

Introduction

Objektyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Boissiera : mémoires de botanique systématique**

Band (Jahr): **23 (1974)**

PDF erstellt am: **05.08.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Introduction

Le courant d'intérêt pour les études cytotaxonomiques, suscité dans le domaine alpien par les travaux de Manton (1934, 1937) sur les *Biscutella* du grex *laevigata* et animé aujourd'hui par les écoles de Bidault (Besançon), Ehrendorfer (Vienne), Favarger (Neuchâtel), Guinochet (Orsay), Landolt (Zürich) et Merxmüller (Münich),¹ s'est renforcé au cours de ces dix dernières années. La raison première de cette vitalité est l'élargissement des perspectives offertes par les données cytologiques. Si à l'origine le nombre et la morphologie des chromosomes paraissaient immuables au sein d'une espèce (sinon dans un genre), l'élargissement progressif des connaissances a montré que la variation chromosomique par polyploïdie ou dysploïdie intraspécifique affectait en réalité un grand nombre d'espèces et cela aussi bien chez des taxons à large distribution géographique et à morphologie variable (*Cerastium arvense*, *Astragalus australis*, etc.) que chez des endémiques à aire étroite (*Valeriana celtica*) ou à morphologie relativement uniforme (*Trisetum distichophyllum*). Le concept même de l'espèce devait être ainsi remis en question. A la définition très pragmatique de l'espèce, considérée comme une collection d'individus interféconds, isolés d'autres ensembles similaires au double point de vue sexuel et morphologique, il convenait de substituer une acception plus nuancée, mais partant plus floue et peut-être plus subjective, qui tienne compte des caractères cytologiques inhérents aux groupes considérés. La bibliographie renferme en effet de nombreux exemples de "bonnes espèces" à caractères morphologiques bien tranchés, mais qui sont potentiellement interfécondes. Chez celles-ci, la différenciation génétique est donc faible en regard de la variation phénotypique, seul l'isolement géographique ou écologique empêche la fonte des deux unités en un même taxon. Inversement, au sein d'une espèce, la polyploïdie dresse parfois une barrière s'opposant à toute introgression, sans toutefois que la différence du caryotype s'exprime sur le phénotype. Les "races chromosomiques" d'une même espèce ne sont alors que des taxons potentiels qui doivent être réunis sous le même pavillon spécifique en dépit de leur isolement génétique qui entraînera peut-être, à longue échéance, une évolution morphologique divergente. L'intérêt des études cytologiques dépasse pourtant le cadre étroit de la délimitation d'un taxon, pour laquelle d'ailleurs elles ne sont que le complément des données de la morphologie, de la chorologie et de l'écologie. L'analyse caryologique a introduit un critère objectif, qui, s'il n'est pas utilisable au niveau de la famille ni le plus souvent au niveau des genres, rend de précieux services dans l'étude des cercles d'espèces affines et permet leur subordination dans un système phylogénétique. En effet, la valeur hiérarchique d'un caractère morphologique extérieur n'échappe pas à toute subjectivité. Par exemple, tous les systématiciens ne s'accordent pas pour reconnaître que la couleur jaune est plus primitive que le rose chez les Primevères auricules ou que la feuille entière dérive de la feuille laciniée chez les Renoncules des sections *Ranuncella* ou *Leucoranunculus*. En revanche, il est aujourd'hui unanimement reconnu que dans une même espèce les sippes polyploïdes dérivent

¹Pour la bibliographie de ces travaux voir Favarger (1971b).

des diploïdes et sont donc plus jeunes. La relation inverse, à savoir l'origine d'un diploïde à partir d'un polyploïde est avancée par quelques auteurs plutôt pour satisfaire une vue de l'esprit que sur l'observation de tels phénomènes dans des populations naturelles. A la rigueur, elle pourrait se présenter à l'échelle individuelle, mais n'est pas réalisable au niveau d'une population; le di- ou polyhaploïde sera dans la plupart des cas plus ou moins stérile et moins compétitif. Enfin lorsque dans une région donnée les études cytologiques sont suffisamment avancées, elles permettent d'envisager un problème plus large, de loin le plus intéressant, à savoir l'histoire du peuplement végétal. Notre exposé suivra la même voie. Partant d'observations cytologiques, chorologiques et morphologiques d'espèces pyrénéo-alpiennes, nous chercherons à établir le degré de parenté des flores orophiles des Alpes et des Pyrénées et tenterons de dégager quelques traits de leur histoire.

La prospection cytologique de la flore alpine n'est pas terminée, mais elle est suffisamment avancée aujourd'hui pour que l'on puisse tenter une comparaison avec d'autres régions. Si les études cytotaxonomiques sont depuis longtemps à l'honneur dans les pays scandinaves et l'Europe centrale, la situation est différente dans les régions proches de la Méditerranée où seuls quelques secteurs ont été l'objet d'études intensives. A cet égard, nous citerons le Portugal où Fernandes (Coimbra) et ses collaborateurs étudient systématiquement tous les Spermatophytes, la Corse pour laquelle Contandriopoulos (Marseille) a publié un important mémoire consacré aux endémiques et enfin le sud des Balkans où l'école de Runemark (Lund) a entrepris un vaste programme de recherches auxquelles font écho les travaux de Contandriopoulos, de Phitos (Patras), etc. En revanche, la flore orophile des Apennins, des Pyrénées et de l'Espagne est restée en marge de ce courant d'intérêt. Il était donc tout naturel d'orienter nos recherches dans cette direction.

Plusieurs motifs nous ont incité à arrêter notre choix sur les Pyrénées. Le gradient écologique y est plus varié que dans les Apennins et presque aussi large que dans les Alpes. Les contrastes climatiques entre les versants espagnol et français, entre les extrémités occidentale (atlantique) et orientale (méditerranéenne) sont très prononcés. La seule composante qui fasse défaut au gradient climatique pyrénéen, ou qui tout au moins y est plus faiblement exprimée, est le climat particulier, continental, des vallées internes des Alpes (Valais, Maurienne, etc.). A cela, il convient d'ajouter la nature très variée des roches aux étages subalpin et alpin, ainsi que l'importance des territoires situés au-dessus de 2000 m qui font des Pyrénées, le massif européen offrant les conditions de vie les plus semblables à celles existant dans les Alpes. Il n'est donc pas surprenant que les deux chaînes partagent un large fond commun d'espèces.

Un des caractères évidents de la flore orophile est son isolement qui sera d'autant plus grand que les régions périphériques sont plus basses. A cet égard, la situation géographique des Pyrénées est particulière. Trait d'union entre l'Atlantique et la Méditerranée, les Pyrénées sont encore isolées au sud par la profonde dépression de l'Ebre et au nord-ouest par le bassin de la Garonne. Ce facteur a certainement joué un rôle important dans l'histoire du peuplement végétal des Pyrénées et cela après l'effondrement de la chaîne pyrénéo-provençale. A partir de cette époque, les échanges entre les Pyrénées et les régions avoisinantes n'ont été possibles que par la chaîne cantabrique d'une part pour les taxons oro-ibériques ou oro-atlantiques et, d'autre part, avec les Alpes (et les régions nordiques au moment des glaciations), par les massifs intermédiaires, des Corbières aux montagnes du Vivarais ou du Forez. Comparativement, les relations de la flore alpine sont plus complexes

puisque'il faut tenir compte des influences possibles des Apennins, des Balkans, des Tatra, des régions boréo-arctiques et des Pyrénées.

L'étude des rapports de parenté entre les flores orophiles pyrénéenne et alpienne comprendra deux volets:

1. l'inventaire cytologique des taxons communs aux deux chaînes;
 2. l'analyse des sippes réputées vicariantes quel que soit leur degré de différenciation ou leur rang systématique.
1. La parenté des flores alpienne et pyrénéenne est attestée par le fort contingent d'espèces communes aux deux chaînes. Avec Favarger (Favarger & Küpfer, 1968), nous avons estimé que les quelque 75%¹ des espèces orophiles pyrénéennes se retrouvaient dans la flore des Alpes occidentales, alors que par rapport à celle-ci le pourcentage des taxons pyrénéo-alpiens ou à aire plus vaste tombe au voisinage de 61% en raison d'une plus grande diversité. Il s'agit évidemment d'un ordre de grandeur, car la prospection des deux chaînes réserve encore quelques surprises. Ainsi tout récemment, le contingent des espèces communes s'est trouvé enrichi d'une unité à la suite de la découverte par Ritter (1973), dans le Vercors, de l'*Arenaria purpurascens* Ramond ex DC. considéré jusqu'ici comme un endémique pyrénéo-cantabrique. Une autre raison de considérer les pourcentages ci-dessus comme représentant simplement une bonne approximation est la difficulté de définir d'une manière stricte la notion d'orophyte. Si pour un botaniste alpien le *Senecio doronicum* L. ou l'*Arnica montana* L. appartiennent sans conteste à la flore subalpine ou alpine, le botaniste portugais tendra à les considérer comme propres à l'étage collinéen, voire aux zones littorales. Inversement, en Espagne on taxera volontiers d'orophytes les *Arenaria grandiflora* L. et *Ranunculus gramineus* L. alors que dans la région parisienne les deux espèces croissent à quelque 100 m d'altitude à peine. Dans ces exemples, il est cependant fort probable que les formes orophiles ne sont pas rigoureusement identiques aux sippes planitiales. Cela est vrai en tout cas pour les deux Composées, qui sont représentées au Portugal par des variétés endémiques. Un problème semblable se pose entre les populations pyrénéennes et alpines d'un même taxon. Présentent-elles rigoureusement les mêmes caractères cytologiques, écologiques ou morphologiques? La phrase de Gaussen (in Gaussen & Leredde, 1949) selon laquelle "la réaction de ceux qui viennent aux Pyrénées pour la première fois est constante: les plantes ont pour eux une autre allure que celles qu'ils ont appris à connaître ailleurs" permettrait de conclure par la négative. Il est donc fort probable que les populations respectives présentent un début de différenciation, trop légère cependant pour être consacrée par la taxonomie classique ou encore cryptique (par exemple cytologique).
 2. Nous donnons au terme de vicariant son sens le plus étroit (cf. Löve, 1954), à savoir celui de groupes d'espèces à caractères morphologiques voisins, offrant la même valence chromosomique et s'excluant de leurs territoires (vicariants géographiques) ou de leurs milieux respectifs (vicariants écologiques). Force est

¹Ce pourcentage serait évidemment moins élevé (c. 67%) si l'on envisageait la chaîne pyrénéo-cantabrique. C'est ce chiffre qui a été publié par Favarger dans son travail de 1972b.

de reconnaître cependant que dans la plupart des travaux, la vicariance n'est établie que sur les données de la morphologie et à la rigueur de l'écologie. Dans son étude sur les causes de l'endémisme, Gaussen (1964) propose 34 couples de vicariants pyrénéens-alpiens, au sujet desquels il déplore l'absence de données cyto-taxonomiques relatives aux taxons pyrénéens. Toutefois dans l'analyse de la vicariance, le critère cytologique ne résoud pas tous les problèmes et le plus souvent les conclusions ne peuvent être tirées sans référence aux caractères cytologiques du groupe entier que l'on considère. De plus il n'est pas une fin en soi et il importe toujours de compléter l'information qu'il apporte par des observations morphologiques, écologiques, etc. L'identité des nombres chromosomiques n'a pas la même signification chez les *Aquilegia pyrenaica* L. et *A. einseleana* F. W. Schultz que dans le couple *Minuartia lanceolata* (All.) Mattf. — *M. cerastiifolia* (Lam. ex DC.) Graebner et n'implique pas *ipso facto* une parenté étroite des deux espèces. Toutes les Ancolies européennes offrent la même valence chromosomique; ainsi donc sur la seule base cytologique, il n'y a pas plus de raison de rapprocher l'*A. pyrenaica* de l'*A. einseleana* que de l'*A. bertolonii* Schott. Pourtant les deux premières paraissent plus proches. En revanche, dans le genre *Minuartia*, les travaux de Favarger ont montré tout le parti que l'on pouvait tirer de la cytologie; chaque groupe d'espèces affines est caractérisé par le même nombre de base. Inversement, il est insuffisant de rapprocher les *Iberis spathulata* J. P. Bergeret et *I. nana* All. sur la seule foi de leurs ressemblances morphologiques; les caryotypes différents indiquent sans ambiguïté que les deux espèces n'ont pas de réelles affinités et leur habitus semblable résulte plutôt d'un phénomène de convergence induit par une écologie identique (Küpfer, 1971b).

Quel que soit le nombre effectif de vicariants pyrénéens-alpiens, il est hors de doute que le degré de parenté des flores orophiles des Alpes et des Pyrénées est élevé. Faut-il alors admettre que les flores orophiles actuelles de ces deux chaînes dérivent en grande partie de la flore tertiaire qui s'est différenciée sur le système pyrénéo-provençal, ou est-ce l'indice d'échanges importants au cours des glaciations, échanges assortis d'un enrichissement des deux massifs en espèces boréo-arctogènes? Chacune de ces deux hypothèses déjà défendues par Braun-Blanquet (1923), renferme sans doute une part de vérité. Un des objets de notre étude sera donc de tenter à l'aide des données cytologiques, d'évaluer l'importance des courants d'immigration pyrénéogène et alpigène.

Nous avons vu plus haut que la notion d'orophyte est variable dès que l'on compare deux régions éloignées. A un autre point de vue, l'histoire du peuplement végétal des étages subalpin et alpin est intimement liée à celle des régions plus basses, car les fluctuations climatiques ont entraîné à plusieurs reprises une translation verticale des étages de végétation. Ainsi il n'est pas exclu de penser que certaines populations abyssales d'un orophyte ou les stations en montagne d'un taxon planitiaire soient plus lourdes de significations biogéographique que celles qui se trouvent au centre de l'aire. En conséquence, il n'était pas possible dans notre travail de nous cantonner aux seules espèces offrant leur optimum à l'étage alpin sans courir le risque d'écarter à priori le contingent le plus intéressant, à savoir les espèces les plus capables de s'adapter à des conditions nouvelles grâce à une relative souplesse écologique. Cela dit, le lecteur ne sera pas surpris de voir

citer dans notre mémoire les noms des *Anthericum liliago*, *Coronilla minima* ou *Veronica teucrium* qui ne sont pas considérés — du moins dans les Alpes — comme des orophytes caractérisés.

Si dans notre travail nous n'avons exclu à priori aucune espèce, même la plus sporadique, de l'étage sans arbre, il n'était pas possible d'envisager l'étude de tous les taxons. Notre préoccupation a été alors de choisir des espèces appartenant à des familles et à des éléments chorologiques différents. De plus, nous avons orienté une partie de nos recherches vers les espèces chez lesquelles diverses valences chromosomiques avaient été reconnues dans le domaine alpien ou qui nous paraissaient offrir une relative souplesse écologique ou morphologique. Enfin nous avons porté une attention spéciale aux orophytes possédant des stations dans le Massif Central ou les Cévennes et cela même s'ils n'étaient pas représentés dans l'une ou l'autre des chaînes alpienne ou pyrénéenne. L'intérêt des orophytes cantaliens ou cévenols, qui se retrouvent exclusivement dans les Alpes ou dans les Pyrénées, réside dans la possibilité de définir leur origine sans risque d'erreur. En effet, on interprète sans difficulté la présence du *Jasione humilis* dans les Monts Dores comme étant pyrénéogène et celle du *Colchicum alpinum* dans l'Aubrac comme étant alpigène. Il est alors intéressant de chercher les facteurs écologiques et historiques qui ont rendu possible la venue de telles espèces dans le Massif Central et les raisons qui ont stoppé leur migration. Les renseignements réunis sont alors de première utilité pour l'étude des taxons présents à la fois dans les Alpes, le Massif Central et les Pyrénées, car, à première vue, il est impossible de situer le foyer primitif d'espèces telles les *Saxifraga androsacea* L. ou *Senecio doronicum* L. Dans cette question, le critère cytologique sera d'ailleurs d'un grand secours. Enfin, l'étude des endémiques pyrénéens n'a été abordée que sous l'angle de l'analyse de la vicariance; elle est donc limitée.

Reste à circonscrire le cadre géographique compris dans cette étude.

A l'origine, le territoire que nous nous étions assigné recouvrait l'ensemble de la chaîne pyrénéenne. Cependant, très tôt nous nous sommes rendu compte que l'interprétation des données cytologiques est subjective lorsque celles-ci sont trop fragmentaires. Preuve en est certaines hypothèses, jugées prématurées aujourd'hui, que nous avons émises dans l'une ou l'autre de nos notes préliminaires, en particulier au sujet d'espèces telles les *Ranunculus pyrenaeus* L., *R. parnassifolius* L. ou *Oxytropis foucaudii* Gillot. En effet, il ne suffit pas d'étudier un taxon en un point de la chaîne alpienne et dans une localité des Pyrénées. La découverte d'une sippe diploïde pyrénéenne alors que le taxon alpien correspondant est tétraploïde ne peut être interprétée que lorsqu'on a l'assurance que toutes les populations alpines, respectivement pyrénéennes, sont bien caractérisées par la même valence chromosomique. Même lorsque cette exigence est remplie, la solution n'est pas nécessairement trouvée. Souvent rien ne permet de penser que les relations du taxon alpien sont à rechercher dans les Pyrénées plutôt que dans les Apennins, les Balkans, etc. D'où la nécessité d'étendre le champ d'investigation à tous les secteurs principaux de l'aire d'une espèce. Le travail peut paraître fastidieux, mais lorsqu'il est réalisé, il présente le grand avantage d'offrir un abondant matériel de comparaison qui facilite la compréhension du gradient morphologique et écologique du taxon considéré.

Pour que notre étude fût complète, il importait non seulement de procéder à l'inventaire cytologique des orophytes, mais aussi de réunir un échantillonnage suffisant d'individus pyrénéens et alpiens d'une même espèce afin d'observer

leur comportement morphologique en culture comparée et de réaliser des croisements. Un effort identique s'imposait à l'égard des sippes réputées vicariantes. C'était là un programme très vaste qui aurait nécessité encore bien des années pour être mené à chef. De plus, il est difficile de procéder simultanément à une étude cytogéographique et génétique. La première requiert de longs et nombreux déplacements, alors que les croisements exigent une étude plus suivie au jardin botanique. Nous avons donc été contraints de porter l'accent en premier lieu sur les études chorologiques.

Les problèmes taxonomiques sont indissociables des données cytologiques. C'est pourquoi dans la discussion qui suit nous aborderons simultanément l'exposé des résultats cytologiques et de leurs incidences sur la taxonomie. Dans la deuxième partie, nous tenterons d'apprécier le degré de parenté des flores alpienne et pyrénéenne, d'estimer l'importance respective de la spéciation graduelle (vicariance) et de la spéciation brusque (polyploïdie ou aneuploïdie) et enfin de préciser l'importance et la direction des échanges floristiques au cours des glaciations quaternaires.

Nos recherches, qui nous ont amené à parcourir un grand nombre de stations des Pyrénées, de la chaîne cantabrique, des montagnes d'Espagne orientale et centrale, de Sierra Nevada, ainsi que diverses localités des Alpes et des Abruzzes, ont porté sur près de 3500 populations dont plus des $\frac{2}{3}$ ont fait l'objet d'une numération chromosomique précise. Plusieurs centaines d'individus sont encore en culture à Neuchâtel. Dans notre exposé, il n'était donc pas possible d'exploiter en détail tous nos résultats. L'énumération sèche des données cytogéographiques eût été, à elle seule, longue et fastidieuse. Aussi avons-nous préféré traiter avec le plus de précision possible un petit nombre d'espèces, plutôt que de commenter brièvement tous nos comptages chromosomiques. Les résultats inexploités feront l'objet de publications ultérieures.¹ En particulier les groupes d'espèces pour lesquels nous avons étudié souvent plus de 20 populations, tels les *Senecio* grex *doronicum*, *Veronica* grex *teucrium* ou *Aethionema* grex *saxatile*, dont la taxonomie infraspécifique se heurte encore aujourd'hui à de sérieuses difficultés, ne pourront être révisés que dans le cadre de monographies auxquelles s'est d'ailleurs attaché le laboratoire de phanérogamie de Neuchâtel. Quant à l'étude taxonomique du *Bupleurum ranunculoides*, elle sera abordée par A. Cauwet (Perpignan) dans un mémoire consacré à l'ensemble du genre *Bupleurum*. Enfin, nos observations relatives aux Saxifrages (principalement ceux du grex *Exarato-moschatae*), si diversifiés dans le domaine pyrénéo-ibérique et posant de nombreux problèmes cytologiques et taxonomiques, seront publiées dans un prochain travail.

¹ Le lecteur trouvera un complément d'information en consultant quelques-unes de nos notes préliminaires (cf. Küpfer 1968, 1969, 1971a, 1971b, 1971c, 1972).