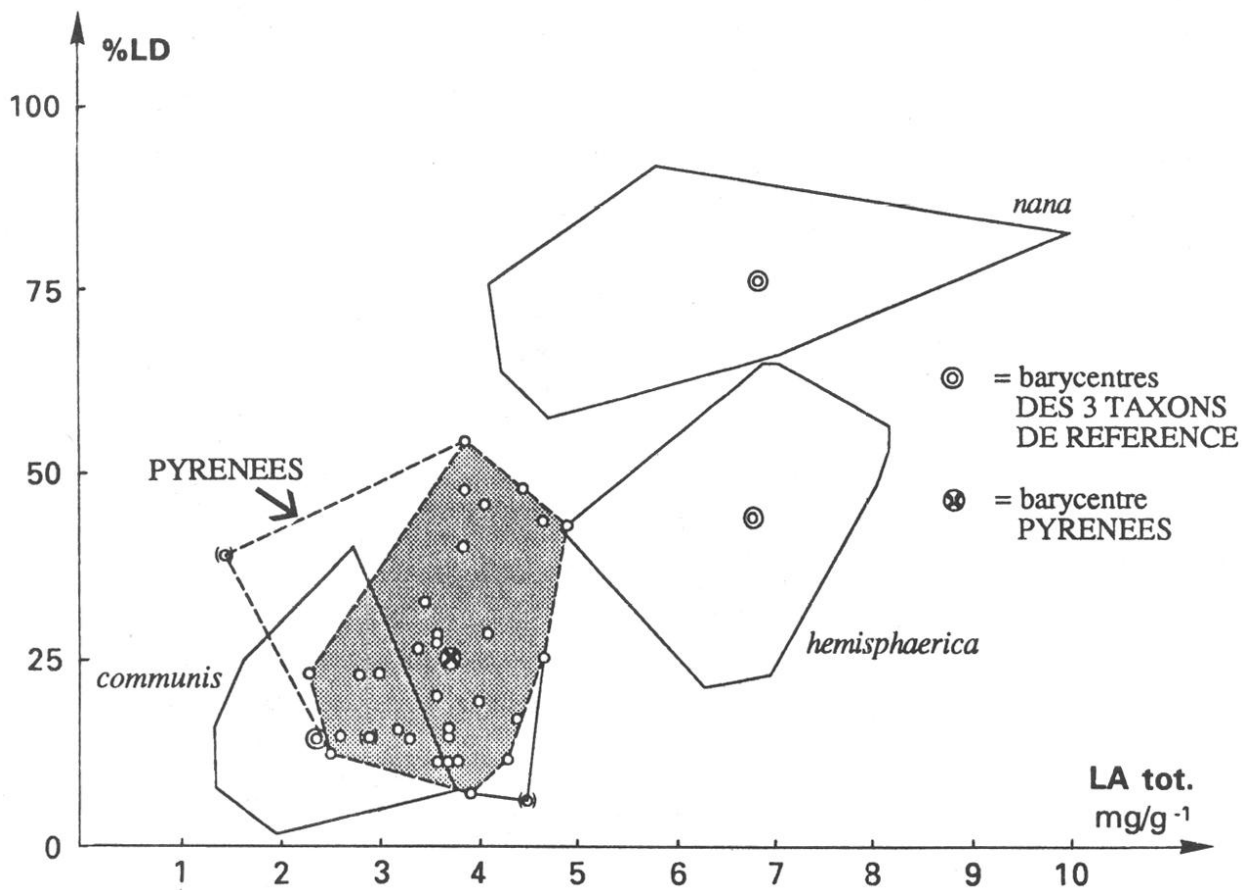


Figure 4.- Situation de l'origine Pyrénées par rapport aux trois taxons de référence

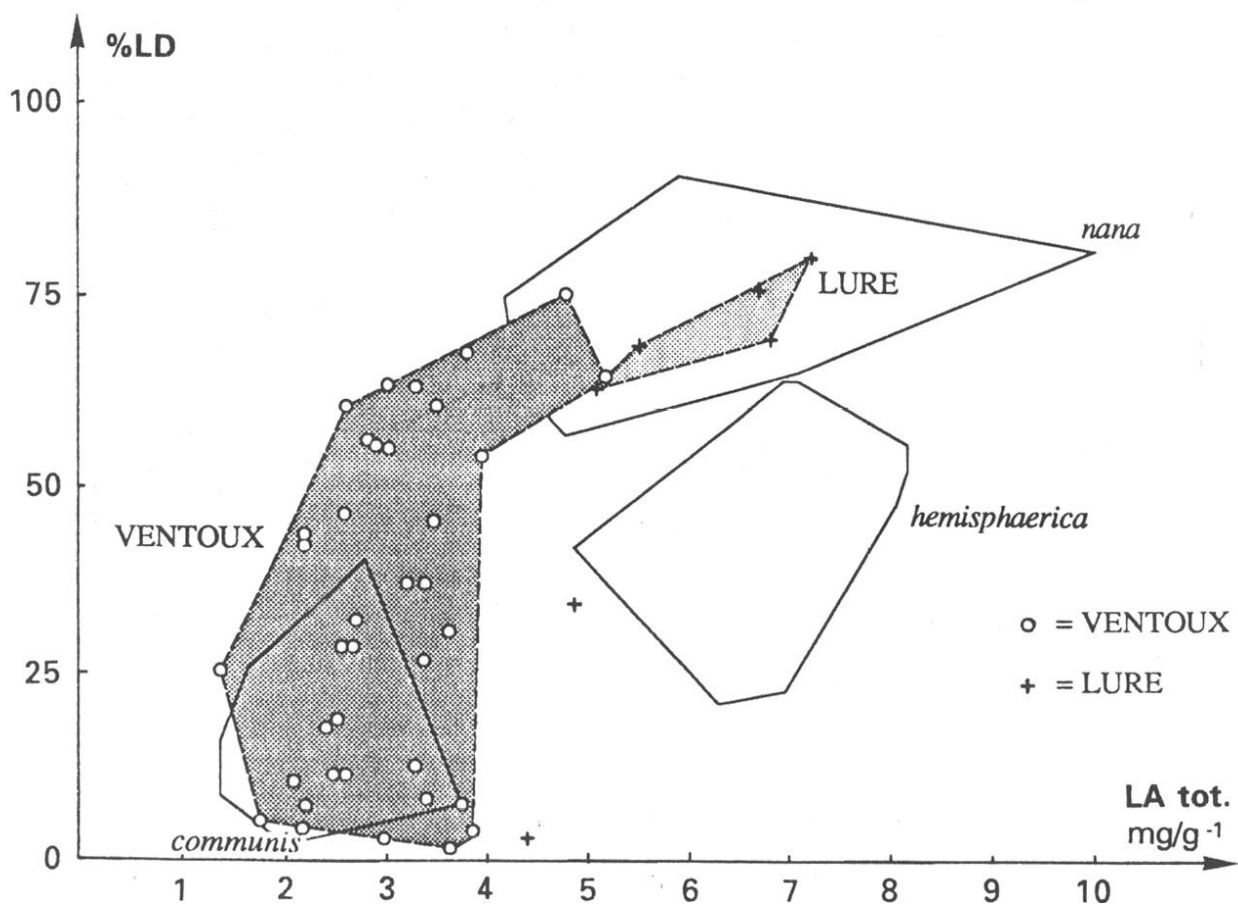


Figure 5.- Situation des origines Ventoux et Lure par rapport aux taxons de référence

Ainsi, non seulement la fréquence p(d) s'abaisse-t-elle à 0,15 et le sous-ensemble C devient-il majoritaire, mais tous les individus qui le composent répondent aux deux critères proanthocyaniques du taxon *nana* (L.A. > 4,5 mg/g ; L.D. > 59 %) : il y a ici convergence des caractéristiques génétiques et taxonomiques. Les deux massifs du Ventoux et de Lure, proches l'un de l'autre mais géographiquement bien séparés, constituent donc des «îles biogéographiques» au sein desquelles, malgré les apports extérieurs, les populations de genévriers gardent une structuration biochimique particulière.

### 3.5. Corse

Malgré les altitudes souvent faibles de nos récoltes, la plupart des 8 spécimens relèvent du type C ; la fréquence p(d) est très faible (0,07). Toutefois, un seul individu répond rigoureusement aux deux critères *nana* (n° 188 ; L.A. = 4,7 mg/g et L.D. = 75 %) (tableau 9 et figure 1).

Tableau 9

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	-	-	-	0	0,0
B (29-59 %)	1200	4,3	44	1	1,1
C (> 59 %)	1455(215)	3,9(0,8)	75(4)	7	6,9
Ensemble	1425(220)	3,9(0,7)	71(12)	8	8

Valeurs extrêmes, 44 et 79% pour LD (avec p(d)=0,07)

### 3.6. Jura

Les résultats sont encore compatibles avec le schéma, malgré le faible nombre d'individus analysés (tableau 10 et figure 2).

Tableau 10

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	1035(205)	2,2(0,5)	20(5)	2	2,1
B (29-59 %)	1660(60)	6,2(0,6)	45(9)	3	2,9
C (> 59 %)	ca. 1600	4,7	69	1	1,0
Ensemble	1440(340)	4,6(2,0)	41(20)	6	6

Valeurs extrêmes, 15 et 69% pour LD (avec p(d)=0,59)

Un seul spécimen répond rigoureusement à la double clé «C-*nana*» ; la teneur moyenne élevée des 3 spécimens du sous-ensemble B (L.A. = 6,2 +/- 0,6 mg/g) les rapproche du type *hemisphaerica*, ce qui paraît curieux eu égard à la latitude et souligne encore l'inadéquation formelle entre

taxon (= génôme potentiel) et «type» (= génôme exprimé à travers le phénotype).

## DISCUSSION DES RESULTATS

### 1. RECAPITULATION DES DONNEES

La confrontation des 8 populations étudiées (8), non seulement valide le modèle génétique global mais argumente aussi l'idée d'un génôme commun à l'ensemble des individus ; elle s'inscrit en outre dans une logique de biogénèse chimique déjà signalée. On observe en effet, non seulement un parallélisme entre les fréquences alléliques (p(d) et q(D)) et la teneur relative en prodelphinidine L.D.% (9), mais une corrélation positive entre teneur relative en prodelphinidine L.D.% et teneur globale en proanthocyanidines L.A. (10).

Tableau 11

Population	S.N.	Pyr.	Méz.	Vent.	Lure	Corse	Jura	AlpesN
L.A. (mg/g)	3,9	3,7	3,5	3,0	5,7	3,9	4,6	6,9
L.D. (%)	19	25	36	35	55	71	41	72
Fréq. p(d)	0,87	0,85	0,65	0,64	0,15	0,07	0,59	0,03
Taux (% dD)	d'hétérozygotie							
observé	21	27	50	46	14	13	50	06
calculé	23	26	46	46	26	14	48	06

Les quelques écarts à la moyenne peuvent éclairer l'interprétation biologique du modèle génétique et biochimique proposé. De même pour illustrer la décroissance générale des teneurs en fonction de l'altitude (seules ont été prises en considération les 3 populations constituées par un échantillon significatif d'au moins 20 individus) (tableau 12).

Tableau 12

Population	Sierra Nevada	Pyrénées	Ventoux
Sous-ensemble			
A	L.A. = 3,5 mg/g L.D. = 10 % cote = 2350 m	3,5 18 1850	2,7 15 1465
B	L.A. = 4,5 L.D. = 41 cote = 2600	4,0 43 1950	3,1 45 1390
C	L.A. = 7,4 L.D. = 66 cote = 2600	- - -	4,0 64 1610

(8) Aux 7 populations précédentes peut être en effet ajoutée la superpopulation des Alpes centrales ayant servi à définir le type *nana*.

(9) Une relation linéaire hautement significative est observée en effet entre L.D.% et p(d) :  $r = -0,981$ ,  $p < 0,001$ .

(10) Une relation linéaire significative est observée en effet entre L.A. (mg/g) et L.D.% :  $r = +0,642$ ,  $p < 0,10$ . Plus la prodelphinidine est importante en valeur relative, plus la teneur en proanthocyanidines totales est elle-même élevée (cf. LEBRETON *et al.*, 1980).

Ainsi, en Sierra Nevada, le sous-ensemble A inclut-il tous les spécimens de cote inférieure ou égale à 2300 m, tandis qu'au Ventoux, le sous-ensemble C ne comprend aucun individu de cote inférieure à 1400 m. On peut donc penser que l'altitude croissant, l'introgession par *J. communis* devient de plus en plus difficile (11).

## 2. ASPECTS BIOGEOGRAPHIQUES

Les données biochimiques obtenues sur d'autres populations moins échantillonnées que les précédentes n'en méritent pas moins d'être présentées ici, à l'occasion d'un essai de synthèse biogéographique :

- sur 11 échantillons rampants d'altitude des Apennins et des Abruzzes, 10 se rattachent sans ambiguïté au taxon *nana* (L.A. = 9,1 +/- 3,3 mg/g ; L.D.% = 74 +/- 13 %). Le rapprochement est à faire avec les individus corses, sous des latitudes comparables ;

- par contre, 9 individus collectés en Scandinavie, et présentant un port rampant dans un contexte écologique «alpin», ont un profil proche du type *communis* (L.A. = 3,8 +/- 0,7 mg/g ; L.D.% = 24 +/- 7 %), et ne se démarquent que peu de 11 spécimens de Baltique (Danemark, Suède, Estonie) : L.A. = 2,8 +/- 0,6 mg/g ; L.D.% = 20 +/- 5 % (12) ;

- dans les Alpes françaises du centre et du sud, comme au Ventoux (cf. ci-dessus), une introgession *communis* et/ou *hemisphaerica* est parfaitement perceptible ; de même dans le Massif Central et dans les Pyrénées. A la Gardiole de Rians (Var, altitude 550 m environ), le type *communis* est largement dominant, en milieu franchement méditerranéen (13).

Sans préjuger pour l'instant des propositions taxonomiques destinées à formaliser les constats biochimiques et géographiques, les quelques remarques suivantes peuvent être formulées :

- contrairement à bien des affirmations, le *Genévrier nain* (plus ou moins assimilé au taxon *nana* et/ou au type chimique C) peut être considéré comme absent (ou très minoritaire) dans beaucoup de montagnes «méditerranéennes» (Kabylie, Sierra Nevada, Pyrénées, Massif Central, Ventoux) ; nous appuyons ainsi le point de vue exprimé par DO AMARAL FRANCO (1962) ;

- le *Genévrier nain* est présent dans les Alpes françaises du Sud-Est (y inclus la montagne de Lure), et en Corse à des altitudes pourtant faibles, probablement pour des raisons historiques de colonisation insulaire. La situation semble identique dans les Apennins, représentant une île continentale colonisée initialement par une population fondatrice de *J. nana*, pourtant proche (Abruzzes) de la Sicile, patrie de *J. hemisphaerica*. Par contre, dans les montagnes scandinaves, malgré une morphologie des aiguilles proche de celle observée pour les *genévriers* des Alpes, ce taxon fait défaut à en croire la chimie (LEBRETON et BAYET, 1990) ;

- dans les Alpes occidentales (Suisse, Italie, France), un net gradient nord-sud se fait jour, le *Genévrier nain* cédant progressivement place aux types B et A ; le cas extrême est représenté par le Ventoux, où seulement 5 individus sur 37 ont une teneur en prodelphinidine de type C ; il en est de même dans les massifs préalpins, jusqu'en Chartreuse, malgré la latitude relativement élevée de celle-ci ;

- aux basses cotes de toute l'Europe (Provence et Languedoc, France moyenne dont la Drôme, mais aussi Baltique), le type *communis/A* est prédominant, pour ne pas dire exclusif ;

D'une manière générale, le port prostré, s'il est une condition nécessaire du caractère *nana/C*, n'est donc en rien suffisant à cet égard.

Des limites peuvent être tracées, délimitant trois domaines (figure 6) :

- un domaine «*communis*», 1, à teneurs moyennes en prodelphinidine inférieures à 28 % et *ca.* 1 mg/g ;

- un domaine «*nana*», 3, à teneurs moyennes en prodelphinidine supérieures à 50 % et *ca.* 3 mg/g ;

- entre les deux, un domaine intermédiaire, 2 (29 à 49 % ; 1 à 3 mg/g), où l'hétérozygotie proanthocyanique est généralement élevée.

(12) Le traitement du statut arctico-alpin du *Genévrier nain* est conduit par ailleurs (LEBRETON & BAYET, 1990). Tous les *genévriers* de Baltique relèvent du type A ; sur les 9 *genévriers* «arctiques», 6 relèvent du type A et 3 du type B, mais aucun du type C (p(d) = 0,81. Observé : 6/3/0, calculé : 5,9/2,8/0,3).

(13) La distribution observée (24/4/0) est en parfait accord avec celle calculée pour p(d) = 0,93 (24,2/3,6/0,1).

(11) Compte-tenu des différences de latitude, une cote de 2600 m en Sierra Nevada (latitude moyenne 37° N) équivaut à *ca.* 2000 m dans les Pyrénées (42° 30' N) et à 1750 m dans le Ventoux (44° 20' N) (OZENDA, 1985, pp. 13-15).

Tableau 13

ORIGINE	L.A. tot. (n individus)	L.D. %	L.D. abs. (mg.g-1)
SCANDINAVIE(9)			
Suède + Norvège 370-1300 m	3,8 +/- 0,7	24 +/- 07 %	0,9 +/- 0,4
BALTIQUE(11)			
SV. + DK. + EST. 10-150 m	2,9 +/- 0,6	20 +/- 05 %	0,6 +/- 0,2
FRANCE (23)			
Etage collinéen < 1100 m	2,4 +/- 0,7	14 +/- 09 %	0,3 +/- 0,2
JURA (6)			
830-1720 m	4,6 +/- 2,0	41 +/- 20 %	2,0 +/- 1,3
ALPES (18)			
Centre et Nord 1700-2700 m	6,9 +/- 1,7	72 +/- 08 %	5,0 +/- 1,8
ALPES (18)			
Maurienne	6,6 +/- 1,6	67 +/- 17	4,6 +/- 1,6
Maur.+ Gr. Paradis 1600-2400 m	5,9 +/- 2,0	63 +/- 23 %	4,0 +/- 2,0
ALPES (12)			
Chartr.+ Vercors 1250-1980 m	4,0 +/- 1,5	41 +/- 25 %	1,9 +/- 1,5
ALPES (19)			
Hautes-Alpes 1500-2500 m	5,9 +/- 2,3	54 +/- 30 %	3,7 +/- 2,5
ALPES (23)			
Basses-Alpes 1500-2350 m	4,0 +/- 1,8	30 +/- 28 %	1,5 +/- 1,9
ALPES (15)			
Alpes-Mmes + ITAL. 1500-2400 m	5,5 +/- 2,0	49 +/- 29 %	3,2 +/- 2,1
ALPES (37)			
Ventoux 1100-1800 m	3,0 +/- 0,9	35 +/- 20 %	1,2 +/- 0,9
VAR (28)			
Gardiole de Rians 480-630 m	2,7 +/- 0,6	12 +/- 12 %	0,3 +/- 0,4
MASSIF CENTRAL(10)			
(Mézens + Meygal) 1300-1730 m	3,5 +/- 0,6	36 +/- 22 %	1,3 +/- 0,9
MASSIF CENTRAL(12)			
Lozère + Hte-Loire + Corrèze 700-1320 m	2,5 +/- 0,7	17 +/- 9 %	0,4 +/- 0,2
GARD + HERAULT + ARDECHE(4) 100-400 m	3,0 +/- 0,5	14 +/- 10 %	0,4 +/- 0,3
CORSE(8)			
1200-1920 m	3,9 +/- 0,7	71 +/- 12 %	2,8 +/- 0,7
APENNINS (11)			
1560-2200 m	9,1 +/- 3,3	74 +/- 13 %	7,0 +/- 2,8
PYRENEES (30)			
(France) 1500-2700 m	3,7 +/- 0,6	25 +/- 13 %	1,0 +/- 0,6
SIERRA NEVADA (24)			
(Espagne) 1700-3020 m	3,9 +/- 1,4	19 +/- 17 %	0,9 +/- 1,1
DJURDJURA (19)			
(Algérie) 1500-1720 m	6,8 +/- 0,9	42 +/- 13 %	2,9 +/- 1,1

## SYNTHESE SYSTEMATIQUE

### 1. ASPECTS TAXONOMIQUES

Compte-tenu des précédentes données, tout essai de synthèse achoppe rapidement sur le dilemme suivant :

- si l'on accepte le modèle génétique découlant des résultats biochimiques, il semble bien difficile de ne pas rapporter à la même espèce l'ensemble des individus et des populations ainsi susceptibles de croisement, potentiel ou réel, ancien ou actuel ;

- mais il ne paraît guère possible d'en rester à une telle formulation, si l'on songe au(x) fossé(s) morphologique et/ou écologique séparant les genévriers rampants du Mont-Rose, à plus de 3000 mètres d'altitude, et ceux, érigés et vigoureux, de la lande de Lunebourg, par exemple. Même la notion de sous-espèce paraît insuffisante pour exprimer tant de diversité biologique à l'intérieur d'un aussi vaste taxon.

Nous proposons donc de considérer le Genévrier commun comme une espèce collective (ou super-espèce), regroupant trois entités elles-mêmes susceptibles de sectionnement, correspondant aux notions classiques de Genévriers commun, nain et hémisphérique.

### 2. ASPECTS PHYLOGENETIQUES (ET BIOGEOGRAPHIQUES)

En ce qui concerne les parentés des trois taxons, plusieurs hypothèses - non totalement contradictoires d'ailleurs - sont *a priori* cohérentes :

- la première, strictement biochimique, veut reconnaître dans le Genévrier nain *J. alpina* le pôle ancestral de la super-espèce *communis*, s'appuyant pour cela sur le caractère primitif très généralement reconnu à la prodelphinidine. Le taxon serait donc «alpien» (oriental ?) (14), et les (sous)-espèces *communis* et *hemisphaerica* en dériveraient par affaiblissement de la prodelphinidine (relative et absolue chez la première, relative seulement chez la seconde) ; la conquête de milieux plus chauds (en plaine vers le nord, en montagne vers le sud) se serait faite à la faveur de phases inter-glaciaires, et largement au Tardiglaciaire ;

- la deuxième, plus «génétique», accorderait le même rôle ancestral au taxon *hemisphaerica*, s'appuyant pour cela sur le principe de diversité maximale présenté par les entités hétérozygotes (cf. figure 6). Comme les autres espèces du

genre, le taxon originel serait donc plutôt méridional (montagnes méditerranéennes) ; plus au nord, les basses altitudes offriraient un contexte thermique comparable, alors que la conquête du milieu alpestre - avec hausse relative de la prodelphinidine - ne peut se concevoir que comme un «accident» (effet fondateur) lors d'une période de réchauffement (notamment à l'Holocène, durant l'Atlantique), suivi de «piégeage» en altitude.

Ces deux hypothèses ont été respectivement avancées pour tenter d'expliquer la phylogénie du Genévrier de Phénicie (LEBRETON & RIVERA, 1988) et celle du Genévrier thurifère (GAUQUELIN *et al.*, 1988) ; dans le cas présent, elles ont en commun de considérer le taxon *communis* comme le plus évolué, le port prostré étant alors un caractère primitif (en accord avec une origine «montagnarde»).

- Mais, au lieu de considérer, comme précédemment, le Genévrier hémisphérique comme une entité autonome, il est possible d'y voir le résultat d'une ancienne hybridation entre les deux types extrêmes homozygotes, nain et commun, notamment lors des périodes glaciaires où les deux taxons parents étaient simultanément réfugiés plus au sud. Dans un milieu écologiquement favorable (15) et de caractère insulaire comme l'est le massif du Djurdjura, le type intermédiaire, hétérozygote, s'est vu fixé, au point de s'écarter de l'équipartition panmictique (16) :

Type	A	B	C
Effectifs			
calculés ...	4,7	9,5	4,7
observés ...	3	14	2

Au nord de la Méditerranée par contre, les processus d'hybridation sont toujours «actuels» en raison de la proximité des types extrêmes ; l'introggression mutuelle doit même être la règle, d'où la coexistence des 3 types chimiques, en équilibre panmictique.

On ne saurait envisager d'autre explication, en raison de leur latitude, pour les genévriers

(14) La teneur relative en prodelphinidine de 7 spécimens suisses et italiens est significativement supérieure à celle de 11 spécimens savoyards : 77 +/- 6 et 69 +/- 8 % respectivement ( $t = 2,14$  ;  $p = 0,05$ ).

(15) On peut penser qu'une montagne méridionale satisfait à la fois le caractère cryophile (hivernal) du type A, et le caractère xéro-thermophile (en été) du type C.

(16) La différence entre les deux distributions n'est toutefois pas statistiquement significative (chi carré = 3,35 ; d.d.l. = 2,  $p = 0,10$ ).

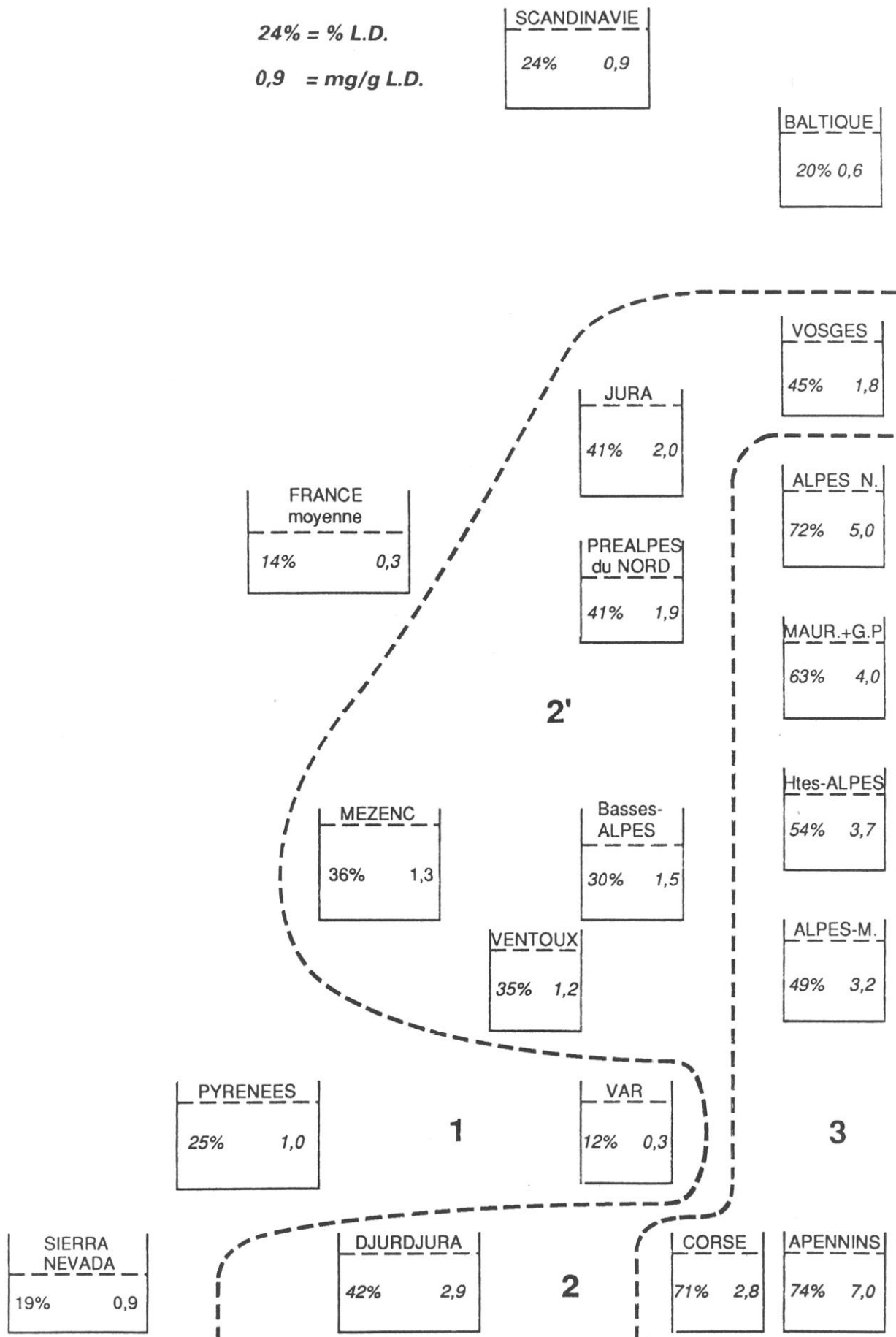


Figure 6.- Schéma de répartition géographique des trois chimiotypes du *Genévrier commun*  
Premier nombre : teneur relative en prodelphinidine ;  
second nombre : teneur absolue en prodelphinidine.



«intermédiaires» du Jura et des Vosges, par exemple, que seul un phénomène de convergence peut ainsi rapprocher des *Genévriers* hémisphériques «vrais» (17). Plus au sud, comme au Ventoux, on ne peut *a priori* nier une participation *hemisphaerica*, mais la simple combinaison *communis* x *nana* peut suffire à expliquer la situation ; les faibles valeurs obtenues en Sierra Nevada et dans les Pyrénées laissent en outre attribuer au détroit de Gibraltar un rôle plus faible qu'au détroit siculo-tunisien dans les processus de recolonisation postglaciaires (18).

Enfin, on peut représenter de manière plus explicite (figure 7) la structure des diverses origines en trois classes phénotypiques, par rapport aux trois pôles A («*communis*»), B («*hemisphaerica*») et C («*nana*») considérés comme taxons «purs». Le centre du triangle correspond évidemment au maximum d'hybridation/introgression (c'est le cas des Préalpes de Chartreuse et Vercors) ; il semble ainsi possible de rattacher chaque population (ou métapopulation) à un type chimique susceptible d'une nomenclature aussi conforme que possible à la réalité biologique.

### 3. ASPECTS SYSTEMATIQUES

Reste à formaliser l'existence des trois taxons fondamentaux, en veillant à ne point entériner les confusions antérieures, basées essentiellement sur le port et l'habitat. On distinguera successivement :

- *Genévrier commun* *Juniperus communis* L. 1753 (*Habitat in Europae septentrionalis sylvis*) ; homozygote (faible) pour la prodelphinidine. Comprend (au moins) deux «formes» :

. *eu-communis* Syme ; c'est le *Genévrier commun* des plaines et collines d'Europe moyenne, à port érigé ;

. *saxatilis* [Pallas 1788 polyn.] *sensu* Fernald (1950), signalé des régions arctiques (BREISTROFFER, 1963) ; une teneur quelque peu plus élevée en prodelphinidine marque en effet les spécimens de Suède montagnarde, et dénote peut-être une ancienne et faible introgression avec le vrai *Genévrier nain* (19). Le port est prostré. Ce type pourrait être également présent dans les Rocheuses.

- *Genévrier nain* *Juniperus alpina* (Suter) Celak ; homozygote (fort) pour la prodelphinidine ; présent dans les Alpes, la Corse et les Apennins. C'est la nomenclature retenue à la fois par la Med-Checklist (1984), et l'Atlas

*Flora Europaea* (1973), la première dénonçant le caractère illégitime du taxon *J. nana* Willd. employé par divers auteurs (dont GAUSSEN, 1968).

Susceptible localement d'hybridation avec le taxon précédent (Jura, Vosges), d'où le taxon x *intermedia* Sanio.

- *Genévrier hémisphérique* *Juniperus hemisphaerica* Presl., 1822 ; hétérozygote pour la prodelphinidine. Port prostré et semi-prostré à dressé. Susceptible d'hybridation avec les deux taxons précédents, *eu-communis* (Sierra Nevada, Pyrénées, Massif Central, Ventoux) et *alpina* (Alpes du Sud), d'où les taxons x *prostrata* Forman (cf. BREISTROFFER, 1963, p. 51) et x *depressa* Steven (cf. Med-Checklist) respectivement. On peut aussi employer globalement le terme de *J. communis* x *intermedia* Schur, pour «toute (cette) série de formes ambiguës» (BREISTROFFER, loc. cit. ; cf. aussi GAUSSEN, pp. 134-136, pour qui *depressa* Stev. est synonyme de la var. *hemisphaerica* (Presl.) Nymen).

### 4. ASPECTS ECOLOGIQUES

Les résultats obtenus démontrent la complexité taxonomique des *genévriers* prostrés des Alpes, de Scandinavie, mais aussi des montagnes méditerranéennes, depuis les Alpes du Sud jusqu'en Kabylie, en passant par les Pyrénées et la Sierra Nevada. Ces populations peuvent appartenir en effet, suivant leur localisation, soit au *Juniperus alpina*, soit au *J. hemisphaerica*, soit enfin - mais plus rarement - au *J. communis*.

Ces deux derniers groupes montrent en effet tous les types de port, depuis les formes érigées jusqu'aux formes rampantes ; cette expression, le long des transects altitudinaux, est particulièrement nette et fréquente dans le groupe *hemisphaerica*. Les données biochimiques traduisent bien l'extrême hétérogénéité des populations lorsque sont appliquées des méthodes de prélèvement par échantillonnage stratifié en fonction de l'altitude, de la continentalité, des expositions ou, au sein des populations, sur la base de spécimens à ports différents. La phytochimie montre en tout cas qu'il n'y a pas toujours concordance entre les génotypes et les phénotypes exprimés.

(17) A moins qu'il ne s'agisse de stations relictuelles datant de maximums thermiques interglaciaires, lorsque le taxon *hemisphaerica* remontait peut-être plus au nord qu'actuellement.

(18) Rappelons que le type *hemisphaerica* a été décrit de Sicile.

(19) Avec 24 +/- 7 vs 14 +/- 9 % ; t = 2,90, d.d.l. = 30, p < 0,01. De même avec 3,8 +/- 0,7 vs 2,4 +/- 0,7 mg/g ; t = 4,92, p < 0,001.

Si, dans les Alpes du Nord par exemple, les écarts sont nets entre les individus dressés se rapportant à *J. communis*, et ceux d'altitude s'apparentant à *J. alpina*, il serait hasardeux de croire que ce schéma est valable du nord au sud de toute la chaîne des Alpes.

Les stratégies d'échantillonnage adoptées dans ce travail en fonction des conditions géographiques et écologiques révèlent des situations très contrastées au sein des diverses populations. Ces résultats confirment qu'il était aberrant de ranger dans une même entité phytoécologique : le *Juniperion nanae*, les peuplements à genévriers prostrés des Alpes internes et des Préalpes. Déjà en effet, aux plans floristique et écologique, une redéfinition s'était imposée puisque, pour les grands massifs préalpins méridionaux, depuis le Vercors méditerranéen jusqu'aux Alpes ligures, l'un de nous (BARBERO et QUEZEL, 1975) avait rangé les Genévriers rampants et Conifères d'altitude dans l'alliance du *Junipero-Cytision*. Il convient de noter que, dans ce grand secteur préalpin, les populations de Genévriers des massifs isolés, comme celles de la Montagne de Lure, confirment la théorie des îles biogéographiques et, en relation avec leur isolement, affirment leur originalité au sein des Préalpes du Sud. De même, il est clair que dans les zones intra-alpines, depuis le Briançonnais jusqu'aux Alpes-Maritimes, le *Juniperion nanae* présente d'importantes affinités avec les groupements de l'unité précédente, traduisant ainsi la possibilité d'échanges entre populations de *Juniperus* en quasi-contiguïté.

Il est tout aussi sûr que, dans les Alpes du Sud, deux genévriers dont les teneurs en proanthocyanes (en particulier la prodelphinidine, donc à double titre le pouvoir tannant) peuvent différer d'un facteur 10, ne sauraient tenir le même rôle au sein des biocénoses, dans le cadre des relations plantes/herbivores (cf. LEBRETON, 1982). PFEFFER et SETTIMO (comm. verb.) rapportent que, dans les Alpes-Maritimes, tous les genévriers rampants d'altitude ne sont pas broûtés de la même façon ; le Chamois et le Bouquetin effectuent un tri dans les peuplements, ce qui pose manifestement la question de différences inter-individuelles en leur sein. De la même manière quand DELAUNAY (1982, pp. 161-162) indique que dans le Briançonnais, plusieurs auteurs ont signalé la consommation du Genévrier nain par le Chamois et d'autres Ongulés, il serait très intéressant de savoir à quel type rapporter la plante. L'expérience maintenant acquise en matière d'échantillonnage permettrait, suivant la localisation géographique des prélèvements, d'avoir une première indication à cet égard.

A ce propos, doit être soulignée la corrélation existant entre chimisme et habitus chez les genévriers nains, corrélation suffisamment générale pour qu'elle puisse permettre de suspecter dès le terrain le rattachement des individus collectés à tel ou tel taxon. Comme cela est déjà signalé dans de nombreuses flores (Flore de COSTE ; SCHRÖTER, 1926), le genévrier nain, aux aiguilles apprimées sur le rameau, n'est que très peu piquant, pris de la base à l'extrémité de la branche ; inversement, le genévrier commun est piquant à très piquant. Ce caractère est partagé par le Genévrier hémisphérique et, d'une manière générale, par les formes «hybrides» à faible teneur en prodelphinidine (20) ; il y a également corrélation avec le port, tous les genévriers érigés étant piquants, et pauvres en proanthocyanes (21).

Du coup, le problème des tactiques de dissuasion des Herbivores mérite d'être reposé : est-ce parce qu'ils sont riches en prodelphinidine que les genévriers des Alpes du Nord peuvent se permettre de n'être point piquants ? Est-ce parce qu'ils sont pauvres en tanins proanthocyaniques que les genévriers de plaine sont tenus d'être piquants, ou d'échapper au broûtage par un port plus élevé ?

Dans une telle optique, la question phylogénétique rebondit à son tour, l'hypothèse la plus vraisemblable étant alors celle d'un taxon archaïque rampant et peu piquant, donc «morphologiquement» vulnérable, mais pourvu de l'arme chimique des tanins dérivés de la prodelphinidine. L'acquisition des caractères «piquant» et/ou «érigé» aurait permis de réduire l'allocation d'énergie accordée à cette synthèse chimique, d'où la dérive à la baisse, modérée (*hemisphaerica*) ou importante (*communis*), de la prodelphinidine. À son tour, l'énergie ainsi économisée se trouvait libérée pour une synthèse accrue de la lignine, biogénétiquement concurrente de la prodelphinidine (voie du shikimate) ; la lignine peut alors prendre l'importance que réclame une croissance favorisée par des conditions climatiques moins sévères. Ce schéma biogénétique avait d'ailleurs été déjà avancé pour partie par l'un d'entre nous (LARACINE, 1984, pp. 159-160).

(20) Cf. diapositive où deux genévriers (n° 197 et 198), récoltés côte à côte en Maurienne (en mélèzein, 2100 m d'altitude) ont révélé des teneurs proanthocyaniques conformes au pronostic basé sur leur aspect.

(21) Toutefois les spécimens alpiens et scandinaves prostrés ont de petites aiguilles également apprimées, alors que leurs teneurs proanthocyaniques sont parfaitement distinctes.

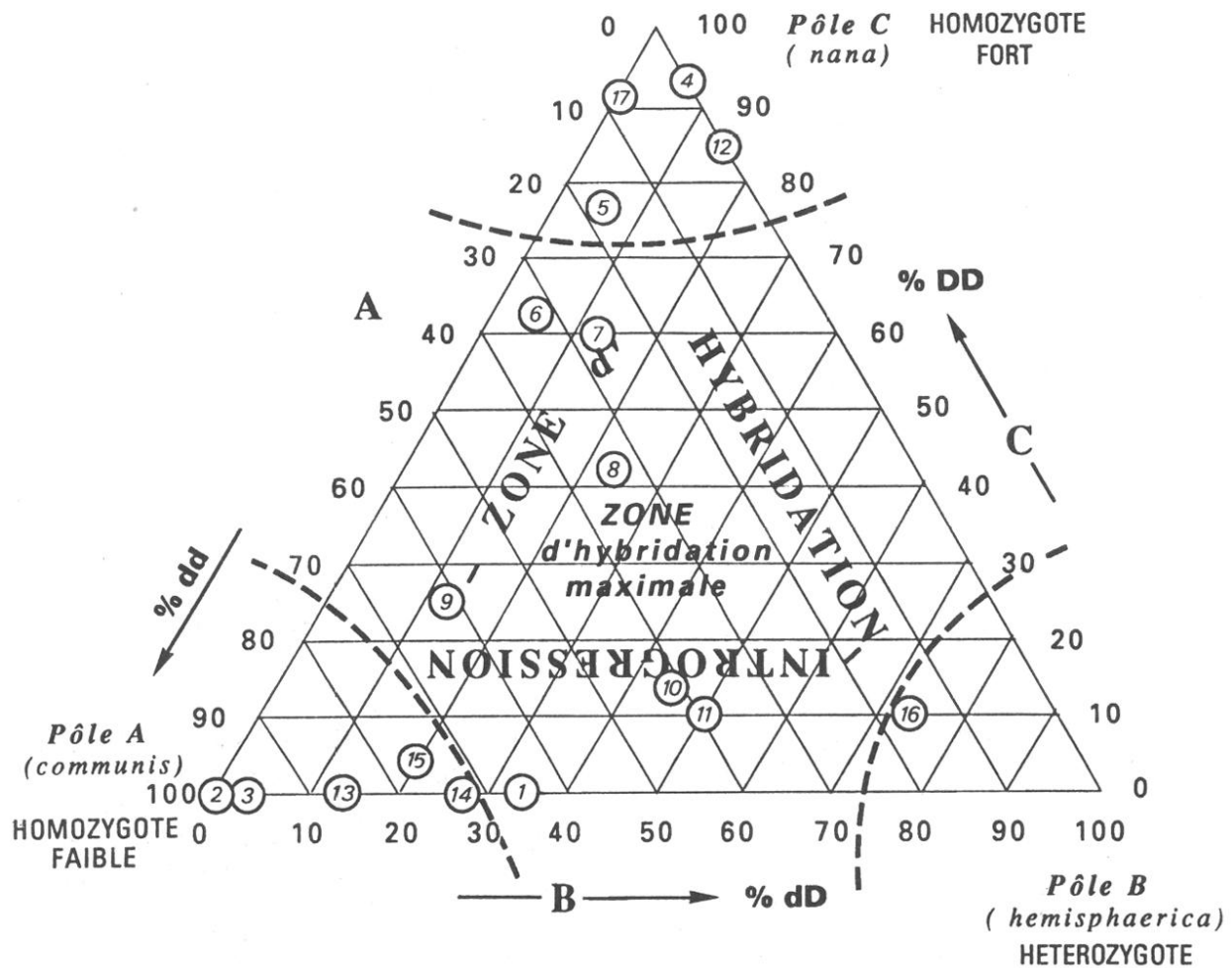


Figure 7.- Représentation des trois types génétiques du Genévrier commun en fonction des origines géographiques (voir tableau 14 pour la numérotation des origines)

## 5. ESSAI DE SYNTHÈSE ET CONCLUSION

Par des critères synthétiques axés sur les caractéristiques morphologiques, géographiques, écologiques, couplées aux particularités biochimiques, et portant sur 450 spécimens, trois taxons fondamentaux de *Juniperus* ont été discriminés au sein de la super-espèce *communis* L. :

- *J. communis* L. *stricto sensu* ;
- *J. alpina* (Suter) Celak ;
- *J. hemisphaerica* Presl.

- Le premier, à port érigé et à aiguilles piquantes, homozygote (faibles teneurs) pour la prodelphinidine, colonise les plaines et collines d'Europe moyenne (= *eu-communis* Syme), et les zones montagneuses de Scandinavie (= *saxatilis* Fernald).

- Le deuxième, à port prostré et aiguilles peu piquantes, homozygote (fortes teneurs) pour la prodelphinidine, se développe surtout dans les Alpes du Nord, et nettement plus en altitude dans les Alpes du Sud ; il occupe aussi des situations insulaires continentales (Lure, Apennins) ou typiques (Corse). Compte tenu du taux élevé en prodelphinidine, élément primitif (LEBRETON *et al.*, 1980), *Juniperus alpina* pourrait être considéré comme le pôle ancestral de la super-espèce *communis*.

- Le troisième, à port prostré, semi-dressé ou dressé, et à aiguilles piquantes, est hétérozygote pour la prodelphinidine. Ce type, dont la population originelle offrant une expression maximale des entités hétérozygotes serait sud-méditerranéenne, aurait largement migré vers le nord, notamment au Tardiglaciaire et à l'Holocène, en s'hybridant avec *eu-communis* (Sierra Nevada,

Tableau 14  
% des types génétiques, A, B et C

	A(=dd)	B(=dD)	C(=DD)
1. Scandinavie (9)	67	33	0
2. Baltique (11)	100	0	0
3. France moyenne (23)	96	4	0
4. Alpes du Nord (18)	0	6	94
5. Maurienne + GP (18)	17	6	77
6. Hautes Alpes (19)	32	5	63
7. Alpes Maritimes (15)	27	13	60
8. Préalpes N (12)	33	25	42
9. Basses-Alpes (23)	61	13	26
10. Ventoux (37)	41	46	13
11. Mézenc (10)	40	50	10
12. Corse (8)	0	13	87
13. Var (Gardiole) (28)	86	14	0
14. Pyrénées (30)	73	27	0
15. Sierra Nevada (24)	75	21	4
16. Djurdjura (19)	16	74	10
17. Apennins (11)	9	0	91

Pyrénées, Massif central, Préalpes sud- occidentales) et *alpina* (dans les Alpes plus internes du Sud).

On peut insister de surcroît sur l'intensité des flux et des échanges qui se sont produits : de *Juniperus alpina* vers quelques îles pré-alpines (cas de Lure) ; de *Juniperus hemisphaerica* vers la zone intra-alpine et, en altitude, dans les Alpes sud-occidentales ; de *Juniperus communis* en altitude en zone préalpine (cas du Ventoux, et jusqu'en Chartreuse). Ces flux ont conduit depuis le post-glaciaire, à partir de zones refuges, à une introgression forte des populations exprimant des hétérogénéités intra- et inter-populationnelles d'autant plus marquées que le nombre des taxons en présence était important. Ils ont connu une accélération au moment de l'optimum climatique de l'Atlantique, qui a pu faciliter en divers points les contacts entre populations de *J. communis*, remontant en altitude, et de *J. alpina*. Ils se poursuivent, grâce à l'ornithochorie, qui facilite considérablement les processus d'hybridation actuels.

Le modèle alpin occidental est donc à cet égard significatif des échanges par introgression et hybridation actuelles entre :

- *J. alpina* et *J. hemisphaerica* ;
- *J. communis* et *J. hemisphaerica*,

mais aussi entre *J. communis* et *J. alpina* par signature d'une introgression lors des phases d'amélioration climatique.

En retour, ne pourrait-on pas admettre que, lors des phases de péjoration climatique du

Quaternaire, le reflux au sud de la Méditerranée des populations de *J. communis* et de *J. alpina* aurait permis, par hybridation suivie d'introgression, la fixation d'un type intermédiaire hétérozygote, s'écartant aujourd'hui de l'équipartition panmictique. Ce type, réfugié sur les îles continentales du Maghreb, ne serait autre que *J. «hemisphaerica»*, privé actuellement de tout échange génique avec ses taxons parentaux. Ce qui n'est bien sûr pas le cas dans les populations actuelles européennes (Alpes du Sud par exemple) où l'hybridation joue activement en complément des introgressions, accroissant ainsi la diversité populationnelle. A une autre échelle de temps, les populations de Sierra Nevada et des Pyrénées, elles aussi (récemment) «isolées», représenteraient un état intermédiaire.

## REMERCIEMENTS

Des échantillons de *Genévriers* nous ont été fournis par Mmes B. BOURGUIGNON (Villeurbanne), Cl. EDOUARD (Lyon), Ch. GALLET (Chambéry), D. LAMOURE (Lyon), A. STANISCI (Roma) et M.R. VIRICEL (Villeurbanne), MM. P. ARDOUIN (Lyon), P. AUBIN (Lyon), P. BERTHET (Villeurbanne), J. BORDON (Frangy), J. BROYER (Lyon), G. DUTARTRE (Lyon), F. FROMARD (Toulouse), J. GAMISANS (Marseille), M. GRUBER (Marseille), J.D. LEBRETON (Montpellier), J.P. MARTINOT (Chambéry), A. MOIROUD (Villeurbanne), J. PIEGUEZUELOS (Granada), S. PIGNATTI (Trieste) et O. SKIFTE (Tromsö).

## BIBLIOGRAPHIE

- BARBERO M. et QUEZEL P., 1975 - Végétation culminale du Mont Ventoux. Sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes méridionales. *Ecol. mediterr.*, 1, pp. 3-33.
- BARBERO M., DU MERLE P., GUENDE G. et QUEZEL P., 1978 - La Végétation du Mont-Ventoux. *Terre et Vie*, suppl., pp. 21-65.
- BREISTROFFER M., 1963 - Flore abrégée du Diois in «C.R. 89e session Soc. Bot. Fr., 1962». *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 110, pp. 50-51.
- BROCKMAN C.F. & MERILEES R., 1968 - Trees of North America. Golden Press, N. Y., 280 p.
- CARRIERE E.A., 1867 - Traité général des Conifères, Paris.
- DELAUNAY G., 1982 - Contribution à la mise au point de méthodes de suivi de populations d'Ongulés de haute montagne en milieu protégé : étude sur le Chamois dans le Parc national des Ecrins. Thèse 3ème Cycle Univ. Rennes, 280 + LIIP.
- DO AMARAL FRANCO J., 1962 - Taxonomy of the Common Juniper. *Bol. Soc. Brot.*, 32, pp. 101-120.
- GAUQUELIN Th., IDRISSE HASSANI M. et LEBRETON Ph., 1988 - Le Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. (Cupressacées) : analyse biométrique et biochimique ; propositions systématiques. *Ecol. mediterr.*, 14, pp. 31-42.
- GAUSSEN H., 1968 - Les Cupressacées in «Les Gymnospermes actuelles et fossiles», X, Labo. Forest. Fac. Sci. Toulouse, 326 p.
- GREUTER W., BURDET H.M. et LONG G., 1984 - *Med-Checklist*, Conserv. bot., Genève et OPTIMA-Secr., Berlin.
- HAMMOUD A., 1983 - Contribution à l'étude taxonomique des *Juniperus* du sous-genre *Oxycedrus* dans le sud-est de la France. Thèse Doct. Ing. Univ. Aix-Marseille, 159 p.
- HAMMOUD A., 1986 - Etude écologique et taxonomique des Genévriers du sud-est de la France. Thèse Doct. Sci. Univ. Aix-Marseille, 200 + 135 p.
- JALAS & SUOMINEN, 1973 - Gymnospermae, in «Atlas Flora Europaea», Helsinki, pp. 29-31.
- LARACINE Cl., 1984 - Etude de la variabilité flavonique infraspécifique chez deux Conifères : Le Pin sylvestre et le Genévrier commun. Thèse Doct. 3ème Cycle, Univ. LYON-I, 169 p.
- LEBRETON Ph., 1979 - Le genévrier commun et le genévrier nain : deux espèces à contenus proanthocyaniques distincts. *Candollea*, 34, pp. 241-245.
- LEBRETON Ph. et BAYET Ch., 1990 - Le Genévrier nain n'est pas un taxon arctico-alpin, preuves biochimiques à l'appui. *C. R. Coll. Ecol. Biogéogr. Alp.*, La Thuile, sous presse.
- LEBRETON Ph. et RIVERA D., 1988 - Analyse du taxon *Juniperus phoenicea* L. sur des bases biochimiques et biométriques. *Natur. monspel.*, Sér. Bot., 53, pp. 17-41.
- LEBRETON Ph., THIVEND S. et BOUTARD B., 1980 - Distribution des Pro-anthocyanidines chez les Gymnospermes. *Plant. médicin. Phytother.*, 14, pp. 105-129.
- LEBRETON Ph., 1982 - Tanins ou alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des Herbivores. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36, pp. 539-572.
- OZENDA P., 1985 - La Végétation de la chaîne alpine. Masson, Paris, 331 p. + annexes.
- QUEZEL P., 1953 - Contribution à l'étude phytosociologique de la Sierra Nevada. *Mem. Soc. Brot.*, 9, pp. 1-77.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1981 - Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à Genévriers au Maroc. *Bol. Soc. Brot.*, Ser. 2, 53, pp. 1137-1160.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1989 - Les formations à genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique, dynamique et syntaxinomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroa*, 11, pp. 85-99.
- SCHRÖTER C., 1926 - Das Pflanzenleben der Alpen. A. Raustein, Zürich, 1288 p.

Tableau 1

Origine, altitude, port (R = rampant ; E = érigé ; I = intermédiaire), teneurs totale (mg/g proanthocyanidines) et particulière (% prodelphinidine) en proanthocyanes des genévriers communs analysés.

N°	Origine	Altitude	Port	L.A. (tot.) mg/g	L.D. %
01	Dévoluy (F, 04)	1650 m	E	2,8	11
02	idem	1350 m	E	2,4	36
03	Beaujolais (F, 69)	600 m	E	2,4	12
04	Ile Crémieu (F, 38)	400 m	E	2,8	26
05	Velay (F, 43)	1000 m	E	2,8	11
06	Dévoluy (F, 04)	1650 m	R	5,8	61
07	Queyras (F, 05)	2500 m	R	10,0	65
08	Abbruzes (IT)	1800 m	R	11,0	68
09	Aravis (F, 74)	1800 m	R	7,1	63
10	Tarentaise (F, 73)	1700 m	R	6,3	71
11	Nortäjle (SW)	50 m	E	2,6	22
12	Maurienne (F, 73)	1800 m	R	5,1	65
13	Velay (F, 43)	950 m	E	2,8	19
14	Ammarnäs (SW)	1300 m	R	2,8	23
15	Oisans (F, 05)	1750 m	R	7,2	72
16	Maurienne (F, 74)	1900 m	R	5,7	78
17	Cerdagne (F, 66)	1600 m	E	3,9	52
18	idem	2700 m	R	4,7	42
19	idem	2000 m	R	4,1	27
20	idem	1500 m	I	3,6	27
21	Velay (F, 43)	900 m	E	3,5	09
22	idem	1100 m	E	2,6	08
23	idem	1100 m	E	3,0	11
24	Ventoux (F, 84)	1400 m	E	3,4	36
25	idem	1500 m	R	3,2	36
26	idem	1500 m	R	5,2	62
27	idem	1800 m	R	4,5	57
28	idem	1500 m	R	3,3	60
29	idem	1500 m	R	3,7	30
30	Chartreuse (F, 73)	1600 m	E	3,4	26
31	idem	1600 m	R	6,0	67
32	idem	1850 m	R	5,7	73
33	idem	1000 m	E	1,5	04
34	Pyrénées (F, 09)	1800 m	R	4,3	12
35	idem	2210 m	R	3,7	16
36	idem	1500 m	I	3,6	28
37	idem	1550 m	R	3,9	08
38	idem	1550 m	E	3,5	32
39	idem	2060 m	R	3,4	26
40	Vercors (F, 38)	1720 m	R	4,5	58
41	idem	1300 m	R	4,1	71
42	idem	1300 m	E	1,5	22
43	idem	860 m	E	2,7	08
44	Gran Paradiso (IT)	2300 m	R	5,9	87
45	idem	1650 m	E	2,3	13
46	idem	1050 m	E	3,5	10
47	idem	1600 m	R	4,2	72
48	idem	2050 m	R	6,1	70
49	idem	2020 m	E	1,7	15
50	Queyras (F, 05)	1950 m	I	3,4	26
51	Tarentaise (F, 73)	2400 m	R	4,8	55
52	Queyras (F, 05)	2100 m	R	7,0	77

53	idem	2200 m	R	8,8	71
54	idem	2100 m	R	7,6	75
55	Tarentaise (F, 73)	2400 m	R	7,9	72
56	Queyras (F, 05)	1500 m	E	2,0	15
57	idem	1500 m	E	3,3	09
58	Jura (F, 01)	400 m	E	2,7	10
59	idem	370 m	E	2,1	28
60	Pyrénées (F, 09)	2000 m	R	3,7	12
61	Pyrénées (F, 31)	2110 m	R	3,7	15
62	Chablais (F, 74)	1950 m	R	5,7	60
63	Mont Rainier (USA)	1700 m	R	4,9	52
64	Pyrénées (F, 09)	2000 m	R	3,6	20
65	Basses-Alpes (F, 04)	1600 m	R	2,4	17
66	Pays Basque (F, 64)	2000 m	R	4,9	42
67	Pyrénées (F, 66)	2320 m	R	4,5	46
68	idem	1350 m	E	2,9	15
69	idem	1700 m	R	2,8	23
70	Mercantour (F, 06)	2200 m	R	5,3	77
71	Oisans (F, 05)	2300 m	R	7,6	80
72	idem	1300 m	E	2,6	16
73	Maurienne (F, 73)	2100 m	R	4,8	77
74	Haut-Languedoc (F, 81)	500 m	E	1,5	15
75	Margeride (F, 48)	1050 m	E	1,3	16
76	Pyrénées (F, 66)	1005 m	E	1,5	38
77	Bas-Dauphiné (F, 38)	550 m	E	1,4	16
78	Maurienne (F, 73)	1300 m	E	1,9	20
79	idem	2400 m	R	7,6	78
80	Briançonnais (F, 05)	2400 m	R	6,5	72
81	Pyrénées (F, 65)	1600 m	R	3,6	12
82	Chablais (F, 74)	1715 m	R	6,4	76
83	Salève (F, 74)	1300 m	I	1,7	17
84	Trentin (IT)	1900 m	R	8,4	71
85	idem	800 m	E	1,3	10
86	Jura (F, 39)	320 m	E	1,4	09
87	Massif Central (F, 19)	800 m	E	1,9	09
88	idem	700 m	E	3,2	19
89	idem	800 m	E	2,0	12
90	Massif Central (F, 48)	900 m	E	2,3	37
91	Tarentaise (F, 73)	2050 m	R	8,9	78
92	idem	1900 m	I	9,3	78
93	Bauges (F, 74)	1550 m	I	5,9	47
94	Maurienne (F, 73)	2300 m	R	8,2	71
95	idem	2400 m	R	7,8	64
96	Ain (F, 01)	210 m	E	2,7	07
97	Ile Crémieu (F, 38)	350 m	E	2,0	03
98	Pilat (F, 42)	620 m	E	2,8	22
99	Pyrénées (F, 66)	1800 m	E	2,5	13
100	idem	1800 m	R	3,2	16
101	Pyrénées (F, 65)	2250 m	R	4,7	26
102	Colorado (USA)	2500 m	R	2,7	06
103	idem	2500 m	R	2,1	06
104	Aisne (F, 02)	100 m	E	2,8	39
105	Pyrénées (F, 65)	1160 m	I	4,5	07
106	idem	1500 m	R	4,0	19
107	Gard (F, 30)	100 m	E	4,2	02
108	Seine-Marne (F, 77)	130 m	E	2,2	11
109	Ventoux (F, 84)	890 m	E	2,2	08
110	idem	1170 m	R	2,9	53
111	idem	1170 m	E	2,6	45
112	idem	1170 m	E	2,1	11
113	idem	1400 m	I	2,1	49
114	idem	1450 m	R	2,6	58

115	idem	1450 m	R	2,8	54
116	idem	1780 m	R	3,0	61
117	idem	1800 m	R	2,6	12
118	Vaucluse (F, 84)	1200 m	E	2,7	13
119	idem	990 m	E	1,8	38
120	Basses-Alpes (F, 04)	725 m	E	1,6	17
121	idem	1350 m	E	2,6	07
122	Drôme (F, 26)	980 m	E	3,0	35
123	Sierra Nevada (ESP)	1700 m	I	3,0	23
124	idem	2060 m	R	2,7	06
125	idem	2220 m	R	3,0	07
126	idem	2400 m	R	3,7	45
127	idem	2630 m	R	2,2	10
128	idem	2820 m	R	3,1	26
129	Chartreuse (F, 38)	1600 m	I	2,4	08
130	idem	1980 m	R	5,4	48
131	Hautes-Alpes (F, 05)	1080 m	E	1,8	10
132	Dévoluy (F, 05)	2120 m	R	2,8	06
133	idem	2120 m	R	3,6	40
134	Bretagne (F, 35)	50 m	E	1,5	09
135	Mézenc (F, 43)	1700 m	R	3,4	19
136	Pas-de-Calais (F, 62)	130 m	(R)	3,8	08
137	Maurienne (F, 74)	2300 m	R	8,1	64
138	Corse (F, 20)	1375 m	R	2,3	67
139	Vosges (F, 88)	1100 m	I	4,0	45
140	Ardèche (F, 07)	200 m	E	2,2	12
141	Hérault (F, 34)	200 m	E	2,3	16
142	Drôme (F, 26)	550 m	E	2,0	24
143	idem	400 m	I	2,3	16
144	idem	400 m	E	2,7	15
145	Hautes-Alpes (F, 05)	960 m	E	2,4	08
146	Vercors (F, 26)	960 m	E	2,0	09
147	Hautes-Alpes (F, 05)	1900 m	R	7,3	74
148	idem	1900 m	R	4,0	09
149	idem	1700 m	E	2,9	05
150	Oisans (F, 38)	1260 m	E	2,9	17
151	Vercors (F, 26)	1680 m	R	5,0	65
152	idem	1630 m	E	2,3	10
153	idem	1680 m	E	3,0	13
154	Rhodopes (BULG)	1650 m	I	3,1	07
155	Meygal (F, 43)	1300 m	I	4,0	51
156	idem	1420 m	I	3,9	51
157	Mézenc (F, 43)	1400 m	I	2,8	32
158	idem	1600 m	(R)	3,1	09
159	idem	1600 m	R	3,5	51
160	idem	1720 m	R	2,4	08
161	idem	1730 m	R	4,1	65
162	idem	1700 m	R	3,6	58
163	idem	1700 m	R	3,9	16
164	Bourgogne (F, 21)	300 m	E	1,6	10
165	Jura (F, 01)	1500 m	R	4,7	69
166	Jura (F, 01)	830 m	E	1,7	25
167	Haute-Savoie (F, 74)	1900 m	R	4,3	61
168	Savoie (F, 73)	1900 m	R	4,4	69
169	Alpes-Mmes (F, 06)	1500 m	E	1,9	07
170	Corse (F, 20)	1360 m	I	3,8	78
171	Pyrénées (F, 64)	1750 m	R	3,9	39
172	Corse (F, 20)	1200 m	(R)	4,3	44
173	Apennins (IT)	380 m	E	1,6	08
174	idem	400 m	E	1,1	07



175	idem	1800 m	R	5,8	79
176	idem	1560 m	R	5,8	68
177	Aquila (IT)	-	-	2,6	15
178	Grisons (CH)	2400 m	R	7,8	78
179	idem	2700 m	R	8,3	80
180	Sierra Nevada (ESP)	2400 m	R	7,1	44
181	idem	1900 m	R	4,7	05
182	idem	2600 m	R	4,6	05
183	idem	2800 m	R	5,2	39
184	Pyrénées (F, 64)	1800 m	R	2,6	15
185	idem	2050 m	R	2,3	23
186	Vrads (DK)	100 m	I	1,8	10
187	Hérault (F, 34)	400 m	E	3,2	26
188	Corse (F, 20)	1250 m	-	4,7	75
189	idem	1920 m	R	3,9	74
190	idem	1480 m	-	4,2	79
191	idem	1450 m	R	4,4	77
192	Segura (ESP)	1600 m	-	1,8	10
193	Maurienne (F, 73)	2240 m	R	7,7	71
194	idem	2200 m	R	6,7	81
195	idem	2000 m	I	4,6	57
196	idem	1900 m	R	7,6	70
197	idem	2100 m	R	8,3	81
198	idem	2100 m	I	4,0	16
199	Pyrénées (F, 64)	2080 m	R	3,3	15
200	idem	1880 m	R	3,9	47
201	idem	1680 m	R	3,0	23
202	idem	1740 m	R	4,4	17
203	idem	1820 m	-	4,1	44
204	idem	1750 m	R	3,8	12
205	Jura (F, 01)	1240 m	E	2,7	15
206	idem	1600 m	R	5,6	55
207	idem	1650 m	R	6,2	42
208	idem	1720 m	R	6,8	37
209	Dovre (NOR)	1200 m	R	4,3	31
210	Sierra Nevada (ESP)	2300 m	R	3,1	09
211	Engadine (CH)	1400 m	E	1,9	25
212	idem	2200 m	R	10,0	79
213	Oisans (F, 38)	1800 m	R	6,5	74
214	Sierra Nevada (ESP)	1800 m	-	2,7	10
215	idem	1980 m	R	2,5	12
216	idem	2170 m	R	2,9	16
217	idem	2450 m	R	3,4	08
218	idem	2520 m	R	2,3	36
219	idem	2600 m	R	7,4	66
220	idem	2650 m	R	3,0	14
221	idem	2780 m	R	4,2	10
222	idem	2900 m	R	4,4	42
223	idem	3020 m	R	5,6	08
224	Djurdjura (ALG)	-	-	6,4	31
225	idem	-	-	6,1	34
226	idem	-	-	7,0	62
227	idem	-	-	7,1	62
228	idem	-	-	7,3	57
229	Corse (F, 20)	1400 m	-	3,8	75
230	Margeride (F, 43)	1100 m	E	1,7	26
231	idem	1320 m	E	2,7	27
232	Djurdjura (ALG)	1500 m	I	6,5	32
233	idem	1500 m	I	7,0	23
234	idem	1500 m	I	7,0	24

235	idem	1500 m	I	6,3	21
236	idem	1780 m	R	5,7	39
237	idem	1780 m	R	7,4	52
238	idem	1780 m	R	4,9	41
239	idem	1780 m	R	7,4	50
240	idem	1780 m	R	7,4	51
241	idem	1780 m	R	5,8	36
242	idem	1780 m	R	8,2	54
243	idem	1780 m	R	8,2	51
244	idem	1780 m	R	8,1	47
245	idem	1780 m	R	5,8	40
246	Sierra Nevada (ESP)	2300 m	R	4,1	03
247	idem	2400 m	R	4,4	08
248	idem	2500 m	R	3,3	06
249	Bches-Rhône (F, 13)	580 m	E	1,9	14
250	idem	610 m	E	2,2	24
251	Var (F, 83)	940 m	E	1,5	11
252	Hautes-Alpes (F, 05)	1310 m	E	3,2	09
253	idem	1280 m	E	1,6	14
254	Basses-Alpes (F, 04)	1980 m	E	2,5	21
255	idem	1540 m	E	2,0	17
256	idem	1410 m	E	2,4	10
257	Hautes-Alpes (F, 05)	1690 m	R	7,0	76
258	idem	1750 m	R	6,1	77
259	idem	1940 m	R	6,9	78
260	idem	1990 m	R	7,3	80
261	idem	1950 m	R	4,1	56
262	idem	1300 m	E	2,4	10
263	Basses-Alpes (F, 04)	1960 m	E	2,0	05
264	idem	1520 m	E	3,1	26
265	idem	1400 m	E	2,4	14
266	Hautes-Alpes (F, 05)	1380 m	E	4,0	47
267	idem	1240 m	E	1,6	21
268	Vercors (F, 26)	1250 m	E	4,5	35
269	Gardirole Rians (F, 83)	500 m	E	1,8	08
270	idem	500 m	E	2,3	05
271	idem	500 m	E	2,9	39
272	idem	480 m	E	2,2	05
273	idem	480 m	E	3,0	07
274	idem	500 m	E	2,2	07
275	idem	500 m	E	2,7	32
276	idem	500 m	E	2,7	01
277	idem	630 m	E	2,8	04
278	idem	500 m	E	2,7	05
279	idem	500 m	E	2,9	05
280	idem	500 m	E	2,8	07
281	idem	520 m	E	1,8	09
282	idem	520 m	E	3,0	07
283	idem	460 m	E	2,2	11
284	idem	460 m	E	2,5	08
285	idem	460 m	E	3,5	01
286	idem	460 m	E	4,1	42
287	idem	460 m	E	2,5	13
288	idem	460 m	E	3,2	04
289	idem	460 m	E	4,0	39
290	idem	460 m	E	2,5	04
291	idem	460 m	E	1,9	24
292	idem	460 m	E	2,2	07
293	idem	460 m	E	2,6	08
294	idem	480 m	E	3,4	07

295	idem	480 m	E	2,9	05
296	idem	480 m	E	3,3	11
297	Drôme (F, 26)	-	-	2,3	27
298	idem	-	-	2,3	05
299	idem	-	-	2,4	06
300	idem	-	-	2,4	06
301	idem	-	-	3,5	40
302	idem	-	-	2,0	39
303	Hautes-Alpes (F, 05)	-	-	2,9	37
304	Ventoux (F, 84)	850 m	E	3,7	03
305	idem	850 m	E	3,0	04
306	idem	1100 m	-	2,2	42
307	idem	1100 m	-	3,0	53
308	idem	1100 m	-	2,2	41
309	idem	1100 m	-	2,7	31
310	idem	1100 m	-	2,5	12
311	idem	1100 m	-	2,6	28
312	idem	1100 m	-	2,6	28
313	idem	1400 m	-	1,4	25
314	idem	1400 m	-	2,5	19
315	idem	1400 m	-	2,2	05
316	idem	1400 m	-	3,4	26
317	idem	1450 m	-	3,5	58
318	idem	1450 m	-	3,8	65
319	idem	1450 m	-	3,4	09
320	idem	1570 m	-	3,1	30
321	idem	1570 m	-	1,8	06
322	idem	1800 m	-	2,4	18
323	idem	1800 m	-	3,5	44
324	idem	1800 m	-	3,3	13
325	idem	1800 m	-	4,8	72
326	Vaucluse (F, 84)	1200 m	-	2,5	08
327	idem	1200 m	-	2,4	13
328	idem	980 m	-	1,7	35
329	idem	980 m	-	2,4	05
330	idem	980 m	-	3,1	37
331	idem	700 m	-	2,6	04
332	idem	700 m	-	2,4	06
333	idem	640 m	-	1,9	07
334	idem	640 m	-	2,3	23
335	Basses-Alpes (F, 04)	690 m	-	2,7	03
336	idem	690 m	-	1,8	06
337	idem	690 m	-	1,9	24
338	idem	690 m	-	2,0	14
339	idem	860 m	-	2,1	05
340	idem	860 m	-	2,9	05
341	idem	1020 m	-	2,7	12
342	idem	1020 m	-	2,2	08
343	idem	1350 m	-	2,7	04
344	idem	1480 m	-	2,2	11
345	idem	1480 m	-	3,2	15
346	Hautes-Alpes (F, 05)	1700 m	-	2,4	08
347	idem	1480 m	-	3,0	04
348	idem	1480 m	-	2,3	48
349	idem	1100 m	-	2,0	04
350	idem	1200 m	-	2,0	03
351	idem	1450 m	-	2,7	65
352	idem	1000 m	-	2,1	05
353	idem	1000 m	-	3,3	39
354	Var (F, 83)	1000 m	-	3,0	15

355	idem	1000 m	-	3,2	02
356	idem	950 m	-	2,5	06
357	idem	950 m	-	1,6	03
358	idem	1000 m	-	2,2	24
359	idem	1300 m	-	2,1	00
360	Alpes-Mmes (F, 06)	1100 m	-	2,7	05
361	idem	1100 m	-	2,3	03
362	Basses-Alpes (F, 04)	1030 m	-	2,4	02
363	idem	1500 m	E	3,2	02
364	idem	2230 m	R	8,4	73
365	idem	2300 m	R	7,4	76
366	idem	2050 m	E	4,3	48
367	idem	2300 m	R	5,4	18
368	idem	2300 m	R	5,1	11
369	idem	2150 m	E	3,0	04
370	idem	2100 m	R	6,6	73
371	idem	2100 m	R	4,8	62
372	idem	2000 m	E	2,2	04
373	idem	1650 m	E	2,4	66
374	idem	1600 m	R	2,0	05
375	idem	2000 m	E	2,9	03
376	idem	2000 m	E	3,9	56
377	idem	2200 m	R	4,2	07
378	idem	2350 m	R	3,6	04
379	Alpes-Mmes (F, 06)	1800 m	R	3,2	03
380	idem	1000 m	E	2,8	05
381	idem	900 m	E	1,9	11
382	idem	2050 m	I	3,4	08
383	idem	2050 m	R	7,4	61
384	idem	2150 m	R	7,7	73
385	idem	2400 m	R	7,3	66
386	Col Lombarde (ITA)	2250 m	R	7,5	68
387	idem	1950 m	R	8,3	64
388	idem	1500 m	R	6,7	74
389	idem	1200 m	E	3,8	57
390	Berzezio (ITA)	1900 m	R	4,1	58
391	idem	1900 m	R	4,2	39
392	idem	1900 m	R	5,8	60
393	Demonte (ITA)	950 m	E	2,6	21
394	Valdieri (ITA)	800 m	E	2,9	44
395	Col Tende (ITA)	1900 m	R	4,0	08
396	idem	1750 m	E	2,0	04
397	idem	1700 m	R	6,3	73
398	Alpes-Mmes (F, 06)	1350 m	R	4,7	63
399	idem	1350 m	E	1,3	04
400	idem	650 m	E	1,9	05
401	Ventoux (F, 84)	1650 m	E	3,8	08
402	idem	1600 m	R	4,0	52
403	idem	1200 m	(I)	3,9	04
404	Vaucluse (F, 84)	700 m	E	3,9	06
405	Drôme (F, 26)	800 m	E	2,8	08
406	idem	800 m	E	2,4	05
407	Basses-Alpes (F, 04)	880 m	E	3,2	04
408	idem	880 m	E	2,5	04
409	idem	870 m	-	3,2	05
410	Montagne Lure (F, 04)	1200 m	R	6,8	67
411	idem	1600 m	E	4,8	35
412	idem	1700 m	R	5,5	66
413	idem	1700 m	R	4,4	04
414	idem	1800 m	R	6,3	73

415	idem	1810 m	R	7,2	77
416	idem	1800 m	-	5,1	61
417	Drôme (F, 26)	1100 m	E	3,1	06
418	idem	1250 m	-	2,8	09
419	idem	1250 m	E	2,1	20
420	idem	1250 m	E	3,1	11
421	idem	1000 m	E	3,3	19
422	idem	500 m	-	3,6	13
423	idem	200 m	-	3,6	32
424	idem	200 m	-	3,5	43
425	idem	200 m	-	3,0	07
426	Colorado (USA)	2500 m	R	3,2	08
427	Nordland (NOR)	240 m	R	3,7	24
428	Abisko (SW)	400 m	(I)	4,7	34
429	Tarentaise (F, 73)	1860 m	R	6,2	71
430	idem	1860 m	R	6,9	74
431	Kalmar (SW)	100 m	E	2,5	14
432	idem	100 m	E	2,0	25
433	Öland (SW)	120 m	I	3,7	21
434	idem	130 m	R	3,4	18
435	idem	150 m	E	3,3	24
436	idem	100 m	I	2,8	20
437	Abisko (SW)	600 m	R	3,9	18
438	idem	650 m	R	2,7	17
439	idem	450 m	R	4,8	19
440	idem	370 m	R	3,7	19
441	idem	900 m	R	4,0	32
442	Pärnu (EST)	10 m	E	3,0	24
443	Tallinn (EST)	50 m	E	3,0	18
444	Alborg (DK)	100 m	I	3,4	23
445	Apennins (ITA)	2000 m	-	11,8	80
446	idem	2200 m	-	11,8	83
447	idem	1900 m	-	1,5	40
448	idem	1940 m	-	10,3	81
449	idem	1990 m	-	11,1	84
450	idem	1900 m	-	10,8	76
451	idem	2000 m	-	10,2	79
452	idem	2000 m	-	9,7	79

---