

Analyse des variations chromosomiques en région méditerranéenne : Polyploïdie, différenciation et adaptation  
Régine Verlaque, Juliette Contandriopoulos

---

**Citer ce document / Cite this document :**

Verlaque Régine, Contandriopoulos Juliette. Analyse des variations chromosomiques en région méditerranéenne : Polyploïdie, différenciation et adaptation. In: Ecologia mediterranea, tome 16,1990. pp. 93-112;

doi : <https://doi.org/10.3406/ecmed.1990.1654>

[https://www.persee.fr/doc/ecmed\\_0153-8756\\_1990\\_num\\_16\\_1\\_1654](https://www.persee.fr/doc/ecmed_0153-8756_1990_num_16_1_1654)

---

Fichier pdf généré le 20/04/2020

## Résumé

Dans le cadre d'un programme sur la forêt méditerranéenne, l'étude caryologique d'une centaine d'espèces a été réalisée. Le classement et l'examen des taxons dans leur contexte générique ont permis d'établir l'importance des variations chromosomiques selon la séquence chronologique suivante : dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie. Grâce aux recherches effectuées sur une trentaine de complexes possédant une ou plusieurs valences dans le Sud de la France, les différents aspects de la polyploïdie ont été analysés. Ce phénomène s'avère capital dans les processus évolutifs. En relation avec ses diverses origines, la polyploïdie agit de façon très variée sur la morphologie et la biologie des individus. L'élargissement fréquent du spectre écologique des taxons provoque l'extension de leur aire de distribution. La réussite des polyploïdes dépend des caractéristiques des parents et des opportunités environnementales offertes lors de sa formation (facteurs écologiques passés ou présents). Si les allopolyploïdes sont en général très compétitifs et bien différenciés, les autopolyploïdes plus discrets semblent très nombreux dans notre région. La grande complexité, l'histoire très perturbée et la diversité écologique de la région méditerranéenne se retrouvent au niveau des processus de différenciation caryologique. Cette zone se caractérise par une vocation capitale de «conservatoire végétal» (refuge pour les races relictuelles) et par son remarquable rôle «novateur» (nombreux néopolyploïdes endémiques).

## Abstract

Caryologic study on about a hundred plant species has been carried out, in a program about the mediterranean forest. A classification and a detailed examination of taxa into their generic context have allowed to establish the extensive chromosomic changes according to following chronological sequence : dysploidy, polyploidy and aneuploidy. Taking into account data obtained on about a thirty selected complexes having one or more levels in the South of France, the polyploidy has been analysed in all its bearings. This process is strongly important into general evolutionary patterns. In relation to diversified origins, polyploidy acts with many variations upon the morphology and biology of individuals. It often happens that the widening of ecologic spectrum for taxa induced the extension of their distribution area. The fitness of polyploids is conditioned by characteristics of parents and environmental opportunities (past and recent ecological parameters). Allopolyploids generally are well competitive and differentiated, on the contrary rather discreet autopolyploids seem to be more frequent in our country. Complicating geologic history and ecologic diversity of biotopes through the Mediterranean region have favoured processes of caryologic differentiation. This area may be considered as an essential «plant conservatory» (refuge for relict taxa) and, on the other hand, appears to be well important for its «innovating role» (many endemic neopolyploids).

# Analyse des variations chromosomiques en région méditerranéenne : Polyploïdie, différenciation et adaptation

Analysis of chromosomic variations in the mediterranean area : Polyploïdy, differentiation and adaptation

Régine VERLAQUE\* et Juliette CONTANDRIOPOULOS\*

## RESUME

Dans le cadre d'un programme sur la forêt méditerranéenne, l'étude caryologique d'une centaine d'espèces a été réalisée. Le classement et l'examen des taxons dans leur contexte générique ont permis d'établir l'importance des variations chromosomiques selon la séquence chronologique suivante : dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie. Grâce aux recherches effectuées sur une trentaine de complexes possédant une ou plusieurs valences dans le Sud de la France, les différents aspects de la polyploïdie ont été analysés. Ce phénomène s'avère capital dans les processus évolutifs. En relation avec ses diverses origines, la polyploïdie agit de façon très variée sur la morphologie et la biologie des individus. L'élargissement fréquent du spectre écologique des taxons provoque l'extension de leur aire de distribution. La réussite des polyploïdes dépend des caractéristiques des parents et des opportunités environnementales offertes lors de sa formation (facteurs écologiques passés ou présents). Si les allopolyploïdes sont en général très compétitifs et bien différenciés, les autopolyploïdes plus discrets semblent très nombreux dans notre région. La grande complexité, l'histoire très perturbée et la diversité écologique de la région méditerranéenne se retrouvent au niveau des processus de différenciation caryologique. Cette zone se caractérise par une vocation capitale de «conservatoire végétal» (refuge pour les races relictuelles) et par son remarquable rôle «novateur» (nombreux néopolyploïdes endémiques).

MOTS-CLES : végétation méditerranéenne, polyploïdie, morphologie, biologie, écologie

## SUMMARY

Caryologic study on about a hundred plant species has been carried out, in a program about the mediterranean forest. A classification and a detailed examination of taxa into their generic context have allowed to establish the extensive chromosomic changes according to following chronological sequence : dysploidy, polyploidy and aneuploidy. Taking into account data obtained on about a thirty selected complexes having one or more levels in the South of France, the polyploidy has been analysed in all its bearings. This process is strongly important into general evolutionary patterns. In relation to diversified origins, polyploidy acts with many variations upon the morphology and biology of individuals. It often happens that the widening of ecologic spectrum for taxa induced the extension of their distribution area. The fitness of polyploids is conditioned by characteristics of parents and environmental opportunities (past and recent ecological parameters). Allopolyploids generally are well competitive and differentiated, on the contrary rather discreet autopolyploids seem to be more frequent in our country. Complicating geologic history and ecologic diversity of biotopes through the Mediterranean region have favoured processes of caryologic differentiation. This area may be considered as an essential «plant conservatory» (refuge for relict taxa) and, on the other hand, appears to be well important for its «innovating role» (many endemic neopolyploids).

KEY WORDS : mediterranean plants, polyploidy, morphology, biology, ecology

\* Laboratoire de Biosystématique et Ecologie méditerranéenne (U.A. 1152),  
Université de Provence, Centre Saint Charles, 13331 MARSEILLE CEDEX 3

## INTRODUCTION

A l'initiative du Professeur P. QUEZEL, dans le cadre du GRECO «Forêts méditerranéennes», en 1982 des recherches cytotoxonomiques ont été entreprises par notre équipe sur la végétation du Sud de la France. En effet, la compréhension et l'interprétation des processus de différenciation s'avèrent d'un intérêt capital dans l'étude d'une flore, car ils permettent de distinguer les diverses modalités qui ont procédé à son installation puis à son évolution. Or, par sa très grande richesse floristique associée à des habitats fort variés où cohabitent des taxons d'origine et d'âge différents, la région méditerranéenne constitue un domaine d'étude des plus passionnants et presque unique au monde. Les raisons de cette diversification sont en étroite relation avec son histoire extrêmement perturbée, tant du point de vue climatique (pulsations du Quaternaire) qu'orogénique ou géographique, à laquelle s'ajoute le rôle précoce et croissant de l'impact humain. En outre, ce territoire a toujours été un lieu de rencontre pour la plupart des grands courants floristiques appartenant aux divers éléments biogéographiques reconnus dans ce domaine.

Si de nombreuses recherches cyto-biogéographiques ont déjà été menées, avec beaucoup de succès, sur des zones où l'isolement joue un rôle prépondérant (flore orophile : Alpes, Pyrénées, Maroc ; milieux insulaires : Baléares, Corse, îles d'Hyères, Crète, etc.), par contre des investigations analogues n'ont presque jamais été tentées sur un territoire «banal» sans discontinuité évidente. C'est donc dans ce contexte que nous avons essayé de dégager la spécificité de la végétation méditerranéenne française, avec ses diverses composantes et ses caractéristiques fondamentales. En effet, on peut à juste titre se poser plusieurs questions ; malgré les flux et reflux successifs de flores, occasionnés par les pulsations climatiques du Quaternaire :

- dans quels sens se sont faites les grandes migrations végétales ?
- subsiste-t-il des éléments relictuels et où se situent leurs refuges ?
- actuellement la différenciation se poursuit-elle, comment et où ?

## PROTOCOLE D'ETUDE

En raison du large but poursuivi, le problème majeur a été d'effectuer un vaste échantillonnage initial permettant, après de sévères sélections, des comparaisons écologiques générales ; ceci explique l'hétérogénéité de notre matériel.

Dans un premier temps, nous avons récolté des taxons appartenant aux écosystèmes forestiers méditerranéens (Chênaies pubescentes de préférence) et à leurs stades de dégradation ; mais, il nous a paru intéressant d'élargir nos recherches à des espèces assez rares ou en limite d'aire dans notre région, à plusieurs complexes polymorphes et écologiquement très plastiques, à des groupes typiquement méditerranéens comme les Genisteae et enfin à quelques espèces de rocailles et de pelouses xériques. Sur ce matériel, nous avons tenté d'établir des rapports entre les variations morphologiques, les adaptations écologiques et la différenciation caryologique : dysploïdie, aneuploïdie et polyploïdie. Les deux premiers phénomènes, ayant déjà fait l'objet de publications (VERLAQUE *et al.*, 1983), seront évoqués ici succinctement, par contre nous développerons le 3ème : «la polyploïdie» qui constitue, par sa spécificité et sa fréquence, un champ d'investigation plus approprié à notre objectif. En effet, selon de multiples observations : les diploïdes ou les plus basses valences d'un complexe se caractérisent le plus souvent par un phénotype assez stable et des exigences plus strictes que les polyploïdes apparentés (de plus hauts niveaux) habituellement polymorphes, dynamiques et plus tolérants.

Après plusieurs sondages sur une centaine d'espèces, la confrontation de nos résultats avec les données bibliographiques a permis d'éliminer une dizaine et d'établir le classement des autres : 50 à nombre chromosomique stable, 6 dysploïdes, 13 aneuploïdes et 30 polyploïdes représentées en Provence par une race chromosomique (20 complexes/200 comptages environ) ou plusieurs (10 complexes/300 comptages). Seule l'étude des polyploïdes, les 10 derniers surtout, a été approfondie et en partie traitée dans une thèse (SEIDENBINDER, 1989). Les variations des taxons les plus intéressants ont été reportées dans deux tableaux récapitulatifs, dans l'ordre suivant :

- les complexes polyploïdes stables dans le Sud de la France (Tableau 1), en fonction de la répartition de leurs cytotypes qui définissent des gradients de migration ;
- les complexes variant dans notre dition (Tableau 2), selon le degré décroissant de différenciation morphologique et/ou écologique des races.

Par ailleurs, avant d'exposer nos résultats, il nous faut évoquer le délicat problème de la «notion d'espèce» qui se pose dans presque tous les complexes polyploïdes étudiés ; aussi les avons-nous abordés dans un esprit synthétique et

évolutif (relations d'un groupe de taxons très apparentés), en adoptant le traitement qui nous a paru le plus approprié, sans entrer dans les dédales taxonomiques ou nomenclaturaux. En fait, il s'avère souvent bien difficile de savoir où s'arrête la différenciation et où commence la spéciation.

## RAPPEL DES RESULTATS GENERAUX

### Nombres chromosomiques nouveaux

Le premier résultat concret de ce travail réside dans une meilleure connaissance caryologique des 90 espèces méridionales étudiées (plus de 650 dénombrements réalisés sur quelque 550 populations). Ainsi, nous avons mis en évidence plusieurs nombres chromosomiques nouveaux pour la cience (11 nombres/8 espèces), pour la France (44 nombres/40 espèces, soit près de la moitié de l'échantillonnage), pour le Midi (2/3 du matériel) et confirmé beaucoup d'autres (3 taxons comptés pour la première fois hors de jardins botaniques et une dizaine précédemment dénombrés une seule fois). Ceci montre à quel point la flore méditerranéenne française demeure encore mal connue et réserve bien des surprises. Cette immense lacune méritait d'être comblée et pourrait justifier à elle seule les investigations entreprises. En dépit de leur aspect un peu rébarbatif, les catalogues chromosomiques (comme ceux élaborés en Italie, Espagne, Portugal, Pologne et Tchécoslovaquie) revêtent donc un intérêt capital. Malheureusement, ce type de publications devient de plus en plus rare et nos conclusions ont été maintes fois écourtées faute de données caryologiques suffisantes pour certaines régions.

### Contexte générique des espèces

La prise en considération de l'ensemble d'un genre apporte des renseignements fondamentaux et évite de graves erreurs. C'est le seul moyen d'interpréter le nombre chromosomique d'une espèce et d'établir son âge relatif, car on classe souvent *a priori* les diploïdes dans les éléments anciens et les polyploïdes dans les récents (en théorie mieux adaptés), ce qui ne se vérifie pas toujours. Cet examen replace un taxon dans son contexte dynamique, grâce à la recherche (parfois difficile) et à l'analyse des caractéristiques du groupe : nombre d'espèces, distribution, nombres de base primaires ou secondaires, pourcentages de diploïdes, dysploïdes, aneuploïdes (stables ou non), polyploïdes, nombre et degré des valences.

Ainsi, nos 50 taxons à nombre chromoso-

**mique fixe** renferment environ 68 % de «vrais» diploïdes dont plus de la moitié correspond bien à une composante floristique relictuelle (genres très stables ou à dominante polyploïde). Par contre, un quart de ces espèces semble assez jeune (genres à plusieurs nombres de base, en majorité diploïdes), le dernier quart étant intermédiaire ou inclassable. De même, les polyploïdes (32 %) comprennent à peine un tiers de «vrais» polyploïdes, tous méditerranéens (groupes possédant aussi des valences inférieures), qui forment une entité récente et dynamique. Les 2 autres tiers (genres uniformes et taxons «diploïdisés» souvent à  $2n=2X'=34$  : nombre rare et bas pour le groupe) appartiennent plutôt à un élément vieillissant, voire en déclin. Pour la plupart, ces espèces di- ou polyploïdes stables se rattachent donc à une composante floristique ancienne et assez statique.

Par ailleurs, la quarantaine d'espèces variables présentent des âges divers et un intérêt caryologique inégal. L'étude de ces genres nous a permis de dégager des processus évolutifs généraux, comme l'enchaînement : dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie. Au sein de groupes très jeunes essentiellement diploïdes, la dysploïdie engendre de nouveaux nombres de base primaires ( $X \leq 10$  ou 12 selon les auteurs) par des restructurations chromosomiques (fusions centriques ou translocations réciproques inégales, avec perte de segments inactifs). Ce phénomène semble jouer un rôle capital dans la spéciation et la mise en place de grandes unités taxonomiques. Signalons d'ailleurs que 95 % des genres ligneux et près de 55 % des herbacés ont un seul nombre de base, 28 % en ayant 2 et à peine 17 % des genres 3 nombres de base et plus (SWANSON, 1963). Quand la dysploïdie (presque toujours descendante) s'estompe, la polyploïdie paraît prendre le relais en diversifiant le canevas initial. Les premiers polyploïdes créés forment des complexes euploïdes (multiples exacts de X) à plusieurs niveaux de ploïdie, puis des taxons à une seule valence s'isolent. Enfin, peu à peu prennent naissance des aneuploïdes (perte ou gain de quelques chromosomes chez des polyploïdes), d'abord instables puis fixés sur un nombre de base secondaire X'. Cette dérive des nombres chromosomiques apparaît nettement par la comparaison des pourcentages de chaque catégorie (VERLAQUE *et al.*, 1983 b,c).

### Genres à plusieurs nombres de base primaires et dysploïdie

Dans cette classe se rangent 9 genres de notre échantillonnage dont les caractéristiques prouvent leur vitalité et par là-même celle de la plupart de leurs espèces. Chez 8 d'entre eux, les

diploïdes prédominent (65 à 100 %), les races  $2X$  persistent dans les complexes euploïdes, l'aneuploïdie demeure accidentelle (seule exception les *Geranium* en majorité polyploïdes :  $2n=14$  à  $128$ ). La dysploïdie induit une spéciation souvent sympatrique et très rapide, ce qui explique sa rareté au niveau infraspécifique. Les *Pulicaria*, *Euphorbia* ( $X=10$  à  $5$ ) et *Vicia* ( $X=7$ ,  $6$ ,  $5$ ) présentent cependant de tels taxons en pleine différenciation, avec des remaniements chromosomiques bien visibles : *P. odora*, *E. seguierana* ( $2n=18,16$ ) et *V. cracca aggr.* ( $2n=14,12$ ). Quand ce processus évolutif s'achève, chaque nombre de base caractérise un ensemble d'espèces distinctes (*Viburnum*, *Coronilla*, *Centaurea*, *Eryngium*), voire éloignées (*Brachypodium*, *Geranium*). [Ces 6 genres ont été retenus pour leurs complexes euploïdes méridionaux].

### Genres à un seul nombre de base primaire et aneuploïdie

Renfermant une grande partie de nos espèces variables (21), ce groupe de 16 genres présente des caractéristiques bien différentes du précédent, 3 d'entre eux seulement sont à dominante diploïde (*Clinopodium*, *Lathyrus*, *Tanacetum*). Les 13 à majorité polyploïde comprennent 4 euploïdes (2 surtout tétraploïdes : *Ruscus*, *Centranthus* et 2 à nombreuses valences : *Bromus*, *Evonymus*), 6 pourvus d'aneuploïdes plus ou moins stables (*Prunus*, *Genista*, *Cytisus*, *Epipactis*, *Cephalanthera*, *Convallaria*) et 3 à nombre de base secondaire ( $X'=17$  : Maloïdeae). De plus, à part les *Genista*, *Cytisus*, *Epipactis* et *Bromus*, les 12 autres genres possèdent en général des espèces à une seule valence et peu de complexes. Or selon nous, la présence de diploïdes (uniquement chez 7 genres sur 16) et/ou de complexes polyploïdes reflète le dynamisme et les potentialités évolutives des groupes ; la plupart de ces genres à un seul nombre de base ont donc atteint un stade de maturité (et même de déclin pour quelques-uns). D'ailleurs, seules les espèces examinées des genres *Genista*, *Bromus*, *Crataegus* ont différencié des complexes polyploïdes dans le Sud de la France, *Cytisus sessilifolius* et *Epipactis helleborine* n'y offrant que des cytotypes aneuploïdes. Très fréquente chez les Angiospermes et affectant près de la moitié des espèces variables observées, l'aneuploïdie constitue un mécanisme régulateur (non aléatoire) fondamental dans la stabilisation de certains cytotypes. En parachevant l'œuvre de diversification de la polyploïdie, ce phénomène s'avère un processus évolutif non négligeable d'adaptation et de différenciation, en particulier chez les Genisteeae méditerranéennes (VERLAQUE, 1991).

### Nombres chromosomiques et distribution géographique des genres

Durant nos recensements chromosomiques, il nous a paru indispensable de raisonner sur des entités biogéographiques assez homogènes afin d'éviter des amalgames faussant les résultats. Excepté les *Eryngium*, les genres étudiés montrent une différenciation bien supérieure dans le bassin méditerranéen et en Eurasie qu'en Amérique : plusieurs nombres de base primaires au lieu d'un seul (*Brachypodium*, *Vicia*, *Stachys*), dysploïdie infraspécifique plus active et complexes plus jeunes (*Euphorbia*), davantage de complexes polyploïdes (*Bromus*) et aneuploïdes (*Prunus*, *Crataegus*). Toutefois chez 6 des 9 genres dysploïdes, le phénomène le plus intéressant réside dans la localisation des nombres de base primaires récents sur le pourtour du bassin méditerranéen, en particulier dans les zones xériques ou écologiquement très contrastées. En outre, dans de nombreux genres caryologiquement assez stables, les seules variations constatées se situent dans cette région (reliques ou races néoformées chez les *Viburnum*, *Clinopodium* et *Centranthus* par exemple). Le bassin méditerranéen constitue donc un domaine privilégié où les processus évolutifs paraissent accélérés, l'explosion caryologique des Genisteeae ( $2n=12$  à  $120$ ) en fournit un brillant modèle.

## ANALYSE DE LA POLYPLOIDIE

Depuis sa découverte, les scientifiques s'interrogent sur sa fréquence très variable (selon les groupes et les régions : 90 % des Ptéridophytes et environ 70 % des Angiospermes : LEWIS, 1980a ; GOLDBLATT, 1980), ses causes et ses effets. Les agronomes et les horticulteurs ont d'ailleurs montré son immense champ d'application : sélection de polyploïdes robustes, très plastiques, à forte floraison tardive ou précoce et à fructification abondante.

### 1. Origines de la polyploïdie

Tout d'abord, il convient de relativiser les termes d'autopolyploïdie (multiplication du même génome) et d'allopolyplôïdie (hybridation interspécifique), compte tenu des concepts très flous de l'espèce végétale (phénétique, biologique, évolutive ou écologique), en général basée sur les diverses similitudes ou dissemblances flagrant des taxons.

#### a) Allopolyploïdie

Cet important processus de spéciation trouve son origine dans les croisements entre espèces

bien distinctes ou proches, respectivement allopolyploïdie génomique ou segmentaire (STEBBINS, 1947). Cependant, le terme d'allopolyploïdie s'emploie souvent au sens large, car on connaît rarement le degré d'homologie des taxons et la genèse des divers polyploïdes. Dans notre matériel plusieurs «allopolyploïdes segmentaires» semblent exister :

- *Vicia tenuifolia*  $2n=24$  (= *V. incana* x *V. dalmatica*, 2 vicariants à  $2n=12$  : ROUSI, 1961, 1973) ;

- *Genista sagittalis* subsp. *undulata*  $2n=88$  (= subsp. *delphinensis* x subsp. *sagittalis* à  $2n=44$ ) ;  
[le rang de ces 6 taxons varie selon les auteurs : espèces ou sous-espèces] ;

- *Coronilla minima* subsp. *clusii*  $2n=36$  (= subsp. *minima* autotétraploïde à  $2n=24$  x taxon non identifié) ;

- *Centaurea scabiosa* subsp. *calcareo*  $2n=40$  (= subsp. *scabiosa*  $2n=20$  x taxon encore inconnu) ;

- *Euphorbia dulcis* pour certaines populations thermophiles de Toscane à 3X et 4X qui jumellent des caryotypes bien différents (CESCA, 1961), alors qu'ailleurs dans l'aire l'autopolyploïdie intervariétale domine (dans le subsp. *dulcis* à l'Est et le subsp. *purpurata* à l'Ouest, tous deux de forêts humides).

Chez *Tanacetum corymbosum* il existe deux diploïdes distincts : le subsp. *clusii* orophile (Alpes, Carpates, Rhodopes) à gros capitules (BJOK, 1955) et un cytotype relictuel du subsp. *corymbosum* à petits capitules, au Portugal à basses altitudes (FERNANDES et QUEIROS, 1971). Largement répandus en Europe de 0 à 1000 m, les tétraploïdes (subsp. type) réalisent un continuum morphologique entre ces deux extrêmes. Ce complexe semble résulter de la création d'autotétraploïdes (par chacun des diploïdes) dont l'expansion aurait favorisé des croisements et la naissance d'allopolyploïdes très dynamiques.

Comme tant d'autres ces hybridations éventuelles sont peut-être une explication facile à la présence de taxons singuliers. Ainsi dans nos complexes, nous avons constaté l'improbabilité de certains croisements parfois proposés :

- *Genista pulchella* ( $2n=18$ ) x *G. scorpius* ( $2n=40$ ) -> *G. martinii* (= *G. pulchella* à  $2n=24$ ) ;

- *Geranium lucidum* ( $2n=20,40,60$ ) x *G. robertianum* ( $2n=64$ ) -> *G. purpureum* ( $2n=32$ ) ;

- *Evonymus europaeus* ( $2n=32$ ) x *E. latifolius* ( $2n=64$ ) -> *E. europaeus* var. *macrophylla* ( $2n=32$ ) ;

- entre divers *Crataegus* très fortement apomictiques (à  $2n=51$  ou 68).

## b) Autopolyploïdie

Les ouvrages de caryologie qualifient souvent ce phénomène de très rare et sans avenir, car entraînant une forte stérilité (méiose perturbée par la formation de nombreux multivalents). Cette affirmation résulte sans doute de la découverte antérieure d'une quantité d'allopolyploïdes robustes et distincts de leurs parents, alors qu'en général les autopolyploïdes sont plus discrets. Or, l'autopolyploïdie intervariétale ou interécotypique (STEBBINS, 1947, 1971) semble dominer dans les complexes du Midi de la France. Dans une vaste étude comparative sur la flore orophile des Alpes et des Pyrénées, KÜPFER (1974) obtient des résultats analogues et écrit : «Bien que la frontière entre les deux types extrêmes (auto- et allopolyploïdie) soit de nos jours devenue floue (...) nos recherches montrent que dans la plupart des cas observés, les races polyploïdes se comportaient comme des autopolyploïdes. D'une part, la méiose présentait un nombre plus ou moins élevé de multivalents (...), d'autre part, les différences morphologiques séparant le diploïde du ou des polyploïdes de la même espèce étaient très faibles, voire insignifiantes».

Les preuves expérimentales et génétiques de la viabilité des autopolyploïdes stricts ont été données notamment pour *Lathyrus pratensis* (BRUNSBURG, 1977) et *Dactylis glomerata* (LUMARET, 1981, 1988 a,b), ces 2 complexes à  $2n=14$  (21) 28 (42) conservant leur allogamie et une bonne fertilité sur les valences paires. La stérilité d'une partie des polyploïdes proviendrait de mauvaises combinaisons alléliques et non de la similitude des génomes. Cependant, la genèse des autopolyploïdes pose un problème plus délicat que celle des allopolyploïdes, car on comprend mal dans ce cas la création de gamètes non réduits (à l'origine de la plupart des polyploïdes : DEWET, 1980 ; LEWIS, 1980b). Si dans des conditions normales un taxon en produit environ 1 % (KÜPFER, 1974), dans quelques populations en limite d'aire ou en déséquilibre génétique, ce taux peut dépasser 50 %. Certains Dactyles diploïdes engendrent ainsi, en une ou deux générations, une grande quantité d'autotétraploïdes fertiles (LUMARET, 1988b). De même dans le Midi, nous avons observé la formation de très nombreux macropollens non réduits chez *Genista pulchella* à  $2n=24$  au Mont Ventoux et, dans une moindre mesure, chez *Crataegus monogyna* à  $2n=34$  dans le Var.

Les polyploïdes ont donc des origines multiples, l'addition des génomes se réalise quel que soit leur degré d'homologie, en créant une gamme continue de l'allopolyploïdie génomique à l'auto-



ploïdie stricte. D'ailleurs, aucun taxon n'étant monolithique, entre espèces et dans un même complexe, selon la région, les croisements peuvent concerner différents écotypes ou races. *A priori*, rien ne permet de présumer de l'avenir des diverses combinaisons, les faits prouvent la pérennité de la plupart d'entre elles.

### c) Facteurs externes

S'il existe une relation indéniable entre la présence de polyploïdes et les paramètres environnementaux (passés ou actuels), c'est un tout autre problème de savoir quand et comment ils agissent. L'incontestable augmentation progressive, avec la latitude, du taux de polyploïdes dans l'hémisphère Nord (N. Sahara 38 % -> N. Groenland 86 %) a suscité des interprétations divergentes, commentées par FAVARGER (1967) : «la plus grande résistance des polyploïdes aux climats rigoureux (froids surtout), les conditions extrêmes pouvant induire ce phénomène» (HAGERUP, 1932 ; LÖVE et LÖVE, 1949 ; TISCHLER, 1934, 1955) et «l'envahissement des territoires neufs par les polyploïdes» (STEBBINS, 1942, 1950 ; HASKELL, 1952 ; REESE, 1958). Délaisant l'hypothèse climatique au profit des facteurs dits historiques, la seconde théorie se base sur la supériorité adaptative des polyploïdes sur les diploïdes, avec pour corollaire : «un pourcentage de polyploïdes d'autant plus élevé que la flore du territoire concerné est plus jeune».

En fait, ces deux interprétations font appel aux divers effets des glaciations du Quaternaire et, en cela, elles sont complémentaires. Or, la région méditerranéenne a subi de façon modérée ces événements et pourtant de nombreux polyploïdes anciens et récents y cohabitent. En outre, si les perturbations passées ont eu tant d'importance, pourquoi les variations actuelles ne pourraient-elles pas jouer le même rôle ? Malheureusement, même si les chocs thermiques induisent parfois la formation de polyploïdes, il n'a jamais été prouvé que le milieu agissait directement sur la différenciation des végétaux, son action semble plutôt réduite à la sélection des plantes les plus adaptées (BENNETT, 1987).

## 2. Effets de la polyploïdie

### 2.1. Morphologie

Les modifications liées à la polyploïdie dépendent des caractéristiques des parents : structures géniques, degré d'homologie et valences chromosomiques. Le complexe *Vicia cracca* illustre certains de ces aspects :

- dans la série à  $X=7$  «*V. cracca s.s.*», les

diploïdes à  $2n=14$  ont engendré des autotétraploïdes à  $2n=28$  similaires aux parents, mais plus robustes pour ceux (N-O. Europe, N. Amérique) issus de la race  $2X$  de plaine, et plus petits pour les orophytes (aires disjointes) provenant des cytotypes  $2X$  montagnards ;

- grâce à la dysploïdie descendante  $X=7 \rightarrow X=6$ , deux nouveaux taxons diploïdes bien typés (vicariants Est et Ouest méditerranéens : *V. dalmatica* et *V. incana* à  $2n=12$ ) se sont différenciés, puis ont produit un amphiploïde distinct et très vigoureux (*V. tenuifolia* à  $2n=24$ ) qui a colonisé un immense territoire.

Les différences morphologiques les plus flagrantes s'observent lors de la formation d'allopolyploïdes génomiques (en particulier à partir de vrais diploïdes) et, dans une moindre mesure, chez les allopolyploïdes segmentaires. En général, ils présentent tous un certain mélange de caractères parentaux et une vigueur hybride remarquable (accroissement de la plupart des organes, forte floraison et meilleure fructification). Tel est le cas notamment de *Vicia tenuifolia*, *Coronilla minima* subsp. *clusii*  $6X$  érigé (subsp. *minima* : diploïdes et autotétraploïdes prostrés) et *Centaurea scabiosa*. Si l'allopolyploïdie s'avère un puissant facteur de spéciation, l'autopolyploïdie, par sa fréquence et ses effets non négligeables, assume également un grand rôle dans les processus de différenciation (LEWIS, 1980b). Les races autopolyploïdes assez discrètes n'offrant en général que de faibles critères morphologiques distinctifs, les ascendants et les descendants sont souvent maintenus au sein du même complexe, en dépit de leur interstérilité fréquente. Cependant, les conséquences peuvent être diverses et parfois inattendues, avec des autopolyploïdes :

= identiques aux parents : *Coronilla minima* subsp. *minima*  $4X$  en Europe (var. *minima* : KÜPFER, 1974), ou plus hétérogènes : *Bromus erectus*, *Brachypodium rupestre* ;

= plus petits que les parents : *Genista cinerea*, *Vicia cracca s.s.* (orophyte  $4X$ ), *Coronilla minima* subsp. *minima*  $4X$  au Maroc (var. *mairei* : GALLAND, 1988) ;

= plus robustes ou plus florifères : *Lathyrus pratensis*, *Evonymus europaeus*, *Amelanchier ovalis*, *Vicia cracca s.s.* ( $4X$  en plaine), *Geranium robertianum*, *Crataegus monogyna*, *Genista pulchella*, *G. radiata*, *G. pilosa* et *G. scorpius* ;

= ayant des variations qualitatives : *Crataegus monogyna* (stipules dentées) et *Genista* (bractées présentes ou non, port érigé ou prostré, coussinets foliaires dentés ou en bourrelets, spinosité, ...).



En outre, l'étude des divers cytotypes met en lumière des faits souvent ignorés. Les caractères morphologiques ne suivent pas une progression parallèle à celle de la polyploïdie (quelques traits apparaissent et disparaissent selon la valence, ou avec l'aneuploïdie). A un même nombre chromosomique peuvent correspondre plusieurs cytotypes, races morphologiques et/ou écologiques, selon les génotypes parentaux différenciés dans certains points de l'aire. L'origine polytypique probable de maints complexes auto- et/ou allopolyploïdes explique leur polymorphisme et la difficulté de trouver un sens précis à leur évolution. Enfin, il nous a semblé que l'impact morphologique maximal s'observait sur les faibles niveaux (2X → 4X) et à un degré moindre sur les taxons «diploïdisés» (*Crataegus*, *Amelanchier*, *Sorbus* à  $X'=17$ ). L'effet tend à s'estomper avec les races de hautes valences (Bromes, Brachypodes notamment).

Par ailleurs, si les critères macroscopiques n'apportent pas toujours les résultats espérés, à l'inverse les **caractères microscopiques** se révèlent fiables et très discriminants. Dans presque tous les cas, leur examen permet de séparer les différents taxons d'un complexe. Il s'agit :

- \* des pollens (dimensions, nombres d'ouvertures et pourcentages de micro-, macropollens, difformes et vides par rapport aux normaux),
- \* de la taille des stomates et, pour les Graminées, de l'anatomie des feuilles et de l'épiderme des principaux organes,
- \* des graines (dimensions et ornements),
- \* et des caryotypes.

En fait, l'avantage sélectif le plus marquant de la polyploïdie réside dans l'accroissement du polymorphisme du complexe.

## 2.2. Biologie et Physiologie

L'aspect morphologique revêt une importance assez mineure comparée aux transformations biologiques et physiologiques qui constituent une des causes fondamentales de la réussite des polyploïdes. Cependant, les répercussions de la multiplication des génomes sont nombreuses, souvent contradictoires et encore mal connues, notamment en ce qui concerne l'activité génétique. S'il y a toujours des différences entre les valences, celles-ci dépendent des taxons, auto- ou allopolyploïdes, naturels ou expérimentaux, et des éléments testés (ARN, enzymes, protéines, hormones : TAL, 1980).

**Développement** : L'augmentation générale de la taille des cellules, et des stomates en particulier, provoque toujours un changement du taux d'évapo-transpiration (donc du bilan

hydrique) et du rythme de croissance (accélééré ou plus lent). Par exemple, les feuilles et les entre-noeuds des octoploïdes à  $2n=64$  d'*Evonymus europaeus* se développent souvent plus vite que ceux des tétraploïdes à  $2n=32$ . Toutefois, la progression de la taille des stomates ( $L = m \pm s$ ) de *Brachypodium rupestre* s'observe seulement entre les diploïdes ( $18 \pm 2 \mu\text{m}$ ) et l'ensemble des polyploïdes (4X et 5X :  $28$  et  $26 \pm 2 \mu\text{m}$ ). Chez *Bromus erectus* leur longueur ( $L \pm 4 \mu\text{m}$ ) et leur densité moyennes reflètent les capacités adaptatives des 3 races : xérophiles méridionales pour les hexaploïdes ( $L = 44 \mu\text{m}$ ,  $d = 5-9/\text{mm}^2$ ) et les décaploïdes ( $45 \mu\text{m}$ ,  $10-13/\text{mm}^2$ ), et plutôt mésophiles chez les octoploïdes répandus dans toute l'Europe ( $52 \mu\text{m}$ ,  $13-19/\text{mm}^2$ ).

**Résistance aux stress** : Les modifications déjà citées influent sur l'assimilation et les besoins des polyploïdes naturels ou induits ; certains d'entre eux deviennent plus résistants que les diploïdes, notamment au stress hydrique et à la salinité (TAL, 1980). Les résultats expérimentaux les plus surprenants résident dans la forte capacité des polyploïdes à survivre aux irradiations (SPARROW *et al.*, 1963, 1971), aux produits mutagènes (SWAMINATHAN *et al.*, 1962) et surtout aux herbicides (TOMKINS et GRANT, 1978). Cette tolérance serait due à leur redondance génétique et/ou à leur hétérozygotie.

**Reproduction** : Néanmoins, ce tableau idyllique est parfois entaché de problèmes de stérilité gamétique, longtemps attribués à l'autopolyploïdie (présence de multivalents) et qui se rencontrent aussi chez de nombreux allopolyploïdes (LUMARET, 1988a). D'après TAL (1980) la baisse de fertilité de certains autopolyploïdes stricts expérimentaux provient de dysfonctionnements physiologiques et non méiotiques. Ceci ne constitue d'ailleurs pas un réel handicap à leur pérennité, car souvent se met en place rapidement une reproduction apomictique (sous contrôle génétique). Assez fréquente chez les polyploïdes, avec de multiples modalités (multiplication végétative et agamospermie par apo- ou diplosporée : GUSTAFSSON, 1947), l'apomixie offre un «échappatoire» temporaire ou définitif à la stérilité (GRANT, 1971) et maintient d'innombrables combinaisons plus ou moins favorables (cas classiques des *Poa*, *Hieracium*, *Taraxacum*). De plus, la formation de multi- et d'univalents et leur nombre ne reflètent pas toujours le degré d'homologie des génomes. Des mécanismes génétiques de «diploïdisation» interviennent assez vite pour limiter leur création, en restituant une méiose presque régulière et une fécondité correcte aux polyploïdes *s.l.* (LEWIS, 1980b ; GORENFLOT et RAICU, 1980 ; LUMARET, 1988b).

En outre, avec la même valence, certaines espèces varient à travers leur aire, comme *Lathyrus pratensis* (BRUNSBURG, 1977) et *Centaurea scabiosa* (FROST, 1958) moins perturbés au Sud qu'au Nord, ou *Crataegus monogyna* à  $2X'=34$  très fertile sauf dans le Var où il a différencié un cytotype à  $2n=3X'=51$ . Dans notre matériel, l'analyse des pourcentages d'anomalies polliniques, établis par divers auteurs et par nous-mêmes, montre plusieurs races autopolyploïdes pourvues d'un taux de fertilité similaire à celui des parents (65 à 90 % : *Vicia cracca* s.s. à  $X=7$ , *Coronilla minima*  $4X$ , *Geranium robertianum*) ou un peu plus bas (*Eryngium campestre* 87-97 % -> 49-75 %) ; c'est-à-dire des pourcentages analogues à ceux des allopolyploïdes segmentaires recensés (sauf *Euphorbia dulcis*). Cependant, certains polyploïdes s.l. semblent assez stériles (*Genista scorpius*) ou apomictiques (*Euphorbia dulcis* : CESCA, 1961 ; *Sorbus aria* : WARBURG, 1952 ; *Evonymus europaeus*, *Crataegus monogyna*). Enfin, les taux de fertilité varient parfois selon les valences et/ou les régions :

*Brachypodium rupestre* :

2X : 30-80 % ; 4X : 75 % ; 5X : 30 %

*Bromus erectus* :

6X : 70-80 % ; 8X : 90-95 % ; 10X : 75 %

*Genista pulchella* :

$2n=18,36$  : 70 % et  $2n=24$  : 30-60 %

*G. pilosa* :  $2n=22,24$  : 80-98 % ;

$2n=44$  : 80 % (Catalogne) et 40 % (Provence)

*Lathyrus pratensis* (Nord -> Sud) :

2X : 80 -> 95 % et 4X : 35 -> 80 %.

D'autre part, les modalités de la reproduction sexuée peuvent aussi changer : les diploïdes (à cycle long) de *Mercurialis annua* sont dioïques et allogames stricts, tandis que les polyploïdes ( $4X$  à  $14X$ , plus thermophiles, à cycle court) deviennent monoïques et plutôt autogames (DURAND, 1963).

**Phénologie et Cycle biologique** : De nombreux auteurs (*in* LUMARET, 1988 a,b) ont établi l'existence de décalages dans la période de germination, de floraison ou de fructification, par exemple chez *Anthoxanthum odoratum* les diploïdes fleurissent avant les tétraploïdes et l'inverse chez *Dactylis glomerata*. On imagine aisément l'avantage sélectif de tels asynchronismes, dans le domaine méditerranéen pour échapper à la sécheresse estivale ou, au contraire, dans des milieux plus continentaux pour s'affranchir des froids tardifs. Compte tenu des données bibliographiques, ce phénomène a pu être mis en évidence chez *Lathyrus pratensis*, *Viburnum tinus*, *Genista sagittalis* et *G. radiata*. De même, le cycle biologique peut aussi subir de profondes

transformations comme en témoigne le cas déjà cité de *Mercurialis annua* et celui de *Geranium robertianum* subsp. *purpureum* ( $2n=32$ ) annuel méditerranéen et subsp. *robertianum* ( $2n=64$ ) bisannuel subcosmopolite.

Toutes ces variations permettent donc aux polyploïdes d'acquiescer une compétitivité plus forte et de s'adapter à des conditions environnementales différentes de celles de leurs parents, en élargissant le spectre écologique de l'espèce et, par là-même, son aire de distribution.

### 3. Conséquences de la polyploïdie sur la répartition

#### 3.1. Géographie

Ce problème a suscité une abondante littérature quant à ses causes et ses applications. STEBBINS (1971) attribue aux complexes polyploïdes un âge relatif, en fonction de la superficie des aires respectives de chaque race chromosomique (stades : initial, de jeunesse, de maturité, de déclin et de sénescence). Or, le pouvoir colonisateur d'un polyploïde ne dépend pas de son âge, mais de son dynamisme (combinaisons génétiques plus ou moins favorables), de ses exigences écologiques et surtout des opportunités offertes lors de sa formation (facteurs topographiques et historiques). Se basant sur la supériorité adaptative des polyploïdes sur les diploïdes, de nombreux biogéographes calculèrent leurs pourcentages afin de comparer la jeunesse de la flore de différents territoires. Comme l'a souligné FAVARGER (1961, 1975), cette conception soulève de graves problèmes : la distinction entre di- et polyploïdes, l'existence dans les deux catégories de divers stades évolutifs et la nécessité de confronter seulement des régions ayant eu un passé analogue. A ce sujet, il insiste sur les particularités du Bassin méditerranéen qui ne peuvent en aucun cas s'expliquer comme celles du reste de l'Europe.

En fonction de l'isolement phylétique des polyploïdes par rapport aux diploïdes apparentés (s'ils existent), FAVARGER (1961) distingue les paléo-, méso- et néopolyploïdes, respectivement l'élément ancien, d'âge moyen et récent ou subrécent d'une flore. Toutefois, malgré certaines hésitations, il range les diploïdes dans l'élément ancien, ce qui nous semble parfois inexact (pour quelques familles et genres très jeunes). Leur délimitation et leur âge demeurent donc problématiques et leur rôle toujours sous-estimé. Si dans un groupe, les diploïdes s'avèrent antérieurs aux polyploïdes apparentés, par contre rien ne permet *a priori* de dire qu'un polyploïde est plus récent qu'un diploïde taxonomi-

quement très éloigné. Les complexes examinés ici appartiennent presque tous à une composante récente, pourtant certaines races polyploïdes (peu dynamiques et assez stériles) ne montrent pas une compétitivité supérieure à celle de leurs ascendants : *Crataegus monogyna*  $2n=51$ , *Genista pulchella*  $2n=24$ , *G. pilosa*  $2n=44$  des Basses-Alpes, *G. scorpius*  $2n=84$ , *Brachypodium rupestre*  $2n=45$ . D'autres polyploïdes néoformés, découverts dans le Sud de la France dans des aires encore relativement réduites, semblent capables de s'étendre compte tenu des milieux déjà colonisés. Ce sont : *Centaurea scabiosa* subsp. *calcareo*  $2n=40$  (GARDOU, 1969), *Genista pulchella*  $2n=36$ , *G. pilosa*  $2n=44$  (Pyrénées-Orientales) et *Bromus erectus*  $2n=70$ . Les autres taxons polyploïdes occupent pour la plupart de larges territoires, d'ailleurs chez les *Lathyrus*, *Coronilla*, *Eryngium*, *Vicia*, *Geranium* et *Bromus*, les aires les plus vastes correspondent aux seuls complexes de ces genres.

Contrairement à d'autres régions d'Europe, aucun gradient géographique ne domine dans le Sud, comme le montrent les deux tableaux récapitulatifs des complexes étudiés. Les principaux types de pseudo-vicariance existent, même si certains relèvent plutôt de l'écologie (Nord-Sud) ou paraissent illusoire (Ouest-Est) et sous-représentés (alpino-planitiaire), en raison de la position excentrée de la France et du choix des espèces (de faible ou moyenne altitudes). Ce fait illustre bien l'origine composite de la flore méditerranéenne, enrichie d'éléments divers durant son histoire (QUEZEL, 1985). Toutefois, l'exemple le plus intéressant de gradient non orienté réside dans la «migration plus ou moins rayonnante» des polyploïdes à partir d'un ou plusieurs cytotypes parentaux souvent méridionaux. Cette stratégie évolutive sans doute assez courante correspond à une radiation adaptative, amplifiée par la polyploïdie ; la différenciation explosive de *Genista cinerea* subsp. *cinerascens*  $2n=24$  (C. Espagne) en 7 ou 8 taxons ouest-méditerranéens à  $2n=48$  en fournit un bon modèle. De même *Amelanchier ovalis* (FAVARGER et STEARN, 1983), *Euphorbia dulcis*, *Eryngium campestre* (REESE, 1969 ; QUEIROS, 1974 ; PERDIGO, 1981) et *Tanacetum corymbosum* illustrent la complexité et le polytopisme des polyploïdes, liés selon le lieu à l'isolement, à l'altitude, la latitude et aux aléas des divers croisements. Enfin, si les taxons de basses et moyennes altitudes peuvent avoir de vastes aires continues, les orophytes relictuelles (*Coronilla minima* 2X : Maroc et Pyrénées) ou néopolyploïdes (*Vicia cracca* s.s. 4X : arc alpin, Carpates, Caucase, Afghanistan) présentent en général des aires réduites et morcelées.

L'analyse de la distribution des complexes polyploïdes à une seule valence dans le Sud de la France (Tableau 1) met en évidence le rôle de l'isolement géographique et l'existence de zones de différenciation privilégiée : l'Inde pour *Ruscus aculeatus* (SEN, 1978) et *Epipactis helleborine* (VIJ et GUPTA, 1975), le Caucase chez *Prunus spinosa* (MATHER, 1937 ; BAIASHVILI, 1980) et *Coronilla varia* (MAGULAEV, 1980), l'Afrique du Nord et le Sud de la Péninsule Ibérique pour *Clinopodium vulgare* (FAVARGER et al., 1979) et *Viburnum tinus* (EGOLF, 1962). De plus, les chaînes montagneuses paraissent avoir joué en Europe un rôle de filtre, que seuls les polyploïdes ont pu franchir dans un sens comme dans l'autre. Ainsi, les Alpes (et parfois l'Apennin) ont servi de frontière (Ouest->Est) entre les 2 cytotypes d'*Evonymus europaeus* ( $2n=32 \rightarrow 64$ ), *Lathyrus pratensis* ( $2n=28 \leftarrow 14$ ) et *Genista radiata* ( $2n=96 \leftarrow 50$  : FORISSIER, 1973). Il en est peut-être de même dans la Péninsule Ibérique et au Maghreb, mais dans les cas recensés il s'agit de stations relictuelles (*Genista cinerea* en Estremadure : SANUDO, 1979 ; *Tanacetum corymbosum* 2X au Portugal ; *Centranthus angustifolius* 2X au Maroc : QUEZEL, 1957), ou de sites de différenciation (*Genista sagittalis*, *G. pilosa* en Espagne : SANUDO, 1979 ; FORISSIER, 1973, 1975).

Les 3/4 de ces 17 complexes possèdent en Provence leur plus bas niveau de ploïdie, parmi lesquels une race relique (*Euphorbia dulcis*), un cytotype peu répandu (*Evonymus*) et 3 diploïdes seulement. Le dernier quart (à valence la plus forte de l'espèce) comprend une race endémique, une autre assez localisée (respectivement *Genista radiata* et *Lathyrus pratensis* : ascendants à l'Est) et 3 cytotypes très communs (parents relictuels plus au Sud). Ce groupe de taxons met donc en lumière «le rôle capital de conservation» dévolu à la zone (Nord) occidentale du Bassin méditerranéen. A ces exemples s'ajoute celui d'*Anthoxanthum odoratum* essentiellement tétraploïde, excepté quelques populations méridionales diploïdes (Corse, Estérel, Gênes, Naples, Sicile, Yougoslavie et Crète : Cf. FELBER, 1988).

De même, dans les 10 complexes polyploïdes à plusieurs valences dans le Sud de la France (Tableau 2), 2 seulement ne présentent pas dans notre dition le plus bas niveau de ploïdie : *Coronilla minima* (2X orophyte des Pyrénées et du Maroc) et *Bromus erectus* (4X en Bulgarie : KOZUHAROV et PETROVA, 1976 ; *B. variegatus* 2X au Caucase : SOKOLOVSKAYA et al., 1979). Par contre, tous montrent une différenciation caryologique maximale en région méditerranéenne et parmi eux se trouvent 4

puissants colonisateurs : *Vicia cracca* aggr.  $2n=24, 28$ , *Geranium robertianum* subsp. *robertianum*  $2n=64$ , *Brachypodium rupestre*  $2n=36$  et *Bromus erectus*  $2n=56$ . D'autre part, il convient de souligner la présence dans le Midi de la France de races relictuelles à faibles valences et à aires disjointes : *B. rupestre*  $2n=18$  (Ukraine : PETROVA, 1977 ; N. Italie : D'OIDIO et LUCHESE, 1986 ; Montagne de Lure), *B. erectus*  $2n=42$  (Catalogne, Var, Vaucluse, Piémont, Calabre), aux côtés de cytotypes polyploïdes :

- typiquement méditerranéens : *Geranium robertianum* subsp. *purpureum*  $2n=32$ , *Coronilla minima* subsp. *clusii*  $2n=36$  (O.-méditerranéen), *Centaurea scabiosa* subsp. *calcarea*  $2n=40$  (S. France-E. Espagne) ;

- très rares : *Crataegus monogyna*  $2n=51$  (Crimée : GLADKOVA, 1968 ; Var) ;

- endémiques provençaux inconnus jusqu'ici : *Genista pulchella*  $2n=24, 36$ , *G. pilosa* var. *jordanii*  $2n=44$ , *G. scorpius*  $2n=84$ , *Brachypodium rupestre*  $2n=45$  et *Bromus erectus*  $2n=70$ .

Tous ces exemples montrent à quel point la région méditerranéenne française constitue une zone exceptionnelle de différenciation où demeurent cependant certains cytotypes sénescents. Cette double fonction «novatrice et conservatrice» se retrouve d'ailleurs plus à l'Est, sur le pourtour de la Mer Noire pour *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna* et *Brachypodium rupestre*.

### 3.2. Ecologie

Comme pour la géographie, s'il existe souvent une relation entre les conditions écologiques et la distribution des polyploïdes, celle-ci n'est pas toujours évidente (FAVARGER, 1967). Compte tenu des multiples situations, quelques auteurs (comme LÖVE et LÖVE, 1971) nient l'existence de ce lien et sont loin de partager l'avis de BENNETT (1987) sur la considérable signification adaptative et écologique de la polyploidie. Au sein d'un même complexe, la diversité des habitats occupés par certains cytotypes plaident en faveur d'une action indirecte de l'environnement. A travers nos résultats, nous avons pu constater qu'en écologie, comme dans tous les domaines, la seule règle semble être la diversification maximale. En outre, évaluer l'impact réel de chacun des paramètres du milieu s'avère une tâche fort délicate, car de nombreux phénomènes de compensation interviennent, auxquels s'ajoute le rôle primordial de la compétition. Comme l'écrit LUMARET (1981) pour les Dactyles : «Les différences semblent être nettement en relation avec la largeur des niches occupées par les deux entités : des niches étroites pour

les «spécialistes» que sont les diploïdes, des niches plus larges pour les tétraploïdes qui seraient davantage des généralistes». Ceci semble s'appliquer à la plupart des complexes jeunes, car en vieillissant les polyploïdes se spécialisent aussi.

**Aspect écologique :** Pour le groupe de complexes à une seule valence dans le Sud de la France, souvent nous n'avons pas les éléments bibliographiques pour juger du facteur discriminant (races situées en Inde, au Caucase, ...), et parfois la pseudo-vicariance correspond déjà à un gradient écologique (Nord-Sud). Cependant, la répartition tranchée des races allopatriques de *Lathyrus pratensis* (2X : 0-1500 m, 4X : 0-2300 m : BRUNSBERG, 1977 ; CARTIER et BLAISE, 1981) et *Evonymus europaeus* illustre le rôle important du simple élargissement du spectre écologique d'un taxon. La barrière alpine a arrêté la progression initiale de ces espèces, mais grâce à leur plus grande tolérance (vis-à-vis de l'altitude en particulier), les polyploïdes ont pu franchir cet obstacle et se répandre seuls dans divers biotopes, à l'Ouest pour la Gesse et à l'Est pour le Fusain. Or, en situation sympatrique dans les Alpes, ces polyploïdes n'empiètent pas sur le territoire de leurs ascendants encore très dynamiques ; même s'ils s'en créent ailleurs dans l'aire, la compétition et le manque de conditions favorables semblent empêcher leur propagation. Toutefois, les cas les plus instructifs résident dans la différenciation écologique des complexes ouest-méditerranéens dont les races chromosomiques sympatriques cohabitent rarement dans le même milieu, comme l'ont montré de nombreux travaux (par exemple chez *Holcus mollis* : LAMADE, 1988). Ainsi, nous avons mis en évidence plusieurs grands types de répartition :

= **facteur édaphique** : en général, diploïdes ou faibles valences sur silice et polyploïdes sur calcaire : *Centranthus angustifolius*, *Genista cinerea*, *G. sagittalis* ( $2n=48 / 44, 88$ ), *Centaurea scabiosa* (dans le Midi), *Vicia cracca* aggr. (X=7 races de montagnes, X=6 en Europe), seule exception *Genista scorpius* ( $2n=ca40$  sur calcaire,  $2n=84$  sur dolomie) ;

= **facteur altitudinal** : polyploïdes plus orophiles que les faibles valences chez *Genista radiata*, *G. pilosa*, *Vicia cracca* aggr., *Lathyrus pratensis* et peut-être *Centaurea scabiosa*, et l'inverse chez *Coronilla minima* (2X : 1200-2000 m, 4X : 500-1500 m, 6X : 0-700 m en Europe : KÜPFER, 1974) ;

= **facteur climatique** : basses valences plus thermophiles et parfois plus xérophiles que les polyploïdes pour *Euphorbia dulcis* (sauf en Toscane), *Geranium robertianum*, *Evonymus*

*europaeus* et l'inverse chez *Clinopodium vulgare*, *Lathyrus pratensis*, *Coronilla minima*, *Brachypodium rupestre* et *Centaurea scabiosa*. L'exposition peut également intervenir, ainsi au Mont Ventoux on rencontre *Globularia repens* à  $2n=16$  sur le versant Sud et l'espèce apparentée *G. cordifolia* à  $2n=32$  sur les crêtes et le flanc Nord (CONTANDRIOPOULOS, 1978).

En fait, il s'avère parfois difficile d'établir les paramètres déterminants, comme pour *Tanacetum corymbosum* à  $2n=36$  qui occupe une position écologique intermédiaire entre les deux diploïdes spécialisés et pour les rares *Crataegus monogyna* à  $2n=51$  dans une ripisylve du Var. De plus, compte tenu des caractéristiques des cytotypes originels et des milieux disponibles, les polyploïdes d'un complexe peuvent s'orienter selon l'endroit dans des directions opposées. Ceci s'observe chez : *Genista cinerea* et *G. pulchella* (races plus orophiles ou plus thermophiles), *Eryngium campestre* et *Amelanchier ovalis* (radiation adaptative vers le Nord, le Sud et l'Est), *Euphorbia dulcis* (races continentales en général, et méridionales thermophiles en Italie), *Genista pilosa* (variétés polyploïdes calcicoles dans les Alpes-de-Haute-Provence et silicicoles dans les Pyrénées-Orientales) et *Bromus erectus* ( $2n=56$  : race mésophile répandue dans toute l'Europe ;  $2n=42,70$  : races xérophiles méridionales souvent situées au-dessus de 700 m dans le Vaucluse). Par ailleurs, l'impact de la compétition se remarque parfois nettement, comme chez *Vicia tenuifolia* 4X, calcicole dans le Sud de l'Europe où *V. incana* 2X occupe déjà les terrains siliceux, et indifférent à la nature du sol en Afrique du Nord où il est seul présent. De même, *Centaurea scabiosa* subsp. *scabiosa* 2X semble assez tolérant, sauf dans le Sud-Est de son aire où il se cantonne sur silice, concurrencé par le subsp. *calcarea* 4X calcicole.

**Aspect phytosociologique :** Comme le signalait GUINOCHET dès 1938 : «Chaque fois qu'une espèce participe à plusieurs associations bien distinctes, on peut et doit se demander si elle n'y est pas représentée par des types différents même si ceux-ci ne sont pas immédiatement discernables morphologiquement». BIDAULT (1971) écrit à ce propos : «On connaît plusieurs cas où des taxons pratiquement indistincts par leur morphologie se différencient facilement par leur écologie. En Bourgogne par exemple le *Festuca glauca* Lamk. comprend deux variétés très voisines dont l'une, tétraploïde, s'observe exclusivement dans les pelouses calcaires du *Xerobromion* Br.-Bl. alors que l'autre, diploïde, se localise dans les pelouses siliceuses du *Thero-Airion* Tx.» En effet, dans la plupart de nos complexes, la naissance de polyploïdes va de

pair avec la conquête de nouvelles communautés végétales :

- des groupements primaires vers les secondaires chez *Vicia cracca* (races de plaines à  $X=7$  : CHRTKOVA-ZERTOVA, 1973) ;
- des lieux chauds, secs et ensoleillés, vers d'autres plus humides, frais et ombragés chez *Geranium robertianum* ;
- des prés humides découverts, vers des milieux très variés parmi lesquels des forêts ou des lieux anthropisés pour *Lathyrus pratensis* ;
- de divers sous-bois en moyenne montagne, vers des zones découvertes thermophiles chez *Coronilla minima* (4X -> 6X) ;
- enfin chez *Genista cinerea* aggr., chacun des 7 ou 8 taxons du groupe se rencontre dans une association phytosociologique particulière (RIVAS-GODAY et RIVAS-MARTINEZ, 1967 ; BOLOS et VIGO, 1984).

S'appuyant sur une série de constatations analogues, certains botanistes ont comparé différents biotopes avec leurs pourcentages de di- et polyploïdes. En dépit des aléas inhérents à ces calculs, les résultats obtenus démontrent que l'étude globale d'une flore masque des variations importantes entre les groupements végétaux. D'après PIGNATTI (1960) et EHRENDORFER (1962), les diploïdes anciens se rencontrent plutôt dans les associations spécialisées ou marginales, tandis que les polyploïdes correspondants colonisent de préférence soit les associations de la série progressive conduisant au climax, soit des séries régressives anthropo-zoogènes. POJAR (1973) au Canada (S. Colombie Britannique) a établi le taux de polyploïdes de divers groupements : tourbières 52 à 54 %, prairies subalpines 70 %, zones salées 81,5 % et dunes littorales 89 %. Il conclut que l'augmentation du pourcentage ne dépend pas des facteurs historiques (similaires dans les 4 cas), mais du degré d'instabilité et de perturbation du milieu.

Dans le Languedoc, les taux de polyploïdes suivants ont été calculés : groupements littoraux psammophiles 31 % (RASHID, 1969), zone halophile 36 % (LABADIE, 1974) et garrigue 37,5 % (NATARAJAN, 1977). D'après ces auteurs, ces chiffres assez stables et faibles traduisent l'absence de rapport entre la polyploïdie et les facteurs écologiques. Si les caractéristiques d'associations semblent souvent moins affectées par la polyploïdie que les espèces compagnes, les vivaces et les Monocotylédones sont 2 à 3 fois plus touchées que les annuelles et les Dicotylédones. Ceci explique, déjà selon nous, les fortes variations de certains milieux et souligne le rôle capital de l'échantillonnage. Or, l'examen des taxons de ces 3 biotopes particuliers montre qu'il

n'y a pratiquement jamais de complexes à plusieurs cytotypes sympatriques dans leur matériel. Les espèces toujours stables («éléments anciens») représentent 90 % de la végétation en zone halophile et 71,7 % de celle de la garrigue ; de plus, dans leurs rares complexes à races allopatriques les basses valences dominant largement, ce qui confirme nos résultats et les remarques de FAVARGER (1961) sur la spécificité et l'ancienneté de la végétation méditerranéenne.

Malgré nos réticences sur ces classements bien arbitraires, à titre comparatif, nous avons appliqué les méthodes de calculs des 3 chercheurs montpelliérains (diploïdes =  $2X$  et  $2X'$  : nombre le plus bas du genre) à la cinquantaine d'espèces de notre échantillonnage prélevées dans des chênaies pubescentes assez typiques. Les taux obtenus de moins de 25 % de polyplœïdes et 75 % environ de taxons toujours stables montrent que leurs pourcentages ne sont pas faibles, d'autant que nous avons évité certaines espèces connues pour leur fixité. Ce résultat corrobore pleinement les hypothèses sur l'ancienneté et la fragilité actuelle des chênaies caducifoliées en région méditerranéenne (FAVARGER, 1961 ; PONS, 1984 ; QUEZEL, 1985 ; PONS et QUEZEL, 1985). En contre partie, les nombreuses races polyplœïdes recensées dans le Sud de la France se situent presque toujours dans les stades de dégradation, sur les marges anthropisées des forêts (chênaies mixtes souvent) et dans des biotopes assez perturbés (zones pâturées, bords de chemin, ...), ou plus généralement dans des milieux différents de ceux occupés par le cytotype dominant. Ces groupements anthropo-zoogènes favorisent presque tous les polyplœïdes, en particulier : *Geranium robertianum*, *Vicia cracca* aggr., *Genista sagittalis*, *Lathyrus pratensis*, *Bromus erectus*. Comme EHRENDORFER (1980), nous pensons que les néopolyplœïdes trouvent leur origine dans des conditions environnementales plus ou moins instables non loin de leurs parents, car dans les milieux stables, la présence de nombreux diploïdes et paléopolyplœïdes limite leur formation. Enfin, pour donner à tous ces pourcentages une véritable échelle reflétant l'importance de la polyplœïdie chez les Angiospermes, il suffit de signaler que dans une étude (en cours d'achèvement) sur une centaine d'espèces rudérales envahissantes, nous avons recensé environ 26,5 % de diploïdes très jeunes (Asteraceae pour la plupart), 17 % de polyplœïdes stables et 56,5 % de complexes à plusieurs valences.

La répartition des polyplœïdes se révèle donc assez aléatoire, elle correspond à une adéquation complexe entre les capacités des taxons néoformés et les facteurs plus ou moins propices du

milieu. En raison de la forte concurrence avec les parents, dans un premier temps, la seule possibilité offerte aux nouveaux cytotypes réside dans la conquête de biotopes différents. Passée cette phase de plasticité écologique, une spécialisation graduelle inévitable se réalise, les polyplœïdes de basses valences se comportant presque comme des diploïdes vis-à-vis de leurs descendants de plus hauts niveaux (exemples : *Geranium*, *Evonymus*). En fait, la réussite des polyplœïdes dépend avant tout de la diversité des races et des habitats disponibles à proximité. Ceci explique en partie la fréquence des taxons néoformés dans certains sites très particuliers du Sud de la France (Var, Vaucluse, Alpes-de-Haute-Provence). Au sujet du Mont Ventoux, BARBERO *et al.* (1978) écrivent d'ailleurs : «l'on y trouve réunies, sur une surface relativement réduite, la plupart des séries de végétation représentées en France méridionale calcaire (...) avec une végétation de type mésogéen en adret, de type médioeuropéen en ubac».

## DISCUSSION ET CONCLUSION

A l'inverse du règne animal, dans le monde végétal les variations chromosomiques (dysploïdie, polyplœïdie et aneuploïdie) assument une fonction prépondérante dans les mécanismes de différenciation et de spéciation. Nous avons tenté ici de mettre en évidence quelques-uns des aspects les plus intéressants de ces processus (en particulier leur diversité et leurs difficultés d'approche : chronologie, causes et conséquences) et leur parallélisme fréquent avec la différenciation morphologique et écologique. L'évolution des taxons résulte de multiples phénomènes parfois obscurs, et parmi eux la polyplœïdie mérite une place d'honneur (CONTANDRIOPOULOS, 1982 ; JEANMONOD, 1984). Sa compréhension nécessite d'ailleurs des recherches complémentaires au niveau des complexes jeunes (EHRENDORFER, 1980), afin de parvenir à une explication synthétique (paramètres nombreux intervenant tour à tour ou simultanément).

Les capacités d'un polyplœïde dépendent en premier lieu des caractéristiques des taxons parentaux (espèces, races ou écotypes). Les allopolyploïdes (*s.l.*), engendrés lors de mélanges de flores ou de simples chevauchements d'aires, offrent une différenciation morphologique et écologique souvent supérieure à celle des autopolyploïdes. Par contre, ces derniers, très nombreux dans notre région, peuvent naître en plusieurs points du territoire de l'espèce (polytopisme), à partir de populations en déséquilibre génétique, ou par croisements intervariétaux. Même si les facteurs extérieurs jouent peut-être



un rôle direct (les chocs thermiques favorisant la création de gamètes non réduits), l'impact maximal des perturbations du milieu réside dans l'accroissement des chances de survie et d'expansion données aux cytotypes néoformés. La polyploidie confère une plus forte diversité génétique, souvent concrétisée par un simple changement ou une augmentation des potentialités des races (polymorphisme, plasticité) qui élargissent le spectre écologique et la distribution de l'espèce : conquête de milieux différents de ceux occupés par les parents. A ce niveau interviennent la pression sélective de l'environnement et le rôle prépondérant de la compétition (avec les parents et les autres espèces du couvert végétal).

Dans ces conditions, on comprend pourquoi les pulsations climatiques du Quaternaire ont laissé une empreinte indélébile sur la plupart des aires des espèces et déterminé un gradient de migration Sud -> Nord globalement dominant en Europe non méditerranéenne (invasion des territoires neufs). Les paramètres environnementaux actuels ne suffisent pas toujours pour comprendre la répartition géographique et écologique des différents cytotypes d'un complexe : localisation disjointe de certains diploïdes notamment, aires des polyploïdes plus vastes au Nord qu'au Sud, croisements curieux, ...). Chez *Mercurialis annua* DURAND (1963) a mis en évidence d'une part un parallélisme entre la distribution de la plupart des races (2X à 14X) et des bioclimats présents, et d'autre part l'existence d'aires en relation avec d'anciennes connexions Europe-Afrique du Nord. Ce recours au passé a permis d'élucider de nombreuses situations actuelles confuses, expliquées par le rôle des événements paléogéographiques (dérive des blocs) pour la Corse (CONTANDRIOPOULOS, 1962, 1981, 1990) et la prépondérance des facteurs historiques sur la végétation orophile (FAVARGER, 1961, 1967, 1984 ; KÜPFER, 1974 ; GALLAND, 1988). En effet, durant les glaciations d'immenses surfaces furent dénudées puis, pendant les phases de réchauffement, recolonisées successivement par des taxons très dynamiques, parmi lesquels de nombreux polyploïdes et des hybrides créés par ce gigantesque mélange de flores. De ce fait, les taxons moins vigoureux souvent diploïdes restèrent cantonnés dans des aires plus ou moins relictuelles.

Dans le domaine méditerranéen, les pulsations climatiques du Quaternaire ont eu un effet direct moins marqué, mais capital par contre-coup en conférant à cette zone un rôle exceptionnel de conservatoire végétal (FAVARGER, 1971). Cependant, à l'inverse des flores orophiles ou insulaires, dans notre région les paramètres

écologiques présents ou subactuels tiennent une place déterminante dans les processus de différenciation et la répartition des espèces. Les divers stades évolutifs constatés dans les complexes étudiés (nombreux cytotypes polyploïdes récents et/ou endémiques) et les distributions variées mises en évidence prouvent la pérennité et l'importance de la pression sélective dans notre région. Aux propres capacités adaptatives des taxons s'ajoutent donc les facteurs climatiques anciens et actuels, ainsi que les spécificités écologiques régionales. La grande différenciation caryologique rencontrée dans le Midi de la France semble refléter l'existence d'une forte compétition et la présence d'habitats très diversifiés (favorisant la création et l'installation de nouvelles races). De plus, dans cette zone méditerranéenne, ô combien perturbée par une action humaine très précoce (PONS, 1984), les agressions commises par l'Homme sur l'environnement opèrent des effets assez analogues à ceux des glaciations. Car, les déforestations, les incendies, les cultures, les pâturages, les réseaux routiers, l'urbanisation, l'introduction d'espèces étrangères, les végétalisations ou les reboisements plus ou moins judicieux, etc., occasionnent des recolonisations (parfois sur de vastes superficies) et des mélanges surprenants, propices à la formation et à l'extension des polyploïdes.

En raison du manque important de données caryologiques sur la végétation méditerranéenne, ce présent travail réalise un premier «débroussaillage» qui nous permet déjà de répondre à certaines questions :

= Dans le Sud de la France, les migrations n'ont pas obéi à un gradient préférentiel, il semblerait que la flore méditerranéenne se soit en partie différenciée sur place, tout en s'étant successivement enrichie de divers éléments.

= La quantité d'endémiques (diploïdes, paléo- et mésopolyploïdes), de races relictuelles et de cytotypes de basses valences recensés prouvent que cette région constitue un centre capital de conservation. Les reliques rencontrées dans le Sud de la France se situent presque toutes dans les zones montagneuses (Mont Ventoux, Lure, Luberon, Alpes de Provence, ...), et il en est de même pour celles de l'Italie, de la Péninsule Ibérique et du Maghreb.

= Enfin, nous avons pu montrer qu'à côté de cette composante floristique ancienne, une différenciation très active et récente se poursuivait dans de nombreux complexes. Ces néopolyploïdes se développent en général dans des milieux instables, perturbés ou anthropisés, en plaine ou en altitude. Ces races néoformées qui paraissent souvent liées au calcaire, sont pour la plupart des



autopolyploïdes *s.l.*

Notre dition se caractérise donc par une grande complexité, avec un endémisme passif, par sa vocation de «refuge», et un fort endémisme actif, grâce à son rôle de foyer «novateur». Dans

le Sud de la France on rencontre, non loin les uns des autres, des taxons relictuels (à protéger car ils représentent un réservoir important de variations) et des cytotypes néoformés (plus ou moins dynamiques) en voie de différenciation.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons ici à exprimer notre sincère gratitude aux nombreuses personnes qui ont participé, à divers titres, à la réalisation de ce travail. Il s'agit de Mme SEIDENBINDER M., Mlles ABOUCAYA A. et CARTIER D., Messieurs QUEZEL P., FAVARGER C., BONIN G., DONADILLE P., MOUTTE P., BOREL L. et GIRERD B., pour les récoltes de matériel *in situ*, et de Mme SEIDENBINDER M., Mlle VIGNAL C. et Mme REYNAUD C. pour les longues recherches caryologiques et micromorphologiques.



Tableau II

**COMPLEXES POLYPLOIDES A PLUSIEURS VALENCES DANS LE SUD DE LA FRANCE :**

\* nombres nouveaux

*Vicia cracca* aggr.

X = 7	}	<i>V. cracca</i> s.s. 2n = 14 -> 2n = 28 autotétraploïdes :
		race de plaine 2X (Eurasie, 100-600 m), groupements primaires -> 4X (N-O. Europe, 100-1000 m), groupements secondaires  race de montagne 2X silicicole, 700-1500 m -> 4X orophyte calcicole (Alpes, Carpates, Caucase)
↓		
X = 6	}	2n = 12 : <i>V. dalmatica</i> Kern., Nord-Est Méditerranée, rudérale 2n = 12 : <i>V. incana</i> Gouan, Nord-Ouest Méditerranée, silicicole 2n = 24 : <i>V. tenuifolia</i> Roth, amphiploïde très répandu, calcicole au Sud de l'Europe

<i>Coronilla minima</i> L. (Mt. -> Plaine)	2n = 12 : orophyte relictuel (Pyrénées, Maroc) 2n = 24 : autotétraploïde de moyenne montagne 2n = 36 : amphiploïde O.-méditerranéen de plaine :	subsp. <i>minima</i> prostré  subsp. <i>clusii</i> érigé
<i>Geranium robertianum</i> L. (Sud -> Nord)	2n = 32 : subsp. <i>purpureum</i> thermophile, méditerranéo-atlantique, annuel 2n = 64 : subsp. <i>robertianum</i> mésophile, eurasiatique subcosm., bisannuel	
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	2n = 20 : subsp. <i>scabiosa</i> eurasiatique, indifférent au sol en général 2n = 40 : subsp. <i>calcarea</i> Montagnes calcaires méridionales	(silicicole dans le Midi)  (Sud France, Est Espagne)
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	2n = (32) 34 : Eurasie 2n = 51 : Crimée et Var (ripisylve, autopolyploïde apomictique)	
<i>Genista pulchella</i> Vis.	2n = 18 : Sud France, Dalmatie 2n = 24* : Vaucluse, Mont Ventoux (assez stérile) 2n = 36* : Alpes-de-Haute-Provence et Var (Gorges du Verdon)	
<i>Genista pilosa</i> L.	2n = (20)22 (Sud), 24 (Nord et Est de l'aire) 2n = 44 { var. <i>alpina</i> : silicicole, Pyrénées-Orientales { var. <i>jordanii</i> : calcicole, Alpes-de-Haute-Provence	
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC. (Ouest -> Est)	2n = 40 (36 à 44*) : France, Espagne (fertile ; en général sur calcaire) 2n = 84* : Var (autopolyploïde assez stérile ; sur dolomie)	
<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) R. & S.	2n = 18 : Basses-Alpes ; N. Italie ; Ukraine 2n = 36 : partout dans son aire méditerranéo-atlantique 2n = 45* : Var, Bouches-du-Rhône (peu fertile)	
<i>Bromus erectus</i> Hudson (Est -> Ouest)	2n = 28 : Bulgarie 2n = 42 : Catalogne, Var, Vaucluse, Piémont, Calabre 2n = 56 : partout en Europe 2n = 70* : Vaucluse (Luberon, Mont Ventoux) 2n = 84 : cultures expérimentales (Portugal ?)	

## BIBLIOGRAPHIE

- BAIASHVILI I. (1980).- Towards the karyological study of *Prunus spinosa* L. *Bull. Acad. Sci. Gruzinsk, SSR.*, 100 : 645-647.
- BARBERO M., P. du MERLE, G. GUENDE et P. QUEZEL (1978).- La végétation du Mont Ventoux. *La Terre et la vie*, suppl. 1 : 21-38.
- BENNETT M.D. (1987).- Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytol.*, 106 : 177-200.
- BIDAULT M. (1971).- *Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs*. Doin éd., Paris.
- BIJOK K. (1955).- Karyological studies in the critical species *Chrysanthemum subcorymbosum* (Schur) Beck. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 24 : 571-581.
- BOLOS O. DE et J. VIGO (1984).- *Flora dels Països Catalans* : volume I. Barcino éd., Barcelone.
- BRUNSBURG K. (1977).- Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex. *Opera Bot.*, 42 : 1-78.
- CARTIER D. et S. BLAISE (1981).- Répartition des races chromosomiques chez le *Lathyrus pratensis* L. *Saussurea*, 12 : 143-155.
- CESCA G. (1961).- Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae. I : su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della Toscana. *Caryologia*, 14 : 79-110.
- CHRTKOVA-ZERTOVA A. (1973).- Cytotaxonomic study of the *Vicia cracca* complex. Czechoslovak taxa. *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 8 : 67-93.
- CONTANDRIOPOULOS J. (1962).- Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. I. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 32 : 1-350.
- CONTANDRIOPOULOS J. (1978).- Contribution à l'étude cytogéographique du genre *Globularia* L. *Rev. Biol.- Ecol. médit.*, 5 : 3-14.
- CONTANDRIOPOULOS J. (1981).- Endémisme et origine de la Flore de la Corse : Mise au point des connaissances actuelles. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.*, 20 : 187-230.
- CONTANDRIOPOULOS J. (1982).- Remarques sur la spéciation. *Bot. Chron.*, 2 : 5-17.
- CONTANDRIOPOULOS J. (1990).- Spécificité de l'endémisme corse. In «*Biological aspects of Insularity*», Rome 1987. Atti dei Convegni Lincei, 85 : 393-416.
- DEWET J.M. (1980).- Origins of polyploids. In LEWIS W. H. : «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 3-16. Plenum Press, New York.
- D'OVIDIO R. et F. LUCCHESI (1986).- Chromosomal races in the *Brachypodium rupestre* complex in Italy. *Ann. Bot.*, 44 : 175-180.
- DURAND B. (1963).- *Le complexe Mercurialis annua* L. s. lat. : une étude biosystématique. Thèse, Montpellier.
- EGOLF D.R. (1962).- A cytological study of the genus *Viburnum*. *J. Arnold Arboretum*, 43 : 132-172.
- EHRENDORFER F. (1962).- Cytotaxonomische Beiträge zur genese der Mitteleuropäischen Flora und Vegetation. *Ber. dt. bot. ges.*, 75 : 137-152.
- EHRENDORFER F. (1980).- Polyploidy and distribution. In LEWIS W.H., «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 45-60. Plenum Press, New York.
- FAVARGER C. (1961).- Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique. *Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübél*, 32 : 119-146.
- FAVARGER C. (1967).- Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.*, 42 : 163-206.
- FAVARGER C. (1971).- Relation entre la flore méditerranéenne et celle des enclaves à végétation sub-méditerranéenne d'Europe Centrale. *Boissiera*, 19 : 49-168.
- FAVARGER C. (1975).- Données caryologiques concernant la flore des pays méditerranéens. Conclusions et suggestions pour l'avenir. In «*La flore du bassin méditerranéen, essai systématique synthétique*». p. 239-244. Ed. C.N.R.S. Paris.
- FAVARGER C., N. GALLAND et P. KÜPFER (1979).- Recherches cytotaxonomiques sur la flore orophile du Maroc. *Nat. monsp.*, sér. Bot., 29 : 1-64.

- FAVARGER C. et W. T. STEARN (1983).- Contribution à la cytotaxonomie de l'*Amelanchier ovalis* Medikus (Rosaceae). *Bot. J. L. Soc.*, 87 : 85-103.
- FELBER F. (1988).- Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s.l. en France et dans les régions limitrophes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 135 : 281-293.
- FERNANDES A. et M. QUEIROS (1971).- Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. II : Compositae. *Bol. Soc. Brot.*, 45 : 5-122.
- FORISSIER R. (1973).- In IOPB chromosome number reports. *Taxon*, 22 : 647-654.
- FORISSIER R. (1975).- *Idem*. *Taxon*, 24 : 143-146 et 671-678.
- FROST S. (1958).- The geographical distribution of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. *Hereditas*, 44 : 75-111.
- GALLAND N. (1988).- Recherches sur l'origine de la flore orophile du Maroc (étude caryologique et cytogéographique). *Trav. Inst. Scient. Rabat, Sér. Bot.*, 35 : 1-168.
- GARDOU C. (1969).- Caryosystématique des Centaurées de la section *Acrocentron* (Cass.) O. Hoffm. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 116 : 29-38.
- GLADKOVA V. N. (1968).- Karyological studies on the genera *Crataegus* L. and *Cotoneaster* Medik (Maloideae) as related to their taxonomy. *Bot. Zurn.*, 53 : 1263-1273.
- GOLDBLATT P. (1980).- Polyploidy in Angiosperms : Monocotyledons. In LEWIS W. H. «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 219-239. Plenum Press, New York.
- GORENFLOT R. et P. RAICU (1980).- *Cytogénétique et évolution*. Masson éd., Paris, 181 p.
- GRANT V. (1971).- *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York, 435 p.
- GUINOCHET M. (1938).- *Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes)*. Thèse, Lyon.
- GUSTAFSSON A. (1947).- Apomixis in higher plants. Part II, III. *Acta Univ. Lundensis*, Avd. 2, 43 : 71-173 et 183-370.
- HAGERUP O. (1932).- Über polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas*, 16 : 19-40.
- HASKELL G. (1952).- Polyploidy, ecology and the British flora. *J. Ecol.*, 40 : 265-302.
- JEANMONOD D. (1984).- La spéciation. *Candollea*, 39 : 151-194.
- KOZUHAROV S. et A. PETROVA (1976).- Chromosome studies of the higher plants with euroasiatic distribution in Bulgaria. *Fragm. Florist. Geobot.*, 22 : 300-322.
- KÜPFER P. (1974).- Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*, 23 : 1-322.
- LABADIE J. (1974).- *Contribution à l'étude caryosystématique des espèces halophiles du littoral languedocien*. Thèse, Montpellier.
- LAMADE E. (1988).- *Comparaison des cytotypes tétraploïde et pentaploïde de l'espèce Holcus mollis L. en région parisienne. Aspect, biosystématique et écophysologie*. Thèse, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.
- LEWIS W.H. (1980a).- Polyploidy in Angiosperms : Dicotyledons. In LEWIS W.H., «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 241-268. Plenum Press, New York.
- LEWIS W.H. (1980b).- Polyploidy in species populations. In LEWIS W.H., «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 103-144. Plenum Press, New York.
- LÖVE A. et D. LÖVE (1949).- The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugal. Acta biol.*, ser. A, R.B. GOLDSCHMIDT Vol. : 273-352.
- LÖVE A. et D. LÖVE (1971).- Polyploïdie et géobotanique. *Nat. Canad.*, 98 : 469-494.
- LUMARET R. (1981).- *Structure génétique d'un complexe polyplöïde : Dactylis glomerata L.* Thèse, Montpellier.
- LUMARET R. (1988a).- Adaptive strategies and ploidy levels. *Acta Oecologica / Oecol. Plant.*, 9 : 83-93.
- LUMARET R. (1988b).- Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *Critical Rev. Plant Sc.*, 7 : 55-91.

- MAGULAEV A. J. (1980).- Chromosome numbers of some Fabaceae in the North Caucasus. *Bot. Zurn.*, 65 : 836-843.
- MATHER K. (1937).- Notes on the cytology of some *Prunus* species. *Genetica*, 19 : 143-152.
- NATARAJAN G. (1977).- *Contribution à l'étude caryosystématique des espèces de la garrigue languedocienne*. Thèse, Montpellier.
- PERDIGO M.-T. (1981).- Contribution à l'étude cytotaxinomique du genre *Eryngium* L. *Rev. Biol.-Ecol. médit.*, 8 : 3-12.
- PETROVA S. (1977).- In PROKUDIN Y. et al. : "Grasses of the Ukraine". Kiev.
- PIGNATTI S. (1960).- Il significato delle specie poliploidi nelle associazioni vegetali. *Atti Istit. Venet., Sc. mat. et natur.*, 118 : 75-98.
- POJAR J. (1973).- Levels of polyploidy in four vegetation types of south western British Columbia. *Can. J. Bot.*, 51 : 621-628.
- PONS A. (1984).- «L'homme en tant que facteur écologique». *Bull. Ecol. humaine*, 2 : 27-35.
- PONS A. et P. QUEZEL (1985).- The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. *Geobotany*, 7 : 25-43.
- QUEIROS M. (1974).- Contribuicao para o conhecimento citotaxonomico das Spermatophyta de Portugal. VII : Umbelliferae. *Bol. Soc. Brot.*, 48 : 171-186.
- QUEZEL P. (1957).- Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. *Encyclop. Biogéogr. et Ecol.*, 10 : 1-143.
- QUEZEL P. (1985).- Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. *Geobotany*, 7 : 9-24.
- RASHID S. A. (1969).- *Contribution à l'étude caryosystématique des halophytes et psammophytes de la zone littorale languedocienne*. Thèse, Montpellier.
- REESE G. (1958).- Polyploidie und Verbreitung. *Zeitsch. Bot.*, 46 : 339-354.
- REESE G. (1969).- Cytotaxonomische untersuchungen an di- und tetraploiden sippen von *Eryngium campestre* L. *Österr. Bot. Z.*, 117 : 223-247.
- RIVAS-GODAY S. et S. RIVAS-MARTINEZ (1967).- Matorales y tomillares de la Península Iberica comprendidos en la clase *Ononido-Rosmarinetea* Br.-Bl. 1947. *An. Inst. bot. Cavanilles*, 25 : 1-197.
- ROUSI A. (1961).- Cytotaxonomical studies on *Vicia cracca* L. and *V. tenuifolia* Roth. I : Chromosome numbers and karyotype evolution. *Hereditas*, 47 : 81-111.
- ROUSI A. (1973).- *Idem*. III : The relation between karyotype and morphology. *Ann. Bot. Fenn.*, 10 : 89-96.
- SANUDO A. (1979).- Chromosome variability in the Genisteeae (Adams.) Benth. (Leguminosae). *Webbia*, 34 : 363-408.
- SEIDENBINDER M. (1989).- *Différenciation et adaptation de certaines Angiospermes en région méditerranéenne (Sud de la France)*. Thèse, Aix-Marseille I.
- SEN S. (1978).- Evolution and affinity of the genera *Ruscus* and *Asparagus*. *J. Indian Bot. Soc.*, 57 : 232-238.
- SOKOLOVSKAYA A. P. et N. S. PROBATOVA (1979).- Chromosome numbers of some grasses (Poaceae) of the USSR flora. III. *Bot. Zurn.*, 63 : 1245-1258.
- SPARROW A.H., L.A. SCHAIRER et R.C. SPARROW (1963).- Relationships between nuclear volumes, chromosome numbers, and relative radiosensitivities. *Sciences*, 141 : 163-166.
- SPARROW W.H., S.S. SCHEMMER et P.J. BOTTINI (1971).- The effect of external gamma radiation from radioactive fall-out on plants with special reference to crop radiation. *Radiation Botany*, 11 : 85-118.
- STEBBINS G.L. (1942).- Polyploid complexes in relation to ecology and the history of floras. *Am. Nat.*, 76 : 36-45.
- STEBBINS G.L. (1947).- Types of polyploids : their classification and significance. *Advanc. genet.*, 1 : 403.
- STEBBINS G.L. (1950).- *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- STEBBINS G.L. (1971).- *Chromosomal evolution in Higher Plants*. Addison-Wesley ed., Massachusetts.

- SWAMINATHAN M.S., V.L. CHOPRA et S. BHASKARAN (1962).- Chromosome aberrations and the frequency and spectrum of mutations induced by ethyl methane sulphonate in barley and wheat Indian. *Indian genet. Pl. Breed.*, 22 : 199-207.
- SWANSON C.P. (1963).- *Cytology and cytogenetics*. Academic Press, New York.
- TAL M. (1980).- Physiology of polyploids. In LEWIS W.H., «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 61-76. Plenum Press, New York.
- TISCHLER G. (1934).- Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb.*, 67 : 1-36.
- TISCHLER G. (1955).- Der Grad der polyploidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. *Cytologia*, 20 : 101-118.
- TOMKINS D. J. et W. F. GRANT (1978).- Morphological and genetics factors influencing the response of weed species to herbicides. *Can. J. Bot.*, 56 : 1466-1471.
- VERLAQUE R. (1991).- Modalités de la spéciation chez les Genisteae. In *Simposi Intern. Botanica «Pius Font i Quer»*, (Espagne, Lerida) 30 p. (sous presse)
- VERLAQUE R., M. SEIDENBINDER et P. DONADILLE (1983a paru en 1987).- Recherches cytotoxonomiques sur la spéciation en région méditerranéenne. I : Espèces à nombre chromosomique stable. *Rev. Biol.-Ecol. médit.*, 10 : 273-289.
- VERLAQUE R., C. VIGNAL et M. SEIDENBINDER (1983b paru en 1987).- *Idem*. II : Espèces dysploïdes. *Ibid.* : 291-313.
- VERLAQUE R., M. SEIDENBINDER et C. REYNAUD (1983c paru en 1987).- *Idem*. III : Espèces aneuploïdes. *Ibid.* : 315-346.
- VII S. P. et G. C. GUPTA (1975).- Cytological investigations into West Himalayan Orchidaceae. I : Chromosome numbers and karyotypes of taxa from Kashmir. *Cytologia*, 40 : 613-621.
- WARBURG E. F. (1952).- In CLAPHAM A. R., T. G. TUTIN et E. F. WARBURG : *Flora of the British Isles*. Cambridge University Press.
-