

Observations morphologiques sur les gentianes du groupe alpina-acaulis, sur Festuca paniculata et F. eskia en Pyrénées

Autor(en): **Nègre, R.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **30 (1975)**

Heft 2

PDF erstellt am: **19.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880253>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Observations morphologiques sur les gentianes du groupe alpina-acaulis, sur *Festuca paniculata* et *F. eskia* en Pyrénées

R. NÈGRE

Résumé

Nègre, R. (1975). Observations morphologiques sur les gentianes du groupe alpina-acaulis, sur *Festuca paniculata* et *F. eskia* en Pyrénées. *Candollea* 30. 301-321. Résumé anglais.

A la suite de l'étude d'échantillons provenant d'un grand nombre de populations, l'auteur décrit la variation morphologique rencontrée, dans la chaîne pyrénéenne, au sein de *Gentiana* sect. *Megalanthe* et des deux espèces *Festuca paniculata* et *F. eskia*, ainsi que la corrélation qui existe entre cette variation, l'écologie et la répartition géographique. Ses observations débouchent, dans les trois cas, sur un traitement systématique reconnaissant un certain nombre de taxons subordonnés, souvent reliés entre eux par des termes intermédiaires. Plusieurs de ces taxons (variétés et formes) sont décrits comme nouveaux. Des hypothèses sur la genèse des taxons et de leurs aires sont émises et discutées.

Abstract

Nègre, R. (1975). Morphological observations on the *Gentiana alpina-acaulis* group, on *Festuca paniculata* and *F. eskia* in the Pyrenees. *Candollea* 30: 301-321. In French.

Having studied samples from a great number of populations, the author describes the morphological variation found in the Pyrenees within *Gentiana* sect. *Megalanthe* and the two species *Festuca paniculata* and *F. eskia*, and the correlation which exists between this variation and their ecology and distribution. His observations lead, in the three cases, to a systematic treatment recognizing a number of subordinate taxa, often connected by intermediates. Some of these taxa (varieties and forms) are described as new. Hypotheses on the origin of the taxa and their areas of distribution are suggested and discussed.

Les études entreprises sur les pâturages de la vallée d'One en Pyrénées centrales ont très rapidement soulevé une foule de problèmes, non seulement du point de vue écologique, mais aussi du point de vue de la flore: de nombreux taxons appartenant à des genres aussi divers que les *Phyteuma*, les campanules, les trèfles ou à des espèces paraissant bien connues telles le gispet (*Festuca eskia*), le *Festuca paniculata* (= *F. spadicea*) et les gentianes du groupe *acaulis* présentent, en effet, des variations morphologiques sensibles à l'intérieur de leur aire, participent à des groupements divers et occupent souvent des stations à écologie bien différente.

Ces constatations ont conduit à envisager toute une série de recherches portant sur l'ensemble des pâturages pyrénéens, et d'abord sur les pelouses à gispet et sur celles où domine la grande fétuque paniculée. La présente note rapporte quelques

observations de type strictement morphologique sur les trois derniers ensembles systématiques cités ci-dessus. Ces observations ont été conduites ni avec un objectif ni dans un cadre taxinomiques, mais elles ont toujours, au contraire, été intimement liées au travail écologique de terrain: les échantillonnages ont été faits parmi quelques 1350 relevés effectués à ce jour; ils sont appuyés d'une foule de récoltes comportant un petit nombre d'échantillons et provenant soit de mon propre travail, soit des explorations de divers collègues, le Professeur Montserrat et L. Villar qui œuvrent au Centre de biologie expérimentale pyrénéenne de Jaca et A. Baudière, jadis maître-assistant au Collège scientifique universitaire de Perpignan¹ en particulier.

Dans la suite du travail les récoltes des collègues de Jaca seront désignées par la lettre *J*, les miennes par les lettres *RN*, suivies du numéro de récolte dans les deux cas.

Gentiana groupe *alpina-acaulis*

La détermination des gentianes du groupe *alpina-acaulis*,² facile dans les Alpes, est fort délicate en Pyrénées occidentales. Une révision du groupe basée sur le plus grand nombre possible d'observations écologiques et sociologiques s'imposait. Elle a été rendue possible grâce à l'amabilité de MM. Barbero, maître-assistant de botanique à Saint-Jérôme, Granel de Solignac, conservateur des herbiers de Montpellier, Laínz, professeur à Gijón, Ozenda, professeur de botanique à Grenoble, Trochain, professeur de botanique à Toulouse, et Vivant, professeur de sciences naturelles à Orthez. Ainsi les échantillons les plus critiques de *G. kochiana* que Montserrat, Villar et moi-même avons récoltés ont pu être comparés à des échantillons provenant de 33 localités alpines, 3 localités jurassiennes et 13 pyrénéennes, ceux du groupe *angustifolia* étant de leur côté comparés à des échantillons provenant de 21 localités alpines, 1 jurassienne et 3 pyrénéennes. Cette courte révision comprendra quelques remarques critiques sur les divers taxons actuellement présents avec certitude en Pyrénées, une clé de détermination et une carte sommaire de répartition.

Remarques critiques

Aux formes bien typiques correspondant aux six taxons connus (*G. alpina*, *angustifolia*, *clusii*, *costei*, *kochiana* et *occidentalis*) se joignent des formes de passage entre le *G. angustifolia* et les *G. alpina*, *kochiana*, *occidentalis* d'une part, entre le *G. kochiana* et le *G. occidentalis* d'autre part; par ailleurs le *G. kochiana* présente dans l'ouest de la chaîne une forme particulière.

Les meilleurs critères de détermination paraissent être la forme des feuilles adultes des rosettes (surtout de la troisième paire), la forme des bractées, des dents

¹Ces trois collègues trouveront ici l'expression de ma bien vive gratitude.

²Le nom linnéen *G. acaulis*, utilisé parfois pour désigner le taxon *G. kochiana*, n'est ici employé que dans un sens collectif.

du calice et leurs rapports avec le tube, l'ornementation des graines. La taille et la coloration des fleurs, en principe bien fixées, peuvent varier, sous l'influence des températures, d'une année à l'autre, pour un même individu et à l'intérieur d'une même population en conditions édaphiques bien définies. Elles ne peuvent donc servir de critère unique.

1. *Gentiana clusii* Perr. & Song.

Jusqu'ici réputée alpine, cette espèce n'est connue des Pyrénées que de deux localités. La première d'Ordessa où elle vit en compagnie de *Pinguicula alpina* et *Saxifraga caesia*, dans des couloirs d'avalanche (Losa & Montserrat, 1947; *J* 4880); la deuxième au-dessous du Faja de Pelay à Lana del Caballo et Cirque de Soaso, où elle présente cependant des marges calicinales peu papilleuses (comme dans le *G. costei*,¹ dont elle diffère cependant par les préfeuilles). Suivant Montserrat (comm. verb.) la plante vit là dans des stations toujours à l'ombre, autour de puits à neige, où les températures restent basses et constantes durant toute la saison de végétation. De telles conditions se retrouvent à Gavarnie et Niscle où la plante devrait être recherchée en bordure des groupements à *Kobresia*. Elle est aisément reconnaissable par les dents du calice triangulaires, très aiguës, aussi longues ou plus longues même que le tube (fig. 1a) et séparées par une membrane décolorée très brève, par les feuilles allongées et rétrécies, aiguës au sommet sub-mucroné.

2. *Gentiana alpina* Vill. var. *alpina*

Ce taxon (fig. 2) se distingue au premier coup d'œil par la tige courte ou nulle, portant au plus une paire de bractées, les feuilles à peu près toutes radicales, sessiles, elliptiques, obtuses, non mucronées, uninerviées, n'ayant jamais plus de 15 x 30 mm, les dents du calice plus courtes que le tube, non rétrécies à la base, séparées par une membrane étroite; les corolles n'ont en général que 4 cm de long mais peuvent atteindre 6 cm, comme dans le *G. kochiana*. L'ornementation des graines présente des ponctuations arrondies. La plante est quasiment exclusive des groupements à *Carex curvula* (Leontodo-Caricetum Br.-Bl. des Pyrénées orientales, Seslerio-Caricetum Rivas-Martinez et Gentiano-Caricetum R. Nègre des Pyrénées centrales). Sa limite occidentale semble pour l'instant se situer au niveau du Somport. Là, elle entre en contact avec les représentants du groupe occidental et elle présente quelquefois alors des caractères du *G. occidentalis*.

3. *Gentiana alpina* var. *transiens* R. Nègre, var. *nova* — Typus: RN 6718 (herb. Nègre; isotypi: MPU, herb. Jaca, herb. Marseille-Saint-Jérôme).

A varietate typicâ differt foliis angustioribus, scapis elatioribus. Habitat cum *Festucâ eskiâ* in colluvionibus schistosis.

¹Le *G. costei* Br.-Bl. n'existe pas en Pyrénées.

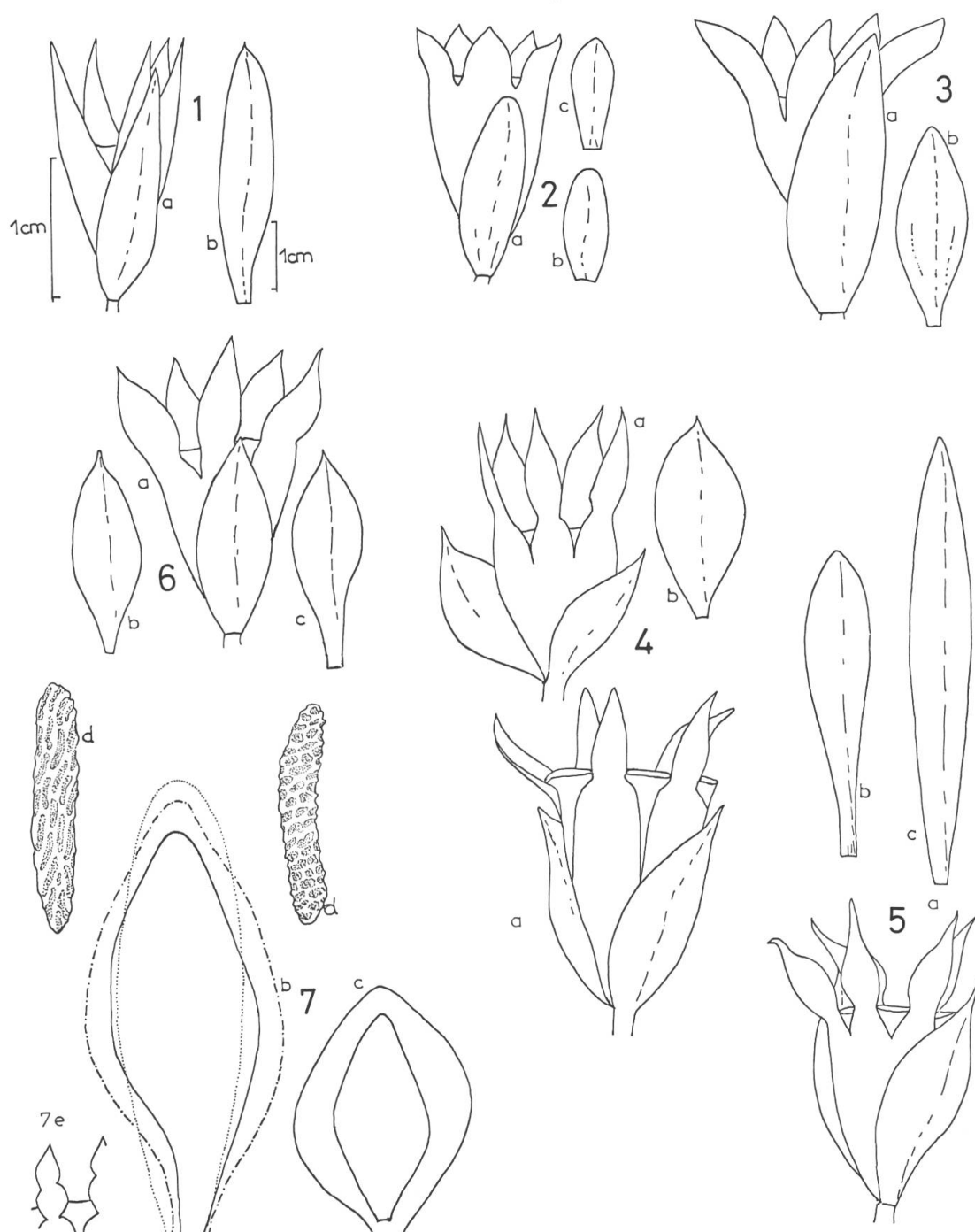


Fig. 1. — *Gentiana clusii*; 2. — *G. alpina* var. *alpina*; 3. — *G. alpina* var. *transiens*; 4. — *G. occidentalis* var. *occidentalis*; 5. — *G. angustifolia*; 6. — *G. occidentalis* var. *aragonensis*; 7. — *G. kochiana* (a, b, d: var. *kochiana*; c, var. *minor*; e, var. *minor*, dents du calice à deux étranglements). — a, calice et bractée, en vue latérale (même échelle, voir sous 1); b, c, feuilles (même échelle, voir sous 1); d, ornementation d'une côte de graine.

Ce taxon (fig. 3) se distingue du type par les feuilles de la base et des rejets non en rosette appliquée sur le sol mais plutôt en bouquet, par la tige élancée, pouvant atteindre 10 cm de haut. Les feuilles basilaires, 3-nerviées, rétrécies à la base, sont étroites et longues, (6-)7-9(-10) x 25-30 mm, les caulinaires, amplexicaules, mesurent de 5(-6) x (17-)20 mm; celles des rejets peuvent être encore plus étroites: 4 x 22(-25) mm; toutes sont rétrécies au sommet, obtuses, élargies au milieu ou au tiers supérieur, comme dans le *G. angustifolia*; les bractées, conformes aux feuilles caulinaires, sont aussi longues que le calice ou le dépassent. Les dents du calice sont plus courtes que le tube, légèrement rétrécies à la base, et sont séparées par une étroite membrane; les corolles n'atteignent pas 5 cm. Les graines sont ponctuées. La plante établit donc le passage entre le *G. alpina*, dont elle possède les fleurs et les graines, et le *G. angustifolia*, dont elle se rapproche par les caractères végétatifs.

Localité: Tête de Coll, Pic de Barron, Sierra de Vilach, Teso de la Mina in Val d'Aran, RN 6718, 6720, 6860, 6836, 6738.

4. *Gentiana occidentalis* Jak. var. *occidentalis*

Ce taxon (fig. 4) se rencontre essentiellement dans les pré-Pyrénées où il vit sur calcaire particulièrement autour de Burgos: Pic Unión (*Sennen 4140*), Pancorbo (*J 5636/72, 941/73*). On le connaît de la Navarre: Sierra de Cantabria, La Población (*J 4472 et 4849/73*), Sierra de Codés (*J 2103/73*), Lagrán, Puerto del Toro (*J 4696/73*), S. Donato de Beriaín (*J 3430/72*). Il existe aussi en Aragon: Aso de Sobremonte (*J 2678/70*). Lecherín alto près du refuge (*J 5894/71*), Collado Blancas (*J 3534/70*), et atteint à l'est le Pourtalet: Candanchu (*J 2264/67*), Toriella alto de Aisa (*J 5916/70*), Val de Teña (*J 2178/69*), etc. Toutes ces localités s'inscrivent bien dans l'aire que la Flore de Hegi (1927: 2010) figure.

L'espèce est très différente, sous sa forme typique, du *G. angustifolia* Vill. et la synonymie avec ce taxon établie par Coste (1903) ne peut-être retenue, pas plus que l'opinion de Le Brun citée par Favarger & Küpfer (1968: 343).

5. *Gentiana angustifolia* Vill.

Cette espèce (fig. 5) est un orophyte commun en pelouse relativement sèche et vit exclusivement sur calcaire dans le Jura, les Alpes et les Cévennes où elle est plus rare. En Pyrénées, elle paraît, pour l'instant, rarissime: une localité au Quié de Lujat au sud de Tarascon où elle est entre autre connue, sur calcaire, par les récoltes de Le Brun, de Gaussen (Favarger & Küpfer, 1968, lui ont trouvé le même nombre de chromosomes qu'à la plante alpine); deux récoltes de Vivant: l'une, typique, à Lourdios à l'entrée des gorges, 16.5.1954; l'autre, déjà voisine de la forme suivante, à Saint-Just-Ibarre au-dessus du col d'Etchecordia, 28.5.1958. Il n'est pas exclu qu'elle existe ailleurs, sur les vires fraîches des massifs calcaires périphériques. Elle ne semble pas exister du tout en Pyrénées espagnoles, où elle est remplacée, soit par le *G. occidentalis* Jak., soit par le taxon suivant (n° 6.), soit encore par une forme passant au *G. kochiana*.

En Pyrénées orientales, le *G. angustifolia* paraît avoir différencié des formes particulières, telles celles du Cambre d'Aze, versant de Planès (RN 5879c), qu'il est pour l'instant difficile de rattacher soit au type alpin, soit au *G. occidentalis* var. *aragonensis*, et qui ressemblent beaucoup à des formes naines du *G. kochiana*. Le matériel n'est pas suffisant pour qu'on puisse actuellement fixer leur statut. Un problème analogue se pose dans les massifs calcaires périphériques des Pyrénées centrales (Peña de Lhéris par exemple, RN 4017).

6. *Gentiana occidentalis* var. *aragonensis* R. Nègre, var. nova — Typus: RN 6202b (herb. Nègre).

A varietate typicâ (et a *G. angustifolia* Vill.) differt dentibus calycinis basi vix constrictis, 6-7(-8) mm longis, tubo 10-11 mm longo brevioribus.

Ce taxon (fig. 6) présente des feuilles 2-3.3 fois plus longues que larges, elliptiques mais de forme irrégulière sur un même axe: les unes peuvent être longuement rétrécies à la base, les autres pas, ou peuvent être élargies dans leur tiers supérieur, les autres pas, ou bien encore être brusquement rétrécies ou même mucronées, les autres pas. Les dents du calice, longues de 6-7(-8) mm, non étranglées à la base, n'égalant pas le tube (10-11 mm), sont nettement plus courtes que chez le *G. occidentalis*, mais plus longues que chez le *G. angustifolia*; elles sont séparées par une membrane longue de 1-2 mm, en triangle allongé, un peu comme dans le *G. kochiana*; les bractées, souvent rétrécies au sommet, sont plus courtes que le tube ou atteignent, au plus, le bord de la membrane. Les corolles mesurent au moins 5 cm de long. Les graines sont ornées d'un réticulum à crêtes fines séparant de larges replats longitudinaux.

La plante vit, dans la partie occidentale de son aire (Navarre), dans les pelouses des Sesleretalia sur calcaire à sol relativement squelettique; dans l'est (Aragón), elle recherche au contraire les sols les plus profonds, souvent fossilisés par le pavage cryoturbé, qu'ils soient sur calcaire ou sur flysch, mais elle fuit les sols trop érodés et rocheux; elle descend jusqu'à 1100 m à Labati en station très fraîche.

Le taxon est connu d'une foule de localités aragonnaises depuis Entrerios (J 1706/71, 3733/73) au S, jusqu'à la crête frontière d'où il descend jusqu'à Sarance au Burron d'Aurey (27.5.1960, Leredde); à l'E, il atteint Gavarnie (J 4582/71); à l'W, on le connaît du Massif d'Anie (Arlas: J 3808/70, 3953/70; Larra: J 2228/67, etc.; Puerto de S. Martin: J 3773/70), de Linzola (RN 6529b), du Lakora (RN 6194, 6202b), du Col d'Erroimendy (29.5.1952, Vivant) et de la Sierra de S. Donato, à 10 km de Pampelune (J 3726 et 43/72).

Une forme à feuilles plus grandes dans toutes leurs dimensions s'observe dans les dolines et les lieux humides sur calcaire. Elle est connue de la vallée du Rio Osia depuis l'Ibon Viejo (J 5504/70) jusqu'à Labati (J 3698/69).

C'est à ce nouveau taxon qu'il paraît bon de rattacher le *Gentiana occidentalis* sensu Laínz (1957: 154; 1958: 449-450) ou *G. angustifolia* subsp. *occidentalis* sensu Laínz (1961: 175; 1962: 41; 1973a: 191; 1973b: 184; et in schedis Herb. Hisp. Boreo-Occ.) ou encore *Ericoila angustifolia* subsp. *occidentalis* sensu Laínz (1964: 203). Laínz avait parfaitement distingué cette plante mais l'avait rattachée, surtout à cause des feuilles de base allongées, au *G. angustifolia*. Les échantillons en provenance des Asturies (San Isidro, 22.6.1972), que Laínz a bien voulu me confier, sont

tout à fait identiques à notre nouvelle variété, en particulier en ce qui concerne les caractères du calice — ces derniers, très stables, primant sur ceux des feuilles, souvent variables. Il n'est pas exclu qu'en Cordillère cantabrique il existe encore ça et là des stations reliques du *G. angustifolia*.

7. *Gentiana kochiana* Perr. & Song. var. *kochiana*

Ce taxon est toujours très distinct (fig. 7) par les caractères du calice: les pré-feuilles, quelquefois non conniventes à la base, sont généralement obtuses et un peu plus courtes que le tube du calice; les dents (de 6-7 mm) sont beaucoup plus courtes que le tube (de 14 à 16 mm); droites jusqu'aux membranes des plis, elles sont brusquement élargies au-dessous d'elles; les membranes (7-8 mm) égalent au moins la moitié du tube. Les côtes des graines paraissent ridées transversalement; en fait, elles sont pourvues de ponctuations plus ou moins arrondies plus petites ou égales aux crêtes qui les séparent; la corolle est grande (5-7 cm). La tige (portant fréquemment 1-2 paires de feuilles) est assez longue (jusqu'à 15 cm) et les feuilles, grandes, fortement tri- ou pentanerviées, sont 2.3 à 3.4 (exceptionnellement 5.6) fois plus longues (4.5-7 cm) que larges (1.3-2.5 cm); obtuses, elles sont en outre élargies à la moitié ou au tiers inférieur.

La plante est abondante dans les groupements à *Festuca paniculata* et *Iris xiphioides* sur les deux versants des Pyrénées centrales; elle est plus rare en Pyrénées orientales, où elle recherche des associations plus mésophiles mais néanmoins affines aux précédentes; en Pyrénées occidentales, elle est relativement rare et choisit, au contraire, les groupements affines indicateurs d'une plus grande thermophilie tel le Scorzonero-Festucetum paniculatae.

8. *Gentiana kochiana* var. *minor* R. Nègre, var. *nova* — Typus: J 3426/71 (herb. Jaca).

A varietate typicâ differt scapis brevioribus, foliis minoribus et pro ratâ latioribus, i.e. longitudine 1.6-2.3 plo longioribus.

Ce taxon (fig. 7c) remplace bien souvent le var. *kochiana* dans la partie occidentale de la chaîne; il présente tous les caractères floraux et séminaux du type; il en diffère par ses tiges, généralement nues et plus courtes (3-6 cm au maximum, à la fructification), par les bractées souvent apiculées et pouvant égaler le tube (un peu comme dans le *G. occidentalis*) ou être absentes, par les feuilles (surtout basilaires) toujours elliptiques, 1.6 à 2.3 fois plus longues (2.5-4 cm) que larges (1.5-2.6 cm), les feuilles des rejets pouvant être élargies dans leur tiers supérieur. Il peut arriver que les dents du calice présentent deux rétrécissements (fig. 7e).

La plante est actuellement connue des localités suivantes: Collado Blancas (J 3426/71), Linzola (RN 6529), Aguas Limpias (J 3961/71), Blancas (J 2033 et 3821/67, 4409/69), Sayerri (J 3487/70), Aso de Sobremonte (J 2651/71), Bujuarrello (J 4869/71, 2811/73), Ordessa (J 6446/70, 4735 et 4814/71), Gavarnie (J 4549/73), Troumouse (J 4494/71).

Aux limites altitudinales et occidentales de ce taxon, existent des formes à fleur et calice typiques du *G. kochiana* var. *minor*, mais proches du *G. occidentalis* var. *aragonensis* par les feuilles non élargies au tiers supérieur, à sommet plus aigu, à

nervures latérales moins apparentes, par les tiges plus allongées, par les graines ponctuées longitudinalement, Ce dernier caractère devrait permettre de rattacher ces formes au *G. occidentalis* plutôt qu'au *G. kochiana*; en l'absence de cultures expérimentales, il est difficile de se prononcer pour l'instant sur le statut à leur réserver. On connaît cette forme d'Ordessa: Faja de Pelay (*J* 6252/70), sobre clavijas de Solarons (*J* 6410/1971); de Bujarelo (*J* 2872/73), du Pic de la Magdalena (*J* 2977/73), de Paül de Bernera (*J* 5420/70).

Clé de détermination

- | | | |
|-----|--|---|
| 1a. | Dents du calice non rétrécies à la base | 2 |
| 1b. | Dents du calice rétrécies à la base ou au-dessous du niveau d'insertion de la membrane | 4 |
| 2a. | Dents du calice aiguës, aussi longues que le tube; feuilles allongées, aiguës au sommet submucroné <i>G. clusii</i> | |
| 2b. | Dents du calice obtuses, plus courtes que le tube; feuilles à sommet non aigu submucroné | 3 |
| 3a. | Feuilles basales uninerviées, non rétrécies à la base, env. 2 fois plus longues que larges; tige courte ou nulle, généralement non feuillée
<i>G. alpina</i> var. <i>alpina</i> | |
| 3b. | Feuilles basales trinerviées, rétrécies à la base, env. 3 fois plus longues que larges; tige pouvant atteindre 10 cm de haut; feuilles caulinaires présentes <i>G. alpina</i> var. <i>transiens</i> | |
| 4a. | Dents du calice brutalement et fortement élargies, après le rétrécissement, au-dessous du niveau d'insertion de la membrane; celle-ci large et longue, égalant au moins la moitié du tube | 5 |
| 4b. | Dents du calice rétrécies au-dessus ou, au plus, au niveau d'insertion de la membrane, non brutalement élargies sous le rétrécissement; membrane courte | 6 |
| 5a. | Feuilles basales longues de 4.5-7 cm, 2.3-3.4(-5.6) fois plus longues que larges; tige fructifère pouvant atteindre 15 cm
<i>G. kochiana</i> var. <i>kochiana</i> | |
| 5b. | Feuilles basales longues de 2.5-4 cm, 1.6-2.3 fois plus longues que larges; tige fructifère plus courte (3-6 cm) <i>G. kochiana</i> var. <i>minor</i> | |
| 6a. | Dents du calice acuminées, aussi longues que le tube, leur rétrécissement situé au-dessus du niveau d'insertion de la membrane; feuilles brusquement acuminées au sommet, 2 à 2.5 fois plus longues que larges <i>G. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i> | |
| 6b. | Dents du calice aiguës, égalant entre $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{2}$ du tube, leur rétrécissement situé au niveau d'insertion de la membrane; feuilles 3 à 8 fois plus longues que larges | 7 |

- 7a. Feuilles basales env. 3 fois plus longues que larges, à sommet $\pm$ acuminé
G. occidentalis var. *aragonensis*
- 7b. Feuilles basales 4 à 8 fois plus longues que larges, à sommet obtus
G. angustifolia

Aire de répartition

Sans tenir compte des localités isolées du *G. chusii* (qui sont relictuelles), la présente carte de répartition (fig. 8) souligne le caractère très continental du *G. alpina*, surtout très abondant en Pyrénées centrales et moins densément représenté ailleurs, particulièrement en Pyrénées occidentales où son aire ne dépasse pas semble-t-il le massif d'Anie. Il est d'ailleurs localisé aux Caricetea curvulae et affectionne tout particulièrement les sols humiques silicatés. En Val d'Aran, il a différencié dans le massif schisteux de l'Ordovicien, radio-actif, et à géomorphologie fort marquée par l'emprise glaciaire, le var. *transiens* spécialement adapté à la vie en milieu biostasique humide. Le *G. occidentalis* est l'espèce la plus hygrocaltrophile du groupe puisqu'elle se cantonne aux monts de Burgos et à quelques massifs calcaires de Navarre et d'Aragón; elle est liée au grand ensemble sociologique des Seslerietea. Le *G. kochiana* est, au contraire, la plante la plus thermophile; mais elle est à la fois sialo- et mésophile, ce qui lui confère une aire essentiellement centropyrénéenne, d'où elle déborde vers les deux ailes pyrénéennes lorsque les conditions locales le lui permettent (plus d'humidité climatique en Pyrénées orientales sèches, plus de chaleur édaphique en Pyrénées occidentales humides). Elle est inféodée aux groupements biostasiques sur paléorankers du Festucion paniculatae, mais elle peut déborder en Pyrénées centrales dans quelques groupements apparentés aux rhodoraies ou aux pelouses à gispet. Dans l'ouest de son aire, elle a différencié le var. *minor*, à tige courte et larges feuilles; celle-ci, dont les affinités sont beaucoup moins sialophiles, pénètre en sols peu acides, mais sans toutefois pouvoir coloniser les rendzines des Seslerietea si abondantes en Pyrénées occidentales. Ces dernières sont le domaine à peu près exclusif, pour l'instant, du *G. occidentalis* var. *aragonensis*, taxon vicariant à la fois du *G. occidentalis* de Burgos et des Monts cantabriques et du *G. angustifolia* alpin. Les massifs calcaires centro-pyrénéens et même est-pyrénéens du versant septentrional abritent d'ailleurs des populations assez particulières de *G. angustifolia*.

Cette répartition actuelle suggère les lignes de force qui ont, pour ce groupe, présidé au peuplement de la chaîne. Il n'est pas douteux que le *G. occidentalis* ait pris naissance en prépyrénées calcaires en même temps que se différenciait le fort contingent d'endémiques spéciales au NW de l'Espagne.

Il paraît très probable que le *G. alpina* ait pu prendre naissance en haute montagne ici aussi bien que dans les Alpes d'où il a été décrit; point n'est besoin d'invoquer de déplacement pour justifier son existence chez nous; le fait qu'il ait pu différencier un taxon particulier appuie l'hypothèse que la chaîne ait pu constituer pour elle un centre de dispersion, tout aussi bien que l'arc alpin.

La localisation très ponctuelle du sténoïque *G. chusii* prêterait au contraire pour admettre ce taxon au rang de relique en Pyrénées; les localités qu'il occupe représenteraient les derniers restes de stations sans doute plus nombreuses, mais pas forcément plus étendues et attesteraient un voyage à partir des Alpes.

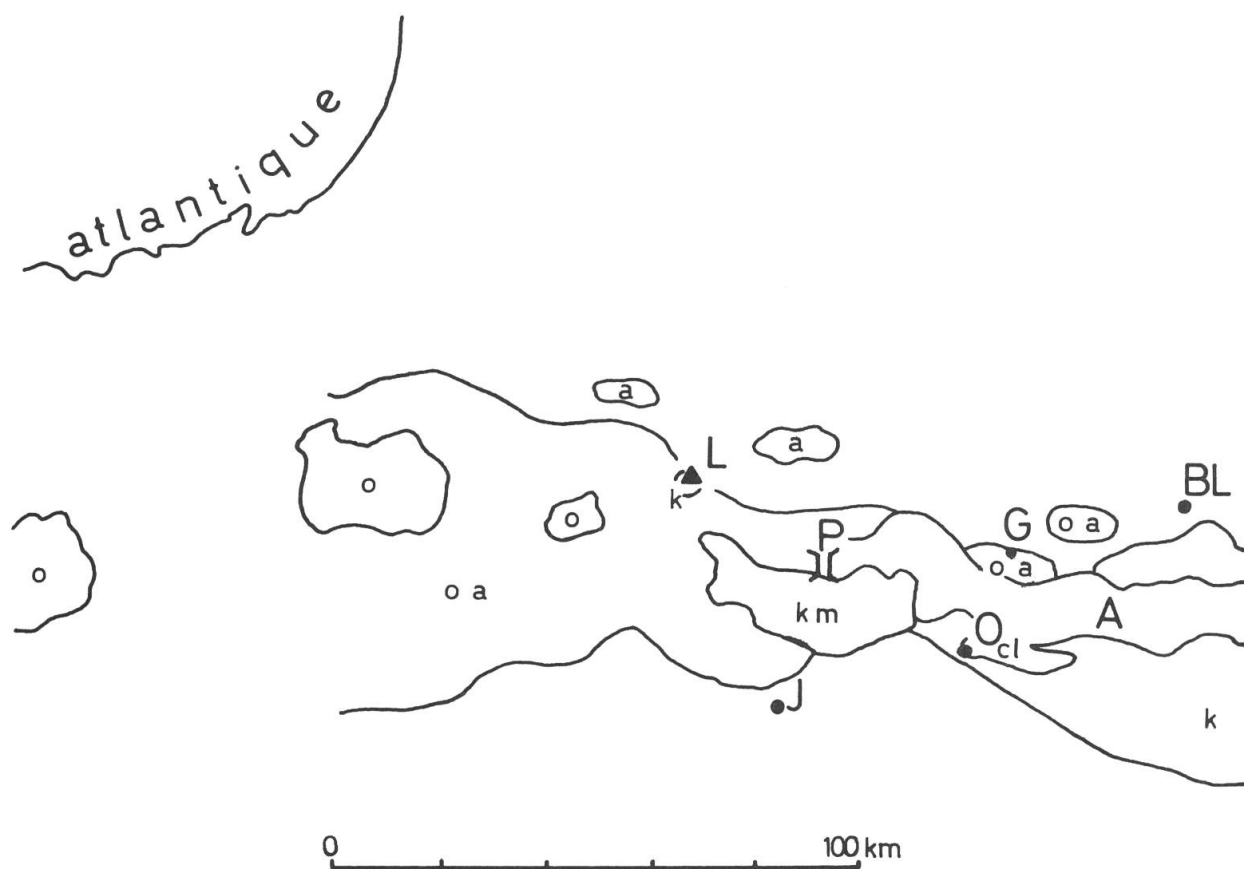
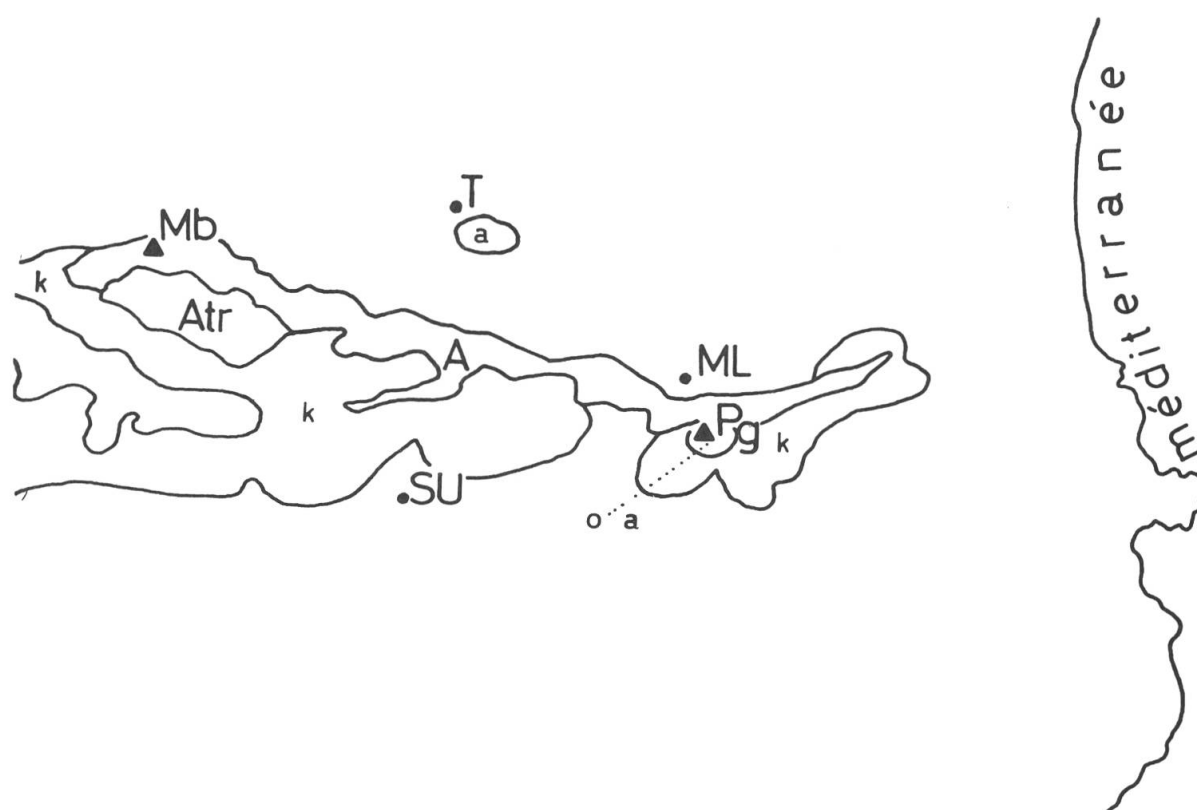


Fig. 8. — Répartition schématique des gentianes du groupe *alpina-acaulis* en Pyrénées: a = *G. angustifolia*, km = *G. kochiana* var. *minor*, o = *G. occidentalis* var. *occidentalis*, oa = *G. occidentalis* var. *aragonensis* (Urgel, Tarascon), pics (Lakhora, Maubermé, Puigmal) et le

Les stations du *G. angustifolia*, disséminées sur les massifs calcaires du versant septentrional et uniquement là, pourraient revêtir la même signification étant donnée son actuelle écologie dans les Alpes. Rien n'interdit de penser que la plante aurait pu parvenir très loin vers l'Atlantique pendant les périodes "continentales" du quaternaire et qu'elle en aurait été chassée au cours des périodes plus humides.

Quant à l'aire très vaste du *G. occidentalis* var. *aragonensis*, établissant le relais entre les *G. occidentalis* au SW, *G. alpina* en haute altitude et au centre, et *G. kochiana* au centre et en basse altitude, elle semble être le résultat des déplacements de faible amplitude du *G. occidentalis* à la suite des variations affectant les glaciers



tifolia, A = *G. alpina* var. *alpina*, Atr = *G. alpina* var. *transiens*, cl = *G. clusii*, k = *G. kochiana* var. *aragonensis*. Quelques localités (Bagnères de Luchon, Gavarnie, Jaca, Mont-Louis, Ordesa, Seo de col du Pourtalet) sont désignés par des sigles ou initiales.

des Pyrénées centrales; ces déplacements ont sans doute été accompagnés d'union au seul taxon calcarophile du groupe susceptible de supporter les conditions d'humidité climatique d'alors: le *G. angustifolia*. Quant au *G. kochiana*, élément oroméditerranéen thermophile, il est fort probable qu'il a conquis son aire actuelle en venant par l'est, à moins que, comme le *G. alpina* a dû le faire en haute altitude, il ne se soit différencié sur place au versant méridional des Pyrénées centrales; la variabilité actuelle qu'on peut y observer dans de nombreuses populations peut en effet laisser penser que la spéciation y est encore en marche, alors qu'elle paraît figée ailleurs dans la chaîne. De ce centre il aurait alors rayonné vers l'W ou vers l'E selon les variations climatiques.

Festuca paniculata

L'échantillonnage des populations de fétuque paniculée provient de 77 stations, elles-mêmes placées sur des transects verticaux à même exposition mais à altitudes différentes, transects qui pouvaient être isolés ou multiples dans une même vallée suivant la complexité écologique de celle-ci. Sur les 400 m² de surface moyenne de chaque station, l'homogénéité appréciée à l'œil de la population a déterminé le nombre approximatif d'exemplaires récoltés: de 10 à 70. Pour chaque caractère examiné, dix observations ou mesures ont été faites sur chaque échantillon. Le grand nombre de données ainsi obtenues aurait pu permettre un traitement statistique; l'absence de chevauchements constatée, et certes à laquelle on ne pouvait s'attendre, n'a pas nécessité l'emploi de cette technique: la simple utilisation des moyennes et des valeurs extrêmes suffit à caractériser les taxons.

Les premières déterminations situaient toutes les plantes étudiées dans le groupe des variétés à feuilles larges soit, suivant la monographie de Hackel (1882), dans le var. *genuina* et, selon que la panicule mesure plus ou moins de 12 cm, dans le subvar. *consobrina* ou le subvar. *aurea*. En attendant qu'à la suite des études entreprises à Neuchâtel (Küpfer, 1974) soient définitivement tranchés les problèmes de nomenclature au sein du taxon *Festuca paniculata*, seuls seront utilisés les deux termes "*aurea*" (= subsp. *paniculata* var. *paniculata* au sens de Küpfer) et "*fallax*" (= subvar. *consobrina* au sens de Hackel, var. *fallax* au sens de Küpfer).

Après étude des populations, les caractères tirés des gaines n'ont pas paru être en rapport étroit avec ces deux groupes, pas plus que ceux des feuilles des innovations. Cependant, une correspondance assez nette a été notée entre les feuilles les plus étroites (2.8 mm et au-dessous) et les plus petites plantes à panicule les plus courtes (4-7 cm) d'une part, les feuilles les plus larges (au-dessus de 2.8 mm) et les plus grandes plantes à panicules les plus longues (au-dessus de 14 cm d'autre part). La largeur des feuilles des innovations paraît être variable pour les plantes de hauteur moyenne, à panicule comprise entre 8 et 12 cm.

Il est important de noter que la valeur 2.8 mm est celle que Küpfer adopte également pour séparer les deux sippes "*aurea*" et "*fallax*". Par ailleurs, pour l'ensemble des populations, donc du taxon spécifique, la forme des panicules, la coloration des inflorescences et des glumes en particulier, changent en fonction et de la saison et des caractères du microclimat annuel; il est peu indiqué de les utiliser systématiquement. Le nombre des fleurs par épillet paraît trop variable au sein du taxon pour être pris en considération. En outre, certaines années, il semble être directement sous la dépendance des conditions climatiques qui déterminent de nombreux avortements à la base ou au sommet des inflorescences, ce qui en réduit d'autant la longueur. Enfin au sein d'une même population, homogène du point de vue des autres caractères et dont la majorité des épillets sont par exemple 3-4 flores, chez de nombreux individus ils peuvent n'être que 1-2 flores ou au contraire 6-9 flores sans motif apparent. Une étude systématique le long de transects répartis dans toute la chaîne serait indispensable pour étudier ce seul caractère.

L'étude des glumes et des glumelles conduit à admettre des valeurs très sensiblement différentes de celles que mentionne Hackel: les glumes peuvent mesurer de

Localité, échantillon	ρ	r (maximum)	i (extrêmes)	s (extrêmes)	i (moyennes)	s (moyennes)	l	pl	c
Tobazo, J 1970/72	7-9.5	4.5	4.5-5	5-6	4.75	5.5	7	8	0.75
Larra, RN 6186	6-8	3	4.5-5	5-6	4.75	5.5	7	8	0.75
Linzola, RN 6182	7.5	2.8	4.5-5	5-6	4.75	5.5	7	8	0.75
Hoya del Solano, RN 6190b	7.5	2	6-6.5	5-6	6.25	7.25	6-17	8.5	0.75
Marcanton, RN 6209	8	5	5-5.5	4.5-6	5.25	5.25	7	8	0.5-0.75
Lecherin alto, RN 6161	6	2.6	5-5.6	6-7	5.75	6.5	7	8	1
Pourtalet, RN 6330	(7-19)	4.2	5	6	5	6.5	7	7.5(-8)	0.75
Sobas, J 1850/72	5-7	2.5	5-6	6-7	5.5	6.5	7	7	0.75
Bachimaña, RN 6274	6-9	3.5	5-5.5	6-6.5	5.75	6.25	7	8	0.75
Formigons, RN 6450	6-9	3	6	7	6	7	7	8	0.75
Val de Rioumajou, RN 6444	9	2.8	4.5-5.5	5.5-6.5	5	6	6.5	7	0.75
Col d'Aubert, 17.9.71, Grüberg	7	4.2	6.1-6.5	7.2	6.25	7.2	7.5	8	1
La Gela, RN 6402	6	2.8	5-5.5	5.5-6	5.25	5.75	7	7.5	0.5-0.75
Literola, RN 6468	4	1.5	4.5-5.5	5.5-6	4.75	5.75	7	7	0.5-0.75
Mail Pintrat, RN 6471	8	2.6	5-6	5.5-6	5.5	7.5	6.5	7	0.75
Glère, RN 6390	8.5	3.5	5	5.5	5	5.5	7	8	0.75+
Coume d'Aubert, RN 6365	9.5	3.7	4.5-5	5.5-6.5	4.75	5.75	7	8	0.75
Pic des Chèvres, RN 6693a	6.5	2	4-5	5-6	4.5	5.5	6	7	0.9
Hoya d'Arago, RN 6851a	8.1(-9.8)	4	4	5.5	4	5.5	8	9	0.6
Maubermé, RN 6877	7(-9.5)	4.5	6	7	6	7	7	8	0.6
Mina, RN 6743	7(-9.5)	4	5-6	7-8(-9)	5.5	7.5	7-8	8-9	0.7-1
Marterat, RN 6907	8.5	2.5	6	7	6	7	7	8	0.7
Serrère, RN 6957	7.2-8.7	3	4.5-5.5	6.5-7	4.75	6.75	7	8.5	0.6-1
Eyne, RN 5884bis	9-10	4.5	4.5	6-7	4.5	8.5	8	9	1
Moyennes	7.49	3.19	—	—	5.22	6.36	7.04	7.85	0.71
Aguas Tortas, J (s.n.)	9	4	6-7	7-8	6.5	7.5	8	10	1
Ibon d'Ip, J (s.n.)	9.7	3	6-7	8-9	6.5	8.5	8-9	10	1.1
La Gela, RN 6397	9	3.5	5-6	6-7	5.5	6.5	8-9	10.75	1.5
Pic de la Roie, RN 6378	8.5	4.2	5.5-6.5	6.5-7.5	5.75	7	8-9	10	1
Pic des Chèvres, RN 6700	9.3	5	4.5	6	4.5	6	7-8	11	1.25
Gerona, J (s.n.)	11.5-13.5	6	5.5-6	6-6.5	5.75	6.25	7.5-8	10	1.25
Moyennes	9.66	4.28	—	—	5.75	6.95	7.83	8.75	0.83
Bissaurin, J (s.n.)	(9-11.3)	4.5	7-8	8-9	7.5	8.5	10	11	1.1
Araques del Port, J 1040/67	15	7	8-9	9-10	8.5	9.5	10	10.75	1.5
Lecherin Bajo, RN 6177	15.7	7	7-7.5	8-8.5	7.75	8.25	9	10	1
Canal Roya, RN 6221	12.15	5.5	7-7.5	8-8.5	7.75	8	11	11	1
Ordessa, J (s.n.)	(9-12)	8.5	6.5-7.5	7.5-8.5	7	8	9	10	1.25
Aguas Limpies, RN 6317b	15-20	7.8-5	7.5-8.5	8.5-10	9	9.25	9	10	1.25
La Gela, RN 6412	16	6	7	8	7	8	11	11.5	1.52
Colons d'Esos, RN 6057	16.18	7.9	7-8	8-9	7.5	8.5	11	11	1.25
Crête d'Aubert, RN 6048b	13.19	8	7-8.5	9-12	7.75	10.5	10	12	1.75-2
Fresserette, RN 6063	13	8	7-8	10-11	7.5	10.5	11	13	1.5+
Literola, RN 6457b	16	8	7-8	8-9	7.5	8.75	11	11.5	1.5
Campelure, RN 6357	15	8	7-8.5	8.5-9	8	9.75	11.5	13	1.5
Peña Blanca (de Basque), RN 6477b	13-17	7.5	7-8.5	8.5-10	7	8.75	10	12	1.75
Val de Rios, RN 6134	12.5-13	5.5	6-8	8.5-9	7	8.5	9.5	10	1.5
Hoya del Arago, RN 6851b	(11.7-14.3)	6	7-7.5	8-9	7.25	8	10	11	1-1.2
Pic Barron, RN 6844	(9.5-16.5)	7.5	7	8	7	8	9.5	10	1.5
Val de Buonaigue, RN 6794	(10.2-16.8)	9.7	7	9	7	9	9.5	11.5	1.7
Sarteny, RN 6909	(8.5-11.5)	8	6.5-7	7-7.5	7	9	10	12	1.1-1.6
Gerona, Rupt, J (s.n.)	13	8.5	7-8	8-9	6.75	7.25	9	10	1-1.6
Boalar, J 950/69	15-19	7.36	7-8	8-9	7.5	8.5	10	11	1.25
Moyennes	14.2	7.36	—	—	7.25	8.9	10.4	11.4	1.42

Tabl. 1. — Rapports entre la longueur de la panicule, en cm (pl), du rameau inférieur de celle-ci, en cm (l), des glumes inférieures (i) et supérieure (s) en mm, des glumes inférieures = lemma (l) et supérieure = palea (pl) de la fleur inférieure fertile et adulte, en mm, et le diamètre du chaume sous l'inflorescence, en mm (c). Mesures prises sur des échantillons provenant de 50 populations pyrénéennes différentes de *Festuca paniculata* "aurea" (haut), "aurea" x *fallax* (milieu) et "fallax" (bas). Les valeurs figurant entre parenthèses ne sont pas prises en compte pour le calcul des moyennes.

4.5 à 10 mm de long (et non 5-7 mm), les glumelles mesurant de 6 à 13 (et non 7-8 mm). Ces caractères étant d'ordinaire sous l'étroite dépendance du génome et indépendants des facteurs externes, il convenait de rechercher, afin de permettre une détermination au moins approximative sur le terrain, les interrelations pouvant exister entre ces dimensions et celles des panicules, caractère le plus aisé à saisir sur place.

Le tableau 1, extrait du tableau général, illustre une première série de corrélations entre les longueurs des panicules et des premiers rameaux d'une part, des glumes et des glumelles d'autre part, le diamètre de la tige sous la première ramification étant lui aussi caractéristique. Les longueurs moyennes, établies pour chaque caractère, séparent nettement les deux groupes à petite et à grande panicule. Les rapports entre les diverses valeurs sont grossièrement du même ordre, sauf peut-être le rapport rameau inférieur : panicule, inférieur à $1/2$ dans un groupe, supérieur à $1/2$ dans l'autre. Dans l'ensemble, s'observe donc une bonne corrélation entre la longueur de la panicule d'une part, et les dimensions des glumes, glumelles et diamètre de la tige d'autre part. Le premier groupe correspond bien au *F. paniculata* "aurea", le second au "fallax". A cet ensemble de caractères, s'ajoute la hauteur du chaume: jamais plus de 70 cm dans une forme, jusqu'à 1.5 m dans l'autre.

Les comptages chromosomiques effectués donnent, régulièrement, "aurea" comme diploïde et "fallax" hexaploïde. Nous retrouvons là les résultats obtenus par ailleurs par Küpfer (1974) et les auteurs antérieurs.

Entre ces deux groupes, le tableau 1 fait ressortir l'existence d'une troisième catégorie d'échantillons où les dimensions prennent des valeurs intermédiaires. Si ces dernières offrent avec les deux groupes précédents des écarts significatifs pour ce qui est des longueurs de panicule, du rameau inférieur, et, à la limite, pour le diamètre des tiges et pour la longueur des glumelles, il n'en est pas de même pour les dimensions des glumes, assez voisines de celles de l'"aurea". Cette remarque autoriserait encore à rattacher ces échantillons intermédiaires à ce groupe. Ils seraient en quelque sorte des "aurea" teintés de "fallax". Pour attirer l'attention sur leur existence, on les désignera pour l'instant par le symbole de l'hybridisme "aurea x fallax", même si cela implique l'idée de croisements possibles, croisements

Echantillon altitude	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>i-s</i>	<i>l-pl</i>	<i>c</i>	<i>n</i>
<i>RN 6743</i> 2200 m	7-8 8-9.5	4	5-7 6-9	7-8 8-9	0.7 0.7-1	6 6
<i>RN 6773</i> 2100 m	8.5-14.5	8	(6-)7-8(-9)	9-10(-11)	0.7-1.4	9
<i>RN 6781</i> 2000 m	(9.7-)10.5-15	7	7-9	9-11	1-1.4	20
<i>RN 6810</i> 1730 m	(10.5-)13-19.5	7	7.5-10	10-11.5	1-1.6	14

Tabl. 2. — Caractères du *Festuca paniculata* le long d'un transect Ruda-Mina en Val d'Aran (*n* = nombre d'échantillons; voir aussi la légende du tabl. 1).

non encore prouvés par la culture expérimentale, et si la notion d'accommodat — qui est peut-être à retenir — s'en trouve quelque peu effacée.

Quoi qu'il en soit, ces deux groupes de corrélations mis en évidence, reste à examiner leur répartition sur le terrain. A titre d'exemple, le tableau 2 illustre un transect provenant du Val d'Aran en Pyrénées centrales: partant du Rio de Ruda, il recoupe vers le nord les lacets de la route du Col de Bonaigua et atteint le sommet de la Mina (le point central est situé sur la Carte au 1:50 000, Pic de Maubermé en 42 x 488).

De bas en haut, les caractères évoluent graduellement du type "*fallax*" au type "*aurea*": la longueur moyenne des panicules passe de 13.7 à 8 cm, celle des glumes de 7.5 à 5 mm pour l'inférieure de 10 à 7 mm pour la supérieure, les glumelles passant de 10 à 7 mm et de 11.5 à 8 mm, le diamètre de la tige de 1.6 à 0.7 mm; seule, la population 6743 doit être rattachée à "*aurea*". Entre elle et celle du dessous, se situe un mélange des deux formes "*aurea*" et "*fallax*" accompagnées de quelques échantillons intermédiaires. Cela concorde tout à fait avec ce qu'on peut observer sur d'autres soulans du Val d'Aran (celle de Vilach p. ex.), de l'Andorre (dans le Val de Sarteny p. ex.), des Pyrénées centrales françaises (Esquierry, Templa, etc.) ou espagnoles (Estos, Formigons, Literola, etc.), des Pyrénées occidentales (Lecherines p. ex.). Là en effet — et le tableau 3 donne l'exemple de Vilach et du Templa — une très large zone de 75 à 100 m sépare les deux extrêmes et renferme bien souvent, à côté de quelques-uns de leurs représentants respectifs, de nombreux pieds appartenant à des formes morphologiquement intermédiaires. Une telle répartition et une telle composition des populations fait inévitablement penser à l'existence de processus d'introgression soit actuels, soit passés (et alors en rapport avec les changements climato-géomorphologiques) et conduit à supposer que les formes intermédiaires peuvent présenter une garniture chromosomique tétraploïde (et peut-être tri- et pentaploïde), ce qu'on recherche par ailleurs.

Echantillon	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>i-s</i>	<i>l-pl</i>	<i>c</i>	<i>n</i>	taxon
localité	(extrêmes)	(moyennes)						
altitude								
RN 7045	5-7.9	6.1	2	4.5-5	5-7	0.5-0.7	2	" <i>aurea</i> "
Templa	9-12	10.9	5	6-7.5	9-11	0.7-1	49	" <i>aurea</i> x <i>fallax</i> "
1900 m	13-17	15.3	8.5	8-10.5	11-13	1-1.6	15	" <i>fallax</i> "
RN 6727	6.7-9.7	7.6	3	5-6(-7)	8-9	0.9-1	9	" <i>aurea</i> "
Vilach	10.2-11.7	10.8	4	6-7	8-9.5	1-1.2	9	" <i>aurea</i> x <i>fallax</i> "
2220 m	12.5-14.2	13.5	7.5	7-9.5	9-11.5	1.5	6	" <i>fallax</i> "

Tabl. 3. — Caractères du *Festuca paniculata* dans deux populations de la zone altitudinale intermédiaire (*n* = nombre d'échantillons; voir aussi la légende du tabl. 1).

Différentes sur le plan morphologique, ces deux formes "*aurea*" et "*fallax*", le sont aussi du point de vue écologique. Dans l'ouvrage déjà cité, Küpfer tente de lier le "*fallax*" au calcaire et l'"*aurea*" à la silice: "Le var. *fallax* est un taxon calcicole préférent, au moins dans la partie orientale de son aire, et qui offre en général un port plus robuste que le var. *paniculata*".

Dans ce paragraphe l'auteur émet une restriction importante pour la partie occidentale de l'aire du "*fallax*" qui pourrait ne pas y être calcicole. Ce serait là une inexplicable anomalie: si la plante se révèle calcicole dans l'est de l'aire, plus chaud que l'ouest, à plus forte raison devrait-elle l'être dans l'ouest plus froid et plus humide. Cette anomalie n'existe pas en réalité car, au San Glorio, le "*fallax*" est à 1400 m d'altitude et en versant sud, alors que l'"*aurea*" vit à 1750 m et en versant nord. Une telle différence d'altitude renforcée par le contraste d'exposition produit une amplitude thermique si considérable que le censé calcicole "*fallax*" peut vivre sans difficulté sur la silice, alors que le censé silicicole "*aurea*" n'a aucune peine à prospérer sur le calcaire. Ces deux taxons sont en effet beaucoup moins sensibles au pH du sol qu'à son microclimat thermique et à sa microgéomorphologie. Ainsi, le premier, presque cryo-mésophile et supportant volontiers le froid, s'intègre dans des groupements de milieux supraforestiers, le second, plus thermo-mésophile, ne dédaigne pas d'accompagner les arbres et même d'approcher les cours d'eau (les exemples ne manquent pas mais celui du Barranco de Tuirneba affluent de la Cinqueta de la Pez au N de San Juan del Plan¹ est peut-être le plus démonstratif). Alors que l'hexaploïde "*fallax*" demande toujours des milieux en parfaite biostasie, le diploïde "*aurea*", quoique également fort exigeant de ce point de vue, montre une remarquable aptitude à concurrencer le gispet dès que la géliturbation cesse d'affecter vigoureusement le manteau d'altération. Il est également capable de vivre et de s'implanter à des expositions qui ne lui sont pas spécialement favorables, affirmant par là une certaine capacité d'adaptation que n'a pas le "*fallax*".

Ce dynamisme vis-à-vis du milieu, l'"*aurea*" le manifeste non seulement en montant à l'assaut des pelouses alpines (Nègre, 1969) mais aussi en exprimant des potentialités morphologiques différentes de celles du "*fallax*". La population RN 6773 du tableau 2, par exemple, renferme de nombreux individus à glumes non plus 1-3-nerviées, comme dans les deux autres formes, mais 5-nerviées, les deux nervures latérales étant nettement marquées et soit en voie de différenciation, soit en voie de régression comme on peut en juger si l'on s'en réfère aux critères cités par Bourreil (1969) pour les *Aristida*. Cette nouvelle forme à glumes pentanerviées n'est pour l'instant connue que de quelques stations situées dans l'E de la chaîne: Teso de la Mina en Val d'Aran, Vallée d'Eyne en particulier (RN 5884b) et sur des sols continuellement rajeunis et nettement différents, surtout par leur relative xéricité estivale et leur couleur rouge, des habituels rankers qui portent les groupements à fétuque paniculée. L'"*aurea*", diploïde et petit, exprimant plus de potentialités morphologiques et un plus grand dynamisme écologique, apparaît ainsi comme l'ancêtre probable du "*fallax*", hexaploïde et de beaucoup plus grande taille.

Par ailleurs, si on en croit Litardière (1927: 61), comme cette dernière espèce, à aire assez disjointe, appartient à la flore tertiaire des hautes montagnes méditerranéennes — où se sont différenciées, par la suite, diverses races beaucoup plus localisées: var. *baetica* (Espagne méridionale, Maroc), var. *livida* (Péninsule ibérique, Maroc, Algérie, Tunisie) — et comme les conditions de vie au Tertiaire sont réputées être fort clémentes, on pourrait également émettre l'hypothèse que l'ancêtre serait une forme d'où descendraient directement d'une part l'"*aurea*" et d'autre part le "*fallax*". La présence de celui-ci en Languedoc (Forêt de Fontfroide, Cuvette de

¹ Carte espagnole au 1:50 000, feuille Liena, 931.3 x 906.

Saint-Martin-de-Londres au nord de Montpellier), peut-être même dans l'Estérel (où une sérieuse étude des populations s'impose), appuierait cette interprétation. Celle-ci est d'autant plus séduisante que les races montagnardes du Massif Central, celles des Alpes françaises et celles des Alpes orientales ne sont pas strictement identiques, alors qu'il est à peu près impossible de séparer morphologiquement les uns des autres les échantillons du "*fallax*" vivant en Pyrénées, Languedoc, Provence, etc.

Mais on peut aussi émettre l'hypothèse que la régression des glumes manifestée par la réduction du nombre de leurs nervures, allant de pair avec les plus grandes dimensions de tous les organes de la plante, est la traduction de conditions de vie plus faciles, l'augmentation du nombre de nervures jointe à la réduction de taille correspondant au contraire à un renforcement des organes de soutien donc à une meilleure adaptation à de plus rudes conditions de vie. L'hypothèse est renforcée par la répartition des différentes formes dans la chaîne. Bien qu'il ne soit pas encore possible d'établir une carte complète, celle-ci — basée sur les seules populations étudiées — souligne la présence d'"*aurea*" pentanerviée en Pyrénées orientales, l'aire continue d'"*aurea*" trinerviée en Pyrénées orientales et centrales sur l'axe de la chaîne, son remplacement dans l'ouest par les formes intermédiaires qui noient les stations isolées d'"*aurea*" diploïde et la très large extension du "*fallax*" hexaploïde. Ces observations confirment, en outre, en tout point "l'impression" de Küpfer (1974) et permettent de bien mettre en lumière cette compétition généralisée entre les deux sippes que cet auteur ne pouvait retenir en toute certitude. Caractérisant les espèces plus dans une situation instantanée que sous un angle phylogénique, elles peuvent aussi permettre de penser que la situation actuelle n'est pas différente des situations passées: ainsi au Quaternaire aussi bien qu'au Tertiaire, les deux groupes de plantes auraient pu exister dans les mêmes conditions relatives et il ne serait pas possible de considérer l'un comme plus ancien que l'autre.

Il est certain que dans l'état actuel des connaissances, chacune de ces trois hypothèses peut trouver des partisans. Il ne paraît pas, pour le moment, possible de trancher en faveur de l'une ou de l'autre. Ce qui n'enlève rien à la réalité du fait constaté: les diploïdes occupent en altitude une aire plus restreinte que les hexaploïdes qui les enserrent par le bas.

Festuca eskia

Deux types de *Festuca eskia*, précédemment dénommés "*un*" et "*deux*", ont été définis en Pyrénées (Baudière & al., 1973). Ces deux types correspondent à deux variétés assez bien tranchées des points de vue morphologique et écologique.

Festuca eskia Ramond ex DC. var. *eskia*¹ — Typus: "*Festuca eskia* Ram. fl. fr. (= *F. varia* Schrad. non Host) Ramond Pyrénées" (G); déterminé par Saint-Yves en février 1925 comme "*F. varia* Haenke ssp. *eskia* Hack."

Culmus infra paniculam omnino laevis. Axis paniculae triquetra, cum ramis compressis laevis. Glumae semper muticae, glabrae, laeves vel margine et dorso vix scabriusculae. Lemmata glabra vel scabriuscula, mutica vel brevissime aristata.

¹Ce taxon a été désigné sous le nom de *F. eskia* var. *nivalis* par Nègre (1975).

Festuca eskia var. *orientalis* R. Nègre, var. nova — Typus: Pyrénées orientales, Tosse du Puigmal, RN 5966 (herb. Nègre).

A varietate typicâ differt culmo infra paniculam $\pm$ scabro, axi ramisque paniculae cylindricis vel subcylindricis scabrisque, glumis dorso margineque scabriusculis, apice mucronatis vel aristatis et glumellis $\pm$ scabriusculis semper aristatis.

Outre ces caractères, le var. *orientalis* peut présenter une scabrescence plus ou moins marquée, comme le montre la figure 9.

Un ensemble de transition, désigné comme *Festuca eskia* "*eskia-orientalis*", peut être reconnu entre ces deux variétés, dont il se sépare par les caractères suivants: du var. *orientalis* par l'axe de la panicule triangulaire et le chaume lisse au-dessous de la panicule; du var. *eskia* par les glumelles presque toujours aristées et les glumes parfois mucronulées.

A cet ensemble de sippes strictement pyrénéennes il faut ajouter un taxon des Monts cantabriques, qui n'est connu pour l'instant que du locus classicus:

Festuca eskia var. *tenuifolia* R. Nègre, var. nova — Typus: Montes Cantabriae, l'Espigüette, Collado de los Arran, 1900 m alt., 12.8.1953, *Montserrat 14* (herb. Jaca).

A varietatibus caeteris foliis tenuibus differt. *F. scopariae* proxima; vaginae innovationum *F. rubram* referunt.

Du point de vue écologique, les observations des cinq dernières années ont montré que le *F. eskia* var. *eskia* était spécifique des combes à neige, des versants anciennement soliflués mais actuellement en biostasie dans toute la chaîne et qu'il pouvait, dans l'ouest des Pyrénées, à partir du Somport, et à l'occasion de conditions écologiques favorables, vivre également en milieu solifluant, faiblement soumis à géliturbation.

A l'opposé, le *F. eskia* var. *orientalis* est la sippe la mieux adaptée aux conditions de vie en milieu rhéxistatique, ce qui lui permet d'exister aussi bien au versant français qu'au versant espagnol des Pyrénées orientales. Sous sa forme à feuilles extérieurement scabres, elle colonise les parties les plus méditerranéennes de la région (p. ex. Llayadure, Tosse du Puigmal; Baudière & al., 1973), d'où elle pousse vers l'ouest des avant-postes jusqu'aux pâturages granitiques du massif du Marcadou en Pyrénées centrales au-dessus du lac de Bachimaña, (vers 2100 m d'altitude, 12.8.1973, *Rivas-Martinez 6401 & RN*). Il n'est pas exclu de penser que cette forme, actuellement connue d'un petit nombre de localités sur la chaîne principale, n'y soit pas à sa limite écologique septentrionale; il est possible qu'elle représente l'espèce sur les contreforts extérieurs du versant espagnol; s'il en était ainsi, elle constituerait l'archétype de la variété, la forme à feuilles glabres extérieurement n'en étant que l'adaptation à un climat plus frais. Sous cette dernière forme, la variété occupe le reste de l'aire atteignant les limites supérieures des soulanes supra-alpines du Puigmal (Baudière & al., 1973) à l'Andorre (p. ex. Pic du Sal), d'où elle déborde jusqu'en Pyrénées centrales où elle recherche au contraire les soulanes infra-alpines (p. ex. Ravin de Salient en Val d'Aran, 11.7.1974, *RN 6708*).

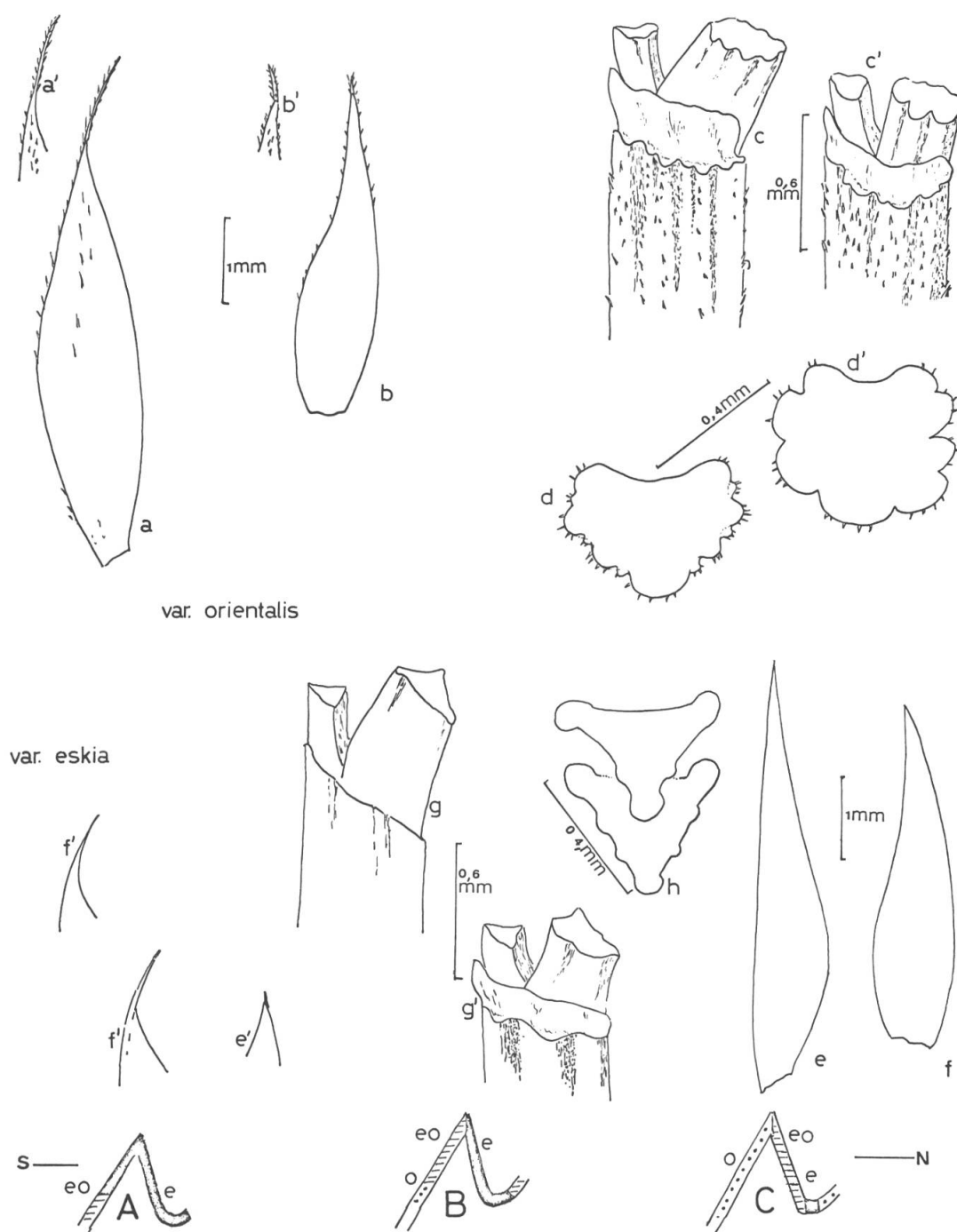


Fig. 9. — *Festuca eskia* var. *orientalis* sous ses deux formes peu scabre (a-d), et très scabre (a'-d'), var. *eskia* (e-h) et "*eskia-orientalis*" (e'-g'): a, e, glumelles; b, f, glumes; c, g, chaumes au niveau de la première ramification; d, h, section de l'axe de la panicule. — A, B, C: coupes schématiques S-N suivant trois méridiens à travers les Pyrénées occidentales (A), centrales (B) et orientales (C), montrant la distribution des diverses sippes du *F. eskia* (e = var. *eskia*, eo = "*eskia-orientalis*", o = var. *orientalis*).

Le *F. eskia* "*eskia-orientalis*" représente l'espèce sur toutes les soulanes entre l'aire du var. *eskia* à l'ouest et au nord et celle du var. *orientalis* au sud et à l'est. De l'E à l'W, elle passe progressivement des formes les plus proches du var. *orientalis* à des formes de plus en plus voisines du var. *eskia*; on peut suivre ces changements de vallée en vallée à condition de toujours observer des milieux similaires, combes à neige d'une part, versants rhéxistasiques d'autre part. La forme, commune de part et d'autre de la crête frontière, descend sur les chaînes périphériques jusqu'à 1850-1900 m en Pyrénées centrales françaises (Fousserette, Antenac, RN 6059, 6061); à l'ouest et sur le versant espagnol, elle pénètre par place jusqu'aux Monts cantabriques, où elle passe à l'Espigüette, au contact des rochers calcaires et sili- ceux (12.8.1972, J 6140), au var. *tenuifolia*.

Sur le plan phytosociologique, le var. *eskia* s'insère dans la classe des Caricetea alors que les autres formes prennent place dans celle des Cryo-Festucetea. L'écologie et l'appartenance phytosociologique du var. *tenuifolia* ne sont pas encore connues.

La répartition des diverses formes ainsi esquissée en fonction de leurs affinités écologiques peut être schématisée comme l'indique la fig. 9. Elle souligne la dissymétrie de la chaîne, l'aire des deux variétés *eskia* et *orientalis* finissant en biseau, l'une sur le versant septentrional, l'autre sur le versant méridional et les Pyrénées centrales étant les plus riches en formes de transition.

Il n'est pas inutile de rappeler ici que la définition de ces taxons, basée sur des caractères morphologiques et spécialement de scabrescence, tient compte non seulement du fait que, chez les Graminées, ces caractères sont très liés au génotype, mais encore, a été contrôlée par les caractères chimiques, en particulier la nature et la teneur en acides aminés (Baudière & al., 1973). Les différences sont suffisamment nettes pour que leur validité soit assurée. Si, du strict point de vue taxinomique, l'existence de toute une série de termes de transition entre les extrêmes peut faire douter de la réalité des coupures retenues, la répartition des unités dans la chaîne et leur comportement écologique la confirme. En l'absence des résultats de cultures expérimentales (le gispet refuse de fleurir dans nos conditions), des transplantations ont été tentées d'une partie de l'aire à l'autre entre les *F. eskia* var. *eskia* pris sur le versant nord et "*eskia-orientalis*" pris sur le versant sud de la chaîne frontière dans la région de Luchon par exemple. Dans tous les cas, les touffes, pourtant accompagnées de leur motte, n'ont pas survécu. Il paraît donc à peu près acquis que les formes décrites ne sont pas seulement des accommodats, mais bien des types fixés à valeur écotypique. La mise en évidence, au sein du continuum spécifique "gispet", de ces micromorphes, spécialisés du point de vue écologique, souligne une fois encore le grand intérêt des *Festuca* pour l'étude et la définition des milieux pyrénéens, comme nous avons déjà eu l'occasion de l'écrire (Nègre, 1969).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baudière, A., A. Geslot, C. Ghiglione & R. Nègre (1973). La pelouse à *Festuca eskia* en Pyrénées centrales et orientales: esquisse taxinomique et écologique. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 19: 23-35.
- Bourreil, P. (1969). Le gradient de la vascularisation principale des feuilles caulinaires et de leurs homologues sur l'épillet, chez les Graminées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 269: 1629-1631.
- Coste, H. (1903). *Flore descriptive et illustrée de la France*. Vol. 2. Paris.

- Favarger, C. & Ph. Küpfer (1968). Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. *Collect. Bot. (Barcelona)* 7: 325-357.
- Hackel, E. (1882). *Monographia Festucarum europaeorum*. Berlin.
- Hegi, G. (1927). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Vol. 5/3. München.
- Küpfer, Ph. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23.
- Laínz, M. (1957). Aportaciones al conocimiento de la flora montanesa. *Collect. Bot. (Barcelona)* 5: 147-158.
- (1958). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, II. *Collect. Bot. (Barcelona)* 5: 429-460.
 - (1961). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, V. *Bol. Inst. Estud. Asturianos (Supl. Ci.)* 3: 147-186.
 - (1962). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, VI. *Bol. Inst. Estud. Asturianos (Supl. Ci.)* 5: 3-43.
 - (1964). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, VIII. *Bol. Inst. Estud. Asturianos (Supl. Ci.)* 10: 173-218.
 - (1973a). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, X. *Bol. Inst. Estud. Asturianos (Supl. Ci.)* 16: 159-206.
 - (1973b). In *Floram europaeam animadversiones*. II. *Candollea* 28: 181-190.
- Litardière, R. de (1927). Sur la répartition des Festuca du sous-genre Eu-Festuca dans l'Afrique du Nord. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 1: 49-63.
- Losa, M. & P. Montserrat (1947). Aportaciones para el conocimiento de la flora del valle de Ordesa. *Collect. Bot. (Barcelona)* 1: 127-188.
- Nègre, R. (1969). La végétation du bassin de l'One (Pyrénées centrales). Deuxième note: les pelouses. *Portugaliae Acta Biol., Ser. B, Sist.* 10: 1-135.
- (1975). Nouvelle contribution à l'étude des gispetières pyrénéennes. *Bull. Soc. Brot.* 48: 209[bis]-251.

