

| | |
|---------------------|---|
| Zeitschrift: | Boissiera : mémoires de botanique systématique |
| Herausgeber: | Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève |
| Band: | 23 (1974) |
| | |
| Artikel: | Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées |
| Autor: | Küpfer, Philippe |
| Kapitel: | Liens génétiques |
| DOI: | https://doi.org/10.5169/seals-895454 |

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 06.01.2026

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

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 alpine-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 polyploidisation 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 préalpine 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-alpin, à moins que le tétraploïde ait pris naissance indépendamment dans les Alpes et en Corse (origine polytopique), hypothèse que l'on ne peut exclure à 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 Thlaspeetalia 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 alpin 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 alpin 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 alpine 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 polyploidie dans le domaine pyrénéo-alpin

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

chromosomique (exemples: *Poa violacea*, *Silene rupestris*, *Minuartia villarii*, *Viscaria alpina*, *Pedicularis verticillata*, *Androsace villosa*, *Gentiana alpina*, *Artemisia petrosa*, etc.). Ceux-ci ne peuvent guère nous renseigner sur les relations génétiques entre les flores alpine et pyrénéenne. Beaucoup d'entre eux appartiennent sans doute à une ancienne flore orophile commune à l'Europe occidentale dont les représentants n'étaient plus capables de se différencier. Cependant, lorsqu'il s'agit d'espèces arctico-alpines ou boréo-montagnardes, la constance des caractères cytologiques, et souvent morphologiques, dans le domaine pyrénéo-alpin pourrait aussi s'expliquer par le fait que l'arrivée aux Alpes et aux Pyrénées d'une partie d'entre eux est relativement récente, contemporaine des glaciations.

Notons à ce propos que l'importance du contingent des immigrants nordiques dans la flore de l'Europe méridionale a fait l'objet d'estimations contradictoires. Ainsi, Kulczynski (1924) estime que près des deux tiers des taxons représentés à la fois dans les montagnes centro-européennes et dans les régions boréo-arctiques sont nés au Tertiaire en Europe centrale. Selon cet auteur, moins d'une trentaine d'espèces nordiques auraient gagné les Pyrénées à la faveur des périodes pluviales quaternaires. Pour Braun-Blanquet (1945b) au contraire, la flore pyrénéenne aurait été enrichie par un contingent boréo-arctogène très important (quelque 140 espèces) dont une fraction non négligeable aurait pénétré plus ou moins profondément dans la Péninsule ibérique et même gagné l'Afrique du Nord. Toutefois, dans la liste établie par Braun-Blanquet figurent les 23 espèces arctico-alpines de Corse que Contandriopoulos (1971), à l'instar de Kulczynski, place dans l'élément historique tertiaire en Europe centrale.

Ces exemples suffisent à démontrer l'étendue du désaccord entre les différents points de vue. Malheureusement, les données cytologiques sont encore insuffisantes pour permettre de prendre parti en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses ci-dessus. Parmi les 21 espèces arctico-alpines ou boréo-montagnardes que nous avons étudiées, 10 présentent la même valence diploïde (8 espèces) ou polyploïde (2 espèces) dans l'ensemble de leur aire.

| | |
|----------------------------------|--------------------------------|
| <i>Silene rupestris</i> (2x) | <i>Viola biflora</i> (2x) |
| <i>Viscaria alpina</i> (2x) | <i>Veronica fruticans</i> (2x) |
| <i>Thalictrum alpinum</i> (2x) | <i>Gentiana nivalis</i> (2x) |
| <i>Ranunculus glacialis</i> (2x) | <i>Antennaria dioeca</i> (4x) |
| <i>Rhodiola rosea</i> (2x) | <i>Gnaphalium supinum</i> (4x) |

En l'absence de toute polyploidie intraspécifique, nous ne disposons d'aucun critère sûr qui permettrait de déceler l'origine centro-européenne ou au contraire nordique de ces espèces. Dans bien des cas il s'agit d'ailleurs d'un faux problème, car l'aire arctico-alpine de plusieurs d'entre elles est sans doute préglaciaire.

L'existence de races polyploïdes dans certaines espèces arctico-alpines ne résoud pas tous les problèmes et les données cytologiques s'avèrent bien souvent insuffisantes. Ainsi chez les *Cerastium alpinum* s.l., *Astragalus alpinus*, *Potentilla fruticosa* s.l. et dans le groupe *Veronica alpina* – *V. wormskjoldii*, les sippes polyploïdes nordiques n'excluent pas complètement les races diploïdes (ou moins fortement polyploïdes chez le *Cerastium alpinum*) qui se retrouvent en outre dans les montagnes du centre et du sud de l'Europe, notamment aux Alpes et aux Pyrénées. Aucun indice sérieux ne permet d'affirmer que ces espèces représentent dans la flore nordique des immigrants méridionaux. Comme dans le cas des taxons qui

n'offrent pas de races polyploïdes, nous serions même enclin à penser qu'elles occupaient à la fin du Tertiaire déjà une aire très vaste dont le contour plus que l'étendue a été modifiée par les glaciations. Que les polyploïdes soient alors nés en dehors de tout contact entre les populations méridionales et septentrionales ou au contraire à la suite de la rencontre de diploïdes nordiques et d'immigrants méridionaux ne change pas les données du problème. Ces espèces ne peuvent pas être considérées comme des acquisitions récentes, d'origine méridionale, de la flore arctique.

Le cas inverse d'espèces affectées par la polyploidie au pôle méridional de leur aire, mais à diploïde ancestral arctico-alpin, existe aussi. Nous donnerons comme exemple le *Myosotis alpestris* qui constitue dans la flore alpine un des groupes polyploïdes les plus complexes (cf. p. 29) alors que les sippes primitives diploïdes se rencontrent non seulement dans les montagnes du sud de l'Europe (Alpes, Pyrénées, etc.) et dans l'Atlas, mais aussi dans les régions nordiques. Là aussi les données cytologiques sont en faveur de l'idée d'une grande aire préglaciaire plutôt qu'elles n'attestent des migrations contemporaines des glaciations. Parmi les cas ambigus, nous citerons encore celui du *Luzula spicata* s.l. dont la race tétraploïde observée dans le nord se retrouve aussi dans les Alpes (à côté du diploïde) et s'avance au sud jusque dans la Sierra Nevada et l'Atlas. Il est vrai qu'ici l'élévation de la valence chromosomique tient de l'agmatoploidie, phénomène qui n'a sans doute pas la même signification biogéographique que la polyploidie. Quant au *Poa cenisia*, même compris dans un sens très large, ses affinités avec le *Poa arctica* sont incertaines et une origine alpine de cette dernière espèce ne saurait être admise sur la seule foi des résultats cytologiques (cf. p. 73).

Les cas où les données cytologiques permettent d'établir le sens des migrations entre les régions boréo-arctiques et les montagnes sud-européennes sont en définitive très peu nombreux. Chez l'*Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerhuth s.l., Urbanska-Worytkiewicz (1970) a montré que les formes nordiques étaient moins fortement polyploïdes ($4x$, $6x$) que les populations alpines et pyrénéennes ($8x$). Ainsi, contrairement à l'opinion de Kulczynski (l.c.), l'*A. carpatica* peut être considéré comme une espèce d'origine nordique, ce qui dans le cas précis est conforme à l'hypothèse de Braun-Blanquet (l.c.). En revanche, la relation est sans doute inverse dans le groupe du *Trisetum subalpestre* chez lequel les populations diploïdes s'observent dans les Pyrénées (*T. baregense*) et dans les Alpes (*T. alpestre*).

En fin de compte, les données cytologiques relatives aux espèces arctico-alpines ne soutiennent l'hypothèse d'une migration à longue distance que dans des cas particuliers. Bien qu'elles soient très fragmentaires à l'heure actuelle, il paraît d'ores et déjà acquis que le contingent des espèces communes aux Alpes et aux Pyrénées n'a pas été enrichi en immigrants boréo-arctogènes dans une proportion aussi élevée que ne le laissaient entrevoir certains auteurs.

Signalons enfin que quelques rares espèces communes aux deux chaînes sont affectées de dysploidie. Elles ont une signification particulière lorsque l'aire de l'une des races dysploïdes chevauche une partie des Alpes et des Pyrénées. Ainsi le *Leontopodium alpinum* est à $2n = 48$ chromosomes dans les Pyrénées et les Alpes occidentales d'après nos recherches, mais à $2n = 52$ dans les Alpes orientales (Urbanska-Worytkiewicz in Löve, 1968) ainsi que dans les Tatras (Sokolowska-Kulczycka, 1959). De même, ce n'est certainement pas un hasard si le *Saxifraga moschata* offre la même valence à $2n = 28$ dans le Jura méridional (Favarger,

1965a) et dans certaines de ses populations des Pyrénées orientales (Küpfer, non publié). Ces exemples, à l'instar des espèces dont les caractères cytologiques sont constants dans le domaine pyrénéo-alpin, confirment la communauté d'origine des flores alpine et pyrénéenne.

Vicariants – pseudo-vicariants dysploïdes

Plusieurs espèces présentent le phénomène de la vicariance sur lequel GausSEN (1964), en particulier, a attiré l'attention. Nos recherches confirment le bien-fondé de plusieurs couples alpins-pyrénéens, en démontrant que l'identité des nombres chromosomiques autorise à les considérer comme de vrais vicariants:

| Alpes | Pyrénées-Chaîne cantabrique |
|--|--------------------------------|
| <i>Anemone baldensis</i> | <i>Anemone pavoniana</i> |
| <i>Minuartia lanceolata, M. rupestris</i> ¹ | <i>Minuartia cerastiifolia</i> |
| <i>Geranium argenteum</i> | <i>Geranium cinereum</i> |
| <i>Bupleurum stellatum</i> | <i>Bupleurum pyrenaicum</i> |
| <i>Asperula hexaphylla</i> | <i>Asperula hirta</i> |
| <i>Cirsium spinosissimum</i> | <i>Cirsium glabrum</i> |
| <i>Gentiana villarsii</i> | <i>Gentiana burseri</i> |

A ces couples déjà cités par GausSEN (l.c.), nous pouvons ajouter:

| | |
|--|--|
| <i>Trisetum alpestre</i> | <i>Trisetum baregense</i> |
| <i>Ranunculus plantagineus</i> subsp. <i>occidentalis</i> | <i>Ranunculus pyrenaeus</i> |
| <i>Galium hypnoides</i> | <i>Galium pyrenaicum</i> |
| <i>Senecio persoonii</i> | <i>Senecio leucophyllus</i> |
| <i>Oreochloa seslerioides</i> subsp. <i>seslerioides</i> | <i>O. seslerioides</i> subsp. <i>confusa</i> |
| <i>Oreochloa disticha</i> subsp. <i>disticha</i> | <i>O. disticha</i> subsp. <i>blanka</i> |

En revanche, les couples suivants ne peuvent être considérés comme de vrais vicariants en raison de leur différence de nombre chromosomique:

| | |
|--|--|
| <i>Cerastium latifolium</i> ($n = 18$) | <i>Cerastium pyrenaicum</i> ($n = 19$) |
| <i>Iberis nana</i> ($n = 9$) | <i>Iberis spathulata</i> ($n = 7$) |
| <i>Viola cenisia</i> ($n = 10$) | <i>Viola diversifolia</i> ($n = 17$) |
| <i>Viola calcarata</i> ($n = 20$) | <i>Viola cornuta</i> ($n = 11$) |

De même, les *Gentiana prostrata* ($2n = 36$; cf. en particulier Favarger, 1952), *G. pyrenaica* ($2n = 26$; Favarger & Küpfer, 1968) et *G. boryi* ($2n = 20$; Küpfer, 1968), bien qu'appartenant à la même section *Chondrophyllea*, ne peuvent être considérés comme des taxons vicariants apparentés au *G. atlantica* comme le suggère Quézel (1957). En effet, les trois premières espèces offrent des nombres chro-

¹ En effet, une race diploïde du *Minuartia rupestris* vient d'être décelée dans les Dolomites (Favarger, non publié).

mosomiques différents. Ainsi les affinités du *G. pyrenaica* sont à rechercher en Asie centrale (*G. altaica*) et non pas dans les Alpes. Quant aux *G. boryi*, endémique ibérique, et *G. atlantica*, endémique atlasique, ils constituent selon toute vraisemblance un couple de vicariants (encore faudra-t-il le démontrer), différenciés sur place et dont les affinités lointaines¹ restent obscures. De toute évidence, on ne peut pas voir dans ce groupe de Gentianes la démonstration de l'origine centro-européenne ou du moins septentrionale de la flore mésophile de l'Atlas comme le supposait Quézel (l.c.).

En dépit de ces derniers exemples, la présence de nombreux couples de vicariants atteste l'existence au Tertiaire d'une flore orophile en grande partie commune entre les Alpes et les Pyrénées à travers la chaîne pyrénéo-provençale, ce qui permettait sans doute les échanges de gènes. L'effondrement de cette chaîne, en créant un isolement, a favorisé sans doute une évolution divergente. Dans certains cas, malgré l'identité du nombre chromosomique, les modifications structurales et les mutations géniques sont si profondes que les deux schizoendémiques sont devenus interstériles. Le couple *Minuartia cerastiifolia*–*M. lanceolata* est cité à juste titre comme exemple de vicariants par Gaussen (l.c.). Or, les croisements que nous avons effectués entre ces deux espèces nous ont donné une F_1 complètement stérile en dépit d'un appariement régulier des chromosomes en 18 bivalents. En effet, le pollen dégénère dès après la séparation des tétrades et à l'an-thèse les sacs polliniques sont complètement vides. La suite de nos recherches nous permettra sans doute d'appréhender les causes de cette stérilité et de trouver éventuellement d'autres exemples.

Malgré l'importance en géobotanique historique de l'effondrement du système pyrénéo-provençal, tous les cas de vicariance pyrénéenne-alpine ne doivent pas y être rapportés. Dans certains groupes la différenciation est antérieure à cet évènement. Les couples *Bupleurum stellatum* – *B. pyrenaicum* et *Ranunculus plantagineus* – *R. pyrenaeus* sont instructifs à cet égard. Dans ces deux exemples, l'identité morphologique des populations alpiennes et corses démontre que la formation du taxon cyrno-alpin a bien précédé la rupture de toutes les liaisons montagneuses entre les Alpes et la Corse (et partant les Pyrénées). Il est alors logique de penser que l'individualisation du taxon pyrénéen était achevée ou du moins très avancée lors du morcellement de l'aire, car, dans le cas contraire, il faudrait postuler que la spéciation divergente n'a affecté que les colonies pyrénnées alors que les plantes alpines et corses ne variaient pas, ce qui est peu probable. Merxmüller (1952) a d'ailleurs établi que dans les Alpes la différenciation des couples schizoendémiques, dont chaque partenaire est aujourd'hui endémique d'un territoire parfois étroit, avait précédé le morcellement des aires. Faut-il alors imputer l'évolution divergente à l'action du milieu?

Nous avons vu dans notre introduction (p. 14) que les gradients climatiques et édaphiques des Alpes et des Pyrénées étaient très voisins. L'amplitude des fluctuations climatiques qui ont affecté simultanément les deux chaînes au cours du Quaternaire a été sans doute beaucoup plus large que les légères différences entre les climats des Alpes et des Pyrénées (climat en moyenne un peu plus chaud et plus sec de cette dernière chaîne). A notre avis, la spéciation divergente des espèces

¹ La section *Chondrophylla* est cependant représentée en Nouvelle-Guinée (Borgmann, 1964) et dans l'himalaya (Vasudevan, à l'impression) par des taxons offrant le même nombre chromosomique ($2n = 20$) que le *G. boryi*.

orophiles tient beaucoup plus à l'isolement qu'aux différences climatiques ou édaphiques. Or, l'isolement n'est pas uniquement d'ordre géographique, mais aussi écologique, biologique, etc.

Prenons l'exemple du *Ranunculus parnassifolius* qui a été signalé dans tous les secteurs principaux des Alpes et de la chaîne pyrénéo-cantabrique. Son aire est très discontinue en raison de ses exigences écologiques strictes. De plus, sa dissémination est entravée par des diaspores lourdes, dépourvues de tout appareil de vol. Le brassage des gènes ne peut intéresser que les populations les plus rapprochées. Cela se traduit par une spéciation intense au niveau diploïde où trois sypes vicariantes ont été reconnues dans la chaîne pyrénéo-cantabrique. L'une d'entre elles, le subsp. *favargeri*, tend déjà à se cliver en deux taxons, les populations des Picos de Europa n'étant pas rigoureusement identiques aux colonies des Pyrénées occidentales. Au sein du subsp. *heterocarpus*, la différenciation est moins nette en raison de la jeunesse relative de cette syppe. Pourtant elle est déjà sensible entre les populations des Alpes françaises, valaisannes et rhétiques.

Un deuxième exemple tout aussi suggestif est offert par l'*Anthericum liliago*. Trois obstacles, d'ordre écologique, phénologique et génétique, s'opposent dans les Alpes à l'introgression des sypes diploïdes, les var. *sphaerocarpum* et *multiflorum*. L'optimum du var. *multiflorum* se situe entre 500 et 1300 m alors que le var. *sphaerocarpum* n'a été trouvé jusqu'ici qu'entre 1650 et 1800 m. La floraison des deux taxons, qui ne coïncide pas en culture comparée, est encore plus décalée *in situ* vu la différence d'altitude. Enfin, les aires respectives des deux sypes sont séparées par le var. *liliago* dont la valence tétraploïde ne dresse peut-être pas une barrière absolue à tout échange de gènes, mais en tout cas le freine considérablement.

Dans les deux exemples ci-dessus, l'isolement, quel qu'il soit, paraît être le facteur déterminant¹ et le garant de l'évolution divergente. Lorsque la différenciation est encore incomplète, les sypes vicariantes sont à la merci d'un bouleversement quelconque qui entraînerait la mise en présence et le croisement des taxons aux aires primitivement distinctes. Dans le cas du *Ranunculus parnassifolius*, il ne fait aucun doute que le résultat serait la fonte des trois taxons diploïdes en une seule unité. Preuve en est l'infertilité complète d'espèces à morphologie très tranchées, tels les *Ranunculus parnassifolius* subsp. *parnassifolius* et *R. pyrenaeus* ou les *R. angustifolius* et *R. amplexicaulis*.

En définitive, nous pensons que la vicariance procède selon le schéma suivant. A l'origine l'aire d'un taxon largement répandu se clive en deux ou plusieurs syngaméons indépendants qui hériteront chacun le même "pool" de gènes, cela pour autant qu'ils offrent sensiblement la même dimension.² Très tôt, l'altération lente du spectre de leurs biotypes sous la dépendance de mutations et de modifications structurales aléatoires conduira les deux populations à diverger. La différenciation s'effectuera alors par sélection (d'où peut-être un léger parallélisme) pour les gènes déterminants des effets physiologiques et pour les seuls caractères morphologiques

¹ Il est évident que l'isolement, s'il permet l'évolution divergente, n'accélère pas les processus évolutifs. Ainsi un syngaméon A se modifia progressivement en un taxon A'. En revanche, si à l'origine il se scinde en deux populations, il produira au cours de la même unité de temps les taxons A'' et A''''. Rien ne prouve cependant que A'' et A''' différeront plus de l'espèce primitive A que A'.

² Dans le cas contraire, l'évolution divergente pourrait être accélérée.

qui influencent la biologie florale (incidence sur la fertilité) ou la compétitivité, mais sans doute selon les lois du hasard pour tous les autres caractères phénotypiques. A première vue en effet, l'apparence de la corolle pour une fleur anémostome, la forme et la dimension de l'éperon ou des stipules des Violettes de la section *Melanium*, la circonscription d'une feuille ou la qualité de sa pubescence (poils simples, étoilés, fourchus, crépus, etc.) ne semblent pas avoir une importance notable sur la vitalité ou la compétitivité d'une espèce.

Ancienneté relative des flores pyrénéenne et alpine – échanges floristiques

Les études paléogéographiques ont montré que les premiers plissements pyrénnéens étaient antérieurs à la surrection alpine. Le passé particulier des Pyrénées a-t-il laissé des traces dans la composition actuelle et l'originalité de la flore?

Récemment, Favarger (1972b) a estimé le taux d'endémisme dans les Alpes occidentales à quelque 13% et à environ 14% dans la chaîne pyrénéo-cantabrique. Les deux territoires offrant sensiblement la même étendue, les deux valeurs sont directement comparables. Force est de reconnaître que la différence n'est pas significative. Il est vrai que le taux d'endémisme ne reflète pas exclusivement la composante conservatrice de la flore et ne dépend donc pas uniquement de l'ancienneté relative de la topographie (en l'occurrence du plissement pyréen). En effet, le *Xatartia scabra* n'a pas la même valeur que l'*Artemisia gabriellae* ou que l'*Erysimum pyrenaicum*. Aussi, pour mieux saisir la signification des taux donnés par Favarger, il conviendrait de distinguer comme le préconisent Favarger & Contandriopoulos (1961) les endémiques de souche ancienne (paléo- et patroendémique auxquels il faut adjoindre les schizoendémiques les plus différenciés) des néoendémiques (apoendémiques et schizoendémiques les moins différenciés). Mais, comme nous l'avons déjà dit, notre étude n'aborde les problèmes liés à l'endémisme que dans le cadre de la vicariance. Nos données cytologiques sont donc insuffisantes pour établir une telle distinction. Cependant, à première vue, la proportion des diverses composantes de l'endémisme ne semble pas différer fondamentalement d'une chaîne à l'autre.

Le degré d'endémisme n'est toutefois pas l'unique paramètre qui permet d'évaluer l'ancienneté relative d'une flore. Celle-ci peut encore être appréciée par le taux de polyploïdes dans la mesure où il est fondé, pour chaque espèce, sur plusieurs vérifications cytologiques. En effet, la comparaison de valeurs établies dans les Alpes et les Pyrénées à partir de numérations isolées, sur des espèces prélevées en un point quelconque, n'aurait aucune signification. Preuve en est la complexité des données cytogeographiques révélées dans la partie générale de notre travail. Par ailleurs, tous les polyploïdes n'ont pas nécessairement une origine récente. Les *Hormathophylla pyrenaica* et *Veronica aragonensis* appartiennent sans conteste à la composante conservatrice de la flore orophile en dépit de leur valence tétraploïde et il importe de ne pas les traiter sur pied d'égalité avec les races polyploïdes d'espèces collectives. C'est dans cette perspective que Favarger (1961) a suggéré de classer les polyploïdes en fonction de leur degré d'ancienneté relative. Il distingue ainsi les paléo-, méso- et néopolyploïdes, les derniers nommés étant les plus récents.

Les pourcentages de polyploïdes ont toutefois été utilisés à plusieurs reprises, dans différentes régions, sans que les conditions évoquées ci-dessus ne soient rem-

Tableau 10. — Distribution des complexes polyploïdes dans les domaines alpin et pyrénéen.

La limite admise ici entre les Alpes orientales et occidentales est celle préconisée par Merxmüller (1952) qui va du Lac Léman au Lac Majeur. Cependant, lorsqu'une race inféodée aux Alpes occidentales dépasse légèrement cette frontière, nous ne la mentionnons pas dans le secteur oriental. La même remarque est valable en sens inverse.

Pour les Pyrénées, la limite suit le cours supérieur de l'Aude, rejoint la frontière franco-andorrane aux environs du Port d'Envalira et de là gagne le Turbon.

| Taxons | Alpes orientales | Alpes occidentales | Pyrénées orientales | Pyrénées centro-occidentales |
|---|------------------|--------------------|---------------------|------------------------------|
| a. <i>Helictotrichon montanum</i> | — ¹ | 2x | 2x | 4x |
| <i>Festuca paniculata</i> | 2x | 2x | 2x, 6x | 2x, 6x |
| <i>Linum perenne</i> subsp. <i>alpinum</i> | 2x | 2x | 2x | 4x |
| (Ockendon, 1971, et observations personnelles) ² | | | | |
| <i>Anthemis gr. montana</i> | | 4x | 4x | 6x |
| b. <i>Astragalus australis</i> | 4x, 6x | 4x, 6x | 4x | 4x |
| (Favarger, 1969, et observations personnelles) | | | | |
| [<i>Ranunculus pyrenaeus</i> | — | — | 2x | 2x |
| <i>Ranunculus plantagineus</i> | 4x | 2x, 4x | — | — |
| [<i>Minuartia cerastifolia</i> | — | — | — | 2x |
| <i>Minuartia lanceolata</i> | — | 2x | — | — |
| (Favarger, 1969) | | | | |
| [<i>Minuartia rupestris</i> | 2x | (2x?) 4x | — | — |
| (Favarger, 1969, et résultats non publiés) | | | | |
| [<i>Arenaria multicaulis</i> | 2x | 2x | 2x | 2x |
| (Favarger, 1965b, et observations personnelles) | | | | |
| [<i>Arenaria ciliata</i> | 4x à 12x | 4x | — | — |
| (Favarger, 1965b) | | | | |
| c. <i>Poa gr. cenisia</i> | 4x, 7x, ~8x | 4x, 6x, 7x, ~8x | 7x | 7x |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> s.l. | 2x, 4x* | 2x, 4x* | 4x* | 4x* |
| <i>Minuartia sedoides</i> | 2x, 4x | 2x, 4x | 4x | 4x |
| <i>Cerastium arvense</i> | 2x, 4x* | 2x, 4x* | 4x* | 4x* |
| <i>Aethionema saxatile</i> s.str. | 2x | 2x, 4x* | 4x* | 4x* |
| <i>Saxifraga androsacea</i> | 6x, 8x, 14x, 20x | 20x | 20x | |
| <i>Oxytropis halleri</i> | 2x, 4x | 2x, 4x | 4x | — |
| <i>Tanacetum alpinum</i> | 2x, 4x | 2x, 4x | 4x | 4x, 6x |
| (Contandriopoulos & Favarger, 1959, et observations personnelles) | | | | |
| d. <i>Agrostis rupestris</i> | 4x | 4x | 2x | 2x, 4x |
| <i>Koeleria vallesiana</i> | — | 6x* | 2x | 2x, 4x |
| <i>Ranunculus parnassifolius</i> | 4x | 4x | 2x, 4x | 2x, 4x, 5x |
| <i>Paronychia kapela</i> | — | 4x, 6x | 4x | 2x, 4x |
| <i>Coronilla minima</i> | | 4x*, 6x* | 2x, 6x* | 4x* |
| <i>Veronica bellidioides</i> | 4x | 4x | 2x | 2x, 4x |
| e. <i>Anthericum liliago</i> | 2x*, (4x*)? | 2x, 2x*, 4x* | 4x* | 2x, 4x* |
| <i>Arenaria grandiflora</i> | 4x | 2x, 4x | 4x | 2x, 4x |
| <i>Sempervivum arachnoideum</i> | 2x | 2x, 4x | 4x | 2x, 4x |
| (Favarger, 1972d) | | | | |
| <i>Anthyllis montana</i> | | 2x, 4x | 2x | 4x |
| <i>Lotus corniculatus</i> | 2x, 4x* | 2x, 4x* | 2x, 4x* | 2x, 4x* |
| <i>Bupleurum ranunculoides</i> | 6x | 2x, 4x | 2x, 4x | 4x |
| <i>Veronica teucrium</i> | 8x* | 2x, 8x* | 2x, 8x* | 2x, 8x* |
| <i>Senecio doronicum</i> | 2x, 4x | 2x, 4x, 6x | 2x | 6x |

¹ Le tiret (—) signifie que l'espèce ne parvient pas jusque dans ce secteur du domaine pyrénéo-alpin alors que l'absence de tout signe sous-entend que personnellement nous n'avons pas d'indications chorologiques ou cytologiques relatives à cette espèce dans la région en question.

² Les principales références bibliographiques ne figurent dans le tableau que pour les espèces non traitées dans la partie systématique.

(*) L'astérisque signale les races essentiellement planitaires.

plies. Il est vrai que jusqu'à une époque récente, on ne se doutait ni de la fréquence de la variation cytologique sur des territoires souvent assez étroits, ni de l'existence, rare il est vrai, de polyploïdes occasionnels. Afin d'éviter les mêmes erreurs, nous nous garderons d'établir un unique coefficient pour l'ensemble de la chaîne pyrénéenne, qui n'aurait aucune valeur. D'autre part, nos données sont encore insuffisantes pour nous permettre d'établir un "spectre d'ancienneté relative" de la flore pyrénéenne, tel que l'a défini Favarger (l.c.). En revanche, les groupes d'espèces pour lesquels nous disposons de données cytologiques nombreuses et qui intéressent les deux chaînes méritent une attention particulière.

Dans le tableau 10, nous avons réuni les espèces collectives pyrénéo-alpiennes affectées par la polyploidie. Pour toutes ces espèces, deux valences chromosomiques au moins sont connues. Ainsi, on peut assurer que les polyploïdes sont plus récents que les sypes diploïdes correspondantes. Sur cette base, peut-on conclure à une plus grande ancienneté de la flore orophile des Pyrénées en relation avec son histoire plus longue? Cela ne ressort en tout cas pas de nos résultats. La proportion de sypes primitives est même légèrement supérieure dans les Alpes puisque sur 30 groupes analysés, 24 y offrent un ou plusieurs taxons diploïdes ou moins fortement polyploïdes contre 22 dans les Pyrénées, mais la différence n'est pas significative en regard d'un échantillonnage somme toute restreint. Notons encore que 8 sypes diploïdes sont propres aux Alpes (tableau 10, c) ou à un territoire plus vaste mais excluant les Pyrénées alors que 6 autres n'ont été observées que dans les Pyrénées (tableau 10, d) ou présentent une aire plus large ne comprenant pas le domaine alpin. Ces 14 taxons possèdent tous en revanche un polyploïde correspondant à distribution pyrénéo-alpine.

Très instructifs sont aussi les exemples de taxons diploïdes qui possèdent une aire pyrénéo-alpine, bien que dans l'une des deux chaînes, voire dans les deux, ils aient formé aussi des polyploïdes. Parmi ces 16 espèces (53%), placées dans le tableau 10 sous les rubriques a, b et e, mentionnons les *Helictotrichon montanum*, *Astragalus australis*, *Anthericum liliago*, *Bupleurum ranunculoides*, etc. Leur nombre serait cependant moins élevé si les bouleversements climatiques du Quaternaire n'avaient éliminé dans les Alpes ou les Pyrénées certains diploïdes primitivement pyrénéo-alpins. Ainsi les Pyrénées ne recèlent pas le *Cerastium arvense* subsp. *strictum*, ni l'une des formes diploïdes du *Tanacetum alpinum*. Pourtant, dans le cas du Céraiste, nous avons découvert une sype primitive¹ en Espagne orientale. Il est alors des plus probable qu'elle a existé dans les Pyrénées d'où elle a été exclue par les glaciations. La reconquête de la chaîne par le subsp. *arvense* tétraploïde, né sans doute au voisinage des Alpes, est intervenue dès le retrait des glaciers. Une explication semblable s'impose pour le *Tanacetum alpinum*. Le centre de différenciation majeur du complexe est ibéro-atlasique, aussi il y a tout lieu de croire que certaines sypes diploïdes, dont un témoin persiste d'ailleurs dans la chaîne cantabrique [*Tanacetum pallidum* (Mill.) Maire subsp. *virescens* (Pau) Heywood, Peña Redonda (Küpfer, non publié)], colonisaient les Pyrénées. Eliminées comme le fut le Céraiste des champs, elles ont été remplacées par la race tétraploïde alpigène. Un processus similaire a joué de toute évidence aux Alpes pour d'autres groupes. L'existence de populations diploïdes de l'*Agrostis rupestris* dans les Pyrénées et dans les Tatras permet de penser que la sype primitive occupait une aire continue à travers toute l'Europe, des Pyrénées aux Carpathes. Les cas du *Ranunculus*

¹ A première vue, elle ne paraît pas rigoureusement identique au subsp. *strictum* alpin.

parnassifolius (cf. p. 263) et sans doute aussi du *Veronica bellidioides* sont peut-être semblables ce qui relèverait jusqu'à une valeur voisine de 70% le nombre de sippes primitives autrefois partagées par les Alpes et les Pyrénées.

Nous avons rappelé ci-dessus le haut coefficient de communauté de la flore alpine des Pyrénées et de celle des Alpes. Celui-ci tient-il uniquement au "fond commun" d'âge tertiaire de ces deux flores orophiles et de l'apport simultané d'espèces boréales durant les périodes glaciaires ou bien y a-t-il eu des échanges au moment des glaciations?

Plusieurs auteurs, dont surtout Braun-Blanquet (1923), ont invoqué les immigrations pour expliquer notamment les colonies isolées d'espèces alpiennes ou pyrénéennes qui existent dans le Massif Central et constituerait selon eux des "survivants glaciaires". Récemment, Favarger (1972b) attribue en partie à ces migrations l'endémisme relativement faible des flores orophiles des Pyrénées et des Alpes si on les compare au taux d'endémiques plus élevé des montagnes méditerranéennes plus isolées (Sierra Nevada, montagnes de la Grèce). La question des échanges de flore au Quaternaire doit être examinée attentivement.

Que plusieurs taxons aient passé des Alpes aux Pyrénées durant les périodes glaciaires paraît hors de doute à la lumière de nos résultats. Ainsi les *Minuartia sedoides* (fig. 27), *Oxytropis halleri* (fig. 50) et *Aethionema saxatile* s. str., tétraploïdes aux Pyrénées, mais ayant gardé la valence diploïde dans une partie de leurs populations alpiennes, et aussi le *Tanacetum alpinum* dont toutes les populations pyrénéennes sont tétraploïdes ou hexaploïdes¹ alors qu'il existe au moins deux races diploïdes dans les Alpes. A noter que l'*Aethionema saxatile* s. str. côtoie dans les Pyrénées des taxons diploïdes d'origine ibérique (*Aethionema gr. monospermum*) auxquels il n'est pas directement apparenté. Un témoin de la migration persiste en Auvergne dans le cas du *Saxifraga androsacea* (fig. 59) dont les colonies des Alpes occidentales, du Cantal (Puy Mary) et des Pyrénées ont le même haut degré de polypliodie (20x) tandis qu'aux Abruzzes (*Saxifraga italicica* D. A. Webb) et dans les Alpes orientales la valence chromosomique est plus basse (6x). Enfin, la migration paraît incomplète pour le *Colchicum alpinum* Lam. & DC. récemment découvert par Nozeran & Belliard (1972) dans l'Aubrac, alors qu'il n'a pas atteint les Pyrénées.

Il est intéressant de constater que le courant d'émigration qui a transporté quelques taxons alpins aux Pyrénées, les a portés aussi en Ecosse (probablement au moment des premières glaciations) soit les *Minuartia sedoides* et *Oxytropis halleri* dont les distributions présentent une grande analogie. On pourrait y joindre le *Potentilla fruticosa*, diploïde aux Alpes-Maritimes et aux Pyrénées mais tétraploïde en Grande-Bretagne.

L'émigration vers les Alpes de taxons pyrénéens semble avoir eu lieu elle aussi. Comme la dépression du Rhône s'opposa sans doute au passage direct des montagnes du Vivarais au Dauphiné, la route suivie passait par les Corbières, les Cévennes, les Mts de Lozère, le Massif Central, le Forez et atteignait les Alpes par le biais du Jura méridional. Elle est particulièrement attestée par la race tétraploïde du *Bupleurum ranunculoides*, d'origine pyrénéenne, qui se trouve en Ariège, à l'Alaric, à la Banne d'Ordanche (Massif Central), dans le Jura méridional (du Reculet à la Dôle) et au Dauphiné (fig. 58). Le cas du *Senecio doronicum* hexaploïde se

¹Contrairement à un résultat publié antérieurement (Favarger & Küpfer, 1968) et qui doit être erroné.

superpose au précédent puisqu'il a été observé en Ariège, au Plomb et au Reculet. Il est intéressant de noter que pour ces deux espèces au moins, la colonisation du Jura s'est effectuée non pas des Alpes comme on l'imaginait jusqu'ici, mais des Pyrénées. Pour deux autres taxons d'origine pyrénéo-ibérique, la migration a été facilitée par le fait qu'il ne s'agit pas d'orophytes proprement dit; ils ont ainsi pu franchir le Rhône sans avoir à faire le détour par le Jura. Le *Coronilla minima* tétraploïde dont l'optimum dans les Cévennes se situe entre 400 et 800 m a progressé d'une part vers le nord (Bourgogne, Bassin parisien) et d'autre part vers l'est jusque dans les Alpes maritimes et ligures d'où il a gagné les Apennins (fig. 54). La race hexaploïde du *C. minima*, plus thermophile, n'a étendu son aire (jusque dans le Valais central) qu'à la faveur d'une période xéothermique. Le schéma

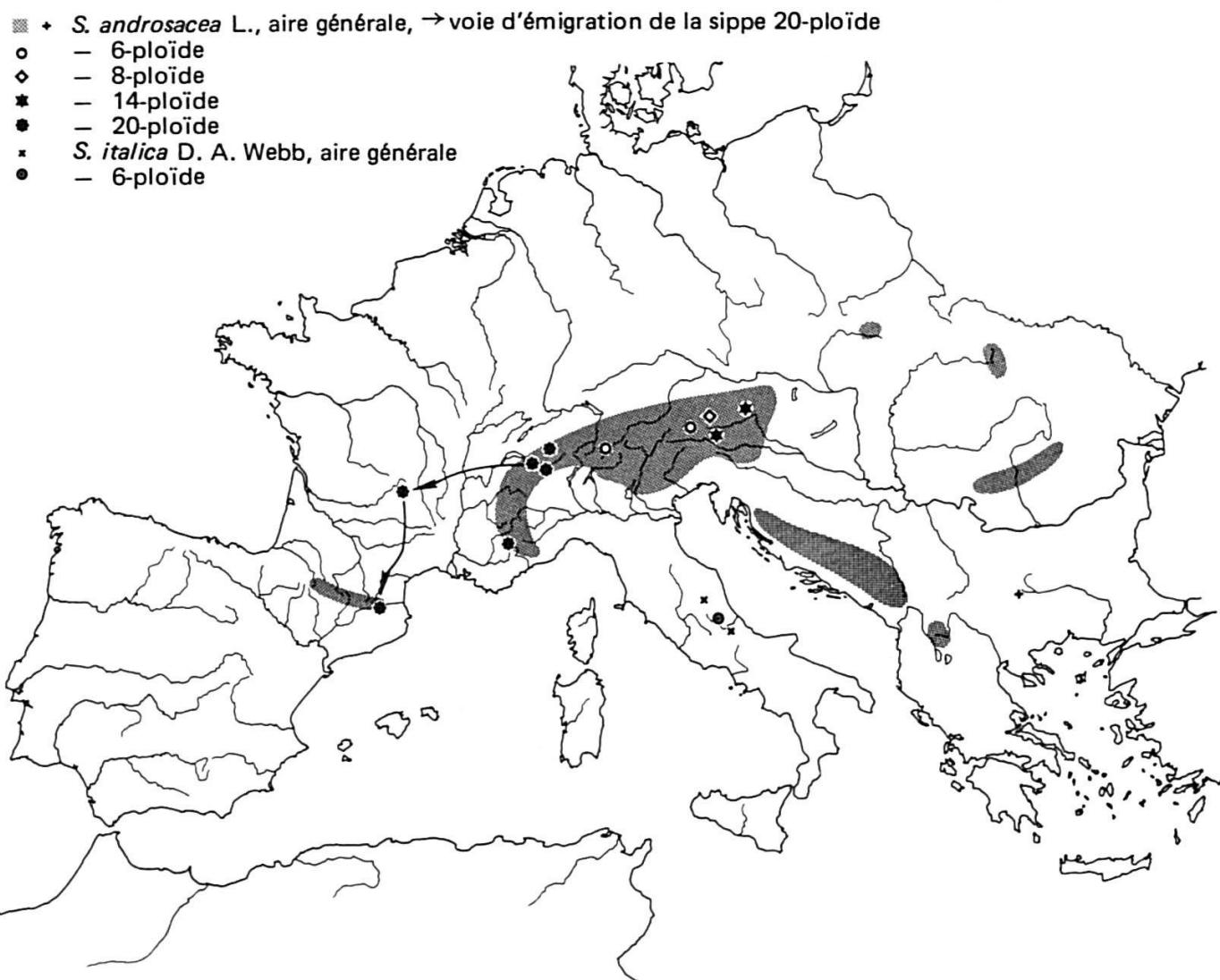


Fig. 59. — Distribution de l'espèce collective *Saxifraga androsacea* L. dans le domaine euro-
péen (l'espèce est encore représentée en Asie centrale; cf. Meusel & al., 1965).



Fig. 60. – Distribution des races chromosomiques
de l'espèce collective *Jasione levis* Lam. (= *J. perennis* L.).

est sans doute le même pour le *Koeleria vallesiana* hexaploïde d'origine vraisemblablement ibérique, très répandu dans tout le Midi de la France entre 0 et 1000 m mais qui monte parfois à plus de 2000 m. Sa présence au pied du Jura et en Alsace où il participe aux enclaves xéothermiques témoigne aussi dans ces régions d'un passé à climat plus chaud et plus sec. Quant aux populations alpiennes du *Paronychia kapela* enfin (fig. 28), leurs caractères morphologiques très proches de ceux des colonies pyrénéennes-orientales ainsi que leur valence tétraploïde parlent en faveur d'une immigration à partir des Pyrénées (subsp. *serpyllifolia*) plutôt que des Apennins (subsp. *kapela*). Enfin dans quelques exemples, l'émigration pyrénnéenne a été incomplète et n'a pas atteint les Alpes: *Jasione levigata* (fig. 60) et *Silene ciliata* (fig. 22) diploïdes et tétraploïdes dans une partie de leur aire ibéro-pyrénéenne mais fortement polyploïdes dans le Massif Central, *Jasione humilis*, hexaploïde au Mt-Dore mais tétraploïde dans certaines de ses populations pyrénéennes ou cantabriques, *Galium harcynicum* tétraploïde en France mais diploïde dans les montagnes du centre et de l'ouest de la Péninsule ibérique.

Braun-Blanquet (1923) faisait déjà remarquer que les espèces sténoïques n'avaient pas participé aux échanges floristiques entre les Alpes et les Pyrénées. Nos observations coïncident parfaitement avec les vues de cet auteur. L'amplitude écologique des *Minuartia sedoides*, *Bupleurum ranunculoides*, *Tanacetum alpinum*, *Senecio doronicum*, etc. est assez grande et, ce qui nous paraît déterminant, il s'agit d'espèces amphiclines. Elles ont ainsi pu franchir indifféremment les relais calcaires et siliceux qui jalonnent les voies d'émigration. En revanche, les espèces qui n'ont pas effectué la migration complète des Pyrénées vers les Alpes se comportent toutes dans les Pyrénées comme des silicicoles exclusifs ou préférents. Ainsi les *Jasione humilis* et *Silene ciliata* se sont arrêtés au Mt. Dore alors que les *Jasione levigata* et *Galium harcynicum* évitèrent par le nord le Jura calcaire pour atteindre et dépasser les Vosges. Notons aussi qu'à l'exception du *Saxifraga androsacea* dont l'écologie paraît plus stricte en dépit de son caractère amphicline et qui préfère les groupements ouverts, toutes les espèces qui ont accompli une partie au moins de la migration s'intègrent presque indifféremment aux pelouses et aux formations rupicoles ou pionnières. Tout porte à croire que les rupicoles stricts ou les espèces inféodées aux éboulis (*Ranunculus parnassifolius*, *Poa gr. cenisia*, etc.) n'ont pas été entraînés par les courants migrants. Même si les régions basses leur étaient devenues "climatiquement" accessibles au moment des glaciations, les groupements favorables à leur extension horizontale faisaient défaut, car à aucun moment il n'y a eu continuité de moraines et d'éboulis entre les Pyrénées et les Alpes.

En résumé, et avec toute la prudence qu'impose la mise en valeur incomplète de nos résultats, nous croyons pouvoir dire que les flores orophiles alpiennes et pyrénéennes doivent leur haut pourcentage de taxons communs à une ancienne flore tertiaire alpino-pyrénéenne et à l'apport simultané d'espèces boréo-arctiques durant le Quaternaire. Les flores tertiaires ont eu le temps de se différencier "in situ" d'où l'existence de nombreux vicariants vrais. Durant les glaciations, elles ont été bouleversées et remaniées et ces changements de climat accompagnés de migrations à distance relativement courte ont entraîné dans chacune des chaînes la naissance de polyploïdes rarement identiques. Enfin des migrations lointaines et des échanges ont certainement eu lieu, mais ils n'ont intéressé sans doute qu'un nombre assez limité de taxons.