Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique

Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève

Band: 23 (1974)

Artikel: Rechererches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées

Autor: Küpfer, Philippe

Kapitel: Considérations générales

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-895454

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Considérations générales

Les résultats exposés en détail ci-dessus, ceux qui ont paru dans nos publications antérieures (Küpfer 1968, 1969, 1971a, 1971b, 1971c, 1972a, 1972b: Küpfer & Favarger 1967: Favarger & Küpfer 1968, 1969, 1970), enfin les données que, faute de temps, nous n'avons pas pu exploiter à fond et qui figurent aux tableaux I et II ou qui feront l'objet de travaux futurs [*Aethionema* sp., *Senecio* gr. *doronicum, Saxifraga androsacea, Veronica* gr. *teucrium,* etc.], nous permettent de déduire un certain nombre de faits et d'hypothèses que nous allons discuter. Ici encore (cf. p. 18), il ne nous paraît pas opportun de séparer totalement les résultats cytologiques des données chorologiques ou taxonomiques, car dans une recherche comme la nôtre ces divers domaines se chevauchent en grande partie.

Notre enquête a porté sur quelque 360 taxons répartis en 1900 populations. Si dans bon nombre d'espèces ou groupes d'espèces, le caryotype (dans la mesure où il a pu être analysé) nous a paru très stable [exemples: *Adonis pyrenaica, Anemone narcissiflora, Pulsatilla alpina, Ranunculus seguieri, Artemisia petrosa, Tanacetum alpinum* f. *minimum* (4*x*), etc.] et le nombre chromosomique constant, il faut reconnaître que dans de très nombreux cas, nous avons observé une variation intraspécifique polyploïde, aneuploïde ou dysploïde. Il est vrai que nous avons dirigé tout particulièrement notre attention sur des cas de ce genre, car ce sont eux qui permettent de tirer les conclusions les plus intéressantes au double point de vue de la phylogénie et de la géobotanique historique. Enfin, dans quelques cas, le nombre chromosomique s'est révélé constant, mais le caryotype différait d'une population à l'autre (Crocus albiflorus) ou entre deux espèces voisines [*Adonis pyrenaica* – *A. distorta* (Küpfer, non publié)].

Concernant la polyploïdie intraspécifique, il est toujours intéressant de chercher à savoir si elle représente une auto- ou une allopolyploïdie. Bien que la frontière entre ces deux types extrêmes soit de nos jours devenue plus floue qu'à l'époque où Kihara & Ono (1927) ont pour la première fois établi cette distinction, nos recherches montrent que dans la plupart des cas observés, les races polyploïdes se comportaient comme des autopolyploïdes. D'une part, en effet, leur méiose présentait un nombre plus ou moins élevé de multivalents [*Koeleria vallesiana* (4*x* et 6*x*), *Festuca paniculata* (4*x*), *Silene ciliata* (4*x* et 20*x*), *Silene boryi* (4*x*), *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (4*x*), *Jasione perennis* (4*x*), *Tanacetum alpinum* (4*x*), etc.]. D'autre part, les différences morphologiques séparant le diploïde du ou des polyploïdes de la même espèce étaient très faibles, voire insignifiantes. Il en est ainsi des *Minuartia sedoides, Arenaria grandiflora, Aethionema saxatile* s. str., *Veronica bellidioides,* etc. Chez l'*Anthericum liliago,* si le var. *liliago* diffère assez nettement des var. *multiflorum* et *sphaerocarpum* diploïdes, il est en revanche très semblable, sinon identique, au diploïde de l'Espagne orientale (Camarena de la Sierra). Là encore, une origine par autopolyploïdie paraît des plus vraisemblable. Ceci donnerait raison à Müntzing (1936) qui voyait dans l'autopolyploïdie une des voies les plus fréquentes suivies par la microévolution pour donner naissance à des taxons nouveaux. Que ces autopolyploïdes soient plutôt des poly-

ploïdes intervariétaux (Stebbins, 1947) [= allopolyploïdes géniques de Straub, 1953] paraît assez probable, mais nous n'avons pas encore en main tous les arguments qui nous permettraient d'en fournir la preuve. En mettant l'accent sur le rôle joué par ces derniers dans la sélection naturelle, Stebbins (l.c.) ne s'inscrit pas en faux contre les idées de Müntzing (l.c.), mais tend plutôt à les préciser, tout en restreignant la portée des autopolyploïdes stricts qui doivent être fort rares dans la nature.

L'allopolyploïdie paraît en revanche extrêmement rare dans notre matériel. Hormis le cas des *Viola diversifolia* et *Hormathophylla lapeyrousiana*[1] pour lesquels nous avons imaginé une origine par amphidiploïdie, seul l'*Oxytropis halleri* subsp. *halleri* ($4x$) diffère assez nettement du subsp. *velutina* ($2x$) pour qu'il soit nécessaire d'invoquer la participation d'un autre taxon dans sa genèse. L'absence de multivalents lors de la division hétérotypique du subsp. *halleri* parle dans le même sens.

Au sujet du *Viola diversifolia,* on pourrait d'ailleurs objecter que l'amphidiploïdie, qui suppose à l'origine un croisement, n'est guère probable chez les Violettes de la section *Melanium* où la biologie florale favorise l'autofécondation. En effet, le style est recourbé en "s" à l'intérieur de la gorge de la corolle et les anthères s'appuyent contre les papilles stigmatiques. Pourtant il n'en reste pas moins vrai que les hybrides sont relativement fréquents, même entre espèces appartenant à des groupes différents et caractérisées par des nombres de base distincts (voir en particulier Hegi, vol. 5/1, 1925). Récemment encore, Merxmüller & Haesler (in Merxmüller, 1974) ont signalé un hybride fertile entre les *V. arvensis* Murray ($2n = 34$) et *V. corsica* Nyman subsp. *ilvensis* (W. Becker) Merxm. ($2n = 52$) dont le nombre zygotique $2n = 42$ proviendrait selon eux de la stabilisation, accompagnée de la perte d'un chromosome, du caryotype hybride à $2n = 43$. Personnellement, nous avons réalisé avec une relative facilité l'hybride *V. eugeniae* Parl. ($2n = 34$) x *V. diversifolia* (DC.) W. Becker (sippe des Pyrénées orientales à $2n = 34$). Si les deux sippes offrent la même valence chromosomique, elles se rapportent à des groupes différents, respectivement aux *Altaicae* et aux *Valderiae.* De plus, nous avons découvert dans les Abruzzes un nouvel hybride qui impliquait la participation du *V. magellensis* Porta & Rigo ex Strobl ($2n = 22$) et du *V. eugeniae* ($2n = 34$). A noter que les deux espèces ne possèdent ni le même nombre chromosomique, ni la même écologie et que par surcroît elles ne sont pas affines. Sur les trois individus hybrides analysés, deux présentaient bien le nombre chromosomique intermédiaire ($2n = 28 = 11 + 17$), alors que le dernier, à $2n = 45$, résultait de la conjugaison d'un gamète haploïde à $n = 11$ du *V. magellensis* et d'un gamète non réduit à $n = 34$ du *V. eugeniae.* La réunion de gamètes non réduits des deux parents ou le redoublement du nombre chromosomique de l'hybride à $2n = 28$ réaliserait une nouvelle amphidiploïdie dont serait peut-être issu un nombre de base secondaire stable ($x' = 28$). Les exemples ci-dessus démontrent en tout cas que l'hypothèse de l'amphidiploïdie pour expliquer la diversification des nombres de base dans la section *Melanium* ne doit pas être écartée à priori, en dépit de la morphologie particulière du gynécée et de l'androcée. Il n'est donc pas exclu de penser qu'au sein des *Valderiae,* le caryotype à $2n = 34$

[1] Encore que dans le cas de l'*Hormathophylla lapeyrousiana,* l'amphidiploïdie ne soit pas l'hypothèse la plus probable.

procède d'une amphidiploïdie entre taxons ancestraux à $2n = 20$ et $2n = 14$ comme nous l'avons supposé précédemment (Küpfer, 1971a).

Chez quelques-unes des races polyploïdes que nous avons étudiées, l'autopolyploïdie s'accompagne de phénomènes de stérilité (stérilité pollinique et carpellaire partielle): *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* (4*x*) et *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* (4*x* et 5*x*). Nous avons de sérieuses raisons de penser que ces plantes se reproduisent par apomixie au moins facultative, comme les espèces d'autres sections du genre *Ranunculus.* L'apomixie doit être la règle dans les populations pyrénéennes, cantabriques, ainsi que dans certaines populations alpiennes du *Poa cenisia* s.l. (incl. *P. fontqueri*), puisque nos recherches montrent qu'elles sont heptaploïdes et offrent une microsporogenèse fortement perturbée et un pollen en partie irrégulier (la proportion de microspores avortées semble toutefois plus faible que dans l'exemple des Renoncules). En revanche, chez le *Nardus stricta,* considéré comme un taxon apomictique à pollen en tout ou en partie avorté, nos recherches montrent que cette propriété varie d'une population à l'autre et que certaines d'entre elles (Sierra de Gredos) présentent un pollen presque normal.

L'aneuploïdie intraspécifique paraît liée soit à l'autopolyploïdie soit à des phénomènes d'hybridation. Chez les races présumées autopolyploïdes des *Koeleria vallesiana* [4*x* (Pl. Id) et 6*x*], *Senecio doronicum* [4*x* et 6*x*] et *Anthemis* gr. *montana* [4*x*, 6*x* et 8*x*], l'aneuploïdie paraît être relativement fréquente. Comme nous l'avons observé à plusieurs reprises, elle procède alors de la séparation inégale d'un multivalent. 25% des individus tétraploïdes du *Koeleria vallesiana* sont affectés de polysomie. Chez l'*Anthemis* gr. *montana,* l'amplitude de la variation peut être assez grande. Dans la population tétraploïde de l'Espinouse (Hérault) que nous avons étudiée, la valence zygotique variait entre $2n = 35$ et $2n = 39$, offrant tous les intermédiaires, alors que dans une population de la Peña Prieta (sud des Picos de Europa), supposée octoploïde ($2n = 72$), nous n'avons trouvé aucun individu euploïde, les caryotypes étant respectivement à $2n = 66, 68, 70$. Enfin l'hypo- ou l'hyperpolyploïdie est presque la règle chez les *Thalictrum minus* pyrénéens à $2n =$ c. 84 où la valence est comprise entre $2n = 82$ et $2n = 89$ chromosomes. En revanche, la syndèse très régulière, sans aucun multivalent, de l'*Anthericum liliago* a pour corollaire une constance beaucoup plus grande du caryotype. Seuls trois individus sur plus de cent étudiés possédaient un ou deux chromosomes surnuméraires du type *A*. Mentionnons aussi le cas des populations centro-pyrénéennes du *Viola diversifolia* où nous attribuons l'aneuploïdie à des hybridations. Toutefois, dans ce processus le partenaire du parent à $2n = 34$ reste encore à préciser. Quoi qu'il en soit, nous n'avons pas affaire ici à une dysploïdie, mais à une variation à l'échelle individuelle du nombre chromosomique entre les pôles $2n = 34$ et $2n = 52$.

Que la dysploïdie ait joué un rôle dans la différenciation des flores orophiles auxquelles nous nous sommes intéressé, est prouvé par l'exemple des Iberis bisannuels d'éboulis, où les taxons endémiques alpiens ont $n = 9$, ceux de la Péninsule ibérique et des Pyrénées $n = 7$. Ce phénomène doit cependant être très ancien puisqu'il s'est manifesté au niveau intragénérique et non intraspécifique. La dysploïdie a sans doute aussi joué un rôle important dans la différenciation des nombres de base chez les Violettes de la section *Melanium,* en particulier dans les Alpes, où pourtant elle est associée à l'amphidiploïdie (voir ci-dessus). La différenciation d'un caryotype hypotétraploïde à $2n = 48$ chez le *Leontopodium*

alpinum, dérivé du nombre primitif $2n = 52$,[1] est selon toute vraisemblance très ancienne aussi. Tout porte à croire en effet que la valence à $2n = 48$ est apparue avant le passage du *Leontopodium alpinum* des Alpes vers les Pyrénées ou tout au moins avant la séparation définitive des populations pyrénéennes et alpiennes. En revanche, la dysploïdie est beaucoup plus récente chez les *Carduus defloratus* (Favarger & Küpfer, 1970) et *Sideritis* gr. *hyssopifolia* où elle paraît liée à des modifications structurales et à des hybridations. Cette hypothèse se révèle en tout cas bien probable dans le cas du *Carduus defloratus* (travail en cours avec C. Favarger). Dans ces deux exemples, il est aussi intéressant de remarquer que la dysploïdie affecte le domaine de l'aire le plus étendu, celui où chaque taxon offre la plus grande variation morphologique (Alpes pour le *Carduus defloratus,* Pyrénées pour le *Sideritis* gr. *hyssopifolia*). Ces derniers exemples sont à rapprocher du cas des *Erysimum* alpins étudiés par Favarger (1972a) chez lesquels les populations pyrénéennes (la plupart, sinon toutes) ont $n = 13$, alors que dans les Alpes, les nombres de base représentés sont $n = 9$ et $n = 7$.

En revanche, dans le genre *Kernera,* la dysploïdie qui paraissait établie par les travaux antérieurs n'a pas été confirmée. Au contraire, toutes les sippes affines du *K. saxatilis* offrent bien le même nombre chromosomique $2n = 14$. A ce point de vue, le genre *Kernera* se rapproche du genre monotypique Rhizobotrya et peut-être aussi du genre *Petrocallis.* Outre le nombre chromosomique, ces trois taxons partagent plusieurs caractères morphologiques, en particulier ceux des fruits. Il n'est donc pas exclu qu'ils possèdent un ancêtre commun.

Le point de vue taxonomique

Comme nous l'avons souligné dans notre introduction, nous avons apporté un grand soin à l'étude morphologique et écologique des taxons étudiés et de leurs races chromosomiques et nous nous sommes efforcé toutes les fois que cela était possible d'en tirer les conclusions taxonomiques et nomenclaturales qui s'imposaient. En revanche, nous avons renoncé à distinguer par un binôme particulier des races chromosomiques non morphologiquement distinctes du type. Nous sommes d'accord sur ce point avec Favarger (1956) lorsqu'il affirme que le statut taxonomique des races chromosomiques doit varier de cas en cas, de la forme ou de la variété à la sous-espèce ou à l'espèce.

Nos observations appuyées par des comptages chromosomiques nous ont permis de débrouiller un certain nombre de groupes complexes qui posaient encore de sérieux problèmes taxonomiques. Mentionnons en particulier le groupe des *Ranunculus pyrenaeus – R. angustifolius* et celui des *Oxytropis foucaudii – O. halleri – O. campestris* où Leins & Merxmüller (1966), il est vrai, avaient fort bien posé les jalons. Nos études nous ont permis de déceler des taxons jusqu'ici méconnus, tels que:

[1] Se fondant sur la découverte d'un *Leontopodium* [*L. leontopodinum* (DC.) Hand.-Mazz.] à $2n = 24$ chromosomes, Podlech & Dieterle (1969) pensent que les caryotypes à $n = 12$ dérivent de ceux à $n = 13$. Chez le *L. alpinum,* nous admettons un phénomène semblable, mais à l'échelle tétraploïde. On aurait donc ce fait assez curieux que la dysploïdie affecte les deux degrés de polyploïdie et que dans les deux cas, le caryotype s'est stabilisé sur un nombre de base secondaire multiple de 12 ($n = 13 \rightarrow n = 12$, $n = 26 \rightarrow n = 24$).

Anthericum liliago var. *multiflorum*
Anthericum liliago var. *sphaerocarpum*
Paronychia kapela subsp. *galloprovincialis*
Paronychia kapela subsp. *baetica*
Ranunculus plantagineus subsp. *occidentalis*
Ranunculus parnassifolius subsp. *favargeri*
Ranunculus parnassifolius subsp. *heterocarpus*[1]

Elles nous ont permis de réhabiliter le *Ranunculus angustifolius,* en donnant à ce binôme son sens véritable. Enfin, nous avons procédé à une révision (au moins partielle) du genre *Hormathophylla.*

Nous voudrions insister ici sur le fait que c'est une étude cytologique précise qui nous a mis sur la piste de taxons nouveaux, comme elle nous a permis de mettre de l'ordre dans des groupes complexes. Mais l'analyse cytologique est inséparable de recherches sur la morphologie des plantes dans leur milieu naturel, sur leur écologie et leur distribution. Conçue ainsi, la biosystématique est non seulement une discipline à part, riche de signification sur les processus de l'évolution, mais elle permet d'approfondir la taxonomie classique tout en la renouvelant par ses méthodes.

Les taxons que nous avons cru devoir conserver ou distinguer nous paraissent naturels. Or, la distinction d'entités naturelles n'est pas seulement utile à un point de vue théorique ou philosophique, mais elle revêt un intérêt pratique considérable pour les disciplines qui s'appuyent sur la taxonomie, par exemple pour la phytosociologie et l'écologie. Dans un relevé phytosociologique, le *Ranunculus angustifolius* n'a pas du tout la même signification que le *R. pyrenaeus;* il en est de même des subsp. *parnassifolius* et subsp. *favargeri* du *Ranunculus parnassifolius* ou encore des *Oxytropis foucaudii* et *O. halleri.* Aussi espérons-nous que nos résultats auront quelque intérêt pour les botanistes et phytosociologues tant pyrénéens qu'alpiens.

Problèmes cytogéographiques

Nous avons souligné ci-dessus que dans un assez grand nombre d'espèces linnéennes (34 en tout), nous avions mis en évidence plusieurs valences chromosomiques. Dans 18 espèces, ce phénomène n'avait pas été observé auparavant; pour d'autres espèces encore, nous avons découvert d'autres valences, s'ajoutant à celles déjà mises en évidence par les auteurs qui nous ont précédé.

Une première remarque s'impose: lorsque dans le domaine étudié, une espèce se signale par l'existence de plusieurs nombres chromosomiques, cette variation n'est presque jamais erratique, en ce sens que dans une population donnée, il est très rare de rencontrer des individus appartenant à plusieurs valences différentes. Il s'agit alors soit de polyploïdes occasionnels au sein d'une population diploïde (*Crocus albiflorus,* Zermatt), soit d'une zone de contact entre les aires respectives de deux races différant par leur degré de polyploïdie (*Silene ciliata* aux Picos de Europa, Blackburn 1933). Dans l'immense majorité des cas, on se trouve en

[1] Il se trouvera très probablement encore des taxons à décrire dans les cercles d'espèces que nous avons étudiés, mais que le temps nous a empêché de traiter ici de façon détaillée (par exemple dans le *Viola diversifolia*).

présence de populations homogènes occupant un domaine propre, géographique et (ou) écologique. Autrement dit, nous avons affaire à des "races chromosomiques" au sens où l'a toujours entendu Favarger (1956, etc.). De bons exemples de races purement géographiques (c'est-à-dire présentant en gros, dans le domaine considéré, les mêmes exigences écologiques) sont les races di- et polyploïdes des espèces suivantes: *Agrostis rupestris, Paronychia kapela, Minuartia sedoides, Silene ciliata, Silene graminea, Ranunculus plantagineus, Tanacetum alpinum,* etc.

Dans la flore alpienne, Favarger (1964c) a insisté sur le fait que la distribution comparée des races chromosomiques d'une même espèce se laissait ramener à quelques grands types, tels la pseudo-vicariance occidentale-orientale ou australe-septentrionale. Toutefois, il faut bien reconnaître que ce jugement reposait parfois sur un échantillonnage assez faible de populations, par conséquent sur des bases un peu fragiles. Il en était de même de nos premières publications où les rapports entre les flores orophiles des Alpes et des Pyrénées, envisagés sur une vingtaine de populations d'une même espèce, semblaient eux aussi se ramener à des lois simples. Un des objectifs de notre travail a été d'éprouver, au moyen d'un échantillonnage aussi vaste que possible, dans quelle mesure nos premières hypothèses et celles de Favarger se vérifieraient ou s'il n'était pas nécessaire de les amender quelque peu. Ces prospections détaillées ont fait ressortir beaucoup de faits très intéressants et parfois inattendus.

L'examen des cartes de distribution figurant dans la partie générale de notre travail révèle d'emblée une très grande diversité. Cela n'a d'ailleurs rien de surprenant, car la chorologie nous apprend chaque jour qu'il n'y a pas deux espèces linnéenes qui aient des aires exactement superposables. Dans certains groupes, la distribution des races chromosomiques est apparue très complexe. Si dans une partie de leur aire les types di- et polyploïdes s'excluent de leurs territoires respectifs, dans d'autres secteurs, ils peuvent coexister, bien qu'en général ils soient alors séparés, soit verticalement, soit par leurs préférences écologiques. Le comportement des deux races chromosomiques dans ces zones de contact est très instructif. Très souvent, une espèce peut offrir une écologie assez souple lorsqu'elle n'a pas à souffrir de la concurrence d'une sippe voisine, alors que partout où elle se trouve en compétition avec une autre race, elle présente des exigences précises. Ainsi, dans les régions de la chaîne cantabrique où les *Silene ciliata, Ranunculus parnassifolius* et *Jasione levis* Lam. (= *J. perennis* L.) sont représentés par une seule sippe, celle-ci s'observe à des altitudes et dans des stations variées alors que dans les Picos de Europa où deux races s'affrontent, chacune d'elle a sa distribution propre. Il est intéressant de constater que dans ces trois exemples les individus les plus alticoles sont diploïdes à 2400 m à la Peña Vieja alors que les tétraploïdes se rencontrent quelque 600 m plus bas aux environs d'Aliva. Nous avons donné ailleurs (Küpfer, 1972b) d'autres exemples semblables. Ils pourraient d'ailleurs être multipliés (*Koeleria vallesiana* sur le versant aragonais des Pyrénées, *Coronilla minima* L. en Catalogne, *Festuca paniculata* dans la chaîne cantabrique, etc.).

Ces cas de distribution en "mosaïque" n'ont pu être analysés encore dans le détail et ils exigeraient des études expérimentales (hybridations, essai de reconstitution des taxons polyploïdes, étude cytologique des polyhaploïdes). Pour le moment leur déterminisme nous paraît si complexe qu'il échappe à toute tentative de schématisation. Ils ne sont cependant pas les plus fréquents dans le matériel que nous avons examiné, et certaines "lois" semblent tout de même se dégager

de l'étude comparative de la distribution des races chromosomiques dans le domaine touché par notre travail.

a) La pseudo-vicariance du type alpino-planitiaire

Des grands types proposés par Favarger (1964c), il semble que ce soit le mieux assuré et celui dont la portée est la plus générale. Si dans les Alpes, le *Lotus alpinus* (DC.) Schleicher diploïde vit à l'étage alpin et se trouve remplacé dans les basses montagnes et le Plateau suisse par le tétraploïde *Lotus corniculatus* L., il en est de même aux Pyrénées et dans la Sierra Nevada, avec cette seule réserve que dans ce dernier massif montagneux, le *Lotus alpinus* est remplacé par le *Lotus glareosus,* taxon très affine. Aux Picos de Europa en revanche, les Lotiers orophiles sont tous tétraploïdes.

Dans les Alpes, au cas des Lotiers, Favarger (1962b) ajoute ceux des Flouves et du Céraiste des champs auxquels on peut joindre, d'après nos recherches, celui de l'*Aethionema saxatile* (L.) R. Br. s. str. Chose curieuse, ces exemples ne sont pas valables pour les Pyrénées où l'*Anthoxanthum alpinum* semble ne pas exister, du moins sous sa forme diploïde, et où manque le *Cerastium arvense* L. subsp. *strictum* (L.) diploïde, ce dernier étant remplacé jusqu'à l'étage alpin, par le *C. arvense* L. subsp. *arvense* tétraploïde. En revanche, nous avons découvert des populations diploïdes dans le centre (Sierra de Gredos) et l'est de l'Espagne (Sierra de Javalambre, Moncayo). Le tétraploïde ne semble toutefois pas exclu de ces régions puisque nous l'avons récolté à moyenne altitude au Moncayo. Quant à l'*Aethionema saxatile,* il n'est représenté dans les Pyrénées que par sa race tétraploïde (P.-A., Urdos; Aude, gorges de l'Aude) qui ne dépasse sans doute pas 800 à 1000 m d'altitude. Aux étages supérieurs, il est remplacé par un autre taxon, diploïde, l'"*Ae. ovalifolium* DC.", dont le binôme reste à préciser, mais qui entre dans le cercle d'espèces des *Ae. monospermum* R. Br., *Ae. pyrenaicum* Bout. et *Ae. thomasianum* Gay. Dans l'espèce *Anthericum liliago,* une pseudo-vicariance d'un type subalpin-alpin et planitiaire se manifeste dans les deux chaînes (Alpes et Pyrénées).

Chez les *Coronilla minima* L. (fig. 54), *Galium harcynicum* Weigel et *Jasione levis* Lam. (fig. 60), les races orophiles diploïdes n'ont été décelées jusqu'ici que dans les Pyrénées ou certaines montagnes de la Péninsule ibérique. La dernière espèce ne parvient pas jusque dans les Alpes, la deuxième n'y est signalée qu'avec un point d'interrogation, alors que la première n'existe dans ce massif que sous ses formes polyploïdes, l'une inféodée aux vallées sèches intra-alpiennes à climat continental (hexaploïde), l'autre aux Alpes et Préalpes austro-occidentales (tétraploïde). Le cas des *Coronilla minima* et *J. levis* (diploïdes en certaines stations alticoles pyrénéennes ou ibériques mais polyploïdes aux altitudes inférieures) représente en quelque sorte le pendant de celui des *Anthoxanthum* et des *Cerastium,* à la différence près que l'aire de la race diploïde paraît plus étroite, chez la Coronille en particulier, que chez les Flouves ou les Céraistes.

La pseudo-vicariance alpino-planitiaire n'implique pas nécessairement une filiation directe entre l'orophyte diploïde et son taxon de substitution. Dans certains cas, la participation d'une autre sippe doit être envisagée. Ainsi les recherches récentes donnent à penser que l'*Anthoxanthum odoratum* tétraploïde ne dérive pas de l'*A. alpinum* par une simple autopolyploïdisation mais qu'un taxon méditerranéen, diploïde et vivace, a sans doute pris part à sa genèse (voir aussi p. 278).

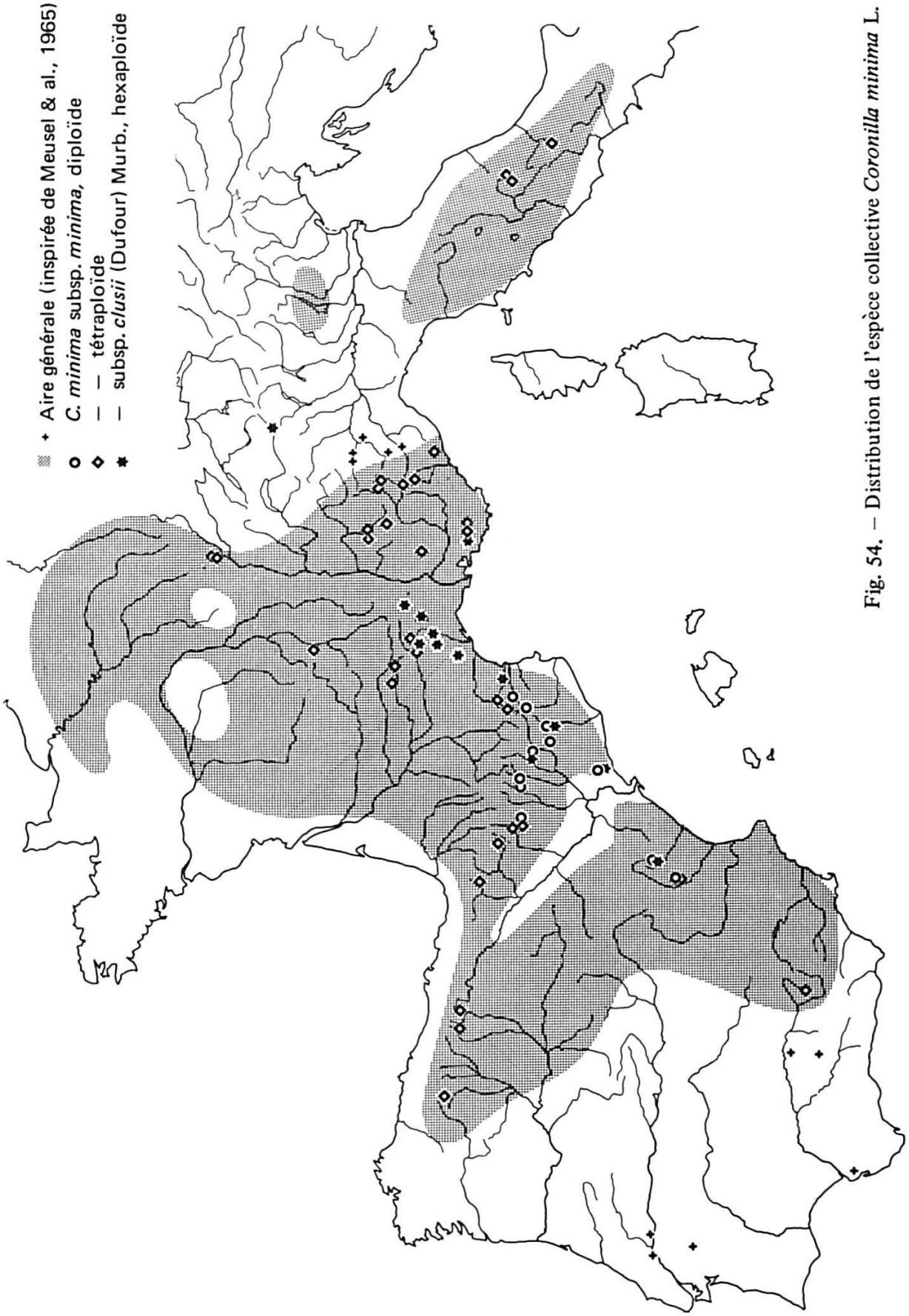

Fig. 54. – Distribution de l'espèce collective *Coronilla minima* L.

Quoi qu'il en soit, la pseudo-vicariance alpino-planitiaire, attestée par une dizaine d'exemples, souligne l'ancienneté des flores orophiles par rapport à la flore actuelle des plaines environnantes. Comme l'histoire de chacun des taxons est différente, et que l'histoire des diverses chaînes envisagées n'est pas non plus la même, il n'est guère étonnant que ce soient tantôt les Alpes, tantôt les Pyrénées, et plus rarement les deux massifs qui aient servi de refuge à des groupes anciens diploïdes.

Dans notre dition, l'ancienneté relative de la flore orophile est encore soulignée par le cas des *Iberis* bisannuels à $x = 9$ des Alpes occidentales *(I. aurosica, I. candolleana, I. nana)* et de France méridionale (*I.* gr. *intermedia*) qui ne relève cependant pas de la pseudo-vicariance. L'identité de leur nombre chromosomique et de leur type biologique ainsi que leur morphologie comparable témoignent clairement de leur parenté. En revanche, en l'absence de tout phénomène de polyploïdie, on ne dispose d'aucun renseignement permettant de préciser leurs rapports phylétiques. S'agit-il d'espèces vicariantes dérivées d'un taxon ancestral à grande amplitude écologique? Au contraire, les sippes planitiaires ne représentent-elles que des écotypes des populations orophiles ou est-ce la relation inverse qui est la plus proche de la vérité?

D'après les recherches de Puech (1968) sur les conditions de germination et la phénologie de l'*Iberis intermedia* subsp. *prostii*[1] (Soyer-Willemet ex Godron) Rouy & Fouc., seule une postmaturation hivernale par des températures inférieures à -10° C assure à ce taxon un taux de germination élevé et une floraison plus précoce. Une telle exigence, pour une espèce inféodée aux régions soumises à un climat de transition mais à régime méditerranéen dominant, trahit à nos yeux une origine alpine, à partir d'un orophyte ancestral à $x = 9$. Par différenciation graduelle, ce dernier a produit, outre les taxons alpins *I. aurosica, I. candolleana* et *I. nana,* une ou plusieurs sippes qui furent refoulées à basse altitude par les glaciations. Elles trouvèrent sur les massifs marginaux (Cévennes pour l'*I. intermedia* subsp. *prostii,* Dauphiné pour l'*I. intermedia* subsp. *timeroyi* (Jordan) Rouy & Fouc., Franche-Comté pour l'*I. contejeanii* Billot, cf. tableau 2) les conditions propices à leur développement. Lors du réchauffement postglaciaire, certaines colonies persistèrent dans les biotopes les plus favorables. Le gradient morphologique assez large de l'*I. aurosica,* chez lequel les individus des stations abyssales rappellent par leur habitus l'*I. intermedia,* semble confirmer notre hypothèse. La différenciation encore incomplète des sippes planitiaires à floraison généralement tardives, gravitant autour de l'*I. intermedia,* témoigne d'ailleurs de leur jeunesse. Chaque population présente ses caractères propres, phénomène qui est illustré par une taxonomie des plus embrouillées et les nombreux jordanons[2] décrits. Rappelons encore que l'*I. spathulata* ($2n = 14$), endémique pyrénéen, n'a en revanche aucun lien de parenté direct avec les sippes alpiennes ou cévenoles (Küpfer, 1971b).

b) La pseudo-vicariance du type occidental-oriental ou oriental-occidental

Dans la flore alpienne, Favarger (1962b) a défini une pseudo-vicariance du type occidental-oriental attestée aujourd'hui par une quinzaine d'exemples différents

---

[1] D'après nos recherches, l'*I. intermedia* subsp. *prostii* a bien $2n = 18$ chromosomes et non pas $2n = 22$ comme l'a indiqué Puech (1963).

[2] Une étude approfondie des *Iberis* d'Europe austro-occidentale est en cours à Neuchâtel.

(*Senecio incanus* L. et *S. carniolicus* Willd., etc.). Nos recherches permettent d'ajouter aux listes de cet auteur le cas du *Ranunculus plantagineus* avec ses deux sous-espèces: l'une diploïde (subsp. *occidentalis*), des Alpes austro-occidentales et des Préalpes occidentales, et l'autre, tétraploïde (subsp. *plantagineus*), occupant tout le reste de l'aire (cf. p. 163 et sq).

La pseudo-vicariance occidentale-orientale dans les Alpes est-elle suffisamment fondée ou bien ne peut-elle se ramener au type suivant, c'est-à-dire à la pseudo-vicariance australe-septentrionale (voir ci-dessous) dont elle ne serait qu'un cas particulier (pseudo-vicariance sud-ouest – nord-est)? ou bien encore, ne peut-on penser que les polyploïdes occupent plutôt une situation centrale dans les Alpes, avec races diploïdes à la fois à l'ouest et à l'est, c'est-à-dire dans les territoires qui ont joué le rôle de refuges pendant les glaciations, ainsi qu'il semble résulter des recherches en cours de Beuret (1974) sur le groupe du *Trisetum distichophyllum* (Vill.) P.B.? Nous ne saurions le dire encore. Cependant certains exemples avancés par Favarger (l.c.) doivent être amendés, en particulier le cas du *Tanacetum alpinum* (L.) Schultz-Bip. (fig. 55) qui était pourtant un des mieux documentés grâce au travail de Contandriopoulos & Favarger (1959). En effet, une population des Dolomites italiennes (Massif de la Marmolada, Col de San Pellegrino) s'est révélée diploïde et il est probable qu'une exploration plus poussée des Alpes austro-orientales fera apparaître d'autres populations diploïdes. Quoi qu'il en soit, il semble que Favarger ait eu raison en admettant qu'il y a davantage de races polyploïdes (occupant une aire quelque peu continue[1]) dans les Alpes orientales que dans les Alpes occidentales.[2] L'unique exception à la pseudo-vicariance occidentale-orientale dans les Alpes est fournie par le *Saxifraga androsacea* (fig. 59) dont la sippe ancestrale (6*x*) est limitée à la chaîne principale des Alpes orientales entre les Hohe Tauern et les Grisons, alors que les Alpes occidentales ne recèlent que le haut polyploïde (20*x*).

Favarger (l.c.) ayant admis que la formation des polyploïdes "orientaux" était due à une influence plus forte ou plus durable des glaciations dans les Alpes orientales, il était tentant de rechercher si dans les Pyrénées centrales, une différence semblable n'aurait pas provoqué la naissance de polyploïdes "centraux" ou "centro-occidentaux". En fait, dans un certain nombre de groupe, nous avons effectivement observé aux Pyrénées une pseudo-vicariance du type oriental-occidental. Ce sont:

	P.-O.	P.-C.
Agrostis rupestris (Björkman, 1960 et le présent travail)	2*x*	4*x*
Koeleria vallesiana	2*x*	4*x*
Anthyllis montana	2*x*	4*x*
Linum perenne subsp. *alpinum*	2*x*	4*x*
Senecio gr. *doronicum*	2*x*	6*x*
Anthemis gr. *montana*	4*x*	6*x*

[1] Nous laissons de côté ici les polyploïdes à distribution limitée (apoendémiques) qui se rencontrent en divers points de la chaîne des Alpes, tels l'*Arenaria ciliata* L. subsp. *bernensis* Favarger (Favarger, 1963) et semblent résulter du croisement d'une sippe restée en place et d'une sippe réimmigrée.

[2] Cette assertion a la même valeur que l'on admette comme limite entre les deux domaines, celle du Bodan au Lac de Côme (limite classique) ou celle préconisée par Merxmüller (1952, du Lac Léman au Lac Majeur).

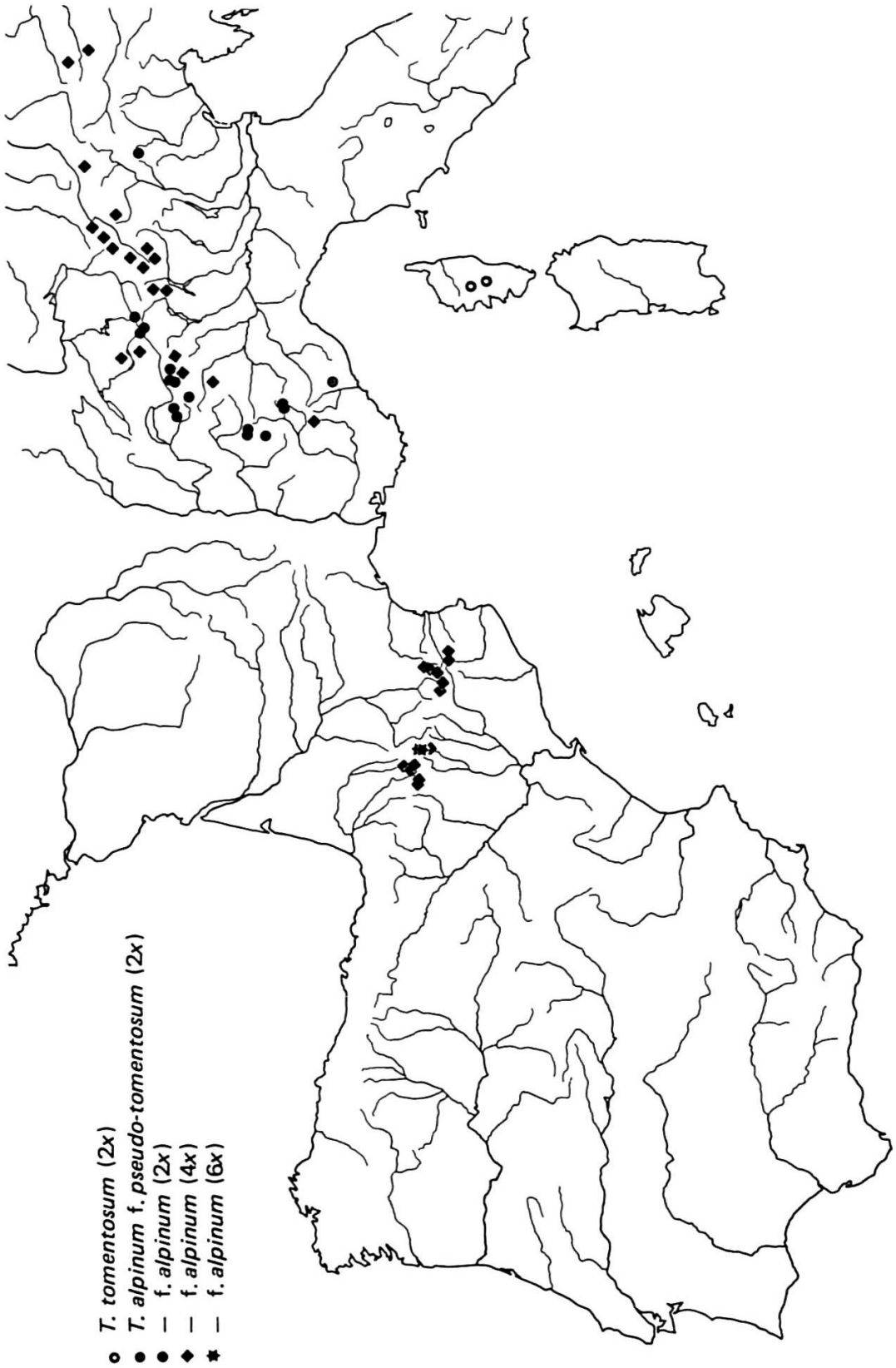

Fig. 55. – Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Tanacetum alpinum* (L.) Schultz-Bip. dans le domaine pyrénéo-alpien (les indications relatives aux populations cyrno-alpiennes sont empruntées dans leur majorité à Contandriopoulos & Favarger 1959).

	P.-O.	P.-C.
Tanacetum alpinum	4*x*	6*x*
Veronica bellidioides	2*x*	2*x*, 4*x*
Helictotrichon montanum (Gervais, 1973 et résultats personnels	2*x*	4*x*
Bupleurum ranunculoides	2*x*	4*x*

Dans les deux derniers exemples, des populations diploïdes existent dans la chaîne cantabrique, alors que pour le *Veronica bellidioides* le tétraploïde des Pyrénées centrales est cerné par le diploïde. Tout se passe donc comme si les glaciations avaient exercé un effet plus sévère sur la flore orophile des Pyrénées centrales, auxquelles il convient d'ajouter les Pyrénées ariégeoises, et comme si les taxons alpins et méditerranéo-montagnards (*Anthyllis montana* L.) s'étaient réfugiés, soit dans les Pyrénées orientales, soit dans les Prépyrénées aragonaises, soit enfin à l'ouest *(Arenaria grandiflora, Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia)* et avaient réoccupé les Pyrénées centrales après les glaciations en devenant polyploïdes (polyploïdie de migration, Favarger, 1967). Il convient aussi de souligner la présence au voisinage des régions les plus élevées des Pyrénées centrales (sud de la Maladetta) de polyploïdes localisés d'origine sans doute beaucoup plus récente, tels que *Viola diversifolia,* sippe à $2n = 34\text{-}52$ (Küpfer, 1971c), *Erysimum* gr. *pyrenaicum* à $2n =$ c. 51 (Favarger, 1972a) et *Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus* pentaploïde.

Des cas de distribution inverse, avec les diploïdes confinés à la chaîne cantabrique ou dans les Pyrénées occidentales, existent aussi, bien qu'ils soient plus rares. A nos yeux, ils marquent la progression vers le nord-est de certaines sippes d'origine ibérique. Celles-ci incapables de franchir la dépression de l'Ebre ont été contraintes de la contourner par le nord et de suivre une partie au moins de la chaîne cantabrique pour atteindre les Pyrénées par leur extrémité occidentale. Ainsi, chez le *Galium harcynicum,* le diploïde n'a été observé jusqu'ici que dans le centre et le nord-ouest de l'Espagne ainsi qu'au Portugal. Le patroendémique du *Silene ciliata* parvient à peine sur les sommités voisines des sources de l'Ebre (fig. 22) alors que le *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia* diploïde s'avance jusqu'en Navarre et dans les Pyrénées-Atlantiques (fig. 28). Quant au diploïde de l'*Arenaria grandiflora,* il atteint les Hautes-Pyrénées (fig. 25). En revanche, toutes ces espèces sont représentées exclusivement par leur race polyploïde dans les Pyrénées centro-orientales.

c) La pseudo-vicariance du type austral-septentrional

Attesté dans les Alpes par des exemples tels que *Bupleurum ranunculoides* L. et *Astragalus australis* (L.) Lam., ce type de distribution paraît bien fondé et semble avoir une portée plus générale, s'étendant aussi à la Péninsule ibérique. Dans les Alpes, le cas du *Senecio doronicum* (fig. 56) et celui du *Minuartia sedoides* s'ajoutent à ceux déjà cités par Favarger (1964c).

Dans la Péninsule ibérique, des plantes comme les *Arenaria tetraquetra* subsp. *imbricata* (2*x* en Sierra Nevada) et subsp. *tetraquetra* (hexaploïde dans les Prépyrénées aragonaises, Favarger, 1972c), *Silene boryi, Silene ciliata, Galium harcynicum,*

se rattachent au type austral-septentrional. Il nous paraît sous la dépendance de migrations dues à l'alternance des périodes pluviales et interpluviales au Quaternaire (Küpfer, 1971b). Le seul phénomène inverse que nous ayons décelé jusici se rapporte au *Valeriana tripteris* L. dont une sippe apoendémique se trouve en Sierra de Gredos, alors que Villard (1970) cite un cas analogue dans la flore alpienne, à savoir les *Leucanthemum* du grex *vulgare* Lam. Ce dernier exemple est d'ailleurs très complexe puisque Favarger (non publié) a observé des populations diploïdes au versant sud des Pyrénées et que personnellement nous trouvions dans la chaîne cantabrique (Mampodre) un hybride structural diploïde dont la méiose était affectée par des phénomènes de caténation.

d) La pseudo-vicariance du type pyrénéo-alpien ou alpino-pyrénéen

Dans certaines de nos publications antérieures, nous avions admis, sur la base d'un inventaire encore assez réduit, que ce type existait. La suite de nos recherches nous a montré que dans la plupart des cas, les phénomènes étaient plus compliqués. C'est ainsi que chez le *Ranunculus* grex *pyrenaeus,* toutes les populations pyrénéennes sont bien diploïdes, mais il existe aussi des diploïdes dans les Alpes du sud et dans les Préalpes occidentales (voir p. 169). Actuellement, il nous serait très difficile de citer un seul cas d'espèce exclusivement diploïde dans les Pyrénées et représentée dans les Alpes par des populations toutes polyploïdes. Il en est à peu près de même pour le cas inverse où seul, à notre connaissance, le couple de taxons *Draba tomentosa* Clairv. – *Draba subnivalis* Br.-Bl. n'offre que des populations diploïdes aux Alpes et polyploïdes aux Pyrénées. La remarque est d'importance, car elle signifie que dans la grande majorité des cas, le polyploïde n'a pas évincé complètement les sippes diploïdes dans la partie de l'aire où le polyploïde a pris naissance. Ainsi, lorsque le patroendémique d'une espèce collective est confiné à un seul pôle de l'aire alors que les deux chaînes partagent le polyploïde correspondant, tout porte à croire que ce dernier a passé secondairement dans la chaîne où il est seul représenté. Le phénomène inverse, soit l'origine polytopique du polyploïde aux Alpes et aux Pyrénées suivie de l'éviction du diploïde dans l'une des deux chaînes, est par surcroît très difficile à démontrer, les preuves ayant disparu. A notre avis, seul l'exemple du *Ranunculus parnassifolius* permet de penser que le tétraploïde alpien a supplanté complètement le diploïde dont il était issu. En effet, les populations alpiennes et pyrénéennes du subsp. *heterocarpus* tétraploïde se ressemblent beaucoup sans être identiques. Il n'est pas exclu que ce taxon ait passé des Pyrénées aux Alpes lors d'une première glaciation et que les populations aient ensuite divergé quelque peu. Remarquons toutefois que l'écologie très stricte de cette espèce rend l'hypothèse d'une migration à longue distance très aléatoire. Ainsi, il nous paraît beaucoup plus probable que le tétraploïde alpien s'est formé à partir d'un diploïde présent autrefois dans les Alpes et aujourd'hui éteint. Une hésitation persiste aussi au sujet du *Veronica bellidioides* (fig. 51). Sa vaste répartition sur la plupart des massifs d'Europe australe et centrale semble peu compatible avec une origine pyrénéenne (le diploïde n'a été décelé jusqu'ici que dans les Pyrénées) de toute l'espèce collective. Toutefois, grâce à son écologie plus souple que celle de l'espèce précédente, une migration de la race tétraploïde des Pyrénées aux montagnes bulgares, à travers les Alpes, n'est peut-être pas exclue.

A côté de ces quatre grands types de distribution, il en est plusieurs autres qui ne se laissent ramener à aucun des exemples examinés ci-dessus et se montrent beaucoup plus complexes.

Chez l'*Agrostis rupestris*, la sippe diploïde croît à la fois aux Tatra et dans les Pyrénées orientales. L'aire des diploïdes est coupée en deux par celle du tétraploïde qui occupe les Alpes. En outre, ce dernier a encore été observé dans les Pyrénées centrales. A la rigueur on pourrait attribuer ce phénomène aux glaciations et nous nous sommes servi plus haut de cet exemple pour souligner la différence entre les Pyrénées centrales fortement glaciées au Quaternaire et les Pyrénées orientales, relativement épargnées. Toutefois il est assez étonnant que l'*A. rupestris* diploïde ne se rencontre pas dans les Alpes du sud, à moins qu'il ait échappé jusqu'ici aux investigations.

Le cas du *Senecio* gr. *doronicum* est particulièrement intéressant. Des populations diploïdes[1] ont été décelées aux Abruzzes (fig. 56), dans les Alpes maritimes, les Cévennes méridionales, les Pyrénées et le Portugal. Celles-ci se sont différenciées en petites espèces ou variétés vicariantes: *S. doronicum* var. *arachnoideus* aux Apennins centraux, *S. gerardii* dans le sud de la France (Alpes, Cévennes, Pyrénées), *S. ruthenicus* dans le Cantal et les Causses, *S. doronicum* var. *lusitanicus* au Portugal et enfin un taxon proche du *S. doronicum* typique, mais diploïde (Alpes méridionales). Presque toutes les populations alpiennes (hormis celles du sud) sont tétraploïdes à $2n = 80$. Enfin il existe un taxon hexaploïde ($2n = 120$) dans les Mts Cantabres, les Pyrénées centrales et ariégeoises, le Cantal et le Jura méridional. En gros, force est de constater que les diploïdes sont méridionaux (voir la pseudo-vicariance australe-septentrionale p. 262), mais d'une part le tétraploïde a pénétré assez profondément aux Apennins où il semble représenter un apport alpigène et d'autre part la sippe hexaploïde s'avance très loin vers le sud-ouest. Cette sippe donne l'impression d'une atlantique-montagnarde qui a même atteint le Jura méridional en même temps que les *Sideritis hyssopifolia* L., *Dianthus monspessulanus* L., *Bupleurum ranunculoides* tétraploïde, etc. Une origine méditerranéo-montagnarde du groupe entier est fort probable. Aux Alpes, le *Senecio doronicum* appartiendrait alors à la branche méridionale de la flore arcto-tertiaire alpine de Diels (1910).

Chez l'*Arenaria grandiflora* (fig. 24) enfin, l'aire de la race tétraploïde est très disjointe (Sierra Nevada, Pyrénées orientales, Ventoux, Jura, Alpes austro-orientales, Sicile) et dans l'état actuel de nos connaissances sur cette espèce, nous ne pouvons interpréter la chorologie de ses races.

Ceci nous conduit à envisager un problème important du point de vue théorique, à savoir celle de l'origine mono- ou polytopique des races chromosomiques. Dans un travail avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1969), nous avions rompu une lance en faveur du monotopisme des espèces, mais nous avions réservé le cas des races chromosomiques. Constatons tout d'abord que dans la majorité des groupes étudiés, l'aire du ou des polyploïdes étant continue, jouxtant l'aire des races diploïdes ou parfois cernée par ces dernières, l'origine monotopique est extrêmement probable. Toutefois, dans quelques cas particuliers, l'aire de la race ou des races polyploïdes étant disjointe, il devient impossible de postuler une origine monoto-

[1] Nous appelons diploïdes les plantes à $2n = 40$ bien que 20 ne représente sans doute qu'un nombre de base secondaire.

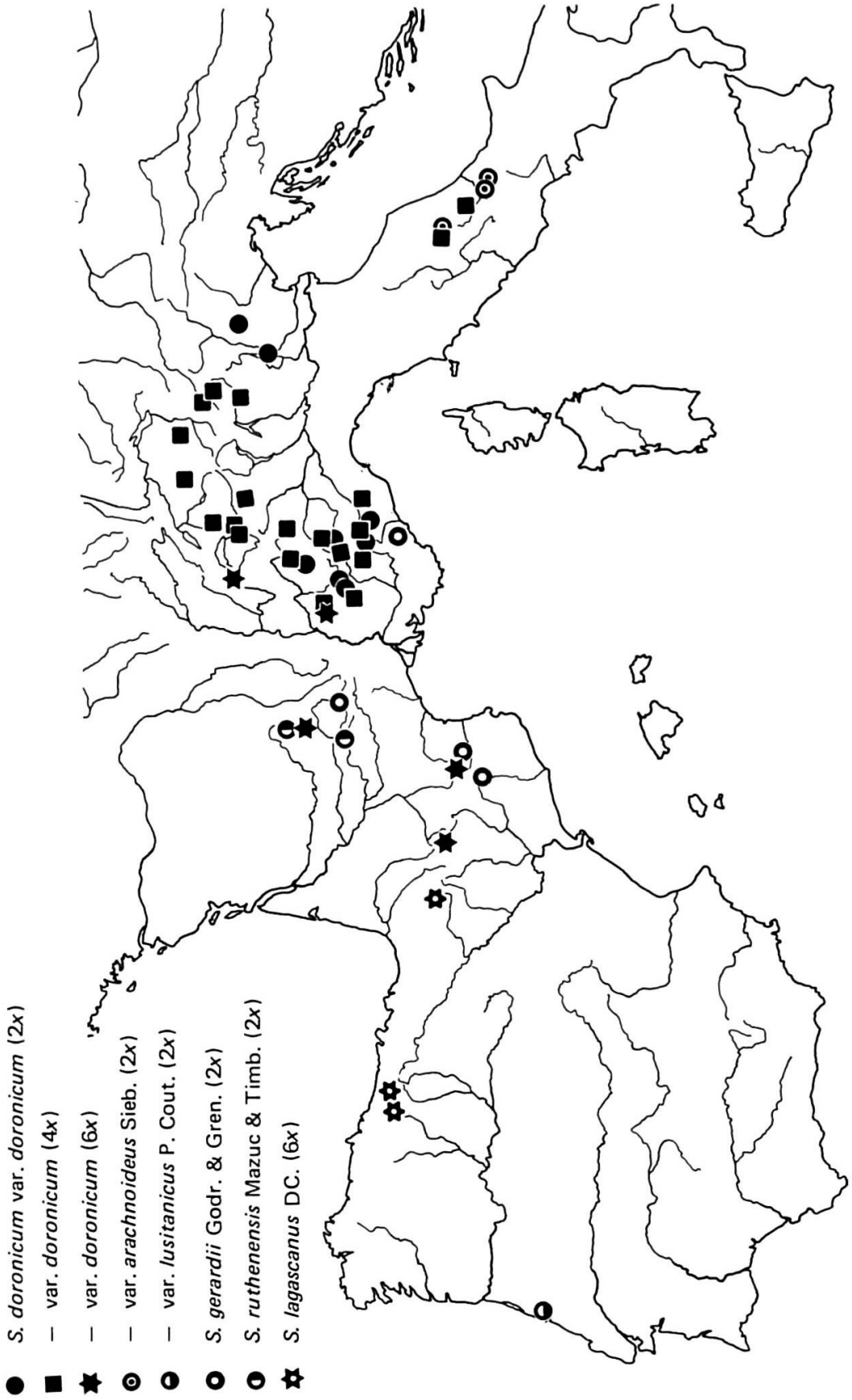

Fig. 56. – Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Senecio doronicum* L.

pique sans recourir à un certain nombre d'hypothèses accessoires, impossibles à vérifier et très subjectives.

Chez le *Linum* gr. *perenne* L., Ockendon (1968, 1971) et nous-même avons observé que le subsp. *alpinum* diploïde (à pollen tricolpé) croissait dans les montagnes du sud de l'Europe et en particulier dans les Alpes et les Pyrénées, tandis que le subsp. *montanum* (Schleicher) Ockendon, tétraploïde (à pollen hexaporé), occupait le Jura méridional et la Bavière. Mais le subsp. *alpinum,* bien caractérisé par son pollen, possède également dans les Pyrénées centrales au moins deux populations tétraploïdes qui sont indiscernables des diploïdes par la morphologie du pollen. Si donc l'on envisage les tétraploïdes du *Linum perenne* dans leur ensemble, force sera de dire que leur origine est polytopique, étant nés indépendamment en deux régions distinctes (Alpes de Bavière et Jura d'une part, Pyrénées centrales d'autre part). Les sippes diploïdes et les processus impliqués dans la polyploïdisation ne furent pas identiques dans les deux foyers. En effet, le tétraploïde pyrénéen semble un autopolyploïde du subsp. *alpinum* alors que le subsp. *montanum* pourrait avoir une origine plus complexe, comme le montre son pollen hexaporé. A l'avenir, ces deux races déjà distinctes au départ ne feront que diverger, ce qui rend très improbable l'origine d'une espèce en deux points différents. Ainsi chez le *Linum perenne,* la valence tétraploïde seule a une origine polytopique et encore, elle ne résulte pas d'une évolution parallèle puisque la polyploïdisation n'a pas suivi la même voie dans les deux cas (autopolyploïdie de la sippe centro-pyrénéenne, allopolyploïdie probable chez le subsp. *montanum*).

Les cas des *Bupleurum ranunculoides* et *Ranunculus parnassifolius* sont tout à fait superposables au précédent. L'aire très disjointe de la race hexaploïde du *Bupleurum ranunculoides* n'est pas compatible avec une origine monotopique. En effet, on voit mal comment l'hexaploïde aurait pu passer du Jura central aux Picos de Europa sans laisser des témoins dans le Jura méridional, en Auvergne ou dans les Pyrénées. L'origine indépendante des populations préalpiennes et jurasiennes d'une part et cantabrique d'autre part, attestée par leur morphologie différente, ne fait donc pas de doute. Au sujet du *Ranunculus parnassifolius,* c'est un argument d'ordre écologique, soit les exigences édaphiques très strictes de l'espèce collective, qui nous amène à stipuler une origine polytopique des tétraploïdes, mais là encore les populations alpiennes et pyrénéennes ne sont pas rigoureusement identiques.

Quant au *Ranunculus plantagineus,* la population de Corse trouvée par Gamisans (1970) se rattache selon nos recherches, à la race tétraploïde[1] (subsp. *plantagineus*) dont elle a tout à fait la morphologie. Pour expliquer sa présence en Corse, il faut supposer ou bien que la polyploïdisation a été préglaciaire et que le polyploïde a émigré des Alpes en Corse avant la rupture des derniers ponts, ou bien que l'origine du tétraploïde en Corse et aux Alpes a eu lieu de façon polytopique. Remarquons ici que ce cas ressemblerait à celui du *Poa fontqueri* avec cette différence que chez ce dernier la race primitive tétraploïde ($2n = 28$) n'existe que dans les Alpes, alors qu'il n'est pas exclu qu'il y ait encore en Corse une ou deux populations diploïdes du *Ranunculus plantagineus* (subsp. *occidentalis*). Ce cas serait alors à rapprocher de celui des *Anthoxanthum odoratum* dont deux races (diploïde et décaploïde) coexistent en Corse (Löve & Löve, 1968). Pour le *Poa*

[1] Encore conviendra-t-il d'en apporter la preuve cytologique.

fontqueri, seule à notre avis une migration peut expliquer la présence du polyploïde (octo- ou heptaploïde) dans les éboulis du Rotondo.

Quant aux races polyploïdes de l'*Arenaria grandiflora,* la seule manière plausible d'expliquer leur distribution erratique est d'admettre leur origine indépendante et cela en dépit de leur morphologie très semblable. Mais il ne s'agit ici que d'une race chromosomique peu ou pas distincte du type. Une fois le polytopisme admis, force est de reconnaître que la chorologie du complexe *A. grandiflora* ne tient pas du hasard. Si l'on fait abstraction des populations de Sicile et de Sierra Nevada, la répartition des deux races correspond en gros à une pseudo-vicariance australe-septentrionale. De plus, la présence du tétraploïde en Sicile n'a rien d'étonnant car d'autres espèces y sont représentées par des apoendémiques tels les *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link var. *gasparrinii* (Guss.) Ball & Heywood (4*x;* Favarger, 1971a), *Astragalus siculus* Biv. (4*x;* Favarger, non publié) auxquels s'ajoute l'*Aethionema* gr. *saxatile* qui n'est pas à proprement parler un apoendémique puisqu'il est apparenté aux tétraploïdes largement répandus dans la Péninsule italique. De même, en Sierra Nevada, d'autres exemples de polyploïdes isolés sont connus, à savoir les *Silene boryi* (4*x*), *Saxifraga nevadensis* Boiss. (n = 29, Favarger & Küpfer, 1968), *Sempervivum nevadense* Wale (n = 54, Favarger & Zésiger in Tutin & al. 1968). Quant aux facteurs locaux qui ont favorisé la polyploïdie dans ces deux régions, ils restent obscurs. Faut-il chercher une relation avec le volcanisme comme l'a imaginé Favarger (communication orale) dans le cas de la Sicile ou bien avec les glaciations plus sévères en Sierra Nevada que dans les autres chaînes bétiques, phénomène assorti d'échanges entre ces différents massifs? La question ne peut-être résolue sur une base aussi fragile.

En définitive, l'aire totale disjointe de certains polyploïdes nous amène à adopter l'hypothèse du polytopisme défendue par Briquet (1901), mais pour de simples races chromosomiques et non pour de véritables taxons. L'évolution cytologique brusque (polyploïdisation), comparable à une simple mutation susceptible de se réaliser dans des populations éloignées, n'est qu'une étape de la microévolution. Les diploïdes impliqués dans la polyploïdisation ne sont d'ailleurs pas toujours identiques aux deux foyers (ce qui est flagrant dans l'exemple du *Linum perenne*). Dans ce cas, les polyploïdes seront différents dès leur origine. Même s'ils sont identiques au départ, la spéciation graduelle, peut-être ralentie dans un premier temps par la valence chromosomique élevée, les amènera à diverger. Ainsi, l'évolution parallèle, si elle est vraisemblable pour le caryotype, du point de vue numérique et non pas structural, ne peut être admise sur le plan taxonomique. En effet, même en supposant que la sélection agisse de la même manière dans deux domaines (Alpes et Pyrénées) dont les facteurs climatiques et biotiques sont en définitive assez voisins et qu'elle corrige ainsi en partie le gradient initial de biotypes, la production indépendante de deux taxons identiques supposerait la réalisation indépendante, en deux régions distinctes, de nombreux évènements aléatoires équivalents (mutations, modifications structurales), ce qui est hautement improbable.

Les différents types de distribution que nous venons de discuter démontrent clairement que la répartition des races chromosomiques ne relève pas du hasard. Cette observation confirme le rôle négligeable de la zoochorie et de l'anémochorie, hormis chez les espèces, au reste peu nombreuses, qui offrent une adaptation spéciale (fruits de certaines Borraginacées, Rubiacées ou Composées). Ainsi, la dissémination accidentelle par les animaux ou le vent n'a sans doute pas contribué

beaucoup à modeler les aires des races chromosomiques et n'est pas responsable des migrations "par sauts" à longue distance. Le recours à un tel phénomène pour expliquer les aires disjointes des races polyploïdes de l'*Arenaria grandiflora,* du *Poa fontqueri* ou de l'*Anthyllis montana* serait en tout cas infondé. Notons que parmi les espèces étudiées ici, beaucoup possèdent des diaspores lourdes et dépourvues de tout appareil d'accrochage ou de vol (*Festuca paniculata, Ranunculus* sp., *Anthyllis montana, Bupleurum ranunculoides,* etc.), raison de plus pour ne pas rapporter les quelques cas de distributions erratiques à la zoochorie ou à l'anémochorie.

Cytogéographie, écologie et polyploïdisation

Avant de chercher à tirer parti de nos résultats pour éclairer les relations entre les flores alpienne et pyrénéenne, une réflexion s'impose. La distribution des races chromosomiques est-elle liée à des causes climatiques ou édaphiques actuelles? ou bien exige-t-elle pour être comprise un recours au passé et a-t-elle de ce fait une importance en géobotanique historique? Enfin, la réponse à ces questions permet-elle d'appréhender les processus impliqués dans le succès des races chromosomiques et la formation d'aires nouvelles?

Un élément qui ne ressort qu'imparfaitement du tableau 10 est l'existence de régions privilégiées quant à la proportion de diploïdes. Dans les Alpes, il s'agit non seulement des Alpes occidentales, phénomène illustré par les nombreux cas de pseudo-vicariance occidentale-orientale, mais de la plupart des massifs marginaux qui ceinturent la chaîne par le sud, des Préalpes austro-occidentales françaises et ligures aux Alpes orientales. Dans les Pyrénées, le schéma est le même à la différence près qu'ici le principal domaine réservé au diploïde est oriental. La plus haute fréquence de diploïdes s'observe ainsi sur un arc de cercle, partiellement interrompu au niveau du Tozal de Guara, qui des Pyrénées orientales, passe sur le versant méridional (Prépyrénées aragonaises) pour atteindre l'extrémité occidentale.

A noter que ces régions sont précisément les plus riches en endémiques à aire étroite (pour les Pyrénées: *Xatartia scabra, Borderea chouardii, Silene borderi,* diverses espèces de *Petrocoptis,* etc.).

Facteurs écologiques

La répartition préférentielle des sippes diploïdes sur les massifs méridionaux témoigne-t-elle des exigences hydriques, thermiques ou édaphiques plus strictes des taxons à basse valence chromosomique? ou dépend-elle de circonstances historiques?

Dans certains complexes de la flore planitiaire, les auteurs qui les ont étudiés s'efforcent d'expliquer les distributions par des causes écologiques. Par exemple, Guinochet (1946), puis Lövqvist (1956) ont fait observer que les races du *Cardamine pratensis* L. étaient sélectionnées par l'humidité du biotope, les plus hauts polyploïdes se rencontrant dans les stations les plus humides. De son côté, Durand