

## LES PROCESSUS DE DIFFÉRENCIATION DES TAXONS OROPHILES EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

par

PHILIPPE KÜPFER\*

Le titre de cet exposé pourrait laisser supposer que les processus de différenciation des taxons orophiles en Méditerranée occidentale divergent plus ou moins profondément de ceux qui ont présidé à la spéciation en Méditerranée orientale. Or, s'il y a différence, elle ne réside pas dans la nature des mécanismes, mais dans leur spectre. Ce sont plutôt les conditions locales, géographiques, topographiques, climatiques et historiques, ainsi que le capital génétique qui ont déterminé l'acuité de la spéciation et ainsi influé sur le caractère actuel de la flore.

Le bassin oriental de la Méditerranée est ouvert de tous les côtés aux influences floristiques les plus diverses. En revanche, la situation marginale du bassin occidental par rapport au centre de gravité de l'Eurasie et son morcellement par divers détroits au cours de l'histoire paléogéographique ont constitué un frein aux échanges floristiques, particulièrement accusé pour la flore orophile. Cela s'est traduit, par exemple, par un affaiblissement progressif, vers l'ouest, du courant d'immigration d'origine est-méditerranéenne et irano-touranien. Ainsi, des genres, tels les *Jurinea*, *Onosma*, *Paronychia*, *Aethionema*, très différenciés dans les montagnes moyen-orientales ne comptent que peu d'espèces dans le domaine ibéro-maghrébin. L'éventail floristique sur lequel ont joué les processus de différenciation était donc d'emblée différent aux deux pôles de la Méditerranée. Comme il est hors de notre propos de tenter une analyse floristique, nous rappellerons simplement que l'originalité de la flore ouest-méditerranéenne ne tient pas tant aux processus de différenciation qu'à ses origines et à son histoire propres.

Aujourd'hui, on s'accorde pour reconnaître que la différenciation procède de mutations aléatoires successives qui, sous l'influence ou non de la pression de sélection, tendent à modifier les fréquences alléliques. Suivant les conditions locales (compétition faible ou intense), la spéciation affectera les traits de la diffusion adaptative (adaptative radiation de

---

(\*) Institut de Botanique. Faculté des Sciences, Université de Neuchâtel. Rue Emile Argand 11, CH-2000 Neuchâtel 7, Suiza.

SIMPSON, 1953) ou de la dérive génique (genetic drift de WRIGHT, 1921). Ces faits étant bien admis, d'un point de vue général tout au moins, nous ne nous y attarderons pas. Notre intention est d'illustrer quelques types de mutations en empruntant nos exemples à la flore ouest-méditerranéenne.

Si les mutations constituent le mécanisme de l'évolution du caryotype, elles n'influent pas directement sur la spéciation. Ainsi, certaines espèces collectives chez lesquelles le polymorphisme cytologique est intense n'offrent pas une variabilité morphologique aussi accusée. Le *Crocus albiflorus* Kit. ex Schult. dont l'aire confine au bassin méditerranéen dans les Pyrénées orientales, les Alpes et les Abruzzes est un exemple révélateur. La plupart de ses populations présentent des caryotypes diploïdes asymétriques et une méiose affectée de phénomènes de caténation (KÜPFER, non publié), cela en dépit d'un habitus bien constant. L'espèce collective *Erysimum grandiflorum* Desf. - *E. sylvestre* (Crantz) Scop., sur laquelle nous reviendrons ci-dessous, offre un caryotype extraordinairement souple, pourtant peu de taxons bien tranchés lui sont rapportés. La réciproque est vraie car des espèces reconnues de tous, telles les *Ranunculus* de la section *Ranuncella* (Spach) Freyn, possèdent toutes un caryotype identique.

La spéciation affecte selon toute probabilité tous les taxons, mais avec un impact très variable d'un groupe à l'autre. Ainsi, les populations névadéennes, pyrénéennes et alpiennes du *Gentiana alpina* Vill. paraissent identiques au double point de vue cytologique et morphologique. Chez d'autres groupes d'espèces, en dépit de caractères chorologiques très semblables à ceux du *Gentiana alpina*, la spéciation est manifeste et se traduit, par exemple, par la différenciation de taxons vicariantes (voir ci-dessous).

La variation d'une espèce peut d'ailleurs être cryptique. Au sein d'un syngaméon panmictique, le glissement de la fréquence allélique n'est pas sensible, faute de points de comparaison. Rien n'indique pourtant que le taxon actuel reproduise fidèlement le phénotype de ses ascendants. S'il y a eu variation, elle est intervenue exclusivement au cours du temps mais pas dans l'espace. Pour se traduire en termes de spéciation, la variation doit être multipolaire, c'est-à-dire intéresser différents «dèmes». Plusieurs topodèmes (ou cytodèmes, etc.) pourront ainsi produire, par évolution divergente et selon un rythme inhérent à chaque coenospecies, un essaim de taxons plus ou moins distincts. Dans le domaine qui nous intéresse ici, cette remarque s'applique par exemple aux écodèmes spécialisés que sont souvent les petites populations orophiles. De ceci, il résulte que si la différenciation implique des mutations, elle nécessite aussi des barrières d'isolement qui interrompent, d'un pôle à l'autre de l'aire, les échanges de gènes.

L'isolement géographique a joué un rôle primordial, mais il n'est pas le seul. La spécialisation écologique constitue un autre facteur externe d'isolement. Quant aux facteurs internes, contrôlés par le génotype, ils sont aussi nombreux, parmi lesquels l'autogamie obligatoire ou facultati-

ve, l'apoximie et tous les obstacles au succès de l'allogamie: phénomènes d'incompatibilité, albumen déficient, hybrides totalement ou partiellement stériles, etc.

Plusieurs types de mutations sont fréquemment associés dans la microévolution d'une espèce collective: les mutations géniques qui n'altèrent pas le caryotype, les mutations structurales ou chromosomiques qui affectent le caryotype jusqu'à la dysploïdie et les mutations génomiques qui conduisent à la polyploïdie ou à l'amphidiploïdie. Dans la discussion qui suit, il nous sera donc difficile de séparer la spéciation graduelle, liée aux mutations géniques et structurales, de la spéciation brusque correspondant aux mutations génomiques.

### VICARIANCE

C'est à l'évolution graduelle divergente qu'est imputé le phénomène de la vicariance. Celle-ci implique l'existence d'un ancêtre commun pour les taxons vicariants qui ont par conséquent le même âge. Quant à leurs nombres chromosomiques, ils peuvent être soit identiques, soit dysploïdes.

Dans le domaine qui nous intéresse ici, les exemples ne manquent pas.

*Viola diversifolia* (DC.) W. Becker

*Adonis distorta* Ten.

*Ranunculus plantagineus* All.

subsp. *occidentalis* Küpfer

*Ranunculus angustifolius* DC.

*Aethionema saxatile* (L.) R. Br.

(race diploïde)

*V. crassiuscula* Bory

*A. pyrenaica* DC.

*R. pyrenaicus* L.

*R. amplexicaulis* L.

*Ae. thomasianum* Gay, etc.

Sur la base de leur morphologie affine et de leur écologie identique, les *Viola diversifolia*, pyrénéen, et *V. crassiuscula*, nevadéen, ont toujours été considérés comme des vicariants. Leur analyse cytologique n'a fait que confirmer leurs liens de parenté: les deux espèces offrent le même caryotype à  $2n = 34^*$ . En revanche, ce couple a été aussi rapproché des *V. cenisia* L. ( $2n = 20$ ) et *V. valderia* All. ( $2n = 20$ ) alpiens ainsi que du *V. dyris* [ $2n = 20, 22$  (KÜPFER in FAVARGER, GALLAND & KÜPFER 1980)] atlasique. Or, si l'écologie de ces trois groupes d'espèces est très semblable, à savoir les éboulis entre 2500 et 3500 m suivant les régions, la nette différence de leurs nombres de base exclut une parenté étroite. L'histoire des coenospecies alpiens, ibérique et atlasique n'est pas parallèle, même si l'on ne peut pas, a priori, écarter l'hypothèse d'une très ancienne souche commune. En effet, le couple pyrénéo-nevadéen a subi une spéciation brusque, soit par amphidiploïdie (KÜPFER, 1971), soit par

(\*) Le *Viola diversifolia* semble subir une deuxième phase de différenciation cytologique dans les Pyrénées centrales où son nombre chromosomique gravite autour de  $2n = 34, 40$  et 52 (KÜPFER, 1971).

polyploïdie associée à la dysploïdie. Ces phénomènes, auxquels ont échappé les taxons alpiens et atlasique, ne tiennent pas de la vicariance, mais de la pseudo-vicariance.

#### ALLOPATRISME-SYMPATRISME

Une question qui n'a pas perdu toute son actualité est celle de savoir si la différenciation est sympatrique ou allopatrique. Le rôle du morcellement d'un syngaméon en topodèmes, écodèmes ou génodèmes que nous avons relevé plus haut parle en faveur d'une différenciation allopatrique. Dans le cas des *Viola* que nous venons d'évoquer, c'est bien l'isolement géographique qui a favorisé la différenciation, en dépit de conditions climatiques et édaphiques très semblables sur les crêtes des Pyrénées orientales et celles de la Sierra Nevada.

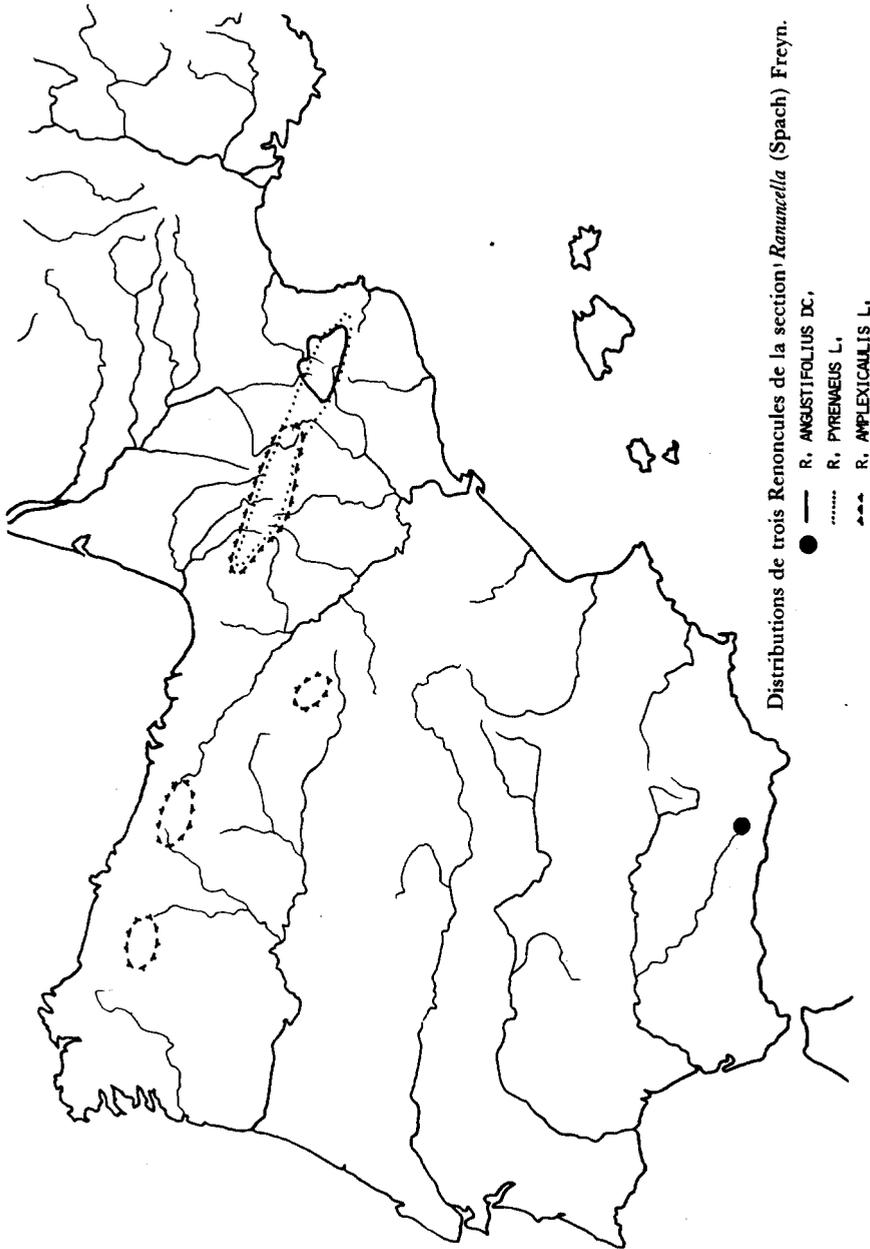
Tous les exemples ne sont pas aussi clairs. Ainsi, les Renoncules de la section *Ranuncella* sont plus ou moins largement sympatriques. La fig. 1 sur laquelle nous avons reporté les distributions de trois espèces en témoigne. Si nous avons également tenu compte du *R. parnassifolius* L., la superposition des aires aurait été encore plus frappante.

Ces Renoncules représenteraient-elles un exemple de différenciation sympatrique? Au sens strict du terme cela apparaît des plus improbables, car ces quatre espèces sont encore très largement interfertiles au niveau diploïde \* Le *R. x luizetii* Rouy qui constitue l'hybride fixé entre les *R. parnassifolius* subsp. *parnassifolius* et *R. pyrenaicus* en est un exemple. Les hybrides expérimentaux réalisés très facilement entre les *R. angustifolius*, *R. pyrenaicus* et *R. amplexicaulis* parlent dans le même sens. A défaut d'isolement reproductif ou géographique, la différenciation du syngaméon ancestral n'aura pu se réaliser qu'à la faveur d'une autre barrière à l'introggression. Ici, elle est d'ordre écologique. Il y a un allopatrisme local en quelque sorte. Ainsi, les exigences des *R. angustifolius*, *R. pyrenaicus* et *R. amplexicaulis* constituent un gradient décroissant d'hygrophilie. Le *R. angustifolius* est strictement inféodé aux pelouses humides à *Carex nigra* (L.) Reichard (= *C. fusca* All.), voire au *Calthion*. A l'autre pôle, le *R. amplexicaulis* apparaît comme l'espèce la plus thermophile et la moins stricte à l'égard du facteur hydrique. Elle croît souvent dans les faciès les plus chauds du *Festucetum eskiae* et même dans les soulanes à *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell. Le *R. pyrenaicus* offre des exigences intermédiaires. Dans les rares stations où ces deux dernières espèces se côtoient, sur la marge de petites dépressions par exemple, l'obstacle à l'introggression est d'ordre phénologique. Le *R. amplexicaulis*, plus rapidement déneigé, est défleuri au moment de l'anthèse du *R. pyrenaicus*.

On peut encore se poser la question de l'âge de cette différenciation.

---

(\*) Parmi ces quatre espèces, seul le *R. parnassifolius* possède une race tétraploïde.



L'absence d'isolement génétique pourrait suggérer qu'elle est relativement récente. Nous pensons au contraire qu'elle est ancienne, preuve en est la distribution très disjointe du *R. angustifolius* dans les pozzines de la Sierra Nevada et le «*Caricetum fuscae*» des Pyrénées orientales. S'il fallait imputer cette disjonction à une immigration récente, contemporaine des glaciations, des Pyrénées au sud-est de l'Espagne ou à un courant inverse, on comprendrait mal pourquoi le *R. angustifolius* est confiné aux Pyrénées orientales alors que les milieux favorables sont légion dans le reste de la chaîne pyrénéo-cantabrique ou dans les massifs centro-ibériques. La spéciation des taxons diploïdes inclus dans la section *Ranuncella* est à nos yeux ancienne, antérieure aux glaciations, et l'isolement écologique, s'il ne l'a pas nécessairement favorisée, a été le facteur déterminant qui a assuré la pérennité de ses produits en les préservant d'une refonte par introgression (\*).

Dans un autre travail (FAVARGER & KÜPFER, à l'impression), nous avons montré que le sympatrisme était souvent secondaire et qu'il était alors lié à la polyploidie. Le cas des *Aethionema* est instructif à cet égard. Trois taxons au moins se disputent l'aire totale de l'*Ae. saxatile* (L.) R. Br. s.l.: l'*Ae. thomsonianum* Gay (\*\*), à aire très disjointe en Europe austro-occidentale et en Afrique du Nord, l'*Ae. pyrenaicum* Bout. des régions généralement marginales des Pyrénées et qui est très affine de l'*Ae. graecum* Boiss. & Spruner, enfin, l'*Ae. saxatile* s. str. dont la vaste distribution dans le sud de l'Europe recouvre celle des deux espèces précédentes. Or, l'*Ae. saxatile* est le seul taxon de ce groupe (du moins à notre connaissance) à offrir deux races chromosomiques. Alors que la race diploïde paraît confinée à quelques stations intra- et sud-alpiennes (FAVARGER 1969, KÜPFER 1972, 1974 et résultats non publiés), le tétraploïde est beaucoup plus largement répandu. Cette situation suggère que l'extension de la race polyploïde, vers le sud-est de l'Europe en particulier, est selon toute probabilité postérieure à la différenciation des taxons; le sympatrisme serait bien secondaire.

#### POLYPLOÏDIE ET SPÉCIATION

La remarquable plasticité morphologique et écologique du *Jasione crispa* (Pourret) Samp. paraît représenter un exemple de diffusion adaptative. Une douzaine de taxons à caractères morphologiques parfois assez tran-

---

(\*) Le sympatrisme apparent pourrait ne pas être primaire. L'isolement écologique aurait joué un rôle conservateur et non pas novateur.

(\*\*) Les relations entre l'*Ae. ovalifolium* (DC.) Boiss. et l'*Ae. thomsonianum* ne sont pas très claires. QUÉZEL & SANTA (1962) les mettent en synonymie alors que CHATER (in TUTIN & al. 1964) rapporte l'*Ae. ovalifolium* à l'*Ae. saxatile* et considère l'*Ae. thomsonianum* comme une petite espèce. Ici, nous insistons simplement sur la conspécificité totale des *Aethionema* liés aux éboulis dans la chaîne pyrénéo-cantabrique (Peña Ubiña, Espigüete, Peña de Oroel, etc.) avec l'*Ae. thomsonianum* des Alpes Graies.



- Jasione crisa* (Pourret) Samp.  
 n = 6 ○ var. *atlantica* (Ball) Küpfer  
 ● var. *cedretorum* (Pau & Font Quer) Küpfer  
 ① subsp. *cavavanellesii* (C. Vicioso) Tutin  
 n = 12 ■ -subsp. *sessiliflora* (Boiss. & Reut.) Rivas Martinez.  
 n = 18 ★ subsp. div.  
 n = 24 \* -subsp. *tomentosa* (A. DC.) Rivas Martinez  
 n = 12 ◻ subsp. *serpentinica* P Silva



chés sont largement répartis dans le domaine ibéro-maghrébin et même jusque dans le Massif Central français (Fig. 2). Lorsque l'on considère leur distribution altitudinale, on observe que l'espèce collective croît des côtes du Golfe de Gascogne à plus de 3000 m d'altitude en Sierra Nevada (Fig. 3). Les autres facteurs écologiques sont variables eux aussi. Si le *J. crispa* marque une préférence pour les milieux ouverts, ses différents topodèmes croissent sur des schistes siliceux, sur serpentine, dans les sables maritimes, sur des roches carbonatées, etc. Rien ne prouve pourtant que la colonisation de toutes les niches écologiques ait été rapide et simultanée comme cela se présente dans la diffusion adaptative. Les quatre degrés de polyploïdie qui ont été reconnus démontreraient plutôt le contraire. Plusieurs étapes ont sans doute été nécessaires au peuplement de toute la péninsule. Le seul fait qui nous paraît acquis est l'indépendance relative du subsp. *cavanillesii* (C. Vicioso) Tutin, diploïde, vis-à-vis des autres cytodèmes. Les polyploïdes ibériques dériveraient des patroendémiques marocains ou d'une race diploïde qui resterait à découvrir en Espagne.

Les caractères du complexe *J. crispa* sont tels que la question qui vient alors à l'esprit est de savoir si le polymorphisme et la souplesse écologique sont concomitants ou indépendants de la polyploïdie ou, en d'autres termes, si la polyploïdisation est un mécanisme propre à accélérer la spéciation.

Un premier élément de réponse est fourni par les caractères très tranchés des trois taxons diploïdes. L'essentiel du gradient morphologique est déjà réalisé au niveau diploïde. Comme le subsp. *cavanillesii* est calcicole alors que les var. *atlantica* et *cedretorum* sont acidophiles, la spécialisation écologique se manifeste aussi à ce niveau. Les mutations génomiques, pourtant qualifiées de «spéciation brusque», n'entraînent donc pas une accélération de la différenciation.

Chez le *Ranunculus parnassifolius*, nous étions arrivé à la même conclusion (KÜPFER, 1974). Les différenciations morphologique et écologique ne résultaient pas de la polyploïdisation, mais l'avaient précédée. On peut même souligner dans cet exemple que si les patroendémiques disparaissaient et que ne subsiste que la race polyploïde, le gradient morphologique du *R. parnassifolius* se trouverait considérablement appauvri.

Comme les cytotaxonomistes admettent presque unanimement que les polyploïdes dérivent des diploïdes, on pourrait objecter que la faible différenciation des polyploïdes reflète seulement leur jeunesse relative. Même en tenant compte de ce fait, elle résulte aussi d'un effet tampon au niveau de l'expression phénotypique des mutations géniques, en raison de l'hérédité tétrasomique.

Dans le cas du *R. parnassifolius*, mais certainement dans d'autres groupes, la polyploïdie présente tout de même au moins deux avantages sélectifs. Premièrement, elle a assuré un regain de vitalité à une espèce sénescente, dans sa compétitivité tout au moins, et aura permis au subsp. *heterocarpus* tétraploïde d'étendre son aire en dépit de son écologie très stricte. L'autre conséquence, et pas des moindres de la polyploïdie chez

ces Renoncules, aura été de dresser une barrière d'isolement génétique, non seulement entre races chromosomiques d'une même espèce, mais aussi d'espèces différentes, interrompant par là toute introgression. Ainsi, le *R. x luizetii* n'a été signalé que dans les rares stations où le *R. parnassifolius* diploïde côtoie le *R. pyrenaicus*, toujours diploïde.

### DYSPLOÏDIE

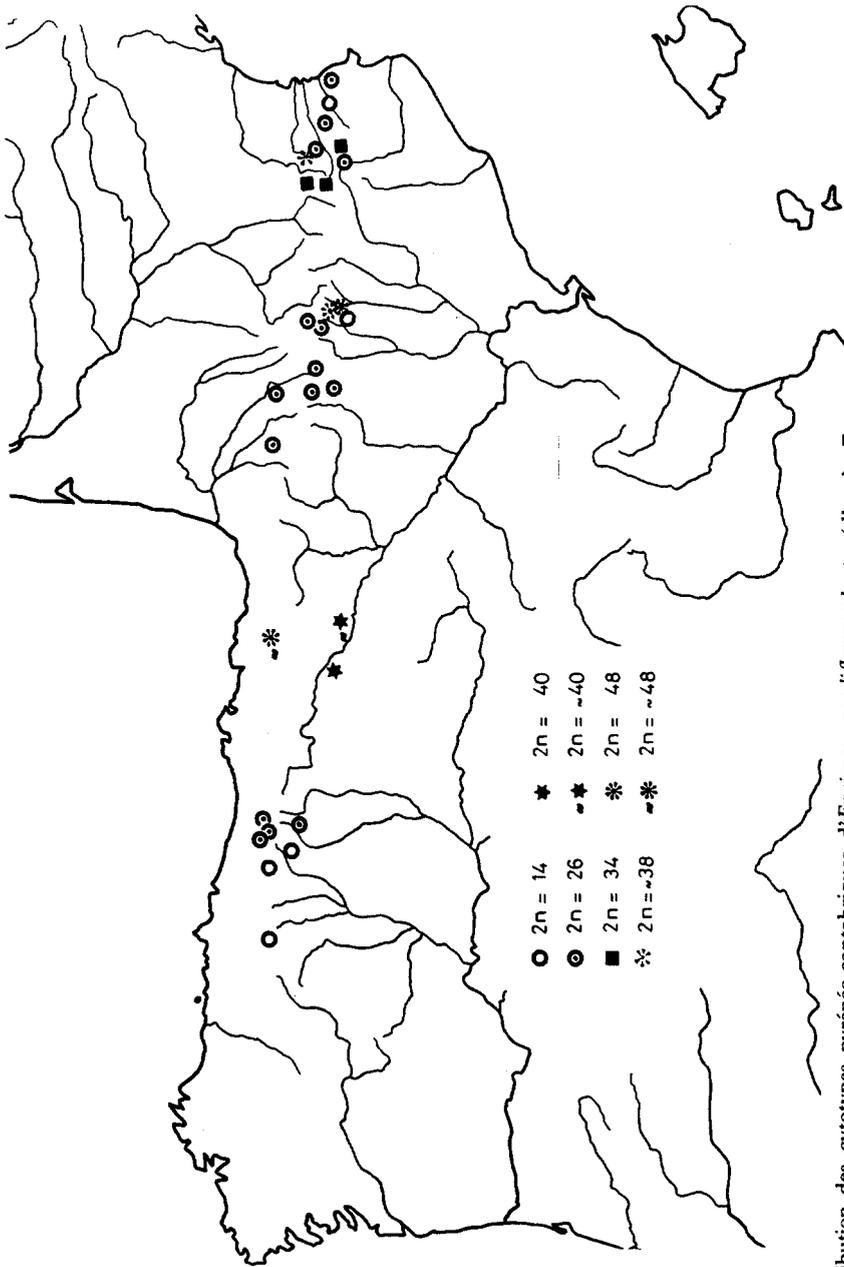
La dysploïdie affecte aussi bien les coenospecies diploïdes que les complexes polyploïdes. FAVARGER (1980a) fait remarquer au sujet des *Erysimum* du groupe *grandiflorum-sylvestre* que la dysploïdie s'est passée au niveau diploïde, l'*E. australe* à  $n = 7$  donnant naissance à l'*E. pumilum* à  $n = 9$ , et au niveau tétraploïde où les caryotypes des plantes à  $2n = 26$  des Pyrénées, des Picos de Europa et du Haut-Atlas dérivent sans doute d'un taxon à  $2n = 28$ .

Dysploïdie et polyploïdie se combinent d'ailleurs étroitement dans ce groupe. Pour la seule chaîne pyrénéo-cantabrique, FAVARGER (1980a, 1980b et résultats non publiés) a mis en évidence une remarquable série de nombres chromosomiques:  $n = 7, 13, 17, 19, 20$  et  $24$  (fig. 4). La variabilité cytologique résulterait selon FAVARGER de croisements et d'amphidiploïdies successifs à partir des taxons à  $n = 7$  et  $n = 13$ . Cette hypothèse suppose que ces deux cytotypes soient relativement anciens et que les populations à  $n = 7$  soient suffisamment répandues. Ces conditions sont effectivement remplies. D'une part, le caractère primitif du caryotype à  $n = 7$  est évident. Quant au cytodème à  $2n = 26$ , son aire disjointe dans la chaîne pyrénéo-cantabrique avec un large hiatus au niveau du pays basque atteste aussi une relative ancienneté. Ceci serait vrai à plus forte raison si l'on admettait une origine commune des populations nord-ibériques et mégalatlasiques à  $n = 13$ , mais cela est beaucoup plus hypothétique. D'autre part, les populations offrant  $n = 7$  constituent ce que FAVARGER appelle le «taxon d'emballage». Celui-ci s'observe ici et là d'un pôle à l'autre de la chaîne. Son intervention dans divers rétrocroisements est donc tout à fait plausible.

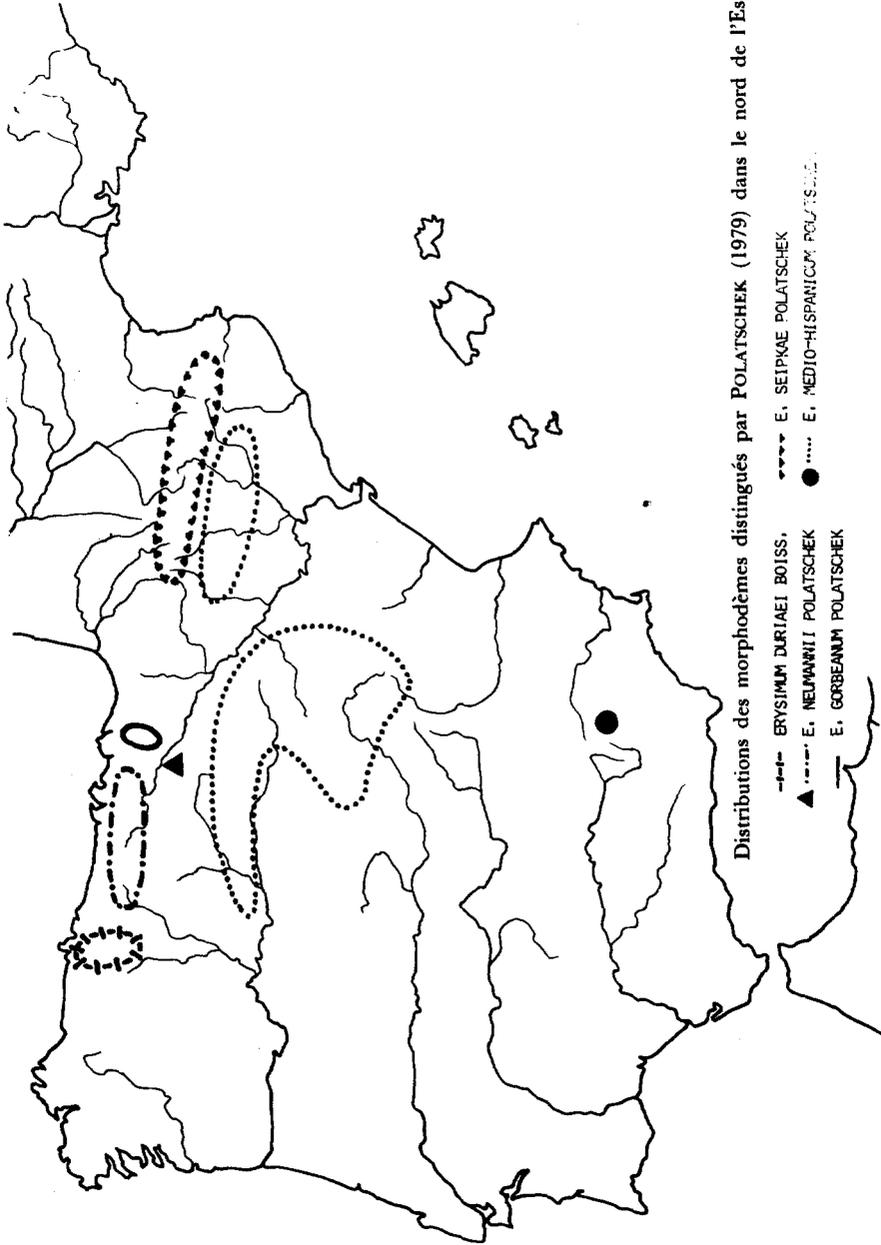
POLATSCHEK (1979) qui interprète l'évolution du caryotype par une série euploïde ( $2n = 14, 28, 42$ ) [il s'oppose en cela à FAVARGER] a défini de nombreuses petites espèces. Comme la spéciation est encore dans une phase inchoative, la concordance entre la distribution des cytodèmes telle que l'a établie FAVARGER et celle assignée à ses taxons par l'auteur autrichien n'est pas étroite, tant s'en faut (fig. 4 et 5).

Le genre *Hormathophylla* fournit un deuxième exemple où polyploïdie et dysploïdie sont associées, mais ici la différenciation du caryotype est relativement ancienne.

Dans la tribu des *Alysseae* auxquels appartiennent les *Hormathophylla*, le nombre de base est, sauf très rares exceptions,  $n = 8$ . Les *Hormathophylla* dérogent pourtant à la règle. La découverte d'espèces à  $2n = 28$  nous avait laissé croire à l'existence d'un deuxième nombre de base,  $x = 7$ , dérivant de 8. Par la suite, nous devons trouver la série de nombres zygotiques



Distribution des cytotypes pyrénéo-cantabriques d'*Erysimum grandiflorum-sylvestre* (d'après F.A. VARGER 1980a, 1980b et résultats non publiés).



22, 28, 30, 32, 56 (KÜPFER, 1974). Fait remarquable, tous les nombres sont supérieurs au nombre diploïde des *Alysseae* ( $2n = 16$ ). Nous admettons maintenant que tous les *Hormathophylla* dérivent d'un syngaméon tétraploïde, lui-même issu d'une *Alysseae* ancestrale, un pro-*Hormathophylla* a  $n = 8$ .

Les caractères morphologiques très tranchés des différentes espèces d'*Hormathophylla* nous amènent ainsi à nuancer notre interprétation du rôle de la polyploïdie. Si, à brève échéance, la polyploïdisation a ralenti la spéciation au sein d'une espèce collective, elle a permis à long terme et au niveau générique une différenciation plus poussée qui se traduit par une série dysploïde descendante. Les espèces diploïdes sont très probablement beaucoup plus sensibles aux mutations structurales à tel point que la perte d'un segment chromosomique aura souvent un effet léthal. Au niveau polyplôïde, en raison de la redondance de l'information génétique, les remaniements structuraux n'auront pas la même incidence négative. L'effet tampon de la polyploïdie est positif ici, en ce sens qu'il permet une accélération des processus de différenciation du matériel chromosomique. La corrélation fréquente de la dysploïdie et de la polyploïdie trouve là une explication.

#### RELATION ENTRE LA FLORE OROPHILE ET LA FLORE PLANITIAIRE

En définissant la pseudo-vicariance altitudinale dans les Alpes, FAVARGER (1964b) a souligné le caractère conservateur de la flore orophile par rapport à la flore planitiaire. En effet, dans plusieurs espèces collectives, les races diploïdes paraissent inféodées à l'étage alpin alors que les taxons de substitution offrent un caractère nettement moins alticole. Les exemples classiques étant *Lotus corniculatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L. et *Cerastium arvense* L. Même s'ils ont été quelque peu amendés, la relation reste en partie vraie. Qu'en est-il en Méditerranée occidentale?

D'une manière générale, la chorologie des complexes polyplôïdes est plus confuse en Méditerranée qu'en Europe centrale et les situations les plus diverses peuvent se présenter. Cependant, lorsque deux races chromosomiques paraissent sympatriques, elles divergent par leurs exigences écologiques, chacune étant liée à un étage de végétation. Le *Koeleria vallsiana* (Honckeny) Bertol. n'est représenté dans le domaine alpin que par la race hexaploïde. Elle y est liée à des pelouses thermophiles et s'observe des garrigues provençales à plus de 2000 m d'altitude. Dans les Pyrénées, au moins centrales et orientales, la pseudo-vicariance paraît altitudinale avec les diploïdes à l'étage alpin et les polyplôïdes (4x, 6x) aux altitudes inférieures et dans les massifs périphériques. Cette distribution n'est pourtant plus respectée dans les Picos de Europa et la Sierra Nevada où les populations les plus orophiles sont respectivement hexaploïdes et tétraploïdes alors que les races diploïdes sont répandues dans les plaines environnantes (KÜPFER, 1974).

Une situation similaire se présente au Ventoux, dans les Pyrénées orientales ou dans les Pyrénées aragonaises (FAVARGER 1964a, 1972,

1980a, 1980b) chez l'*Erysimum grandiflorum-sylvestre*. La pseudo-vicariance altitudinale y est aussi inversée, les polyploïdes étant plus alticoles que les diploïdes.

Dans les deux exemples précités, les conditions locales paraissent l'emporter sur les schémas rigoureux. Dans d'autres cas en revanche, la pseudo-vicariance alpino-planitiaire paraît réalisée, les diploïdes étant toujours localisés sur le relief. Le *Coronilla minima* L., à l'instar du *K. vallesiana*, appartient au contingent oroméditerranéen. Ses rares populations diploïdes n'ont persisté que dans les Pyrénées, essentiellement orientales, et les Sierras de Gudar et de Javalambre. Dans chacune de ces chaînes, la race hexaploïde, le subsp. *clusii* (Dufour) Murb., très thermophile, mais aussi la race tétraploïde, s'observent à des altitudes plus basses. Cette situation se répète localement chez plusieurs espèces collectives appartenant à des familles très diverses: *Festuca paniculata* (L.) Schinz & Thell., *Silene ciliata* Pourret, *Jasione laevis* Lam., etc.

Si les liens de parenté sont relativement faciles à tisser dans un complexe polyploïde, le problème est quasi insoluble dans les groupes chez lesquels la différenciation a suivi la voie exclusive de la spéciation graduelle. Dans les régions où l'*Erysimum grandiflorum-sylvestre* n'est représenté que par un seul cytodème, celui-ci peut offrir localement une grande souplesse altitudinale. L'*E. duriaei* Boiss., par exemple, croît pratiquement des rochers maritimes à près de 2300 m d'altitude. Il y aurait là une diffusion adaptative, sans spéciation notable, dont il est actuellement difficile de dire si elle est ascendante ou descendante.

Plus instructif est l'exemple fourni par le genre *Iberis*. L'apparente affinité des *Iberis* orophiles alpiens avec ceux des Pyrénées ou de la chaîne cantabrique ressort plus à des phénomènes de convergence induit par leur écologie identique qu'à une parenté effective. Les traitements taxonomiques variables relevés dans la bibliographie reflètent ces difficultés. Les malheureux orophytes alpiens, les *I. aurosica* Chaix, *I. nana* All. et *I. candolleana* Jordan, pour lesquels nous avons montré qu'ils possèdent tous  $n = 9$  et que certains taxonomistes réducteurs auraient été enclins à placer sous le même binôme, ont été subordonnés à trois espèces différentes dans *Flora Europaea* (TUTIN & al. 1964). Ce point de vue nous paraît totalement injustifié. L'*I. candolleana* n'appartient pas à l'*I. pruitii* Tineo à  $x = 7$ . Les *I. spathulata* J. P. Bergeret à  $n = 7$  et *I. nana* à  $n = 9$  ne sont pas affines, pas plus que les subsp. *aurósica* et subsp. *cantabrica* Franco & P. Silva de l'*I. aurosica*. Le subsp. *cantabrica* participe lui au groupe de l'*I. pruitii* autour duquel gravitent entre autres espèces les *I. lagascana* DC., *I. tenoreana* DC., *I. embergeri* Baudière & Serve, etc. Mais notre propos n'est pas d'ordre taxonomique.

Plus intéressantes sont ici les relations du groupe alpien avec des espèces de basses altitudes en particulier l'*I. intermedia* Guersent. Les trois sous-espèces rapportées à l'*I. intermedia*, les subsp. *intermedia*, *prostii* (Soyer-Willemet ex Godron) Rouy & Fouc. et *timeroyi* (Jordan) Rouy & Fouc., offrent également un caryotype à  $n = 9$  qui trahit une parenté certaine avec les orophytes alpiens cités ci-dessus. D'après les recherches de

PUECH (1968) la germination des graines du subsp. *prostii* dépendrait d'une postmaturation hivernale. Seules des températures inférieures à  $-10^{\circ}$  assureraient un taux de germination optimal et une floraison précoce. De telles exigences seraient mieux comprises chez une espèce de haute altitude que chez un taxon inféodé à des stations basses, soumise à un régime méditerranéen dominant. Elles représentent à nos yeux (KÜPFER, 1974) le signe d'une communauté d'origine avec les orophytes alpiens. Nous aurions ici un exemple de vicariants altitudinaux où là aussi les topodèmes planitiaires dériveraient d'orophytes. En Crète, GREUTER (1972) a estimé que les microendémiques orophiles dériveraient par diffusion adaptative de taxons planitiaires. La relation serait inverse, mais les situations paléogéographiques ne sont pas comparables.

### CONCLUSIONS

Si les recherches cytotaxonomiques sont en constant essor depuis plusieurs années, grâce notamment à l'effort de chercheurs de pays méditerranéens, espagnols en particulier, les données relatives à la flore ouestméditerranéenne restent encore très fragmentaires. Plutôt que de tenter une généralisation prématurée, nous avons préféré parler de cas particuliers.

Les exemples ont été choisis arbitrairement parmi les groupes que nous étudions à Neuchâtel, mais la démonstration aurait peut-être été plus convaincante si nous avions étayé nos commentaires sur des *Sesamoides* (GONZÁLEZ AGUILERA, 1979), *Erodium* (GUITTONNEAU, 1972), *Anthyllis* (plusieurs auteurs, en particulier FERNÁNDEZ PIQUERAS & SAÑUDO 1980a, 1980b), *Linaria* (VALDÉS, 1970), *Artemisia* (GUTERMANN in EHRENDORFER, 1980), etc.

Les phytogéographes ont souvent insisté sur le caractère conservateur de la flore méditerranéenne, alors que les cytotaxonomistes relevaient surtout que la Méditerranée était le domaine privilégié des patroendémiques. Cela n'implique évidemment pas que la flore méditerranéenne ait été immuable, tant s'en faut. Les recherches récentes de biosystématique soulignent avec force que la différenciation a été intense en Méditerranée et que la microévolution a suivi aussi bien les voies de la spéciation brusque que celles de la spéciation graduelle.

Lorsque l'on compare les distributions des races euploïdes ou dysploïdes d'une même espèce collective, on est frappé par la différence des schémas suivant les régions. A la cohérence très grande des distributions dans les Alpes, qui relèvent de la pseudo-vicariance soit occidentale-orientale, soit méridionale-septentrionale (FAVARGER 1962, 1964b), s'opposent des schémas plus complexes en Espagne. Ainsi, les foyers de conservation sont-ils moins bien définis dans le domaine pyrénéo-ibérique que dans les Alpes. Tout au plus peut-on signaler les Pyrénées orientales, les Picos de Europa, le Système Ibérique et, avec beaucoup plus d'exceptions, certaines chaînes bétiques. En revanche, on peut désigner sans peine les massifs entourant le bassin supérieur de l'Ebre comme une région

d'intense spéciation. Le *Jasione crispa* y est représenté par ses 4 valences chromosomiques, l'*Erysimum grandiflorum-sylvestre* y compte pas moins de 4 cytotypes différents, le *Ranunculus parnassifolius* y offre trois de ses 4 taxons. Il serait aisé de multiplier les exemples.

La complexité des aires et le polymorphisme de beaucoup d'espèces ne traduisent pas nécessairement des mécanismes de spéciation plus actifs en Méditerranée qu'en Europe centrale. Dans les Alpes, MERXMÜLLER (1952) a insisté sur le fait que les aires actuelles des orophytes portent l'empreinte évidente des glaciations. Si les crues glaciaires ont modelé les aires, elles ont aussi uniformisé la flore en éliminant de nombreux topodèmes plus ou moins caractérisés, tout en ouvrant de larges espaces aux polyploïdes. Les distributions plus complexes dans le domaine ibérique reflèteraient donc une histoire moins perturbée par les fluctuations climatiques. Les glaciations, en favorisant des migrations à courte distance, auront même contribué à relancer la spéciation. Du contact entre des populations primitivement isolées seront nés de nouveaux apoendémiques. Chaque massif aura gardé une partie au moins de ses caractéristiques floristiques et en aura acquis d'autres. L'intense différenciation de nombreuses espèces collectives le démontrent clairement. Malheureusement, seul un petit nombre d'entre elles ont fait l'objet d'études de biosystématique. L'effort que la communauté scientifique a décidé de consacrer au domaine méditerranéen trouve là sa pleine justification.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- EHRENDORFER, F. (1980). Polyploidy and distribution. In: W. Lewis. *Polyploidy, biological relevance*. Plenum Press, New York.
- FAVARGER, C. (1962). Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25:397-410.
- FAVARGER, C. (1964a). Recherches cytotoxonomiques sur quelques *Erysimum*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 74:5-40.
- FAVARGER, C. (1964b). Die zytotoxonomische Erforschung der Alpenflora. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77:73-83.
- FAVARGER, C. (1967). Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 42:163-206.
- FAVARGER, C. (1969). Notes de caryologie alpine V. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 92:13-30.
- FAVARGER, C. (1972). Nouvelle contribution à l'étude cytologique du genre *Erysimum* L. *Ann. Sci. Univ. Besançon, 3<sup>e</sup> Sér. Bot.* 12:49-56.
- FAVARGER, C. (1980a). Un exemple de variation cytogéographique: le complexe de l'*Erysimum grandiflorum-sylvestre*. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 35: 361-393.
- FAVARGER, C. (1980b). Le nombre chromosomique des populations alticoles d'*Erysimum* des Picos de Europa (Espagne). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.* 103:85-90.
- FAVARGER, C., N. GALLAND & Ph. KÜPPER (1980). Recherches cytotoxonomiques sur la flore orophile du Maroc. *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 29:1-64.
- FAVARGER, C. & Ph. KÜPPER (à l'impression). Applications de la cytotoxonomie à quelques problèmes d'origine ou de mise en place de la flore méditerranéenne. *Actes du colloque de la Fondation Louis Emberger, Naturalia Monspel. Sér. Bot.*
- FERNÁNDEZ PIQUERAS, J. & A. SAÑUDO (1980a). Estudios cariológicos en especies españolas del género *Anthyllis* L. I. Número y comportamiento de los cromosomas en meiosis. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 35:395-410.

- FERNÁNDEZ PIQUERAS, J. & A. SAÑUDO (1980b). Estudios cariológicos en especies españolas del género *Anthyllis* L. II. Análisis de los cariótipos. *Anales Jard. Bot. Madrid* 36:321-337.
- GONZÁLEZ AGUILERA, J. J. (1979). *Estudios citogenéticos y evolutivos en las especies españolas de la familia Resedaceae* L. Tesis Fac. Ci. Univ. Autónoma Madrid.
- GREUTER, W. (1972). The relict element of the flora of Crete and its evolutionary significance. In: D. H. Valentine (ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, London-New York.
- GUITTONNEAU, G. S. (1972). Contribution à l'étude biosystématique du genre *Erodium* l'Hér. dans le bassin méditerranéen occidental. *Boissiera* 20:1-154.
- KÜPFER, Ph. (1971). Sur quelques problèmes de spéciation dans les montagnes du bassin occidental de la Méditerranée. *Bull. Soc. Bot. France* 118:667-678.
- KÜPFER, Ph. (1972). Cytotaxonomie et cytogéographie de quelques groupes d'orophytes du bassin occidental de la Méditerranée et des Alpes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 275: 1753-1756.
- KÜPFER, Ph. (1972). Cytotaxonomie et cytogéographie de quelques groupes d'orophytes du bassin occidental de la Méditerranée et des Alpes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 275:1753-1756.
- KÜPFER, Ph. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23:1-322.
- MERXMÜLLER, H. (1952). *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbindung in den Alpen*. München.
- POLATSCHEK, A. (1979). Die Arten der Gattung *Erysimum* auf der Iberischen Halbinsel. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 82:325-362.
- PUECH, S. (1968). Étude biosystématique de quelques taxons de la bordure cévenole calcaire de la région d'Anduze (Gard) I. *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 19:115-166.
- QUEZEL, P. & S. SANTA (1962). *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Vol. 1. Ed. Centr. Natl. Rech. Sci., Paris.
- SIMPSON, G. G. (1953). *The major features of evolution*. Columbia Univ. Press, New York.
- TUTIN, T. G. & al. (1964). *Flora Europaea*. 1. Cambridge.
- VALDES, B. (1970). Revisión de las especies europeas de *Linaria* con semillas aladas. *Anales Univ. Hispalense. Ser.: Ci.* 7:1-288.
- WRIGHT, S. (1921). Systems of mating. *Genetics* 6:111.