

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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 45 (1990)

Heft: 1

Artikel: Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale : XII. Synthèse

Autor: Hinz, Petra-Andrea

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879690>

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: 03.05.2026

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

Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale.

XII. Synthèse

PETRA-ANDREA HINZ

RÉSUMÉ

HINZ, P.-A. (1990). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. XII. Synthèse. *Candollea* 45: 181-199. En français, résumés français et anglais.

L'agrégat *D. purpurea* renferme quatre espèces: le *D. purpurea*, le *D. thapsi*, le *D. mariana* et le *D. minor*. Parmi eux, trois sont endémiques de la Péninsule ibérique ou des Iles Baléares. Seul le *D. purpurea* étend son aire de distribution au-delà des Pyrénées. Compte tenu de leur nombre chromosomique identique, ces espèces sont des schizoendémiques. L'isolement reproductif entre elles n'est, en général, pas complet. Des zones d'introggression ont été mises en évidence entre le *D. purpurea* et, respectivement, le *D. thapsi* et le *D. mariana*. Seul le *D. minor* semble complètement séparé du *D. purpurea*. Une définition de l'agrégat *D. purpurea* est donnée à la lumière de nos résultats, ainsi qu'une clé des espèces et des taxons infraspecifics. Enfin, un schéma d'évolution est proposé. L'analyse phylogénétique met en évidence une évolution de la longévité, de la corolle et de la pilosité en relation avec l'occupation de divers milieux écologiques sur l'ensemble du domaine ouest-méditerranéen. La spéciation et la différenciation sont également interprétées à la lumière de la paléohistoire et de la géographie actuelle du domaine ouest-méditerranéen. Les aires des taxons sont en rapport étroit avec les anciennes barrières d'isolement. La différenciation du *D. minor* des Iles Baléares semble d'origine pré-messinienne alors que la différenciation des espèces ibériques dans les diverses chaînes de montagnes semble avoir eu lieu à la suite des événements messiniens. Les zones de contact entre le *D. purpurea* et les autres taxons ibériques sont interprétées comme secondaires et d'origine pléistocène. L'expansion du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale semble cependant dater de la période postglaciaire, ce qui explique l'homogénéité du taxon dans ce domaine.

ABSTRACT

HINZ, P.-A. (1990). Biosystematical studies of the *Digitalis purpurea* L. aggregate (Scrophulariaceae) in the western Mediterranean area. XII. Synthesis. *Candollea* 45: 181-199. In French, French and English abstracts.

The *D. purpurea* aggregate includes four species: the *D. purpurea*, the *D. thapsi*, the *D. mariana* and the *D. minor*. Three of them are endemic to the Iberian Peninsula or the Balearic Islands. Only the *D. purpurea* extends beyond the Pyrenees. With reference to their identical chromosome number, these species are schizoendemics. Reproductive isolation between them is in general not complete. Zones of introgression have been shown between *D. purpurea* and, respectively, *D. thapsi* and *D. mariana*. Only the *D. minor* seems to be completely separated from *D. purpurea*. A definition of the aggregate is given further to the results obtained and a key is provided for identification of the species and the infraspecific taxa. Finally, a scheme of evolution is proposed. Phylogenetic analysis reveals the relation of evolution of longevity, corolla and pilosity according to the occupation of various habitats. Speciation and differentiation of the species are also interpreted according to paleo-history and present-day geography of the western Mediterranean basin. Their distribution areas are closely related to ancient barriers of isolation. The differentiation of the *D. minor* of the Balearic Islands seems to be of pre-Messinian origin whereas the differentiation of the Iberian species in several mountain chains seems to have taken place following up the Messinian events. The zones of contact between the *D. purpurea* and the other Iberian taxa are interpreted as secondary and of glacial origin. The expansion of the *D. purpurea* in northern and central Europe seems to be of post-glacial date which leads to an explanation of the homogeneity of the taxon in this area.

Introduction

Une étude détaillée, comprenant une partie biométrique, a été récemment conduite sur de nombreuses populations de l'agrégat *Digitalis purpurea* provenant du domaine ouest-méditerranéen (HINZ & al., 1986a et b). A titre de comparaison, l'étude a été élargie à quelques populations de l'Europe nord-occidentale et centrale (HINZ, 1988a). Les résultats ont été exploités au moyen de l'analyse factorielle des correspondances et de l'analyse discriminante. L'existence de quatre grandes unités, apparemment naturelles, a été mise en évidence à l'issue de cette étude coordonnée qui intègre les données de la morphologie, de l'écologie et de la chorologie. Le rang d'espèce leur a été accordé (HINZ, 1988b):

- *D. purpurea* L. (Europe nord-occidentale et centrale, pourtour de la Méditerranée occidentale);
- *D. thapsi* L. (endémique du Sistema Central de la Péninsule ibérique);
- *D. mariana* Boiss. (endémique de la Sierra Morena de la Péninsule ibérique);
- *D. minor* L. (endémique des Iles Baléares).

Soulignons le caractère exemplaire de leur distribution.

Il est temps de regrouper les résultats exposés dans nos publications précédentes (HINZ, 1987; HINZ, 1988a et 1988b; HINZ, 1989a, 1989b et 1990) en vue de les discuter et de les comparer, entre eux. Cette discussion nous conduit à examiner certains processus de migration, de spéciation et de microévolution dans l'agrégat *D. purpurea*, et à proposer un essai d'interprétation évolutionnaire pour l'agrégat *D. purpurea* en Méditerranée occidentale.

Discussion biosystématique

Nombres chromosomiques

La comparaison des études cytologiques (LÖVE & LÖVE, 1961; LUNGEANU, 1967 et CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984) et nos propres vérifications du nombre chromosomique montrent une grande uniformité au sein de l'agrégat *D. purpurea*. Le nombre chromosomique, $2n$ valant toujours 56 avec une morphologie uniforme des chromosomes, ne révèle aucune différenciation, ni au niveau de l'agrégat *D. purpurea*, ni au niveau du genre. LINNERT (1949) a déterminé le nombre de base du *D. purpurea* comme étant $x = 7$, nombre de base fréquent chez les *Scrophulariaceae*. Les taxons du genre *Digitalis* sont donc sans exception des tétraploïdes. Selon FAVARGER (1975), il s'agit même, dans le genre *Digitalis*, de paléopolyploïdes car leur ancêtre diploïde semble avoir disparu. Le genre voisin d'*Isoplexis* (Lindl.) Benth., endémique des Iles Canaries et de Madère, montre un nombre chromosomique identique à celui du genre *Digitalis* (HAASE-BESSELL, 1932; LARSEN, 1962). Notons que WERNER (1965) considère ce genre *Isoplexis* comme très ancien et proche de l'origine des deux genres voisins.

Compte tenu de cette uniformité dans le nombre chromosomique, il s'agit alors, dans le cas de l'agrégat *D. purpurea* ainsi que dans l'ensemble du genre *Digitalis*, d'une différenciation par spéciation graduelle au sens de VALENTINE & LÖVE (1958). Les représentants de l'agrégat *D. purpurea* sont donc des schizoendémiques selon la classification de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961).

Isolement reproductif

Il existe effectivement, dans l'agrégat *D. purpurea*, une hybridation assez fréquente lorsque deux espèces croissent dans la même région ou encore dans la même station. On trouve souvent l'hybride avec les parents. Nous avons mis en évidence l'existence de ces populations intermédiaires dans la zone d'intergradation entre le *D. purpurea* et le *D. thapsi* (HINZ, 1989b), mais aussi entre le *D. purpurea* et le *D. mariana* (HINZ, 1989a). Toutefois, il semble inutile d'attribuer un binôme à ces populations d'origine introgressive.

Au sein de l'agrégat *D. purpurea*, seules deux espèces semblent avoir atteint une incompatibilité génétique suite à une diversification cytologique. Les travaux de REGNART (1935) ont révélé la stérilité des hybrides entre le *D. purpurea* et le *D. minor*. Entre ces deux espèces, la barrière d'incompatibilité semble absolue suite à un isolement ancien et plus complet.

Discussion taxonomique

Définition de l'agrégat *Digitalis purpurea* L.

Nous avons défini jusqu'à maintenant les populations étudiées comme appartenant à l'agrégat *D. purpurea*. Il s'agissait d'un postulat de départ choisi en fonction de connaissances actuelles du groupe de plantes proches du *D. purpurea* (HINZ & al., 1986a) et en accord avec la définition du terme "agrégat" d'HEYWOOD (1963).

Antérieurement, ces taxons ont déjà été regroupés sous des termes divers. Rappelons ici quelques travaux principaux.

Dans sa révision du genre *Digitalis*, IVANINA (1955) réunit les taxons proches du *D. purpurea* dans une sous-section *Eugrandiflorae* de la section *Grandiflorae* sur la base des caractères suivants:

"Corolla rubra vel lutea, magna, tubo basi dilatato, supra angustato deorsum subcurvato. Discus hypogynus vix conspicuus. Capsula viridis oblongo-ovata, obtusiuscula, dense pilosa. Folia ovata vel oblongo-lanceolata, pubescentia."

A l'intérieur de cette sous-section, les taxons sont répartis dans deux séries différentes, notamment la série des *Thapsiformes* et celle des *Purpureae*, selon la décurrence et l'amplexicaulie des feuilles.

Dans la dernière révision en date, WERNER (1964) divise le genre *Digitalis* en 5 sections. Il réunit les taxons proches du *D. purpurea* en une section *Digitalis* sur la base des critères suivants:

"Corolla purpurea vel purpureo-rosea raro alba, tubus ventralis intus maculis fusco-purpureis albocinctis vel fusco-punctulatus; folia ± rugata."

Dans le *Flora Europaea*, HEYWOOD (1972) se réfère au traitement taxonomique de WERNER (1964) et fournit la définition suivante pour la section *Digitalis*:

"Herbs. Leaves more or less rugose. Corolla purple or white, with campanulate tube."

Une définition du groupe de taxons proches du *D. purpurea* peut maintenant être donnée à la lumière de nos résultats.

Le terme "agrégat" au sens taxonomique défini par HEYWOOD (1963) est utilisé pour définir l'espèce biologique par opposition à l'espèce taxonomique. Rappelons que le concept de l'espèce biologique est basé sur le critère d'isolement reproductif (GRANT, 1960). Les quatre espèces distinguées au sein de notre groupe correspondent à la définition d'une espèce taxonomique. Au cours de nos études, nous avons mis en évidence l'existence de zones d'introgession entre deux espèces. A l'intérieur du groupe *D. purpurea*, elles sont effectivement interfécondables lors de la mise en contact des populations. Seul le *D. minor* des Baléares fait exception (REGNART, 1935). D'autre part, le terme "agrégat" reflète les étroites relations phylogénétiques entre ses composants et l'idée d'une différenciation en cours. En ce sens, le terme "agrégat" coïncide avec celui de "syngaméon" (LOTSY, 1925; MAYR, 1942). Dans un paragraphe ci-dessous, nous discuterons plus en détail du "syngaméon parental" qui se situe à l'origine de notre groupe de plantes. Le terme "agrégat" nous semble donc, a posteriori, parfaitement adapté aux taxons proches du *D. purpurea*:

L'agrégat est une unité taxonomique supraspécifique désignée par l'espèce parentale, dans notre cas le *D. purpurea*. Les ségrégats sont des espèces, notamment le *D. thapsi*, le *D. mariana* et le *D. minor*.

Quant à sa diagnose, les critères suivants définissent le mieux ce groupe de plantes:

- corolle campanulée;
- corolle blanche, jaunâtre, rose ou pourpre;
- ornementation dans la gorge de la corolle à points pourpres.

Traitement taxonomique adopté

Le traitement taxonomique de l'ensemble du groupe *D. purpurea* n'est pas aisé. On éprouve souvent des difficultés à traduire les observations biosystématiques en termes taxonomiques. Notre analyse a montré que l'ensemble du groupe étudié s'est engagé dans une différenciation morphologique et écologique sans qu'il y ait toujours eu aboutissement d'une spéciation proprement dite avec isolement reproductif. Au sein de l'agrégat *D. purpurea*, il ne semble exister que peu de barrières biologiques à la reproduction, bien que les données soient encore insuffisantes à cet égard. Notons à ce propos également que même entre espèces de sections différentes du genre *Digitalis*, il n'existe que de faibles barrières reproductives.

Dans notre révision de l'agrégat *D. purpurea*, nous avons attribué les rangs hiérarchiques selon les critères suivants:

L'espèce correspond à un groupement géographique parfaitement bien délimité avec une morphologie (un ensemble de caractères) et une écologie bien circonscrites. Entre deux espèces, il peut y avoir des populations introgressives.

La sous-espèce est une race géographique avec une ligne de démarcation ainsi qu'une morphologie bien définies. Parfois, on observe une transition morphologique d'une sous-espèce à l'autre.

La variété est employée dans le cas d'une différenciation locale avec un caractère différentiel et une ligne de démarcation très floue.

On peut se demander pourquoi, dans un groupe aussi variable que l'espèce *D. purpurea*, il n'y a pas de formation de races géographiques plus nombreuses. Théoriquement, chaque population devrait être adaptée aux conditions locales de l'environnement. Cette adaptation peut se comprendre par l'impact de la sélection naturelle sur une variation de base. Mais il convient de noter que la différenciation dépend en grande partie du mode de reproduction des plantes considérées (GRANT, 1971). Le *D. purpurea* étant allogame et anémochore, il correspond à l'hypothèse de GRANT (1971): "Dans le cas d'une reproduction, au hasard, sur une large échelle, dans une grande population, les effets de la sélection pour l'adaptation à un environnement donné tendent à être noyés par l'afflux continu de gènes provenant d'autres localités." Pour les formes particulières qui débordent toutefois, au point de vue morphologique, de la variation habituelle, nous avons adopté la terminologie en "dème" définie par GILMOUR & GREGOR (1939) et GILMOUR & HESLOP-HARRISON (1954).

Pour ces divers problèmes, nous avons finalement adopté le traitement suivant:

Digitalis aggr. *purpurea* L.

D. purpurea L.

subsp. *purpurea*

subsp. *amandiana* (Samp.) Hinz

subsp. *toletana* (Font Quer) Hinz

D. thapsi L.

D. mariana Boiss.

subsp. *mariana*

subsp. *heywoodii* (Silva & Silva) Hinz

D. minor L.

var. *minor*

var. *palaui* (Garcias & Marcos) Hinz & Rossello

Ce traitement tente de refléter au mieux nos résultats morphologiques, écologiques et chorologiques. Il a l'avantage de ne pas trop alourdir la nomenclature par une multiplication des taxons infraspécifiques, notamment en ce qui concerne le *D. purpurea* lui-même.

Clé des taxons de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. en Méditerranée occidentale

- | | | | |
|-----|---|--|---|
| 1. | Tige et feuilles pourvues de poils glanduleux uniquement, poils glanduleux stipités dépassant 0.4 mm | D. thapsi | |
| 1a. | Tige et feuilles pourvues de poils glanduleux courts (< à 0.4 mm) et de poils non-glanduleux | | 2 |
| 2. | Calice (3) 4 à 6 fois plus long que large, pétales latéraux découpés | | 3 |
| 2b. | Calice 2 à 3 fois plus long que large, pétales latéraux plus ou moins développés, jamais découpés | | 4 |
| 3. | Plante pourvue de longs poils sans glandes (> 2 mm) | D. minor var. minor | |
| 3b. | Plante dépourvue de longs poils, seuls quelques poils glanduleux sessiles (< 0.2 mm) présents | D. minor var. palau | |
| 4. | Corolle subitement rétrécie à la base, calice (en général) étalé de la corolle | | 5 |
| 4b. | Corolle graduellement rétrécie à la base, calice appliqué ou légèrement décollé de la corolle | | 6 |
| 5. | Corolle rose à purpurine, auréoles fusionnées en une large plaque blanche (exceptionnellement corolle jaunâtre sans auréoles), poils non-glanduleux de la tige < 2 mm | D. mariana subsp. mariana | |
| 5b. | Corolle blanche ou légèrement teintée de rose, pas d'auréoles, poils non-glanduleux de la tige > 2 mm | D. mariana subsp. heywoodii | |
| 6. | Feuilles caulinaires glabres, seulement quelques poils glanduleux sessiles présents (< 0.2 mm), marge des feuilles dentée | D. purpurea subsp. amandiana | |
| 6b. | Feuilles caulinaires pourvues de poils non-glanduleux, marge des feuilles crénelée | | 7 |
| 7. | Poils non-glanduleux inférieurs à 0.4 mm, corolle rose | D. purpurea subsp. toletana | |
| 7b. | Poils non-glanduleux supérieurs à 0.4 mm, corolle pourpre | D. purpurea subsp. purpurea | |

Analyse phylogénétique

Le rôle de la longévité dans l'analyse phylogénétique

Les espèces de l'agrégat *D. purpurea* peuvent être réparties en deux catégories selon leur durée de vie et la cespitosité de leur souche. La première catégorie comprend le *D. purpurea*, en particulier le *D. purpurea* subsp. *purpurea* lui-même à durée de vie bisannuelle et à faible cespitosité de la souche. A l'intérieur de cette espèce, la durée de vie peut, cependant, changer sous l'effet de causes climatiques, notamment en altitude. Dans la seconde catégorie sont regroupées les trois autres espèces (*D. thapsi*, *D. mariana* et *D. minor*) à durée de vie pérenne. Cette lignification va souvent de pair avec une division de la base de la plante. C'est chez le *D. thapsi* que l'on observe les souches les plus importantes, notamment par le nombre de hampes florales par individu (HINZ, 1989b).

Ces observations évoquent naturellement la longue controverse d'une origine ligneuse des plantes herbacées ou inversement. Dans la littérature, plusieurs arguments en faveur d'une origine ligneuse des plantes herbacées sont discutés, rassemblés par AESCHIMANN (1983).

Pour le genre *Digitalis*, WERNER (1965 et 1966) a établi des séries dérivées de types biologiques allant du plus ligneux au plus herbacé. Le *D. purpurea* est ainsi considéré comme une espèce progressive alors que les trois autres espèces de l'agrégat *D. purpurea*, endémiques de la Péninsule ibérique et des Iles Baléares, sont considérées comme originelles.

A l'opposé, de nombreux auteurs parlent en faveur d'une origine herbacée des plantes ligneuses. Parmi leurs arguments, le plus convaincant est à rechercher dans la fossilisation vivante des groupes chez lesquels la lignification est importante. L'allongement des générations ralentit leur évolution et les plonge dans ce que l'on appelle un enlèvement évolutif. Ce sont donc les représentants ligneux qui conservent les caractères primitifs d'un groupe, en s'écartant du courant évolutif. Nous rejoignons ces idées d'une origine herbacée des plantes ligneuses (ARBER, 1928 d'après AESCHIMANN, 1983).

A l'intérieur de l'agrégat *D. purpurea*, nous considérons ainsi les caractères d'une durée de vie courte, bisannuelle ou pérenne à vie courte, et une souche faiblement développée comme non spécialisés. Nous les opposons aux caractères dérivés comme la durée de vie pérenne et la souche fortement développée et ligneuse. Le degré de lignification d'une plante est la conséquence du choix d'attribution de ses ressources. Le *D. purpurea* subsp. *purpurea* est, du moins pour ce qui est de sa forme biologique, le moins spécialisé, une plante herbacée, bisannuelle ou, dans des conditions difficiles, pérenne à vie courte. Peu de ressources sont attribuées à la constitution de la tige, la croissance est assez rapide et la maturité sexuelle relativement précoce.

Les autres taxons correspondent à des spécialisations, par exemple un développement plus ou moins important de la souche ligneuse et de la durée de vie.

Dans l'analyse phylogénétique de notre groupe d'étude, nous nous rangeons alors à l'avis de BOCQUET (1968) sur la section *Physolychnis* du genre *Silene*. Soulignons également les conclusions de JACQUEMOUD (1988) sur le genre *Sterigmostemum* qui considère une durée de vie annuelle ou bisannuelle comme originelle ou primitive par rapport à une longévité pérenne.

Le rôle de l'indument dans l'analyse phylogénétique

Il faut revenir sur la signification taxonomique et évolutive de la pilosité, soulignée dans la partie systématique de chaque espèce (HINZ, 1987; 1989a; 1989b et 1990).

Rappelons les types de poils représentés dans l'agrégat *D. purpurea*:

- glandes sessiles;
- glandes pluricellulaires stipitées;
- poils simples de longueur variable.

Nous avons montré que la pilosité se modifie profondément d'un taxon à l'autre. En fait, à partir de l'indument type du *D. purpurea* subsp. *purpurea* avec la présence simultanée des glandes sessiles et des poils simples de longueur moyenne, plusieurs tendances ressortent (fig. 1):

- allongement de poils simples;
- raccourcissement de poils simples;
- éclaircissement de poils simples jusqu'à la glabrescence;
- glandulosité.

Nous observons donc une augmentation de la densité et/ou de la longueur de poils simples dans les taxons chasmophytiques. Le *D. mariana*, notamment le subsp. *heywoodii*, et le *D. minor* var. *minor* en sont des cas extrêmes.

Par ailleurs, nous observons la tendance inverse, c'est à dire le raccourcissement, en particulier chez le *D. purpurea* subsp. *toletana*, ou l'éclaircissement de la pubescence. Quant au *D. purpurea* subsp. *amandiana* et au *D. minor* var. *palaui*, ils montrent une disparition totale de la pilosité des hampes et des feuilles. Seules les glandes sessiles persistent.

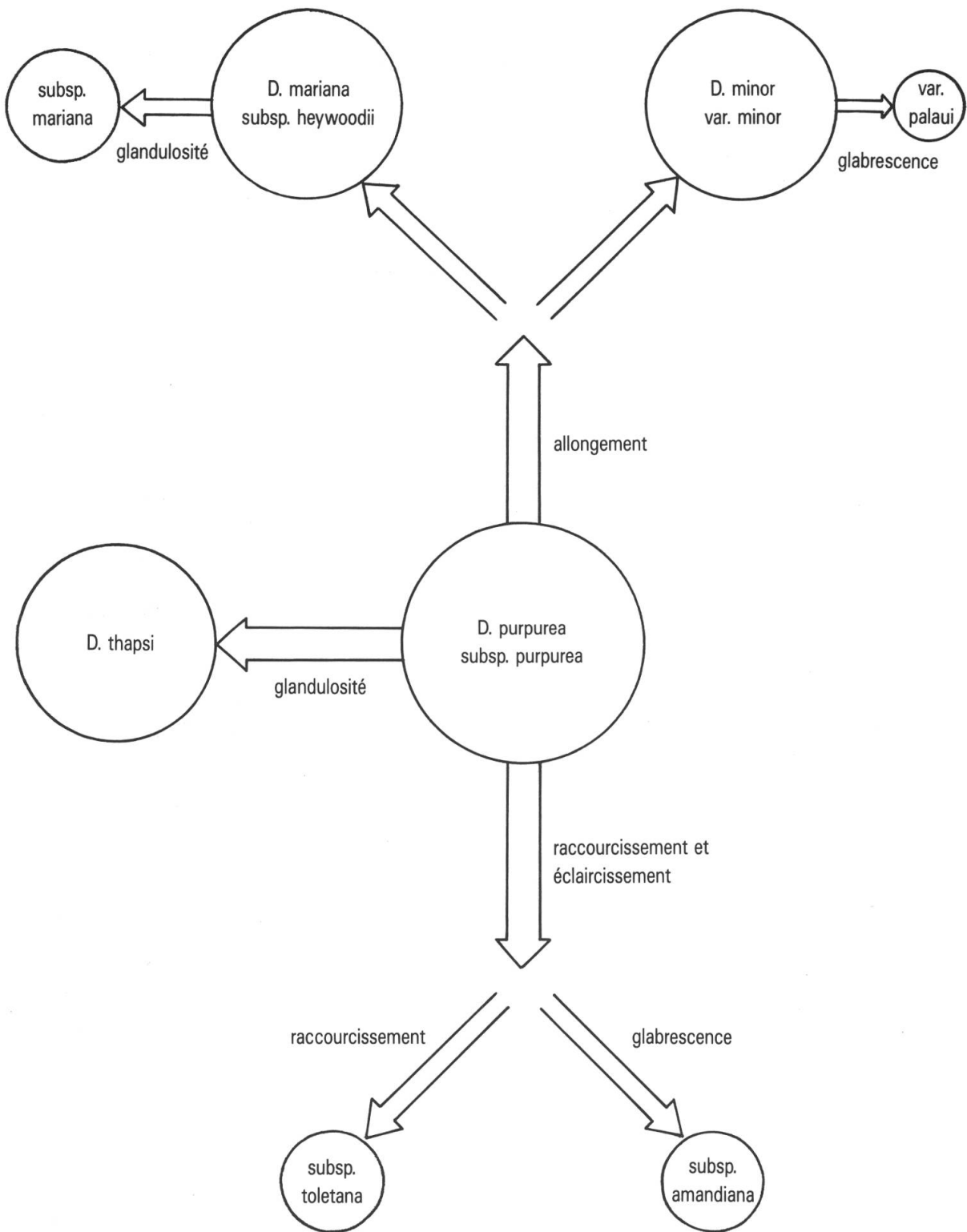


Fig. 1. — Evolution de l'indument dans l'agrégat *D. purpurea*.

La présence unique des glandes sessiles et de glandes pluricellulaires stipitées de longueur supérieure à 0,4 mm est un caractère auquel ne répond qu'un taxon à l'intérieur de l'agrégat *D. purpurea*, le *D. thapsi*.

Nous avons exprimé les différentes tendances de l'indument indépendamment les unes des autres. Dans la réalité, nous observons fréquemment une combinaison des tendances. Le *D. mariana* subsp. *mariana* montre à la fois des poils simples longs au niveau des feuilles et des glandes stipitées au niveau de l'inflorescence. Le même phénomène s'observe parfois chez le *D. purpurea* subsp. *purpurea* dans la Sierra Nevada.

Le rôle de la corolle dans l'analyse phylogénétique

Les plus grandes modifications apparaissent au niveau de la corolle. A partir du *D. purpurea* subsp. *purpurea*, plusieurs tendances ressortent (fig. 2):

- pilosité du tube;
- élargissement ou rétrécissement du tube;
- rétrécissement subit à la base de la corolle, corrélé avec un étalement du calice;
- découpeure des pétales latéraux;
- diminution de la taille des points dans la gorge;
- fusion complète des auréoles;
- éclaircissement de la couleur de la corolle.

La forme et les dimensions de la corolle, plus précisément du tube de la corolle, sont sujettes à de fortes variations qui peuvent entraîner une modification de la forme générale. A partir de la corolle type de taille modeste du *D. purpurea*, nous observons un élargissement chez le *D. mariana* et le *D. minor*, ce dernier représentant un cas extrême. A cette tendance évolutive s'ajoute une modification de la forme de la corolle. Chez le *D. mariana*, on observe une corolle subitement rétrécie à la base alors que chez le *D. minor* l'évolution va vers une découpeure des pétales latéraux.

D'autre part, le tube de la corolle peut également subir un rétrécissement, notamment chez le *D. thapsi*.

Comme pour l'évolution de l'indument, les différentes tendances n'apparaissent pas indépendamment, mais sont étroitement entrelacées. La différenciation de la corolle dans les divers taxons de l'agrégat *D. purpurea* est illustrée à la figure 3.

Les types morphologiques en relation avec les milieux occupés

De façon générale, les diverses modifications adaptatives que nous observons à l'intérieur de l'agrégat *D. purpurea* correspondent à une adaptation à divers types de milieux. Quatre milieux très différents ont été occupés et ont façonné un type morphologique particulier (fig.4):

- milieu semi-ouvert dans la forêt ou milieu ouvert à la lisière: plantes bisannuelles, élevées avec peu de hampes mais de nombreuses fleurs par hampe (*D. purpurea*);
- milieu ouvert de rocailles siliceuses: plantes pérennes, peu élevées avec de nombreuses hampes florales par individu, à forte glandulosité (*D. thapsi*);
- milieu ouvert de rochers siliceux: plantes pérennes, moyennement élevées, plusieurs hampes florales par individu, à forte pilosité (*D. mariana*);
- milieu ouvert de rochers et falaises calcaires: plantes pérennes, peu élevées, souvent à tige contractée ou avec de nombreuses hampes florales par individu, à forte pilosité (*D. minor*).

D'autre part, la fréquence et la localisation de chacun de ces habitats ont déterminé une évolution et un type chorologique très différents.

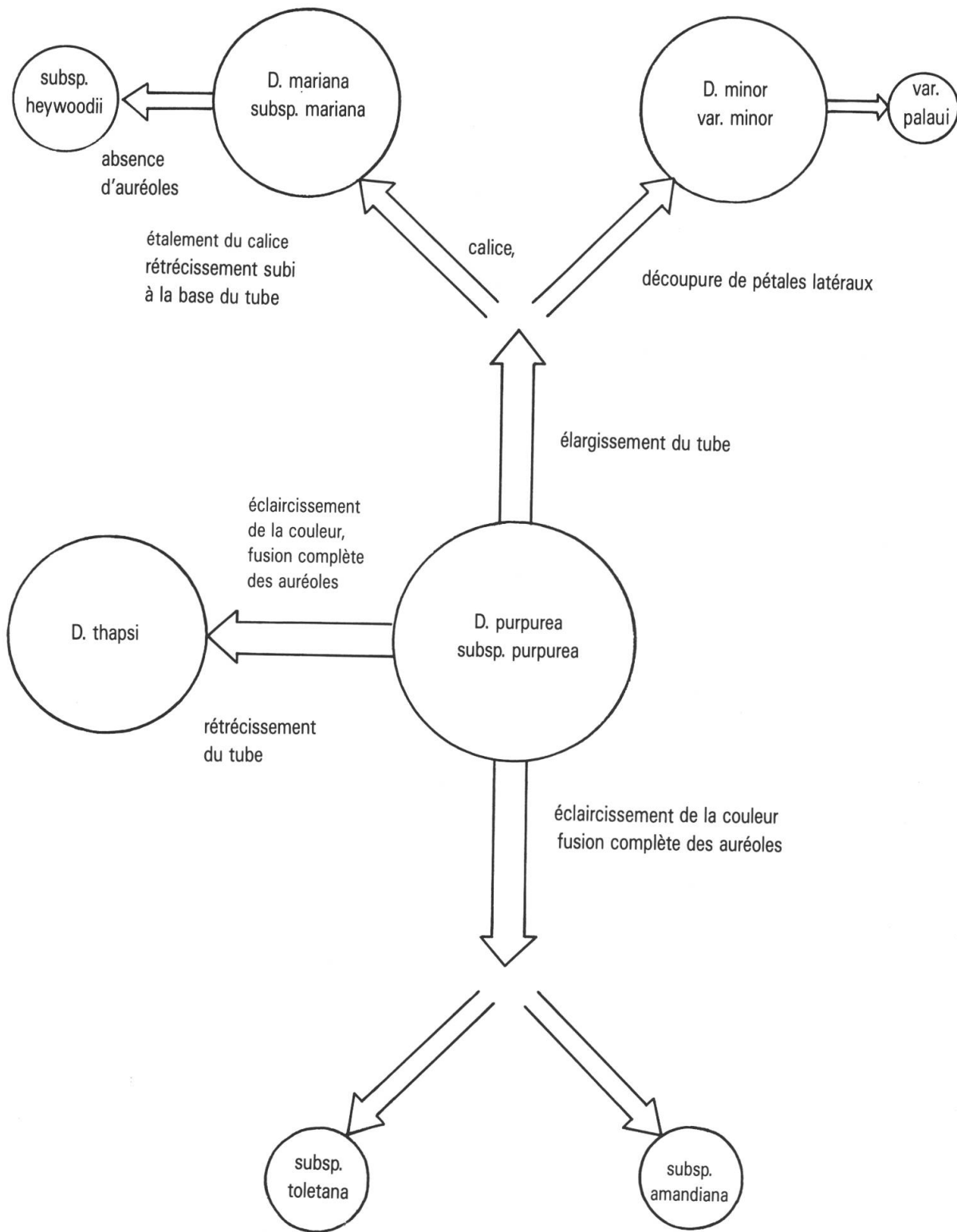


Fig. 2. — Evolution de la corolle dans l'agrégat *D. purpurea*.

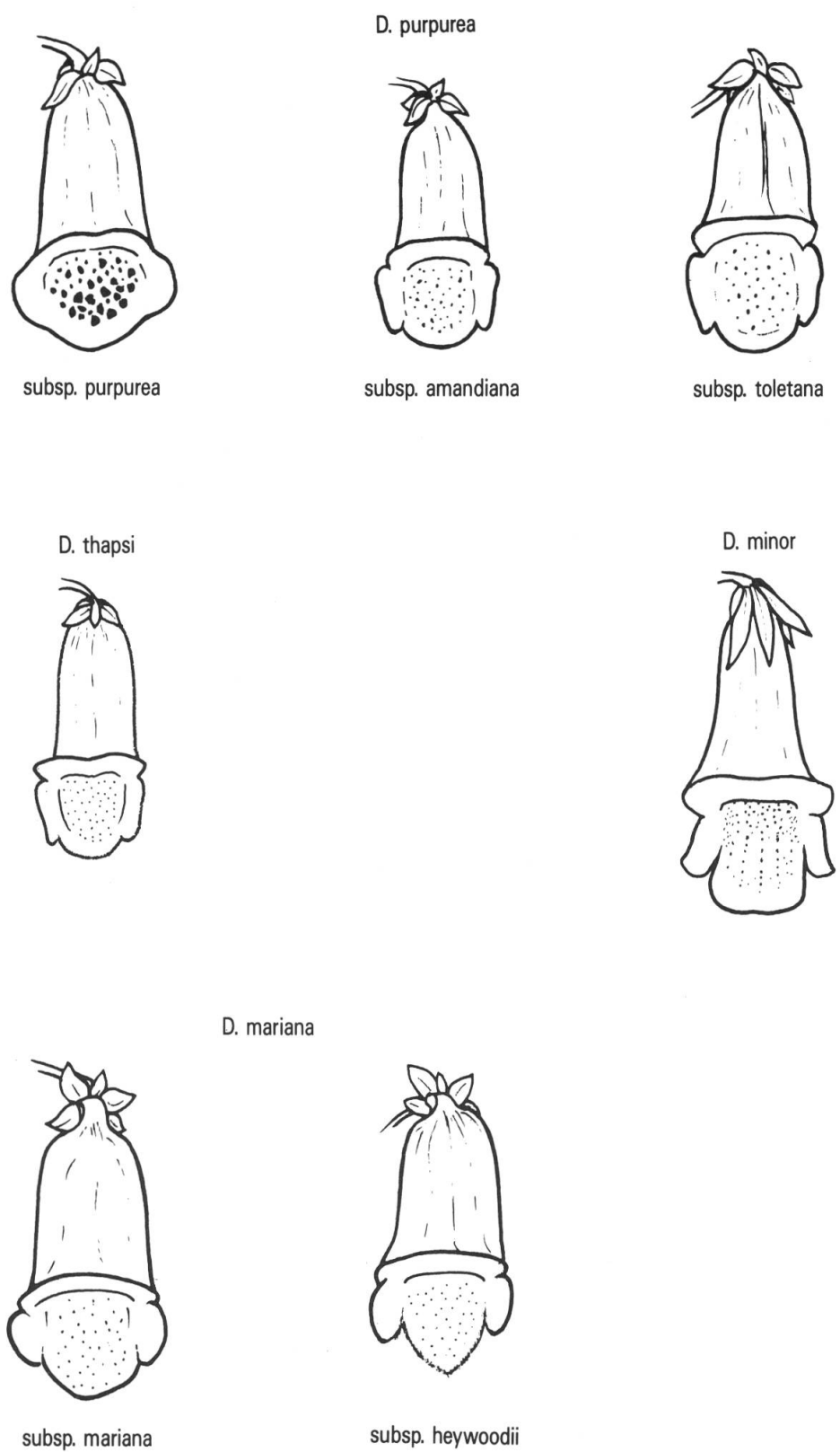


Fig. 3. — Différenciation de la corolle dans l'agrégat *D. purpurea*.

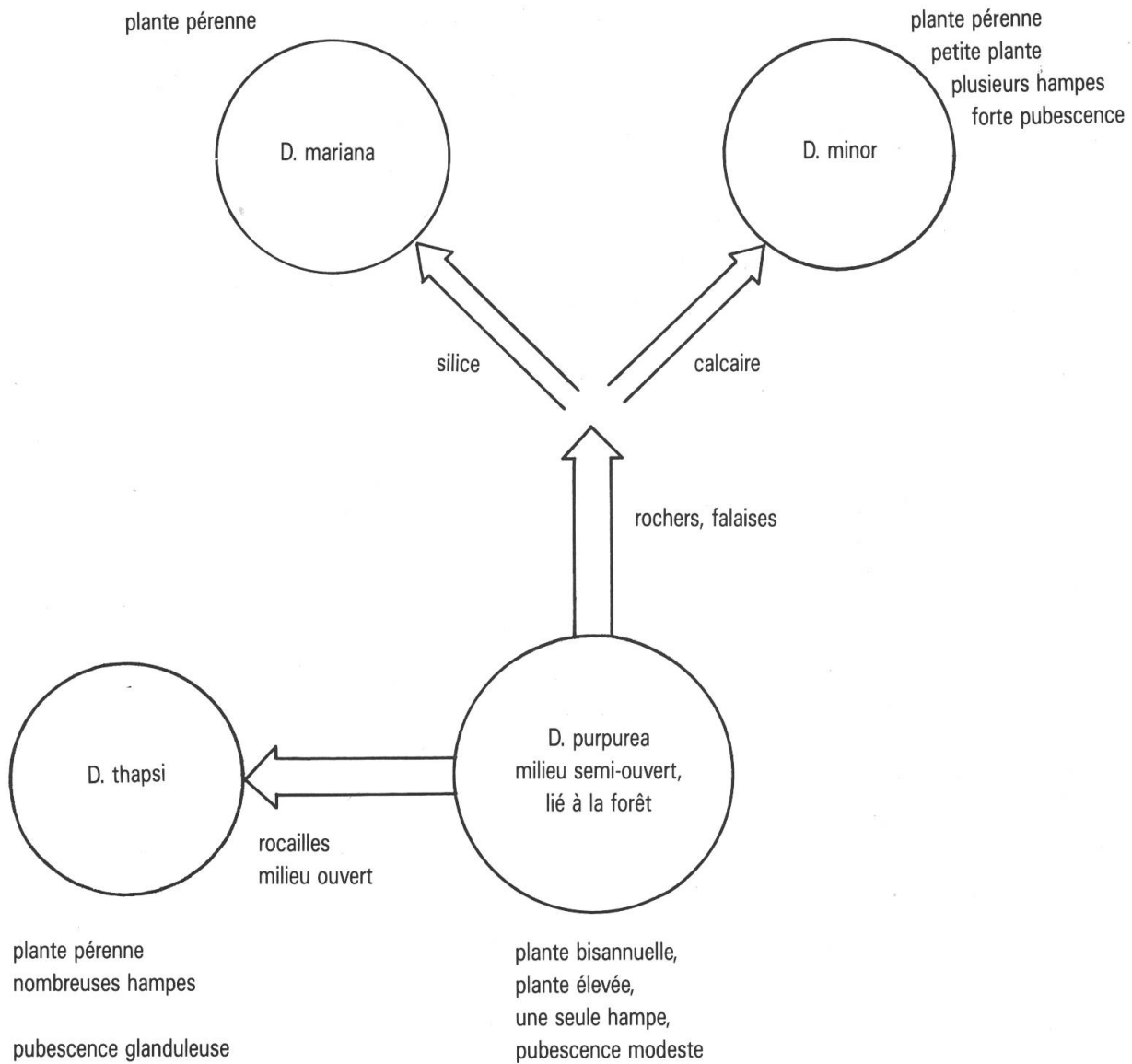


Fig. 4. — Les types morphologiques de l'agrégat *D. purpurea* en relation avec les milieux occupés.

Compartimentation géographique du domaine

Nous venons d'aborder la morphologie et l'écologie des taxons retenus. Regardons maintenant la compartimentation géographique du domaine étudié. C'est un argument fondamental pour étayer plus profondément notre essai d'interprétation évolutionnaire. Rappelons d'abord les relations chorologiques des taxons distingués.

Les rapports chorologiques entre les espèces

A la diversification écologique et aux convergences morphologiques s'ajoutent les faits chorologiques: allopatrie et sympatrie partielle ou juxtaposition des territoires. Du nord au sud, nous observons quatre domaines parallèles (fig. 5):

- au pourtour nord de la Méditerranée occidentale, le *D. purpurea* occupe une position majeure, assurant la continuité chorologique avec le *D. thapsi* et le *D. mariana*;
- le *D. thapsi*, endémique du Sistema central et de ses contreforts, se répand d'est en ouest le long de la chaîne de montagne qui sépare les parties de la Meseta;
- le *D. mariana*, endémique de la Sierra Morena et de ses contreforts, trouve son aire de répartition également le long d'un gradient est-ouest;
- le *D. minor*, endémique des Baléares, plus précisément des Gymnésies, est complètement isolé des autres composants de l'agrégat *D. purpurea*.

L'arrière-plan paléogéographique du domaine

La variation géographique que l'on observe aujourd'hui est la résultante des différences de pression de sélection, non seulement présentes mais aussi passées, et des interruptions plus ou moins prolongées du flux de gènes entre les populations. Les facteurs historiques sont donc très importants pour la compréhension de l'évolution du groupe concerné. Malheureusement, la connaissance de ces facteurs repose souvent sur des hypothèses qu'il est difficile de vérifier. Retraçons, toutefois, les principales étapes paléohistoriques dans le domaine ouest-méditerranéen.

La Méditerranée occidentale telle qu'elle se présente aujourd'hui comprend deux parties principales.

La première partie consiste en un segment de la cordillère hercynienne européenne, formée au Dévonien (—398 à —345 millions d'années) suite aux rapprochements des plaques continentales (ALVARADO, 1980; SCHMIDT, 1978). Les massifs d'origine hercynienne les plus importants dans notre domaine d'étude sont la chaîne d'Asturie au nord de la Péninsule ibérique, le Sistema Central, les Montes de Toledo et la Sierra Morena, mais aussi le Massif Central en France et le bloc cyrnosarde (ALVARADO, 1980; LAUTENSACH, 1964).

La deuxième partie appartient au système alpin. Provoquées par les mouvements de la plaque africaine par rapport à celle d'Eurasie, les chaînes alpines se sont progressivement élevées depuis 180 millions d'années. Dans le domaine ouest-méditerranéen, la chaîne pyrénéo-cantabrique et la chaîne bétique avec les Iles Baléares et son prolongement au-delà du détroit de Gibraltar dans le Rif marocain se sont formées pendant cette orogénèse alpine.

L'assèchement de la Méditerranée vers la fin du Miocène, il y a 5.5 millions d'années, constitue des liens terrestres entre les îles méditerranéennes et les continents et permet l'établissement des contacts floristiques par de nouvelles voies de migration (HSÜ, 1971; BOCQUET & al., 1978; BOCQUET, 1980). Suite à un abaissement général de température dès le Burdigalien jusqu'au Miocène supérieur, BOCQUET & al. (1978) postulent également un abaissement des étages de végétation.

Pendant le Pléistocène, il y a 2 millions d'années, des périodes froides alternent avec des périodes de réchauffement. Le refroidissement du climat provoque un changement de la végétation dans toute l'Europe accompagné de migrations sur de longues distances. C'est ainsi que les éléments boréoarctiques sont arrivés jusqu'aux Pyrénées, aux chaînes ibériques, à la Sierra Nevada et aussi aux chaînes montagneuses du Maghreb (BRAUN-BLANQUET, 1945). Lors d'une période de réchauffement, les végétaux en profitent pour émigrer à nouveau vers le nord. Suite aux migrations du nord vers le sud pendant les glaciations et aux mouvements de recolonisation vers le nord durant les périodes interglaciaires, la flore du domaine ouest-méditerranéen subit des changements



Fig. 5. — Rapports chorologiques entre les quatre espèces de l'agrégat *D. purpurea* en Méditerranée occidentale.

considérables et des brassages génétiques importants. Liées aux glaciations, des régressions du niveau de la mer offrent à nouveau des jonctions terrestres et permettent ainsi des échanges floristiques entre des régions séparées lors d'une transgression interglaciaire.

Le bloc cyrno-sarde. — Les deux îles, la Corse et la Sardaigne, sont considérées comme un bloc unique d'origine hercynienne (WESTPHAL & al., 1976). A l'époque du Trias (—230 à —195 millions d'années), ce micro-continent corso-sarde est adjacent à la côte provençale, languedocienne et du nord-est de la Catalogne. Selon ALVAREZ (1973), ce bloc comprend aussi la partie nord-est de Minorque. La rotation du bloc se situe au cours de l'Oligocène ou du Miocène (WESTPHAL & al., 1976), et au Miocène supérieur, lorsqu'intervient l'assèchement de la Méditerranée, le continent corso-sarde est isolé de toute liaison terrestre. Au Messinien, une communication directe s'établit entre la Toscane et l'île. Pour le Quaternaire, une seule liaison par des ponts lagunaires entre la Ligurie et la Corse est proposée par CONTANDRIOPOULOS (1981). La grande transgression postglaciaire sépare définitivement la Corse et la Sardaigne (CONTANDRIOPOULOS, 1962).

Les Iles Baléares. — Les Baléares font partie du système des chaînes alpines, notamment de la cordillère bétique. C'est au cours de l'Oligocène que Minorque dérive du bloc cyrno-sarde et effectue une translation vers l'est. Entre l'Oligocène et le Miocène supérieur, les Baléares forment un seul bloc, mais elles sont séparées du continent (ALVARADO, 1980). Avec la grande transgression du Burdigalien (—22 à —17 millions d'années), les Iles Baléares se partagent en deux, les Gymnésies et les Pithyses (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984). L'assèchement au Messinien établit des ponts terrestres entre les îles elles-mêmes et le continent ibérique. En revanche, il n'existe pas de connexion messinienne entre le bloc cyrno-sarde et les Baléares (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984). La grande transgression du Pliocène sépare à nouveau les Iles Baléares du continent; la séparation des Baléares orientales des Baléares occidentales date du Pléistocène alors que celle de Majorque de Minorque est encore plus récente, il y a seulement 10 000 ans (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

Le détroit de Gibraltar. — Au début du Pliocène, l'arc de Gibraltar se brise et s'ouvre au niveau du détroit actuel (CITA, 1980). Selon RÖGL & STEININGER (1983), l'écroulement du diaphragme au Pliocène se fait au niveau du sabord sud-rifain. Le rattachement du Rif au continent africain est donc dans tout les cas post-messinien. Cependant, le problème d'un lien terrestre entre la Péninsule ibérique et le Maroc durant le Pléistocène ne semble pas encore résolu. Selon LAUTENSACH (1964), l'abaissement maximal du niveau de la mer se chiffre entre 100 et 150 m au Würmien. Ceci aurait fortement restreint le détroit mais pas suffisamment pour le fermer.

Proposition d'un schéma phylogénétique de l'agrégat D. purpurea

Les considérations sur la morphologie, l'écologie et la chorologie qui précèdent nous amènent à proposer, comme hypothèse de travail, le schéma phylogénétique donné à la figure 6.

Tendances évolutives

La combinaison des caractères morphologiques et l'estimation de leur nature "originelle (primitive)" ou "dérivée" permettent de discerner les tendances évolutives suivantes:

- durée bisannuelle — pérenne;
- grande taille — petite taille;
- indument simple — indument spécialisé (poils simples très longs, glandes stipitées);
- corolle graduellement rétrécie — corolle subitement rétrécie;
- pétales non-développés — pétales découpés;
- plante rudérale — chasmophyte.

Cette chronologie, d'une valeur toute relative, doit être considérée avec une grande prudence.

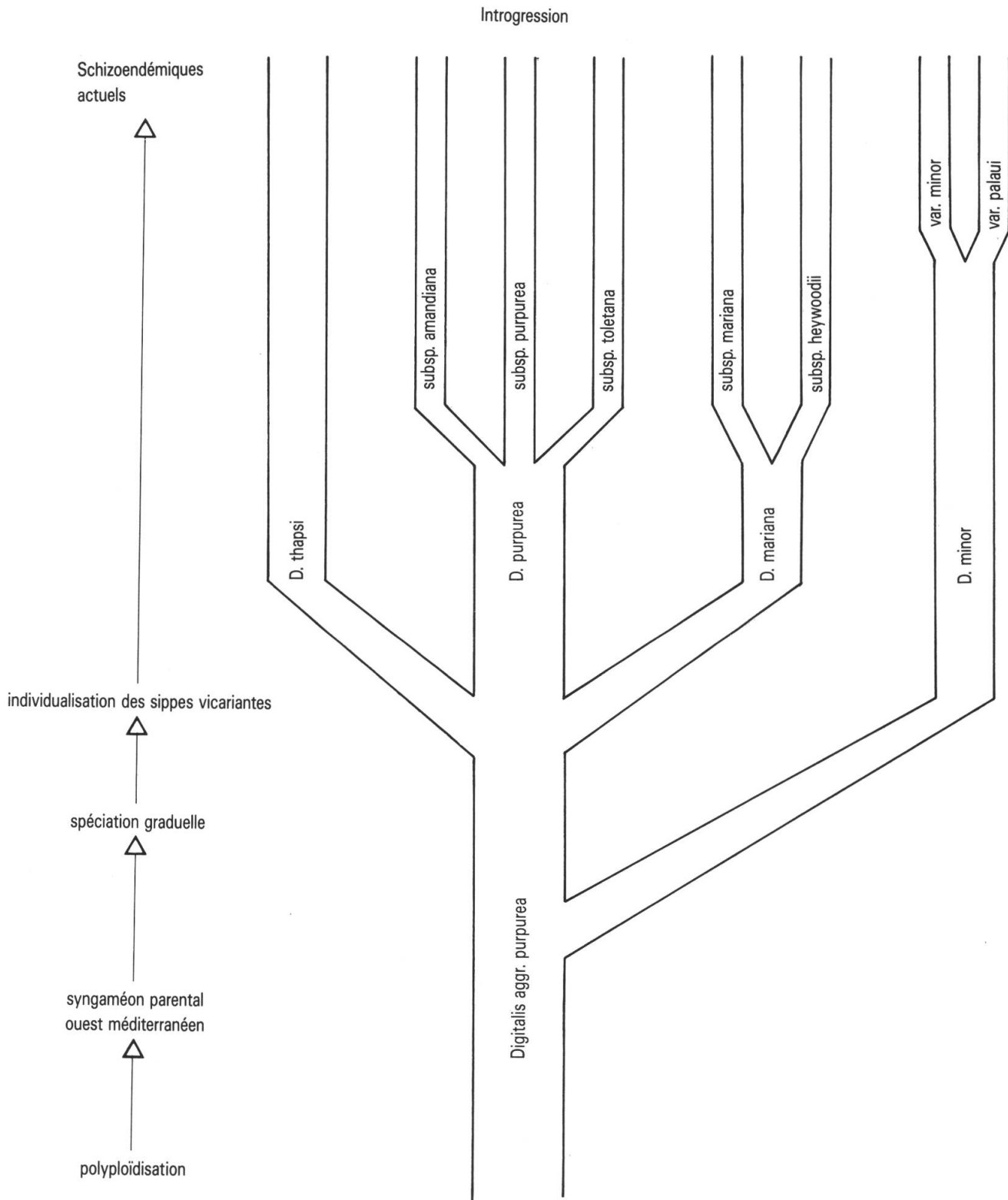


Fig. 6. — Essai de phylogénie de l'agrégat *D. purpurea*.

L'origine des populations de l'agrégat D. purpurea

Le *D. purpurea* étant une espèce subatlantique (DUPONT, 1962), on peut supposer son origine dans le sud-ouest de la France et le nord de l'Espagne. Soulignons avec RIVAS-MARTINEZ (1973) que, dans les provinces chorologiques orocantabrique et pyrénéenne, on rencontre un cortège floristique oroméditerranéen autochtone qui constitue une partie importante de la flore atlantique des montagnes ibériques.

L'allopatrie, soit géographique, soit écologique, leur faible degré de différenciation morphologique, la valeur fortement adaptative des caractères distinctifs, l'écologie comparable, mais avec des tonalités différentes pour chaque taxon, démontrent qu'il s'agit, à l'origine de l'agrégat *D. purpurea*, d'un seul comparium qui s'est différencié par la suite. La notion de l'agrégat exprime déjà le monophylétisme et la vicariance de nos espèces.

Nous situons ce syngaméon parental de l'agrégat *D. purpurea* au Tertiaire, en particulier entre l'Oligocène et le Messinien, période pendant laquelle les aires occupées aujourd'hui par notre groupe forment un continuum.

Cette protoespèce est largement répandue sur la Péninsule ibérique et les régions adjacentes.

L'isolement des populations

Les grandes changements climatiques qui ont suivi le Messinien ont, cependant, fragmenté progressivement cette aire. Dans chaque aire ainsi isolée, la différenciation s'est poursuivie indépendamment.

L'isolement insulaire. — Le cas des Iles Baléares pose un problème particulier: nous avons montré que le *D. minor*, endémique des Iles Baléares orientales, représente, à l'intérieur de l'agrégat *D. purpurea*, le taxon le mieux séparé. Du point de vue géographique, il n'existe pas de zone de contact et l'isolement reproductif, vérifié en culture (REGNART, 1935), est plus développé que chez les autres représentants de l'agrégat. La séparation du *D. purpurea* et du *D. minor* semble donc plus complète et ainsi éventuellement plus ancienne.

Notons à ce propos que la migration et l'évolution, qui se sont faites à partir des populations du domaine continental vers les Baléares, ont pu avoir lieu par deux voies:

- la voie provenço-cyrno-sarde et
- la voie bétique.

Selon la dernière hypothèse, le passage floristique du continent ibérique aux Iles Baléares a été possible à la faveur de la crise messinienne au Miocène, lorsque les quatre îles d'aujourd'hui ont été réunies entre elles et ont été liées à la Péninsule ibérique. Selon CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984), les liens floristiques, expliquant cette voie de migration, existent notamment entre la Péninsule ibérique et les Iles Pithyses. Ces plantes n'ont cependant que rarement atteint les Iles Gymnésies.

Compte tenu des connaissances paléogéographiques actuelles, la voie provenço-cyrno-sarde explique mieux, à notre avis, la situation morphologique et chorologique actuelle de l'agrégat *D. purpurea*. La voie de migration la plus plausible date donc de l'Oligocène et passe du continent au bloc cyrno-sarde et à Minorque et ainsi à Majorque. L'étude de l'endémisme des îles ouest-méditerranéennes a montré des liens floristiques importants, notamment entre le bloc cyrno-sarde et les Iles Baléares orientales (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984). Le *D. minor* s'insère donc dans ce groupe d'endémiques à affinité cyrno-sarde.

L'isolement montagnard. — Un isolement géographique dû à un changement du climat évoque donc la séparation des populations dans les diverses chaînes de montagnes après la crise messinienne et incite leur différenciation, en particulier celle du *D. thapsi* dans le Sistema Central et celle du *D. mariana* dans la Sierra Morena. Sur la base des études du genre *Saxifraga*, RIVAS MARTINEZ (1973) propose un schéma des voies de migration des taxons atlantiques du nord au sud dans la Péninsule ibérique vers la côte atlantique. Son modèle correspond à celui proposé par BOCQUET & al. (1978) pour les voies de migration des orophytes ouest-méditerranéens au cours de la crise messinienne, selon lequel les populations s'étendent d'ouest en est dans les diverses chaînes de

montagnes. Aujourd'hui, la différenciation semble la plus complète à l'extrémité orientale des chaînes montagneuses isolées sur la meseta. L'analyse de zones de contact entre les espèces distinguées, situées de préférence au pôle occidental des chaînes de montagnes, montre que, du point de vue évolutif, les situations intermédiaires doivent être interprétées comme une phase de contact secondaire d'hybridation ou d'introgession dont nous discuterons dans un paragraphe suivant.

Les limites actuelles des espèces coïncident avec ces barrières géographiques d'isolement établies après la crise messinienne. Il nous semble donc évident que, dans le cas de l'agrégat *D. purpurea*, l'isolement est suivi de ou a provoqué la différenciation. La différenciation n'avait pas précédé l'isolement comme GREUTER (1971) l'indique en Crète mais, bien au contraire, elle est la conséquence de l'isolement. Dans ce sens, la différenciation de l'agrégat *D. purpurea* sur la Péninsule ibérique et les Iles Baléares est directement comparable avec celle du complexe du *Nigella arvensis* dans le domaine égéen (STRID, 1970): un syngaméon parental, réparti au Miocène sur tout le territoire égéen, a été fragmenté en plusieurs espèces par l'isolement des îles égéennes depuis le Pliocène. Les limites actuelles de répartition des espèces coïncident avec les barrières d'isolement. Cet exemple ainsi que celui du groupe *D. purpurea* révèlent directement les causes historiques à l'origine de l'endémisme, soit de l'isolement insulaire, soit de l'isolement montagnarde.

L'influence des glaciations

Nous considérons donc l'origine et la différenciation de l'agrégat *D. purpurea* comme antérieures à l'époque Pleistocène. Nous désirons, toutefois, nuancer notre analyse.

Nous supposons que le *D. purpurea* lui-même occupe pendant le Tertiaire une aire répandue entre la côte atlantique et l'Europe centrale. Il semble improbable que la digitale pourpre ait persisté dans les steppes froides entre les glaciers arrivant du nord et les glaciers alpins. Espèce liée à la forêt, elle se retire plutôt vers le sud, notamment en Péninsule ibérique. Soulignons à ce propos que les Pyrénées comme chaîne de montagnes siliceuse n'opposent pas de barrière à la migration de la digitale pourpre. Nous situons le flux des gènes le long de la côte de la Péninsule ibérique où le climat semble plus favorable pour une plante adaptée à la forêt. Ce brassage génétique pendant les périodes glaciaires avec un retrait des populations vers le sud et une nouvelle migration vers le nord pendant les stades interglaciaux provoque une homogénéisation des populations.

On peut soupçonner que la digitale pourpre atteint pendant les glaciations ses localisations les plus méridionales, en particulier les montagnes marocaines mais aussi le bloc corso-sarde. Rappelons que les deux îles, encore réunies entre elles, sont selon CONTANDRIOPOULOS (1981) reliées au continent par un pont lagunaire.

D'autre part, il semble évident que l'expansion et la migration du *D. purpurea* subsp. *purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale datent de la période postglaciaire (WERNER, 1965), fait qui explique l'homogénéité du taxon dans ce domaine et l'absence d'autres taxons différenciés.

Conclusion

La nature même de l'agrégat *D. purpurea*, mais aussi celle du domaine étudié, ainsi qu'un certain nombre de circonstances paléogéographiques, permettent d'expliquer le polymorphisme et la différenciation actuels du groupe.

Nous avons montré, comme hypothèse de travail, un modèle particulièrement typé de spéciation montagnarde et insulaire. Il est mis en évidence que la différenciation du syngaméon parental, largement répandu dans le domaine ouest-méditerranéen pendant le Tertiaire, se fait par la suite d'un isolement ancien. Les aires actuelles des taxons sont en rapport étroit avec les anciennes barrières d'isolement.

Mais il ne s'agissait pas uniquement d'expliquer, il fallait aussi proposer une solution taxonomique cohérente. Nous avons délibérément tenu à présenter une classification simple, utilisable dans les flores mais qui conserve toutefois un caractère naturel. Nous avons alors évité une classification trop complexe, notamment en ce qui concerne le *D. purpurea* lui-même, qui tenterait de prendre en compte l'ensemble de la variabilité adaptative.

Si nous nous attachions par la suite aux taxons de la Méditerranée orientale, il est probable que nous pourrions compléter cette analyse, avec certainement des convergences, différentes associations de caractères et peut-être d'autres tendances morphologiques. Une étude chimiotaxono-

mique sous forme d'analyse comparative des glucosides cardiotoniques au niveau des espèces de l'agrégat *D. purpurea* mais aussi au niveau de l'ensemble du genre *Digitalis* L. promet également de nouvelles considérations évolutives et taxonomiques.

REMERCIEMENTS

A l'issue de cette recherche qui tient lieu de thèse de doctorat, nous aimerions exprimer ici notre gratitude au Prof. G. Bocquet †, au Prof. V. H. Heywood, au D^r J.-M. Mascherpa et au Prof. R. Spichiger. Ils nous ont permis par leur appui, leurs critiques ainsi que par les moyens mis à disposition, de mener à bien cette recherche. Nous voudrions également exprimer notre reconnaissance au D^r D. Aeschmann qui a constamment suivi nos travaux et corrigé nos manuscrits.

Tous nos remerciements vont aussi au Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (projets n° 3.571-0.83 et n° 3.519-0.86), à la Ville de Genève et à la Société académique de l'Université de Genève (subsides de voyages) pour leur généreux appui.

Nous remercions également M^{mes} S. Van Hove et D. Wüst-Calame de leur collaboration pour la réalisation des dessins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AESCHMANN, D. (1983). Le *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae), évolution vers une mauvaise herbe. *Candollea* 38: 575-617.
- ALVARADO, M. (1980). *Géologie des pays européens: Espagne*, p. 1-54. 26e Congrès Géologique Intern., C.N.F.G.
- ALVAREZ, V. (1973). The Application of Plate Tectonics to the Mediterranean Region. In: TARLING, D. H. & S. K. RUN-CORN (éds.), *Implication of Continental Drift to the Mediterranean Sciences*. Vol. 2: p. 893-908. Academic Press, London, New York.
- BOCQUET, G. (1968). De evolutione annotamenta aliqua Silenis et imprimis earum sectione Physolychnide inducta. *Arch. Sci.* 21: 239-262.
- BOCQUET, G. (1980). La différenciation des taxons méditerranéens et la crise de salinité du Miocène. *Naturalia Monspel.* N° hors série (Colloque de la Fondation L. Emberger), 22 pp.
- BOCQUET, G., B. WIDLER & H. KIEFER (1978). The Messinian Model. — A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1945). Das boreoarktische Florenelement in den südwesteuropäisch-nordafrikanischen Hochgebirgen. *Commun. Stat. Int. Géobot. Médit. Montpellier* 89: 95-110.
- CITA, M. B. (1980). Quand la Méditerranée était asséchée. *La Recherche* 107: 26-35.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1962). Recherche sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. *Ann. Fac. Sci. Marseille* 32: 1-354.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1981). Endémisme et origine de la flore de la Corse: Mise au point des connaissances actuelles. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 20: 187-230.
- CONTANDRIOPOULOS, J. & M. A. CARDONA (1984). Caractère original de la flore endémique des Baléares. *Bot. Helv.* 94: 101-132.
- DUPONT, P. (1962). La flore atlantique européenne, introduction à l'étude du secteur ibéro-atlantique. *Doc. Cart. Prod. Végét. Sér. Eur.-atl. Gen.* 1: 1-414.
- FAVARGER, C. (1975). Cytotaxonomie et histoire de la flore orophile des Alpes et de quelques autres massifs montagneux d'Europe. *Lejeunia (N.S.)* 77: 1-44.
- FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1961). Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- GILMOUR, J. S. L. & J. W. GREGOR (1939). Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144: 333-334.
- GILMOUR, J. S. L. & J. HESLOP-HARRISON (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27: 147-161.
- GRANT, V. (1971). *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York & London, 435 pp.
- GRANT, W. F. (1960). The categories of classical and experimental taxonomy and species concept. *Rev. Canad. Biol.* 19: 241-262.
- GREUTER, W. (1971). Betrachtungen zur Pflanzengeographie der Südägäis. *Opera Bot.* 30: 49-64.
- HAASE-BESSELL, G. (1932). *Digitalis*-Studien 4. *Beih. Bot. Centralbl. (Erg. Bd.)* 49: 129-155.
- HEYWOOD, V. H. (1963). The "species aggregate" in theory and practice. *Regnum Veg.* 27: 26-37.
- HEYWOOD, V. H. (1972). *Digitalis* L. In: TUTIN, T. G. & al. (éds.), *Flora europaea*. Vol. 3: 239-241. University Press, Cambridge.
- HINZ, P.-A. (1987). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VIII. *Digitalis minor* L. — endémique des Baléares. *Candollea* 42: 693-716.
- HINZ, P.-A. (1988a). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VI. Variabilité comparée de part et d'autre du 44° parallèle. *Candollea* 43: 223-247.
- HINZ, P.-A. (1988b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VII. Mise en évidence de groupements naturels. *Candollea* 43: 587-640.

- HINZ, P.-A. (1989a). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. IX. *Digitalis mariana* Boiss. — endémique de la Sierra Morena et de ses contreforts. *Candollea* 44: 147-174.
- HINZ, P.-A. (1989b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. X. *Digitalis thapsi* L. — endémique de la Péninsule ibérique. *Candollea* 44: 681-714.
- HINZ, P.-A. (1990). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. XI. *Digitalis purpurea* L. *Candollea* 45: 125-180.
- HINZ, P.-A., G. BOCQUET & J.-M. MASCHERPA (1986a). 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 (1986b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. II. Méthodologie. *Candollea* 41: 339-368.
- HSÜ, K. J. (1971). Origin of the Alps and Western Mediterranean. *Nature* 233: 44-48.
- IVANINA, L.I. (1955). Die Gattung *Digitalis* L. und ihre praktische Anwendung. *Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR, Ser. I Fl. Sist. Vyss. Rast.* 11: 198-308.
- JACQUEMOUD, F. (1988). Monographie du genre *Sterigmostemum* M. Bieb. (Cruciferae-Hesperidae). *Boissiera* 40: 1-161.
- LARSEN, K. (1962). Contribution to the cytology of the endemic Canarian element. *Bot. Not.* 115: 196-202.
- LAUTENSACH, H. (1964). *Die Iberische Halbinsel*. Keiserscher Verlag, München, 700 pp.
- LINNERT, G. (1949). Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen. II. *Chromosoma* 3: 398-417.
- LÖVE, A. & D. LÖVE (1961). Chromosome numbers of central and northwest European species. *Opera Bot.* 5: 1-581.
- LOTSY, J. P. (1925). Species or Linneon. *Genetica* 7: 487-506.
- LUNGEANU, I. (1967). Vergleichende karyologische Untersuchungen einiger *Digitalis*-Arten. *Incr. Grad. Bot. Bucuresti* 1966: 37-59.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the Origine of Species*. Columbia University Press, New York.
- REGNART, H. C. (1935). Studies on the hybrids in the genus *Digitalis*. 1. The cytology of a steril hybrid between *Digitalis dubia* and *Digitalis purpurea*. *Genetica* 17: 145-153.
- RIVAS MARTINEZ, S. (1973). Avance sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 30: 69-87.
- RÖGL, F. & F. F. STEININGER (1983). Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 85/A: 135-163.
- SCHMIDT, K. (1978). *Erdgeschichte*. 3. Aufl. Walter de Gruyter, Berlin & New York, 294 pp.
- STRID, A. (1970). Studies in the Aegean Flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non-adaptive radiation. *Opera Bot.* 28: 1-169.
- VALENTINE, D. H. & A. LÖVE (1958). Taxonomic and Biosystematic Categories. *Brittonia* 10: 153-166.
- WERNER, K. (1964). Die Verbreitung der *Digitalis*-Arten. *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Naturwiss. Reihe* 13: 453-486.
- WERNER, K. (1965). Taxonomie und Phylogenie der Gattungen *Isoplexis* (Lindl.) Benth. und *Digitalis* L. *Feddes Repert.* 70: 109-135.
- WERNER, K. (1966). Die Wuchsformen der Gattungen *Isoplexis* (Lindl.) Benth. und *Digitalis* L. *Bot. Jahrb. Syst.* 85: 88-149.
- WESTPHAL, M., J. ORSONI & P. VELLUTINI (1976). Le microcontinent corso-sarde, sa position initiale: données paléomagnétiques et raccords géologiques. *Tectonophysics* 30: 141-157.

