

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: Résumé = Summary = Zusammenfassung
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: 31.12.2025

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

RÉSUMÉ

Alors que la prospection cytologique de la flore des Alpes est très avancée aujourd'hui, la flore des Pyrénées est restée en marge du courant d'intérêt pour les études cytotaxonomiques. Il paraissait intéressant de combler partiellement cette lacune et sur cette base de tenter une comparaison entre les deux flores.

La partie systématique du travail repose essentiellement sur les données cytologiques relatives à quelque 1900 populations appartenant à 360 taxons différents. L'inventaire cytologique intéresse au premier chef les taxons communs aux deux chaînes et les sippes réputées vicariantes. Un accent particulier a été porté sur les complexes polyploïdes dans le but d'en reconstituer l'histoire. Dans ce cas, la prospection cytologique déborde le cadre pyrénéo-alpin et s'étend à tous les principaux domaines de l'aire des espèces collectives. Les exemples les mieux documentés sont illustrés par des cartes de distribution des différentes races chromosomiques.

Les résultats cytologiques, appuyés par des observations morphologiques, anatomiques, palynologiques et écologiques ont permis de revoir la taxonomie infraspécifique de nombreux groupes complexes. Citons en particulier les *Festuca paniculata*, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela*, *Ranunculus parnassifolius*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Oxytropis foucaudii*-*O. halleri*, etc. Le statut controversé de taxons tels les *Oreochloa blanda* ou *Ranunculus angustifolius* a été précisé. Enfin, plusieurs taxons infraspécifiques méconnus ont été mis en évidence:

Anthericum liliago var. *multiflorum*
Anthericum liliago var. *sphaerocarpum*
Paronychia kapela subsp. *galloprovincialis*
Paronychia kapela subsp. *baetica*
Ranunculus plantagineus subsp. *occidentalis*
Ranunculus parnassifolius subsp. *favargerii*
Ranunculus parnassifolius subsp. *heterocarpus*

Le genre *Hormathophylla*, inclus autrefois dans le genre *Ptilotrichum*, a fait l'objet d'une révision qui concerne toutes les espèces européennes. *L'Hormathophylla cochleata* ($\equiv$ *Alyssum cochleatum*) découvert dans les chaînes bétiques est signalé en Europe pour la première fois.

La parenté évidente des flores alpine et pyrénéenne, attestée par leur haut coefficient de communauté, est encore confirmée par l'existence de nombreux couples vicariants: *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*-*R. pyrenaicus*, *Gentiana villarsii*-*G. burseri*, etc. En revanche, certaines espèces qui avaient été rapprochées par d'autres auteurs sur la base de leurs caractères morphologiques ou écologiques ne constituent pas des vicariants. Leurs nombres chromosomiques différents en font foi. Parmi les pseudo-vicariants dysploïdes les plus significatifs, mentionnons les *Cerastium latifolium* ($n = 18$) - *C. pyrenaicum* ($n = 19$), *Iberis nana* ($n = 9$) - *I. spathulata* ($n = 7$), *Viola valderia* ($n = 10$) - *V. diversifolia* ($n = 17$, $20 - 26$). De même, l'*Oxytropis foucaudii* diffère à la fois par son nombre chromosomique ($n = 8$) et par sa morphologie de l'*O. halleri* subsp. *halleri* ($n = 16$).

Une quarantaine de cas de polyploïdie intraspécifique ont été décelés à ce jour dans le domaine pyrénéo-alpin. Au sein d'un complexe polyploïde, la variation morphologique affecte moins les polyploïdes que les sippes à basse valence chromosomique qui se sont scindées par spéciation graduelle en plusieurs taxons schizoendémiques. Sauf dans de rares exceptions, les faibles différences entre les diploïdes et leur(s) taxon(s) de substitution ne justifient pas un statut spécifique indépendant pour chaque race chromosomique. Ce fait, étayé par la fréquence des multivalents chez de nombreux polyploïdes, parle en faveur d'une autopoly-

ploïdie et plus vraisemblablement d'une autopolyploïdie intervariétale (Stebbins, 1947, 1950) [= allopolyploïdie génique de Straub, 1953].

Les distributions plus ou moins documentées de 22 complexes polyploïdes sont établies et discutées. Il en ressort que la répartition des différentes races chromosomiques ne tient pas du hasard, mais dépend dans une large mesure de facteurs historiques, à savoir les fluctuations climatiques durant le Quaternaire, alors que les facteurs écologiques actuels semblent jouer un rôle effacé. Dans certains groupes, l'origine polytopique d'une race polyploïde à aire très disjointe paraît assurée, mais alors la morphologie des différentes populations ne coïncide pas exactement, ce qui laisse penser que les races à basse valence chromosomique impliquées dans la polyploïdie ne sont pas partout les mêmes. Ainsi, les sippes hexaploïdes cantabrique et alpino-jurassienne du *Bupleurum ranunculoides* ou les tétraploïdes centro-pyrénéen et jurassien du *Linum perenne* diffèrent par leurs phénotypes.

La répartition des races chromosomiques obéit à certains grands types de pseudo-vicariance: l'occidentale-orientale, l'australe-septentrionale et l'alpino-planitiaire. Dans les pseudo-vicariances occidentale-orientale et australe-septentrionale, la polyploïdisation est intervenue au cours des glaciations à la suite d'hybridations soit sur le front nord des glaciers entre des sippes affines refoulées à basse altitude, soit sur des massifs refuges entre deux taxons, l'un indigène, l'autre (ré-)immigré. Dans les Alpes, les sippes primitives n'ont persisté qu'au sud-ouest de la chaîne (pseudo-vicariance occidentale-orientale du *Ranunculus plantagineus*) ou sur la plupart des massifs refuges méridionaux (pseudo-vicariance australe-septentrionale du *Minuartia sedoides*). Dans les Pyrénées, où la pseudo-vicariance la plus fréquente est du type oriental-occidental, les territoires de conservation des sippes diploïdes se situent en majorité dans la partie orientale de la chaîne, mais aussi sur le versant aragonais ainsi que dans le domaine pyrénéen-occidental et cantabrique. La pseudo-vicariance alpino-planitiaire résulte du croisement, suivi d'un redoublement du nombre chromosomique, soit d'une sippe orophile ($2x$) refoulée à basse altitude avec un diploïde planitiaire, (sub-)méditerranéen (*Aethionema saxatile*) ou non (*Lotus corniculatus*?), soit d'une polyploïdisation de la sippe méridionale avec établissement du polyploïde entre les aires respectives des diploïdes alpin et méditerranéen (*Anthoxanthum odoratum*?).

Le pourcentage de sippes diploïdes, pas plus que le taux d'endémiques, ne révèle une ancienneté plus grande du peuplement végétal pyrénéen. Ainsi, le nombre de patroendémiques est sensiblement identique dans les deux chaînes. La surrection des Pyrénées, antérieure à celle des Alpes, n'a donc pas laissé de traces notables dans la composition actuelle de la flore.

Le coefficient élevé de taxons communs aux flores orophiles des Alpes et des Pyrénées tient non seulement à l'existence d'une ancienne flore tertiaire alpino-pyrénéenne et à l'apport simultané d'espèces boréo-arctiques, mais aussi à des échanges entre les deux chaînes durant le Quaternaire. Le courant alpin qui a atteint les Pyrénées comprend entre autres espèces les *Minuartia sedoides*, *Saxifraga androsacea*, *Oxytropis halleri* subsp. *halleri*, etc. L'émigration des Pyrénées vers les Alpes a également eu lieu: *Koeleria vallesiana* hexaploïde, *Bupleurum ranunculoides* tétraploïde, etc. Toutes les espèces qui ont réussi à passer d'une chaîne à l'autre se signalent par leur souplesse écologique et en particulier par leur indifférence à la nature du substrat. En revanche, les taxons sténobiens n'ont pas participé aux courants migrants ou alors n'ont pu accomplir la migration complète. Parmi ces derniers beaucoup sont des silicoles (presque) exclusifs, du moins dans les Pyrénées (*Silene ciliata*, *Jasione levis*, etc.).

SUMMARY

The systematical part of the present paper is chiefly based on cytological studies of about 1900 populations belonging to 360 different taxa. These studies concern taxa occurring both in the Alps and in the Pyrenees as well as some vicarious taxa replacing each other in these two mountain chains. Special stress has been laid upon the polyploid complexes

in order to elucidate their history. In this case, the cytological studies have been extended to comprise populations from other parts of the main distribution area of the taxa involved. Well-documented species are illustrated in this paper by means of maps showing the distribution of the different chromosome races found.

The cytological results supported by morphological, anatomical, palynological and ecological observations have permitted the present author to revise the infraspecific taxonomy of numerous complex taxa, such as *Festuca paniculata*, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela*, *Ranunculus parnassifolius*, *R. pyrenaeus*, *Oxytropis foucaudii*—*O. halleri*. The controversial status of amongst others *Oreochloa blanka* and *Ranunculus angustifolius* has been elucidated. Finally the position of misinterpreted infraspecific taxa has been clarified, e.g.: *Anthericum liliago* var. *multiflorum* and var. *sphaerocarpum*, *Paronychia kapela* subsp. *galloprovincialis* and subsp. *baetica*, *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*, subsp. *favargerii* and subsp. *heterocarpus*.

The European taxa of the genus *Hormathophylla* formerly included in the genus *Ptilotrichum* have been revised. *H. cochleata* ($\equiv$ *Alyssum cochleatum*) found in the Betic Cordillera is reported from Europe for the first time.

The near relationships between the Alpine and Pyrenean floras are reflected in the occurrence of a great number of species in common as well as of pairs of vicarious taxa, such as *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*—*R. pyrenaeus* and *Gentiana villarsii*—*G. burseri*. On the other hand, certain species previously grouped together and considered as vicarious taxa by other authors, who studied only their external morphology and ecology, are here shown not to be vicarious forms, having different basic chromosome numbers. The following so called false vicariads, or pseudo-vicarious, dysploid taxa are worth mentioning: *Cerastium latifolium* ($n = 18$) — *C. pyrenaicum* ($n = 19$), *Iberis nana* ($n = 9$) — *I. spathulata* ($n = 7$), *Viola valderia* ($n = 10$) — *V. diversifolia* ($n = 17, 20-26$). In the same way, *Oxytropis foucaudii* ($n = 8$) differs from *O. halleri* subsp. *halleri* ($n = 16$) not only in its chromosome number but also in its morphology.

About fourty cases of infraspecific polyploidy have been discovered in the two mountain areas studied by the present author. Generally, the morphological differences between the different chromosome races in a polyploid series are smaller than those between diploid schizoendemic taxa which have diverged gradually from each other. Only in very few cases, the morphological differences between the diploid form and its polyploid derivative(s) justify the subdivision of a species into different named population systems or taxa. In many polyploids, multivalent configurations seem to be frequent, a fact which argues in favour of autopolyploidy and, probably, intervaretal autopolyploidy according to Stebbins [1947, 1950] (genic allopolyploidy according to Straub 1953).

22 polyploid species complexes have been mapped and the results are discussed. The geographical distribution of the different chromosome races seems to follow a certain pattern, to a large extent owing to historical factors viz. the climatic fluctuations during the Quaternary, while the present-day ecological factors seem to play a small role only. In certain groups, polyploid forms with very disjunct distributions are likely to be of polytopic origin but, in these cases, the morphology of the different populations or population systems does not agree altogether. Thus, the Cantabrian hexaploid populations and the Alpine-Jurassic ones of *Bupleurum ranunculoides* have different phenotypes, which is also the case as to the tetraploid population systems of *Linum perenne* occurring in the Central Pyrenees and in the Jura Mountains respectively.

The distribution patterns of the different chromosome races agree with certain main types of false vicariism. In the "east-west" and "north-south" types of pseudo-vicariism, the polyploidization has taken place in the course of the Pleistocene glaciations, after hybridization, either around the northern margins of the ice sheets and between closely related taxa which would have migrated downwards to lower altitudes, or in ice-sheet "oases" and between two taxa one of which is indigenous, the other (re-)immigrant. In the Alps, the indigenous taxa have survived only south-west of the mountain chain (the "east-west" pseudo-vicariism

of *Ranunculus plantagineus*) or in most of the southern oases (the "north-south" pseudo-vicariism of *Minuartia sedoides*). In the Pyrenees, where the most frequent type of false vicariads is the "west-east" one, the main conservation area of diploid taxa is situated in the eastern part of the mountain chain but others are also to be found on the Aragonian flank as well as in the Western Pyrenees and in the Cantabrian Mountains. Finally, the "lowland-alpine" of false vicariism is either the result of hybridization, followed by doubling of the chromosome number, between one mountain species ($2x$) which would have migrated downwards to lower altitudes and one diploid plateau or lowland species of sub-Mediterranean (*Aethionema saxatile*) or another origin (*Lotus corniculatus?*) – or it is the result of polyploidization of the meridional taxon, with establishment of the polyploid between the areas or the diploid Alpine and Mediterranean taxon respectively (*Anthoxanthum odoratum?*).

Neither the percentage of diploid taxa nor the proportion of endemics in the flora point to a more ancient origin of the Pyrenean flora. Thus, the number of patroendemics is evidently more or less equal in the two mountain chains. The fact that the Pyrenean orogen was previous to the Alpine one does not seem to play a noticeable rôle, as far as the composition of the present-day flora is concerned.

The great number of mountain species in common between the Alps and the Pyrenees points not only to the existence of an ancient (Tertiary) Alpine-Pyrenean flora and to the simultaneous appearance of boreo-arctic species, but also to the occurrence of species migration and gene exchange between the two chains during the Quaternary period. The Alpine emigrants which have reached the Pyrenees comprise among others *Minuartia sedoides*, *Saxifraga androsacea*, *Oxytropis halleri* subsp. *halleri*. A migration from the Pyrenees towards the Alps has also taken place: hexaploid *Koeleria vallesiana*, tetraploid *Bupleurum ranunculoides*, etc. All the species that have succeeded in passing from one chain to the other are euryplastic, characterized by possessing wide ranges of tolerance of ecological and, particularly, edaphic conditions. On the contrary, the stenoplastic plants have not participated in the migration, or, their migration was not successful. Among the latter many are (nearly) exclusively silicicole, at least in the Pyrenees (*Silene ciliata*, *Jasione levis*, etc.).

ZUSAMMENFASSUNG

Der systematische Teil der Arbeit beruht hauptsächlich auf zytologische Untersuchungen von etwa 1900 Populationen, die 360 verschiedenen Taxa zuzuordnen sind, wobei das Schwergewicht auf diejenigen gelegt wurde, die in beiden Gebirgsketten verbreitet sind, sowie auf eventuell vikariierende Sippen. Darüber hinaus wurde versucht, die Entstehung polyploider Gruppen zu klären. Ergänzend wurden die Hauptverbreitungsgebiete der untersuchten Kollektivarten ermittelt. Soweit ausreichende Angaben zur Verfügung standen, wurden für die Taxa verschiedener Chromosomenrassen Verbreitungskarten angelegt.

Gestützt auf die Resultate der zytologischen Untersuchungen, die durch morphologische, anatomische, palynologische und ökologische Angaben ergänzt wurden, war es möglich, die infraspezifische Taxonomie einer Anzahl komplexer Gruppen zu revidieren. Dafür seien als Beispiele folgende Taxa genannt: *Festuca paniculata*, *Koeleria vallesiana*, *Arenaria grandiflora*, *Paronychia kapela*, *Ranunculus parnassifolius*, *Ranunculus pyrenaeus*, *Oxytropis foucaudii*–*Oxytropis halleri*. Die unsichere Stellung einiger Taxa wie die von *Oreochloa blanka* oder *Ranunculus angustifolius* konnte präzisiert werden. Schliesslich wurden genauere Untersuchungen an verschiedenen, bisher nur ungenügend bearbeiteten, infraspezifischen Taxa wie *Anthericum liliago* var. *multiflorum*, *A. liliago* var. *sphaerocarpum*, *Paronychia kapela* subsp. *gallo-provincialis*, *P. kapela* subsp. *baetica*, *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*, *R. parnassifolius* subsp. *favargerii*, *R. parnassifolius* subsp. *heterocarpus* durchgeführt.

Die europäischen Arten der Gattung *Hormathophylla*, die bisher der Gattung *Ptilotrichum* zugerechnet wurde, wurden revidiert. *Hormathophylla cochleata* wird erstmals für Europa aus der betischen Gebirgskette angegeben.

Die klare Verwandtschaft zwischen den Floren der Alpen und der Pyrenäen wird durch das Vorkommen vikariierender Arten-Paare wie *Ranunculus plantagineus* subsp. *occidentalis*–*R. pyrenaeus*, *Gentiana villarsii*–*G. burseri* bestätigt. Dagegen konnte an Hand ihrer verschiedenen Chromosomensätze nachgewiesen werden, dass es sich bei einigen Arten, die von anderen Autoren auf Grund morphologischer und ökologischer Merkmale als eng verwandt angesehen werden, nicht um Vikarianten handelt. Als Beispiele für dysploide Pseudovikarianten seien genannt: *Cerastium latifolium* ($n = 18$) – *C. pyrenaicum* ($n = 19$), *Iberis nana* ($n = 9$) – *I. spathulata* ($n = 7$), *Viola valderia* ($n = 10$) – *V. diversifolia* ($n = 17, 20-26$). Ebenso weicht *Oxytropis foucaudii* sowohl durch seine Chromosomenzahl ($n = 8$) als auch durch morphologische Merkmale von *O. halleri* subsp. *halleri* ($n = 16$) stark ab.

Im Pyrenäen- und Alpengebiet konnten bis jetzt etwa 40 Fälle von infraspezifischer Polyploidie nachgewiesen werden. Dabei konnte festgestellt werden, dass die morphologische Variabilität bei polyploiden Sippen geringer ist als bei Sippen mit niedrigen Chromosomensätzen, die sich graduell zu schizoendemischen Taxa entwickelt haben. Bis auf einige Ausnahmen erlauben es die geringen Unterschiede zwischen den vikariierenden Sippenpaaren nicht, jeder Chromosomenrasse den Artrang zuzuerkennen. Diese Tatsache, bestätigt durch die Häufigkeit der Multivalenten vieler Polyploide, weist auf intervartiate Autopolyploidie (Stebbins, 1947, 1950) bzw. genische Allopolyploidie (Straub, 1953) hin.

Der Autor diskutiert im Weiteren die Verbreitung von 22 Diploid-Komplexen, die hauptsächlich von historischen Faktoren, wie Klimaänderungen im Quartär, beeinflusst wurden, während die heute herrschenden Faktoren wie z.B. ökologische nur eine geringe Rolle spielen. Bei einigen Gruppen scheint die Herkunft einer polyploiden Rasse mit disjunkter Verbreitung polytop zu sein, wenngleich sich die verschiedenen Populationen morphologisch nur geringfügig unterscheiden. Das lässt vermuten, dass polyploide Rassen mit niedrigen Chromosomenzahlen nicht immer die gleichen sind. Hexaploide, kantabrische und alpin-jurassische Sippen von *Bupleurum ranunculoides* oder tetraploide Sippen von *Linum perenne* der Zentralpyrenäen und des Jura lassen sich phänotypisch eindeutig unterscheiden.

Bei der Verbreitung der Chromosomenrassen lassen sich einige Haupttypen unterscheiden. Bei der west-östlich und süd-nördlich gerichtete Pseudovikarianz mit Polyploidisierung während der Eiszeit, wobei sich entweder an der Gletschernordfront in die Tieflagen abgedrängte verwandte Sippen kreuzten, oder auf Refugialmassiven ein autochthones und ein zu- bzw. rückgewandertes Taxon. In den Alpen konnten sich die primitiven Sippen nur an der Südwestkette durchsetzen (west-östliche Pseudovikarianz von *Ranunculus plantagineus*), oder in den schutzbietenden Gebirgsmassiven des Südens (süd-nördliche Pseudovikarianz von *Minuartia sedoides*). In den Pyrenäen begegnet man vor allem dem ost-westlichen Pseudovikarianz-Typ; die meisten diploiden Sippen haben sich vorwiegend im östlichen Teil der Gebirgskette, an den Hängen Aragoniens, in den Westpyrenäen und in Kantabrien erhalten. Die alpin-planitiäre Pseudovikarianz entsteht durch Kreuzung, mit nachfolgender Chromosomenzahlverdoppelung, zwischen einer ins Tiefland abgedrängten, diploiden orophilen Sippe und einer ebenfalls diploiden (sub-) mediterranen (*Aethionema saxatile*) oder nichtmediterranen (*Lotus corniculatus*) Tieflandsippe; oder aber durch Polyploidisierung einer südlichen Tieflandsippe, wobei das polyploide Taxon den Raum zwischen den Arealen des alpinen und des mediterranen Diploiden besiedelt (*Anthoxanthum odoratum*?).

Weder der Prozentsatz der diploiden Sippen noch die Anzahl der Endemiten lässt auf ein höheres Alter der Pyrenäenflora schließen. So ist die Anzahl der Patroendemiten in beiden Massiven identisch. Die Auffaltung der Pyrenäen, die älter als die der Alpen ist, hat keine merklichen Spuren in der Zusammensetzung der heutigen Flora hinterlassen.

Der festgestellte Koeffizient der verbreiteten Taxa der Gebirgsfloren der Alpen und der Pyrenäen spricht nicht nur für die Existenz einer alten alpino-pyrenäischen Tertiärflora, sondern auch für den Austausch zwischen beiden Ketten während des Quartärs. Der alpine Einfluss, der die Pyrenäen erreichte, schliesst neben anderen Arten *Minuartia sedoides*, *Saxifraga*

androsacea und *Oxytropis halleri* subsp. *halleri* ein. Eine entgegengerichtete Beeinflussung der Floren hat ebenfalls stattgefunden: *Koeleria vallesiana* (hexaploid), *Bupleurum ranunculoides* (tetraploid). Andere ökologisch nicht so flexible Arten wie die silikatgebundenen Pyrenäenpflanzen *Silene ciliata*, *Jasione levis*, konnten diese Bewegungen nicht mitvollziehen.