

CHOROLOGIE DES CAMPANULES PYRÉNÉENNES DE LA SOUS-SECTION *HETEROPHYLLA* (WIT.) FED.¹

Alain GESLOT²

Luis VILLAR³

Beatriz PALMA²

RESUMEN.—La cadena montañosa de los Pirineos presenta 9 táxones de *Campanula* de hojas heteromorfas: *C. ficarioides* Timb.-Lagr., *C. rotundifolia* L., *C. scheuchzeri* Vill., *C. precatoria* Timb.-Lagr., *C. recta* Dul., *C. cochleariifolia* Lam., *C. jaubertiana* Timb.-Lagr., *C. hispanica* Willk y finalmente, *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr. Los mapas de distribución propuestos para cada taxon han sido establecidos a partir de datos minuciosamente verificados *in situ* por los autores. Algunos táxones son endémicos y otros, de distribución más amplia, presentan citótipos diferentes; en este trabajo se precisa la distribución de todos ellos.

RÉSUMÉ.—La chaîne des Pyrénées abrite 9 taxons de Campanules à feuilles hétéromorphes: *C. ficarioides* Timb.-Lagr., *C. rotundifolia* L., *C. scheuchzeri* Vill., *C. precatoria* Timb.-Lagr., *C. recta* Dul., *C. cochleariifolia* Lam., *C. jaubertiana* Timb.-Lagr., *C. hispanica* Willk. et enfin, *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr. Les cartes de répartition proposées pour chacun des taxons ont été établies à partir de données minutieusement vérifiées *in situ* par les auteurs. Plusieurs taxons sont endémiques; d'autres, plus largement répandus, présentent des cytotypes différents dans la chaîne pyrénéenne: la répartition des uns et des autres est, ici, précisée.

SUMMARY.—In the Pyrenees, we find 9 taxa belonging to the genus *Campanula* of heteromorphic leaves: *C. ficarioides* Timb.-Lagr., *C. rotundifolia* L., *C. scheuchzeri* Vill., *C. precatoria* Timb.-Lagr., *C. recta* Dul., *C. cochleariifolia* Lam., *C. jaubertiana* Timb.-Lagr., *C. hispanica* Willk and finally, *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr. We present the distribution maps of these species based on accurately verified data. Some of these taxa are endemic but others show a larger distribution and present different cytotypes over the Pyrenees. We also study the geographical distribution of these cytotypes.

¹ Article ayant reçu l'aide partielle du projet FLORA IBERICA, de la C.I.C. y T. du Gouvernement espagnol.

² Laboratoire de Morphogenèse Végétale. Faculté des Sciences St.-Jérôme. Université d'Aix-Marseille-III, BP 442. F-13397 MARSEILLE.

³ Instituto Pirenaico de Ecología. C.S.I.C.: Apartado 64. E-22700 JACA (Huesca).

I. INTRODUCTION

Les aires décrites ici concernent tous les taxons de campanules à feuilles hétéromorphes présents sur la chaîne pyrénéenne.

Ils seront classés conformément à la systématique proposée dans la Monographie qui leur a été consacrée (GESLOT, 1982). Ce sont, en fonction de la série à laquelle ils appartiennent et de leur état ploïdique.

- Série *saxicolae* Wit.: *Campanula hispanica* Willk. ($2x = 34$), *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr. ($2x = 34$).
- Série *alpicolae* Krasau: *C. cochleariifolia* Lam. ($2x = 34$), *C. jaubertiana* Timb.-Lagr. ($2x = 34$).
- Série *lanceolata* Wit.: *C. linifolia* Lam. (= *C. recta* Dul.) ($2x = 34$), *C. precatória* Timb.-Lagr. ($2x = 34$), *C. scheuchzeri* Vill. ($4x = 68$), *C. ficarioides* Timb.-Lagr. ($6x = 102$).
- Série *vulgares* Krasan: *C. rotundifolia* L. ($4x = 68$; $6x = 102$).

Le matériel végétal –toujours scrupuleusement identifié– dont l'origine a été relevé à l'occasion de cette étude est issu de sources diverses. Il provient, pour la majeure partie, de récoltes personnelles effectuées ces vingt dernières années (GESLOT, 1982; VILLAR, 1980, etc.) auxquelles se sont joints les legs de nombreux collègues et amis. L'origine géographique précise de l'ensemble de ce matériel est parfaitement connue: les lieux de prélèvement ou d'observation ont été la plupart de temps pointés sur des cartes Institut Géographique National (France) au 1/50.000^e et même dans certains cas au 1/20.000^e (coordonnées géographiques, en degrés, par rapport au méridien de Greenwich). Ces informations sont disponibles auprès des auteurs. Les exsiccata d'herbiers n'ont été utilisés que dans la mesure où leur provenance était clairement indiquée et les indications bibliographiques toujours vérifiées "in situ".

Des cartes de répartition ont été établies. Les localités où l'espèce considérée a été observée sont signalées par un symbole. Ce mode de figuration aboutit probablement, ainsi que le souligne CARTAN (1978), à fournir "le meilleur reflet de l'état de nos connaissances, mais non forcément un reflet fidèle de la réalité". Cette discordance est principalement due au fait que l'état d'avancement des prospections floristiques est très inégal selon les différentes régions pyrénéennes.

Il reste néanmoins que ce procédé se prête bien à une transcription ultérieure dans n'importe quel autre système de repérage et de découpage de l'espace géographique (grilles géographiques, U.T.M., Lambert, cf. CARTAN, *op. cit.*). C'est pourquoi il a été retenu ici.

II. AIRES DE RÉPARTITION DÉTAILLÉES

Pour des raisons de commodité, elles seront envisagées successivement pour les taxons diploïdes, les tétraploïdes et, enfin, les hexaploïdes.

Campanula linifolia ($2x = 34$) – Figure 1

Cette campanule est répandue non seulement, dans les Pyrénées, mais aussi dans le Massif central français et les Alpes occidentales. La chaîne pyrénéenne constitue cependant sa limite sud-occidentale.

C. linifolia commun dans le Haut-Vallespir, le massif du Canigou, la Cerdagne, Núria, le Capsir, le Llaurenti et le massif du Carlit, paraît absent des vallées andorranes et



Figure 1. *Campanula linifolia*.

ariégeoises où il a été souvent confondu avec *C. scheuchzeri*. On le retrouve dans les Pyrénées centrales (Luchonnais, Aran, Pallars, Esera, Néouvielle) et centro-occidentales (alentours de Campbieil, de Cauterets, de Campan, Vallées de Gavarnie et d'Héas, etc.). Il ne semble pas atteindre, à l'ouest, le massif d'Ossau.

Bien que le taxon puisse être observé entre 1.300 et 1.500 m (Vallespir), il préfère généralement des altitudes plus élevées (1.800-2.000 m) et peut même atteindre 2.600 m, par exemple sur la Peña de Literola ou le Mail Pintrat (Pyrénées centrales).

C. precatória (2x = 34) – Carte 1, figure 2

Ce taxon est endémique pyrénéen. Son aire, continue, se trouve centrée sur les Pyrénées orientales, ariégeoises et l'Andorre.

À l'est, il atteint le massif de Madres d'où il descend la vallée de la Têt jusqu'aux alentours de Prades. La limite septentrionale de l'aire peut être figurée par une ligne suivant, dès son extrémité orientale, la bordure nord du massif de Madres puis, successivement vers l'ouest, la crête des Pailhères et les rebords septentrionaux de la Montagne de Tabe (Pics de Saint-Barthélemy et de Han) et du massif des Trois-Seigneurs. A partir de là, elle s'infléchit vers le sud pour suivre les reliefs de la chaîne frontrière, avant de passer par les Pics de la Calabasse, de l'Escalette et de Gar et, enfin, aller mourir au niveau de la hêtraie de Barousse où se trouve l'ultime station occidentale de la campanule, au versant nord de la chaîne. Au versant méridional, *C. precatória* n'apparaît, à l'est, qu'en Andorre. Outre les flancs du Pic de Casamanya, il y colonise les parties hautes des vallées de Pal, d'Ordino (vallées de Tristaina et de Sorteny) et du Valira del Orient (vallée d'Incles). Plus à l'ouest, on le retrouve dans le massif du Monteixo (exs. GRUBER) et le Tabescan (alentours de Noarre (exs. NÈGRE).

L'optimum altitudinal du taxon se situe entre 1.500 et 2.000 m environ. Les stations à la limite supérieure de l'étage subalpin sont exceptionnelles (Port d'Aula, 2350 m, exs. GRUBER). Par contre, il est relativement fréquent à l'étage montagnard, surtout à l'extrémité occidentale de son aire, aussi bien au versant nord (Pic de Gar, 1.320 m, exs. GRUBER: Forêt de Barousse, 1.400 m, exs. GESLOT) qu'en versant sud (Ojo de Garona, 1.760 m, exs. NÈGRE).

C. ruscinonensis (2x = 34) – Carte 2

C. ruscinonensis est strictement endémique du versant pyrénéen septentrional.

Son aire est scindée en deux fractions inégales: la première correspond à l'extrémité orientale du chaînon des Albères, la seconde au Conflent qu'elle déborde d'ailleurs largement au sud-est.

Ces deux pôles de distribution sont séparés par le long hiatus de la vallée du Tech. Dans les Albères, trois stations sont connues de longue date, dont la localité classique de Notre-Dame-de-Consolation où l'espèce n'est d'ailleurs pas actuellement très fréquente. Les deux autres localités de la Tour Massane et de la Tour Madeloc sont voisines. La plante y est toujours très localisée.

La plus grande partie de l'aire s'étend entre la Têt et le massif du Canigou (Conflent) et entre l'extrémité orientale de ce dernier massif et la petite ville d'Ille-sur-Têt, dans cette région de collines arides appelées "Les Aspres".

À l'ouest, elle ne paraît pas dépasser la basse vallée de la Rotja.

L'optimum altitudinal de *C. ruscinonensis* se situe entre 700 et 900 m dans les Aspres et le Conflent. Les stations des Albères sont à des altitudes plus modestes encore

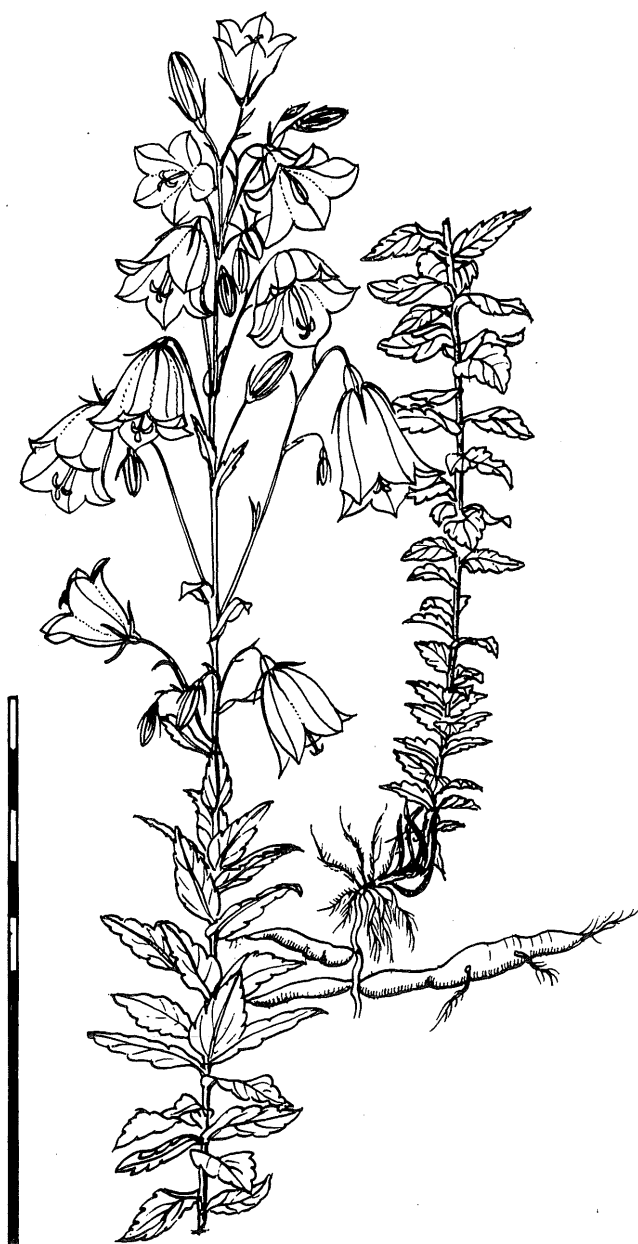


Figure 2. *Campanula precatória*.

(200 à 800 m). Au col de la Descargue (massif du Canigou) se trouve, par contre, la localité la plus élevée (1.300 m).

C. hispanica (2x = 34) – Carte 3

Comme son nom l'indique, cette campanule est essentiellement localisée en Espagne à l'exception des provinces centro-occidentales et des façades atlantiques nord et sud. Selon PODLECH (1965), elle déborderait en Afrique du Nord: il conviendrait de bien s'assurer que les plantes auxquelles cet auteur fait allusion ne sont pas des formes de *C. macrorhiza* J. Gay taxon très affine de *C. hispanica*.

C. hispanica ne présente pas, à proprement parler, de distribution pyrénéenne. On envisagera donc seulement ici les irradiations, vers la chaîne, de l'aire espagnole.

La Campanule ne franchit guère les Pyrénées qu'en Cerdagne, et encore est-ce pour coloniser l'enclave de Llívia!

La limite nord de son aire suit, à partir de la Méditerranée, le parcours de la chaîne frontrière en s'en rapprochant plus ou moins suivant l'élévation de celle-ci et la nature du substrat. En Andorre, la plante remonte à la faveur des parois calcaires de la vallée du Riu Valira jusqu'aux alentours de Canillo.

Plus à l'ouest, elle paraît rare dans les massifs du Pallars, d'Aigües-Tortes et de la Maladetta, mais elle remonte la vallée de la Noguera Pallaresa jusqu'à Sort et celle de la Ribagorçana jusqu'à Vilaller, etc.. Dans la vallée de l'Esera, elle arrive à Benasque et est très abondante sur les rochers des gorges du Río Ara et de la vallée de Arazas à la limite du Parc National espagnol d'Ordesa. C'est encore elle qui égale les gorges du Caldarés presque jusqu'aux Bains de Panticosa (Haute vallée de Tena) et fleurit aux portes de Sallent de Gállego: par la vallée de l'Aragon, elle remonte encore presque jusqu'à Canfranc et dans les massifs situés entre ce dernier fleuve et le río Esca. VILLAR (1980) la signale enfin "fréquente dans les sierras intérieures ensoleillées" du Haut-Aragon. Tout-à-fait à l'extrémité occidentale de la chaîne, dans les provinces basques, l'ultime station se situe à mi-chemin entre Pampelune et la frontière franco-espagnole, au niveau de la vallée de l'Arga (Aserradero, exs. GESLOT).

L'optimum altitudinal de *C. hispanica* se situe approximativement entre 800 et 1.200 m, mais, en situation privilégiée, on le trouve encore à plus de 1.600 m (vallées d'Ordesa et de Benasque, vallée du río Gállego, sierra de Guara). Les stations les moins élevées se trouvent à l'ouest de la chaîne (450 m en Navarre).

C. cochlearifolia (2x = 34) – Figure 3

C. cochlearifolia est très largement répandu en Europe, des Pyrénées au nord-ouest des Balkans. Son aire de distribution comprend ainsi la totalité de l'arc alpin, du massif de l'Argentera-Mercantour aux Préalpes de Basse-Autriche (PODLECH, 1965), le Jura, les Carpathes hormis les Sudètes (KOVANDA, 1970), les Apennins jusqu'au sud des Abruzzes et enfin les Balkans occidentaux. Les Vorges (Mont Hohnneck), la Forêt-Noire et le Plateau de Souabe constituent la limite septentrionale de cette aire européenne.

L'aire pyrénéenne du taxon, très morcellée, comprend que des hauts sommets.

Toutes les stations s'inscrivent dans une courbe enveloppe s'adossant, au nord au massif d'Anie (VILLAR, 1972 et 1980) et englobant, au sud, les massifs du Turbón (MONTERRAT, 1953) et du Cadí (GRUBER, 1978) où l'espèce est signalée dans les éboulis du versant nord-ouest de la Pedraforca. Les localités les plus orientales ont été rapportées par CADEVALL, puis SENNEN (cf. SENNEN & FOURNIER, 1933) lors de leurs herborisations respectives; confirmées par MONTERRAT, puis SERVE en 1972, elles se situent au



Figure 3. *Campanula cochleariifolia*.

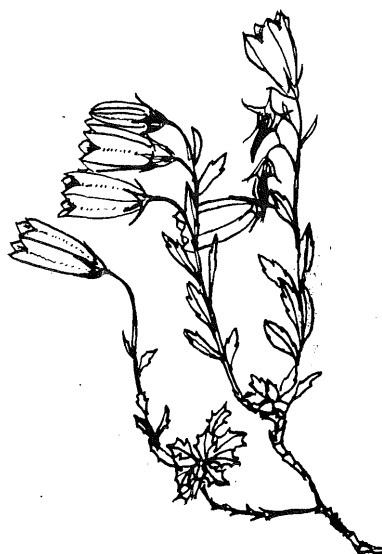


Figure 4. *Campanula jaubertiana*.

niveau de la haute vallée de Núria et Ribes (VIGO, 1983) entre (1.050) 1.700 et 2.700 m d'altitude et du chaînon de Malaza. À l'ouest, la plante ne paraît exister au-delà du pic d'Arlas et de la Peña Ezcaurre (Ansó-Roncal.)

C. cochleariifolia est un orophyte qui se cantonne, au moins dans la partie pyrénéenne de son aire, aux étages montagnard (sporadique, en particulier sur les alluvions torrentielles), subalpin et alpin, normalement entre 1.400 (Petrachema d'Ansó) et 3.290 m (Vignemale, d'après VALLOT, 1885).

***C. jaubertiana* (2x = 34) – Carte 4, figure 4**

La Campanule de Jaubert est endémique pyrénéen et nord ibérique.

Son aire, très morcelée, se limite à la partie sommitale de quelques massifs calcaires entre 1.650 m (Balcón de Pineta, JACA 135877) et 2.600 m d'altitude.

La plante est connue de quelques hauts versants des Pyrénées centro-occidentales situés sur la ligne de faite de la chaîne frontière en exposition le plus souvent méridionale (Ports de Gavarnie, de Pineta, Vieil, d'Estaubé). Ces stations, relativement proches les unes des autres, représentent la zone la plus densément peuplée de l'aire. Les autres stations, toutes isolées, sont soit encore sur le versant méridional des Pyrénées (Andorre, Pic de Casamanya, BRAUN-BLANQUET, 1945), soit dans les massifs prépyrénéens espagnols:

- en Aragon, sur les cîmes calcaires de la P.^a Montañesa (GÓMEZ, 1987), du Cotiella (G. MONTSERRAT, 1987) et Turbon (MONTSERRAT, 1953), entre 2.000 et 2.900 m.

- en Catalogne, à la Pedraforca au sud de la Sierra del Cadí (GRUBER, 1978).

Il n'est pas exclu que des relais existent entre les différentes stations connues des Pyrénées centrales. Ils sont à rechercher.

C. scheuchzeri (4x = 68) – Carte 5, figure 5

C. scheuchzeri est connu des Pyrénées aux Balkans en passant par la totalité de l'arc alpin, le Jura, la Forêt-Noire, les Appennins, les Monts Nébrodes en Sicile et les Alpes dinariques; en fait, cette aire est très comparable à celle de *C. cochlearifolia* mais elle est légèrement décalée vers le sud et n'inclut pas les Carpathes. Au-delà des Pyrénées la plante est citée du Pays Basque (ASEGINOLAZA & al., 1984) et de quelques points des Picos de Europa (LAÍNZ & al., 1973; NAVA, 1988).

L'aire pyrénéenne de la Campanule de Scheuzer présente deux centres de gravité: l'un en Pyrénées orientales et ariégeoises ou domine la variété *errensis* (cf. GESLOT, 1982), l'autre en Pyrénées centro-occidentales.

La partie orientale de l'aire englobe le massif du Canigou et celui du Puigmal. Après la dépression cerdane, elle comprend encore le Campcardos et les massifs andorrans situés au sud d'une ligne passant par le pic Nègre d'Envalira et le Casamanya. Vers l'ouest, la Campanule ne paraît pas aller au-delà de la vallée de Soulcem (Haut-Videssos) où elle est d'ailleurs bien représentée.

La bordure orientale de la fraction centro-occidentale de l'aire se situe, sur le versant septentrional, au niveau de la rive gauche de la Neste d'Oo: la plante est au val d'Esquiarry mais elle n'atteint pas, sur la rive droite, les cirques de Médassoles et des Hounts-secs. Plus à l'ouest, elle peuple toutes les pelouses des sommets compris entre le pic des Gourgs Blancs (à l'est), le pic du Midi de Bigorre (au nord), le pic du Midi d'Ossau (à l'ouest) et le faite de la chaîne frontière (au sud).

Sur le versant méridional, les limites de la fraction centrooccidentale de l'aire sont assez mal connues. En se basant sur les données actuellement connues, le taxon se trouve, au moins, au Circo de Barrosa, dans les massifs du Monte Perdido et des Picos del Infierno. Vers l'est, il pourrait atteindre les Posets, il a été cité du Cotiella (MONTSERRAT, 1987), mais n'est déjà plus au pic de Literola et à la Peña Blanca.

C. scheuchzeri croît, le plus généralement, dans des landes et des pelouses subalpines qui s'étagent entre 1.600 m (vallée de Soulcem, Ariège) et plus de 2.600 m (crête de Tours, Hautes-Pyrénées); il est donc relativement tolérant quant à l'altitude.

C. rotundifolia (4x = 68 et 6x = 102) – Carte 6, figure 6

C. rotundifolia est très répandu en Europe occidentale, septentrionale et même orientale, mais particulièrement rare en Europe méridionale. On le trouve également en Amérique du Nord.



Figure 5. *Campanula scheuchzeri*.



Figure 6. *Campanula rotundifolia*.

La chaîne pyrénéenne constitue, d'après la littérature, une limite géographique naturelle pour le taxon: il est souvent cité au versant nord et dans la plaine française, mais n'atteindrait pas la péninsule ibérique. La réalité est tout autre: *C. rotundifolia* végète en Andorre et au nord de la Catalogne, de l'Aragon et même de la Navarre. Elle a aussi été citée des Picos de Europa (LAÍNZ, NAVA) sous une forme ou sous-espèce *legionensis* (Pau) Laínz.

La répartition pyrénéenne de cette *Campanule* sera exposée ici en tenant compte des deux cytotypes qu'elle présente.

Aire du cytotype hexaploïde:

Dans les Pyrénées centrales, aux alentours de Luchon, *C. rotundifolia* (6x) colonise les vallées d'Oueil, de Larboust, d'Oo, du Lys et de la Pique ainsi que le bas du vallon de Burbe. Il passe ensuite au val d'Aran qu'il remonte jusqu'aux premières pentes du massif de Beret. On le trouve également au fond de la vallée du Río Nere jusqu'à l'entrée du tunnel routier de Viella. A partir du Louchonnais, la *campanule* franchit, vers l'ouest, le col de Peyresourde et aborde la vallée du Liron qu'elle remonte jusqu'au val d'Aube. On la retrouve ensuite dans la vallée d'Aure et tout au long du val du Rioumajou. Par le col d'Aspin, elle accède à la vallée de Campan, puis à celle de Gripp et aux premières rampes du col du Tourmalet. L'altitude augmentant, dès la Mongie, elle disparaît peu à peu.

Elle réapparaît aux Pyrénées occidentales, à partir des cols de Soulor et d'Aubisque. Dans les montagnes qui commencent à la vallée d'Ossau, les conditions mésoclimatiques paraissent moins bien convenir à la *campanule* qui se raréfie très vite en direction occidentale. Elle est, cependant, encore fréquente au bas du vallon de Boius-Artigues et sur les talus de la route qui monte au col du Pourtalet d'Aneu. Par celui-ci, dont elle colonise le fond et les flancs, elle passe d'ailleurs en Aragon (Sallent, Hoz de Jaca, etc.). Entre les vallées d'Ossau et d'Aspe, les données caryologiques relatives aux *Campanules* manquent. Il y a, cependant, tout lieu de penser que celles-ci sont hexaploïdes comme le sont celles collectées au col d'Houradaté près d'Osse-en-Aspe, l'une de leurs stations les plus occidentales des Pyrénées françaises. Enfin, sur les deux versants du col du Somport, *C. rotundifolia* est également hexaploïde mais peu fréquent. Sur le versant sud centropyrénéen, la haute vallée de Noguera Ribagorçana abrite encore *C. rotundifolia* (6x), ainsi que celle de l'Esera où il croît en abondance jusqu'au Plan d'Están à la base de la Peña Blanca.

Plus à l'ouest, quelques formes atypiques hexaploïdes ont seulement été repérées sur les versants méridionaux entre les pics d'Arlas et de Lakhoura et aux alentours du port de Larrau.

Aire du cytotype tétraploïde:

Elle est plus vaste que celle de l'hexaploïde. Au versant nord de la chaîne, *C. rotundifolia* (4x) est partout, à l'étage montagnard, du Vallespir à la vallée de la Garonne: au Conflent, en Cerdagne, au Capcir, en Andorre, en Pays de Foix, en Couserans et dans la partie orientale du Comminges. Dans cette dernière région, la *Campanule* ne dépasse pas, à l'état tétraploïde, une ligne passant par le col du Portillon de Burbe dont elle n'occupe que le versant oriental, le Cap de la Pène, et le col du Portet d'Aspet. Après un hiatus où *C. rotundifolia* est hexaploïde, le cytotype tétraploïde réapparaît, à l'ouest, sur les flancs et au fond des vallées d'Ossoue, de Gavarnie, d'Héas, de Cauterets et enfin d'Arrens où les flancs calcaires du Pourgadou, au fond de la vallée, abritent une forme atypique probablement introgressée (anciennement?) avec *C. hispanica*. Passé le col de Soulor, on retrouve définitivement le cytotype hexaploïde.

Sur le versant espagnol, *C. rotundifolia* est moins fréquent. Il a aussi été moins étudié sur le plan caryologique. En l'état actuel de recherches, il est possible de dire que toutes les plantes qui croissent soit sur les massifs prépyrénéens catalans et aragonais (Sierra del Cadí, Sierra del Boumort, Sierra de Sant Gervàs, massifs du Turbon et du Co-tiella, soit sur les premières pentes de la chaîne principale entre la Méditerranée et le versant sud-est du Puerto de la Bonaigua, sont tétraploïdes, à l'exception d'une population du Haut Tabescan (environs de Noarre, *exs.* NÈGRE) qui est hexaploïde. A l'extrémité occidentale de la chaîne, les flancs de la Sierra de Abodi portent encore quelques rares Campanules mais, contrairement à celles du versant septentrional (port de Larrau) qui étaient plus ou moins atypiques et hexaploïdes, celles-ci présentent toutes les caractéristiques de l'espèce et sont tétraploïdes.

C. rotundifolia se rencontre de 600 m (col de Marrous, Ariège, *exs.* GRUBER) à plus de 2.000 m (Pène de la Badète, Hautes-Pyrénées, *exs.* GESLOT). Son optimum altitudinal se situe vers 1.500 m. Les cytotype hexaploïde est à peine plus alticole que le tétraploïde: il descend rarement en-dessous de 1.000 m.

C. ficarioides (6x = 102) – Carte 5

C. ficarioides est endémique pyrénéo-cantabrique. Il présente deux sous-espèces (GESLOT, 1982).

C. ficarioides ssp. *ficarioides* occupe une aire continue recouvrant les Pyrénées centro-orientales avec une extension plus importante au versant sud.

C. ficarioides ssp. *orhyi* offre par contre une aire discontinue, centrée sur le versant espagnol des Pyrénées occidentales mais avec quelques populations isolées dans les monts Cantabres (RIVAS, NAVA, etc.).

La limite nord de l'aire de *C. ficarioides* ssp. *ficarioides* montre à peu près le même tracé que celle de *C. precatoria*, mais ne dépasse pas à l'ouest les confins du département de l'Ariège. Ainsi circonscrite, la partie la plus septentrionale de l'aire de cette Campanule, qui correspond aussi à son extension sur le territoire français, englobe le Donezan (en particulier le Llaurenti), le Capcir, le massif de Carlit, les zones élevées de l'Aston et du Videssos ainsi que les parties hautes des vallées du Salat et du Biros (massifs du Maubermé et du Mont Valier). La limite est de l'aire se superpose à celle du Capcir définie par TIMBAL-LAGRAVE (1883-1884) sous le nom de "chaînon de Madrès".

La limite méridionale du pourtour de l'aire de *C. ficarioides* ssp. *ficarioides* est plus difficile à établir avec certitude: à partir de l'est, elle épouse les contreforts de la Cerdagne française, puis travers la vallée de Carol et passe, en Andorre, au nord du Casamanya. Elle suit ensuite les hauts reliefs de la chaîne frontière franco-andorrane jusqu'au niveau de la Coma Pedrosa où elle s'oriente d'abord vers le sud, puis vers l'ouest, pour englober successivement les massifs du Monteixo, du Pallars, d'Aigües-Tortes, le val d'Aran et la Haute Ribagorçana. Enfin, tout-à-fait à l'ouest, cette limite rejoint la crête frontière franco-espagnole au niveau du cours supérieur de l'Esera. Enfin l'existence de *C. ficarioides* ssp. *ficarioides* dans les massifs des Posets, de la Maladeta, du Turbon et du Cadí reste à démontrer.

La bordure septentrionale de l'aire de *C. ficarioides* ssp. *orhyi* suit approximativement le tracé de la chaîne axiale avec, au moins, deux incursions en territoire français: au col d'Erroymendi et au niveau des reliefs karstiques situés entre l'Arlas et l'Anié. A l'est, la limite de l'aire n'est encore que présumée: elle pourrait, partant des environs du Balaïtous, enserrer le Circo de Piedrafita, puis rejoindre la vallée du Río Gállego en passant par les pics de la Forqueta, du Gran Alto de Pondiello et del Infierno. Au sud, la limite devra également être précisée dans son parcours le plus oriental qui contourne le massif montagneux situé entre l'Aragon et le río Gállego. L'aire se superpose ensuite aux sierras de Aísa et de Bernera, englobe la haute vallée du Río Aragon Subordán et les ru-

des reliefs calcaires des confins de la province de Huesca et de la sierra d'Anielarra pour venir s'éteindre, tout à fait à l'ouest, au pic d'Orhy.

L'optimum altitudinal de *C. ficarioides* ssp. *ficarioides* se situe entre 2.000 et 2.200 m. Mais la plante peut atteindre, en versant sud, des altitudes plus élevées: en Ariège, GRUBER l'a récoltée à 2.550 m, près des berges de l'étang Fourcat et FROMARD (1978) la signale, près de là, à plus de 2.700 m. De même, toujours d'après GRUBER, elle végète à 2.460 m au pic de Mata, en Andorre. Dans le massif d'Aigües-Tortes, au col d'Amitjes, NÈGRE, enfin, l'a observée et prélevée à 2.720 m. Inversement, la plante peut s'accommoder d'altitudes plus basses, presque à la limite supérieure de l'étage montagnard. Elle manifeste alors un fort développement de toutes ses parties, en particulier de l'inflorescence qui devient floribonde. C'est le cas, en particulier, dans le massif du Carlit (Bois du Bac de les Planes) et en Andorre, au fond de la vallée d'Ordino où la Campanule est abondante sous les bois de pins à crochets jusqu'à 1.700 m.

C. ficarioides ssp. *orhyi* ne semble pas dépasser 2.400 m (VILLAR, 1978) sur le versant méridional des Pyrénées occidentales. Sa limite altitudinale inférieure paraît, elle, se situer vers 1.200 m. C'est, en particulier, le cas en versant nord, au massif d'Arlas.

III. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude de la chorologie des *Campanules* pyrénéennes à feuilles heteromorphes conduit tout naturellement à se poser la question de la nature de l'endémisme que certaines manifestent.

Plusieurs espèces sont en effet endémiques mais toutes n'ont certainement pas la même signification biogéographique tant il est vrai, comme le souligne FAVARGER (1974) que "l'observation actuelle est une coupe dans le temps: elle surprend des groupes à différents stades de leur évolution".

Deux taxons *C. jaubertiana* et *C. ruscinonensis* montrent une aire disjointe et très restreinte. Tous deux sont diploïdes et morphologiquement bien fixés. Il s'agit probablement de taxons anciens, jadis plus largement distribués qui, aujourd'hui, ont trouvé refuge en quelques points de la chaîne pyrénéenne.

Mais leurs origines respectives sont probablement différentes: le premier, *C. jaubertiana*, doit être plus ancien, comme peuvent le laisser penser son isolement génétique, sa morphologie et son écologie si particulières et surtout l'extrême exigüité de ses refuges actuels, la plupart au-dessus de 2.000 m, en versant méridional et en expositions chaudes. De plus, aucune différence morphologique vraiment sensible n'est apparue entre les individus peuplant les différentes stations. Par ailleurs, on ne connaît pas de vicariant de *C. jaubertiana* et ses seules affinités génétiques vont vers les *Campanules* saxicoles. Il pourrait donc s'agir d'un paléoendémique (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961).

L'origine de *C. ruscinonensis* pourrait être différente. Par ses caractères morphologiques et écologiques, ce taxon est, en effet, proche de *C. hispanica*, également diploïde. Des croisements expérimentaux ont, du reste, confirmé leurs affinités (cf. GESLOT, 1984).

Ces deux *Campanules* pourraient être liées par une histoire en partie commune. Elles pourraient, par exemple, être issues d'une même forme ancestrale qui, au début du Tertiaire, aurait occupé la totalité du bassin méditerranéen et dont seraient issus les nombreux endémiques, tous diploïdes et très localisés (*C. ruscinonensis*, *C. macrorhiza*, *C. sabatia*, *C. forsythii*, *C. tanfani*, *C. carnica*, *C. justiniana*, ...) qui jalonnent son pourtour. La question de savoir si cette souche primitive peut-être ou non confondue avec *C. jaubertiana* se pose alors.

Quoi qu'il en soit, dans cette hypothèse, *C. ruscinonensis* se serait constitué par isolement géographique (surrection des Pyrénées au début de l'Eocène?), suivi de spéciation graduelle (VALENTINE, 1950; VALENTINE & LÖVE, 1958). Selon ce schéma *C. hispanica* et *C. ruscinonensis* seraient donc à la fois des vicariants vrais (VALENTINE, 1949; LÖVE, 1954) et des schizoendémiques (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, l.c.).

Autre exemple probable de schizoendémisme: celui de *C. precatoria* —dont l'aire pyrénéenne plus ou moins continue est cependant beaucoup plus vaste que celles des deux taxons précédemment évoqués— et de son vicariant alpin, *C. rhomboidalis*. Tous deux pourraient être issus d'un ancêtre appartenant à la flore orophile tertiaire commune aux Alpes et aux Pyrénées grâce, en particulier, à la chaîne pyrénéo-provençale. Celui-ci pourrait être dérive de *C. linifolia*, ce qui expliquerait les liens génétiques entre ces trois espèces. Après l'effondrement de la chaîne, les populations isolées auraient évolué pour leur propre compte, aboutissant progressivement à la mise en place de *C. precatoria* dans les Pyrénées orientales et de *C. rhomboidalis* dans les Alpes sud-occidentales, le Massif central français et le Jura. Le fait que ces deux espèces soient très proches et leurs écologies voisines plaide en faveur de cette hypothèse.

Le cas de *C. linifolia* est très proche du précédent qu'il illustre d'ailleurs indirectement. Ce taxon est encore, en effet, actuellement répandu dans les Pyrénées, le Massif central et les Alpes austro-occidentales, ce qui signifierait, si on reprend le schéma précédent, qu'après l'effondrement de la chaîne pyrénéo-provençale, il se soit retiré sur ces trois massifs.

Les trois groupes populations ainsi isolées sont-ils encore actuellement interfertiles: l'épreuve des croisements expérimentaux qui reste à faire tranchera probablement cette question.

C. ficarioides est, à l'évidence, un mésopolyploïde (FAVARGER, 1961). Son origine reste problématique, mais on peut penser que cet apoendémique (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, l.c.) est né du contact entre les taxons restés en place pendant la tourmente glaciaire et les taxons réimmigrés, conformément aux schémas développés par STEBBINS (1942, 1947, 1950), CAIN (1944) et FAVARGER (1967). Quels pourraient être ces derniers? Toutes les hypothèses sont permises. La plus vraisemblable impliquerait *C. linifolia* et *C. scheuchzeri*. Tous deux ont, en effet, différencié des types qui morphologiquement et écologiquement sont très proches de *C. ficarioides* s.l. Mais ce dernier fait preuve en plus d'une composante nettement oroméditerranéenne. Est-ce la trace d'un génome de Campanule saxicole? Peut-être celui de *C. ruscinonensis*, avec qu'il manifeste encore, actuellement, quelques affinités au plan génétique?

Sur le plan chorologique, *C. rotundifolia* n'est pas endémique. Il convient, cependant, de rappeler que ce taxon a différencié dans les Pyrénées centro-occidentales un cytotype hexaploïde —souvent localisé dans des milieux anthropogènes— qui occupe une aire sans équivalent aujourd'hui en Europe où il n'est, en général, représenté que par des populations éparées.

A la lumière des considérations précédents sur la nature de l'endémisme qui affecte les Campanules pyrénéennes, rien n'interdit d'imaginer la façon dont celles-ci auraient pu coloniser la chaîne.

Il est clair qu'elles ont accompagné des courants floristiques différents et décalés dans le temps.

Un premier lot est manifestement d'origine alpino-carpathique. Il se compose de *C. scheuchzeri*, *C. cochleariifolia* et *C. linifolia*. Toutes ces plantes ont actuellement une aire centrée sur l'axe et les massifs proches (Jura, Apennins, Balkans, Carpathes, Sudètes, Tatra). Venant de l'Est, elles ont atteint les Pyrénées en passant par le Massif central où elles se sont maintenues (*C. linifolia*) ou non (*C. cochleariifolia*, *C. scheuchzeri*). *C. linifolia* aurait pu alors donner naissance à la souche de *C. precatoria* et de *C.*

rhomboidalis; celle-ci aurait occupé le territoire couvrant le Jura, le Massif central, les Pyrénées centro-occidentales et les Alpes sudoccidentales où se retrouvent encore, à la fois, *C. linifolia* et l'une ou l'autre des deux schizo-endémiques.

Un second lot est d'origine mésogéenne; il comprend *C. jaubertiana*. L'ancêtre présumé de *C. hispanica* et *C. ruscinonensis* a du faire aussi partie de ce lot avant de disparaître en laissant en place les deux schizo-endémiques à qui il a donné naissance.

Un troisième lot est représenté par *C. rotundifolia*, d'origine boréale. Sous sa valence diploïde, il a peut-être atteint les Pyrénées et les monts Cantabres, mais ne s'y est maintenu qu'avec ses valances tétraploïde et hexaploïde. Cette haute valence va de pair, semble-t-il avec une adaptation nouvelle à un milieu particulier. Tel est également le cas, pour *C. ficarioides*.

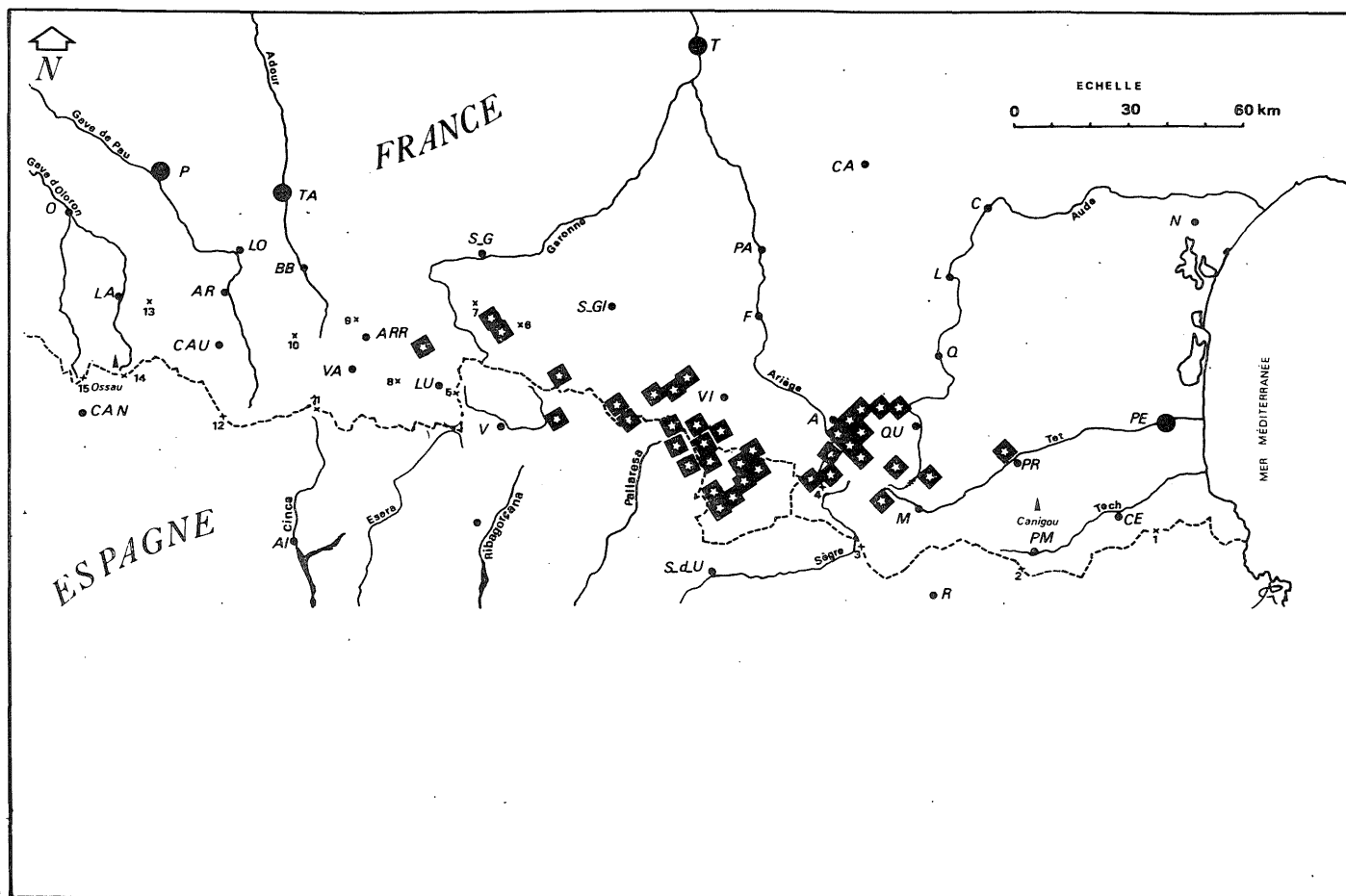
REMERCIEMENTS

À notre ami Marcel SAULE qui nous a cédé généreusement ses excellents dessins.

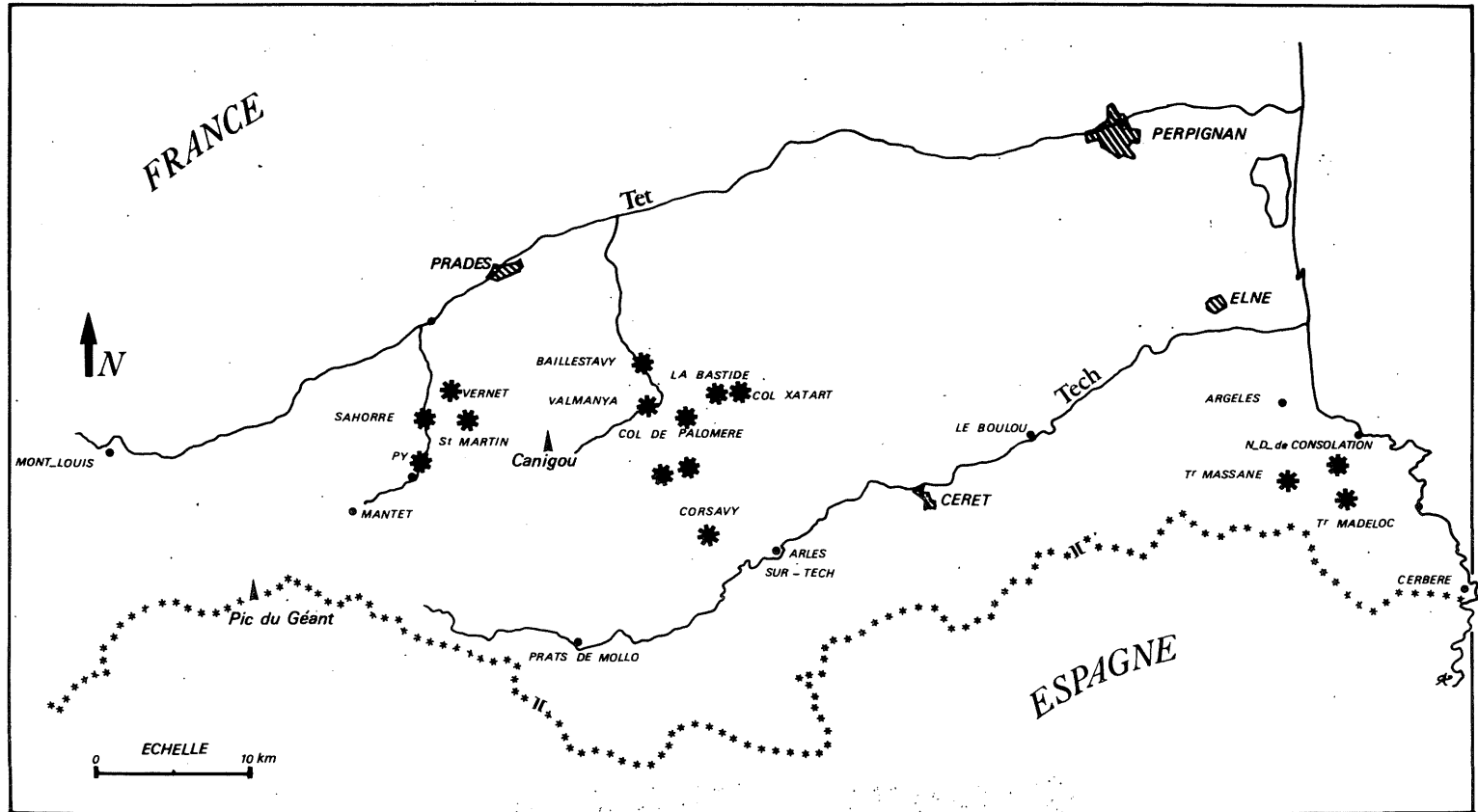
BIBLIOGRAPHIE

- ASEGINOLAZA, C. & al. (1984). *Catálogo florístico de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. Vice-consejería de Medio Ambiente. Gobierno vasco. Vitoria.
- CAIN, S.A. (1944). *Foundations of plant geography*. New York, Londres.
- CARTAN, M. (1978). *Inventaires et cartographies de répartitions d'espèces*. C.N.R.S. Paris.
- FAVARGER, Cl. (1961). Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. E.T.H. Stift. Rübel*, 32: 119-146.
- FAVARGER, Cl. (1967). Cytologie et distribution des plantes. *Biol. rev.*, 42: 163-206.
- FAVARGER, Cl. (1974). Progrès récents dans l'étude de l'endémisme végétal en Europe. *Lav. Soc. Ital. Biog.*, 4: 5-29.
- FAVARGER, Cl. & CONTANDRIOPOULOS, J. (1961). Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. bot. Suisse*, 71: 384-408.
- FROMARD, F. (1978). *Recherches sur la dynamique de la végétation des milieux supraforestiers pyrénéens: la vallée de Soulcem (Hte. Ariège)*. Thèse de Doctorat de Spécialité. Toulouse.
- GESLOT, A. (1982). *Les Campanules de la sous-section Heterophylla (Wit.) Fed. dans les Pyrénées: une étude de biosystématique*. Thèse de Doctorat ès Sciences, 2 vols. Marseille.
- GESLOT, A. (1984). Contribution à l'étude biosystématique des Campanules de la sous-section *Heterophylla* (Wit.) Fed. II. Recherches des barrières de stérilité entre taxons pyrénéens. *Rev. gén. Bot.*, 91: 123-152.
- GÓMEZ, D. (1986). *Flora y Vegetación de Peña Montañesa, Sierra Ferrera y Valle de la Fueva*. Tesis Doctoral en microficha. Universidad de Barcelona.
- GRUBER, M. (1978). *La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales*. Thèse de Doctorat ès Sciences. Marseille.

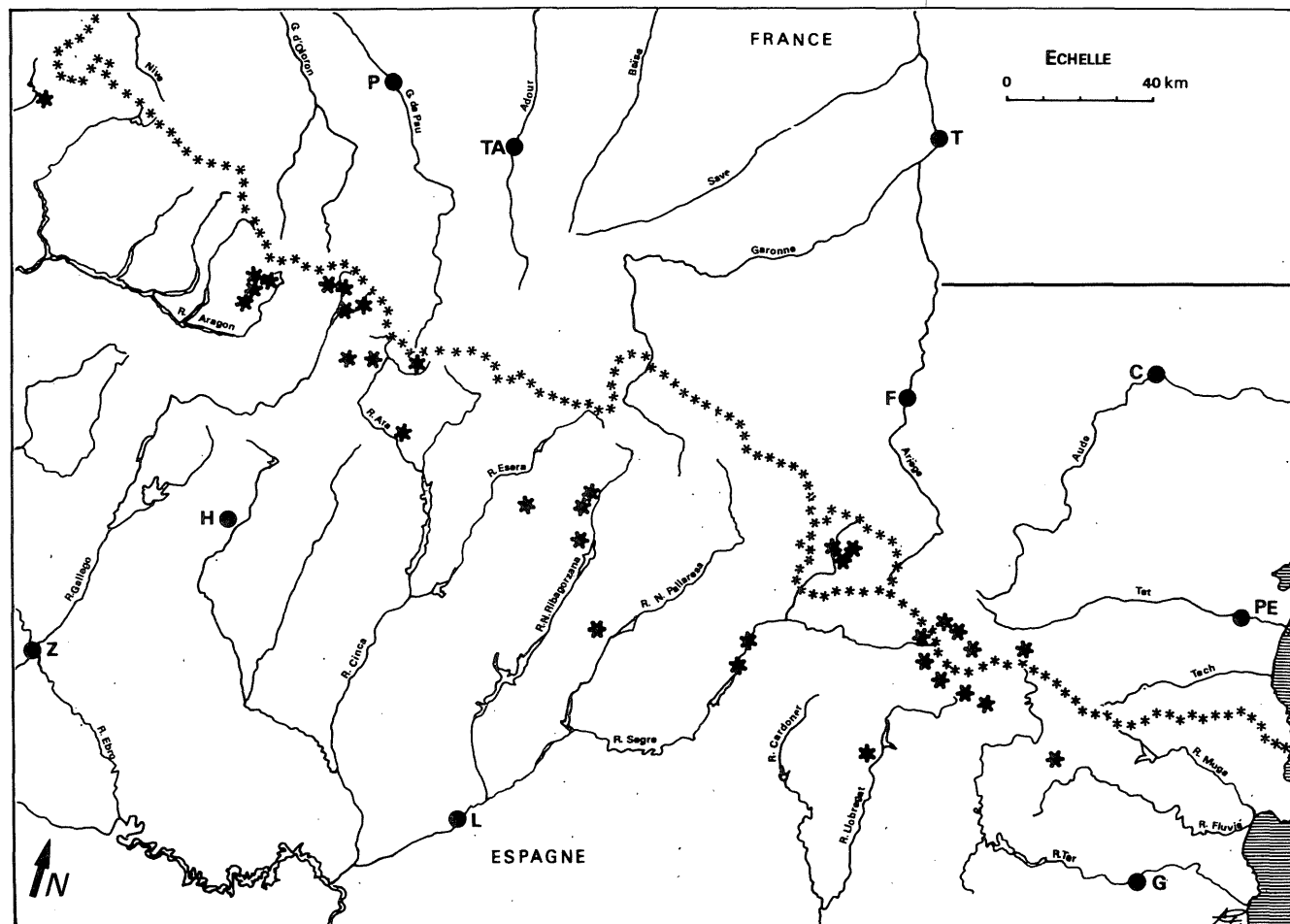
- KOVANDA, M. (1970). Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part. I (General). *Rozpr. Ces. Akad. Ved. Praha*, 80 (2): 1-95.
- LAÍNIZ, M. & col. (1973). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, X. *Bol. Inst. Est. Ast., ser. C.*, 16: 159-206.
- LAÍNIZ, M. & col. (1973). Aportaciones al conocimiento de la flora cántabro-astur, XI. *Bol. Inst. Est. Ast., ser. C.*, 22: 3-44.
- LÖVE, A. (1954). Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. *Vegetatio*, 5-6: 212-224.
- MONTSERRAT, G. (1987). *Catálogo florístico del macizo de Cotiella y la Sierra de Chía (Pirineo Aragonés)*. Colección de Estudios Altoaragoneses, 19, 390 pp. Huesca.
- MONTSERRAT, P. (1953). El Turbón y su flora. *Pirineos*, 28-29-30: 169-228.
- MONTSERRAT, P. (1979). Commentaires sur quelques plantes espagnoles critiques. *Soc. Ech. Pl. vasc. Eur. occ. et Bass. médit.*, fasc. 17: 49-55. Liège.
- NAVA, H.S. (1988). Flora y vegetación orófila de los Picos de Europa. *Ruizia*, 6: 1-243.
- PODLECH, D. (1965). Revision der europäischen und nordafrikanischen Vertreter der Subsec. Heterophylla (Wit.) Fed. der Gattung Campanula L. *Fed. Repert.*, 71: 50-187.
- RIVAS, S. & al. (1984). *La vegetación de la alta montaña cantábrica. Los Picos de Europa*. Ed. Leonesas. León.
- SENNEN, F. & FOURNIER, P. (1933). Compte rendu de l'herborisation à la vallée de Llo faite par la Société le 23 Juillet 1931. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 80: 522-527.
- SERVE, L. (1972). *Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénées orientales et la Sierra Nevada*. Thèse Doctoral de Spécialité. Perpignan.
- STEBBINS, G.L. (1942). Polyploid complexes in relation to ecology and the history of flores. *Am. Nat.*, 76: 36-45.
- STEBBINS, G.L. (1947). Types of polyploids: their classification and significance. *Adv. Gen.*, 1: 403-429.
- STEBBINS, G.L. (1950). *Variation and evolution in plants*. New York.
- TIMBAL-LAGRAVE, E. (1883-84). Le Capsir, canton de Montlouis (Pyr.-Orient.). *Bull. Soc. Sc. Phys. Nat., Toulouse*, 6: 37-339.
- VALENTINE, D.H. (1949). The units of experimental taxonomy. *Acta biotheor.*, 9: 75-88.
- VALENTINE, D.H. (1950). The experimental taxonomy of two species of Viola. *New Phyt.*, 49: 193-212.
- VALENTINE, D.H. & LÖVE, A. (1958). Taxonomic and biosystematic catégories. *Britton*, 10: 153-166.
- VALLOT, J. (1885). Flore glaciaire des Hautes-Pyrénées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 32: 133-142.
- VIGO, J. (1983). El poblament vegetal de la Vall de Ribes. *Acta Botanica Barcinonensis*, 35, 793 pp. + 3 mapas.
- VILLAR, L. (1972). Notas florísticas del Pirineo occidental. *Pirineos*, 103: 5-25.
- VILLAR, L. (1980). Catálogo florístico del Pirineo occidental español. *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 11: 422 pp. + 1 mapa.



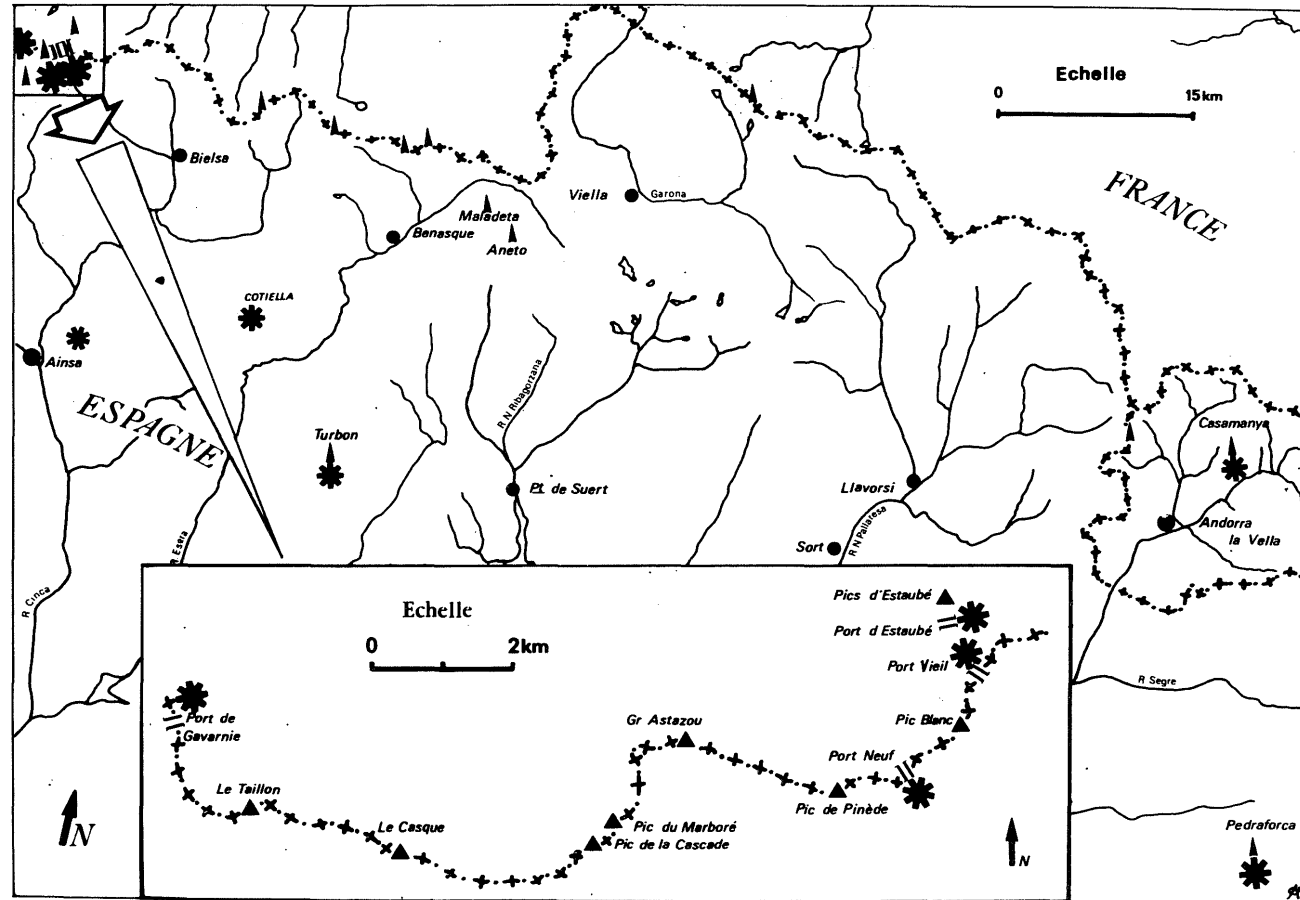
Carte 1. Répartition de *Campanula precatoria* dans les Pyrénées.



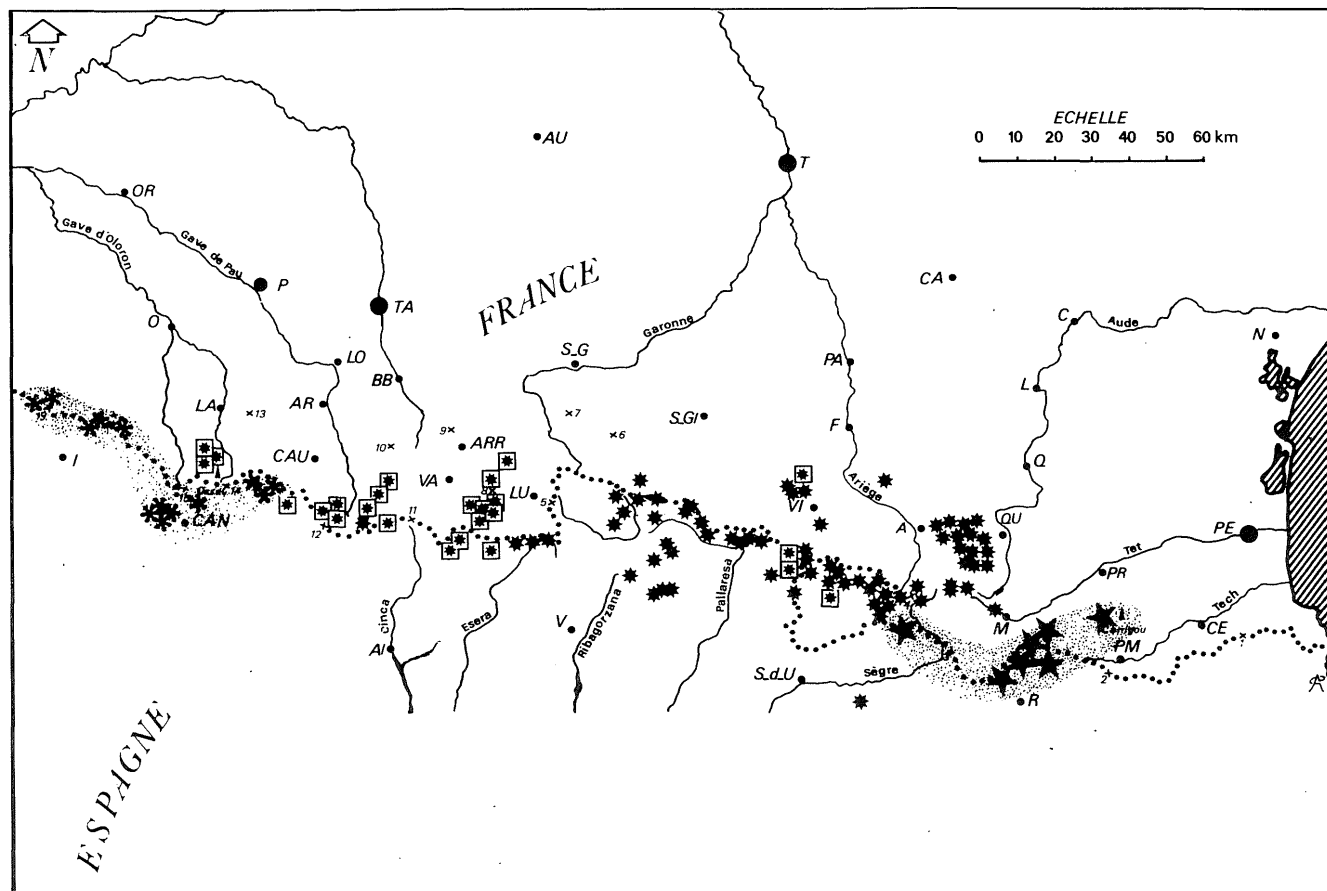
Carte 2. Répartition de *Campanula ruscinoensis* dans les Pyrénées.



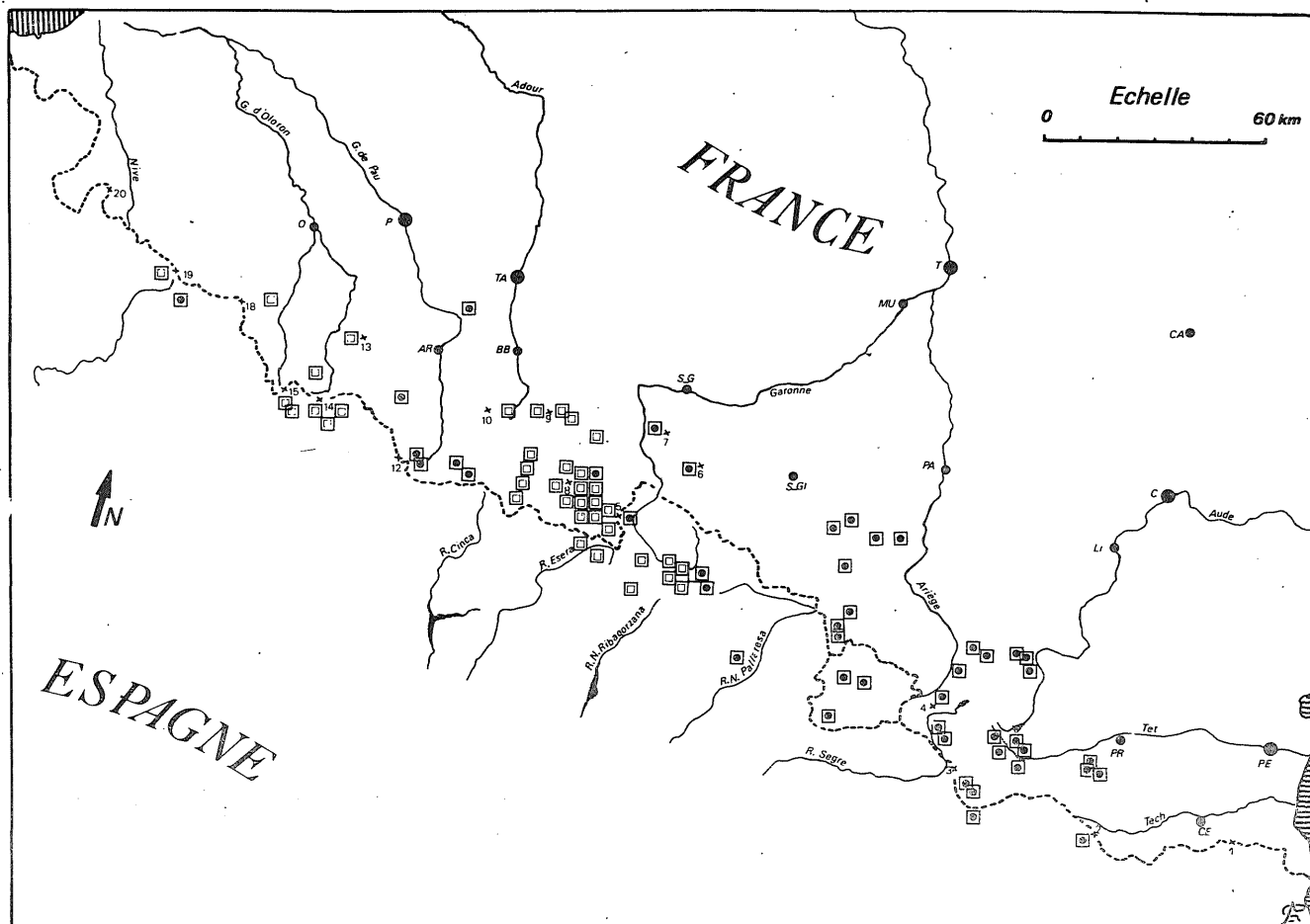
Carte 3. Répartition pyrénéenne approximative de *Campanula hipanica*.



Carte 4. Répartition de *Campanula jaubertiana* dans les Pyrénées.



Carte 5. Répartition de *Campanula scheuchzeri* var. *scheuchzeri* (4x) (□), *C. scheuchzeri* var. *errensis* (4x) (★) et de *C. ficarioides* subsp. *ficarioides* (6x) (★) et subsp. *orhyi* (6x) (★) sur l'ensemble de la chaîne pyrénéenne.



Carte 6. Répartition pyrénéenne des cytotypes tétraploïde (◻) et hexaploïde (◻) de *Campanula rotundifolia*.

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES SUR LES CARTES CHOROLOGIQUES

Villes

A:	Ax-les Thermes	O:	Oloron-Sainte-Marie
Ai:	Aínsa	Oo:	Oo (localité du Luchonnais)
AR:	Argelès-Gazost	OR:	Orthez
ARR:	Arreau	P:	Pau
B:	Bielsa	PA:	Pamiers
BA:	Bayonne	PE:	Perpignan
BB:	Bagnères-de-Bigorre	PM:	Prats-de-Mollo
BO:	Bosost	PR:	Prades
B.-O:	Bourg-d'Oueil	Q:	Quillan
C:	Carcassonne	Qu:	Quillan
CA:	Castelnaudary	Qu:	Quérigut
CAN:	Canfranc	R:	Ribas-de-Freser
CAU:	Cauterets	S:	Salardú
CE:	Ceret	S-B:	Saint-Bertrand-de-Comminges
F:	Foix	S-BE:	Saint-Béat
G:	Gerona	S-D-U:	Seo-de-Urgel
H:	Huesca	S-G:	Saint-Gaudens
HF:	Hospice de France	S-Gi:	Saint-Girons
L:	Limoux	S-L:	Saint-Lary
LA:	Laruns	S-M:	Sainte-Marie-de-Campan
LE:	Lérida	SP:	Super-Bagnères de Luchon
LO:	Lourdes	T:	Toulouse
LU:	Bagnères-de-Luchon	TA:	Tarbes
M:	Mont-Louis	V:	Viella
MO:	La Mongie	VA:	Vieille-Aure
MON:	Montréjeau	VI:	Vicdessos
MU:	Muret	Z:	Zaragoza
N:	Narbonne		

Cols et points frontaliers

1:	Perthus	11:	Aragnouet
2:	d'Ares	12:	Gavarnie ou de Bujaruelo
3:	Bourg-Madame	13:	Aubisque
4:	Puymorens	14:	Pourtalet
5:	Portillon de Burbe	15:	Somport
6:	Portet-d'Aspect	16:	Benasque
7:	des Ares	17:	Bonaigua
8:	Peyresourde	18:	Pierre-Saint-Martin
9:	Aspin	19:	Larrau
10:	Tourmalet	20:	Espéguy