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: Cytogéographie, écologie et polyploïdisation

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: 16.07.2025

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

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

(1962) a tenté de rapporter la distribution en Espagne des races du complexe *Mercurialis annua* aux diverses formes du climat méditerranéen distinguées par Emberger (1942).

Abstraction faite de cas particuliers, de telles relations ne se dégagent pas de nos études. Certes, dans les populations pyrénéo-cévenoles du *Festuca paniculata*, on observe que le var. *paniculata* est un diploïde silicicole alors que le var. *fallax* est hexaploïde et calcicole. Cependant la relation n'a pas été vérifiée dans la chaîne cantabrique où le diploïde se trouve aussi sur calcaire. Un cas similaire, malheureusement insuffisamment documenté concerne le *Jasione humilis* Loisel. Sa forme la plus répandue (hexaploïde) croît sur silice (Sierra Nevada, chaîne cantabrique, Pyrénées, Auvergne), mais deux populations calcicoles du nord de l'Espagne (Pa., Peña Redonda; Hu., Turbon) se sont révélées octoploïdes (Küpfer, non publié).

La nature de la roche mère n'est toutefois pas seule en cause. Ainsi dans les Abruzzes, les var. *doronicum*, tétraploïde, et *arachnoideus*, diploïde, du *Senecio doronicum* végètent à quelques mètres de distance l'un de l'autre, mais ils ne participent pas au même groupement. Le var. *arachnoideus* est inféodé étroitement aux pelouses fermées, de faible extension, à *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B. qui sont le plus souvent cernées par des formations ouvertes, établies sur des rocailles calcaires où croît exclusivement la sippe tétraploïde.[1] Cette remarque nous amène à évoquer la question des exigences biotiques relatives des polyploïdes et des diploïdes. Existe-t-il une corrélation entre la valence chromosomique d'un taxon et le degré de recouvrement des groupements qui l'abritent? Dans le domaine étudié ici, la réponse est négative. Cependant, comme cela a déjà été remarqué ailleurs, la forme polyploïde est en général plus agressive et entre avec une fréquence plus élevée dans la composition floristique d'associations plus ou moins synanthopiques: pelouses mésophiles amendées, végétation des talus en voie de colonisation, etc. (*Lotus corniculatus* s.l., *Silene ciliata* s.l., *Veronica teucrium* s.l., *Jasione levis* s.l.). Au Picos de Europa en particulier, les formes tétraploïdes des *Silene ciliata* et *Jasione levis* marquent une préférence pour les groupements fermés alors que leurs diploïdes sont relégués dans les stations rocheuses. La relation est loin d'être absolue. Dans le cas du *Senecio doronicum*, c'est le var. *arachnoideus*, diploïde, qui s'intègre au groupement le plus fermé. De même, dans le complexe du *Festuca paniculata*, la race hexaploïde par son caractère basophile est amenée à participer avec une plus grande fréquence aux formations ouvertes.

D'une manière générale pourtant, les facteurs édaphiques ne semblent avoir joué qu'un rôle négligeable dans la formation des races polyploïdes. Il convient aussi d'insister sur le fait que, dans la plupart des cas où l'on peut observer dans les flores orophiles une vicariance du type calcicole-calcifuge, ce phénomène semble lié à une spéciation graduelle et non à une spéciation brusque. Il s'agit ainsi de vicariants vrais au sens où l'entend Löve (1954).[2] C'est une observation qu'avait déjà faite Favarger (1950) pour la flore alpienne. Dans les Pyrénées, l'exemple le plus démonstratif est le couple des *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifo-*

---

[1] Dans le cas particulier, il ne faut cependant pas déduire que le changement de besoins écologiques a accompagné la polyploïdisation, car le tétraploïde centro-italien ne dérive pas du var. *arachnoideus* diploïde, mais représente plus vraisemblablement une irradiation alpigène.

[2] Les cytotaxonomistes actuels distinguent à la suite de Löve (l.c.) des vicariants vrais qui ont toujours le même nombre de chromosomes et des pseudo-vicariants qui diffèrent par leur valence chromosomique (spéciation brusque).

lius, diploïde silicicole, et subsp. *favargeri,* diploïde calcicole. Dans ce cas, la spéciation graduelle, qui a conduit à la vicariance calcicole-calcifuge, a précédé la polyploïdie (subsp. *heterocarpus:* 4*x,* 5*x*) qui est sans aucun doute indépendante du facteur édaphique.

On pourrait aussi attribuer certains types de distribution aux différences entre le climat actuel plus méditerranéen des Pyrénées orientales et celui plus voisin de l'Europe centrale des Pyrénées centrales ou encore, dans les Alpes, aux différences entre le climat des Alpes maritimes et celui des Alpes centrales. Toutefois, dans la plupart des cas, il n'y a pas superposition entre les cartes de distribution et les cartes climatiques. On ne voit pas pour quelle raison par exemple, le *Minuartia sedoides* tétraploïde croît à la fois dans les Préalpes septentrionales très humides et dans les Pyrénées orientales beaucoup plus sèches, alors que sur les sommets bordant la profonde dépression du Valais, seuls végètent les diploïdes. Nous pourrions multiplier les exemples. Le seul fait chorologique qui ressort de nos cartes de distribution et qui cadre avec les données climatiques est le prolongement de l'aire des diploïdes des Pyrénées orientales sur le versant aragonais de la chaîne, à climat plus chaud et plus sec que le versant nord soumis au régime atlantique. Sur le front nord des Pyrénées, les races polyploïdes s'avancent en général jusqu'en Ariège, touchant à la limite entre les domaines atlantique et méditerranéen (*Ranunculus parnassifolius* subsp. *heterocarpus, Anthyllis montana, Bupleurum ranunculoides,* etc.) Cependant, comme la répartition des climats lors des différentes phases pluviales et interpluviales quaternaires était sans doute la même qu'aujourd'hui, seules les moyennes étant partout plus fraîches ou plus douces, il est à nouveau difficile de faire la part du facteur climatique actuel. Les diploïdes se localisent-ils sur le versant aragonais parce qu'ils y trouvent aujourd'hui des conditions plus propices à leur développement que sur le versant nord? ou est-ce parce qu'ils ont pu endurer les glaciations sur place alors qu'ils étaient éliminés ailleurs? La question reste ouverte. Cependant, comme l'a fait remarquer Favarger (1967), les polyploïdes étant plus récents que les diploïdes, cet élément d'historicité s'applique mal à une différenciation due à des contrastes climatiques actuels, qui selon nous devrait revêtir un caractère de spéciation lente (ou graduelle). Enfin, comme la naissance d'un taxon est un phénomène très lent, exigeant pour se produire au moins quelques dizaines de milliers d'années, on voit que ce ne sont pas les climats actuels qui ont modelé les aires des races ou sous-espèces de diverses valences chromosomiques, mais bien les climats anciens et leurs vicissitudes, ce qui nous ramène à un phénomène historique.

Facteurs historiques

Les distributions des races chromosomiques ne pouvant être expliquées par les facteurs écologiques, force est d'admettre que c'est à un facteur historique, en l'occurrence les refroidissements successifs du Quaternaire, qu'est imputable la modification des aires primitives des orophytes diploïdes qui ont persisté dans les seules régions épargnées ou s'y sont repliés. Cette observation n'est pas nouvelle, mais elle nous amène à aborder une question plus controversée. En effet, si l'on s'accorde généralement pour reconnaître les incidences négatives des glaciations sur la flore orophile (morcellement des aires, extinction probable d'espèces), les

avis demeurent partagés lorsqu'il s'agit d'évaluer leur rôle dans la formation des polyploïdes et de préciser où la polyploïdie est intervenue.

Lorsque les premières statistiques de polyploïdes furent établies sur diverses régions d'Europe et que Tischler (1936) entre autres démontra l'existence d'un gradient de polyploïdie croissant du sud au nord, le taux élevé de polyploïdes fut imputé aux conditions climatiques plus sévères des régions septentrionales et en particulier aux basses températures moyennes. Les polyploïdes étaient présentés en quelque sorte comme plus résistants au froid. En extrapolant cette hypothèse aux régions montagneuses, une haute fréquence de polyploïdes pouvait être attendue à l'étage alpin. Or, Favarger (1957) établit au contraire que de nombreux complexes de la flore alpienne étaient représentés aux altitudes élevées par des sippes diploïdes alors que leurs taxons planitiaires correspondants offraient une valence plus élevée. Cependant, les nombreux travaux relatifs à la flore des Alpes et nos propres recherches sur le domaine pyrénéo-alpien montrent que le rôle de la polyploïdie n'est pas négligeable dans les deux chaînes et que la pseudo-vicariance n'est pas toujours du type alpino-planitiaire.

Nous avons vu plus haut qu'une dizaine d'espèces étaient représentées dans les Pyrénées centrales par des races polyploïdes alors que leurs populations plus marginales étaient restées diploïdes. Nous avons tenté d'expliquer ce phénomène par un effet plus drastique sur la flore des glaciers centro-pyrénéens. Faut-il entendre par là que si nous réfutons le rôle actuel du froid comme agent de la polyploïdie, nous admettons qu'il a été déterminant lors des glaciations? Cette hypothèse serait bien peu vraisemblable, car il n'y a aucune raison de penser que la réponse d'un organisme aux basses températures a pu varier dans le temps. D'autre part, les modifications climatiques successives ont provoqué une lente translation des étages de végétation qui a permis aux orophytes de s'affranchir de l'oscillation des températures moyennes. En réalité, les conditions décisives pour la flore ne furent pas tant d'ordre climatique que biotique, à savoir la mise en contact, lors des crues glaciaires, de populations jusque là isolées et leur hybridation, ainsi que la libération, lors du retrait des glaciers, de territoires dévégétalisés ouverts aux taxons les plus conquérants.

Genèse et fixation des polyploïdes

Polyploïdes occasionnels

Parmi les différents processus invoqués pour expliquer l'origine des polyploïdes, celui qui est le plus fréquemment avancé fait intervenir des gamètes non réduits. Or, si la production accidentelle de microspores non réduites paraît constante,[1] leur fréquence reste en général très basse dans notre matériel, bien inférieure à 1% chez les diploïdes à méiose régulière. En admettant qu'un phénomène identique

[1] Nombre des observations de microspores non réduites que nous avons à notre actif sont fortuites, mais nous croyons qu'une recherche systématique permettrait de les déceler chez toutes les espèces