Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 43 (1988)

Heft: 1

Artikel: Etude biosystématique de l'agrégat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale : VI. Variabilité comparée de part et d'autre du 44e parallèle

Autor: Hinz, Petra-Andrea

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879737

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: 09.07.2025

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

Etude biosystématique de l'agrégat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale.
VI. Variabilité comparée de part et d'autre du 44e parallèle

PETRA-ANDREA HINZ

RÉSUMÉ

HINZ, P.-A. (1988). Étude biosystématique de l'agrégat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VI. Variabilité comparée de part et d'autre du 44e parallèle. *Candollea* 43: 223-247. En français, résumés français et anglais.

Au cours de notre étude de l'agrégat *D. purpurea* L. en Méditerranée occidentale, nous avons été confronté au problème de la variabilité du *D. purpurea* dans la totalité de son aire de répartition. On y distingue une différenciation importante au sud qui s'oppose à une homogénéité plus prononcée au nord du 44e parallèle. Nous nous sommes donc en premier lieu attaché à examiner la variabilité des populations septentrionales. Leur morphologie et leur comportement écologique sont résumés sous forme d'un portrait-type esquissé sur la base des moyennes statistiques. A titre de comparaison nous opposons ensuite l'ensemble des populations en Europe nord-occidentale et centrale à l'ensemble des populations méditerranéennes de l'agrégat *D. purpurea*. Deux groupes de caractères ressortent de cette analyse comparative: les caractères variables dans la totalité de l'aire de l'agrégat *D. purpurea* et les caractères constants en Europe nord-occidentale et centrale mais différenciés en Méditerranée occidentale, particulièrement les caractères floraux.

ABSTRACT

HINZ, P.-A. (1988). Biosystematical studies of the Digitalis purpurea L. aggregate (Scrophulariaceae) in the western Mediterranean area. VI. Comparison of variability north and south of the 44th parallel. *Candollea* 43: 223-247. In French, French and English abstracts.

In course of our studies of the *D. purpurea* aggregate in the western Mediterranean area we faced the problem of the variability of *D. purpurea* in its whole area of distribution. Within this area an important differenciation can be observed in the south in opposition to a more or less prominent homogeneity north of the 44th parallel. At first the variability of the northern populations is examined. Their morphology and ecological behaviour are summarized in terms of a portrait-type based on the statistical mean values. Subsequently the northwestern and central-european populations are compared with the mediterranean populations. Two groups of characters result from this comparative analysis: the characters variable within the whole distribution area of the *D. purpurea* aggregate and the characters constant in northwestern and central Europe but differenciated in the western Mediterranean, mainly floral characters.

Introduction

L'aire de répartition des taxons proches du *Digitalis purpurea* comprend principalement la Méditerranée occidentale et l'Europe nord-occidentale et centrale. Dans cette aire de distribution, deux domaines peuvent être distingués (WERNER, 1964; HINZ & al., 1986). En Europe nord-occidentale et centrale, les populations du *D. purpurea* forment une masse plus ou moins homogène; en Méditerranée occidentale en revanche, notamment dans la Péninsule ibérique, une diversification très importante se manifeste. Plusieurs espèces, sous-espèces, variétés et formes ont été décrites. Comme ligne de démarcation, nous avons choisi le 44e parallèle au sud duquel se trouvent

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
43(1) 223 (1988)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1988

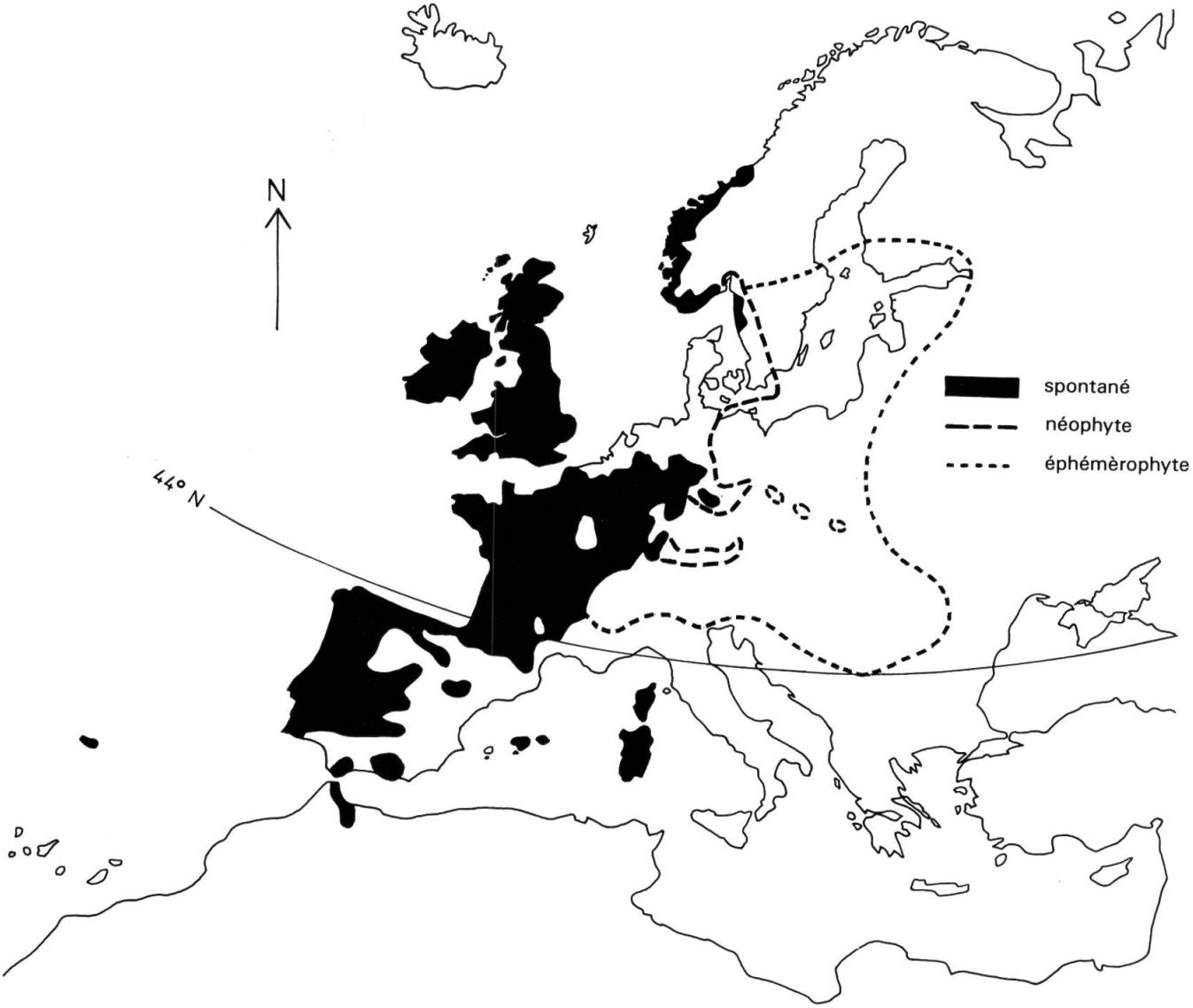

Fig. 1. — Distribution de l'agrégat D. purpurea L. d'après MEUSEL & al. (1978), modifiée.

les Pyrénées et la Corse. Le Massif Central en revanche fait partie du domaine septentrional. La distinction de deux domaines de part et d'autre du 44e parallèle est illustrée par la carte de distribution de l'ensemble de l'agrégat *D. purpurea* (fig. 1).

L'extrême variabilité de l'agrégat *D. purpurea* en Méditerranée occidentale nous a amené à orienter notre travail sur cette région. Toutefois, nous avons été confronté au problème de la plasticité du *D. purpurea* dans la totalité de son aire de répartition. Sur le plan biosystématique, cette recherche comparative nous permet de dégager les lignes directrices de la variabilité de l'agrégat *D. purpurea* en intégrant également celle des populations au nord des Pyrénées.

Matériel et méthodes

Echantillons observés

Notre étude comparative porte sur l'analyse de 112 échantillons d'origine septentrionale et 470 échantillons du bassin méditerranéen dont la provenance a été mentionnée dans une publication

antérieure (HINZ & al., 1986). L'étude de la variabilité du fruit est restreinte à 41 échantillons d'Europe nord-occidentale et centrale ainsi qu'à 214 échantillons du sud.

Nous avons donc complété notre matériel méditerranéen par une centaine d'échantillons provenant du nord de l'aire du *D. purpurea*. L'étude des populations septentrionales repose sur des spécimens des herbiers suivants, cités selon HOLMGREN & al. (1981):

E, G, K, O, TCD, Z, ZT.

Deux campagnes d'herborisation en Allemagne, dans le massif du Harz et dans la Forêt-Noire, ont enrichi nos connaissances. Les localités de ces échantillons de référence sont énumérées sur le tableau 1 pour les échantillons en fleur et sur le tableau 2 pour les échantillons en fruit. Leur localisation géographique est indiquée sur les figures 2 & 3. Du nord au sud 11 populations ont été distinguées dans le domaine septentrional.

Caractères morphologiques retenus

Sur le plan morphologique, nous avons limité l'analyse de variabilité à la moitié des caractères retenus précédemment (HINZ & al., 1986). Deux critères ont guidé notre sélection:

— les caractères observables en herbier, même sur des échantillons incomplets;
— les caractères variables en Méditerranée occidentale.

La définition et la terminologie des caractères ont été exposés dans HINZ & al. (1986). Seul le caractère de la pilosité de la tige fait exception. Nous n'observons ici que deux états différents: tige glabre et tige poilue, sans aucune distinction de longueur des poils.

Pour les comparaisons statistiques, nous avons utilisé:

— la moyenne arithmétique $\bar{x}$,
— l'écart-type s,
— l'intervalle de variation I.V.,
— le coefficient de variation C.V.

Au vu de l'importance de la forme biologique et de quelques caractères concernant l'inflorescence et la fleur difficilement appréciables en herbier, nous en discuterons pour les populations allemandes et méditerranéennes que nous avons eu l'occasion d'étudier sur le terrain.

Observations écologiques

Sur le plan écologique, nous avons rassemblé les rares indications figurant sur les étiquettes d'herbier et les informations principales fournies par la littérature afin de comparer les comportements écologiques au nord et au sud de l'aire de répartition. Ce n'est que pour nos propres récoltes en Allemagne que nous pouvons fournir des indications écologiques plus précises telles que nous les avons relevées pour les populations méditerranéennes (HINZ & al., 1986).

Morphologie des populations au nord du 44e parallèle

Longévité et souche

En général, le *D. purpurea* est considéré comme bisannuel (WERNER, 1966). D'après CLAPHAM (1962), HEGI (1966) et COSTE (1980), des individus pérennants se rencontrent rarement. Faute de récoltes personnelles, nous n'avons pu vérifier ce caractère qu'en Allemagne, où il ne souffre aucune exception: aucun des individus rencontrés n'a montré une hampe florale de l'année précédente.

Tableau 1. — Echantillons de référence du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: spécimens en fleur.

N°	*Pays (province)*	*Localité*	*Collecteur et n° (herbier)*
	Scandinavie		
1	Norvège (Møre og Romsdal)	Karmoen: Kobbewik	Norman, J. s. n. (O)
2	Norvège (Sogn og Fjordane)	Søndfjord: Askevold	Fridtz, R. E. 24552 (O)
3	Norvège (Sogn og Fjordane)	Balestrand	Nissen, R. T. s. n. (O)
4	Norvège (Sogn og Fjordane)	Sognefjord: Bolholm	Rikli, M. s. n. (ZT)
5	Norvège (Hordaland)	Radoën: Mangerherred	Resvolt- Holmsen, H. s. n. (O)
6	Norvège	ign.	Lindeberg, C. J. s. n. (G)
7	Norvège	Sund: Midtjern	Störmer, P. s. n. (O)
8	Suède (Göteborg och Bohuslän)	Bohuslän	Christiansson, C. s. n. (ZT)
9	Suède (Blekinge)	Ramdala	Zachrisson, R. s. n. (G)
	Ecosse		
10	Grande-Bretagne (Ecosse)	Laig Bay	Stewart, J. C. 91 (E)
11	Grande-Bretagne (Ecosse)	Glen Finart: Loch Long	Sutton, S. & C. W. Muirhead 65121 (E)
12	Grande-Bretagne (Ecosse)	Loch Sunart	Horwood, E. U. s. n. (G)
13	Grande-Bretagne (Ecosse)	Beinn Mhor	Warn, P. H. 17210 (E)
14	Grande-Bretagne (Lothian)	East Lothian	Stuart, L. H. s. n. (E)
15	Grande-Bretagne (Ecosse)	Blackwaterfoot	Somerville, A. s. n. (E)
16	Grande-Bretagne (Dumfries and Galloway)	Lochmaben	Murray, D. 25 (E)
	Irlande		
17	Grande-Bretagne (Down)	Rostrevor	Ross-Craig, S. & J. R. Sealy 1704 (K)
18	Irlande	Devis	ign. 778 (TCD)
19	Irlande (Dublin)	Scalp	ign. s. n. (TCD)
20	Irlande	Killarney	Pearson, C. s. n. (TCD)
	Pays de Galles		
21	Grande-Bretagne (Gwynedd)	Bettws-y-cœd	Däniker, A. s. n. (Z)
22	Grande-Bretagne (Powys)	Powys	Katz, A. 77616-b (ZT)
23	Grande-Bretagne (Powys)	Powys	Katz, A. 77617-a (ZT)
24	Grande-Bretagne (Powys)	Powys	Katz, A. 77617-c (ZT)
25	Grande-Bretagne (Mid-Glamorgan)	Cardiff	Katz, A. 77615-1 (ZT)
26	Grande-Bretagne (Mid-Galmorgan)	Peterston-super-Ely	Katz, A. 77614 (ZT)
	Angleterre		
27	Grande-Bretagne (North Yorkshire)	Rievaulx	Browne, A. & M. s. n. (ZT)
28	Grande-Bretagne (Cheshire)	Knutsford	Grindon, H. 584.1 (ZT)
29	Grande-Bretagne (Sussex)	Richmond Park	Montford, H. & W. B. Turrill s. n. (K)
30	Grande-Bretagne (Kent)	Darenth Wood	Lowne, B. T. 1165 (K)
31	Grande-Bretagne (Kent)	Shoreham	Britton, C. E. s. n. (K)
32	Grande-Bretagne (Dorset)	Lytchett Matravers	Barnes, A. L. 429/1:0174 (K)
33	Grande-Bretagne (Isle of Wight)	Isle of Wight	Sprange, T. A. & C. E. Hubbard 108 (K)
34	Grande-Bretagne (Devon)	Bovey Tracey	Turrill, W. B. s. n. (K)
35	Grande-Bretagne (Devon)	Start Bay	Turrill, W. B. 21/53 (K)
36	Grande-Bretagne (Devon)	Start Bay	Turrill, W. B. 22/53 (K)
37	Grande-Bretagne (Channel Islands)	Sark: Havre Gosselin	Ballard, F. & E. Algolby 247 (K)
38	Grande-Bretagne (Channel Islands)	Jersey: La Moie	ign. s. n. (K)
39	Grande-Bretagne (Angleterre)	Kings Y. H.	Taylor, P. 1318 (K)
	Massif du Harz		
40	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 558 (G)

Tableau 1. — Echantillons de référence du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: spécimens en fleur.

N°	*Pays (province)*	*Localité*	*Collecteur et n° (herbier)*
41	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 559 (G)
42	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 561 (G)
43	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 562 (G)
44	Allemagne (Niedersachsen)	Hahnenklee	Hinz, P.-A. 563 (G)
45	Allemange (Niedersachsen)	Hahnenklee	Hinz, P.-A. 564 (G)
46	Allemagne (Niedersachsen)	Kratzental	Hinz, P.-A. 568 (G)
47	Allemagne (Niedersachsen)	entre Oker et Altenau	Hinz, P.-A. 591 (G)
48	Allemagne (Niedersachsen)	entre Oker et Altenau	Hinz, P.-A. 592 (G)
49	Allemagne (Niedersachsen)	entre Oker et Altenau	Hinz, P.-A. 593 (G)
50	Allemagne (Niedersachsen)	Torfhaus	Hinz, P.-A. 589 (G)
51	Allemagne (Niedersachsen)	Grosser Sonnenberg	Hinz, P.-A. 585 (G)
52	Allemagne (Niedersachsen)	entre Bad Lauterberg et St. Andreasberg	Hinz, P.-A. 578 (G)
53	Allemagne (Niedersachsen)	entre Bad Lauterberg et St. Andreasberg	Hinz, P.-A. 579 (G)
54	Allemagne (Niedersachsen)	entre Bad Lauterberg et St. Andreasberg	Hinz, P.-A. 580 (G)
	Bénélux		
55	Pays-Bas (Limburg)	Epen	Baumann, M. G. 492 (Z)
56	Pays-Bas (Limburg)	Epen	Siegfried s. n. (Z)
57	Pays-Bas	Vylener Bosch	Schlitter, G. 160 (Z)
58	Belgique (Liège)	Membach	Lucion, P. 1667 (G)
59	Belgique (Luxembourg)	Houffalize	Baltisberger, M. 79/628 (ZT)
	France nord-occidentale		
60	France (Calvados)	entre Honfleur et Fougues	Leutwein de Fellenberg, P. C. L. s. n. (Z)
61	France (Paris)	environs de Paris	Thuillier, J. L. 265 (G)
62	France (Seine et Oise)	St. Germain	Brice, M. s. n. (G)
63	France (Seine et Oise)	Meudon	Leutwein de Fellenberg, P. C. L. s. n. (Z)
64	France (Seine et Oise)	Jouy en Josas	Girod, A. s. n. (G)
65	France (Sarthe)	St. Pavace	Nanteuil, B. s. n. (Z)
66	France (Loir et Cher)	entre Romoratin et Batarde	Martin, E. 2800 (G)
	Vosges		
67	France (Bas-Rhin)	Rothau	Romieux, H. s. n. (G)
68	France (Bas-Rhin)	Solbach (Rothau)	Alioth, F. S. s. n. (G)
69	France (Bas-Rhin)	Belmont (Rothau)	Romieux, H. s. n. (ZT)
70	France (Vosges)	Corcieux	Gérard, C. A. s. n. (ZT)
71	France (Vosges)	Remiremont	Treuvey, P. s. n. (ZT)
72	France (Haut-Rhin)	Lac du Ballon	Baltisberger, M. 77/643 (ZT)
73	France (Haut-Rhin)	St. Amarin	Durieux, V. s. n. (ZT)
74	France (Territoire de Belfort)	Mont Rodolphe	Weiss, X. 441 (ZT)
75	France (Territoire de Belfort)	Mont Rodolphe	Weiss, X. 8157 (ZT)
76	France (Haute-Saône)	Champagney	Vendrely, H. s. n. (Z)
77	France (Haute-Saône)	Champagney	Vendrely, H. s. n. (Z)
78	France (Haute-Saône)	Champagney	Vendrely, H. s. n. (ZT)
79	France (Haute-Saône)	Champagney	Vendrely, H. s. n. (ZT)
80	France	St. Anne (Alsace)	Delessert, J. P. B. s. n. (G)
	Forêt-Noire		
81	Allemagne (Baden-Württemberg)	Bad Herrenalb	Hinz, P.-A. 595 (G)
82	Allemagne (Baden-Württemberg)	Forbach	Hinz, P.-A. 596 (G)
83	Allemagne (Baden-Württemberg)	Herrenwies	Hinz, P.-A. 597 (G)
84	Allemagne (Baden-Württemberg)	Mummelsee	Hinz, P.-A. 599 (G)
85	Allemagne (Baden-Württemberg)	Seehalde (Bad Griesbach)	Hinz, P.-A. 601 (G)
86	Allemagne (Baden-Württemberg)	Brandenkopf	Hinz, P.-A. 604 (G)
87	Allemagne (Baden-Württemberg)	Brandenkopf	Hinz, P.-A. 605 (G)

Tableau 1. — Echantillons de référence du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: spécimens en fleur.

N°	*Pays (province)*	*Localité*	*Collecteur et n° (herbier)*
88	Allemagne (Baden-Württemberg)	Brandenkopf	Hinz, P.-A. 606 (G)
89	Allemagne (Baden-Württemberg)	Kandel	Hinz, P.-A. 608 (G)
90	Allemagne (Baden-Württemberg)	Kandel	Hinz, P.-A. 609 (G)
91	Allemagne (Baden-Württemberg)	Schauinsland	Hinz, P.-A. 616 (G)
92	Allemagne (Baden-Württemberg)	Schauinsland	Hinz, P.-A. 617 (G)
93	Allemagne (Baden-Württemberg)	Belchen	Hinz, P.-A. 620 (G)
94	Allemagne (Baden-Württemberg)	Blauen	Hinz, P.-A. 624 (G)
95	Allemagne (Baden-Württemberg)	Blauen	Hinz, P.-A. 625 (G)
	Massif Central		
96	France (Saône et Loire)	La Motte St. Jean	Charpin, A. 3248 (G)
97	France (Rhône)	Charbonnière Lyon	Bourgeaux s. n. (G)
98	France (Rhône)	Soucien	Saint-Lager s. n. (G)
99	France (Puy-de-Dôme)	Mont Dore	Borini s. n. (G)
100	France (Puy-de-Dôme)	Mont Dore	Pitard, C. J. s. n. (G)
101	France (Corrèze)	Tulle	Baltisberger, M. 78/463 (ZT)
102	France (Cantal)	Lioran	Furrer, E. s. n. (Z)
103	France (Haute-Loire)	Cotes de Blesle	Charbaurel, G. B. s. n. (ZT)
104	France (Haute-Loire)	Saint Jean de Nay	Bocquet, G. 20210 (ZT)
105	France (Haute-Loire)	Tailhac	Bocquet, G. 20217 (ZT)
106	France (Ardèche)	Col du Marchand	Bocquet, G. 20725 (ZT)
107	France (Ardèche)	Combe de Grimaud	Bocquet, G. 20735 (ZT)
108	France (Ardèche)	Col du Faux	Bocquet, G. 20735 (ZT)
109	France (Ardèche)	Col du Faux	Bocquet, G. 20737 (ZT)
110	France (Lozère)	Chaudeyrac	Bocquet, G. 20752 (ZT)
111	France (Aveyron)	Peyrière (Rodez)	Bocquet, G. 20754 (ZT)
112	France (Gard)	Valleraugue (Cévennes)	ign. s. n. (Z)

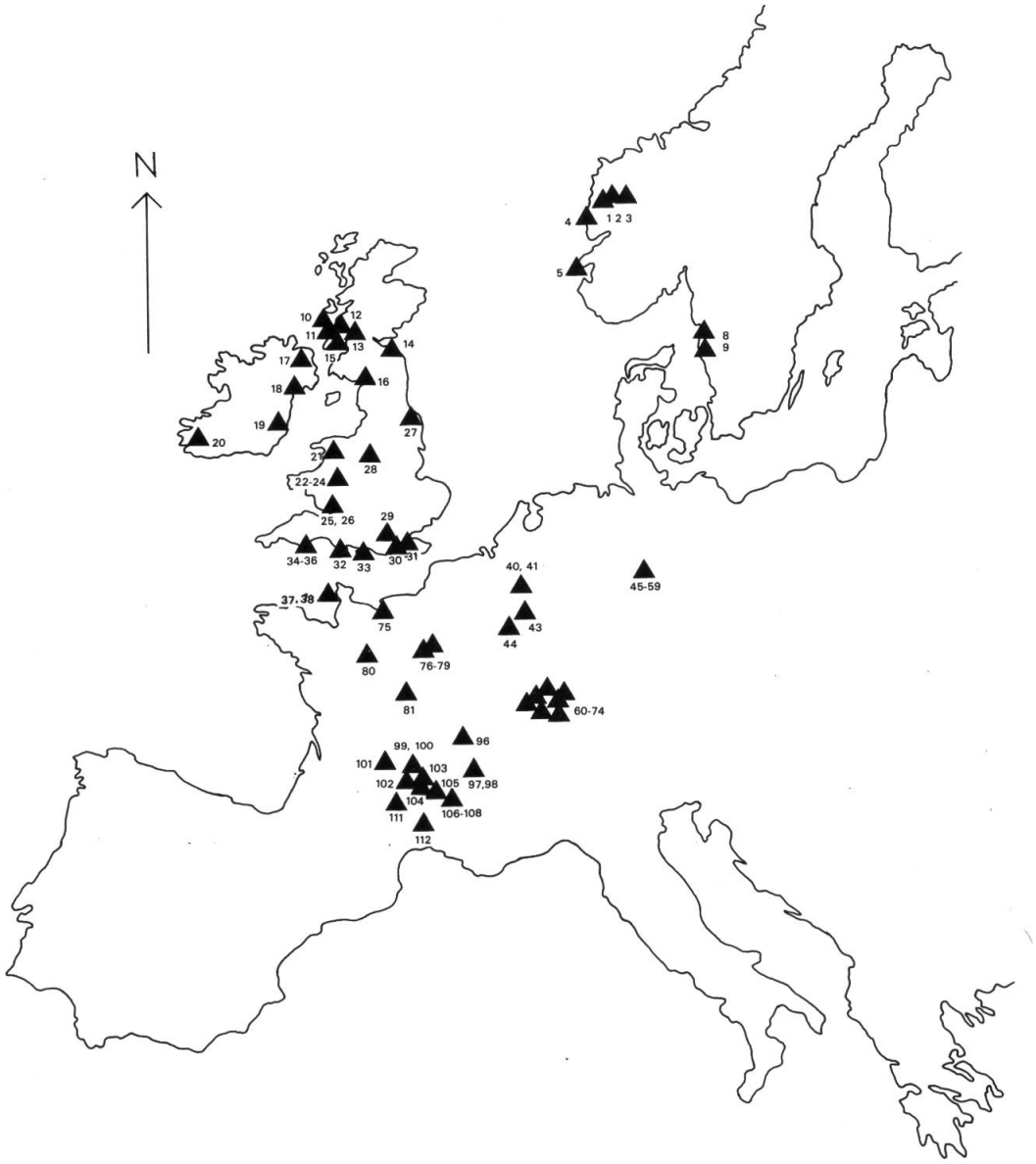

Fig. 2. — Localisation géographique des échantillons de référence du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: spécimens en fleur.

Fig. 3. — Localisation géographique des échantillons de référence du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: spécimens en fruit.

Tableau 2. — Localisation géographique des échantillons de référence du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: spécimens en fleur.

N°	*Pays (province)*	*Localité*	*Collecteur et n° (herbier)*
	Scandinavie		
1	Norvège (Hordaland)	Hardangerfjord	Rübel & Lüdi s. n. (ZT)
2	Norvège (Rogaland)	Sunde, Jaederen	Bryhn, N. s. n. (O)
3	Norvège (Vest-Agder)	Flekkefjord	Blytt, M. N. s. n. (G)
4	Suède (Göteborg och Bohuslän)	Bohuslän	Christiansson, C. s. n. (ZT)
	Ecosse		
5	Grande-Bretagne (Ecosse)	Ben Lawers	Rübel, E. s. n. (ZT)
	Angleterre		
6	Grande-Bretagne (Devon)	Bovey Tracey	Turrill, W. B. s. n. (K)
	Massif du Harz		
7	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 558 (G)
8	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 559 (G)
9	Allemagne (Niedersachsen)	entre Goslar et Clausthal-Zellerfeld	Hinz, P.-A. 561 (G)
10	Allemagne (Niedersachsen)	Kratzental (Wildemann)	Hinz, P.-A. 568 (G)
11	Allemagne (Niedersachsen)	Hübichenstein (Bad Grund)	Hinz, P.-A. 569 (G)
12	Allemagne (Niedersachsen)	Lerbach	Hinz, P.-A. 577 (G)
13	Allemagne (Niedersachsen)	entre Bad Lauterberg et St. Andreasberg	Hinz, P.-A. 578 (G)
14	Allemagne (Niedersachsen)	entre Bad Lauterberg et St. Andreasberg	Hinz, P.-A. 580 (G)
15	Allemagne (Niedersachsen)	entre Bad Lauterberg et St. Andreasberg	Hinz, P.-A. 581 (G)
	Bénélux		
16	Pays-Bas (Limburg)	Epen	Siegfried s. n. (Z)
17	Belgique (Luxembourg)	Bihain	Lucion, P. s. n. (G)
	France nord-occidentale		
18	France (Seine et Oise)	Montmorency	Bélanger, S. s. n. (G)
19	France (Seine et Oise)	Sèvres	Lasserre, G. s. n. (G)
20	France (Sarthe)	St. Pavace	Nanteuil, B. s. n. (Z)
21	France (Loiret)	Tigy	Azanon s. n. (G)
	Vosges		
22	France (Bas-Rhin)	Solbach (Rothau)	Alioth, F. S. s. n. (G)
23	France (Bas-Rhin)	Belmont (Rothau)	Romieux, H. s. n. (ZT)
24	France (Vosges)	Remiremont	Treuvey, P. s. n. (ZT)
25	France (Haut-Rhin)	Lac du Ballon	Baltisberger, M. 77/643 (ZT)
26	France (Haut-Rhin)	Ballon de Soulz	Bernoulli, G. s. n. (ZT)
27	France (Haut-Rhin)	Ballon de Soulz	Bernoulli, G. s. n. (ZT)
28	France (Territoire de Belfort)	Arsot	Parisot, L. 2115 (G)
29	France (Haute-Saône)	Champagney	Vendrely, H. s. n. (Z)
30	France	Val de Cleurie	Fièche, E. s. n. (ZT)
	Forêt-Noire		
31	Allemagne (Baden-Württemberg)	Bad Herrenalb	Hinz, P.-A. 595 (G)
32	Allemagne (Baden-Württemberg)	Brandenkopf	Hinz, P.-A. 604 (G)
33	Allemagne (Baden-Württemberg)	Weissenfels (Schauinsland)	Hinz, P.-A. 612 (G)
34	Allemagne (Baden-Württemberg)	Weissenfels (Schauinsland)	Hinz, P.-A. 613 (G)
35	Allemagne (Baden-Württemberg)	Belchen	Hinz, P.-A. 620 (G)
36	Allemagne (Baden-Württemberg)	Blauen	Hinz, P.-A. 624(G)
	Massif Central		
37	France (Puy-de-Dôme)	Agoux	Mouterde, P. S. J. s. n. (G)
38	France (Loire)	St. Etienne	Bocquet, G. 17431 (ZT)
39	France (Haute-Loire)	Cotes de Blesle	Charbaurel, G. B. s. n. (ZT)
40	France (Ardèche)	Nozières	Bocquet, G. 21268 (ZT)
41	France (Gard)	Valleraugue (Cévennes)	ign. s. n. (G)

Quant à la cespitosité de la souche, la grande majorité des échantillons est caractérisée par une seule hampe florale par individu. Il faut cependant rappeler un phénomène relevé par WERNER (1966): une rosette secondaire peut parfois se séparer complètement de sa plante-mère.

Tige

Dimension des hampes. — La hauteur de la plante est variable, elle est souvent un reflet des conditions écologiques. Les échantillons rupicoles, soit en montagne, soit au bord de la mer, ont plutôt des hampes courtes (< 50 cm). Les populations liées aux lisières, aux clairières ou aux zones de broussailles ont en revanche des hampes particulièrement élevées (> 150 cm).

Pilosité. — D'ordinaire, la tige du *D. purpurea* est pubescente. Toutefois, nous avons également trouvé çà et là des exemplaires à tige glabre. Selon nos propres observations effectuées en Allemagne, ce caractère est variable au sein même d'une population. Turrill (note d'étiquette) confirme ce polymorphisme d'une population à Bovey Tracey (Angleterre). Pour les échantillons allemands à tige poilue, la longueur de poils est un caractère très homogène: les poils glanduleux sont très courts (< 0.2 mm), la longueur des poils sans glandes est comprise entre 0.4 et 0.8 mm. Sur une tige glabre, on peut cependant remarquer quelques poils glanduleux très courts, la tige étant surtout dépourvue de poils simples.

Feuilles de la tige

Dimensions. — Les feuilles inférieures sont atténuées en pétiole de longueur extrêmement variable, de 15 à 150 mm. Les coefficients de variation de longueur et largeur des limbes sont aussi particulièrement élevés; ils peuvent parfois dépasser 50%. Le rapport longueur/largeur des feuilles montre une variabilité beaucoup plus faible (10 à 22%): les feuilles sont d'ordinaire deux à trois fois plus longues que larges.

Marge. — La marge des limbes foliaires est toujours plus ou moins crénelée. Un seul échantillon du Pays de Galles fait exception avec une marge foliaire clairement dentée. De toute évidence, il s'agit ici d'une variation accidentelle.

Décurrence. — En général, le pétiole n'est pas décurrent. Une faible décurrence peut toutefois apparaître au sein d'une même population. Ce polymorphisme se remarque dans la totalité de l'aire de répartition du *D. purpurea*.

Pilosité. — La pilosité de la face inférieure du limbe foliaire montre une homogénéité remarquable. Cet indument est composé de deux types de poils: les poils glanduleux très courts (< 0.2 mm) et les poils sans glandes de longueur comprise entre 0.4 et 0.8 mm. Sur quelques échantillons exceptionnels — d'origine écossaise uniquement — nous avons observé des poils de longueur supérieure à 0.8 mm. Soulignons donc ici qu'en Europe nord-occidentale et centrale, les feuilles sont toujours pourvues de poils simples, alors que la tige peut en être dépourvue. Cependant, la densité de ces poils est variable.

Inflorescence

L'inflorescence du *D. purpurea* est une grappe plus ou moins unilatérale à floraison très échelonnée. Sa hauteur varie entre 9 et 120 cm. En Allemagne, nous avons trouvé de 19 à 112 fleurs par inflorescence terminale dont la longueur varie de 22 à 120 cm. La ramification de l'inflorescence, exprimée par le nombre de grappes latérales, reste en général très faible.

Bractée et pédoncule

La taille des bractées et des pédoncules montre un polymorphisme exceptionnel. Sur l'ensemble des échantillons analysés, l'intervalle de variation s'étend de 8 à 35 mm pour la longueur des bractées et de 4 à 22 mm pour la longueur des pédoncules. Quant au rapport entre ces deux

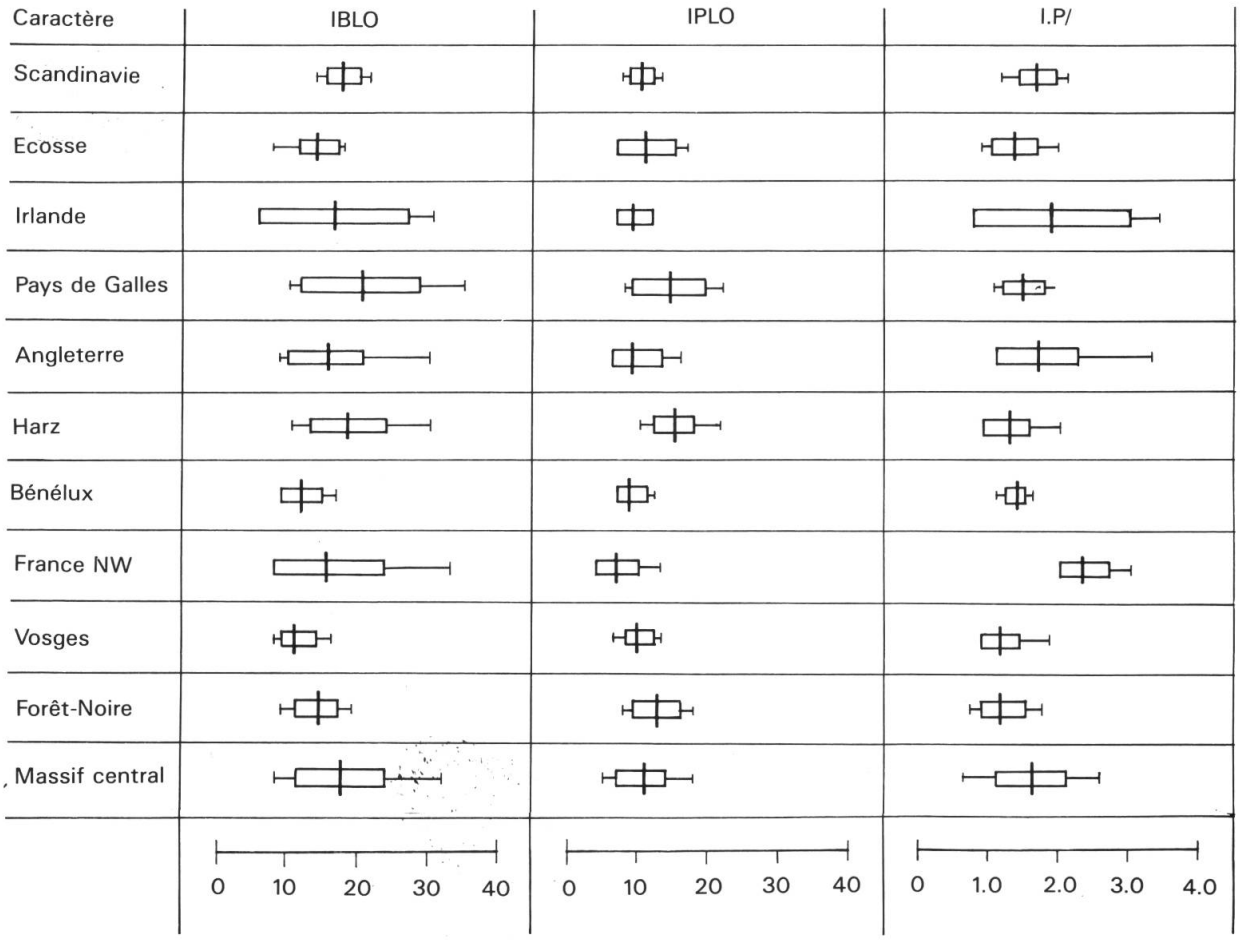

Fig. 4. — Morphologie de 11 populations du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: longueur de la bractée (IBLO, en mm), longueur du pédoncule (IPLO, en mm) et leur rapport (I.P/); moyenne, écart-type et intervalle de variation.

variables, il oscille entre 0.7 et 3.5. Rappelons, que la grandeur des bractées décroît graduellement vers le haut de la plante. D'ordinaire, la bractée est légèrement plus longue que le pédoncule correspondant (fig. 4). Le pédoncule est écarté au moment de l'anthèse, parfois il est dressé, mais il n'est jamais recourbé à sa base.

Calice

Le calice échappe à la variabilité constatée jusqu'ici dans les populations septentrionales du *D. purpurea*. Le caractère "extrémité des sépales latéraux aiguë" est marqué sur l'ensemble des échantillons analysés. De même, les dimensions du calice ne montrent pas de variation particulière et l'on observe toujours une légère tendance à la zygomorphie. Pour les sépales latéraux, la longueur moyenne oscille entre 10 et 12 mm et la largeur moyenne entre 4 et 6 mm. Le rapport entre ces deux mesures varie de 2.0 à 2.7.

Corolle

Forme. — En général, le tube de la corolle est graduellement rétréci à la base sur toute l'aire du *D. purpurea* au nord du 44e parallèle. Nous observons néanmoins quelques exceptions isolées.

Couleur. — Nous n'avons malheureusement que très peu d'informations sur la couleur de la corolle, puisqu'il est souvent impossible de l'apprécier en herbier. Toutefois, les rares notes prises sur des étiquettes d'herbier, ainsi que nos propres mesures en Allemagne, font apparaître le

caractère pourpre de la corolle comme particulièrement homogène. Les observations d'Aeschimann (comm. pers.) en Norvège confirment ces résultats. Les teintes rose et les formes albiflores ne se manifestent que localement. Ces mutations sont pourtant à l'origine de la description de deux taxons que WERNER (1960) retient au niveau de la forme. ERNST (1986) explique la rareté de ces cas dans les populations naturelles.

Ornementation. — Dans l'agrégat *D. purpurea*, la gorge de la corolle est maculée ou ponctuée par la condensation des anthocyanes. Hormis pour nos propres récoltes en Allemagne, l'évaluation de ce caractère manque très souvent. Sur l'ensemble des échantillons étudiés à cet égard, la taille des points reste faiblement variable. Elle oscille entre 1 et 2 mm de diamètre. De petits points n'ont été observés qu'accidentellement. Quant à la nature des auréoles qui entourent les points, on observe leur fusion partielle chez 70 à 80% des échantillons.

Dimensions. — Chez 60% des spécimens, la longueur du tube atteint 30 à 46 mm, la largeur varie entre 15 et 24 mm. Les coefficients de variation ne dépassent guère 10%. La longueur de la lèvre inférieure est comprise entre 4.5 et 9 mm. Quant au f. *parviflora* (WERNER, 1960), à fleurs de moitié plus petites et dépourvues de maculation, nous ne l'avons jamais rencontré.

Développement des pétales latéraux. — A quelques exceptions près, le caractère "pétales latéraux légèrement développés" reste constant sur la totalité du domaine géographique considéré ici.

Pilosité. — La corolle est généralement glabrescente. Sur l'ensemble de nos observations, la fréquence du caractère "tube poilu" est inférieure à 14%. Cependant, lorsqu'on s'approche du 44e parallèle, la fréquence est déjà beaucoup plus élevée (57%). Nous avons également observé ce polymorphisme dans les Pyrénées, en Corse et en Sardaigne.

Capsule

Comme le matériel observé à l'état de fructification n'est pas abondant, il est difficile d'apprécier avec certitude l'amplitude de la variabilité. Sur les capsules mesurées, nous n'avons pas constaté de variations importantes. Les dimensions, longueur aussi bien que largeur, montrent un coefficient de variation inférieur à 20%. En général, la longueur de la capsule oscille entre 11 et 15 mm et la largeur entre 8.5 et 9.5 mm. Dans tous les cas, la capsule et le calice sont plus ou moins de même longueur au moment de la fructification.

Comportement écologique des populations au nord du 44e parallèle

Altitude

Les populations étudiées se rencontrent du niveau de la mer jusqu'à environ 1600 m d'altitude. Le *D. purpurea* prospère généralement à l'étage montagnard, l'amplitude altitudinale varie toutefois d'une région à l'autre:

- Scandinavie: 0-500 m, exceptionellement jusqu'à 950 m (FAEGRI, 1960);
- Îles britanniques: 0-1000 m (CLAPHAM, 1962);
- Harz: 320-840 m (étiquettes d'herbier), jusqu'à 1000 m d'après WERNER (1964);
- Bénélux: 0-300-700 m (BASTIN & al., 1985);
- France NW: 0-500 m (GUINOCHET & VILMORIN, 1975; FOURNIER, 1977);
- Vosges: 450-1000 m (étiquettes d'herbier);
- Forêt-Noire: 360-1240 m (étiquettes d'herbier), jusqu'à 1300 m d'après WERNER (1964)
- Massif Central: (400-)700-1400 m (étiquettes d'herbier), jusqu'à 1600 m d'après WERNER (1964).

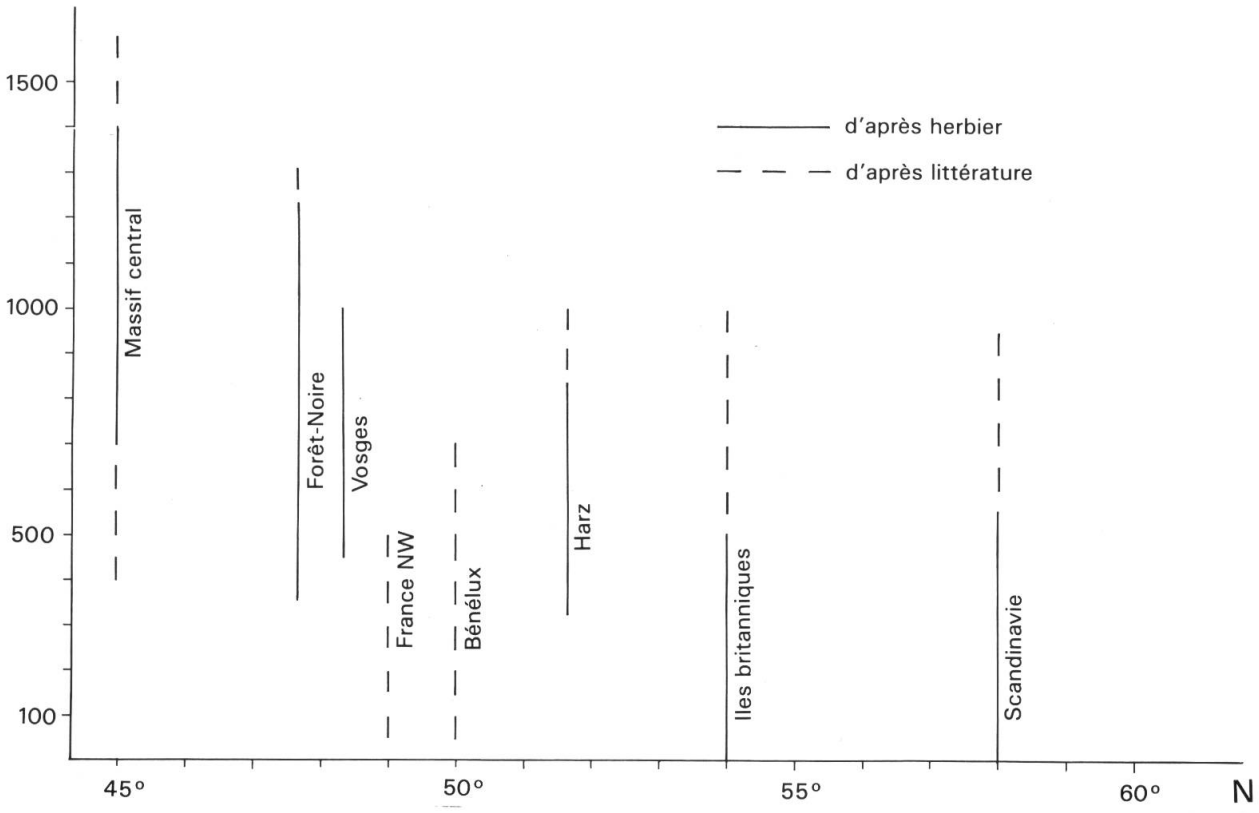

Fig. 5. — Amplitude altitudinale du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale.

On peut donc préciser le schéma des amplitudes altitudinales donné par WERNER (1964) pour l'Europe nord-occidentale et centrale (fig. 5). On constate une hausse des limites altitudinales de l'ouest à l'est (gradient de continentalité) et du nord au sud, comme déjà énoncé par MEUSEL (1938) ou WERNER (1964).

Substrat

Dans le domaine étudié, le *D. purpurea* montre un caractère silicicole prononcé, il ne prospère que très exceptionnellement sur le calcaire. Plusieurs auteurs (BÜSGEN, 1914; CHODAT, 1915; SCHMIDT, 1957) ont documenté de façon expérimentale ce comportement calcifuge de l'espèce. Les roches-mères peuvent être de diverses natures, mais toujours siliceuses. Dans le massif du Harz, nous avons trouvé le *D. purpurea* sur quartzite, grauwacke et pélite siliceuse; dans la Forêt-Noire, nous l'avons surtout rencontré sur granite. Dans les Vosges, la digitale pourpre prospère sur grès (grès vosgien et grès bigarré) et granite (GEORGE, 1932); dans le Massif Central sur granite également (CHASSAGNE, 1957). Quant à l'acidité du sol, nous avons mesuré en Allemagne des valeurs de pH allant de 4 à 5.

Sous climat atlantique, le *D. purpurea* est cependant parfois moins exclusivement silicicole. Des exemples des stations calcaires glanées dans la littérature sont fournis par WERNER (1964). Selon MEUSEL (1938), le *D. purpurea* peut végéter sur un substrat calcaire grâce à la présence d'une bonne épaisseur d'humus sur la roche-mère, observation que nous pouvons confirmer pour le massif du Harz.

Habitat

Scandinavie. — En Norvège, le *D. purpurea* est un représentant typique de la flore des régions côtières, caractérisées par un climat atlantique prononcé (FAEGRI, 1960). Dans cette région, la plante est abondante sur les talus des voies de communication (Aeschimann, comm. pers.), dans

les pâturages et les prés (FAEGRI, 1960). Pour ce qui est des stations naturelles, le *D. purpurea* est particulièrement associée à la forêt d'*Alnus incana* (HOLMBOE, 1928 d'après WERNER, 1964); elle prospère aussi dans les fentes de rochers et les éboulis, à proximité de la mer ou en basse montagne (FAEGRI, 1960; WERNER, 1964). D'après ce dernier auteur, l'exposition sud est prédominante. Malheureusement nous n'avons aucune indication sur l'habitat du *D. purpurea* en Suède.

Iles britanniques. — Le *D. purpurea* est fréquent sur l'ensemble des Iles britanniques, à l'exception des Shetland (PERRING & WALTERS, 1976). En Ecosse, l'espèce se rencontre aussi bien sur les rochers côtiers que plus à l'intérieur des terres, soit sur les rives des lacs ("lochsides"), soit en montagne. Elle est caractéristique des endroits rocheux, où un peu de terre fine a été accumulée, et elle occupe autant les substrats stables que mobiles (BURNETT, 1964). Selon les étiquettes d'herbier, l'espèce est aussi présente dans les prairies et les pâturages (*Nardetum* au Ben Lawers), ainsi qu'en lisière de forêt. En Irlande, la plante est signalée dans tous les groupements de landes (WEBB, 1952) et du *Quercion roboris petraeae* (LÜDI, 1952). Selon les indications d'herbier, elle occupe également les bords des routes et les lisières. pour le Pays de Galles, nous ne pouvons citer qu'une station d'une chênaie de *Quercus petraea*. Dans le sud de l'Angleterre, la digitale pourpre a été récoltée en lisière, ainsi que dans les clairières, sur les remblais recouverts de taillis, dans les landes et certaines ptéridaies. Elle est signalée à l'Ile de Wight et sur les rochers des Iles Anglo-Normandes.

Bénélux et France nord-occidentale. — Dans cette région océanique du continent, les habitats occupés par le *D. purpurea* sont semblables à ceux décrits en Grande-Bretagne: esserts et clairières, landes (BASTIN & al., 1985), friches et haies (CORILLON, 1982) et coteaux arides dans les Ardennes (GOFFART, s. d.).

Massif du Harz et Forêt-Noire. — En Allemagne, partie la plus orientale de l'aire de distribution spontanée du *D. purpurea,* plusieurs paramètres écologiques montrent l'exigence en humidité de cette espèce. Sa limite altitudinale inférieure se situe à environ 300 m; dans les deux massifs, l'optimum est à l'étage montagnard (500 à 800 m). Elle semble éviter l'exposition sud qu'elle préfère au nord de son aire. Quant aux conditions édaphiques, sa prédominance (environs 60% des échantillons) sur sol terreux, sans matériel squelettique, est frappante. Elle est en effet souvent enracinée dans une bonne couche d'humus brut. En accord avec WERNER (1964), nous notons également une association particulière du *D. purpurea* à la forêt et ses associations de substitution ("Ersatzgesellschaften"). La grande majorité de nos échantillons a été récoltée en lisière ou coupe de forêt. Précisons ici que dans le massif du Harz, le *D. purpurea* est lié à la forêt de conifères. En revanche, dans la Forêt-Noire, la digitale pourpre prospère surtout en lisière de hêtraie. Lié à la forêt, le *D. purpurea* est une espèce typique des clairières d'origines diverses. Sur le plan phytosociologique, on le rencontre dans l'*Epilobion angustifolii*, où il est une caractéristique de l'*Epilobio-Digitalietum purpureae,* et parfois dans le *Sarothamnion* (OBERDORFER, 1979). Ce comportement phytosociologique reflète le caractère héliophile du *D. purpurea*. Nos observations du recouvrement végétal en témoignent: celui des strates arborescente et arbustive est nul ou très faible au voisinage immédiat d'un échantillon récolté, à l'opposé du recouvrement de la strate herbacée qui est beaucoup plus élévé. Le *D. purpurea* exige à la fois lumière et fraîcheur. La plante occupe aussi occasionnellement des endroits plus rocheux, que ce soit sur un substrat stable ou mobile.

Vosges. — Le comportement écologique du *D. purpurea* dans les Vosges semble parfaitement comparable à celui dans la Forêt-Noire. Les observations de GEORGE (1932) confirment ce fait.

Massif Central. — Dans le Massif Central, la plante reste liée à la forêt (hêtraies, sapinières) et se rencontre dans les clairières et les coupes, ainsi que dans les endroits incendiés (CHASSAGNE, 1957). Elle est également fréquente au bord des chemins (GENDRE, 1922) et sur les talus de voies ferrées (CHASSAGNE, 1957). Parfois, elle se trouve aussi en bordure de ruisseau (LECOQ & LAMOTTE, 1847; CHASSAGNE, 1957).

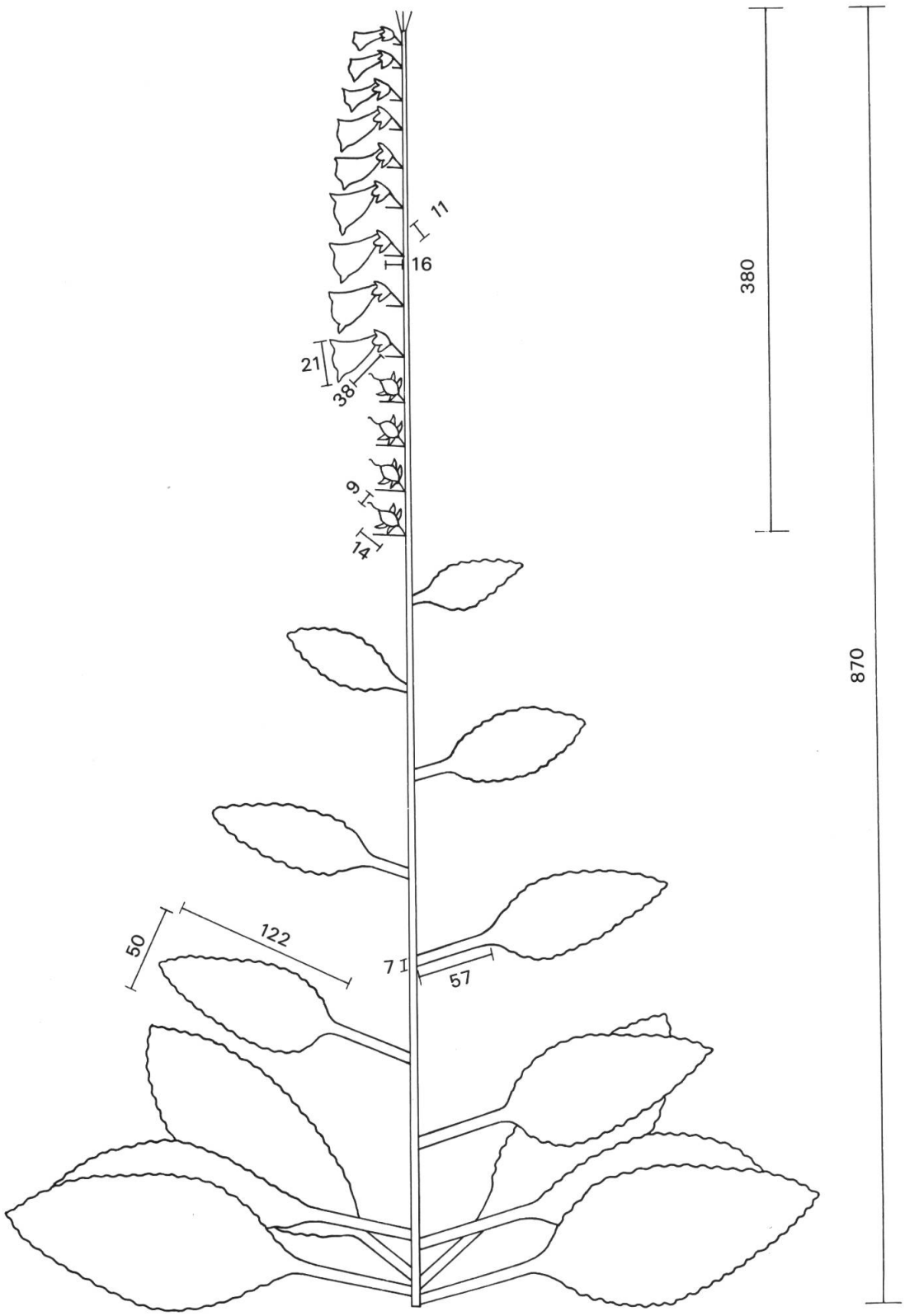

Fig. 6. — Portrait-type du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale. Les longueurs sont indiquées en mm.

Tableau 3. — Morphologie du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: caractères biométriques (T.HA = hauteur totale de la hampe florale, en cm; F.LO = longueur du limbe folaire, en mm; F.LA = largeur du limbe folaire, en mm; F.L/ = rapport longuer/largeur du limbe folaire; FPLO = longueur du pétiole, en mm; FPLA = largeur du pétiole, en mm; I.HA = hauteur de l'inflorescence terminale, en cm; CALO = longueur des sépales latéraux, en mm; CALA = largeur des sépales latéraux, en mm; CAL/ = rapport longueur/largeur des sépales latéraux; C.LO = longueur du tube, en mm; C.LA = largeur du tube, en mm; C.L/ = rapport longueur/largeur du tube; C.IN = longueur de la lèvre inférieure, en mm; CPLO = longueur de la capsule, en mm; CPLA = largeur de la capsule, en mm; CPL/ = rapport longueur/largeur; n = nombre d'échantillons, × = moyenne, s = écart-type, C.V. = coefficient de variation).

Caractère	*Paramètre*					
	$\bar{x}$	s	*étendue*		C.V.	n
			théorique $\bar{x} \pm 2s$	*observée* x_{min} à x_{max}		
T.HA (cm)	87	37.2	13-161	30-211	43%	92
F.LO (mm)	122	40.2	42-202	30-260	33%	107
F.LA (mm)	50	19.0	12-88	10-130	38%	107
F.L/	2.5	0.4	1.7-3.3	1.6-3.6	17%	107
FPLO (mm)	57	20.5	16-98	15-150	36%	106
FPLA (mm)	7	2.6	2-12	4-21	36%	95
I.HA (cm)	38	21.8	1-82	9-120	57%	110
IBLO (mm)	16	5.8	4-28	8-25	36%	108
IPLO (mm)	11	3.8	3-19	4-22	34%	105
IPL/	1.5	0.5	0.5-2.5	0.7-3.4	34%	105
CALO (mm)	11	1.8	7.4-15	8-16	16%	112
CALA (mm)	5.1	1.0	3-7	3-8.5	19%	112
CAL/	2.2	0.4	1.4-3.0	1.5-3.7	17%	112
C.LO (mm)	38	4.1	30-46	28-50	11%	111
C.LA (mm)	21	2.4	16-26	15-27	11%	111
C.L/	1.8	0.2	1.4-2.2	1.3-2.3	11%	111
C.IN (mm)	6.5	1.3	4-9	4-10	19%	100
CPLO (mm)	14	2.07	9.5-18	10-17	15%	38
CPLA (mm)	9	1.08	7-11	7-12	12%	38
CPL/	1.6	0.24	1.0-2.0	1.2-2.1	15%	38

Le portrait-type

Compte tenu des résultats exposés ci-dessus, nous pouvons donner un "portrait-type" du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale. Sur la base de la moyenne de chaque variable biométrique et de la fréquence la plus importante des caractères qualitatifs (tab. 3 et 4), nous allons définir un individu-type (fig. 6). Quant aux exigences écologiques, nous les résumons dans une description générale de l'habitat du *D. purpurea* dans le domaine septentrional.

Plante bisannuelle à rosette, souche non ramifiée, hauteur générale de la hampe environ 90 cm.

Tige pubescente, parfois glabre dans la partie inférieure, feuillue.

Feuilles de la tige pétiolées à la base de la tige, progressivement sessiles. Dans la partie médiane de la hampe, feuilles oblongues-ovales atténuées en *pétiole* de taille variable. Pétiole large de 7 mm, parfois légèrement décurrent. Taille du limbe variable, mais forme (2 à 3 fois plus long que large) et marge crénelée stables. Feuilles pubescentes sur les deux faces; sur la face inférieure poils glanduleux très courts (< 0.2 mm) et poils sans glandes courts (compris entre 0.4 et 0.8 mm).

Inflorescence à grappe unilatérale portant environ 60 fleurs sur 40 cm de hauteur, rarement ramifiée. Hampe de l'inflorescence poilue, jamais glabre, poils glanduleux de longueur moyenne (jusqu'à 0.4 mm), poils sans glandes courts (0.4 à 0.8 mm).

Bractée 1.5 fois plus longue que le *pédoncule* correspondant. Pédoncule écarté au moment de l'anthèse.

Calice poilu, à cinq sépales, légèrement zygomorphe; sépales latéraux oblongs (deux fois plus longs que larges), 11 mm de long.

Corolle à tube graduellement rétréci à la base, glabre à l'extérieur, tube 38 mm de long, 1.8 fois plus long que large; lobes latéraux légèrement développés, lèvre supérieure entière, lèvre inférieure longue de 6.5 mm. Corolle pourpre foncé, maculée de points de grandeur moyenne à l'intérieur (diamètre entre 1 et 2 mm) à auréoles blanches partiellement fusionnées.

Capsule 14 × 9 mm, ovoïde-oblongue, égalant plus ou moins le calice à maturité.

Habitat. — D'affinité montagnarde, l'espèce est surtout fréquente entre 300 et 900 m en Europe centrale, mais elle se rencontre depuis le littoral au nord (Scandinavie, Ecosse) jusqu'à des altitudes élevées au sud (Massif Central). Elle est strictement silicicole. Le *D. purpurea* recherche des stations où la concurrence est réduite. Sans intervention humaine, il occupe des formations naturellement ouvertes: rochers, landes, clairières. Secondairement, il se répand massivement dans des nombreuses stations anthropogènes: coupes en forêt, pâturages, prés et surtout sur les talus routiers et ferroviaires.

Dans la suite de notre travail, nous nous référons à ce "portrait-type" pour la compréhension et l'évaluation des états des caractères tels que nous les retrouvons en Méditerranée occidentale.

Quant au type de Linné (HINZ, 1987: 168-169), il correspond au "portrait-type" dans les limites d'une variation acceptable.

Variabilité morphologique comparée de part et d'autre du 44e parallèle

Afin de comparer la variabilité des populations de part et d'autre du 44e parallèle, nous avons considéré l'intervalle de variation des caractères dans les deux domaines respectifs. En ce qui concerne les caractères qualitatifs, leur différenciation est représentée sur le tableau 5. Soulignons que

Tableau 4. — Variabilité comparée de 11 populations du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale: caractères qualitatifs (T.AN = intensité de la pigmentation anthocyanique de la tige; T.CO = concentration des feuilles en rosette basale; F.MA = marge folaire; FPDE = décurrence du pétiole; IPTY = type du pédoncule; CAAN = intensité de la pigmentation anthocyanique du calice; CAEX = extrémité des sépales latéraux; C.FO = forme du tube de la corolle; C.CO = couleur de la corolle; C.PO = grandeur des points sur la face ventrale de la corolle; C.AU = auréoles blanches entourant les points; TPUB = pilosité de la tige; FGLA = proportion de poils glanduleux sur la face inférieure des feuilles; FPGL = longueur de poils glanduleux des feuilles; FPOI = longueur de poils simples des feuilles; IPGL = longueur de poils glanduleux de l'inflorescence, CPUB = pilosité du tube de la corolle; — = caractère constant, + = caractère variable, n = nombre d'échantillons).

	Scandinavie	*Ecosse*	*Irlande*	*Pays de Galles*	*Angleterre*	*Harz*	*Benelux*	*France N.W.*	*Vosges*	*Forêt Noire*	*Massif Central*
T.AN: nulle à faible	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	+
T.CO: non contrôlée	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
F.MA: crénelée	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
FPDE: non décurrent	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+
IPTY: dressé à étalé	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CAAN: nulle à faible	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+
CAEX: aigu	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C.FO: grad. rétréci	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
C.CO: pourpre foncé	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
C.PO: moyens	—	—	+	—	+	+	—	+	—	+	+
C.AU:fusionnées	—	—	?	—	—	+	—	?	—	+	+
C.PE: lég. développés	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
TPUB: poilu	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—
FGLA: majorité sans glandes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
FPGL: courts	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
FPOI: courts	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IPGL: courts	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
CPUB: glabre	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+
n	9	7	4	6	13	15	5	7	14	15	17

Tableau 5. — Variabilité comparée de l'agrégat *D. purpurea* en Méditerranée occidentale (470 échantillons en fleur, 214 capsules) et en Europe nord-occidentale et centrale (112 échantillons en fleur et 41 capsules): caractères qualitatifs (pour l'explication de sigles voir tableau 4; I.V. = intervalle de variation).

	Méditerranée occidentale	*Europe nord-occidentale et centrale*
Caractère	*I.V.*	*I.V.*
T.AN	nulle à intense	nulle à intense
T.CO	non concentrée à concentrée	non concentrée
F.MA	subentière à dentée	crénelée
FPDE	non décurrent à fortement décurrent	non décurrent à légèrement décurrent
IPTY	recourbé-dressé à étalé	dressé à étalé
CAAN	nulle à intense	nulle à intense
CAEX	obtus à aigu	aigu
C.FO	graduellement à subitement rétrécie	graduellement rétrécie
C.CO	blanche, jaunâtre, rose, pourpre	pourpre
C.PO	minuscules à grands	moyens à grands
C.AU	nulles, isolées, fusionnées, plaque	fusionnées
C.PE	nuls à découpés	légèrement à bien développés
TPUB	glabre à poilu	glabre à poilu
FGLA	majorité sans glandes à poils glanduleux uniquement	majorité sans glandes
FPGL	courts à longs	courts
FPOI	nuls à très longs	courts
IPGL	courts à longs	courts à moyens
CPUB	glabre à poilu	glabre
CPCA	capsule < calice = capsule > calice	capsule = calice

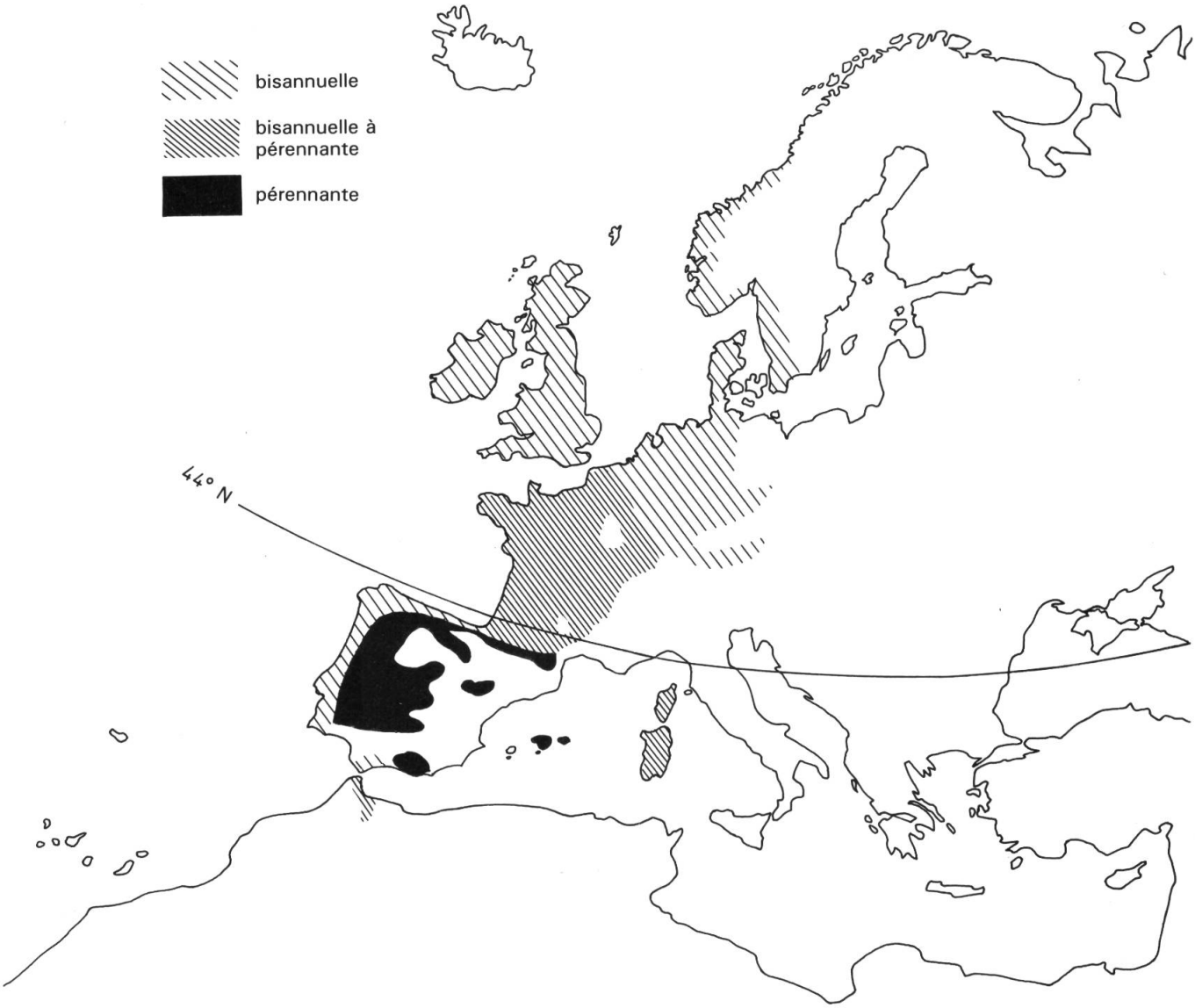

Fig. 7. — Carte de répartition de formes biologiques (plantes pérennantes ou bisannuelles) de l'agrégat *D. purpurea*.

nous ne tenons pas compte des mutants isolés. Les intervalles de variation des mesures biométriques sont résumés sur la figure 8. Pour mieux visualiser la plasticité de ces caractères quantitatifs, nous avons normalisé leurs valeurs selon la formule de GOWER (1971). Les valeurs extrêmes tiennent compte de tous les individus mesurés.

Longévité et souche

La carte ci-dessus (fig. 7), reposant sur l'examen de 450 échantillons et sur les indications glanées dans différentes flores, montre la répartition des deux types biologiques distingués. Un phénomène déjà connu pour plusieurs autres genres (MEUSEL, 1952) apparaît alors: les formes pérennantes sont prédominantes dans la partie méridionale de l'aire, tandis que la partie septentrionale est caractérisée par des plantes bisannuelles.

Selon la hypothèse de PIGNATTI (1978, 1979) l'évolution récente de la flore méditerranéenne est en grande partie due à la réduction de l'appareil végétatif. Dans plusieurs genres, il observe un développement des plantes vivaces vers les herbes pérennantes jusqu'aux bisannuelles et annuelles

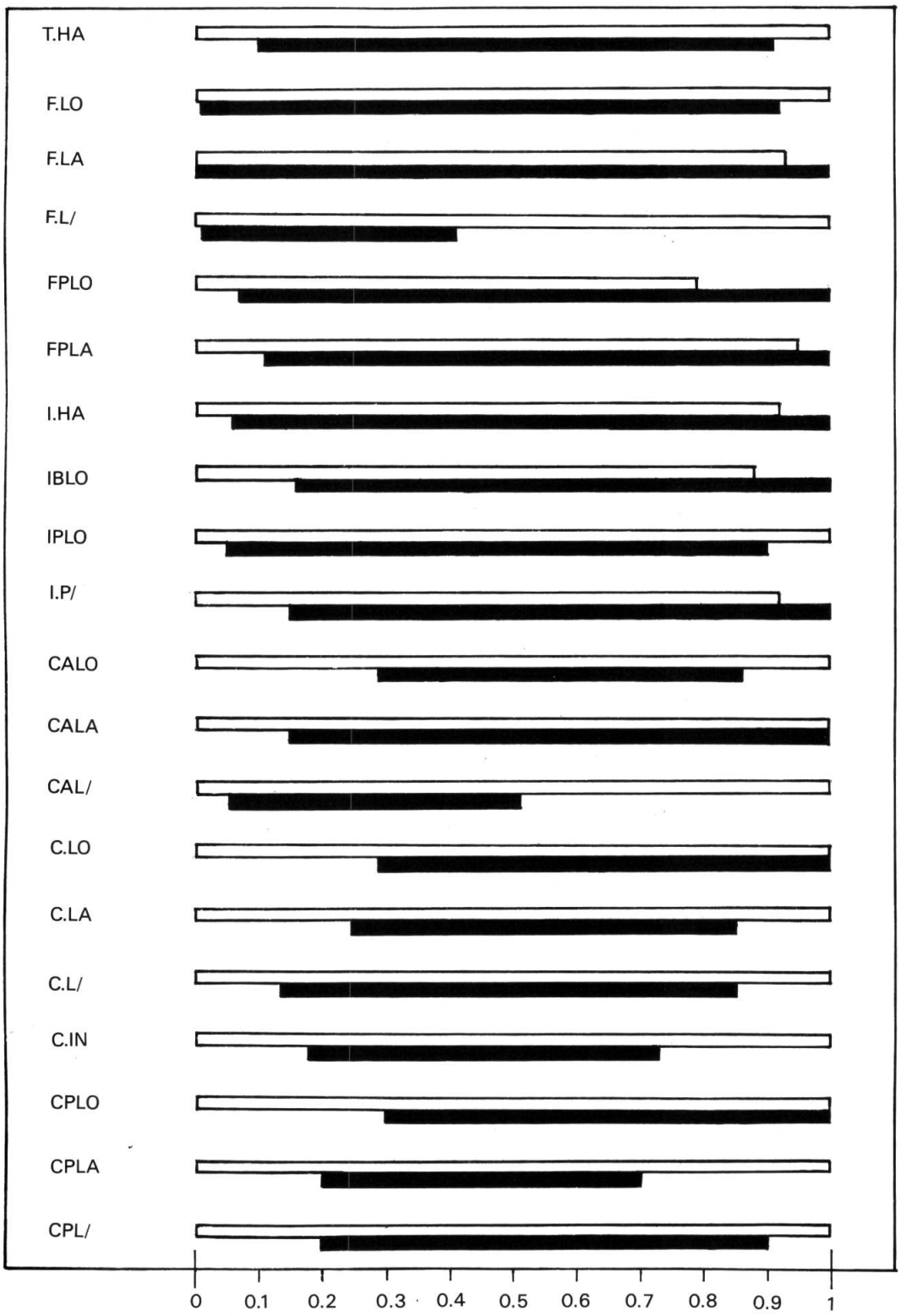

Fig. 8. — Variabilité comparée de l'agrégat *D. purpurea* en Méditerranée occidentale (470 échantillons en fleur, 214 capsules) et en Europe nord-occidentale et centrale (112 échantillons en fleur, 41 capsules): caractères biométriques, intervalles de variation transformés selon GOWER, 1971 (pour l'explication des sigles voir tab. 3).

parallèlement à une transition des habitats naturels vers les habitats plutôt synanthropes. Sans que nous retenions une direction évolutive, ce schéma est parfaitement tranférable à notre cas: en Méditerranée les races pérennantes occupent des habitats naturels (p. ex. *D. minor, D. mariana, D. heywoodii*) tandis que les formes bisannuelles très proches du *D.* purpurea (p. ex. *D. purpurea, D. tomentosa*) se trouvent principalement dans les stations anthropogènes. L'aire de répartition du premier groupe est généralement limitée à une chaîne de montagnes ou à une île, en revanche la distribution du *D. purpurea* s'étend sur une large partie du continent.

Pour la cespitosité de la souche, une tendance parallèle se manifeste au nord et au sud de l'aire. Alors qu'on rencontre une seule hampe florale par individu en Europe nord-occidentale et centrale, plusieurs représentants de l'agrégat *D. purpurea* développent une souche plus importante en Méditerranée occidentale, portant 2 à 25 hampes florales par pied.

Port et dimensions des hampes

A l'intérieur de l'agrégat *D. purpurea,* de nombreuses populations tendent au nanisme. Dans ces populations, les hampes sont petites et les inflorescences très courtes et pauciflores. En corrélation, les feuilles caulinaires sont souvent concentrées en rosette basale. Cette tendance ne correspond pas à une aire de distribution particulière, elle apparaît aussi bien en Ecosse qu'en haute montagne sur la Péninsule ibérique ou en Corse. Néanmoins, elle atteint ses extrêmes en Méditerranée occidentale (fig. 8, cf. T.HA). A l'autre extrême, des plantes gigantesques se rencontrent dans des endroits très favorables (nitrophiles), aussi bien en Allemagne que dans le Massif Central ou au Portugal.

Feuilles

L'amplitude des mesures relatives aux dimensions foliaires (F.LO, F.LA, FPLO, FPLA) est comparable au nord et au sud du 44e parallèle (fig. 8). Seul le rapport longueur/largeur du limbe de la feuille montre un écart plus large dans le domaine méridional, où se manifeste un polymorphisme vers des feuilles plus étroites. Soulignons toutefois que dans la Péninsule ibérique, quelques races géographiques sont caractérisées par des feuilles largement ovales, ce que la plasticité générale ne laisse pas transparaître.

La marge des feuilles, constamment crénelée en Europe nord-occidentale et centrale, se transforme en une marge subentière aux Baléares *(D. minor)* et en une marge dentée au nord du Portugal *(D. amandiana)*.

En ce qui concerne la décurrence des feuilles, nous constatons un léger polymorphisme dans la totalité de l'aire. Il existe toutefois des populations méditerranéennes bien distinctes où le pétiole n'est jamais décurrent. D'autre part, la décurrence n'est nulle part aussi accentuée que chez les populations du *D. thapsi,* au centre de la Péninsule ibérique.

Inflorescence

La hauteur de l'inflorescence montre plus ou moins la même amplitude de variation dans les deux domaines géographiques (fig. 8, cf. I.HA). Nous relevons toutefois un léger décalage vers une inflorescence de grande taille au nord, à l'opposé d'une tendance au nanisme au sud.

Bractée et pédoncule

La longueur de la bractée et du pédoncule, ainsi que leur rapport, sont des caractères très variables dans la totalité de l'aire de l'agrégat *D. purpurea* (fig. 8, cf. IBLO, IPLO, I.P/). Cependant, une variation géographique vers une bractée extrêmement courte, jamais observée dans la partie nord, apparaît en région méditerranéenne. Le pédoncule développe un polymorphisme non pas par sa longueur mais par son port. Dressé ou écarté en Europe nord-occidentale et centrale, il peut en revanche prendre une forme récourbée, puis dressée en Méditerranée.

Caractères floraux

Pour l'ensemble des caractères floraux, l'amplitude des mesures biométriques est plus restreinte au nord qu'au sud du 44e parallèle. Cette remarque est également valables pour les caractères qualitatifs de la fleur.

Calice. — Les dimensions sont très variables en Méditerranée (fig. 8, cf. CALO, CALA, CAL/). L'extrémité des sépales latéraux, toujours aiguë dans la partie septentrionale, peut prendre une forme obtuse dans la Péninsule ibérique (tab. 5).

Corolle. — En ce qui concerne la forme de la base du tube, nous distinguons deux états en Méditerranée occidentale: tube graduellement ou subitement rétréci. Seul le premier état apparaît en Europe nord-occidentale et centrale. La couleur pourpre de la corolle, caractère homogène au nord, se dissocie en plusieurs nuances du pourpre foncé au rose clair dans la partie méridionale. Des populations entièrement à fleurs blanches peuvent même se rencontrer. La diversification de l'ornementation à l'intérieur de la corolle s'explique par la variation de deux caractères indépendants, la taille des points pourpres et la nature des auréoles blanches les entourants et leurs diverses combinaisons. Quant aux dimensions du tube, leurs amplitudes sont considérablement plus faibles en Europe nord-occidentale et centrale qu'en Méditerranée occidentale où la variabilité englobe aussi bien des tubes plus étroits *(D. thapsi)* que plus larges *(D. minor)*. La même remarque s'applique à la longueur de la lèvre inférieure et des lobes latéraux (fig. 8, cf. C.LO, C.LA, C.L/, C.IN).

Indument

Dans les populations nord-européennes, l'indument se révèle d'une homogénéité remarquable. En revanche, il varie en Méditerranée par sa densité et sa nature. Les deux types de poils, déjà présents au nord des Pyrénées, mènent à un polymorphisme géographique prononcé. Les poils simples, sans glandes, tend graduellement jusqu'à une longueur dépassant 2 mm. La variabilité de la glandulosité augmente par l'adjonction de poils glanduleux pouvant atteindre 0.4 mm de long ou plus. Le phénomène de glabrescence, reconnu en Europe septentrionale pour la tige, réapparaît en Espagne. La glabrescence peut même s'accentuer voire s'étendre à d'autres organes, tels que les feuilles basales et caulinaires. Elle ne se manifeste jamais au niveau de l'inflorescence.

De même, la pubescence de la corolle, qui n'apparaît que par des mutants isolés dans le domaine septentrional, se développe graduellement vers un polymorphisme géographique dans la partie méridionale.

Capsule

Les mesures biométriques concernant le fruit ne révèlent pas une différenciation importante en Méditerranée occidentale (fig. 8, cf. CPLO, CPLA, CPL/). En revanche, le rapport de longueur entre le calice et la capsule, homogène dans l'ensemble de l'aire septentrionale, montre un polymorphisme géographique très prononcé au sud. Trois états sont reconnaissables sur la Péninsule ibérique (y compris les Îles Baléares): capsule plus courte que le calice, capsule égalant le calice et capsule dépassant clairement le calice (tab. 5).

Comportement écologique comparé de part et d'autre du 44e parallèle

La variabilité morphologique accrue en Méditerranée occidentale est liée à l'adaptation aux niches écologiques diverses de l'ensemble de l'agrégat *D. purpurea*. Examinons quelques paramètres.

Altitude

L'amplitude altitudinale est de 1600 m au maximum en Europe nord-occidentale et centrale; elle est en revanche de 3000 m en Méditerranée. Dans la Péninsule ibérique, l'agrégat *D. purpurea* occupe toutes les altitudes, du niveau de la mer en Galicie jusqu'à 3000 m dans la Sierra Nevada. Cette augmentation de l'amplitude altitudinale provoque bien entendu des répercussions diverses sur plusieurs autres paramètres: précipitations, enneigement, humidité de l'air, température de l'air et du sol, rayonnement solaire et luminosité.

Substrat

La comparaison des substrats occupés par l'agrégat *D. purpurea* de part et d'autre de notre ligne de démarcation fait ressortir une particularité importante: au nord, le *D. purpurea* est strictement confiné aux substrats siliceux. En revanche, une adaptation au substrat calcaire d'un représentant de l'agrégat se manifeste au sud, plus précisément aux Baléares. En outre, la nature des roches-mères siliceuses est également plus diverse en région méditerranéenne.

Habitat

Les populations méditerranéennes de l'agrégat *D. purpurea* sont adaptées à divers groupements ouverts où la concurrence est réduite. En Europe centrale en revanche, le *D. purpurea* est en grande partie confiné aux clairières et lisières de forêt. La comparaison des habitats dans les deux domaines distingués montre avant tout une tendance à l'occupation des stations saxicoles en Méditerranée occidentale, non seulement aux Baléares mais aussi au centre de la Péninsule ibérique.

Conclusion

Deux groupes de caractères ressortent alors de l'analyse comparative. La première catégorie contient les caractères variables dans la totalité de l'aire de l'agrégat *D. purpurea*:

— hauteur de la hampe,
— taille du limbe et du pétiole des feuilles,
— hauteur de l'inflorescence,
— longueur de la bractée et du pédoncule.

La deuxième catégorie représente les caractères homogènes en Europe nord-occidentale et centrale mais variables en Méditerranée occidentale:

— longévité et souche,
— indument,
— type du pédoncule,
— rapport longueur/largeur des sépales,
— forme du tube de la corolle,
— couleur de la corolle,
— ornementation de la corolle,
— dimensions du tube et développement des lobes latéraux de la corolle,
— rapport de longueur entre le calice et la corolle.

Ce sont ces derniers caractères qui sont essentiellement responsables de la différenciation de l'agrégat *D. purpurea* en Méditerranée occidentale. Notre interêt va donc se concentrer sur l'examen de ces caractères et leur répartition géographique sur le pourtour du bassin méditerranéen occidental.

L'agrégat *D. purpurea* s'avère particulièrement intéressant en raison de cette variation de part et d'autre du 44e parallèle. Un tel phénomène de différenciation n'est toutefois pas limité à l'agrégat *D. purpurea*. On la rencontre chez plusieurs autres groupes de végétaux, aussi bien au sud-ouest qu'au sud-est des Alpes. Le genre *Digitalis* L. lui-même donne un bon exemple de ce parallélisme (WERNER, 1964).

Ces relations phytogéographiques entre l'Europe centrale et la région méditerranéenne ont été souvent discutées par Meusel et ses collaborateurs. Parmi les genres de répartition méditerranéenne à centro-européenne qui montrent un pôle de diversification dans la Péninsule ibérique comparable au cas des digitales, on peut citer:

— *Carlina* L. (MEUSEL, 1952);
— *Echium* L. (MEUSEL, 1952);
— *Ononis* L. (MEUSEL & JÄGER, 1962);
— *Ornithopus* L. (MEUSEL & JÄGER, 1962);
— *Daucus* L. (PIGNATTI, 1979).

Quelle est l'origine de cette répartition en deux domaines géographiques différents? La recherche d'une explication nous a conduit aux réflexions suivantes:

Pendant les glaciations du pléistocène, la proto-espèce des digitales pourpres a dû se retirer vers le sud, notamment vers les régions atlantiques et ibériques plus tempérées. Les populations méridionales n'étaient pas contraintes aux grandes migrations, elles ont pu rester sur place.

Après le retrait des glaciers, les populations reviennent vers le nord. Au passage, d'abondants échanges génétiques amènent un brassage des différents races qui homogénéise les populations. Un climat océanique équilibré ainsi que l'absence de barrières géographiques renforcent encore cette homogénéité des populations.

Dans la Péninsule ibérique, la transition vers un climat plus aride a provoqué le déclin des populations méridionales et le morcellement de leurs aires de distribution. Elles se sont trouvées isolées les unes des autres dans les différentes chaînes de montagnes, sans échanges génétiques réguliers. Aujourd'hui, les discontinuités sont en grande partie dues aux barrières infranchissables que sont les grandes régions arides et les massifs calcaires.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre reconnaissance aux Institutions botaniques qui nous ont prêté des exsiccata. Nos remerciements s'adressent également au Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique pour son généreux appui (projet n° 3.519-0.86). Nous tenons aussi à remercier le Dr J.-M. Mascherpa pour la lecture critique du manuscrit et Mme S. Zurek-van Hove de sa collaboration dans la réalisation des diagrammes et des cartes. Nos remerciements les plus chaleureux vont au Dr D. Aeschimann pour ses conseils bienveillants et les renseignements utiles qu'il nous a fournis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BASTIN, B., J. R. DE SLOOVER, C. EVRARD & P. MOENS (1985). *Flore de la Belgique*. Département de Biologie, Louvain-la Neuve, 333 pp.

BURNETT, J. H. (1964). *The Vegetation of Scotland.* Oliver & Boyd, Edinburgh & London, 613 pp.

BÜSGEN, M. (1914). Kieselpflanzen auf Kalkboden. Kulturversuche zur Pflanzengeographie. *Bot. Jahrb. Syst.* 50: 526-538.

CHASSAGNE, M. (1957). *Inventaire analytique de la Flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins.* Paul Lechevalier, Paris, 542 pp.

CHODAT, R. (1915). Sur le Digitalis purpurea plante calcifuge. *Trav. Inst. Bot. Univ. Genève, Lab. Bot. sér.* 9: 7-16.

CLAPHAM, A. R. & al. (1962). *Flora of the British Isles.* Ed. 2. University Press, Cambridge, 1269 pp.

CORILLON, R. (1982). *Flore et végétation de la vallée de la Loire (cours occidental: de l'Orléanais à l'estuaire).* I. Texte. Jouve, Paris, 736 pp.

COSTE, H. (1980). *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes.* Vol. III. 2. Ed., Albert Blanchard, Paris, 807 pp.

FAEGRI, K. (1960). *Maps of Distribution of Norwegian vascular plants.* Vol. I. *Coast Plants.* Oslo University Press, Oslo, 134 pp.

FOURNIER, P. (1977). *Les quatre flores de la France.* I. Texte. Lechevalier, Paris, 1105 pp.

GENDRE, C. LE (1922). *Catalogue des plantes du Limousin.* Vol. II. A. Bontemps, Limoges, 148 pp.

GEORGE, L. (1932). *La Digitale pourprée (Digitalis purpurea) dans les Vosges.* 65e Congr. Soc. Savantes, s. l.: 254-256.

GOFFART, J. (s. d.). *Nouveau manuel de la flore de Belgique et des régions limitrophes.* Desoer, Liège, 483 pp.

GOWER, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-871.

GUINOCHET, M. & R. VILMORIN DE (1975). *Flore de France.* Vol. II. Editions CNRS, Paris, 818 pp.

HEGI, G. (1966). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Ed. 2.* Vol. VI (1) Lieferung 2: 81-161. Paul Parey, Berlin , Hamburg.

HINZ, P.-A., G. BOCQUET & J.-M MASCHERPA (1986). Etude biosystématique de l'agrégat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. I. Remarques préliminaires. *Candollea* 41: 329-337.

HINZ, P.-A., G. BOCQUET & J.-M. MASCHERPA (1986). Etude biosystématique de l'agrégat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. II. Méthodologie. *Candollea* 41: 339-368.

HINZ, P.-A. (1987). Etude biosystématique de l'agrégat Digitalis purpurea L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. III. Types nomenclaturaux. *Candollea* 42: 167-183.

LECOQ, H. & M. LAMOTTE (1847). *Catalogue raisonné des plantes vasculaires du Plateau Central de la France.* Victor Masson, 440 pp.

LÜDI,W. (1952). Fragmente zu Waldstudien in Irland. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 25: 214-223.

MEUSEL, H. (1938). Verbreitungskarten mitteleuropäischer Leitpflanzen, 2. *Hercynia* 1: 309-326.

MEUSEL, H. (1952). Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. *Flora* 139: 333-393.

MEUSEL, H. & E. JÄGER (1962). Über die Verbreitung einiger Papilionaceen-Gattungen. *Kulturpflanze Beih.* 3: 249-262.

MEUSEL. H., E. JÄGER, S. RAUSCHERT & E. WEINERT (1978). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.* Vol. II. VEB Gustav Fischer, Jena, texte 418 pp. et cartes 421 pp.

OBERDORFER, E. (1979). *Pflanzensoziologische Exkursionsflora.* Ed. 4. Eugen Ulmer, Stuttgart, 997 pp.

PERRING, F. H. & S. M. WALTERS (1976). *Atlas of the British Flora.* Scolar press, Ilkley, 432 pp.

PIGNATTI, S. (1978). Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio* 37: 175-185.

PIGNATTI, S. (1979). Plant geographical and morphological evidences in the evolution of the Mediterranean flora. *Webbia* 34: 243-255.

SCHMIDT, K. W. (1957). Studien über das Verhalten von 14 kalkmeidenden Pflanzen der Bauernwälder auf dem Kalkwildboden eines Berghanges. *Bot. Jahrb. Syst.* 77: 149-157.

WEBB, D. A. (1952). The flora and vegetation of Irland. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich* 25: 46-78.

WERNER, K. (1960). Zur Nomenklatur und Taxonomie von Digitalis L. *Bot. Jahrb. Syst.* 79: 218-254.

WERNER, K. (1964). Die Verbreitung der Digitalis-Arten. *Wiss. Z. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Naturwiss. Reihe* 13: 453-486.

WERNER, K. (1966). Die Wuchsformen der Gattungen Isoplexis (Lindl.) Benth. und Digitalis L. *Feddes Repert.* 70: 109-135.

Adresse de l'auteur: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE.