

Genèse et fixation des polyploïdes

Objekttyp: **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.

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 alpine 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-alpin 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

affecte la mégasporogénèse et que la conjugaison de deux gamètes non réduits soit indispensable à la production de zygotes polyploïdes, ceux-ci ne se présenteraient qu'exceptionnellement. Toutefois, cette dernière condition n'est peut-être pas nécessaire. Ainsi I. Hedberg (1970) a observé dans la descendance d'hybrides triploïdes naturels de l'*Anthoxanthum odoratum* s.l. un certain nombre d'individus tétraploïdes. Un tel processus pourrait contribuer à relever dans une légère mesure la fréquence des polyploïdes, qui sera encore fonction du taux, en général faible, des graines susceptibles de germer et de former une plante adulte.

La situation des polyploïdes occasionnels au sein d'une large population diploïde est comparable à celle d'un immigrant représenté par un très petit nombre d'individus dans un groupement stable. D'après Runemark (1969) de tels immigrants sont exposés à disparaître même s'ils possèdent une compétitivité égale ou légèrement supérieure à celle des espèces indigènes.¹ Ainsi, tout porte à croire que si les polyploïdes occasionnels ne sont pas éliminés, du moins leur proportion restera très faible, bien inférieure au taux des gamètes non réduits. Il n'est donc pas surprenant que nos observations de polyploïdes isolés soient très peu nombreuses, en dépit d'un échantillonnage assez large (plusieurs individus prélevés dans près de 2000 populations). En fait, seuls les *Crocus albiflorus* et *Potentilla brauniana*² Hoppe, qui a notre connaissance n'ont pas différenciés de véritables races polyploïdes (euploïdes), ont présenté un individu tétraploïde dans une seule de leurs populations diploïdes.

Si dans les conditions normales, la probabilité qu'un polyploïde occasionnel supplante un taxon diploïde est minime, voire nulle, ses chances de succès sont accrues lorsqu'il prend naissance dans une petite population. Etudiant le rôle des petites communautés dans les processus de la microévolution, Runemark (1969, 1970) a montré qu'un taxon représenté par un petit nombre d'individus dans une station isolée encourait un risque élevé d'élimination, autant par la variation aléatoire du nombre de descendants de chaque individu (cf. note infrapaginale 1 ci-dessous) que par l'altération de sa fertilité due à l'accumulation de combinaisons géniques léthales, liées aux modifications structurales. Abstraction faite du taux de gamètes non réduits, la probabilité qu'un polyploïde occasionnel naisse dans une telle population, qui est proportionnelle au nombre total d'individus, sera donc très basse. De plus, le polyploïde s'il parvient à se former sera exposé, au même titre que le diploïde, aux aléas de sa descendance. En revanche, la probabilité qu'il supplante les individus diploïdes est considérablement plus élevée que dans de grandes populations. En effet, le caryotype diploïde, altéré par les modifications structurales, se trouve en quelque sorte rééquilibré chez le polyploïde par le doublement de la valence chromosomique. Un tel processus pourrait expliquer l'existence, rare il est vrai, de polyploïdes très localisés dans des régions où de toute

¹ Les conclusions de l'auteur suédois reposent sur l'observation que dans une grande population si le nombre total d'individus ne subit pas de modifications notables, les fréquences attendues des descendants de chaque individu, qui obéissent aux lois du hasard, varient considérablement. Ainsi la probabilité que la descendance d'un individu soit nulle lors de la génération suivante est supérieure à $1/3$. Cette éventualité est évidemment compensée dans une large population par le cas des individus qui présentent deux descendants ou plus.

² L'unique individu du *Potentilla brauniana* fixé au Pic de Casamanya en 1967 avait été trouvé tétraploïde (Küpfer, 1968) alors que des comptages réalisés l'année suivante sur plusieurs autres individus de la même population ont tous révélé un nombre chromosomique diploïde (cf. tableau 1).

évidence, on ne peut invoquer le mélange de flores (île, massif isolé, nunatak). Ainsi, certains apoenématiques du Ventoux, tel le *Silene graminea* tétraploïde dont le correspondant diploïde le plus proche se trouve aux Alpes apuanes, ont peut-être pris naissance sur place. Il en est sans doute de même de l'*Anthoxanthum odoratum* décaploïde en Corse (Löve & Löve, 1968), à la différence près que là le diploïde existe encore.

Taxons polyploïdes

La naissance d'une véritable race polyploïde offrant une aire propre procède de toute évidence d'un phénomène analogue à celui évoqué dans la polyploïdie sporadique sauf que la polyploïdisation au lieu d'être accidentelle intéresse l'ensemble d'une population. Il faut donc admettre que dans certaines populations naturelles le taux de gamètes non réduits est susceptible d'augmenter sous la dépendance d'un facteur externe (essentiellement climatique) ou interne (génétique).

Nous avons déjà vu que les basses températures ne sauraient être retenues comme agent direct de la polyploïdie puisque celle-ci n'est pas généralisée aux étages supérieurs des régions montagneuses. Il est d'ailleurs logique de penser qu'un gel tardif ou de larges écarts nycthémeraux de température, qui comptent parmi les caractéristiques constantes du climat alpin et ne furent pas l'apanage des glaciations, perturbent plus la méiose que la lente altération des températures moyennes, estimées à $1/2$ degré par siècle. De plus, à altitude égale, aucune corrélation n'existe entre la valence chromosomique d'un taxon et ses exigences thermiques. Les polyploïdes s'observent autant dans des stations abritées que sur les crêtes ou les parois rocheuses soumises à des températures sévères. Le gel n'est d'ailleurs pas seul en cause. La régularité de la méiose peut être encore compromise par un défaut de turgescence du tissu sporogène imputable à un déficit hydrique. Il est cependant facile de démontrer que la polyploïdie est indépendante du facteur hydrique. En effet, les diploïdes ne sont pas distribués dans les régions les plus arrosées en période de végétation, tant s'en faut. De même, il nous paraît vain de chercher un lien entre la polyploïdie et le parasitisme, car les insectes ou les microcètes stérilisent plus la plante hôte qu'ils n'en modifient la gamétogenèse. Reste à envisager les facteurs internes.

Le rôle des hybridations comme agent de la polyploïdie, souligné par maints auteurs, a été particulièrement mis en relief par Stebbins (1950, 1959, 1969, 1971) qui a insisté sur la portée générale du phénomène. De multiples preuves expérimentales sont venues confirmer le point de vue de l'auteur américain, mais la démonstration de la relation entre les hybridations, la production de gamètes non réduits et l'élévation de la valence chromosomique chez les populations naturelles s'est heurtée à la difficulté de trouver des exemples où la polyploïdisation est encore dans sa phase inchoative. Ainsi les éléments qui permettraient d'affirmer que le redoublement du nombre chromosomique a bien suivi l'hybridation et ne l'a pas précédée font le plus souvent défaut. Dans ce contexte, il ne nous paraît pas inutile de signaler dans notre matériel deux cas chez lesquels la production relativement importante de microspores non réduites est liée de toute évidence à des croisements.

En effet, chez le *Crocus albiflorus* et chez diverses sippes de Saxifrages du grex *Exarato-moschatae*, nous avons observé des fréquences élevées comprises entre 1 et

10% de microspores non réduites. Chez la première espèce, le phénomène était concomitant d'une grande variabilité du caryotype. Tous les individus diploïdes dont nous avons étudié les mitoses somatiques offraient des caryotypes asymétriques et pouvaient être considérés comme des hybrides structuraux. Chez les Saxifrages (Küpfer, non publié), seuls les individus hybridogènes, au reste très fréquents dans les Pyrénées, produisaient une forte proportion de microspores non réduites alors que la microsporogénèse des espèces parentales pures était régulière. A la différence du *Crocus*, les croisements n'intéressaient pas ici des individus différant seulement par la structure des chromosomes, mais de véritables taxons, distincts par leur morphologie et leur nombre chromosomique. Remarquons encore que chez le *Crocus*, en dépit d'un échantillonnage restreint, un individu tétraploïde a été trouvé dans une population diploïde, alors que chez les Saxifrages, plusieurs sippes affines des *Saxifraga moschata* et *S. pubescens*, tel le *S. fastigiata* (Küpfer, non publié), se sont révélées polyploïdes.

Dans notre matériel, d'autres exemples attestent le rôle des hybridations dans la genèse des sippes polyploïdes, sans pour autant que l'on puisse affirmer que la fusion de gamètes non réduits a bien suivi les croisements. Ainsi, l'unique population hexaploïde du *Silene boryi*, décelée jusqu'ici, se trouve dans le secteur où les aires des sippes diploïde et tétraploïde sont contiguës; son origine hybride est indiscutable. De même, l'existence d'une race heptaploïde du *Poa cenisia* s.l. et d'individus pentaploïdes du *Ranunculus parnassifolius* ne peut être expliquée sans imaginer des croisements impliquant différentes races chromosomiques. Enfin, chez le *Saxifraga androsacea*, la série de valences zygotiques (6x, 8x, 14x, 20x) démontre clairement qu'elle procède d'hybridations, suivies du redoublement du nombre chromosomique, à partir des sippes primitives à $2n = 66$ (6x) et $2n = 88$ (8x) [fig. 57].

Il convient de rappeler ici que la polyploïdisation n'a pas toujours été rapportée à des phénomènes sexuels (hybridation, fusion de gamètes non réduits). D'autres hypothèses ont été invoquées, telles que l'endopolyploïdie de tissus ovulaires ou de secteurs de racine, associée alors au drageonnement. En admettant un tel processus, il paraît plus difficile de trouver une relation entre l'origine des races chromosomiques et leur distribution géographique. Comment expliquer par exemple que la polyploïdie chez les trois *Silene* de la section *Auriculatae* (p. 113 et sq.) soit intervenue principalement dans les populations septentrionales (phénomène illustré par la pseudo-vicariance australe-septentrionale des *S. boryi* et *S. graminea*¹) quand bien même le drageonnement intéresse tout autant les populations méridionales. Il serait alors nécessaire d'admettre comme hypothèse accessoire que lors des glaciations le raccourcissement de la période de végétation dans les stations les moins favorables aurait amené ces plantes à se multiplier essentiellement par drageons. Il suffisait alors qu'un bourgeon se forme aux dépens d'un secteur polyploïde d'une racine pour qu'un axe stérile, puis des individus polyploïdes complets soient produits. Dans la partie méridionale de l'aire en revanche, la valence diploïde aurait été maintenue grâce aux conditions climatiques moins sévères qui permirent aux plantes de conserver leur reproduction sexuelle normale. Cette explication, vraie peut-être dans certains groupes, nous paraît cependant moins susceptible d'être généralisée que les processus impliquant des hybridations.

¹ Rappelons que dans le cas du *Silene vallesia*, le diploïde n'a été trouvé qu'en une seule station savoyarde et que sa distribution générale reste à préciser.

S'il paraît établi que des hybridations sont à l'origine de bien des cas de polyploïdisation, la naissance d'un véritable taxon polyploïde dépendra avant tout de sa compétitivité. D'après Stebbins (1971) qui appuie son argumentation sur des exemples empruntés aux Monocotylédones, un individu polyploïde isolé ou à plus forte raison un groupe d'individus aura de sérieuses chances de constituer une véritable

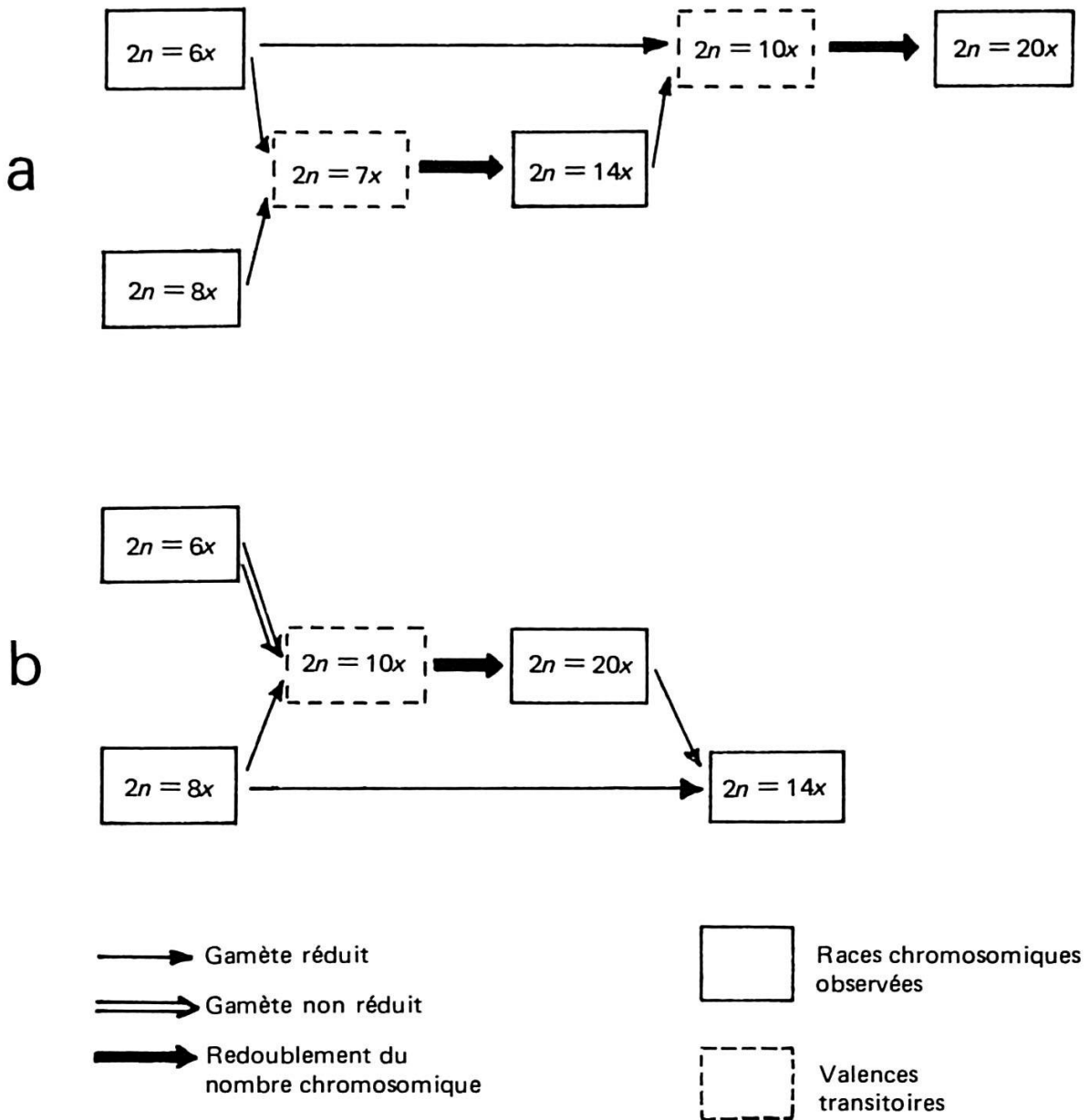


Fig. 57 – Essais de phylogénie des races chromosomiques du *Saxifraga androsacea* L.

population s'il est vivace et doué d'un fort pouvoir de multiplication végétative. Il oppose ainsi dans le genre *Agropyron* les espèces cespiteuses ou annuelles restées diploïdes aux taxons rhizomateux tous polyploïdes. Nos résultats ne se prêtent guère à évaluer la relation entre la pérennité des espèces et la polyploïdie, qui de toute façon paraît bien établie. En effet, aux étages subalpin et alpin, les taxons annuels et pluriannuels ne représentent qu'une infime partie de la flore. Notre matériel consiste donc essentiellement en espèces vivaces. Remarquons ainsi que dans notre dition sur les 40 complexes affectés par la polyploïdie, seul l'*Aethionema saxatile* est pluriannuel; toutes les autres espèces sont vivaces.

Plus intéressantes sont les considérations sur l'importance de la multiplication végétative chez les polyploïdes. Il convient de se souvenir que dans nos exemples nous connaissons le diploïde correspondant de chaque polyploïde. Or, les sippes polyploïdes offrent sans aucune exception le même type biologique que les diploïdes dont ils sont issus. Ainsi par exemple, la multiplication végétative des races diploïdes des *Silene boryi*, *Cerastium arvense* ou *Veronica bellidioides* paraît tout aussi efficace que celle de leurs polyploïdes respectifs. Mentionnons encore que dans la section *Fruticulosae* du genre *Silene*, la polyploïdie affecte autant les *S. ciliata* et *S. legionensis* dépourvus de stolons que le *S. graefferi* drageonnant. Sur la base de nos résultats, nous ne pouvons donc pas mettre en parallèle l'élévation de la valence chromosomique et l'acquisition de la multiplication végétative. En revanche, force est de reconnaître que chez une proportion importante de complexes polyploïdes, la multiplication est assurée autant par voie végétative que par voie sexuelle. En effet, dans notre matériel, les 8 Monocotylédones se reproduisent toutes par voie végétative (par stolons ou division de la souche, mais exceptionnellement aussi par bulbilles), à des degrés divers il est vrai. Chez les Dicotylédones, sur 32 espèces collectives, 8 produisent des drageons ou des stolons épigés: *Silene boryi*, *S. graminea*, *S. vallesia*, *S. graefferi*, *Cerastium arvense*, *Lotus corniculatus*, *Sempervivum arachnoideum* (pour cette dernière espèce, voir Favarger 1972d), *Veronica bellidioides*. Chez 4 autres espèces, les souches rhizomateuses se ramifient d'où formation de larges touffes: *Bupleurum ranunculoides*, *Veronica teucrium*, *Jasione levis*, *Senecio doronicum*. Enfin, il est encore possible de leur rapprocher les *Ranunculus parnassifolius* et *Ranunculus plantagineus*, dont la souche peut se diviser, et les nombreuses espèces à rejets stériles radicans: *Minuartia sedoides*, *Paronychia kapela* subsp. *serpyllifolia*, *Tanacetum alpinum*, etc.

En définitive, si la multiplication végétative, très fréquente chez les complexes que nous avons étudiés, n'est pas l'apanage des sippes polyploïdes, elle a favorisé incontestablement leur fixation et leur expansion.

Différenciation des sippes diploïdes; foyers de polyploïdisation

Si l'on admet que les hybridations ont été le catalyseur de la polyploïdisation, le phénomène initial fut la différenciation d'une espèce largement répandue en sippes vicariantes. Celle-ci a été rendue possible par la distribution très discontinue des orophytes alpins. Même une espèce considérée aujourd'hui comme panalpin ne constitue pas un syngaméon, mais son aire totale résulte de la somme de nombreuses populations de dimension variable, dont le degré d'isolement est fonction

de ses exigences écologiques.¹ Ainsi, chez les espèces à écologie stricte (rupicoles exclusifs, espèces d'éboulis tel le *Ranunculus parnassifolius*, etc.), chaque colonie ou groupe de populations, lorsqu'elles sont suffisamment rapprochées pour se trouver dans le rayon d'action des agents pollinisateurs, forme un petit syngaméon indépendant qui subira une évolution graduelle. Même lorsque l'amplitude écologique d'un taxon est plus large (*Minuartia sedoides*), le brassage des gènes n'intéressera sans doute pas l'ensemble des populations et n'empêchera pas toute évolution divergente. Ainsi les populations situées aux extrémités de l'aire différeront insensiblement par certaines combinaisons géniques. Le degré de différenciation des races géographiques impliquées dans les croisements devait d'ailleurs être faible, comme l'atteste la grande ressemblance des différentes races diploïdes et polyploïdes d'un même groupe complexe (dans notre matériel tout au moins) ainsi que par la fréquence des multivalents chez les sippes polyploïdes.

Les facteurs historiques qui ont permis les échanges de flores, et partant les croisements, diffèrent suivant le domaine envisagé. Dans notre dition, il s'agit essentiellement des fluctuations climatiques alors que dans un archipel c'est la succession des phases géocratiques et des transgressions marines qui en est responsable. Ainsi dans le domaine pyrénéo-alpien, si l'hypothèse qui rapporte la polyploïdie à des hybridations entre sippes affines lors des glaciations est fondée, une fréquence maximale de polyploïdes doit être attendue dans tous les territoires où les échanges de flores furent particulièrement intenses et là où la destruction de la flore par les glaciers fut la plus sévère. En revanche, sur les nunatak, c'est-à-dire sur des versants qui grâce à leur topographie particulière et à leur exposition favorable restèrent libres de neige alors que les piémonts étaient recouverts de glace, les sippes diploïdes purent subsister car elles furent préservées de l'arrivée des immigrants, sauf peut-être lors du retrait des glaciers.² Les nunatak, sur lesquels les plantes bénéficiaient en quelque sorte des mêmes avantages que les flores insulaires, ne furent donc pas des massifs refuges — le terme sous-entend une migration —, mais des régions conservatrices de la composante la plus résistante de la flore autochtone. Les polyploïdes prirent naissance sur le front des glaciers et dans les massifs refuges d'où ils gagnèrent d'autres chaînes et, lors du réchauffement, les territoires abandonnés par les glaciers.

L'exemple du Ventoux, en tant que massif refuge, est particulièrement suggestif. A notre sens, l'originalité de sa flore tient à la persistance d'une partie de la flore autochtone (*Helictotrichon setaceum*, *Poa cenisia* à $2n = 28$, *Biscutella* gr. *laevigata* diploïde, *Iberis candolleana*, etc.), à un enrichissement probable en espèces allochtones (*Arenaria grandiflora*, $4x$; *Anthyllis montana*, $4x$; etc.) dont le nombre ne peut être apprécié aujourd'hui et enfin à la genèse de sippes nouvelles, polyploïdes, nées d'un croisement entre sippes immigrées et indigènes affines. A ces dernières appartiennent sans doute le *Trisetum distichophyllum* hexaploïde (il est tétraploïde dans la plus grande partie des Alpes austro-occidentales; Beuret, 1974) ainsi que le *Paronychia kapela* subsp. *galloprovincialis*, hexaploïde alors que les formes apparentées au subsp. *serpyllifolia* sont tétraploïdes sur la chaîne alpine principale. Pour deux autres espèces (*Silene graminea*, $4x$, et *Alyssum cuneifolium*,

¹ Pour autant que la biologie florale de l'espèce en question autorise l'allogamie.

² Lors du réchauffement postglaciaire, on ne peut exclure en effet la remontée de quelques immigrants (diploïdes ou polyploïdes) qui auraient pu alors se croiser avec les diploïdes correspondants restés sur les nunatak, d'où la formation de polyploïdes localisés.

6x), il est difficile de savoir si elles représentent un apoenémisme ou témoignent d'un enrichissement allogène.

Afin d'illustrer les hypothèses ci-dessus, nous donnerons encore quelques exemples:

- Le *Minuartia sedoides* (fig. 27) devait être à l'origine un endémique panalpinique ou une espèce alpino-carpathique.¹ Par spéciation graduelle, imputable à l'isolement relatif des populations, il s'est scindé en races géographiques différant probablement par la structure de leurs chromosomes. Lors des crues glaciaires, les races diploïdes persistèrent sur les nunatak méridionaux des Alpes occidentales ainsi que des Alpes orientales (Dolomites, Alpes carniques) et, d'autre part, furent refoulées sur le front des glaciers. En revanche, elles furent éliminées des nunatak des Préalpes septentrionales et orientales soumis à un climat beaucoup plus sévère. Sur le versant nord des Alpes, le développement considérable des moraines facilita l'extension latérale des différentes sippes dont les aires finirent par se recouper ce qui permit les croisements et partant la polyploïdisation. Comme les hybridations se produisirent entre des races géographiques et non entre des écotypes,² elles n'ont pas été favorisées par la variété des conditions écologiques des régions périphériques mais plutôt par leur uniformité qui facilita les échanges. Sur le versant sud au contraire, les populations diploïdes restèrent isolées en raison de conditions différentes (moraines discontinues, climat plus chaud vu l'altitude plus basse et la situation méridionale). Lors du réchauffement, les tétraploïdes suivirent le retrait des glaciers et colonisèrent toute la chaîne septentrionale. Les diploïdes restés sur les nunatak reprirent une partie du terrain perdu et s'installèrent sur les massifs méridionaux. La progression des deux races fut freinée lorsque leurs aires respectives devinrent contiguës. Depuis lors, leur limite s'est stabilisée ou du moins n'évolue-t-elle que très lentement. Le fait que la polyploïdisation intervint sur le front des glaciers a permis l'extension de l'espèce collective vers les Pyrénées et vers l'Ecosse où seule est représentée la sippe polyploïde.

En règle générale, chaque fois que les diploïdes ont persisté sur tous les nunatak méridionaux (orientaux et occidentaux), la distribution des deux races répond à la pseudo-vicariance australe-septentrionale (cas du *Minuartia sedoides*). En revanche, lorsque le diploïde ne s'est maintenu qu'à l'extrémité occidentale de la chaîne, la pseudo-vicariance est du type occidental-oriental (*Ranunculus plantagineus*, etc.).

- Il est intéressant de noter que les données cytogéographiques relatives aux *Anthoxanthum odoratum* s.l., *Anthericum liliago*, *Cerastium arvense* (dont la race *suffruticosum* est diploïde dans le sud de la France) et *Aethionema saxatile* se ressemblent en ceci que les races diploïdes existent sur certains reliefs (Alpes et Pyrénées ou Alpes seules) alors que d'autres races également diploïdes croissent à basse altitude dans la région méditerranéenne. Il y a lieu de rappeler ici que Landolt (1970) a suggéré que certaines espèces banales des plaines de l'Europe

¹ L'étude cytologique des populations carpathiques du *Minuartia sedoides* sera très instructive à cet égard.

² Preuve en est l'écologie le plus souvent identique des diploïdes et de leurs taxons de substitution.

centrale étaient nées par croisement d'une sippe méditerranéenne et d'une sippe alpine. Böcher (1961) avait d'ailleurs défendu une hypothèse semblable pour expliquer l'origine de l'*Anthoxanthum odoratum* s.l. tétraploïde. Dans le cas des espèces citées ci-dessus et contrairement à ce qui s'est passé chez le *Minuartia sedoides*, les hybridations sont intervenues sur le front sud des glaciers où les conditions écologiques plus variées permirent la rencontre d'orophytes alpiens et de sippes méditerranéennes (ou tout au moins de sippes planitiales plus méridionales) affines. Comme les deux sippes qui s'hybridèrent différaient par leur écologie, il n'est pas étonnant que le polyploïde engendré n'offre pas les mêmes exigences que le diploïde alpin avec lequel il a été le plus souvent comparé, mais présente une écologie intermédiaire à celle de ses deux parents, phénomène dont la pseudo-vicariance alpino-planitiaire est le reflet aujourd'hui.

- Comme dernier exemple, nous évoquerons le problème plus complexe offert par le *Bupleurum ranunculoides* (fig. 58). L'aire actuelle disjointe des diploïdes permet de penser que leur domaine primitif occupait la plus grande partie de l'Europe centrale et méridionale, des Carpathes à la Péninsule ibérique. La différenciation graduelle subie par le syngaméon ancestral est illustrée aujourd'hui par de nombreuses sippes vicariantes. Ainsi les diploïdes des Tatra, du Tessin, des Alpes occidentales et des Pyrénées orientales ainsi que celui des Préalpes austro-occidentales et des Cévennes diffèrent par leur habitus, la largeur des feuilles, la forme des folioles de l'involucelle, etc. Toutefois, les caractères distinctifs ne sont pas toujours tranchés.¹

Au cours des glaciations, trois sippes polyploïdes ont pris naissance indépendamment. Dans les Alpes orientales d'abord, lors des crues glaciaires principales, le diploïde fut refoulé sur les massifs marginaux alors qu'il disparaissait complètement sur la chaîne principale ou tout au moins était réduit à quelques populations isolées qu'il reste à découvrir. Pendant le même temps, la rencontre du diploïde alpin et d'une sippe d'origine carpathique, diploïde, caractérisée par la largeur des feuilles caulinaires et des folioles de l'involucelle a produit la race hexaploïde reconnue comme la sous-espèce typique (subsp. *ranunculoides*). Celle-ci progressa ensuite d'est en ouest le long des Préalpes et passa même dans le Jura septentrional et central.

Dans les Pyrénées, au cours d'une des premières glaciations, le tétraploïde prit naissance à la suite du croisement de deux sippes très affines dont l'une était peut-être cantabrique — témoin la population diploïde de la Peña Redonda qui n'est pas rigoureusement identique au diploïde des Pyrénées orientales et qui tend vers le var. *gramineum*. Amorcée dans les Pyrénées lors du réchauffement suivant, l'extension de la race tétraploïde se poursuivit au cours du refroidissement principal, mais cette fois en direction du Jura qu'elle atteint par les massifs intermédiaires des Corbières et de l'Auvergne avant de déborder sur le Dauphiné. Sa progression dans les Alpes fut alors stoppée (ou seulement ralentie) par la concurrence du diploïde en place. Le tétraploïde émigra encore des Pyrénées occidentales vers la chaîne cantabrique où il rencontra la sippe diploïde restée sur place. Du croisement entre les deux sippes devait

¹ La taxonomie infraspécifique du *Bupleurum ranunculoides* est des plus embrouillées tant l'acceptation des différents taxons décrits varie suivant les auteurs.

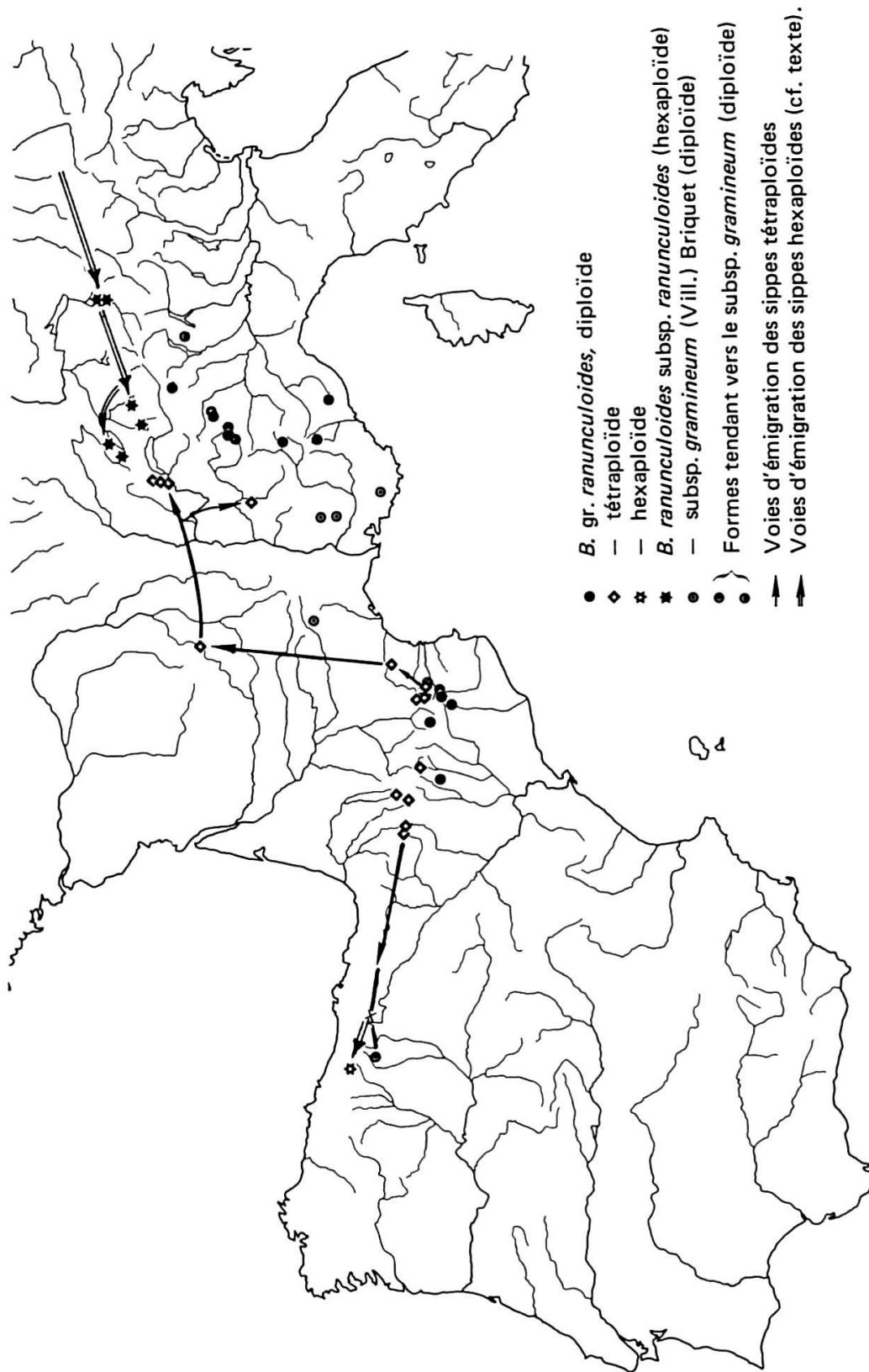


Fig. 58. — Distribution des races chromosomiques de l'espèce collective *Bupleurum ranunculooides* L. [une race diploïde est encore représentée dans les Tatras: var. *burserianum* (W.) Briquet].

naître un nouvel hexaploïde qui s'installa dans les régions les plus glaciées, à savoir les Picos de Europa.

Phénomène remarquable à signaler, le Jura a été colonisé par deux races chromosomiques d'origine différente, l'une pyrénéenne, l'autre alpienne-orientale. La lacune actuelle dans la distribution jurassienne du *Bupleurum ranunculoides* coïncide avec la région recouverte par une calotte de glace lors du maximum glaciaire (Aubert, 1965), ce qui pourrait indiquer que le passage des Alpes vers le Jura a eu lieu lors d'un refroidissement et que l'avance en direction ouest de l'hexaploïde a été bloquée par le développement considérable des glaciers sur le Jura vaudois.

Avant de conclure, une remarque s'impose. Tous les cas de polyploïdisation ne sont pas à rapporter aux bouleversements du Quaternaire. L'existence du *Poa cenisia* s.l. (incl. *Poa fontqueri*) heptaploïde, à écologie stricte, dans les Alpes, les Pyrénées et peut-être aussi en Corse en est un exemple. La naissance du polyploïde à partir de la race tétraploïde préalpienne semble bien être un phénomène ancien, datant du Tertiaire et en tout cas antérieur à la rupture de tous les ponts entre ces trois massifs. Il en est peut-être de même du *Ranunculus plantagineus* subsp. *plantagineus* (4x) cyrno-alpien, à moins que le tétraploïde ait pris naissance indépendamment dans les Alpes et en Corse (origine polytopique), hypothèse que l'on ne peut exclure a priori. Le problème se pose d'une manière très semblable chez le *Ranunculus parnassifolius*. L'écologie stricte de cette espèce rend très aléatoire l'hypothèse d'une migration à longue distance, contemporaine des glaciations. Nous ne voyons pas comment le subsp. *heterocarpus* tétraploïde, caractéristique des *Thlaspetalia rotundifolii*, aurait pu franchir des formations affines de la toundra alors qu'aujourd'hui il paraît en régression même dans son aire principale. Si les polyploïdes alpien et pyrénéen ont une origine commune, celle-ci a dû intervenir avant l'effondrement du système pyrénéo-provençal à une époque où le *R. parnassifolius* était sans doute plus compétitif. Mais dans ce dernier exemple encore, il n'est pas exclu que les tétraploïdes alpien et pyrénéen soient nés par polytopisme, auquel cas l'influence glaciaire ne serait pas à écarter.

Liens génétiques

Dans ce dernier chapitre qui reprend le titre sous le pavillon duquel nous avons exposé nos recherches, nous chercherons à établir dans quelle mesure, l'ensemble des données cytologiques permet d'appréhender le degré d'interdépendance de l'histoire des flores alpienne et pyrénéenne. Les questions relatives aux espèces communes, aux couples de vicariants ou réputés tels et enfin aux complexes polyploïdes seront abordées successivement.

Espèces communes aux deux chaînes, non affectées par la polyploïdie dans le domaine pyrénéo-alpien

Parmi les taxons alpino-pyrénéens, nos recherches confirment que certains n'ont pas varié d'une chaîne à l'autre, ni dans leur morphologie, ni dans leur nombre