
Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles /
Université libre de Bruxelles Institutional Repository
Thèse de doctorat/ PhD Thesis

Citation APA:

Lefebvre, C. (1982). *Variation et évolution chez une famille de plantes supérieures: les Plumbaginaceae* (Unpublished doctoral dissertation). Université libre de Bruxelles, Faculté des sciences, Bruxelles.

Disponible à / Available at permalink : <https://dipot.ulb.ac.be/dspace/bitstream/2013/213881/3/7ff603ff-223d-42bd-8c3b-3bcaa3950e05.txt>

(English version below)

Cette thèse de doctorat a été numérisée par l'Université libre de Bruxelles. L'auteur qui s'opposerait à sa mise en ligne dans DI-fusion est invité à prendre contact avec l'Université (di-fusion@ulb.be).

Dans le cas où une version électronique native de la thèse existe, l'Université ne peut garantir que la présente version numérisée soit identique à la version électronique native, ni qu'elle soit la version officielle définitive de la thèse.

DI-fusion, le Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles, recueille la production scientifique de l'Université, mise à disposition en libre accès autant que possible. Les œuvres accessibles dans DI-fusion sont protégées par la législation belge relative aux droits d'auteur et aux droits voisins. Toute personne peut, sans avoir à demander l'autorisation de l'auteur ou de l'ayant-droit, à des fins d'usage privé ou à des fins d'illustration de l'enseignement ou de recherche scientifique, dans la mesure justifiée par le but non lucratif poursuivi, lire, télécharger ou reproduire sur papier ou sur tout autre support, les articles ou des fragments d'autres œuvres, disponibles dans DI-fusion, pour autant que :

- Le nom des auteurs, le titre et la référence bibliographique complète soient cités;
- L'identifiant unique attribué aux métadonnées dans DI-fusion (permalink) soit indiqué;
- Le contenu ne soit pas modifié.

L'œuvre ne peut être stockée dans une autre base de données dans le but d'y donner accès ; l'identifiant unique (permalink) indiqué ci-dessus doit toujours être utilisé pour donner accès à l'œuvre. Toute autre utilisation non mentionnée ci-dessus nécessite l'autorisation de l'auteur de l'œuvre ou de l'ayant droit.

----- **English Version** -----

This Ph.D. thesis has been digitized by Université libre de Bruxelles. The author who would disagree on its online availability in DI-fusion is invited to contact the University (di-fusion@ulb.be).

If a native electronic version of the thesis exists, the University can guarantee neither that the present digitized version is identical to the native electronic version, nor that it is the definitive official version of the thesis.

DI-fusion is the Institutional Repository of Université libre de Bruxelles; it collects the research output of the University, available on open access as much as possible. The works included in DI-fusion are protected by the Belgian legislation relating to authors' rights and neighbouring rights. Any user may, without prior permission from the authors or copyright owners, for private usage or for educational or scientific research purposes, to the extent justified by the non-profit activity, read, download or reproduce on paper or on any other media, the articles or fragments of other works, available in DI-fusion, provided:

- The authors, title and full bibliographic details are credited in any copy;
- The unique identifier (permalink) for the original metadata page in DI-fusion is indicated;
- The content is not changed in any way.

It is not permitted to store the work in another database in order to provide access to it; the unique identifier (permalink) indicated above must always be used to provide access to the work. Any other use not mentioned above requires the authors' or copyright owners' permission.

UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES
FACULTE DES SCIENCES
LABORATOIRE DE GENETIQUE DES PLANTES SUPERIEURES

LABORATOIRE DE BOTANIQUE
SYSTEMATIQUE ET DE PHYTOLOGIE
Université Libre de Bruxelles
28, Av. Paul Heger - C.P. 169
1050 Bruxelles - Belgique

VARIATION ET EVOLUTION CHEZ UNE
FAMILLE DE PLANTES SUPERIEURES:
LES PLUMBAGINACEAE.

I

THESE PRESENTEE POUR L'OBTENTION DU
GRADE D'AGREGE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR

ANNEE ACADEMIQUE
1981 1982

CLAUDE LEFEBVRE

Reçu le 21. 1. 82.

UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES
FACULTE DES SCIENCES
LABORATOIRE DE GENETIQUE DES PLANTES SUPERIEURES

VARIATION ET EVOLUTION CHEZ UNE
FAMILLE DE PLANTES SUPERIEURES:
LES PLUMBAGINACEAE.

THESE PRESENTEE POUR L'OBTENTION DU
GRADE D'AGREGE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR

ANNEE ACADEMIQUE
1981 1982

CLAUDE LEFEBVRE

P A R T I E I

=====

PLUMBAGINACEAE : SYSTEMATIQUE, POSITION PHYLOGENIQUE ET EVOLUTION TRANS-SPECIFIQUE

=====

1. <u>SYSTEMATIQUE</u>	1
11. Caractères généraux	2
12. Subdivisions supragénériques	2
13. Les genres et les espèces	8
14. Clé de détermination des genres - Iconographie	12
15. Résumé	20
 2. <u>POSITION PHYLOGENIQUE</u>	 22
21. Origine et position phylogénique	23
22. Résumé	30
 3. <u>BIOGEOGRAPHIE ET EVOLUTION TRANS-SPECIFIQUE</u>	 31
31. Généralités	32
32. Plumbaginoïdeae	34
33. Limonioïdeae	37
331. Aegialitideae	37
332. Limonieae	39
3321. Limoniastrum	39
3322. Limonium sensu lato	40
A. Aire principale	40
B. Disjonctions	44
C. Evolution des Limonium	49
3323. Acantholimon	56
3324. Armeria	62
 34. Résumé	 69

+
+ + +
+

EVOLUTION INFRASPECIFIQUE CHEZ *ARMERIA MARITIMA* (Mill.) Willd. EN
EUROPE OCCIDENTALE ET CENTRALE.

4. <u>VARIATION MORPHOLOGIQUE : IMPLICATIONS EVOLUTIVES ET TAXONOMIQUES</u>	71
41. Introduction	71
42. Contexte taxonomique et écogéographique	72
43. Variation morphologique	79
431. Méthodes	79
4311. Populations	79
4312. Caractères	79
43121. <i>Choix des caractères</i>	79
43122. <i>Variation et valeur des caractères quantitatifs</i>	85
43123. <i>Variation et valeur des caractères qualitatifs</i>	92
44. Aspects adaptatifs et évolutifs de la variation morphologique	97
441. Caractères quantitatifs	97
442. Caractères qualitatifs	100
4421. Populations des terrains acides de l'Europe moyenne et centrale	104
4422. Populations littorales	107
44221. <i>Côtes françaises, zélandaises et britanniques</i>	107
44222. <i>Côtes de la Hollande à la Baltique Orientale</i>	110
4423. Populations alpines	120
4424. Populations des sites métallifères et serpentiniques	121
44241. <i>Introduction</i>	121
44242. <i>Variation écogéographique et endémisme</i>	122
44243. <i>Endémisme des métallicoles : problèmes évolutifs et taxonomiques</i>	127
45. Résumé	140

5. <u>LE POLYMORPHISME DES ESTERASES DES FEUILLES D'ARMERIA ET SA SIGNIFICATION EVOLUTIVE ET TAXONOMIQUE</u>	142
51. Introduction : isozymes chez les plantes	143
52. Matériel et méthodes	144
53. Résultats et discussion	145
54. Conclusions	152
55. Résumé	155
6. <u>L'ADAPTATION EDAPHIQUE</u>	156
61. Généralités : les écotypes édaphiques	157
62. Diversité des écotypes édaphiques chez Armeria	159
621. Mise en évidence de la tolérance aux stress édaphiques	159
6211. Transplantations	159
6212. Indices	161
622. Aspects de la tolérance aux métaux lourds	162
63. Bases génétiques de la tolérance aux métaux lourds	168
631. Données de la littérature	168
632. Aspects génétiques de la tolérance au zinc chez Armeria	169
6321. Variations de l'indice de tolérance, conséquences génétiques	169
6323. Croisements expérimentaux et déterminisme de la tolérance	171
64. Résumé	175
7. <u>ISOLEMENT GENETIQUE</u>	176
71. Mécanismes et origines de l'isolement génétique	177
72. Mécanismes prézygotiques	180
721. Le système d'autoincompatibilité chez Armeria et ses ruptures vers l'autofertilité	180
7211. Fonctionnement du système d'autoincompatibilité chez Armeria	180
7212. Autofertilité des populations métallicoles	182

722. Variation de la phénologie de la floraison dans ses rapports avec l'isolement floral	192
73. Mécanismes postzygotiques	195
731. Généralités	195
732. Fertilité pollinique des populations d' <i>Armeria</i> et de leurs hybrides expérimentaux	195
733. Stérilité hybride et isolement génétique	199
7331. Barrières de stérilité entre espèces taxonomiques	199
7332. Barrières de stérilité entre sous-espèces taxonomiques	199
7333. Barrières de stérilité entre populations	201
7334. Barrières de stérilité entre individus	205
74. Résumé	207
 8. ETUDE GENETIQUE ET DEMOGRAPHIQUE DE LA POPULATION METALLICOLE DE PLOMBIERES	 209
81. Introduction	210
82. Description succincte du site de Plombières	210
83. Structure génétique	213
831. Existence de sous-populations polymorphes en tant qu'unités panmictiques	213
832. Nature et origine du polymorphisme des sous-populations	221
84. Structure démographique	226
841. Stratégie démographique : r et K sélection	226
8411. Considérations théoriques	226
8412. r et K stratégies chez <i>Armeria</i> à Plombières	228
8413. Compétition dans les pelouses ouvertes à Plombières	231
84131. Méthodes - Matériel	231
84132. Preuves de la compétition	233
8414. Compétition et stratégie démographique	240
842. Paramètres démographiques	243
8421. Longévité et distribution des âges	243
8422. Survie	250
84221. Recrutement des semis	250
84222. Survie des adultes	252
8423. Economie de la reproduction sexuée	257
84231. Age de la reproduction	257
84232. Bilan de la reproduction	257
84233. Age et capacité reproductrice	261
85. Résumé	264

P A R T I E I I I

=====

CONCLUSIONS GENERALES

1. Evolution transspécifique	266
2. Evolution infraspécifique	272
Travaux cités	283
Annexes	295

+
+ + +
+

PARTIE I

Les Plumbaginaceae: systématique, position phylogénique,
évolution trans-spécifique.

CHAPITRE 1

SYSTEMATIQUE

11. CARACTERES GENERAUX

Les Plumbaginaceae sont des arbustes, des lianes et surtout des suffrutex, des herbes à feuilles simples, sans stipules, alternes ou en rosette basale. Les inflorescences sont cymeuses, racémeuses, en épi ou en cymes capituliformes involuquées. La fleur actinomorphe est à 5 sépales soudés, à 5 pétales soudés ou sublibres, à 5 étamines épipétales libres ou insérées sur la base de la corolle. L'ovaire supère comporte 5 carpelles fusionnés en une loge unique contenant un seul ovule basal anatrope et est surmonté de 5 stylodes libres ou soudés plus ou moins longuement. Le fruit ordinairement enfermé dans le calice persistant est indéhiscent, valvaire ou circum-sessile. L'embryon droit est entouré des réserves de l'albumen. C'est une famille cosmopolite.

L'unité de la famille s'exprime clairement par la possession d'organes d'excrétion dont le type d'organisation ne se rencontre que chez les Plumbaginaceae : ce sont les glandes de Licopoli, (Fig. 1) par lesquelles ces plantes qui occupent souvent des stations arides et/ou salées excrètent des sels minéraux et des mucilages (Ruhland 1915, Hill & Hill 1973).

Les caractères généraux de la famille sont repris à la figure 1.

12. SUBDIVISIONS SUPRAGENERIQUES.

La quasi totalité des auteurs s'accordent pour diviser les Plumbaginaceae en 2 tribus.

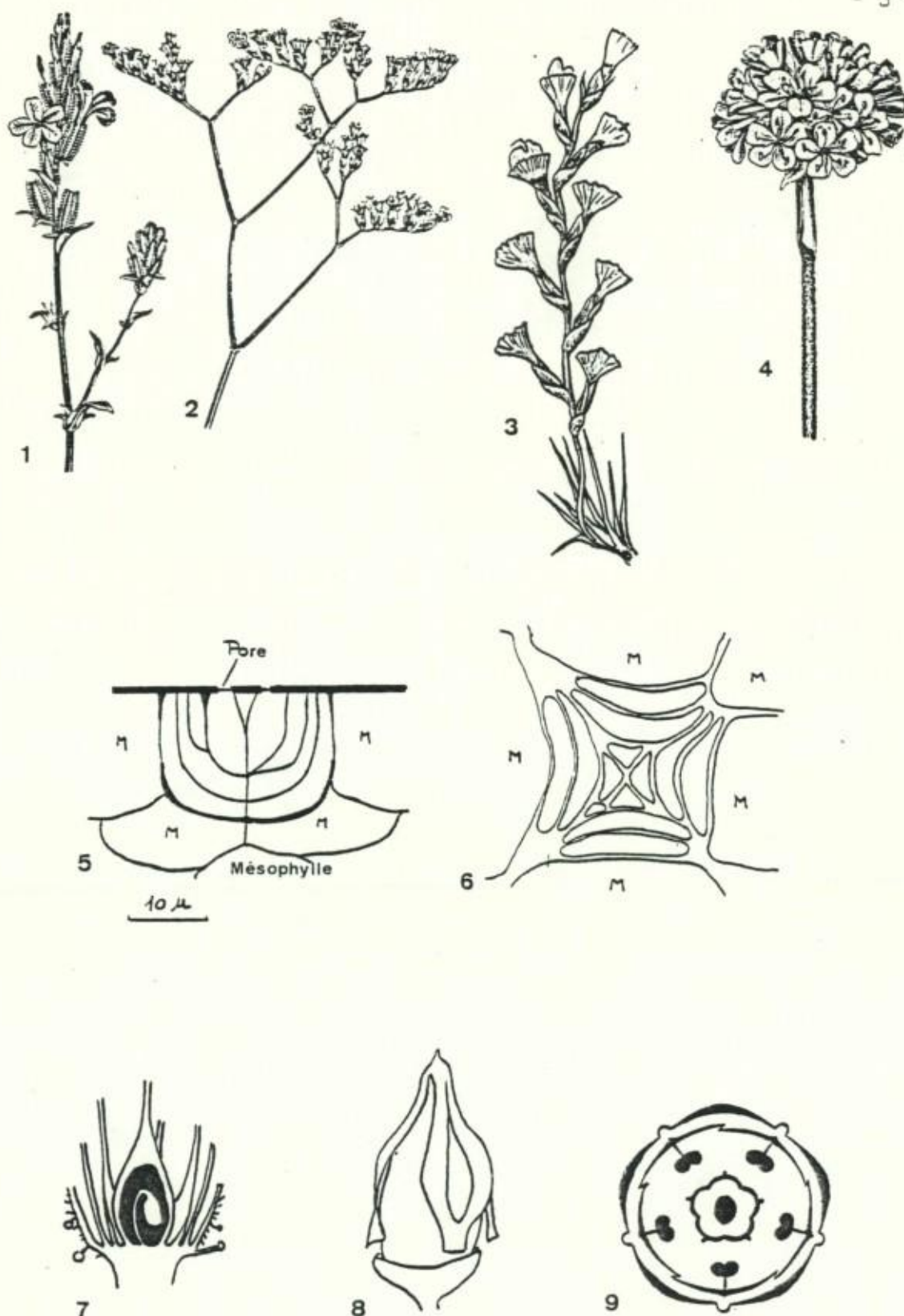


Fig. 1.- Caractères généraux des Plumbaginaceae. Types d'inflorescences (1-4) : 1 = racémeuse (Plumbago) x1/2, 2 = cymeuse (Limonium) x2/3, 3 = spiciforme (Acantholimon) x2/3 et 4 = capituliforme (Armeria) x2/3 - 5-6 glandes excrétrices (dites de Licopoli) - 5 : coupe transversale , 6 : vue tangentielle, 7 : coupe longitudinale dans l'ovaire montrant l'ovule basilaire unique x20, 8 : capsule à déhiscence circumscissile et valvaire x25, 9 : diagramme floral (Limonium).

- (1) les Plumbagineae à distribution essentiellement pantropicale caractérisées par une corolle gamopétale et un style unique
- 2) les Staticeae surtout abondantes dans les régions tempérées chaudes et montrant une corolle légèrement gamopétale (dans la plupart des cas) ainsi que des stylodes totalement, ou en partie, libres.
Le genre Statice étant tombé en désuétude depuis qu'il a été déclaré "nomen ambiguum" par le Congrès International de Nomenclature (Lawrence, 1940), il faut dénommer l'ancienne tribu des Staticeae, Limonieae.

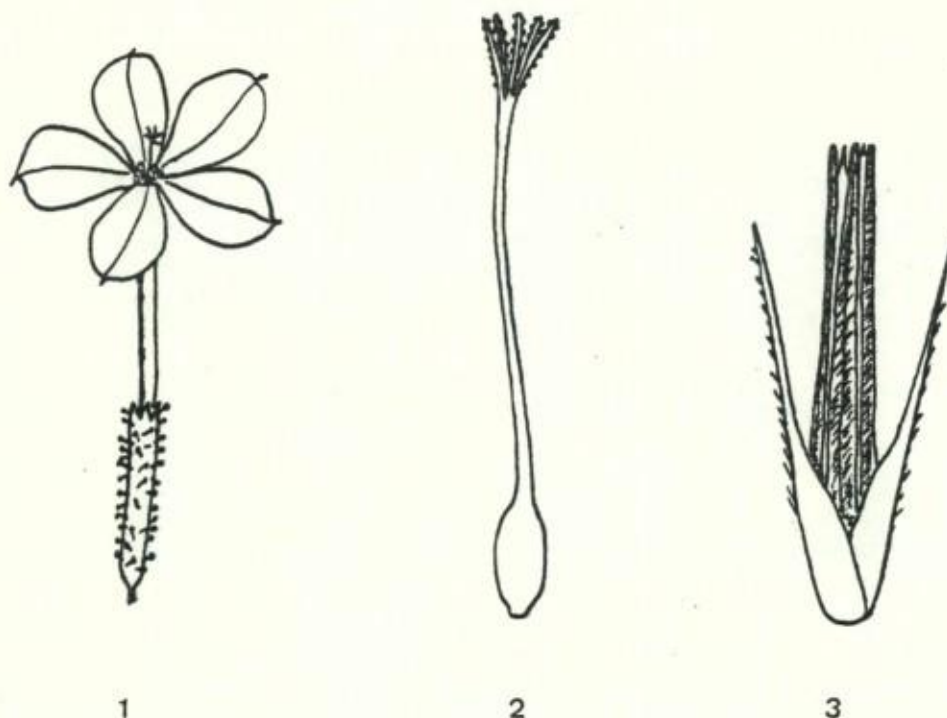
Un nombre relativement important de caractères morphologiques, anatomiques, palynologiques, chimiques et chorologiques distinguent ces deux tribus, si bien que je partage les conceptions de Labbé (1962), qui les a élevées au rang de sous-familles. La figure 2 illustre les principaux caractères des deux sous-familles.

Ayant une corolle légèrement gamopétale, des stylodes libres, étant dépourvu de plumbagine (Harbone 1967) phénol caractéristique des Plumbaginoideae, le genre Aegialitis s'insère naturellement dans la sous-famille des Limonioideae. Cependant, la présence d'un anneau continu de fibres dans le cortex (Maury 1886), les cotylédons libres (Labbé 1962), le pollen monomorphe de type Plumbago (Baker 1948), sont des caractères de Plumbaginoideae.

Arbuste des mangroves répandu du Nord-Ouest de l'Australie à la Malaisie orientale et aux côtes fangeuses du Bengale, de la Birmanie et de la Thaïlande, ce genre primitif intermédiaire occupe une position géographique isolée au sein de la sous-famille.

En faire un tribu monogénérique (Aegitiales) à côté de la vaste tribu des Limonieae paraît donc justifié (Labbé 1962).

Plumbaginoideae



Limonioideae

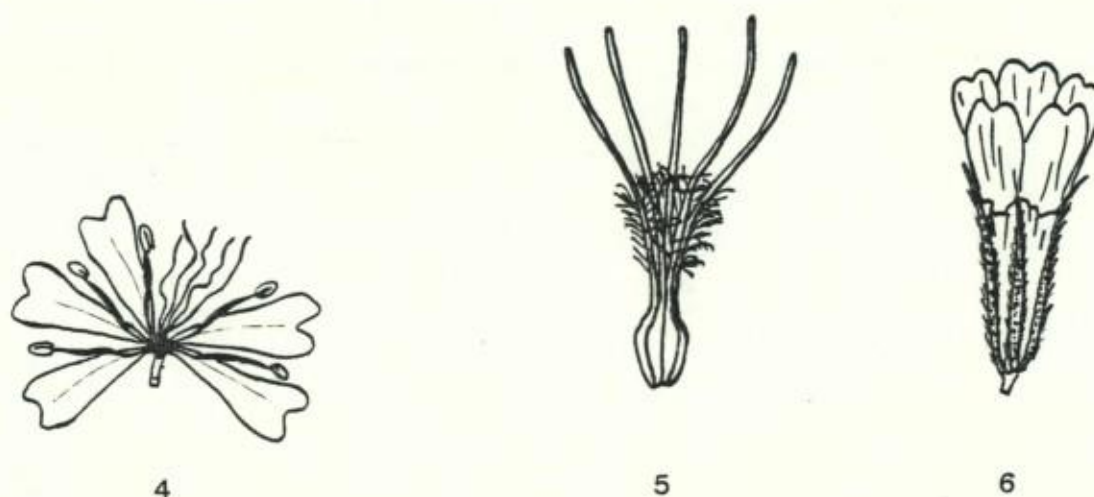


Fig. 2.a.- Plumbaginoideae . 1 : fleur tubulaire de *Plumbago* x2; 2 : ovaire monostylaire à 5 stigmates de *Plumbago* x2.5; 3 : calice gamosépale de *Ceratostigma* x3

- Limonioideae. 4 : corolle sublibre d'*Armeria* x4; 5 : ovaire à 5 stylodes d'*Armeria* x10; 6 : calice gamosépale enfermant la corolle chez *Armeria* x8

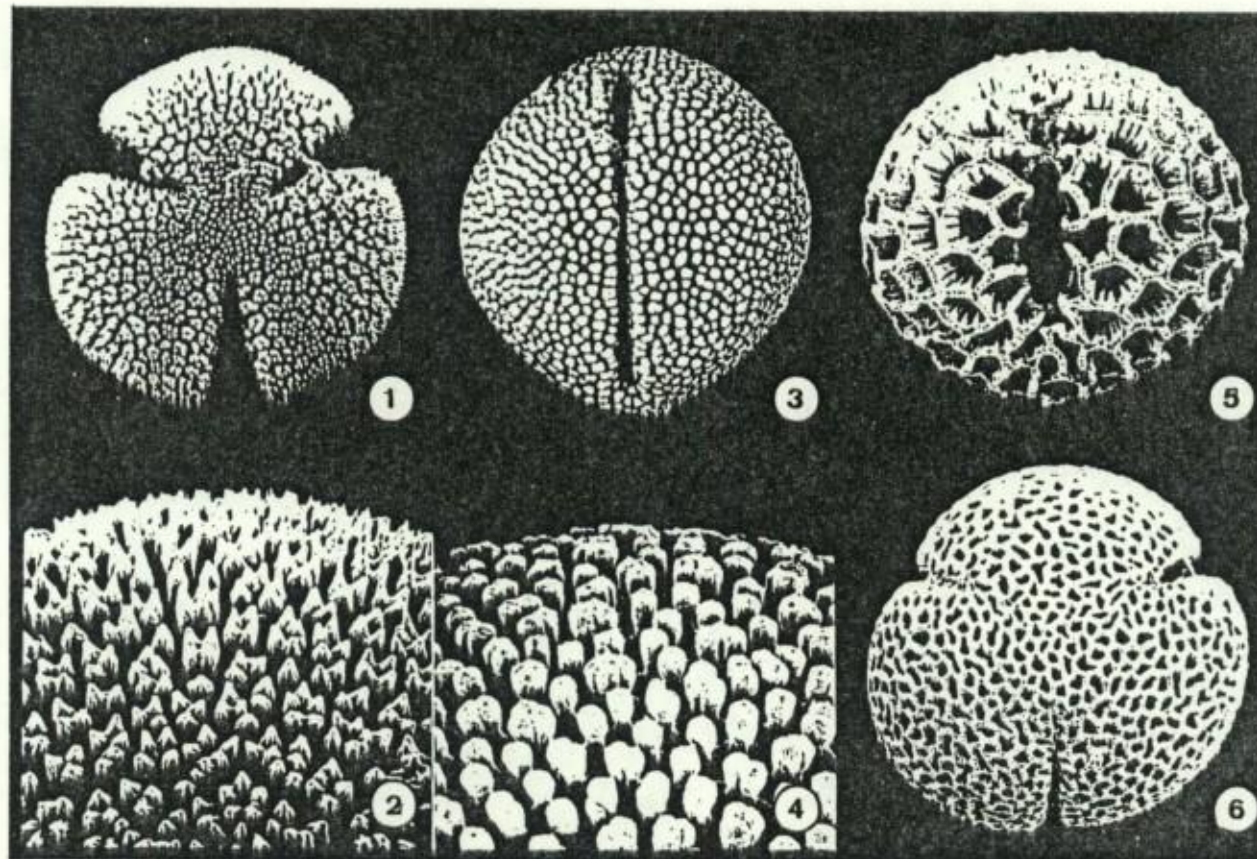


Fig. 2.b.- Dimorphisme pollinique chez les Plumbaginaceae. Photos au microscope électronique à balayage.

- 1-4 : Plumbaginoideae. 1-2 : forme à verrucosités pointues, (1:vue polaire x990; 2:surface de l'exine x3.550; 3-4:forme à verrucosités arrondies, 3:vue équatoriale x890, 4:surface de l'exine x3.550
- 5-6 : Limoneae. 5:forme grossièrement réticulée,vue équatoriale x1140, 6:forme finement réticulée,vue polaire x1100 (Extrait de Nowicke et Skvarla, 1979).

PLUMBAGINOIDEAE

Genre	Nombre approximatif d'espèces	Source bibliographique
Plumbago	20	Flora East tropical Africa 1976
Plumbagella	1	Flora of USSR 1952
Dyerophyton	3	Baker - Ann. Bot. 12 - 1948
Ceratostigma	8	Lawrence - Gentes Herbarum 1954
<u>TOTAL 4</u>	<u>32</u>	

LIMONIOIDEAE

Genre	Nombre approximatif d'espèces	Source bibliographique
Aegialitis	2	Flora Malesiana 1949
Limonium	200	Erben 1978
Goniolimon	20	Flora of USSR 1952
Limoniopsis	1	Flora of USSR 1952
Dictyolimon	2	Flora of Iran 1974
Aeniopsis	1	Flora of Iran 1974
Chaetolimon	3	Flora of USSR 1952
Cephallorhizum	3	Flora of USSR 1952
Ikonnikovia	1	Flora of USSR 1952
Psylliostachys	3	Flora of USSR 1952
Limoniasrum	6	Flora of USSR 1952
Acantholimon	165	Flora of Iran 1974
Armeria	43	Flora Europaea 1972
<u>TOTAL 13</u>	<u>450</u>	

TAB. 1 : Nombre d'espèces par genre chez les Plumbaginaceae

13. LES GENRES ET LES ESPECES

Les Plumbaginoideae comportent 4 genres voisins. Plumbago a une distribution essentiellement pantropicale. Plus restreintes sont les aires de Plumbagella (Tibet, Mongolie et Montagnes du Pamir), de Ceratostigma (aire disjointe : en Abyssinie et dans le Sud-Est asiatique), de Dyerophyton (aire disjointe : Sud-Ouest africain, Arabie du Sud, Inde).

Le nombre de genres chez les Limonioidae dépend de la fragmentation plus ou moins importante que les auteurs ont fait subir au vaste genre Limonium répandu dans les régions tempérées des deux hémisphères. Le genre Goniolimon a été séparé par Boissier (1848) des autres Limonium sur base de ses stigmates capités. Il occupe une aire vaste qui s'étend de l'Est de l'Algérie à la Mongolie. Dans la flore de l'URSS, Linchevsky (1952) distingue pour l'Asie centrale soviétique et les régions avoisinantes de l'Iran et de l'Afghanistan, les genres Cephalorrhizum, Ikonnikovia et Psylliostachys et, pour la région du Caucase et de l'Est de la Turquie, le genre Limoniopsis.

A ces petits genres à une ou quelques espèces, Rechinger et Schiman-Czeika (1974) ajouteront les genres Dictyolimon (2 espèces) et Aeniopsis (1 espèce) pour l'Afghanistan et le Pakistan.

Le genre Chaetolimon des Montagnes du Pamir-Alai et de l'Afghanistan fut séparé des Acantholimon par Linchevsky (1952). Le genre Acantholimon est relativement homogène et s'étend de la Grèce orientale au Tibet occidental.

Limoniastrum est un genre circuméditerranéen, dont la plupart des espèces sont en Afrique du Nord.

Les Armeria se rencontrent principalement dans les régions tempérées de l'hémisphère Nord.

Comme écrit précédemment, Aegialitis occupe une aire restreinte en Asie intertropicale. La distribution détaillée des genres et ses implications évolutives seront traitées dans un chapitre suivant.

Il y aurait donc, d'après la littérature, 17 genres de Plumbaginaceae : 4 genres chez les Plumbaginoideae et 13 chez les Limonioideae.

Le nombre d'espèces par genre est donné au tableau 1 ; il ne peut s'agir que d'une estimation approximative, la notion d'espèce étant variable d'un auteur à l'autre. Néanmoins, cette statistique a l'intérêt de montrer que les Plumbaginoideae ne sont représentées que par un nombre limité d'espèces, alors que les Limonioideae constituent une lignée en évolution active très riche en espèces voisines, souvent difficile à typifier. Si l'on accepte la validité des petits genres d'Asie centrale détachés de Limonium par Linchevsky (1952) et Rechinger et Schiman-Czeika (1974), on doit également reconnaître le statut générique à au moins certaines sections du genre Limonium bien définies morphologiquement et endémiques de régions parfois éloignées considérablement de l'aire principale. Les sections Pteroclados et Ctenostachys endémiques Macaronésiennes, Arthrolimon endémique de l'Australie, Pterolimon (= genre Bakerolimon) endémique de l'Amérique du Sud et, enfin, Circinaria endémique d'Afrique du Sud (Province du Cap), doivent dans cette optique, recevoir un statut générique.

Une compilation de plusieurs flores et monographies m'a permis de composer une clé pratique de détermination des genres de Plumbaginaceae. Y fait suite, une documentation iconographique (Fig. 3 à 8), relative aux principaux genres.

14. CLE DE DETERMINATION DES GENRES.

1. Styles unis sur toute leur longueur. PLUMBAGINOIDEAE
 2. Calice à glandes stipitées
 3. Plantes perennes, arbustives à sous-arbustives, corolle hypocratéiforme dépassant longuement le calice : PLUMBAGO
 3. Plantes annuelles, herbacées, corolle tubulaire plus petite que le calice
PLUMBAGELLA
 2. Calice non glanduleux
 3. Etamines libres de la corolle, buissons
DYEROPHYTON
 3. Etamines soudées au milieu de la corolle, herbes perennes, buissons
CERATOSTIGMA
1. Styles non unis sur toute leur longueur :
libres ou connivents dans leur partie supérieure ou soudés sur leur moitié inférieure
 2. Stigmates filiformes - cylindriques
 3. Corolle soudée en tube
 4. Styles soudés dans leur moitié inférieure :
LIMONIASTRUM
 4. Styles libres
 5. Plantes vivaces : LIMONIUM (pro parte : sections : Polyarthron, Myriolepis et Siphonanta)
 5. Plantes annuelles : PSYLLIOSTACHYS.
 3. Corolle sub-dialypétale
 4. Styles velus à la base - inflorescence en tête terminale involuquée : ARMERIA.
 4. Styles glabres à la base
 5. Scapes non ou peu ailés : LIMONIUM
(partim, autres sections que ci-dessus)
 5. Scapes largement ailés
 6. Insertion du calice droite ou peu oblique :
PTEROCLADOS (Pro genere)
 6. Insertion du calice oblique : CTENOSTACHYS (pro genere)

2. Stigmates en massue ou en boule

3. Stigmates en massue

4. Pétales libres, plantes feuillées (Asie)

5. Suffrutex à feuilles persistantes épineuses

ACANTHOLIMON (sect. TRAGACANTHINA)

5. Herbes perennes à feuilles tendres, à grandes fleurs rose-pâle

CHAETOLIMON

4. Pétales soudés, plante aphyllé, articulée (Australie)

ARTHROLIMON (Pro Gen.)

3. Stigmates en boule

4. Etamines soudées sur la moitié de la longueur des pétales. Pl. ligneuse à feuilles orbiculaires

AEGIALITIS

4. Etamines soudées à la base des pétales

5. Calice à longues arêtes plumeuses (Am. du Sud)

BAKEROLIMON (Limonium sect. Pterolimon)

5. Calice non ainsi

6. Styles coalescents dans leur partie supérieure
grandes fleurs (Afrique du Sud)

CIRCINARIA (Pro Gen.)

6. Styles libres

7. Styles velus ou verruqueux à la base

8. Styles velus : GONIOLIMON

8. Styles verruqueux : IKONNIKOVIA

7. Styles glabres et lisses

8. Ovaire fusiforme à l'anthèse fortement atténué au sommet et passant imperceptiblement au style.

9. Feuilles linéaires, rarement lancéolées ou obovales, suffrutex : ACANTHOLIMON

9. Feuilles largement ovales ou ovales spatulées, herbes perennes avec une courte tige ligneuse : LIMONIOPSIS

8. Ovaire à l'anthèse pas, ou très peu, atténué au sommet avec une distinction nette entre ovaire et style

9. Epillets distiques disposés en épi lâche et long.

10. Feuilles basales en rosette lâche, pétales bifides ou émarginés : DICTYOLIMON

10. Feuilles basales en rosette dense, pétales entiers : AENIOPSIS

9. Epillets condensés à l'extrémité des rameaux : CEPHALORRHIZUM.

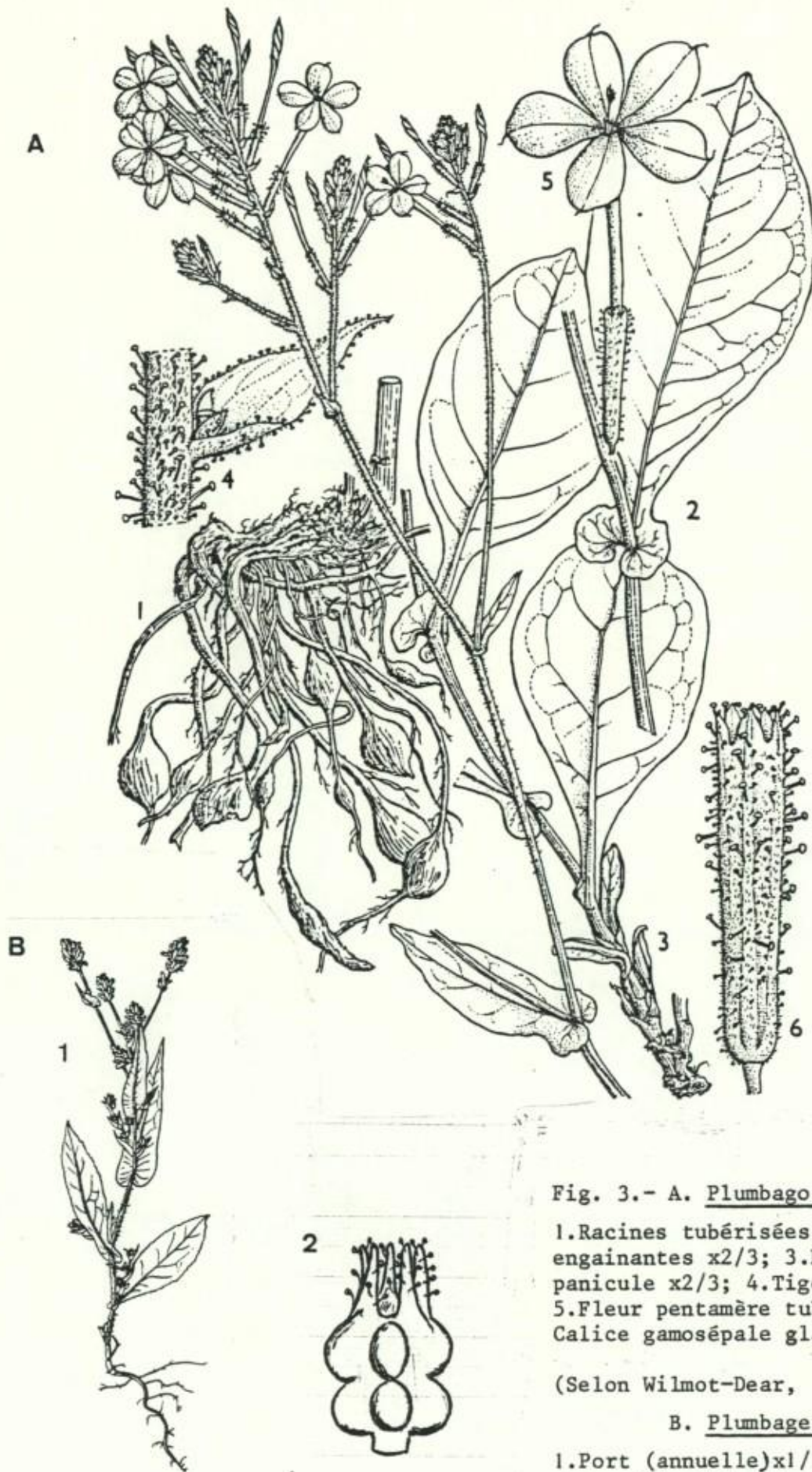


Fig. 3.- A. Plumbago amplexicaulis

1. Racines tubérisées x2/3; 2. Feuilles engainantes x2/3; 3. Rameau fleuri - panicle x2/3; 4. Tige glanduleuse x8; 5. Fleur pentamère tubuleuse x2; 6. Calice gamosépale glanduleux x6;

(Selon Wilmot-Dear, 1976).

B. Plumbagella micrantha

1. Port (annuelle) x1/2-1/3; 2. Fruit avec gibbosités x6

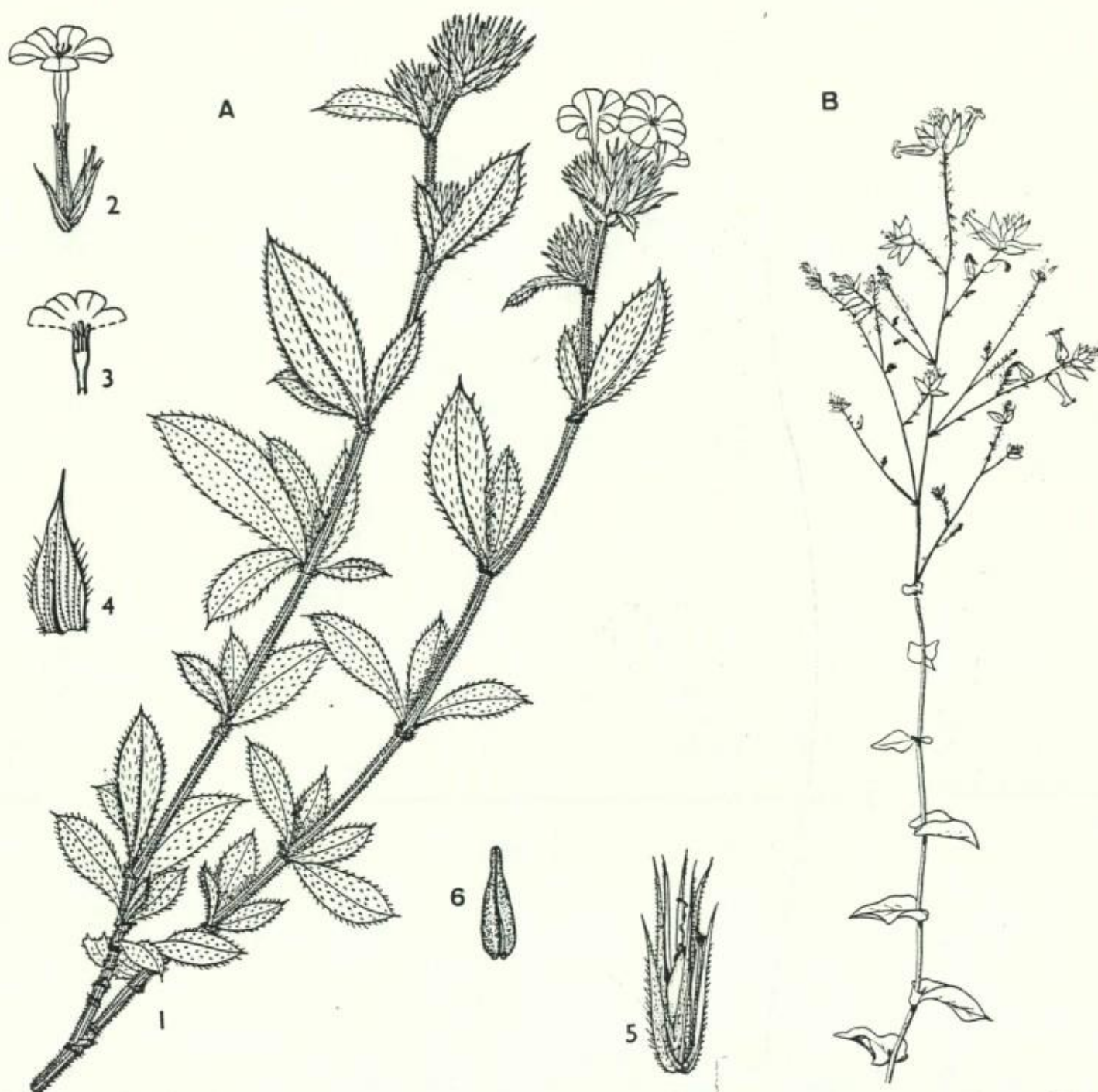


Fig. 4.- A. Ceratostigma abyssinicum

1. Rameau fleuri - cyme compact x2/3; 2. "Epillet" biflore x1 ;
3. Corolle et étamines x1 ; 4. Bractée florale x2 ; 5. Fruit entouré des
sépalés et des bractées x2 ; 6. Graine x3
(Selon Wilmot - Dear, 1976).

B. Dyerophyton indicum Port

x1/2



Fig. 5.- Limonium distichum

1. Port et inflorescence cymeuse x2/3 ; 2. "Epillet" biflore avec bractées et bractéoles x6 ; 3. Calice gamosépale x6 ; 4. Fleur ouverte x9 ; 5. Coupe longitudinale dans l'ovaire x20 ; 6. Graine x14 (Selon Wilmot - Dear, 1976).

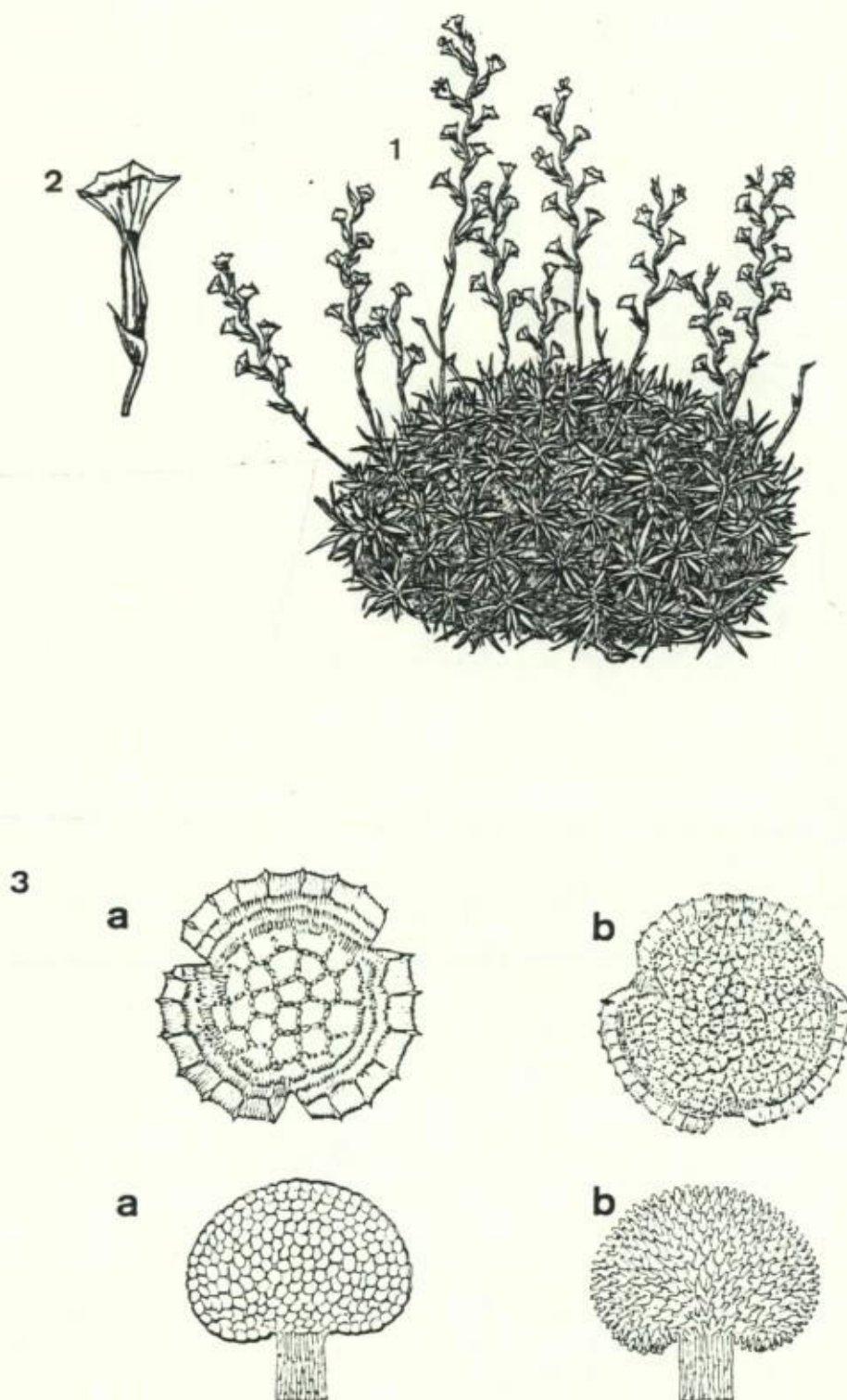
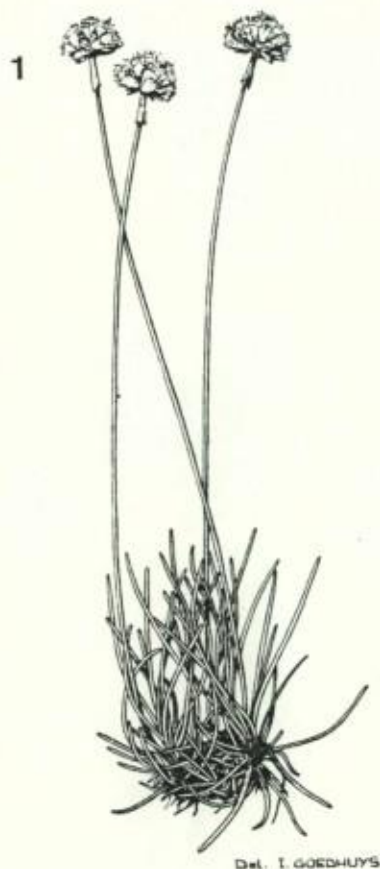


Fig. 6.- Acantholimon

1. Port en coussinet et inflorescence en épi x1/2 ; 2. Epillete uniflore x2.5 ; 3. Dimorphisme pollinique et stigmatique : a. Type A, pollen grossièrement réticulé x750 et stigmate lisse x30 - b. Type B : pollen finement réticulé x750 et stigmate papilleux x30.



Det. I. GORDHUYIS

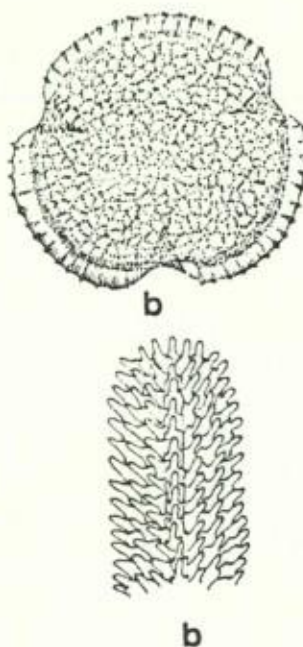
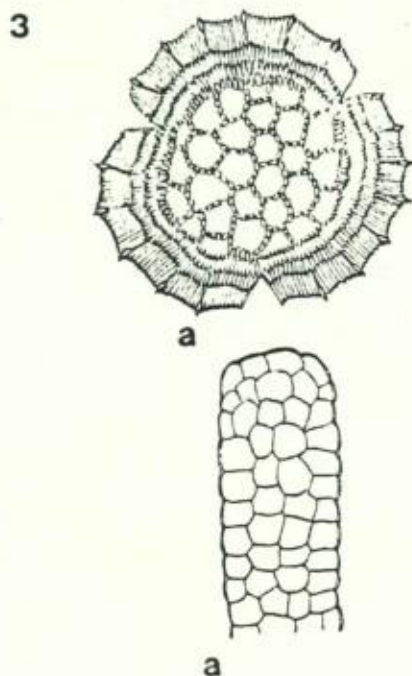
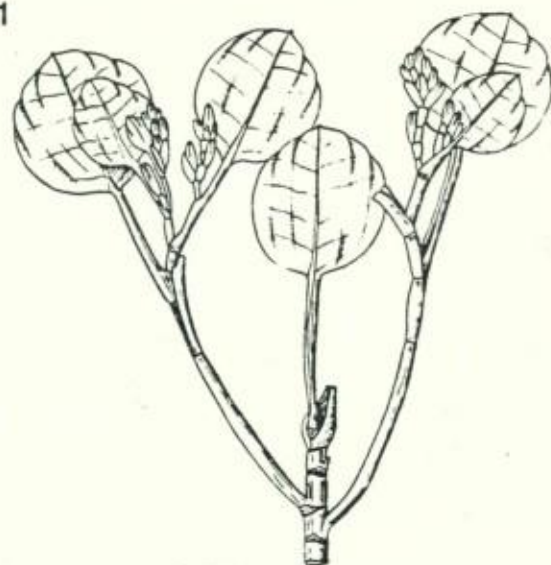


Fig. 7.- Armeria maritima

1. Port : rosette basiliaire et inflorescence capituliforme x2/3 ;
2. "Epillet" florifère x10 ; 3. Dimorphisme pollinique et stigmatique :
pollen x750 - stigmates x30.



B₁



B₂



Fig. 8.- A. Limoniastrum monopetalum x1/2

B. Aegialitis rotundifolia

1. Rameau (feuilles orbiculaires) x1/2 ; 2. Fleur entourée de 2 bractées x5

Sources des illustrations: Bokhari (1972), Friedrich (1956), Hill & Hill (1973), Labbé (1962), Lawrence (1940, 1954), Lefévre (1975), Melchior (1964), Willmot-Dear (1976).

15. RESUME

L'ordre des Plumbaginales (1 famille : les Plumbaginaceae) est parmi les Angiospermae aisément identifiable par sa fleur pentamère à pétales soudés en tube ou en anneau basal, par son androcée obdiplostémone et par son ovaire supère pentacarpellaire à un ovule basal anatrope.

Les subdivisions proposées pour les Plumbaginaceae sont :
2 sous-familles :

A. PLUMBAGINOIDEAE : style unique, corolle tubulaire,
distribution essentiellement tropicale.
1 tribu : Plumbagineae
4 genres, 32 espèces (tab. 1)

B. LIMONIOIDEAE : stylodes + libres, corolle à pétales
soudés en anneau basal, distribution
essentiellement dans les régions
tempérées.
2 tribus :

a) Aegialitideae : étamines soudées sur

la moitié de la longueur des pétales.
Arbustes des mangroves du S.E. Asia-
tique au N.E. de l'Australie
1 genre (Aegialitis), 2 espèces

b) Limonieae : étamines soudées à la

base des pétales. Régions tempérées.
12 genres, + 450 espèces (tab. 1)

Des sections du genre Limonium bien caractérisées
morphologiquement et isolées géographiquement mériteraient
un statut générique :

Ctenostachys, Pteroclados (Macaronésie)

Artholimon (Australie)

Pterolimon (Amérique du Sud)

Circinaria (Afrique du Sud)

= CHAPITRE 2 =

POSITION PHYLOGENIQUE

21. ORIGINE ET POSITION PHYLOGENIQUE.

Les systèmes récents de classification des Angiospermes (Melchior 1964, Cronquist 1968, Tahktajan 1969, 1980, Hutchinson 1973, Stebbins 1974) s'accordent pour rattacher les Plumbaginales aux Caryophyllales. Les Plumbaginales constituent ainsi l'aboutissement au niveau sympétale d'une série phylogénique considérée par Cronquist 1969 et Tahktajan 1969 comme la sous-classe des Caryophyllidae, rassemblant les Caryophyllales (10.000 espèces), Polygonales (800 espèces), Plumbaginales (450 espèces) et Batales (2 espèces), toutes caractérisées pour l'essentiel par une placentation centrale ou basale des ovules. D'après Cronquist (1968), la position des Plumbaginales dans les Caryophyllidae reçoit une confirmation décisive de la possession d'une combinaison de caractères qui ne se rencontre que chez les Caryophyllidae (un ovaire uniloculaire composé; un seul ovule basal, bitégumenté, crassinucellé; un pollen trinué).

La position des Caryophyllidae et des Plumbaginales dans le système phylogénique général des Angiospermes dicotylédones est représentée à la figure 9.

Hormis la placentation centrale, les Primulales, autrefois considérées comme voisines des Plumbaginales, n'ont aucune des caractéristiques particulières des Caryophyllidae si bien qu'elles sont rattachées par Cronquist (1968) et Tahktajan (1969) à la sous-classe des Dilleniidae.

Le travail de Friedrich (1956) basé principalement sur l'anatomie comparée de l'organogenèse florale apporte un faisceau d'arguments convaincants tendant à démontrer que les Plumbaginaceae ont trouvé leur origine parmi des formes primitives de Caryophyllales appartenant à la famille des Phytolaccaceae (fig. 9).

Approfondissant les travaux de Mattfeld (1938), Friedrich (1956) a montré que les pétales et étamines des

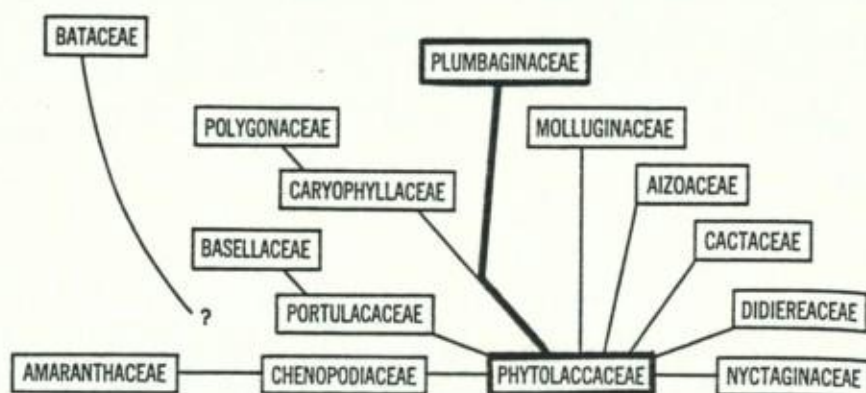
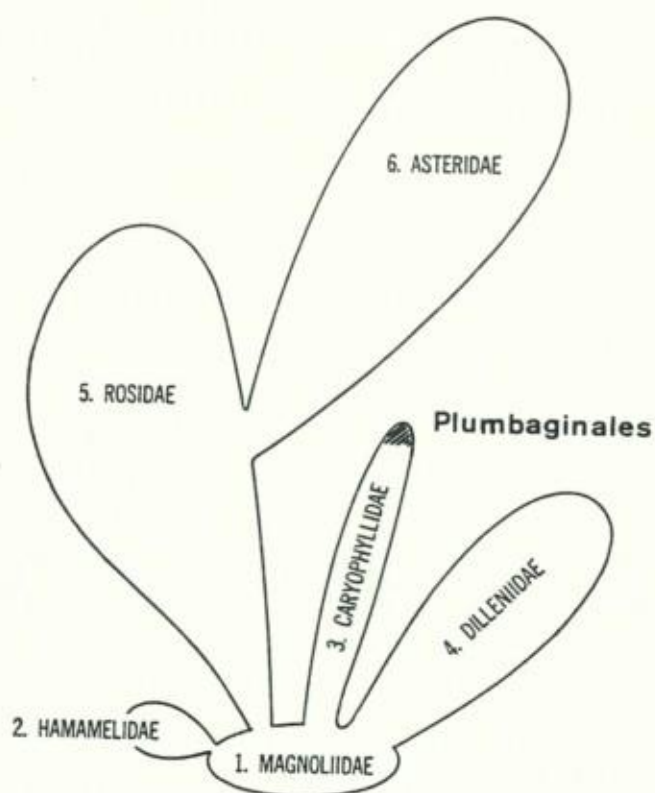


Fig. 9.- A. Position phylogénique des Plumbaginales au sein des Caryophyllidae dans le système évolutif des Sous-Classes d'Angiospermae (Selon Cronquist, 1968)

B. Position phylogénique des Plumbaginaceae (Plumbaginales) au sein des Caryophyllidae (Selon Melchior, 1964)

Plumbaginaceae proviennent de la même unité morphogénétique. Le primordium staminal initial se dédouble en un cycle de staminodes pétaloïdes et en un cycle d'étamines fertiles opposées aux staminodes et soudées à la base de ceux-ci (fig. 10). Le même phénomène s'observe chez les Caryophyllales primitives (Phytolaccaceae, genres Anisomeria, Phytolacca) mais les deux cycles mis en place sont fertiles. Chez les Caryophyllales plus évoluées comme certaines Nyctaginaceae et Caryophyllaceae le cycle dédoublé est pétaloïde. Chez les Plumbaginaceae, le cycle d'étamines est opposé aux carpelles, ce qui implique l'avortement du cycle interne d'étamines.

Chez les Caryophyllaceae diplustemones, ce cycle existe mais chez les Nyctaginaceae, il n'existe plus que sous la forme de protubérances entre les étamines fertiles. Chez les Phytolaccaceae, il y a fondamentalement deux cycles d'étamines : parmi celles-ci, Stegnosperma montre un cycle dédoublé en 5 pétales et 5 étamines externes soudées aux 5 étamines internes en un anneau. Il s'agit là d'une structure très voisine du genre le plus primitif des Plumbaginaceae, Aegialitis, qui a 5 étamines épipétales soudées en anneau. L'évolution de la structure florale est représentée à la fig. 11 à partir de diagrammes floraux établis par Friedrich (1956).

Les Plumbaginaceae montrent donc une grande similitude de structure florale avec certains genres de Phytolaccaceae, Nyctaginaceae et Caryophyllaceae. La fleur de Plumbaginaceae apparaît en réalité comme une fleur fondamentalement monochlamidée avec alternance des cycles : un cycle de sépales, un cycle dédoublé pétales-étamines, un cycle avorté d'étamines, le gynécée.

Leinfellner (1953) a montré que dans les stades jeunes du bouton floral, le gynécée de Plumbago possède les parois réduites de cinq carpelles.

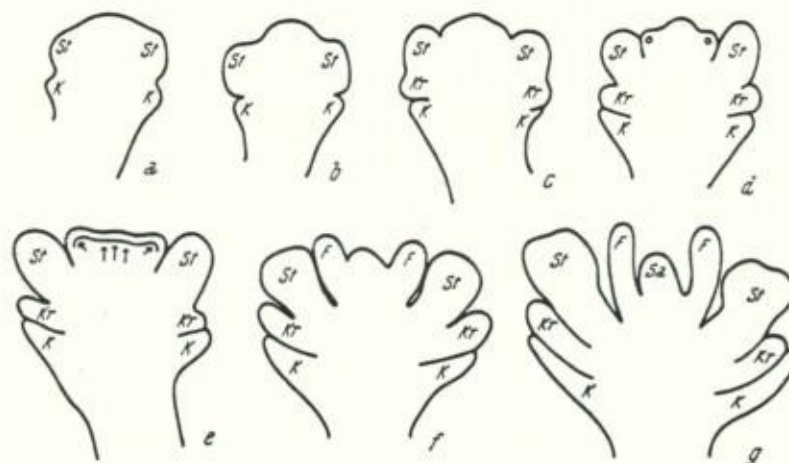


Fig. 10.- Organogénèse florale chez *Armeria* (Selon Roth, 1962)

a. Apparition des primordia des sépales (K) et des étamines (St) dans le point végétatif floral; b. grossissement des primordia staminaux; c.d.e. différenciation étamines-pétales (Kt), développement du primordium ovarien; f.g. individualisation des sépales, pétales et étamines, apparition des primordia des parois de l'ovaire (F) et de la graine (Sa).

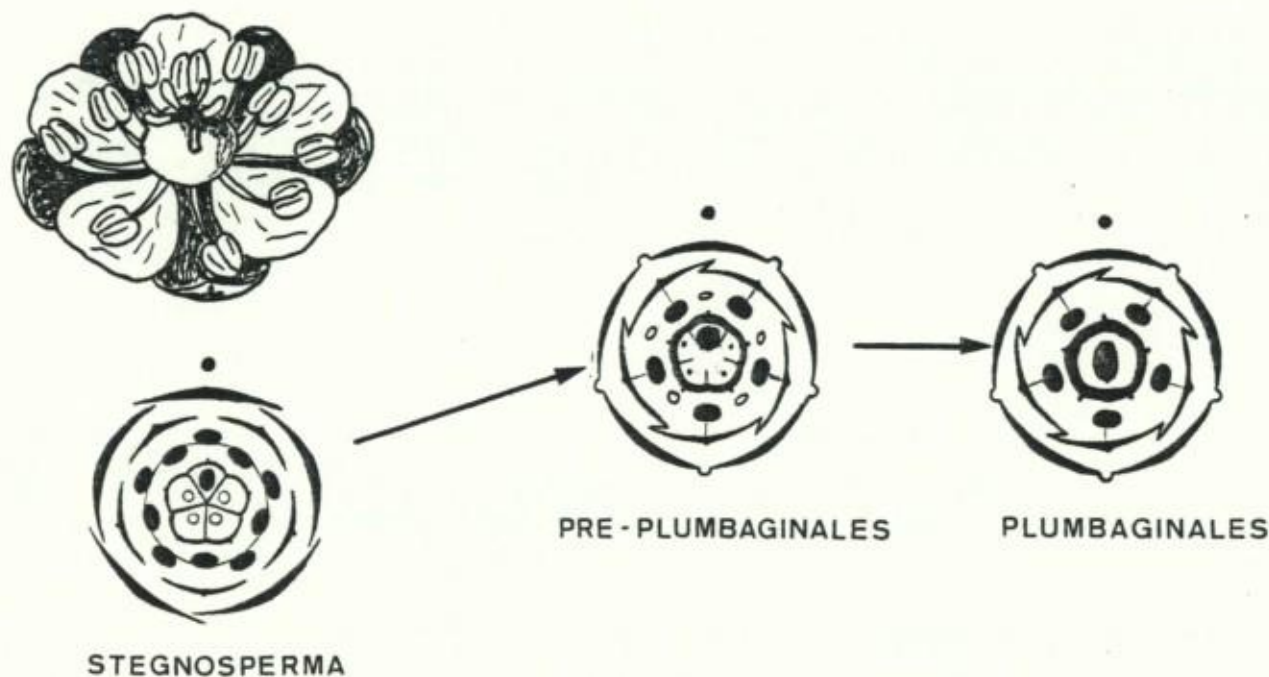


Fig. 11.- Diagrammes floraux montrant l'origine probable de la fleur de Plumbaginales à partir de la fleur de Stegnosperma en passant par un stade ancestral disparu (pré-Plumbaginales).

La subsistance de restes de paroi est un phénomène fréquent chez les Caryophyllaceae. Chez Plumbago, quatre de ces carpelles sont stériles et seul le cinquième contient un ovule. Chez Stegnosperma (Phytolaccaceae) le gynécée est constitué de 5 carpelles soudés. Les parois carpellaires subsistent jusqu'à l'anthèse puis disparaissent rapidement. Chaque carpelle contient initialement un ovule mais presque toujours un seul se développera en graine mature. Le fruit mûr contiendra donc une seule graine dans la cavité ménagée par les cinq carpelles. Ce mode de maturation des fruits est remarquablement semblable à celui observé chez les Plumbaginaceae où les parois n'apparaissent plus que dans un stade embryonnaire fugace et où les ovules abortifs ont presque toujours disparu complètement. Dans quelques rares cas, ces dernières ont pu être observées (Van Tieghem 1900). En outre, les Stegnosperma ont un ovule anatrope comme les Plumbaginaceae. Comme il a été signalé précédemment, Caryophyllaceae et Plumbaginaceae ont des structures florales concordantes mais diffèrent fortement par le type de fruit si bien que ces deux familles doivent être considérées comme résultant de deux lignées évolutives parallèles à partir des Stegnosperma dont la parenté avec les Caryophyllaceae a été montrée récemment par Hoffman (1977).

Les Plumbaginaceae primitives devaient donc avoir une structure florale que rappellent les Stegnosperma actuels (3 espèces). Ceux-ci, exclusivement américains (de la Californie à l'Amérique Centrale) ne peuvent toutefois pas être considérés comme les ancêtres plus ou moins directs des Plumbaginaceae mais bien comme les représentants contemporains d'une lignée évolutive ancienne dont les maillons disparus menaient des Phytolaccaceae aux Plumbaginaceae primitives.

Les arguments relatifs à la structure florale en faveur de rapports étroits Caryophyllales-Plumbaginales sont renforcés par des particularités anatomiques et écologiques propres aux deux ordres. Les Plumbaginales sont caractérisées par un accroissement secondaire anormal des tiges et des racines (Maury 1886) que l'on retrouve (Metcalfe & Chalk 1950) chez plusieurs familles des Caryophyllales (Nyctaginaceae, Amaranthaceae, Phytolaccaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae). Cet accroissement secondaire anormal, qui se rencontre rarement en dehors des Caryophyllidae, résulte de l'activité d'anneaux ou d'arcs méristématiques apparaissant successivement au cours du temps dans le péricycle pour donner naissance à des faisceaux libéroligneux collatéraux. Ceux-ci se présentent souvent sous forme d'éléments sclérenchymateux en cercles concentriques s'ils proviennent d'arcs cambiaux continus.

Sur le plan écologique, les Plumbaginaceae sont connues pour leurs stations xériques et/ou salines. Famille "moderne" des Caryophyllidae, elles montrent donc une évidente convergence de comportement écologique avec plusieurs familles évoluées des Caryophyllales (Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Molluginaceae, Aizoaceae, Cactaceae).

Récemment, Savile (1979) a montré qu'un groupe particulier et peu répandu d'Uromyces qui parasite les Caryophyllaceae se retrouve sur les Plumbaginaceae, confirmant ainsi que ces dernières appartiennent aux Caryophyllidae.

Les arguments morphologiques, anatomiques, écologiques et mycologiques développés ci-dessus sont contredits par des données provenant de la palynologie et de la phytochimie.

Erdtman (1966) et Nowicke & Skvarla (1978, 1979) insistent sur l'absence de relation entre les pollens des Plumbaginaceae et ceux des Caryophyllales. Pour ces auteurs, aucun des pollens examinés chez les Plumbaginaceae n'est similaire ou apparenté au type communément trouvé chez les Caryophyllales.

La phytochimie n'apporte guère d'arguments en faveur de l'inclusion des Plumbaginaceae dans la sous-classe de Caryophyllidae (Pelt 1966, Harborne 1967). Les Plumbaginaceae n'ont pas de bétacyanines, pigments anthocyaniques nitrés présents uniquement chez les Caryophyllidae. Cependant, ce caractère, s'il est suffisant, n'est pas nécessaire puisque les Caryophyllaceae dont personne ne conteste l'appartenance aux Caryophyllidae, n'en possèdent pas non plus. Les Plumbaginaceae ne présentent pas dans leur sève de plastides avec cristalloïde protéique (plastide P. - Behnke 1976) typique des Caryophyllidae mais bien le type S, riche en amidon, largement répandu chez les Angiospermes. D'autre part, les Plumbaginaceae ont en commun avec les Primulales un caractère rare : la présence d'anthocyanides méthylés (Pelt 1966) et la plombagine, saponoside typique des Plumbagineae, se rencontre chez Diospyros (Ebenaceae). Ceci tendrait à replacer les Plumbaginaceae au voisinage des Primulales dans la sous-classe des Dilleniidae, ainsi que le propose Thorne (1968).

Mais la conclusion de Pelt (1966) rencontre ici l'à-propos d'une citation "Mais gardons-nous bien d'attribuer à ces observations chimiques une valeur décisive car les analogies botaniques entre certaines Caryophyllaceae et les Plumbaginaceae sont vraiment frappantes."

En conclusion, suffisamment d'arguments existent pour placer les Plumbaginaceae dans la sous-classe des Caryophyllidae dont elles représentent l'aboutissement au niveau sympétale.

22. RESUME

De nombreux arguments, morphologiques, organogénétiques, anatomiques, écologiques et mycologiques situent les Plumbaginales dans le Super-Ordre des Caryophyllideae (Centrospermae).

Pour l'essentiel, ces arguments sont les suivants :

- a) la possession d'une combinaison de caractères uniquement rencontrée chez les Caryophyllideae : un ovaire uniloculaire composé d'un seul ovule basal, bitégumenté, crassinucellé, un pollen trinué, des accroissements secondaires anormaux dans la tige ;
- b) la nature fondamentalement monochlamidée avec un cycle d'étamines pétaloïde comme chez les Caryophyllales ;
- c) les similitudes (assez semblables à un rappel ontogénique) du développement de l'ovaire chez les Plumbaginaceae et chez Stegnosperma (Phytolaccaceae primitive) ;
- d) la concordance des "préférences" écologiques ;
- e) l'hospitalité commune des Plumbaginaceae et des Caryophyllaceae pour un groupe très rare d'Uromyces.

Ces concordances paraissent suffisantes malgré des contradictions au niveau de la phytochimie et de la palynologie, pour considérer les Plumbaginaceae comme des représentants "gamopétales" du phylum des Caryophyllideae.

= CHAPITRE 3 =

BIOGEOGRAPHIE ET EVOLUTION TRANS-SPECIFIQUE

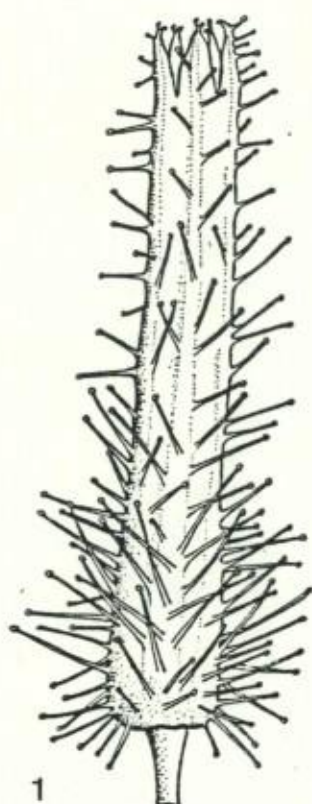
CHEZ LES PLUMBAGINACEAE

31. GENERALITES.

La famille des Plumbaginaceae est constituée de deux lignées évolutives bien tranchées : celle des Plumbaginoideae, surtout intertropicale, et celle des Limonioideae, qui s'est essentiellement diversifiée dans les régions tempérées chaudes. Elles seraient toutes deux issues d'ancêtres communs, aujourd'hui disparus (Baker 1948², 1966, Labbé 1962) et qui devaient ressembler aux Stegnosperma (Phytolacaceae) actuels (Friedrich 1956). Muller (1970) a montré que la plupart des familles des Caryophyllideae ne sont pas apparues avant l'Eocène (-54 millions d'années), si bien que les Plumbaginaceae n'ont pu avoir une origine Gondwanienne remontant au Crétacé inférieur (Raven 1972).

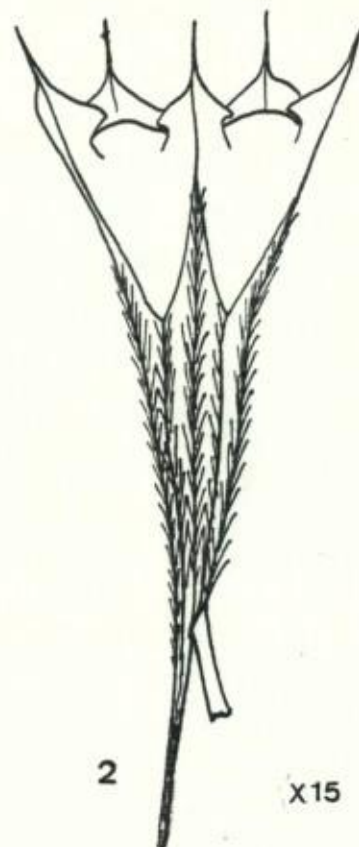
Selon Pignatti (1969, 1978), les ancêtres des Plumbaginaceae actuelles naquirent dans une région s'étendant dans la partie orientale de Thétys. Elles se seraient répandues dans la région Tertiaire-Thétyenne durant tout l'Eocène, sous un climat relativement stable. Les changements de l'Oligocène : détériorations climatiques (climats marqués par des extrêmes de t° et d'humidité), apparition de la Méditerranée, orogénèse, extension des régions arides en Asie, ont favorisé l'expansion et la diversification des éléments oro-xérophytiques de la famille, c'est-à-dire essentiellement la lignée des Limonioideae.

Des fossiles de Plumbaginaceae ne sont connus, avec certitude, qu'à partir du Miocène supérieur (-15 millions d'années). Leur distribution cosmopolite actuelle indique, selon Raven et Axelrod (1974) qu'elles sont facilement dispersées à longue distance. Cette facilité de dispersion peut être inférée à la persistance autour du fruit d'un calice présentant, chez les genres à large distribution, des caractéristiques favorisant la zoochorie



1

X10



2

X15



3

X15

Fig.12. Calices zoochores.

1. Calice glanduleux "collant" de Plumbago
- 2-3. Calices à poils raides, à sépales aristés muni d'un éperon (2) chez Armeria.
2. Calice typique de la section Macrocentron
3. Calice typique de la section Plagiobasis

(par exemple -fig.12 - poils raides des Limonium et des Armeria, poils glanduleux des Plumbago, arêtes longues des sépales chez Armeria, Limonium).

32. PLUMBAGINOIDEAE.

La sous-famille des Plumbaginoideae est relativement peu diversifiée (32 espèces) par rapport aux Limonioideae (450 espèces) et apparaît comme une lignée aux possibilités évolutives actuelles réduites.

Sur la base de sa distribution pantropicale, de certains caractères morphologiques (port arbustif ou sous-arbustif, feuilles larges, inflorescence peu distincte...), les Plumbaginoideae sont considérées comme primitives par rapport aux Limonioideae. Cette opinion est confirmée par des caractères polliniques : d'abord considérés comme monomorphes (Baker 1948³), leurs pollens montrent, d'après des observations plus récentes, un dimorphisme incipient (Erdtman 1970, Nowicke and Skvarl 1977) (Fig. 2), annonçant le dimorphisme pollinique des Limonioideae.

La distribution pantropicale (Fig. 13) du genre Plumbago atteste de son ancienneté dans la sous-famille. Il a son centre de diversité en Afrique orientale (Ouganda, Kenya, Ethiopie), selon Willmot - Dear (1978). Une seule espèce considérée comme formant une section particulière de ce genre (Labbé 1962) est extratropicale : c'est Plumbago europaea L., à distribution méditerranéenne.

Les genres Dyerophyton et Ceratostigma sont morphologiquement si voisins des Plumbago que certains auteurs (e.g. Maury 1886, Labbé 1962) les considèrent comme des sous-genres du genre Plumbago. Les aires de ces deux genres (Fig. 13) sont largement couvertes par celle de Plumbago et nettement disjointes. Dyerophyton se rencontre dans le Sud-Ouest Africain, d'une part, et s'étend du sud

est de l'Arabie à l'Inde, d'autre part; Ceratostigma existe en Abyssinie-Somalie d'une part et dans l'Himalaya et le sud-est asiatique, d'autre part. Ceratostigma (Lawrence 1954) et Dyerophyton occupent des stations arides, souvent de haute montagne, alors que Plumbago occupe des sites relativement plus frais et souvent rudéralisés.

La dispersion par zoochorie des Plumbago a vraisemblablement été favorisée par la présence de poils glanduleux collants sur le calice persistant autour du fruit. Par contre, Ceratostigma et Dyerophyton ont un calice glabre ou très peu velu autour du fruit, si bien que leur dispersion à longue distance paraît problématique (Fig. 4)

Il semble plausible de considérer que Ceratostigma et Dyerophyton sont des lignées adaptées à l'aridité, issues du même stock ancestral que les Plumbago tropicaux actuels. Les espèces africaines et asiatiques apparaissent comme des populations vicariantes, issues des Plumbago primitifs asiatiques et africains.

En Amérique Centrale et du Sud, où Plumbago a dû être introduit après dispersion transocéanique (Atlantique Sud ou Pacifique), n'existent que trois espèces. Sur ce continent, il n'y a pas eu de différenciation de lignées xérophytiques, sans doute par manque de potentialité génétique, car des conditions arides en principe susceptibles de sélectionner des lignées xérophytiques se rencontrent dans l'aire actuelle des Plumbago américains.

Très voisin, selon Labbé (1962), de Plumbago europaea L. le genre monotypique Plumbagella (P. micrantha Spack.) représente également une adaptation à l'aridité : il s'agit d'une annuelle des pentes sèches montagneuses et des zones rudéralisées de l'Altaï à la Mongolie (Fig. 13).

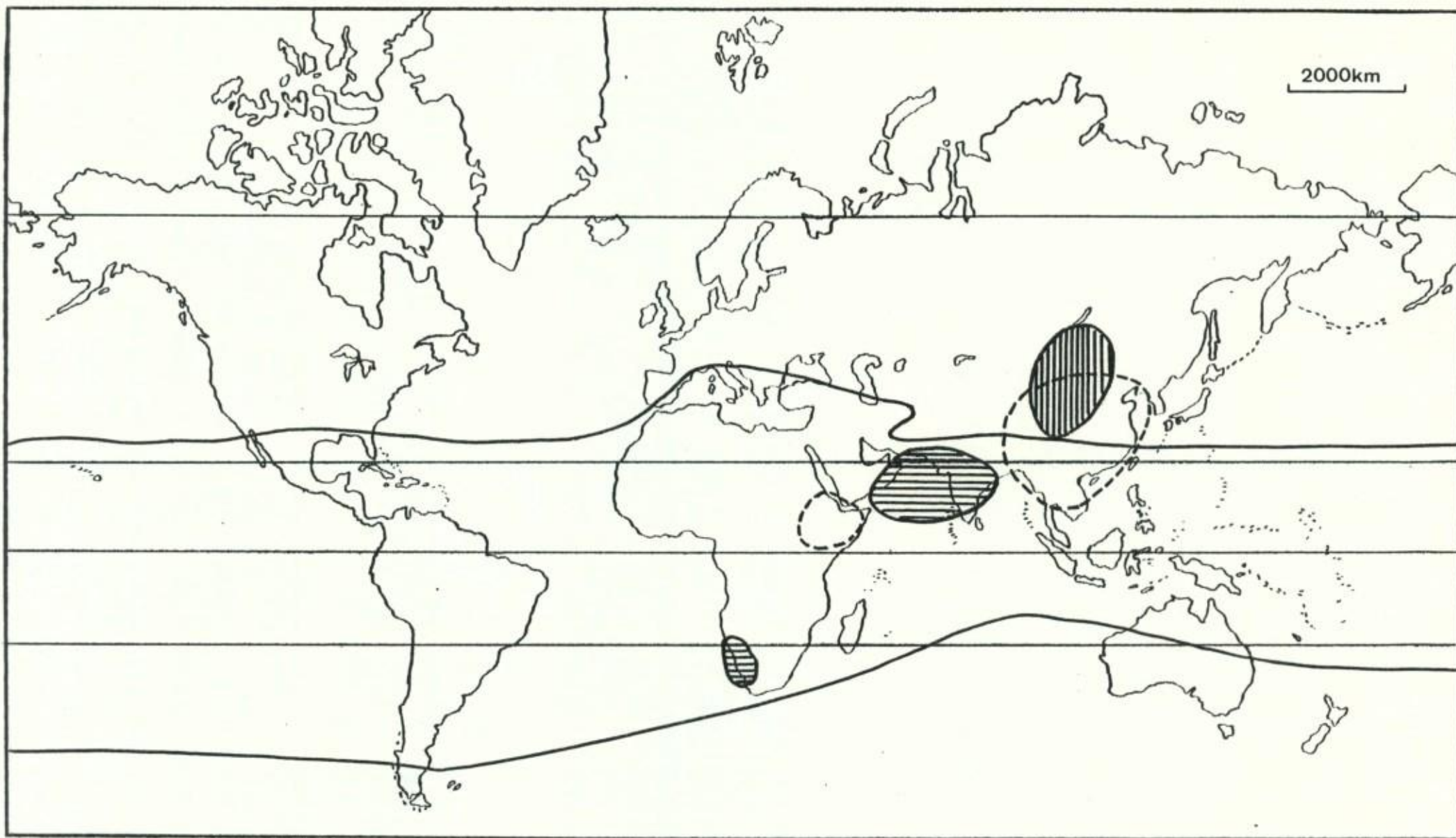


Fig. 13.- Distribution des genres *Plumbago* ○
, *Ceratostigma* ---, *Dyerophyton* ▨, et *Plumbagella* ▩

En résumé, à partir de Plumbago ancestraux boréotropicaux, sans doute du début de l'Eocène, se sont différenciées d'une part une lignée d'arbustes et de sous-arbustes méso-phytiques à distribution pantropicale et, d'autre part, des formes xérophytiques suffrutescentes (Ceratostigma et Dyerophyton) ou annuelles (Plumbagella) restées morphologiquement très voisines.

33. LIMONIOIDEAE

331. AEGIALITIDEAE

Ainsi qu'il a été indiqué dans le chapitre précédent, Aegialitis présente à côté des caractères floraux et chimiques typiques des Limonioideae des caractères anatomiques et polliniques propres aux Plumbaginoideae. Seul genre des Limonioideae à distribution inter-tropicale, il occupe donc une position intermédiaire entre les deux sous-familles et apparaît comme une relictte d'un groupe relativement primitif adapté aux mangroves tropicales, qui s'est individualisé très tôt à partir d'un stock ancestral commun avec les Plumbaginoideae. On peut considérer Aegialitis comme une Limonioideae primitive ayant gardé des caractères des Plumbaginoideae. L'aire (Fig. 14) est disjointe en deux populations isolées montrant entre elles une différenciation morphologique mineure et un comportement écologique différent. Aegialitis rotundifolia occupe les côtes du Bengale, de la Birmanie et de la Thaïlande; A. annulata s'étend des côtes orientales de la Malaisie au nord-ouest de l'Australie (Fig. 14). Selon Van Steenis (1948), ces deux populations n'ont pas d'intermédiaires; la raison de leur isolement géographique n'a pas encore été élucidée. Seules des études de génécologie et des récoltes importantes de populations pourraient éclaircir le problème. Aegialitis peut être considérée comme un de ces genres asiatiques appartenant à

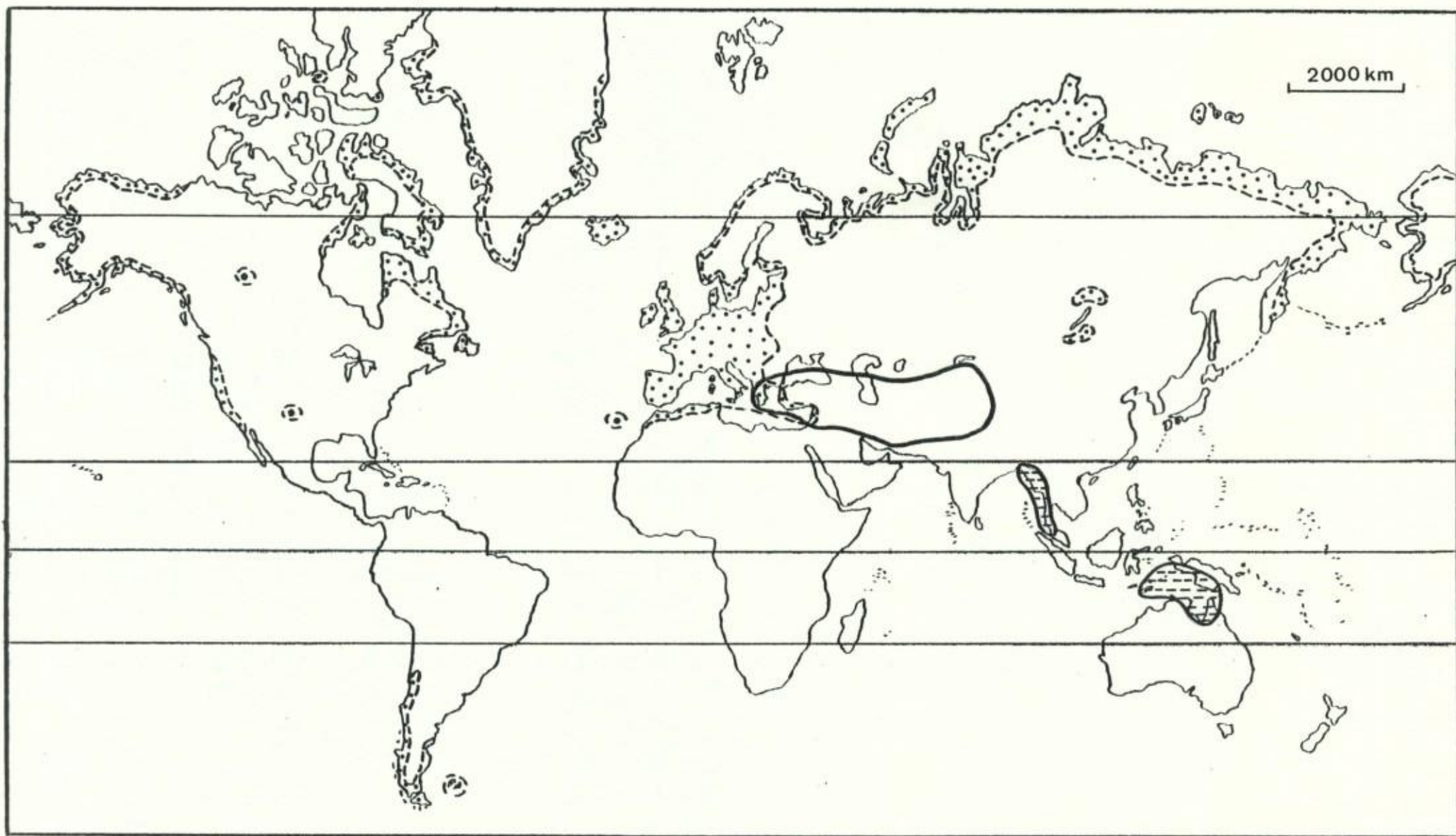


Fig. 14.- Distribution des genres *Aegialitis* (—), *Acantholimon* (○) et *Armeria* (●).

l'élément indomalayen de la flore tertiaire boréotropicale qui couvrait l'hémisphère Nord dès le début du Tertiaire (Paléogène) et qui a pu atteindre l'Australie à une époque relativement récente (Pléistocène), lorsque l'abaissement du niveau des océans dû aux glaciations a éliminé les barrières maritimes entre l'Asie, la Malaisie occidentale et l'Australie.

332. LIMONIEAE

3321. LIMONIASTRUM

Un port arbustif, une corolle tubulaire, des styles soudés sur une partie de leur longueur, une inflorescence peu différenciée indiquent pour les Limoniasstrum une position intermédiaire entre les Limonioideae et les Plumbaginoideae. Son maintien dans les Limonioideae se justifie notamment par la soudure, partielle seulement, des styles, le dimorphisme pollinique, la soudure des étamines à la corolle. Le genre est circumméditerranéen (Fig. 15) avec 5 de ses 6 espèces localisées à l'Afrique du Nord, surtout dans les déserts salés. Les 6 espèces sont bien différenciées les unes des autres et représentent un groupe relativement primitif qui ne paraît plus en voie d'évolution (Labbé 1962) actuellement.

Les Limoniasstrum sont très voisins de certains Limonium notamment ceux de la section Sarcophyllum, surtout représentés dans les zones arides du pourtour de la Mer Rouge (Arabie, Egypte, Somalie).

3322. LIMONIUM (SENSU LATO)

Le genre Limonium existe sur les cinq continents (Fig. 16); il est très hétérogène et comporte + 250 espèces réparties en différents sous-genres et/ou sections, dont l'agencement, très compliqué, varie selon les auteurs. Comme Goniolimon, de création ancienne (Boissier 1848), certaines de ces sections ont reçu plus récemment un statut générique (Linchewsky 1952, Rechinger et Schiman-Czeika 1974). Cytologiquement, il s'agit d'un groupe complexe où les phénomènes de polyploïdie et d'aneuploïdie jouent un rôle évolutif important. Il n'est donc pas étonnant d'y observer de nombreux nombres chromosomiques diploïdes (12, 14, 16, 18), triploïdes (24,25,26,27), tétraploïdes (34,35,36) et, plus rarement, hexaploïdes (54). Un des facteurs de multiplication des formes au sein du groupe est l'agamospermie propre aux triploïdes.

A. AIRE PRINCIPALE

Sept des huit genres du groupe "Limonium" sont représentés dans une région d'Asie Centrale, située au sud du Lac Balkash, dans des régions montagneuses (Pamir, Tien-Shan) et désertiques (Taklan, Makan),(Fig. 15). Il est donc probable que cette région, qui comprend le sud du Belouchistan, le nord-est de l'Afghanistan, le Tadzikistan, le Kirghistan, le sud du Kazakhstan et la Kasgharie, soit la zone d'origine du groupe "Limonium".

A partir de là, la migration la plus fructueuse a eu lieu vers l'ouest vraisemblablement de l'Eocène à l'Oligocène, le long des côtes de Thétys vers la Méditerranée et aussi vers les steppes arides et salées des régions correspondant à la grande dépression qui s'étend de la Mer d'Aral à la Mer Caspienne et à la Mer Noire. Le climat aride qui s'installe en Europe au Miocène, ainsi que l'apparition de la dépression salée pannonnique ont pu permettre l'extension des Limonium à l'Europe centrale et occidentale.

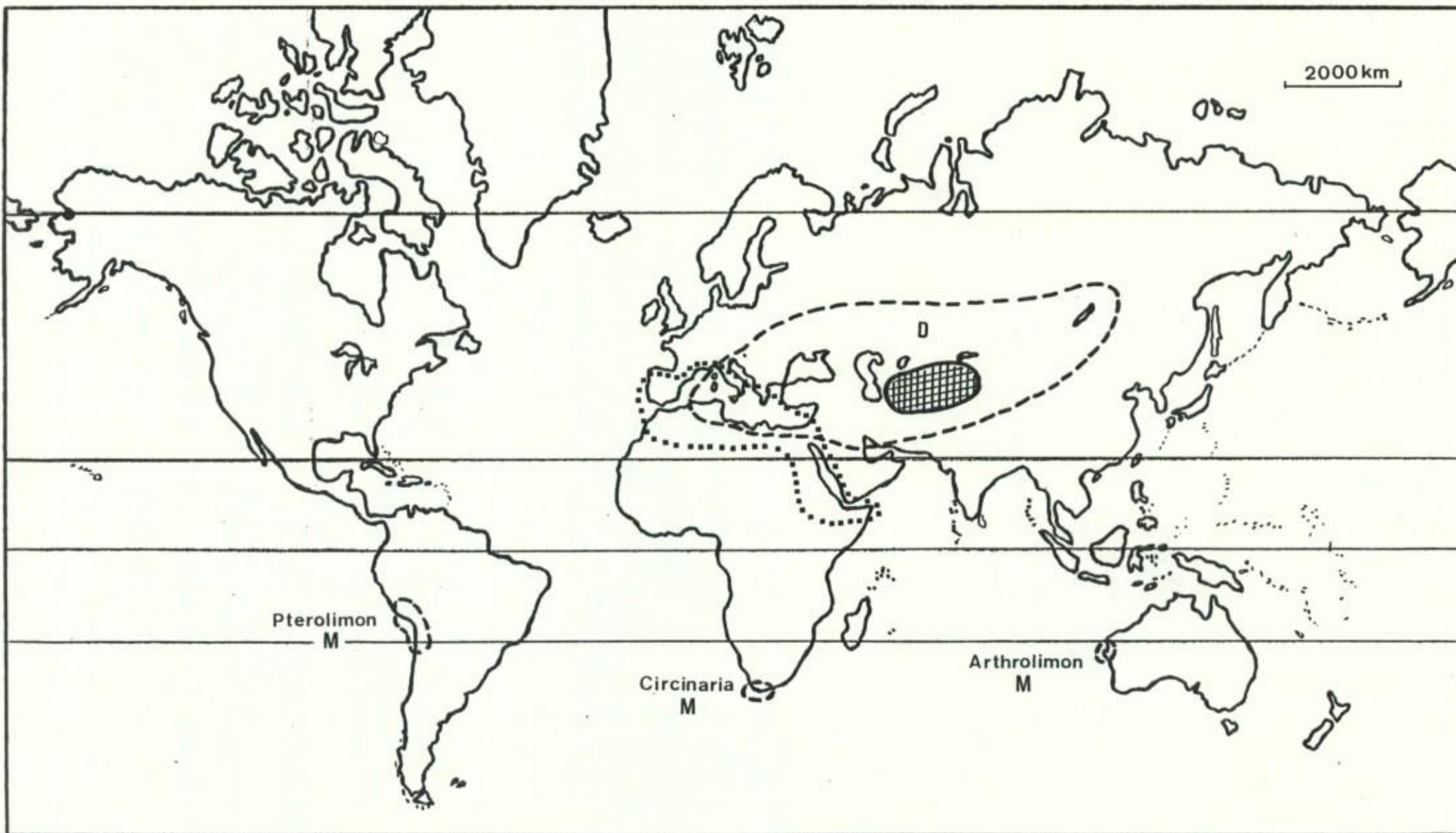


Fig. 15.- Distribution des *Limonium* (sensu lato) à stigmates capités ---,
 de *Limoniastrum* ; Centre d'origine des *Limonium* ### .
 D: pollen dimorphe , M = pollen monomorphe.

Mais il semble que le groupe ait trouvé en Méditerranée occidentale les conditions d'une diversification importante, puisque c'est dans cette région (Italie occidentale - Espagne orientale) que l'on observe, d'après Pignatti (1972), le plus grand nombre d'espèces (55).

Par la côte nord-africaine, Limonium a atteint les Iles Canaries, puis au sud, les Iles du Cap Vert. Les formes migrantes primitives du Tertiaire devaient être de petits buissons (Dolcher et Pignatti 1971). Des 20 espèces de Limonium trouvées aux Canaries (Kunkel & Sunding 1967), 16 sont endémiques, appartiennent aux sections apparentées Pteroclados et Ctenostachys et ont un port buissonnant. Le centre de diversité de ces deux sections est situé dans les Iles Canaries puisque 16 des 19 espèces du groupe s'y trouvent. Comme pour beaucoup d'endémiques canariennes, il s'agit d'un groupe ancien datant du Tertiaire, dont les ancêtres -originaires d'Asie centrale- ont disparu (Bramwell 1972). Son ancienneté est attestée par le port buissonnant, le nombre diploïde de chromosomes ($2n = 14$) et la constatation faite depuis longtemps que l'aire de ces palaeoendémiques est en régression.

A partir des Canaries ou des côtes marocaines, vraisemblablement par transfert à longue distance, la section Ctenostachys a atteint les Iles du Cap Vert où elle a différencié 2 espèces.

Une autre lignée évolutive, plus récente, s'étant propagée vraisemblablement durant le Pliocène et le Pléistocène, et appartenant à la section Limonium, a migré à partir des côtes du Maroc, vers le sud, atteignant les côtes de la Mauritanie (Cap Blanc) et du Sénégal (Cap Vert).

La section Jovibarba, représentée par une seule espèce endémique des Iles du Cap Vert, correspond sans doute à une divergence insulaire de la section Limonium dont elle est morphologiquement voisine.

Ces migrations vers le sud s'accompagnent d'une réduction du nombre des espèces (3 dans les Iles du Cap Vert et 3 sur la côte africaine).

A l'est du centre d'origine centre-asiatique, le nombre d'espèces de Limonium diminue rapidement : il n'est plus que de 8 en Mongolie et de 3 en Extrême-Orient (sud-est de la Chine, sud du Japon). Vers le sud-ouest de l'aire d'origine, quelques espèces ont atteint les côtes de la Mer Rouge et du Golfe Persique. A partir de la Méditerranée occidentale, des espèces d'origine récente, d'après Pignatti (1967), ont remonté le long des côtes atlantiques vers le Nord jusqu'en Ecosse et jusqu'au sud de la Scandinavie.

Limonium occupe donc une vaste aire continue eurasiatique, surtout tempérée, s'étendant du sud-ouest à l'Europe et du nord-ouest de l'Afrique, jusque dans l'est de la Chine et de la Sibérie, avec une extension tropicale dans les déserts situés autour de la Mer Rouge et dans le sud de l'Arabie.

Relativement à cette aire eurasiatique, Limonium montre dans sa distribution de vastes disjonctions que les phytogéographes actuels attribuent à la capacité générale qu'ont les Plumbaginaceae à se disperser à longue distance (Raven & Axelrod 1974).

B. DISJONCTIONS

1°) Disjonction Europe - Est Amérique du Nord (Amphiatlantique)

Sur les côtes orientales de l'Amérique du Nord, du Labrador au nord du Mexique, Limonium est représenté par un complexe tétraploïde ($2n = 36$) de 6 "espèces" décrites autrefois par Blake (1916) et rassemblées lors d'une révision récente (Luteyn 1976) en une seule espèce très variable : L. carolinianum (Walter) Britton.

Limonium carolinianum montre une condition dérivée dans son système de reproduction. Il s'agit d'une espèce autogame et monomorphe dérivée d'une espèce autoincompatible et dimorphe pour le type de stigmate et de pollen. (fig. 43) L'espèce ancestrale est sans doute L. vulgare L. de l'Europe qui, comme beaucoup d'autres espèces, a pu migrer à travers l'Atlantique Nord, lequel -durant tout le Tertiaire- a été beaucoup plus étroit qu'actuellement et parsemé d'îles. En outre, comme le suggère Raven (1972) durant des millions d'années après la séparation définitive de l'Europe et de l'Amérique du Nord, des oiseaux ont pu assurer le transfert des semences. La colonisation des îles de l'Océan Atlantique a pu être assurée de la même manière aux Bermudes (L. lefroyi Helms.), aux Bahamas (L. bahamense (Griseb.) Britton), ou à Haïti (L. haïtienne Blake), soit par introduction directe à partir de l'Europe soit, plus récemment, à partir des populations américaines.

2°) Disjonctions liées à la présence de Limonium dans l'hémisphère

Sud (Transtropicales - Transocéaniques)

Les Limonium de l'hémisphère sud présentent évidemment, par rapport à l'aire eurasiatique, des disjonctions transtropicales spectaculaires. Entre eux, les Limonium de l'hémisphère austral sont séparés par de vastes disjonctions transocéaniques. Il apparaît clairement

qu'il existe dans l'hémisphère austral, deux groupes de formes résultant de migrations à des moments différents de l'histoire des Plumbaginaceae.

Le premier groupe est archaïque, constitué d'espèces appartenant à 3 sections remarquablement isolées morphologiquement des autres sections du genre; ces sections ont un caractère endémique et relictuel : section Circinaria, 4 espèces en Afrique du Sud (Province du Cap) caractérisées par leurs grandes fleurs; section Pterolimon, 2 espèces dans les régions désertiques du nord du Chili et du Pérou, avec un calice à longue arête plumeuse; section Arthrolimon, une espèce sur la côte occidentale de l'Australie, avec un calice sans nervure et une corolle gamopétale. (Fig. 15). Ces Limonium ont en commun d'avoir des stigmates capités, caractère qui ne se rencontre que chez un nombre limité d'espèces d'Asie centrale, regroupées maintenant au sein de quelques petits genres (Goniolimon, Cephalorrhizum, Aeniopsis, Dictyolimon, Limoniopsis, Ikonnikovia)

Les pollens des sections Circinaria, Arthrolimon et Pterolimon, ont une ornementation fort semblable qui ne se rencontre pas dans les autres sections (Baker 1953) et suggèrent donc un ancêtre commun. Le port buissonnant (Pterolimon) ou sous-buissonnant (Circinaria) indique également l'ancienneté du groupe. Ces trois sections apparaissent donc comme des palaeoendémiques subsistant d'un rameau évolutif commun ancien, ayant migré au Tertiaire à partir du stock ancestral d'Asie centrale. Le fait que toutes les espèces de ces 3 sections soient monomorphiques, et donc autofertiles (Baker 1953), est un facteur d'adaptation à leur établissement après une dispersion à longue distance.

Pour d'autres groupes de plantes, telles les Restionaceae par exemple (Cutler 1972), cette vicariance tricontinentale (Afrique du Sud - Amérique du Sud - Australie) s'explique

par l'évolution divergente de populations appartenant à un stock commun ancestral gondwanien suite à l'isolement résultant de la dérive des continents. Il semble toutefois que l'origine récente des Caryophyllideae (Muller 1970), et à fortiori des Plumbaginales, exclue cette hypothèse au bénéfice de la dispersion à longue distance. Vu leurs caractéristiques particulières, leur endémisme, ces sections à stigmates capités devraient être, au même titre que leurs relatifs asiatiques, élevées au statut générique. Linchevski (1952) a d'ailleurs élevé au rang de genre (Bakerolimon) la section Pterolimon dont les deux espèces des déserts sud-américains (L. peruvianum Kuntze et L. plumosum (Phill.) Kuntze ont la caractéristique unique d'avoir les arêtes du calice plumeuses.

Les voies migratoires utilisées sont hypothétiques, mais il faut tenir compte de ce qu'au début du Tertiaire, un chapelet d'îles réunissait l'Amérique du Sud, l'Afrique du Sud et l'Antarctique et joignait l'Amérique du Sud et l'Australie et, qu'enfin, l'Afrique et l'Asie n'étaient séparées que par l'étroit chenal de Thétys. Dès lors, atteindre l'Afrique du Sud pour un groupe de plantes vivant aux abords de Thétys apparaît relativement aisé; de là, les Limonium ont pu gagner l'Amérique du Sud et, de là, l'Australie par l'Antarctique.

Les autres espèces australes s'intègrent parfaitement à deux sections plus évoluées dont l'aire principale est eurasiatique : il s'agit des sections Limonium (Afrique du Sud et Amérique du Sud) et Plathymenium (Australie orientale) qui ont dû migrer à des périodes plus récentes : fin du Tertiaire - Glaciations Quaternaires (Pignatti 1967). Les données les plus documentées sur ces migrations sont dues à Baker (1953⁴). Pour cet auteur, l'espèce Limonium vulgare a atteint d'abord, à partir du sud-ouest de la région méditerranéenne, les Açores où elle est représentée

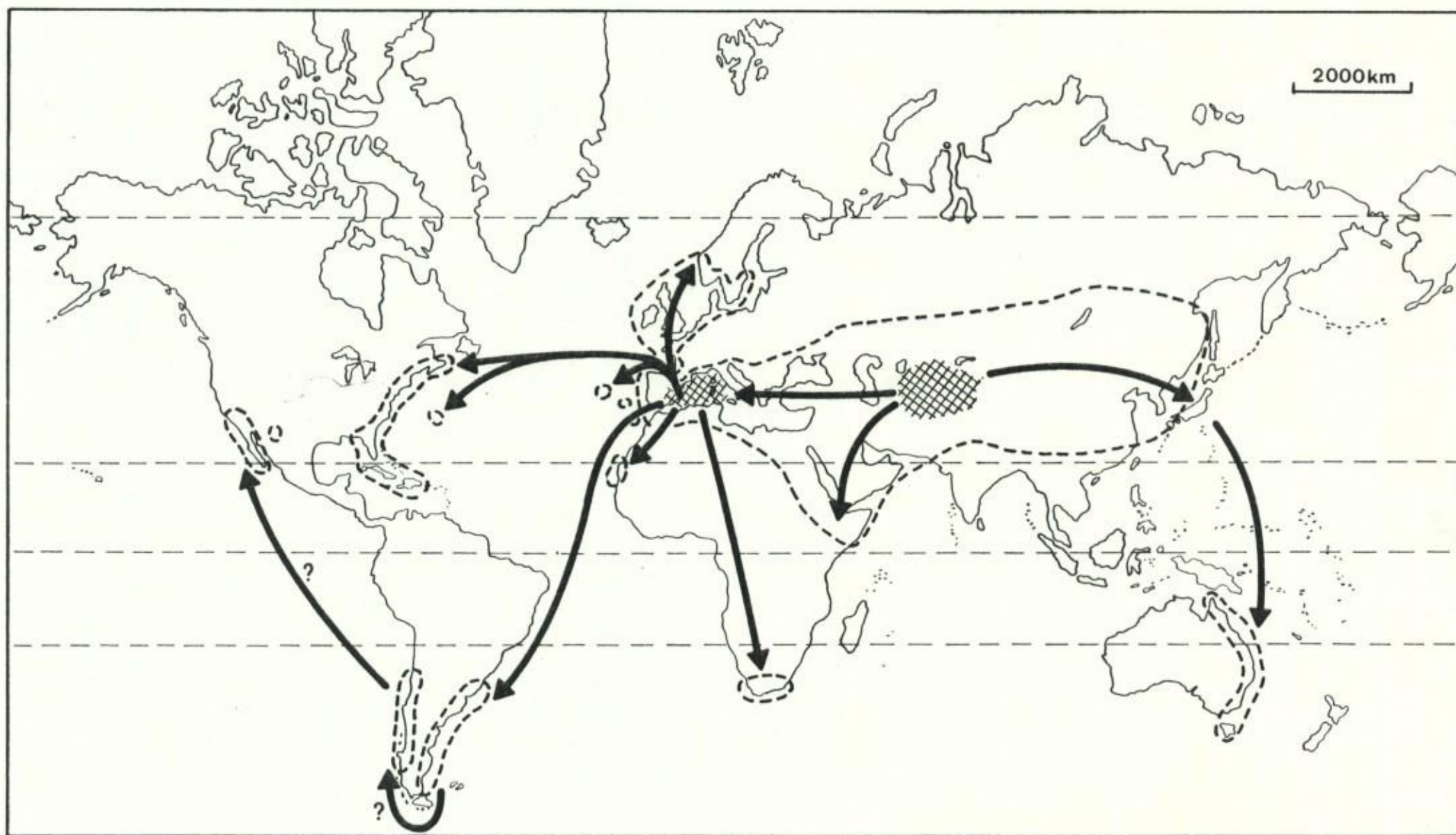


Fig. 16.- Distribution des *Limonium* (sensu lato) à stigmates filiformes et mouvements migratoires.

par des formes 4n et 2n (ce qui indiquerait l'ancienneté de la migration) de la sous-espèce macrocladon Salmon.

Les formes 2n sont ensuite passées sur la côte brésilienne pour se différencier en L. brasiliense (Boiss) Kuntze (diploïde et dimorphe). L. brasiliense aurait ensuite migré en Patagonie (L. patagonicum (Speg.) MacL.) puis serait remontée le long des rivages chiliens (L. guaicura) Kuntze. Pour Baker (1953²), L. guaicura est l'ancêtre de L. californicum (Boiss.) Heller de la côte pacifique de la Californie et du Mexique. La réussite du transfert à longue distance étant lié à l'acquisition de l'autogamie reflétée par le monomorphisme de cette espèce. De là, L. californicum a achevé sa migration par un ultime bond de plus de 300 km pour atteindre des stations salées désertiques du Nevada (L. limbatum Small) (Fig. 16).

Limonium australe (Spreng.) Kuntze de la côte orientale australienne et de la Tasmanie est très affine des espèces L. sinense (Gir.) Kuntze (Sud de la Chine) et L. japonicum (Sieb. et Zucc.) Kuntze (Sud du Japon, Corée) et a manifestement pour origine ces représentants extrême-orientaux de la section Plathymenium qui ont accompli un bond migratoire de plus de 4.000 km avant d'installer des populations autogames sur les rives australiennes (Fig. 16).

La dispersion à longue distance à partir de l'Asie centrale et occidentale vers l'Afrique du Sud par delà les tropiques permet d'expliquer la présence des 5 espèces endémiques de la section Limonium que l'on rencontre dans la Province du Cap (Fig. 16)

Le genre Limonium apparaît donc comme ayant des possibilités de migration et d'établissement très étendues. Ces possibilités sont liées à diverses caractéristiques : les graines sont enfermées dans des calices persistants munis de poils raides sur le tube et de sépales aristés leur permettant vraisemblablement un accrochage efficace

au plumage des oiseaux migrateurs. Le fait d'occuper des stations maritimes constitue pour de nombreuses espèces une condition évidemment favorable à leur transfert par les oiseaux migrateurs. Enfin, dans de nombreux cas, les espèces isolées sont autogames, ce qui représente un caractère adaptatif évident à la multiplication des populations à partir des premiers individus colonisateurs.

Ceci est clairement montré par le tableau statistique que j'ai établi à partir des données obtenues par Baker (1948) sur 112 espèces de Limonium. Ce tableau 2 montre clairement ($\chi^2 = 43.04$ $p < 0.00001$) que les espèces isolées de l'aire principale sont beaucoup plus souvent autogames que les espèces incluses dans cette aire (67% contre 6% respectivement).

C. L'EVOLUTION CHEZ LIMONIUM :
L'EXEMPLE DES LIMONIUM DE L'OUEST MEDITERRANEEN.

Les Limonium de la Méditerranée Occidentale constituent un groupe complexe en voie d'évolution active qui a fait l'objet d'études approfondies. Pour Pignatti (1963) et Dolcher et Pignatti (1971), la formation de la Méditerranée au début du Tertiaire (Paléocène -65 à - 60 millions d'années) a été un facteur décisif dans la différenciation des espèces des rochers et falaises maritimes. Ces espèces du Tertiaire étaient des suffrutex. Les espèces des sables côtiers et des prés salés seraient plus récentes (glaciaire ou postglaciaire) car les variations du niveau des mers durant le dernier interglaciaire avaient détruit ce type de stations et, par conséquent, les espèces qui s'y trouvaient (Pignatti 1963). A partir d'une étude caryologique, morphologique et écogéographique, les deux auteurs précités proposent un schéma évolutif pour les Limonium de la région (Fig. 17).

Les espèces continentales des steppes enrochées sont diploïdes, le plus souvent suffrutescentes et ont

	Espèces exclues de l'aire eurasiatique	Espèces incluses dans l'aire eurasiatique
Monomorphes (Autogames)	20 (67 %)	5 (6 %)
Dimorphes (Allogames)	10 (23 %)	77 (94 %)
	$\chi^2_1 = 43,04 ***$	

TAB. 2 : Distribution géographique et mode de reproduction chez Limonium

	<u>PLOIDIE</u>		<u>DISTRIBUTION</u>	
	2n	3n,4n	Microendémique	Plus large
Stations sèches continentales	8 (8)	0 (9)	8 (15)	0 (2)
Rochers littoraux	5 (10)	8 (15)	9 (13)	6 (11)
Plages, prés salés	1 (9)	6 (15)	0 (10)	7 (13)

Tab. 3 : Niveaux de ploïdie et modes de distribution géographique en relation avec les trois principaux types de milieux occupés par Limonium en Méditerranée occidentale. Compilé d'après Dolcher et Pignatti 1971 et Erben 1978 (nombres entre parenthèses).

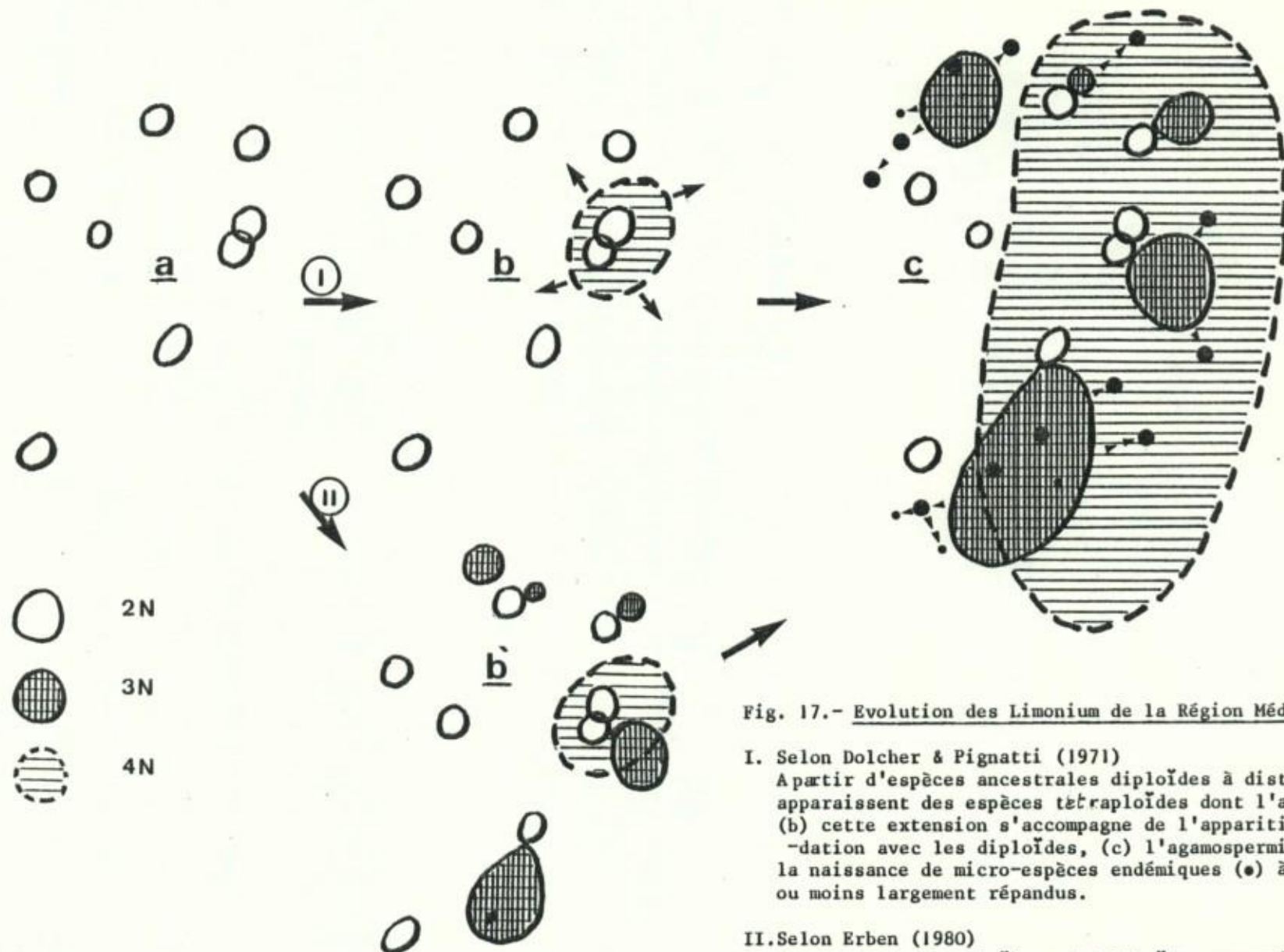


Fig. 17.- Evolution des *Limonium* de la Région Méditerranéenne.

I. Selon Dolcher & Pignatti (1971)

Apartir d'espèces ancestrales diploïdes à distribution limitée (a) apparaissent des espèces tétraploïdes dont l'aire s'étend (b) cette extension s'accompagne de l'apparition de triploïdes par hybridation avec les diploïdes, (c) l'agamospermie des triploïdes favorise la naissance de micro-espèces endémiques (•) à partir des triploïdes plus ou moins largement répandus.

II. Selon Erben (1980)

Les espèces tétraploïdes et triploïdes apparaissent simultanément dans l'aire des diploïdes et vont occuper des aires plus ou moins vastes selon leur amplitude écologique. L'agamospermie des triploïdes favorise la naissance de microespèces endémiques (•)

des aires très limitées. Ce sont des micropalaeoendémiques d'origine tertiaire. Ces espèces diploïdes sont à l'origine des espèces tétraploïdes souvent à large distribution, telle L. vulgare qui va migrer le long des côtes atlantiques de l'Europe. Dans la région Méditerranéenne, les rétro-croisements des tétraploïdes avec des diploïdes ancestraux ou non donneront naissance aux espèces triploïdes. Seules les formes triploïdes apomictiques pourront se maintenir, la reproduction agame provoquant l'apparition de formes voisines difficilement discernables. En surimposant les caractéristiques écomorphologiques, on peut concevoir la séquence évolutive suivante (Fig. 17). Les espèces suffrutescentes diploïdes continentales d'origine asiatique ont donné des formes diploïdes ou triploïdes de ports variables (suffrutex- herbes vivaces) dans les stations maritimes rocheuses, des formes triploïdes ou tétraploïdes herbacées et vivaces sur les plages et dans les prés salés. Dans les steppes et déserts continentaux, la souche suffrutescente ancestrale a différencié des espèces diploïdes en coussinets. Les résultats analytiques de Dolcher et Pignatti (1971) sont résumées au tableau 3.

Certaines généralisations de Dolcher et Pignatti ne sont pas toujours vérifiées. Par exemple, les comptages chromosomiques récents de Erben (1978) montrent que les espèces strictement continentales (pour le sud-ouest méditerranéen) peuvent être triploïdes ou diploïdes : sur 17 espèces, 8 sont diploïdes et 9 sont triploïdes. D'autre part, plusieurs espèces des sables côtiers de cette même région peuvent être diploïdes.

Le tableau 3 compilé à partir des données de Erben (1978) montre que dans la région étudiée, la répartition des espèces $2n$ et $3n$ ne diffère pas statistiquement dans les 3 types de stations (continent, sables maritimes, rochers maritimes):
 $\chi^2 = 0,36: NS.$

Les nombreuses hybridations qu'exige le schéma évolutif de Dolcher et Pignatti (1971) ont pu se produire à une époque relativement récente, notamment lors de l'assèchement de la

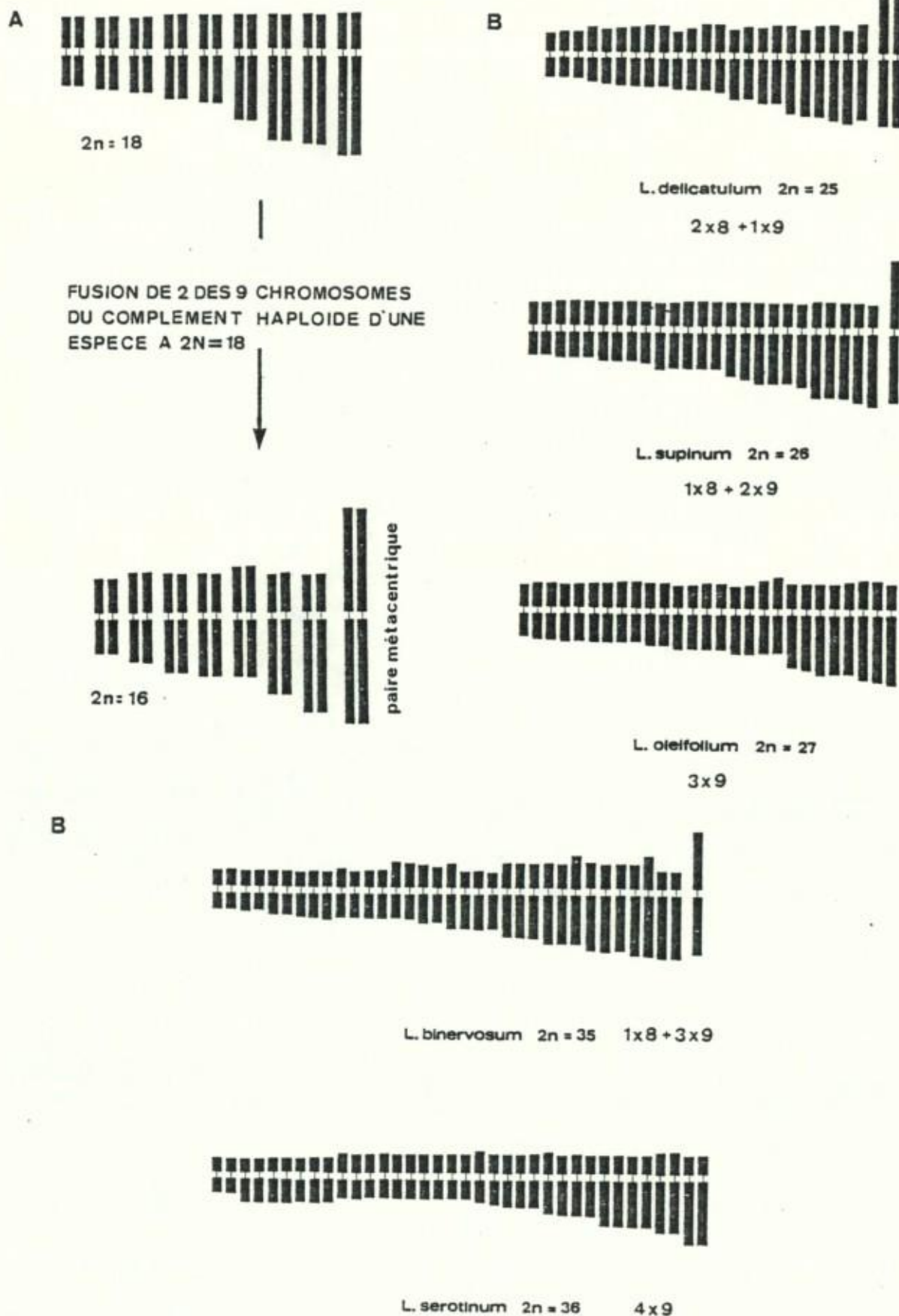


Fig.18.- Evolution chromosomique chez *Limonium*.

A. passage d'un génome à n = 9 à un génome à n = 8 par fusion de deux chromosomes. B. Constitution génomique de quelques espèces méditerranéennes de *Limonium* triploïdes et tétraploïdes. D'après Erben 1978

Méditerranée, il y a plus ou moins 8 millions d'années (Hsu, 1972). Celui-ci a permis la mise en contact et l'hybridation de nombreux taxa, autrefois isolés par la Mer. Le remplissage postérieur de la dépression aurait isolé une série de populations de nature hybridogène et/ou polyploïde, ce qui explique les nombreux cas de variation continue observés dans la région et partant, la difficulté à définir clairement des taxa.

Dans sa monographie sur les Limonium du sud-ouest méditerranéen, Erben (1978) a remarquablement explicité les mécanismes de l'évolution chromosomique de ce groupe.

Au sein des sections Limonium, Polyarthrion et Schizhymenium qui regroupent plus de 90 % des espèces de la région, les nombres chromosomiques de base sont 8 et 9. Les caryogrammes des espèces à 16 chromosomes sont caractérisés par la présence d'une paire métacentrique particulièrement grande (Fig. 18). Ces 2 chromosomes résulteraient de la soudure de 4 chromosomes chez des espèces à $2n = 16$ (dysploïdie descendante). L'intérêt de ce grand chromosome est qu'il permet de détecter la présence du génome à 8 chromosomes dans les espèces triploïdes et tétraploïdes.

Erben a pu montrer ainsi que les $3n$ à 25 chromosomes sont constitués de 2 génomes à 8 chromosomes et d'un génome à 9 chromosomes, les $3n$ à 26 comportent un génome à 8 chromosomes et 2 génomes à 9 chromosomes. Les espèces à 27 chromosomes comportent 3 génomes à 9 chromosomes. Des observations semblables peuvent se faire sur les $4n$ et les $5n$. Deux hypothèses peuvent être avancées pour la formation des $3n$. Selon l'hypothèse de Dolcher et Pignatti (1971) (cf. ci-dessus), les espèces $3n$ résulteraient d'hybrides entre espèces $2n$ et espèces $4n$. Contre cette hypothèse, il y a

que les espèces $4n$ sont peu nombreuses par rapport aux espèces $3n$. En outre, les tétraploïdes sont des plantes côtières répandues surtout dans les régions tempérées plus froides. Donc, les possibilités de croisement entre espèces $4n$ et espèces $2n$ apparaissent limitées (Erben 1978).

Il semble donc que la fécondation entre gamètes non réduits ($2n$) et gamètes normaux soit plus probable. Des analyses de méiose ont mis en évidence la formation de gamètes non réduits chez Limonium (d'Amato 1949). Les triploïdes ainsi formés ont une fertilité pollinique extrêmement réduite (quelques %) mais une bonne fructification sera assurée par l'apomixie. Le sud-est de l'Espagne apparaît comme le centre d'origine de ces polyploïdes; c'est là en effet que les espèces diploïdes sont les plus nombreuses (10 sur 17). D'après les données actuelles, il semble que les espèces à 18 chromosomes soient plus répandues (Méditerranée occidentale jusqu'à l'Afghanistan) que les espèces à 16 chromosomes non encore signalées en Méditerranée orientale.

Toutefois, la documentation caryologique est quasi nulle pour la partie asiatique de l'aire de Limonium. En Europe, le degré de polyploïdie augmente vers le Nord, le long des côtes atlantiques où, à part L. bellidifolium (Gouan) Dumort. qui a 18 chromosomes, toutes les espèces sont tétraploïdes (L. multiflorum Erben - L. binervosum (C.E.Sm) Salmon - L. dodartii Girard - L. serotinum (Reichenb.) Erben - L. vulgare, Mill). L'espèce la plus nordique (Scandinavie, Labrador), L. humile Mill, est hexaploïde ($2n = 54$).

Dans une étude des Goniolimon de la flore égéenne, Runemark (1974) a montré que le caryogramme de Goniolimon sartorii Boiss ($2n = 34$, tétraploïde) possède 2 grands chromosomes métacentriques. A la lumière des données de Erben (1978), il paraît logique de conclure que le génome de G. sartorii est composé de deux génomes à 9 chromosomes et de 2 génomes à 8 chromosomes. On peut aussi

inférer de cette conclusion que des espèces à $2n = 16$ existent ou, tout au moins, ont existé dans la région méditerranéenne orientale.

En conclusion, le genre Limonium tout au long de son histoire montre des potentialités évolutives très variées qui lui ont permis d'occuper une aire générale quasi-cosmopolite, grâce à ses facultés de migration et d'installation après dispersion à longue distance. Cependant, beaucoup d'espèces de Limonium n'occupent que des aires limitées et sont des paléo ou des néoendémiques. L'aire des espèces à distribution étendue n'est jamais continue et est constituée de fragments dispersés. Ceci résulte des exigences écologiques particulières (sols salés, sols gypsifères, terrains arides) liées à la faible capacité concurrentielle du genre. D'une manière générale, Limonium occupe les stations où les plantes à croissance lente sont favorisées (Erben 1978).

L'histoire générale du genre est difficile à reconstituer mais il est clair, lorsque l'on considère les résultats obtenus par Erben, que les méthodes de la cytologie et de la génétique des populations pourraient éclairer les problèmes posés par l'origine des groupes disjoints.

3323. ACANTHOLIMON

Acantholimon et Armeria apparaissent comme des genres vicariants occupant respectivement la partie orientale et la partie occidentale de l'aire principale de Limonium (Fig. 14).

Les Acantholimon occupent une aire continue qui s'étend de la Grèce au Tibet occidental, c'est-à-dire comprenant la Grèce, le Proche-Orient, le Moyen-Orient, l'Iran, le Turkestan, le Beloutchistan, l'Afghanistan, le Pakistan du Nord-Ouest. La plus forte concentration d'espèces se trouve

dans le sud-est de la Mer Caspienne et dans la région formée par l'Asie centrale soviétique et l'Afghanistan (Fig. 19). Cette dernière région, qui est le centre de diversité du genre et où la plupart des espèces primitives se rencontrent (Hedge & Wendelbo 1970), doit être considérée comme le centre d'origine des Acantholimon.

L'écologie des Acantholimon a été décrite par Mobayen (1964). Acantholimon occupe des stations arides de haute altitude s'élevant souvent jusqu'à 3.500, 4.000 m et descendant rarement plus bas que 1.000 m. Il se rencontre donc sur des rochers, des pentes pierreuses, des sols squelettiques aux expositions ensoleillées, dans un climat très sec en été, avec des températures extrêmes. C'est un genre xérophyte par excellence : port en coussinet, feuilles en rosette basilaire, rigides et épineuses (sclérophyllie) (Fig. 6); dans cette même région, il montre une grande convergence de forme avec les Astragalus. La section Tragacanthina est la plus adaptée à la sécheresse et occupe la partie orientale de l'aire quasi exclusivement asiatique de Acantholimon.

Bien que riche de nombreuses espèces, le genre Acantholimon n'occupe qu'une aire relativement restreinte comparativement à l'aire subcosmopolite occupée par Limonium et Armeria. Toutes les espèces turques examinées par Bokhari (1972¹) sont dimorphes pour le pollen et les stigmates et hétérostyles assurant donc une fécondation croisée. Le monomorphisme secondaire qui a permis l'établissement après dispersion à longue distance chez Limonium et Armeria ne s'est pas produit, d'après les documents actuels, chez Acantholimon. Souvent, Acantholimon possède des calices peu velus et non aristés, n'assurant par là qu'une dispersion zoochore peu efficace, alors que les calices velus et aristés des Limonium et des Armeria ont certainement favorisé leur dispersion. Ces deux caractères sont sans doute liés à la faible dispersion relative d'Acantholimon.

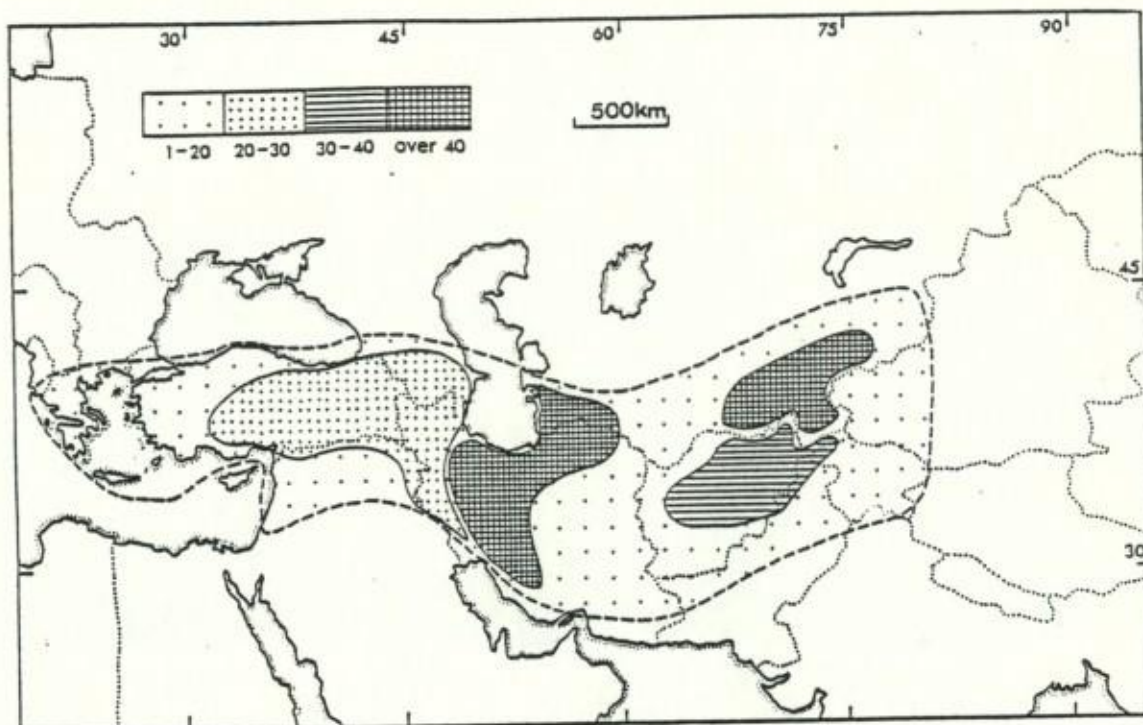


Fig. 19.- Fréquence des espèces et distribution de *Acantholimon*
(D'après Hedge & Wendelbo, 1970).



Fig. 20.- A : *Chaetolimon setiferum*, intermédiaire entre *Goniolimon* et *Acantholimon*
B-C : *Limonium* à inflorescences condensées subcapituliformes :
Limonium flexuosum et *Limonium chrysocomum*

Source iconographique: Linchevsky 1952

L'origine des Acantholimon est à rechercher parmi les Limonium qui, comme eux, possèdent des stigmates capités (Fig. 6) et ont été récemment répartis entre des genres pauci-spécifiques et relativement peu distincts à distribution essentiellement asiatique.

Un intermédiaire, parfait selon Labbé (1962) sur les plans morphologique et anatomique entre le plus répandu de ces genres, Goniolimon (+ 20 espèces) et Acantholimon est fourni par Chaetolimon setiferum (Bge) Lincz. Il semble que Chaetolimon setiferum soit un descendant direct de Goniolimon. La nature indécise de cette espèce est reflétée par le fait qu'elle a été placée tantôt dans le genre Acantholimon (A. setiferum, Bge - Bunge 1872), tantôt dans le genre Limonium (L. setiferum (Bge) Labbé - Labbé 1962) (Fig. 20).

Le genre Acantholimon a été pulvérisé en de nombreuses espèces : 165 dans la dernière monographie du genre due à Rechinger et Schiman-Czeika (1974); la plupart sont des endémiques à aire restreinte. L'habitat montagneux d'Acantholimon est évidemment favorable à l'isolement écogéographique et, par conséquent, à un processus de spéciation actif.

La morphologie de l'inflorescence est très variable chez Acantholimon et on peut discerner une nette tendance vers la simplification et la compacité de l'inflorescence. A partir du type primitif ayant une inflorescence en panicule, une première tendance évolutive mène à des espèces à épis plus ou moins condensés, une seconde tendance passe par des espèces à cyme plus ou moins contractée pour aboutir à des espèces ayant un capitule involucre. La figure 21 illustre cette évolution. La plupart des espèces de la section Armeriopsis ont un capitule involucre semblable à celui rencontré chez Armeria; Acantholimon ecae Aitch. et A. scabiosum Mobayen en sont les exemples les plus achevés.

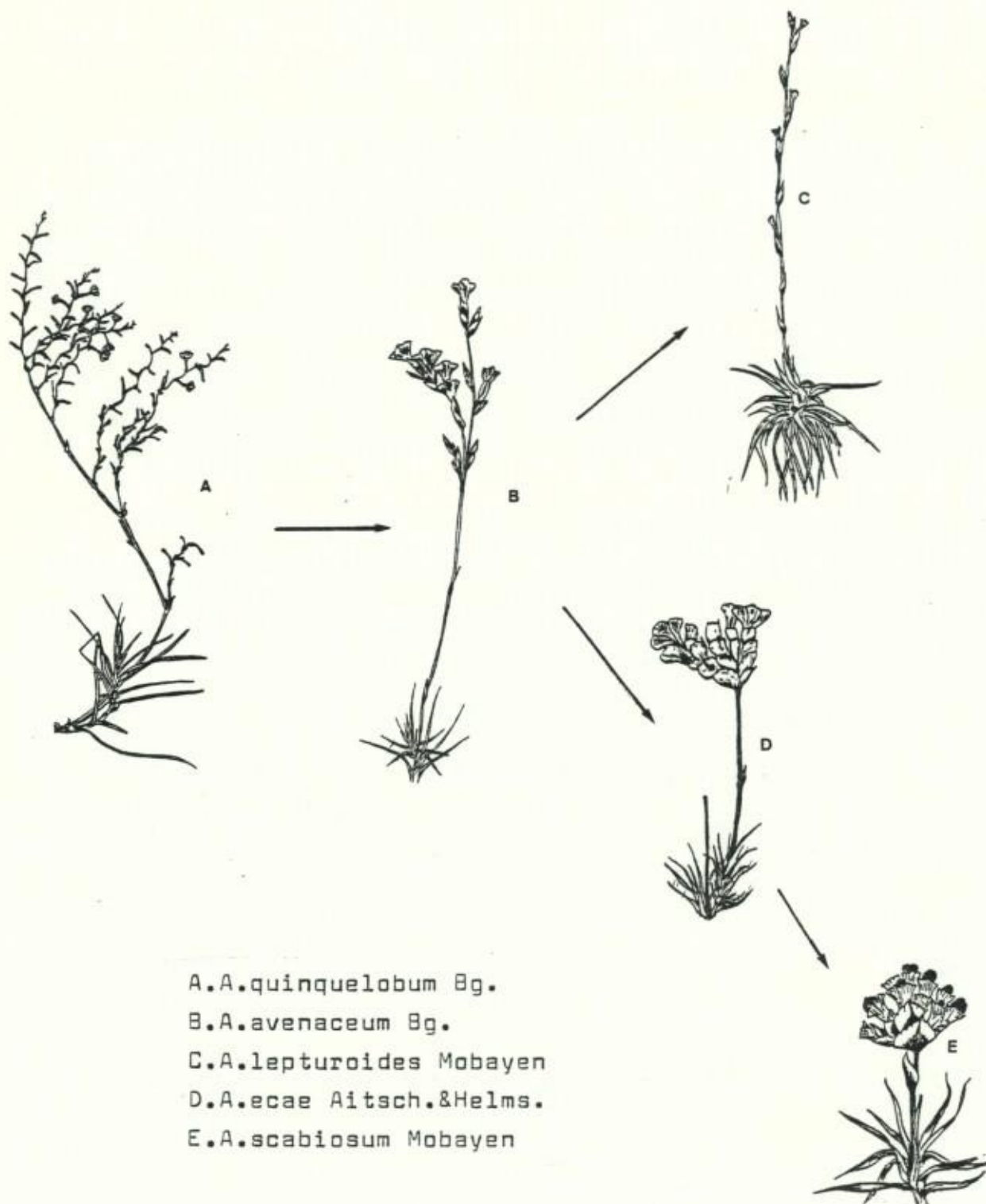


Fig. 21.- Evolution de l'inflorescence chez Acantholimon

Sources iconographiques: Linchevsky (1952), Mobayen (1964).

Comme certains de ces Acantholimon à capitule occupent la partie occidentale de l'aire de distribution du genre, il est tentant d'y voir, ainsi que l'a fait Mobayen (1964), des formes de passage morphologiques et géographiques vers le genre Armeria à distribution occidentale.

Toutefois, les études de Baker (1953¹) sur le système de reproduction des Limonioideae l'ont amené à conclure que les espèces à stigmate capité et les espèces à stigmates filiformes appartiennent à des lignées évolutives différentes. Cette opinion vient de ce que les caractères corrélés liés au dimorphisme pollinique et stigmatique résultent de l'action de blocs géniques mutuellement adaptés et qui sont hérités ensemble. Un système aussi complexe est peu susceptible de se produire à plusieurs reprises dans l'évolution. D'autre part, il est difficile de considérer les Acantholimon à feuilles linéaires et étroites comme des ancêtres des groupes d'Armeria à feuilles lancéolées, élargies jusqu'à 2 cm, tel Armeria pseudarmeria (Murray) Mansfeld. En outre, de nombreux Limonium à stigmates linéaires tels Limonium flexuosum (L.) Kuntze et L. chrysocomum (Kar. et Kir.) Kuntze, montrent une nette tendance à la contraction de l'inflorescence en cyme capituliforme (Fig. 20). Les comptages chromosomiques chez Acantholimon sont rarissimes; il semble que le nombre diploïde soit 16 (Baker 1948) soit un nombre de base de 8. Chez Armeria, le nombre de base est 9, comme l'indiquent de nombreux comptages (entre autres Donadille 1967). Ce nombre de base est très fréquent chez Limonium (Erben 1978). Il paraît donc plus logique de rattacher directement les Armeria aux Limonium à stigmates filiformes, plutôt qu'à Acantholimon et de faire dériver les Acantholimon des "Limonium" à stigmates capités.

3324. ARMERIA

Selon les arguments développés précédemment à propos des Acantholimon, il faut rechercher l'ancêtre des Armeria parmi les Limonium à stigmates filiformes montrant une contraction de l'inflorescence en cyme compacte. Ces formes existent aussi bien en Asie centrale (Fig. 20) que dans la région méditerranéenne (Fig. 20). On est donc amené à considérer les Armeria et les Acantholimon comme des viciariants respectivement dans la partie occidentale et dans la partie orientale de l'aire du complexe générique Limonium considéré sensu lato. La zone de contact entre les deux genres se trouve en Grèce orientale et en Asie Mineure, mais malgré une grande convergence morphologique entre certains Acantholimon et Armeria, aucun hybride naturel n'a été signalé dans la littérature. Il est vrai que les nombres chromosomiques des deux genres sont différents ($2n = 18$ chez Armeria, $2n = 16$ chez Acantholimon) et, qu'en outre, Armeria paraît incapable de polyploïdie puisque les nombreux comptages effectués révèlent invariablement le même nombre diploïde (Fig. 22) (Donadille 1967, Suda 1969, Dale 1980).

Le genre Armeria est, avant tout, européen. Ailleurs, on le rencontre le plus souvent dans des stations littorales ou sublittorales, en Afrique du Nord (du Maroc à la Tunisie), au Proche-Orient (Turquie, Liban), dans les régions arctiques de l'Amérique du Nord et de la Sibérie, sur la côte ouest de l'Amérique du Nord (jusqu'en Californie) et, enfin, en Amérique du Sud, des Andes chiliennes à la Terre de Feu (Fig. 14).

De petites populations étonnamment isolées de l'aire principale existent en Amérique du Nord : autour du Lac Atabaska (Lawrence 1947) au Canada et à la Hoosier Pass, dans les Rocheuses du Colorado vers 4.000 mètres (Baker 1953⁴). En Asie centrale, Armeria est signalé dans la zone alpine des montagnes frontalières entre la Sibérie et la Mongolie

(Shteinberg 1952). Enfin, l'île de Madère possède une espèce endémique, A. maderensis Boiss. La carte de distribution d'Armeria est donnée à la figure 14; elle montre qu'Armeria est présent sous des climats tempérés chauds à polaires et ne dépasse pas les latitudes de 30°N et 30°S.

Les premières statistiques établies par Maury (1889) sur la distribution des différentes "espèces" d'Armeria décrites à son époque montrent qu'Armeria est un genre européen surtout diversifié dans la Péninsule Ibérique : sur les 60 "espèces" répertoriées, 44 sont européennes et 27 d'entre elles dont 20 endémiques existent en Espagne et au Portugal.

Les statistiques (tab. 4) établies à partir de données plus récentes (principalement Bernis 1952, Pinto da Silva 1972, Donadille 1972-1973) confirment, quelle que soit la conception de l'espèce de ces auteurs, que la grande majorité (+ 85%) des taxa se trouvent dans la région méditerranéenne avec un centre géosystématique évident dans la Péninsule Ibérique. Selon les données de Pinto da Silva (1972) un plus grand nombre d'espèces (21) se trouvent dans la partie occidentale de la péninsule par rapport à la partie orientale (9 espèces seulement). Il est vrai qu'Armeria est absent des stations côtières et subcôtières de la quasi-totalité de la côte orientale de l'Espagne; seul A. ruscinonensis Girard occupe quelques stations dans le nord de la côte catalane (Fig. 22). Cette absence, ainsi que celle observée aux Baléares, n'est pas expliquée actuellement. Bernis (1952) l'attribue à la prédominance des terrains calcaires dans ces deux contrées mais de nombreuses espèces d'Armeria ne sont pas calcifuge et cette explication ne peut être retenue.

Les régions à climat méditerranéen atlantique (Portugal , nord-ouest de l'Espagne) correspondent à l'optimum écogéographique du genre Armeria. C'est là

en effet, que les Armeria montrent le plus de diversité et sont représentés par les espèces les plus luxuriantes (Bernis 1953) : espèces à ramifications allongées ayant un port de buisson nain (A. berlegensis Daveau, A. welwitschii Boiss, A. pubigera - (Desf.) Boiss; A. splendens - (Lag. & Rodr.) Webb); espèce sous-buissonnante à grandes feuilles larges, à gros capitule telle A. pseudarmeria (Murray) Mansfeld. Ces espèces à port de sous-buisson sont vraisemblablement celles qui se rapprochent le plus des types ancestraux.

Si l'on se rapporte aux révisions taxonomiques récentes (Pinto da Silva 1972, Donadille 1969, 1972, 1973, Moore & Yates 1974), une seule des 46 espèces du genre, A. maritima (Mill.) Willd. sort résolument du domaine méditerranéen pour étendre largement l'aire du genre dans l'hémisphère nord et dans le sud de l'Amérique du Sud (carte de la fig. 14). Le genre a été divisé en deux sections qui paraissent naturelles : la section Macrocentron (10 espèces), à éperon calicinal long et fin (Fig. 12) est strictement méditerranéenne et paraît archaïque par rapport à la section Plagiobasis (36 espèces dont A. maritima) à éperon calicinal court et trapu.

L'origine méditerranéenne des Armeria ne fait donc guère de doute. Les faibles différences morphologiques entre la plupart des espèces, l'existence de nombreux intermédiaires interspécifiques, la possibilité d'obtenir des F1 robustes entre des espèces géographiquement éloignées et morphologiquement distinctes (Baker 1954, Lefèbvre 1974) indiquent que le genre est relativement récent et confirment l'opinion de Bernis (1953) selon laquelle il ne serait pas apparu avant la fin du Paléogène. Durant le Tertiaire, le Bassin Méditerranéen a été caractérisé par un climat tempéré chaud avec un été sec (Pignatti 1978). Ces conditions climatiques ne sont pas incompatibles avec l'écologie d'Armeria et,

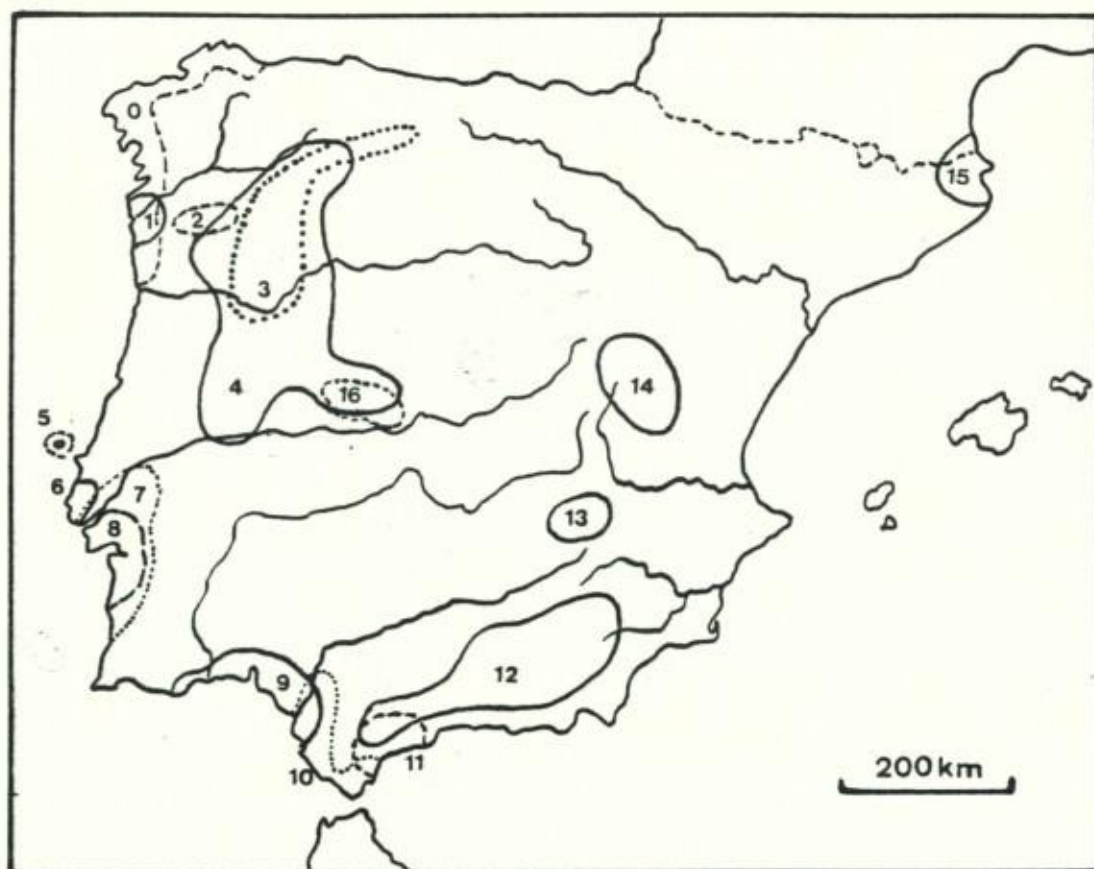


Fig. 23.- Distribution de 18 endémiques ibériques d'*Armeria*

0 : *A. Pubigera* (Desf.) Boiss; 1 : *A. humilis* (Link) Schultes subsp. *odorata* (Samp) P. Silva; 2 : *A. humilis* subsp. *humilis*; 3 : *A. Langei* Boiss subsp. *deveauxi* (Coutinho) P. Silva; 4 : *A. eriophylla* Willk; 5 : *A. berlengensis* Daveau ; 6 : *A. pseudarmeria* (Murray) Mansfeld; 7 : *A. pinifolia* (Brot.) Hoffmanns & Link; 8 : *A. rouyana* Daveau; 9 : *A. velutina* Welw.; 10 : *A. hirta* Willd.; 11 : *A. colorata* Pau; 12 : *A. villosa* Girard; 13 : *A. quichiotis* (Gonzales-Albo) Lawrence; 14 : *A. trachyphylla* Lange; 15 : *A. ruscinonensis* Girard. D'après Bernis 1952.

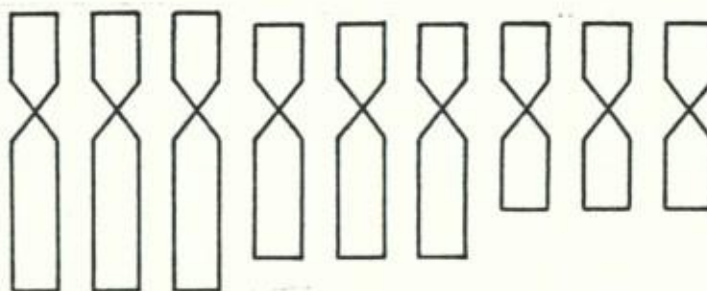


Fig. 22.- Caryogramme d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. d'après Dale (1980).

comme pour Limonium, il est probable que l'assèchement de la Méditerranée à la fin du Miocène (HSU 1972), il y a 8 millions d'années, a dû favoriser l'extension et la diversification d'un genre strictement héliophyte, le plus souvent xérophyte, adapté aux sols squelettiques ou sableux des éboulis, des rochers, des zones salées et n'occupant que des stations à végétation ouverte ou basse. Les 3/4 des espèces méditerranéennes d'Armeria (34 sur 45) ont une aire restreinte accusant leur endémisme. Certaines d'entre elles sont des microendémiques confinées à quelques stations. La figure 23 montre la distribution de certaines de ces espèces. Déterminer lesquelles de ces espèces sont paléoendémiques ou néoendémiques est, pour une part spéculatif. Il paraît cependant logique de considérer les espèces endémiques bien distinctes de la section Macrocentron confinées actuellement dans le sud-ouest de la Péninsule Ibérique, comme des paléoendémiques ayant trouvé refuge dans cette région lors des glaciations du Quaternaire. D'autre part, les brassages et mouvements de flores du Quaternaire ont certainement donné naissance à des populations nouvelles à partir desquelles des espèces néoendémiques se sont isolées. Dans ce cas, il doit s'agir d'endémiques à caractères morphologiques peu différenciés, telles les nombreuses endémiques orophytes de l'Espagne.

L'extension d'Armeria dans tout l'hémisphère Nord est liée aux glaciations du Quaternaire. Pendant la dernière partie du Tertiaire (Miocène-Pliocène), l'aridité croissante du climat en Europe et en Asie centro-occidentale ainsi que l'apparition d'une série de vastes dépressions saumâtres dans ces régions (bassins aralo-caspien, pontique, pannonique) ont pu y favoriser l'expansion du genre mais il n'existe pas de données paléontologiques appuyant cette hypothèse.

Ce qui, par contre, est avéré c'est que Armeria est largement répandu dans toute l'Europe durant les glaciations du Quaternaire et que les alternances de périodes glaciaires et interglaciaires ont provoqué des mouvements Nord-Sud des populations d'Armeria. Des calices et pollens fossiles ont été trouvés dans de nombreux dépôts de l'âge glaciaire et notamment datés de la dernière glaciation à une époque où l'Europe occidentale et centrale est couverte d'une végétation ouverte de type toundra (Weber 1914, Iversen 1940, Szafer 1945, Baker 1948⁴, Woldstedt 1961, Godwin 1961, etc...). A partir de l'Europe, les populations du Quaternaire ont pu migrer vers l'Est à travers la Sibérie et passer en Amérique du Nord par l'isthme de Bering, achevant ainsi leur distribution dans l'hémisphère boréal. Le peuplement du sud de l'Amérique du Sud s'est accompli à partir de matériel nord-américain après dispersion à longue distance. Les populations sud-américaines ne montrent pas de différences avec leurs ancêtres de l'hémisphère nord (Moore & Yates 1974), ce qui tend à montrer le caractère récent, glaciaire ou post-glaciaire de cette migration Nord-Sud.

Les populations si remarquablement isolées signalées précédemment sur le continent nord-américain (Lac Atabaska, Colorado) et asiatique (Région du Lac Baïkal) constituent des isolats relictuels de la vaste aire glaciaire d'Armeria.

Baker (1948⁴) a montré que tout au moins une partie des populations d'Armeria qui existaient en Europe au Quaternaire, présentaient les deux types différents de pollen que l'on trouve actuellement dans les populations européennes et qui, combinés avec le dimorphisme des stigmates, sont l'expression phénotypique d'un système d'autoincompatibilité assurant une fécondation croisée stricte.

Il semble toutefois que les migrations intercontinentales qui ont eu lieu durant l'Age Glaciaire aient été accomplies par des populations autogames monomorphes (1 type de pollen et 1 type de stigmate) voisines de A. maritima subsp. sibirica puisque les populations des régions arctiques américaines et sibériennes, des côtes californiennes et du sud de l'Amérique du Sud sont monomorphes.

Lors du réchauffement climatique post-glaciaire, la forêt s'est installée dans des régions tempérées désormais. Les populations monomorphes de la toundra glaciaire sont remontées vers le Nord pour occuper leur aire circumpolaire actuelle. Plus au sud, dans les régions tempérées, ce genre héliophile s'est maintenu là où la forêt ne pouvait s'installer : hautes montagnes, zones côtières salées, lieux arides, sols chimiquement mal balancés (serpentine, dolomie) ou toxiques (sols métallifères). Cette distribution "éclatée" a donné naissance à un système de populations isolées à caractères souvent endémiques.

	A	B
1. Péninsule Ibérique	65 (60.2)	33 (50.8)
2. Afrique Nord	18 (16.7)	19 (35.1)
3. Rég. Medit. (sauf 1 & 2)	14 (13.0)	13 (20.0)
4. Europe Occid. & Centrale	6 (5.6)	8 (12.3)
5. Régions arctiques	3 (2.3)	1 (1.5)
6. Amérique Nord	2 (1.9)	1 (1.5)
7. Amérique Sud	5 (4.6)	1 (1.5)
8. Asie Centrale	1 (0.9)	1 (1.5)
Nombre total de taxa	108	65

Tab. 4 : Nombre de taxa présents dans les différentes régions de l'aire de distribution d'*Armeria*. Entre les parenthèses : % par rapport au nombre total de taxa décrits.
A. à partir de Bernis (1952),
B. à partir de Pinto da Silva (1972), Donadille (1969, 1972, 1973), Moore & Yates (1974).

34 . RESUME

Les 3 tribus reconnues dans les Plumbaginaceae constituent autant de lignées évolutives plus ou moins diversifiées.

1. Les Plumbagineae les plus primitives (Plumbago) sont des mesophytes forestières tropicales dont dérivent des formes xérophytiques des régions tropicales ou tempérées sèches (Ceratostigma, Dyerophyton, Plumbagella).
2. Les Aegialitideae sont des relictas (deux espèces) d'une lignée archaïque intermédiaire entre les Plumbagineae et les Limonieae actuellement limitée aux Mangroves inter-tropicales de l'Inde, de la Malaisie de la Nouvelle-Guinée et du Nord-Est de l'Australie.
3. Les Limonieae sont très diversifiées. Y apparaissent deux lignées évolutives parallèles l'une à stigmates capités, sans doute plus ancienne, et l'autre, à stigmates filiformes toutes deux originaires d'Asie Centrale où leurs ancêtres du Tertiaire étaient des suffrutex xérophytiques. Dans les deux lignées, les types ancestraux ont évolué vers des formes herbacées à feuilles en rosette basale à limbes normalement développés d'abord, à limbes linéaires ensuite chez les genres les plus évolués ayant un port en coussinet : Acantholimon pour la lignée à stigmates capités, Armeria pour la lignée à stigmates filiformes.

Les Limonieae à stigmates capités sont diversifiées en Asie Centrale et Sud-Occidentale où les huit genres décrits actuellement existent. Il semble que les Goniolimon (20 espèces) soient à l'origine des Acantholimon (+ 170 espèces), le genre Chaetolimon étant intermédiaire. D'Asie Centrale, par une dispersion à longue

distance dont le succès a été assuré par l'apparition de l'auto-fertilité, cette lignée s'est diversifiée en 3 sections (ou genres) étonnamment isolées morphologiquement et géographiquement en Amérique du Sud, en Afrique du Sud et en Australie Orientale.

Les Limonieae à stigmates filiformes se sont diversifiés à l'ouest de leur zone d'origine, en Méditerranée centrale et occidentale (Limonium) et dans la Péninsule Ibérique (Armeria). Les migrations à longue distance des Limonium sont le fait d'espèces côtières (halophytes) dispersées par des oiseaux migrateurs sous forme allogame (Amérique du Sud) ou autogames (Amérique du Nord, Afrique du Sud, Australie). A partir de la Péninsule Ibérique, le genre Armeria a dû envahir tout l'hémisphère Nord durant le Postglaciaire. La colonisation de l'Amérique du Nord, puis de l'Amérique du Sud, s'est accomplie par des espèces autogames. Les modalités de la spéciation sont très différentes chez les Limonium où une grande variation chromosomique est observée (polyploïdes, aneuploïdes) et chez les Armeria où le processus de diversification s'accomplit au sein du même nombre chromosomique.

PARTIE II

Armeria maritima (Mill.) Willd. : évolution infra-spécifique
en Europe Occidentale et Centrale.

= CHAPITRE 4 =

VARIATION MORPHOLOGIQUE :
IMPLICATIONS EVOLUTIVES ET TAXONOMIQUES

41. INTRODUCTION

L'examen, lors de ma thèse de doctorat, d'une soixantaine de populations d'Armeria maritima (Mill.) Willd. récoltées dans la plupart des situations écogéographiques qu'occupe cette plante en Europe Nord-Occidentale et Centrale, a permis d'explicitier dans une large mesure leurs processus de variations (Duvigneaud, Lefèbvre et Denaeyer 1971, Lefèbvre 1974¹, 1975¹, Lefèbvre, Gorenflot et Roux 1972). Dans le but de résoudre des questions soulevées par cette première étude, des populations ont été examinées dans des régions apparues critiques pour la compréhension des processus évolutifs, principalement aux Pays-Bas (Lefèbvre et Kakes 1978) et au Danemark. Ce nouvel échantillonnage a résulté en une synthèse plus complète.

42. CONTEXTE TAXONOMIQUE ET ECOGEOGRAPHIQUE.

Les populations d'Armeria à feuilles étroites, du Nord-Ouest et du Centre-Nord de l'Europe, sont suffisamment apparentées morphologiquement pour que la plupart des auteurs relativement récents les considèrent comme appartenant à la même espèce : Armeria maritima (Mill.) Willd. Au sud de cette région, les populations d'Armeria d'altitude (1700-3000 m) des Alpes et des Pyrénées, quoique bien isolées des populations planitiales, sont morphologiquement très voisines de morphotypes rencontrés dans certaines de celles-ci (Lefèbvre 1967). Il paraît donc logique, ainsi que l'a fait Pinto da Silva (1972), d'inclure les populations alpines dans l'Armeria maritima (Mill.) Willd.

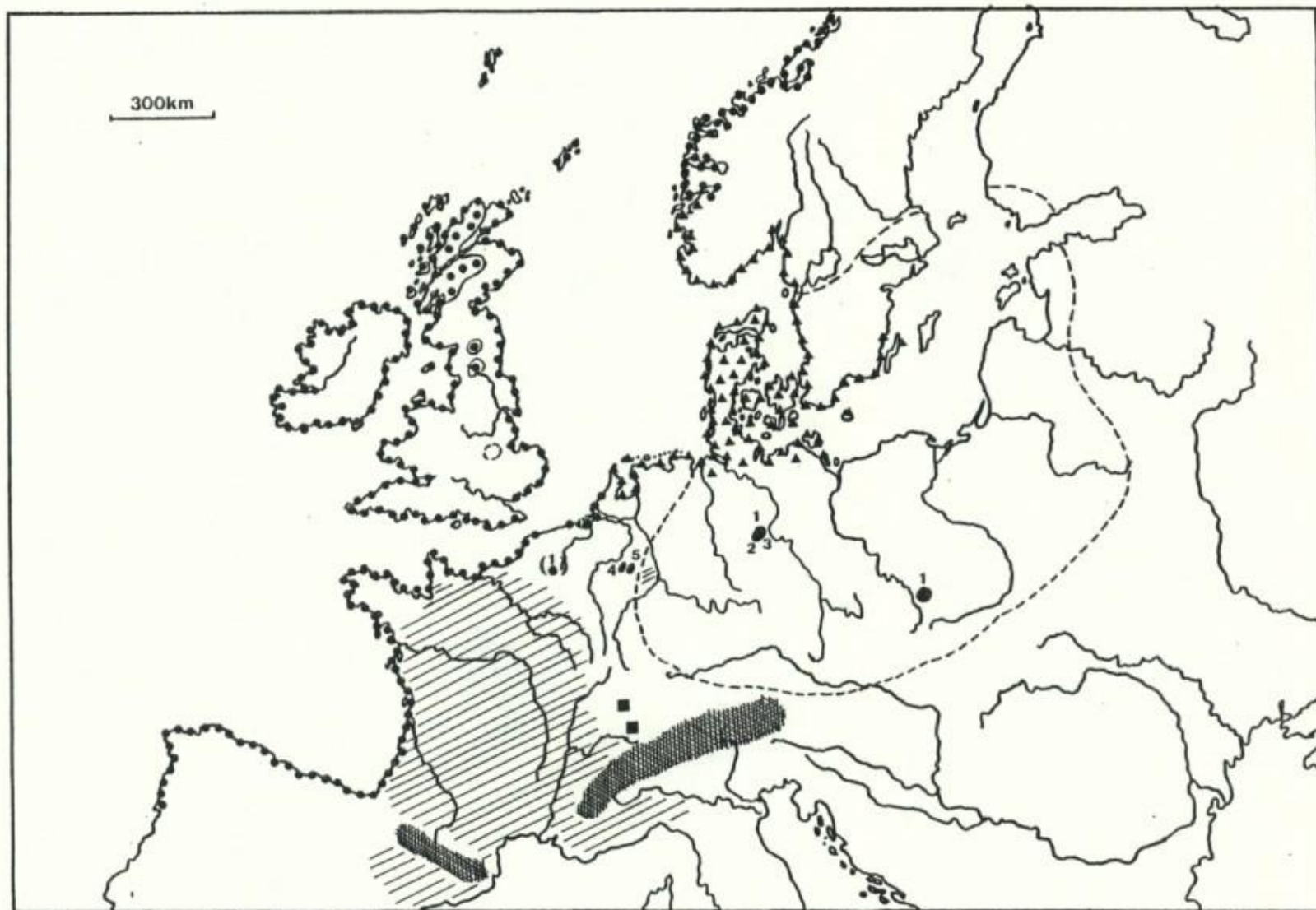


Fig. 24.- Distribution géographique des taxa infrasécifiques d'*Armeria maritima* et d'*Armeria alliacea* en Europe Occidentale et Centrale.

•• A.m. subsp. maritima; --- A.m. subsp. elongata; ▨ A.m. subsp. alpina;
 ▲▲ A.m. subsp. intermedia; ■ A.m. subsp. purpurea; ● taxa metallicoles : (subsp.)
 halleri : 1 ; (subsp.) bottendorfensis : 2 ; (subsp.) hornburgensis : 3 ;
 (subsp.) eifeliaca : 4 ; (subsp.) calaminaria : 5 . // A. alliacea

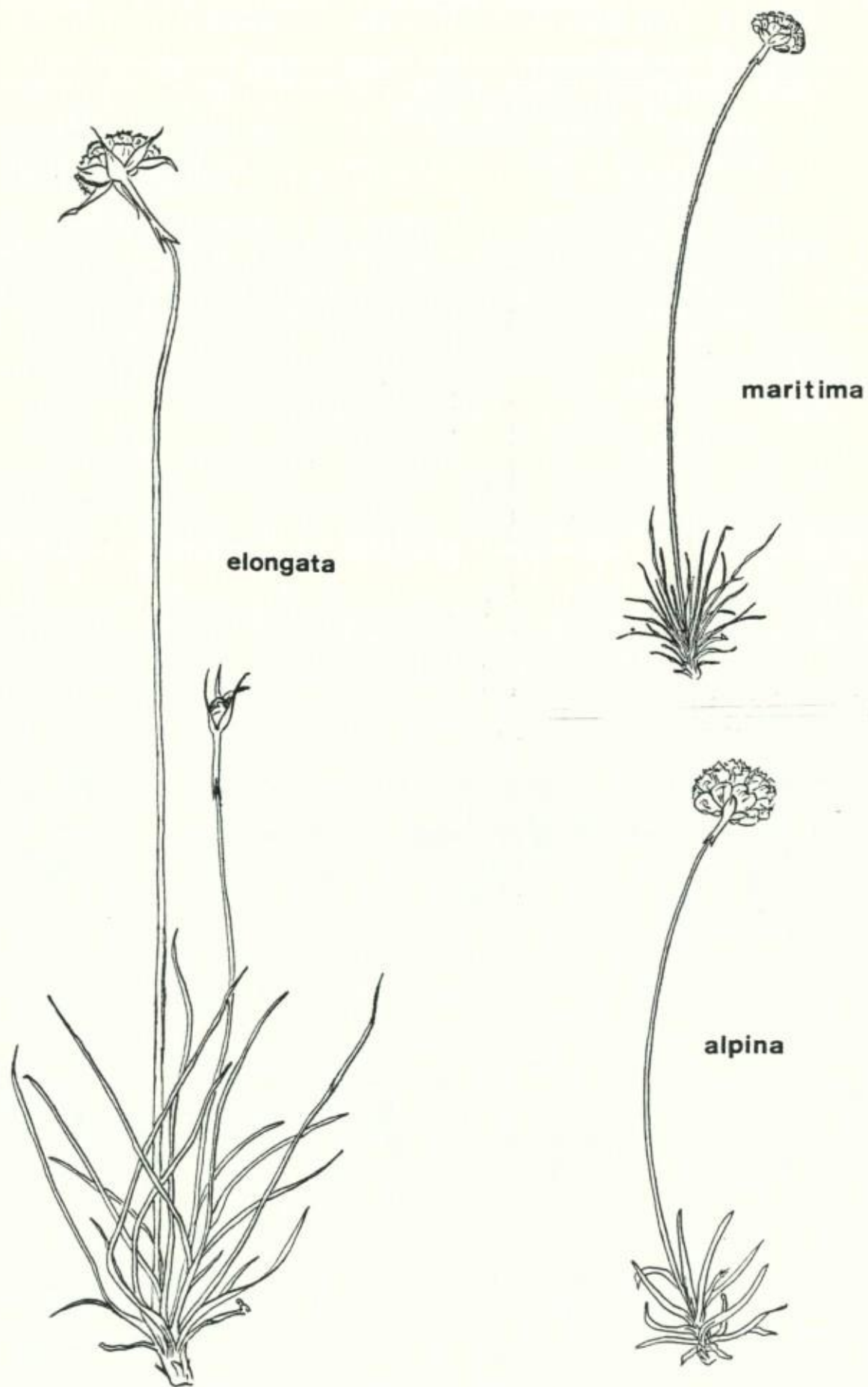


Fig. 25.- Les 3 "bonnes" sous-espèces d'*Armeria maritima* en Europe occidentale et Centrale.

A l'intérieur de ce cadre spécifique, si l'on s'en tient au consensus général définissant la sous-espèce comme une race écologique ou géographique morphologiquement différenciée, il apparaît que, dans la région considérée, Armeria maritima comporte trois sous-espèces bien tranchées dans certaines limites écogéographiques :

1. A. maritima subsp. maritima : taxon atlantique distribué tout au long des côtes de l'Europe occidentale de la Péninsule Ibérique au Nord de la Norvège.
Caractères morphologiques : feuilles linéaires, étroites ($\leq 1\text{mm}$), glabres ou velues; scape velu; bractées involucrales extérieures obtuses, courtes; calice holotriche ou pleurotriche (Fig. 24, 25).
2. A. maritima subsp. elongata (Hoffm.) Soò : taxon des sables acides de l'Europe centrale, du littoral de la Baltique, avec une aire satellite dans le centre de l'Angleterre.
Caractères morphologiques : feuilles linéaires de 1 à 2 mm. de large, velues; scapes glabres; bractées involucrales extérieures allongées en pointe dépassant le capitule, calice pleurotriche (Fig. 24, 25).
3. A. maritima subsp. alpina (Willd) Hülten. Pelouses alpines (1700 - 3000 m) des Alpes et des Pyrénées.
Caractères morphologiques : feuilles larges (1,5 - 4 mm), spatulées, glabres; scapes glabres; bractée involucrale courte à pointe brève; calice pleurotriche (Fig. 24, 25).

Les différences entre ces trois sous-espèces sont obscurcies par des populations intermédiaires qui se rencontrent dans des situations géographiques et/ou écologiques particulières.

Une synthèse de la littérature taxonomique (entre autres Christianssen 1931, Bernis 1952, Schubert 1954, Rothmahler 1963, Pinto da Silva 1972) permet de rapporter ces populations à 8 taxa de rangs variables selon les auteurs. Par souci d'uniformité nomenclaturale, le rang de sous-espèce préconisé par Rothmahler a été utilisé.

Cette option se justifie essentiellement par le déterminisme écologique et géographique (fig. 24) de ces 8 taxa.

1. A. maritima subsp. intermedia (Marsson) Nordh. se rencontre dans la zone de transition entre subsp. maritima et subsp. elongata, c'est-à-dire sur une vaste région littorale qui s'étend des côtes du Nord des Pays-Bas (Noord-Holland) jusqu'à la partie occidentale de la Baltique (Allemagne de l'Est, Sud-Ouest de la Suède).
Chez subsp. intermedia, les caractéristiques morphologiques attribuées aux subsp. maritima et elongata sont combinées de nombreuses façons. Les populations de cette région sont en fait constituées de mélanges en proportions variées de morphotypes "maritima", "elongata" et intermédiaires (Lefèbvre 1969, Lefèbvre et Kakes 1978).
2. A. maritima subsp. purpurea (Koch) Löve & Löve est considérée comme une relictte glaciaire (Baumann 1911, Brezinsky 1965) qui occupe quelques stations dans des tourbières alcalines du sud de la Bavière et le long des rives du Lac de Constance. Elle est considérée comme proche parente de A. maritima subsp. alpina.

Les six autres taxa correspondent à des conditions édaphiques particulières (sols serpentiniques, sols métallifères).

3. A. maritima subsp. serpentini (Gauckler) Rothm. se rencontre sur les rochers serpentiniques de l'Europe moyenne (Tchécoslovaquie, Autriche).

Les botanistes allemands ont décrit depuis longtemps (Wallroth 1842, Petri 1863, Schulz 1912) des micro-endémiques métallicoles qui occupent des déblais d'exploitation des minerais de zinc, de plomb ou de cuivre en différentes localités de l'Allemagne, situées dans deux régions limitées : la région d'Aachen (Rhénanie - Westphalie) et la région de Halle (Harz occidental). Ces sous-espèces sont les suivantes :

4. A. maritima subsp. halleri (Wallr.) Löve & Löve : Déblais miniers dans la région de Mansfeld (Harz occidental - R.D.A.). Cette dénomination a été appliquée par Szafer (1963) aux populations métallicoles de Silésie (Pologne).
5. A. maritima subsp. bottendorfensis (A.Schulz) Rothm. Collines métallifères de la région de Bottendorf (Harz occidental - R.D.A.).
6. A. maritima subsp. hornburgensis (A.Schulz) Rothm. Déblais cuprifères de la région de Hornburg (Harz occidental - R.D.A.).
7. A. maritima subsp. calaminaria (Petri) W. Ernst 1965. Déblais riches en zinc et plomb dans les régions d'Aix-la-Chapelle et de Mechernich (Eifel).
8. A. maritima subsp. eifeliaca (Petri) C. Lefèvre : Déblais riches en zinc et plomb à La Calamine, Plombières et Angleur (Belgique).

Il n'est pas possible de différencier d'une manière satisfaisante, au moyen d'une diagnose classique, ces huit sous-espèces car, invariablement, un type morphologique nettement dominant dans les populations d'une sous-espèce se rencontre avec une fréquence parfois importante (10-20 %) dans des populations d'une ou de plusieurs autres sous-espèces (Duvigneaud, Lefèbvre, Denaeyer 1971, Lefèbvre 1971, Lefèbvre 1974). Il est donc morphologiquement défendable de réunir tous les taxa métallicoles dans une même sous-espèce (subsp. halleri s.l.).

La variation morphologique observée notamment dans les populations des sous-espèces métallicoles et de la subsp. intermedia suggère qu'elles ont une origine hybridogène à partir des subsp. maritima, elongata et alpina. Cette hypothèse implique la mise en contact de ces taxa dans des régions dont ils sont absents actuellement à une époque telle que la post-glaciaire, marquée par des mouvements et mises en contact de flores d'histoires et d'origines variées. Une autre espèce, Armeria alliacea (Cav.) Hoffmanns et Link, bien différenciée de A. maritima, surtout par ses feuilles lancéolées à 3-7 nervures bien marquées sur toute leur longueur, atteint la limite nord de son aire méditerranéenne atlantique dans la région étudiée : à l'ouest, elle atteint la Normandie, à l'est, elle possède une enclave dans la vallée du Rhin au sud de Mayence, au sein de l'aire de A. maritima subsp. elongata (Fig. 24).

Son rôle éventuel dans les processus de variation observés doit donc être considéré quoique sa faible représentation dans la région étudiée ne peut lui conférer qu'une influence limitée.

43. VARIATION MORPHOLOGIQUE

431. METHODE

4311. POPULATIONS

L'unité d'étude dans ce travail est la population. Hors des considérations théoriques concernant sa définition, elle doit être considérée ici dans le sens pratique du récolteur sur le terrain, c'est-à-dire comme un groupe d'individus de la même espèce occupant une situation géographique et/ou écologique particulière.

Dans la population ainsi déterminée empiriquement, un échantillonnage au hasard de 25 à 50 individus est mis en herbier, représentant la population naturelle. Simultanément, un échantillonnage de 25 à 30 plantes est mis en culture au Jardin J. Massart, dans des parcelles de terrain homogène. Ces populations expérimentales permettent d'établir la fixité des caractères morphologiques et, partant, la valeur génotypique ou phénotypique des différences observées dans la nature. Liste et localisation des populations sont en annexe.

En outre, le Jardin J. Massart participant aux échanges internationaux de graines, il a été possible de rassembler, à partir d'échantillons de semences récoltées par diverses institutions botaniques et agronomiques, des populations expérimentales F1. Cette possibilité a permis d'étendre considérablement l'espace géographique étudié.

4312. CARACTERES.

43121. CHOIX DES CARACTERES

Au sein de l'espèce A. Maritima (Mill.) Willd (considérée au sens strict de Pinto da Silva 1972), les caractères morphologiques utilisés par les auteurs pour distinguer les différentes sous-espèces en Europe nord-occidentale et centrale ne sont qu'en nombre limité :

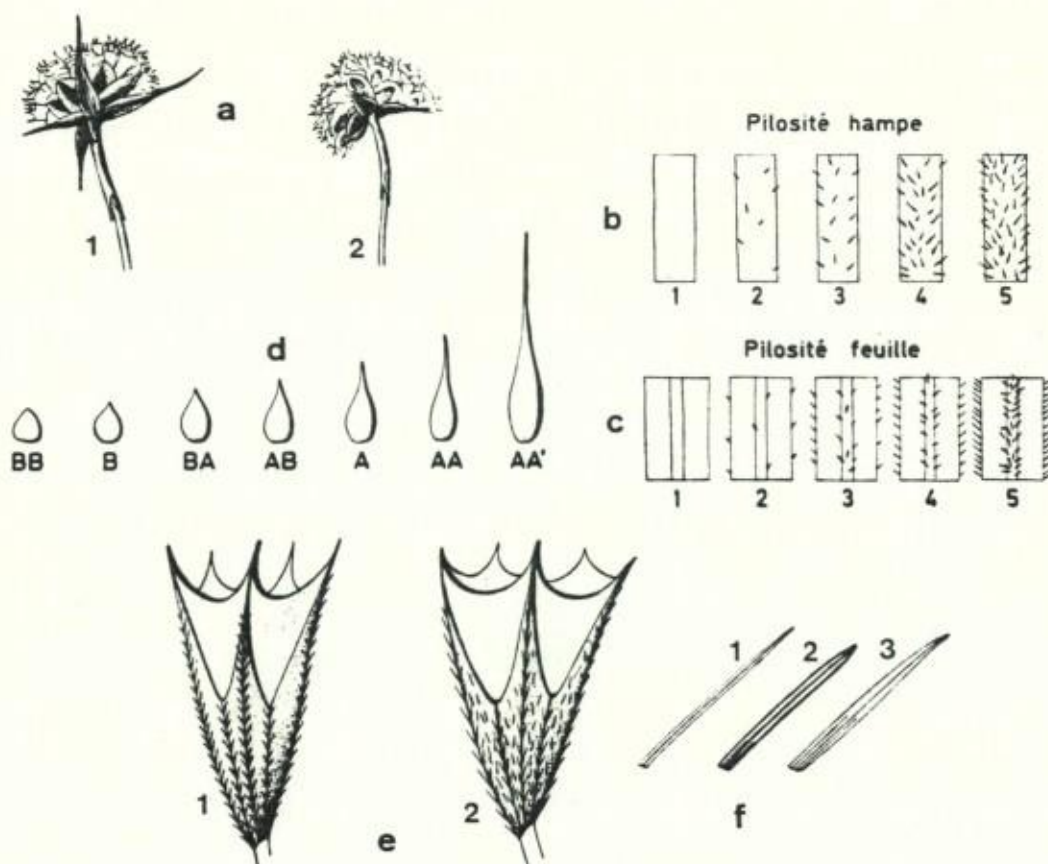


Fig. 26.- Caractères utilisés dans la caractérisation des taxa et des populations d'*Armeria maritima*.

a. bractées extérieures dépassant (1) ou égalant (2) le capitule; b. variation de la pilosité de la hampe; c. variation de la pilosité des feuilles; d. types de bractées extérieures; e. calices pleurotriche (1) et holotriche (2); f. types de feuilles : linéaire uninervée (1), élargie trinervée à la base (2), élargie-spatulée trinervée (3).

	Hh cm	Lfe cm	lfe mm	Ø C mm	Lbr mm
Maritima	2-20	1-18	0,8-1,2	15-25	4-8
Elongata	20-55	5-20	1-3	15-25	12-25
Alpina	5-30	3-10	2-4	15-30	5-8
Intermedia	5-40	3-12	1-2	-	6-8
"Métallicoles"	6-30	3-10	1-2	10-25	4-5

Tab.5.- Espace de variation des caractères quantitatifs chez les différentes entités d'*Armeria maritima* d'après la littérature.

Hh:hauteur hampe florale, Lfe:longueur feuille, lfe:largeur feuille, ØC:diamètre capitule, Lbr:longueur bractée extérieure.

TAB. 6 : Analyse de la variance de 6 caractères quantitatifs chez *Armeria maritima* pour 3 groupes (maritima, elongata, alpina) de populations naturelles

• $p < 0,05$ •• $p < 0,01$ ••• $p < 0,001$

(Données analytiques en annexe)

1. HAUTEUR DES HAMPE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	19892	9946	5,54 ••
Pop./sous-espèce	6	10767	1794	24,08 •••
Résiduelle	204	4913	74,5	
TOTAL	212	35569		

2. LONGUEUR DES FEUILLES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	1887,0	943,5	3,95 •
Pop./sous-espèce	6	1432,5	238,8	49,3 •••
Résiduelle	206	996,5	4,84	
TOTAL	214	4316,0		

3. LARGEUR DES FEUILLES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	52,55	26,28	9,25 •••
Pop./sous-espèce	6	17,06	2,84	17,75 •••
Résiduelle	206	33,52	0,16	
TOTAL	214	103,13		

4. LONGUEUR DE LA BRACTEE INVOLUCRALE EXTERIEURE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	1109	554,5	4,03 •
Pop./sous-espèce	6	826	137,7	26,6 •••
Résiduelle	206	1066	5,17	
TOTAL	214	3001		

5. LONGUEUR DE LA GAINÉ SOUS-CAPITULAIRE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	1488	734	5,17 ***
Pop./sous-espèce	6	852	142	20,00 ***
Résiduelle	206	1457	7,1	
TOTAL	214	3777		

6. DIAMETRE DU CAPITULE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	803	401,5	2,05 n.s.
Pop./sous-espèce	6	1175	195,8	47,52 ***
Résiduelle	203	837	4,12	
TOTAL	211	2815		

TAB. 7 : Analyse de la variance de 6 caractères quantitatifs chez *Armeria maritima* pour 5 groupes (maritima, elongata, alpina, intermedia, métallicole) de populations naturelles
 • $p < 0,05$ •• $p < 0,001$ ••• $p < 0,001$
 (Données analytiques en annexe)

1. HAUTEUR DES HAMPES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	4	22886	5716,5	3,74 ••
Pop./sous-espèce	14	21426	1530,4	50,23 •••
Résiduelle	331	10084	30,5	
TOTAL	449	54376		

2. LONGUEUR DES FEUILLES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	4	2001	500,3	2,43 •
Pop./sous-espèces	14	2877	205,5	49,16 •••
Résiduelle	433	1812	4,18	
TOTAL	451	6690		

3. LARGEUR DES FEUILLES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	4	72,98	18,25	7,64 •••
Pop./sous-espèce	14	33,49	2,39	15,03 •••
Résiduelle	433	68,49	0,16	
TOTAL	451	174,96		

4. LONGUEUR DE LA BRACTEE INVOLUCRALE EXTERIEURE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	4	1297	324,3	3,84 ••
Pop./sous-espèce	14	1182	84,4	21,76 •••
Résiduelle	431	1671	3,88	
TOTAL	449	4150		

5. LONGUEUR DE LA GAINÉ SOUS-CAPITULAIRE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	4	1710	427,5	2,21 n.s.
Pop./sous-espèce	14	2706	193,3	25,60 ***
Résiduelle	431	3248	7,54	
TOTAL	449	7664		

6. DIAMÈTRE DU CAPITULE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	4	994	248,5	1,63 n.s.
Pop./sous-espèce	14	2133	152,4	45,5 ***
Résiduelle	428	1435	3,35	
TOTAL	446	4562		

La plupart de ces caractères ont été notés pour chaque individu dans les populations examinées dans ce travail. Ces caractères concernent des dimensions d'organes (hauteur des hampes florales, longueur et largeur des feuilles, longueur de la gaine sous-capitulaire, longueur de la bractée involucrelle extérieure, diamètre du capitule) ou sont de nature plus qualitative (pilosité de la hampe et des feuilles, nervation des feuilles, mode de distribution des poils sur le calice ou sur la hampe, présence de protubérances sur la hampe, (fig. 26).

La variation de certains caractères quantitatifs peut être importante pour un même individu. Une même plante peut posséder des hampes florales plus ou moins hautes, des feuilles plus ou moins longues, etc... . Dans le but d'éviter toute sélection, la dimension maximale a été mesurée systématiquement.

43122. VARIATION ET VALEUR DES CARACTERES QUANTITATIFS.

a) Variations dans la nature. -----

On trouve dans la littérature des normes de variation pour certains caractères quantitatifs; celles-ci sont schématisées au tableau 5, à partir des données de différents auteurs (Christiansen 1931, Szafer 1963, Donadille 1969, Pinto da Silva 1972). Concernant les trois sous-espèces de base (maritima, elongata, alpina), un faible recouvrement de ces normes pour la hauteur de la hampe florale, la largeur des feuilles et, surtout, la longueur des bractées extérieures du capitule, permet de distinguer la sous-espèce maritima, caractérisée par ses faibles dimensions, de la sous-espèce elongata. Ces différences sont cependant gommées par les sous-espèces halleri et intermedia. Ces normes ne permettent en fait d'identifier que des individus extrêmes.

Ces caractères quantitatifs sont, même combinés, d'une utilisation hasardeuse dans la détermination morphologique des spécimens. Leur valeur au niveau de l'identification individuelle est quasi nulle.

Toutefois, il est certain que des différences significatives existent pour ces caractères au niveau des populations tant naturelles qu'expérimentales (Lefèbvre 1971).

Au tableau 6, figurent les résultats d'une analyse de la variance effectuée sur 6 caractères pour les sous-espèces maritima, elongata, alpina; chaque taxon est représenté par trois populations choisies en sorte qu'elles recouvrent le plus largement possible l'espace de variation des sous-espèces qu'elles représentent.

Les résultats montrent que, pour cinq des six caractères testés (le diamètre du capitule étant l'exception), des différences significatives existent entre sous-espèces. Mais les différences entre populations au sein de la même sous-espèce atteignent un niveau de signification nettement supérieur. Cela montre que les différences entre populations de la même sous-espèce sont nettement plus marquées que celles observées entre les sous-espèces.

En outre, pour chacun des caractères étudiés, il existe toujours des cas où une population d'une sous-espèce donnée a une valeur moyenne quasi identique à celle observée dans une population d'une autre sous-espèce, tout en montrant des différences très nettes avec une ou plusieurs populations de la sous-espèce à laquelle elle appartient.

Une analyse de la variance plus complète par l'introduction de cinq populations de chacune des sous-espèces halleri et intermedia (tab. 7) donne les mêmes résultats. Il s'ensuit que l'utilisation du diamètre du capitule pour différencier la sous-espèce halleri des autres sous-espèces par Pinto da Silva (1972) n'est pas valable.

Tableau 8 : Analyse de la variance de 6 caractères quantitatifs chez *Armeria maritima* pour 3 groupes (*maritima*, *elongata*, *metallicole*) de populations expérimentales.

• $p < 0,05$ •• $p < 0,001$ ••• $p < 0,001$

(Données analytiques en annexe).

1 HAUTEUR DES HAMPE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	13732,5	6866,25	10,14 •••
Pop./sous-espèce	12	8123,5	676,96	19,03 •••
Résiduelle	299	10636,0	35,57	
TOTAL	313	32492		

2 LONGUEUR DES FEUILLES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	236	118	1,64 n.s.
Pop./sous-espèce	12	862	71,8	28,4 •••
Résiduelle	299	755	2,53	
TOTAL	313	1853		

3 LARGEUR DES FEUILLES

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	38,05	19,02	5,30 ••
Pop./sous-espèce	12	43,05	3,59	21,12 •••
Résiduelle	299	49,85	0,17	
TOTAL	313	130,95		

4 LONGUEUR DE LA BRACTEE INVOLUCRALE EXTERIEURE

SOURCES DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	2119	1059,5	4,14 •
Pop./sous-espèce	12	3072	256,0	20,75 •••
Résiduelle	299	3669	12,34	
TOTAL	313	8860		

5. LONGUEUR DE LA GAINÉ SOUS CAPITULAIRE

SOURCE DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	2794	1397	8,01
Pop./sous-espèce	12	2092	174,3	17,26
Résiduelle	299	3024	10,1	
TOTAL	313	7910		

6. DIAMÈTRE DU CAPITULE

SOURCE DE VARIATION	DL	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	157,5	78,75	3,36
Pop./sous-espèce	12	280,5	23,38	9,50
Résiduelle	299	735	2,46	
TOTAL	313	1173		

De manière générale, il apparaît que les unités biologiques (les populations) ont un niveau de différenciation plus marqué au sein de la même sous-espèce que les unités formelles (sous-espèces) entre elles. D'autre part, les caractères quantitatifs n'ont dans la nature qu'une valeur discriminative statistique basée sur un échantillonnage suffisamment vaste.

b) Variations en transplantation

Une analyse de la variance effectuée sur 5 populations de chacune des sous-espèces maritima, halleri et elongata (Tableau 8) montre qu'il existe (sauf pour la longueur des feuilles) des différences significatives entre ces trois sous-espèces. Mais, comme dans la nature, les différences interpopulationnelles sont d'un niveau de signification nettement plus élevé.

Il apparaît donc que les caractères quantitatifs testés, quoique très sensibles au milieu, ont une valeur génotypique. Cela signifie que des différences observées dans la nature entre populations se maintiennent, au moins en partie, en transplantation dans un milieu homogène et que, conséquemment, les mesures effectuées pour les populations naturelles devraient être en corrélation avec les mesures effectuées pour les populations expérimentales correspondantes. Le coefficient de corrélation a donc été calculé, pour les 6 caractères étudiés, entre les valeurs moyennes en transplantation et dans la nature en utilisant 17 couples population naturelle-population transplantée. Pour 4 caractères (hauteur de hampe, longueur de la bractée extérieure, longueur des feuilles, largeur des feuilles), une corrélation significative est observée (tab. 9), indiquant donc que les différences observées dans la nature ont une forte probabilité de se maintenir en transplantation et ont donc une valeur génotypique. Le meilleur coefficient de corrélation ($r = 0,797$) est obtenu pour la longueur des bractées qui apparaît donc comme un caractère stable au niveau des moyennes populationnelles.

	Hh _{cm}	Lfe _{cm}	lfe _{mm}	Lbr _{mm}	Lg _{mm}	Ø C _{mm}
PLUMBIERES	24,7 (27,5)	7,5 (6,8)	1,7 (2,1)	6,0 (7,3)	12,5 (16,1)	17,0 (17,0)
LA CALAMINE	24,5 (29,0)	5,0 (7,5)	1,7 (2,3)	5,5 (8,5)	13,5 (15,0)	17,5 (18,0)
ANGLEUR	21,1 (28,7)	4,1 (7,2)	1,3 (2,1)	5,5 (7,8)	12,5 (17,6)	15,0 (17,6)
STOLBERG	22,1 (27,2)	6,7 (7,5)	1,8 (2,2)	7,0 (7,4)	15,0 (14,7)	18,0 (18,0)
BREINIG	20,7 (31,0)	4,5 (10,0)	1,1 (1,9)	5,5 (8,0)	13,0 (17,5)	15,0 (18,0)
BUSBACH	20,5 (30,7)	5,0 (7,2)	1,2 (1,7)	5,5 (7,9)	13,5 (16,2)	15,5 (16,3)
BOLESŁAW	17,4 (36,7)	4,4 (8,5)	1,2 (1,8)	4,8 (11,9)	12,1 (25,0)	14,5 (18,0)
OLKUSZ	24,5 (36,8)	5,5 (8,0)	1,1 (1,9)	6,5 (10,2)	15,0 (21,0)	15,0 (18,0)
DOLNY	35,0 (40,5)	8,9 (10,4)	1,6 (1,8)	6,0 (7,3)	16,7 (20,5)	18,6 (17,2)
VARSOVIE	44,9 (43,7)	12,0 (11,0)	1,6 (2,2)	13,5 (22,5)	20,0 (25,0)	18,5 (20,0)
WIMEREUX	19,5 (28,9)	4,5 (7,1)	0,8 (1,0)	12,0 (12,6)	13,5 (15,8)	17,5 (19,3)
GRIS NEZ	25,8 (34,8)	5,5 (7,6)	0,8 (1,1)	9,0 (9,1)	13,5 (16,3)	18,5 (19,5)
ETRETAT	19,8 (40,4)	6,0 (10,7)	1,0 (2,2)	6,4 (9,1)	12,0 (17,9)	16,5 (19,7)
PLOUMANACH	17,0 (37,8)	5,3 (10,2)	0,6 (1,4)	6,1 (7,6)	12,2 (15,0)	17,2 (18,6)
CANCALE	16,8 (30,4)	4,5 (7,7)	0,7 (1,0)	6,6 (7,1)	13,3 (13,8)	15,5 (18,2)
LAREDO	19,1 (33,9)	6,7 (7,5)	1,8 (2,2)	7,0 (7,4)	15,0 (14,7)	18,0 (18,0)
CABO DE PEÑA	6,9 (21,5)	1,5 (6,5)	0,8 (1,5)	5,5 (7,0)	9,0 (13,6)	11,0 (18,5)

CARACTERE	EQUATION DE REGRESSION	r	p
Hauteur hampe Hh	$y = 0,415x + 24,16$	0,727	0,001
Longueur feuille Lfe	$y = 0,318x + 6,22$	0,576	0,05
Largeur feuille lfe	$y = 0,575x + 1,09$	0,573	0,05
Longueur bractées Lb	$y = 1,249x + 0,727$	0,797	0,001
Longueur gaine Lg	$y = 0,232x + 14,62$	0,292	N.S.
Diamètre capitule ØC	$y = 0,004x + 18,44$	0,001	N.S.

TAB. 9 : a) Valeurs moyennes dans la nature et en transplantation (parenthèse) de 6 caractères quantitatifs pour 17 populations d'*Armeria maritima*

b) Correlation statistique entre les 2 types de valeurs.

c) Conclusions

Dans la nature, et aussi en transplantation, le chevauchement considérable de l'espace de variation des caractères quantitatifs des sous-espèces considérées, fait qu'ils n'ont qu'une valeur discriminative limitée à la comparaison des types extrêmes.

Toutefois, les valeurs moyennes obtenues à partir d'un échantillonnage assez large permettent des distinctions subsppécifiques parfois nettement tranchées. En effet, la sous-espèce elongata se différencie spectaculairement par des longueurs plus élevées (1,5 à 2 fois) des hampes florales, des feuilles, des gaines sous-capitulaires et des bractées involucreales extérieures. Cette divergence se maintient en transplantation. D'autres différences existent entre les sous-espèces étudiées mais elles sont moins marquées et leur description détaillée serait d'un intérêt limité. On notera brièvement que la subsp. alpina montre les feuilles les plus larges et les capitules les plus gros, les feuilles et les bractées les moins longues et, enfin, que la subsp. maritima a les capitules, les gaines sous-capitulaires les plus petites et les feuilles les plus étroites.

Au niveau populationnel, trois faits sont essentiels :

1. Des différences importantes différencient certaines populations d'une même sous-espèce.
2. Des populations appartenant à des sous-espèces différentes ne diffèrent pas sensiblement pour certains des caractères étudiés.

3. Les différences observées entre populations naturelles pour 4 des 6 caractères étudiés ont une forte probabilité de se maintenir en transplantation et d'apparaître donc comme des caractéristiques génotypiques des populations.

En résumé, ces caractères n'ont pas de valeur diagnostique au sens de la systématique classique (référence au type); ils sont des caractéristiques populationnelles dont la valeur adaptative sera discutée dans un chapitre ultérieur.

43123, VARIATION ET VALEUR DES CARACTERES QUALITATIFS.

La variation des huit caractères qualitatifs notés dans les populations a été répartie en deux séries antithétiques, en sorte qu'une série corresponde aux caractères typiques de la subsp. elongata tels qu'ils sont signalés dans la littérature et tels que j'ai pu le vérifier. Ces huit caractères sont :

<u>Série "elongata"</u>	<u>Série "non-elongata"</u>
1. Hampe non basitriche	1. Hampe basitriche (velue seulement dans le bas)
2. Feuille ciliée	2. Feuille non-ciliée
3. Calice velu sur les arêtes (pleurotriche)	3. Calice velu tout autour (holotriche)
4. Hampe entièrement glabre	4. Hampe entièrement velue
5. Feuille trinervée à la base	5. Feuille uninervée à la base
6. Bractée à pointe effilée dépassant le capitule	6. Bractée obtuse ou à pointe courte
7. Feuille large ($> 1\text{mm}$)	7. Feuille étroite ($\leq 1\text{ mm}$)
8. Hampe lisse	8. Hampe rugueuse

Le tableau 10 indique les caractères qualitatifs, tels qu'ils s'expriment dans les cinq entités étudiées.

	Pilosité hampe	Pilosité bas de hampe	Pilosité Feuille	Pilosité Calice	Bractée	Largeur Feuille
maritima	velue	glabre	glabre velue	holotriche pleurotriche	courte	≤ 1 mm
elongata	glabre	glabre (velue)	velue	pleurotriche	longue	> 1 mm
alpina	glabre	glabre	glabre	pleurotriche	courte	> 1 mm
intermedia	glabre velue	glabre velue	velue glabre	pleurotriche	courte longue	≥ 1 mm
metallicoles	glabre velue	glabre velue	velue (glabre)	pleurotriche (holotriche)	courte (longue)	≥ 1 mm

Tab. 10 : Caractères qualitatifs chez les différentes entités d'*Armeria maritima* d'après la littérature.

	COMBINAISONS DE CARACTERES				Subsp.
Hampe glabre	Bractée longue	Feuille glabre	Calice pleurotriche	Elongata	
Hampe velue	Bractée courte	Feuille glabre	Calice pleurotriche	Maritima	
Hampe velue	Bractée courte	Feuille glabre	Calice holotriche	Maritima	
Hampe velue	Bractée courte	Feuille velue	Calice pleurotriche	Maritima	
Hampe velue	Bractée courte	Feuille velue	Calice holotriche	Maritima	
- 11 autres combinaisons					Intermedia

Tableau 12 - Combinaisons de 4 caractères essentiels chez *Armeria maritima* et leur correspondance taxonomique.

Les trois sous-espèces principales (maritima, elongata et alpina) peuvent se distinguer assez aisément les unes des autres : la sous-espèce maritima a des hampes velues alors que les sous-espèces elongata et alpina ont des hampes glabres. Ces deux dernières se distinguent par la pilosité des feuilles (glabres chez la sous-espèce alpina, velues chez la sous-espèce elongata). Hormis la pilosité des feuilles et des calices chez la sous-espèce maritima, les deux expressions des caractères ne sont que sporadiquement simultanément présents ($< 10\%$) dans les populations des trois sous-espèces. Ceci en rendrait la détermination relativement aisée si les subsp. halleri et intermedia ne mêlaient pas les caractères "elongata" et "non-elongata" au sein de leurs populations. Ces caractères qualitatifs ont donc une valeur diagnostique limitée. Ils n'auront de réelle valeur qu'avec la connaissance de l'origine géographique et écologique des populations. Les fréquences des huit caractères "elongata" ont été notées dans chacune des populations étudiées et ont été exprimées simultanément dans un système octogonal (Lefèbvre 1971¹, Lefèbvre 1974¹). A chaque rayon d'un octogone correspond un des huit caractères (Fig. 27). La fréquence de l'alternative "elongata" est indiquée à partir du centre (en %), le rayon valant 100 %. Sur les huit axes on détermine de la sorte huit points qui, joints entre eux, donnent un polygone à l'intérieur de l'octogone régulier. Ce polygone intérieur est une image de la distribution des caractères selon les séries "elongata" et "non-elongata". Cette représentation aboutit à donner à la subsp. elongata la configuration d'un octogone régulier. Des graphiques polygonaux ont été établis pour des populations naturelles et pour les populations expérimentales qui leur correspondent (Fig. 27). La configuration générale des graphiques polygonaux n'est pas fondamentalement altérée en transplantation.

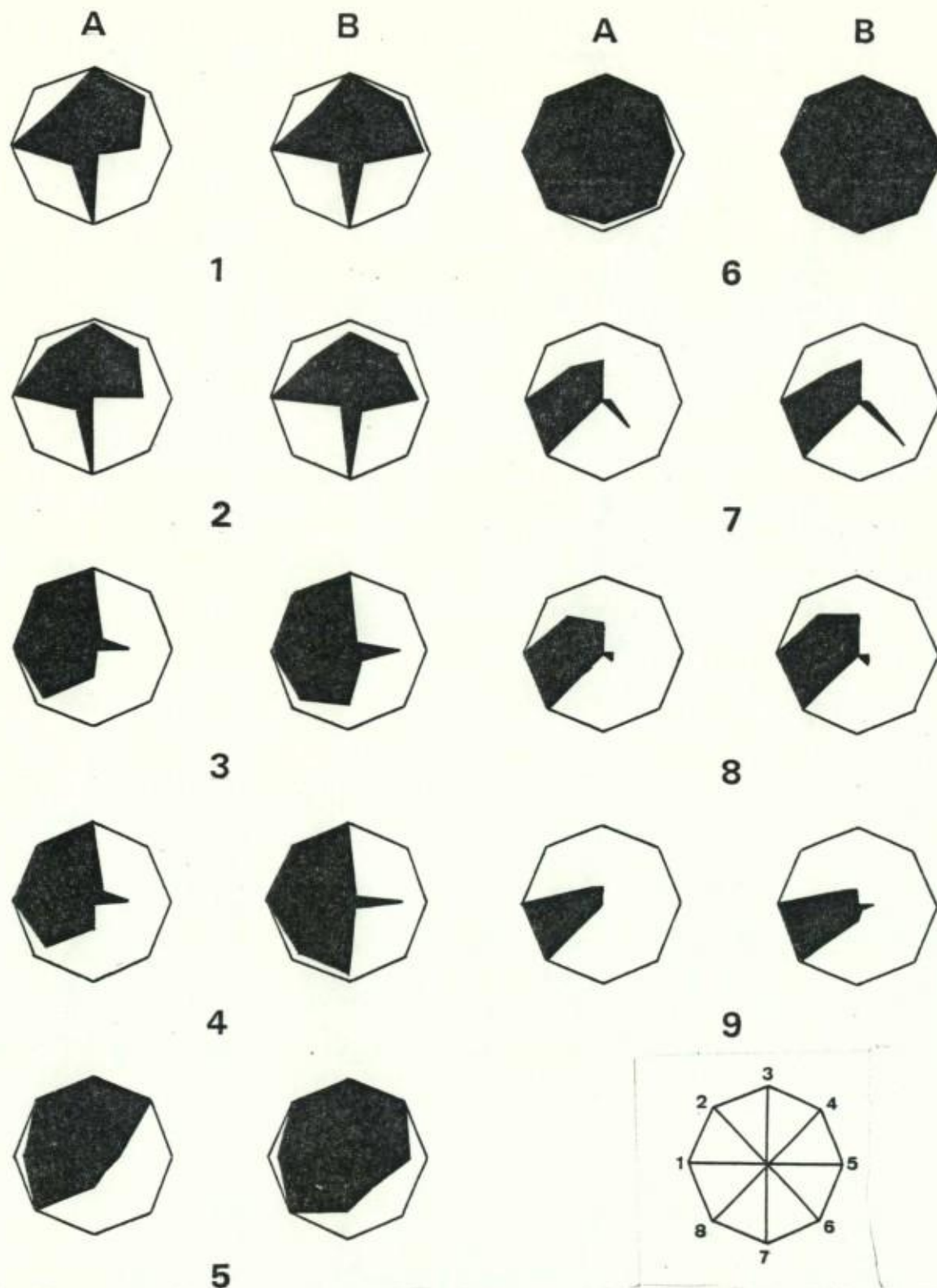


Fig. 27.- Diagrammes polygonaux montrant la distribution de huit caractères dans des populations d'*Armeria maritima* récoltées dans la nature (A) et transplantées ensuite deux ans au Jardin Expérimental J. Massart (B).

1 : Plombières - 2 : La Calamine ; 3 : Busbach - 4 : Breinig - 5 : Olkusz - 6 : Varsovie - 7 : Wimereux - 8 : Cap Gris-Nez - 9 : Gijon.

Légende des graphiques polygonaux: fréquence (en %) à partir du centre comme origine des caractères suivants : 1 : scapes glabres dans le bas; 2 : feuilles velues; 3 : calices pleurotriches; 4 : scapes entièrement glabres; 5 : feuilles trinervées; 6 : bractées à longue pointe effilée; 7 : feuilles larges ($> 1\text{mm}$); 8 : scapes non rugueux.

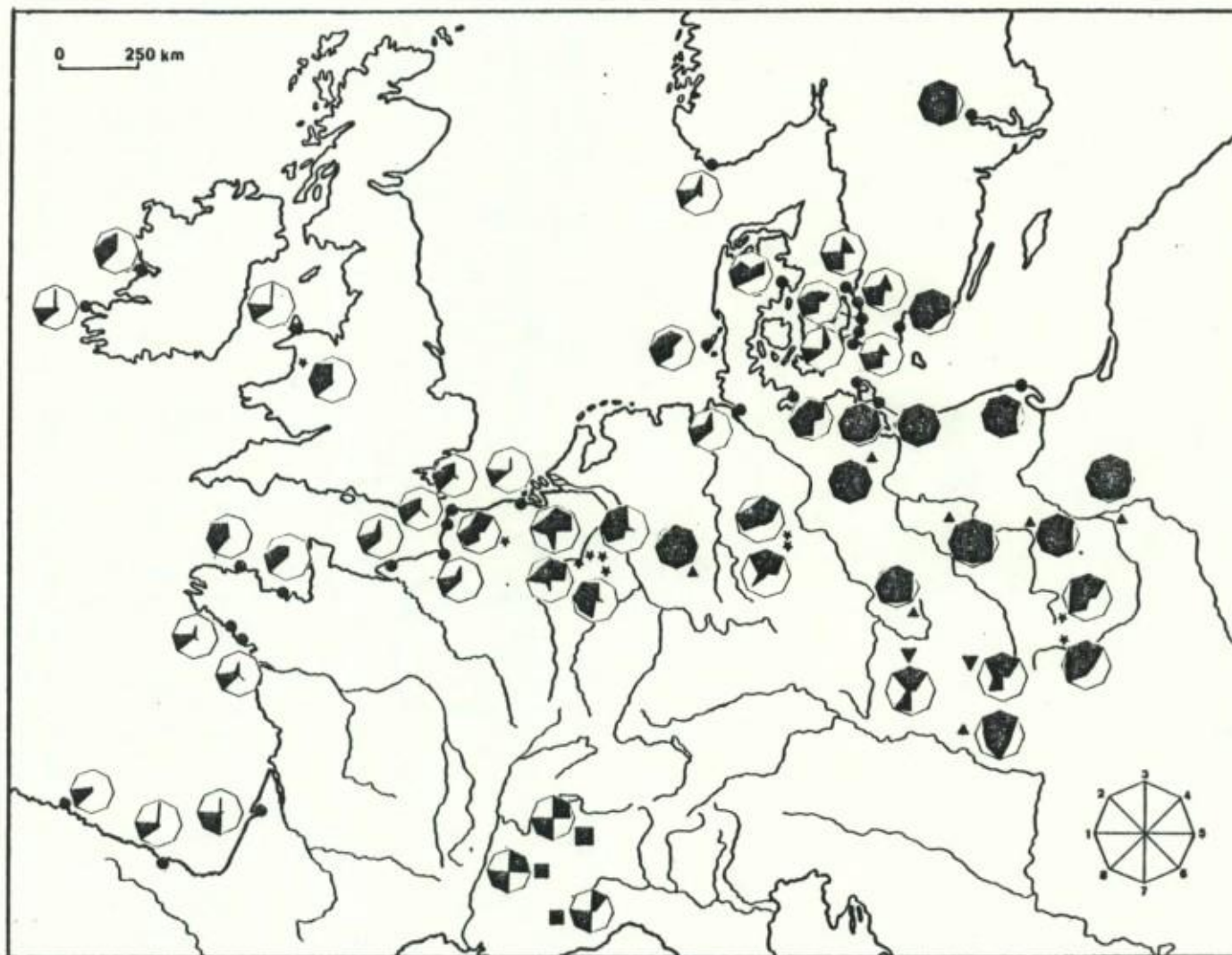


Fig. 28.- Graphiques polygonaux montrant la distribution de 8 caractères dans des populations d'*Armeria maritima* récoltées dans des stations côtières (●); métallifères (★); serpentiniques (▼); continentales sur sols acides et sableux (▲) et alpines (■).
Légende à la fig. 27.

Cette fixité paraît quasi absolue pour la pilosité des hampes, des feuilles et des calices, pour la rugosité des hampes. Par contre, pour la largeur des feuilles (malgré un relèvement à 1,5 mm de la limite pour les feuilles étroites), pour leur nervation, pour le type de bractée involucrelle, les caractères "elongata" augmentent parfois sensiblement (20%) dans certaines populations. Ceci résulte évidemment de l'augmentation généralisée des dimensions en transplantation. Malgré ces variations, les graphiques polygonaux gardent en transplantation la configuration générale qu'ils avaient dans la nature et permettent donc de comparer les populations expérimentales et naturelles. La fig. 28 rassemble les graphiques polygonaux d'un certain nombre de populations d'Europe occidentale et centrale.

Outre les processus de variation qu'ils illustrent, ils montrent la nature originale des populations quant à la distribution des caractères étudiés.

44. ASPECTS ADAPTATIFS ET EVOLUTIFS DE LA VARIATION MORPHOLOGIQUE DES POPULATIONS D'ARMERIA.

441. CARACTERES QUANTITATIFS

Parmi les différences observées entre les moyennes populationnelles des caractères quantitatifs, celles qui concernent la hauteur des hampes florales apparaissent comme la réponse la plus marquée à l'environnement biotique des populations. D'une manière générale, les populations d'Armeria, récoltées au sein d'une végétation herbacée à la fois dense et relativement élevée, sont de taille plus élevée que celles provenant des situations de pelouse ouverte et rase. Comme la hauteur des hampes a une bonne transmissibilité en transplantation, la plupart des différences observées ont

VEGETATION OUVERTE

	$\bar{x}$	N	Sx	Sx2	SCE
Quiberon	23,6	17	402	10.062	556
Kerroch	22,3	25	557	12.712	306
Aran	17,2	16	275	4.976	243
Zwin	19,2	30	575	11.937	932

VEGETATION FERMEE

	$\bar{x}$	N	Sx	Sx2	SCE
Wimereux	30,0	25	724	21.606	632
Cap Gris Nez	34,8	25	852	30.169	1167
Etretat	40,4	15	606	24.911	388
Ploumanach	37,8	25	945	35.992	272

	DL	SCE	CM	F	p
Structure	1	6.469	6.469	8,68	0,001
Pop./struct.	6	4.468	744,7	28,11	0,001
Résiduel	170	4.503	26,5	-	-
TOTAL	177	15.440			

Tableau 11 - Hauteur des hampes en transplantation de populations d'*Armeria maritima* subsp. *maritima* provenant de végétations ouvertes et fermées.

une valeur génotypique adaptative. Chez la sous-espèce maritima, une analyse de la variance effectuée sur deux groupes de quatre populations (tableau 11) montre que les populations récoltées dans des situations ouvertes - bords de falaises exposées à des vents violents (Ile d'Aran), rochers dénudés (Kerroch, Quiberon), vases salées (Zwin) sont significativement ($p < 0.005$) plus petites que celles récoltées dans des prairies denses et élevées, notamment en retrait des falaises (Etretat, Wimereux, Gris Nez, Ploumanach). Au sein des végétations denses et élevées, la compétition pour la lumière favorise les types de grande taille; dans les situations exposées aux vents (action desséchante et réfrigérante) le port prostré est favorisé; dans les vases salées, la salinité du sol et le recouvrement fréquent par l'eau de mer peuvent expliquer le nanisme observé; enfin, le broutage par les ovins dans les prés salés provoque le nanisme ainsi qu'il le fait dans les autres types de pâturage (Kemp 1937).

Ces observations sur les populations maritimes permettent d'interpréter la haute taille et, plus généralement, les grandes dimensions de la subsp. elongata, comme une réponse adaptative aux types de végétation élevée, herbacée ou suffrutescente (landes à *Sarothamnus scoparius* et *Calluna vulgaris*) dont elle fait partie en Europe centrale.

D'autre part, les sites métallifères sont le plus souvent couverts soit, d'une pelouse basse, soit d'une végétation pionnière ouverte. Ce type de couverture végétale est lié notamment à un déficit hydrique lié à la structure du sol (Lefèbvre and Simon 1979), impliquant une réaction xérophytique généralisée des plantes métallicoles (Schwanitz und Hahn 1954, Cook, Lefèbvre & Mc Neilly, 1972) marquée par une réduction de la taille.

Dans les pelouses alpines, la faible taille de la subsp. alpina est l'expression classique du nanisme bien connu des plantes d'altitude.

Comme le montrent les populations maritimes, la variation des caractéristiques quantitatives est liée aux conditions stationnelles et il ne faut donc pas en attendre beaucoup d'indications phylogéniques. Il apparaît néanmoins que les dimensions plus grandes des populations métallicoles de l'est européen (Harz, Silésie) soient l'indice, soit de leur origine à partir de la subsp. elongata qui pousse dans les sites normaux environnants, soit de l'introggression de gènes de la subsp. elongata dans les sites métallifères occupés, en principe, par la subsp. halleri. Les relations évolutives entre les populations de l'Europe Nord-Occidentale et Centrale sont nettement mieux explicitées par les caractères qualitatifs.

442. CARACTERES QUALITATIFS

Dans des travaux précédents (Lefèbvre 1967, Duvigneaud, Lefèbvre & Denaeyer 1971, Lefèbvre 1974¹, Lefèbvre & Kakes, 1978), la variation des populations pour les huit caractères a été exprimée par des graphiques polygonaux établis comme expliqué dans le chapitre précédent. Cependant, dans le contexte variationnel des groupes qui ont été étudiés, il apparaît que cinq de ces huit caractères, dont la valeur phylogénique résulte de la constance qu'ils montrent dans les populations écogéographiquement typiques, soit de la subsp. maritima, soit de la subsp. elongata, soit de la subsp. alpina, suffisent à l'expression complète des processus de variation observés. Ces caractères sont les suivants : pilosité de la feuille (constante chez ssp. elongata et alpina), pilosité de hampe (constante chez ssp. maritima, elongata et alpina), pilosité du calice (constante chez ssp. elongata et alpina), pilosité du bas de la hampe (constante chez ssp. maritima et alpina), type de bractée involucrelle extérieure (constante chez ssp. alpina, quasi constante chez ssp. elongata).

Les fréquences de ces cinq caractères ont été exprimées, pour chaque population simultanément (fig. 29 - 30). Pour certaines populations illustratives d'un aspect important des processus de variation, des diagrammes symboliques de dispersion permettant de définir chaque individu de l'échantillonnage réalisé ont été établis.

	Feuilles ciliées	Feuilles glabres	% feuilles velues
<u>VASES SALEES</u>			
Zwin	4	26	13,3
Zijpe	1	29	3,3
Bergen/Zoom	3	57	5,0
Galway	1	29	3,3
Druimavuic	2	28	6,6
Isle Ornsay	0	30	0,0
Brancaster	0	30	0,0
Arcachon	0	30	0,0
TOTAL	11	259	4,1 %
<u>FALAISES - ROCHERS</u>			
Wimereux	49	10	83,1
Cap Gris Nez	29	10	74,4
Etretat	15	18	45,5
Chaucey	21	2	91,3
Ploumanach	29	1	96,7
Wissenkerke	10	20	33,3
Dunscaith Castle	25	5	83,3
Cove	12	18	66,7
TOTAL	190	84	69,3 %

$$\chi^2 \text{ (vases salées) - (falaises - rochers) } = 249^{xxx}$$

Tableau 13 - Fréquences des feuilles velues dans des populations d'*Armeria maritima* subsp. *maritima* en fonction de leur écologie : (vases - prés salés) - (falaises-rochers).

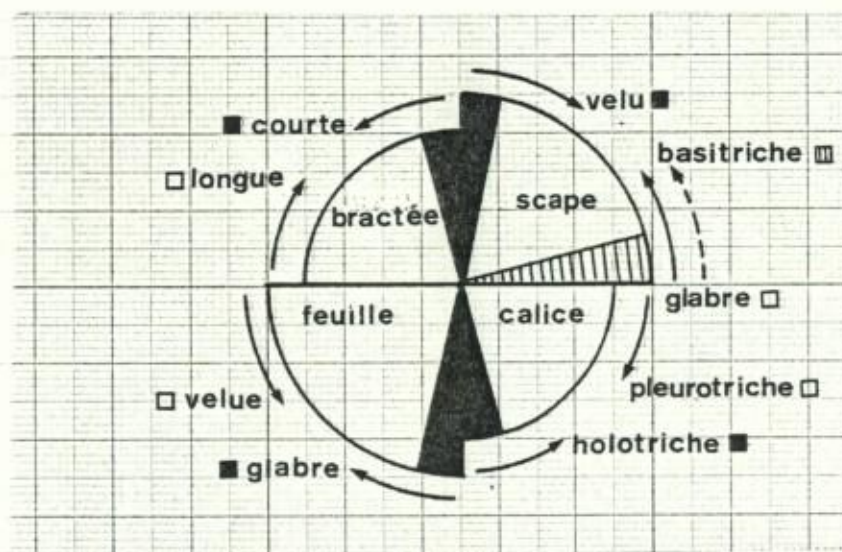
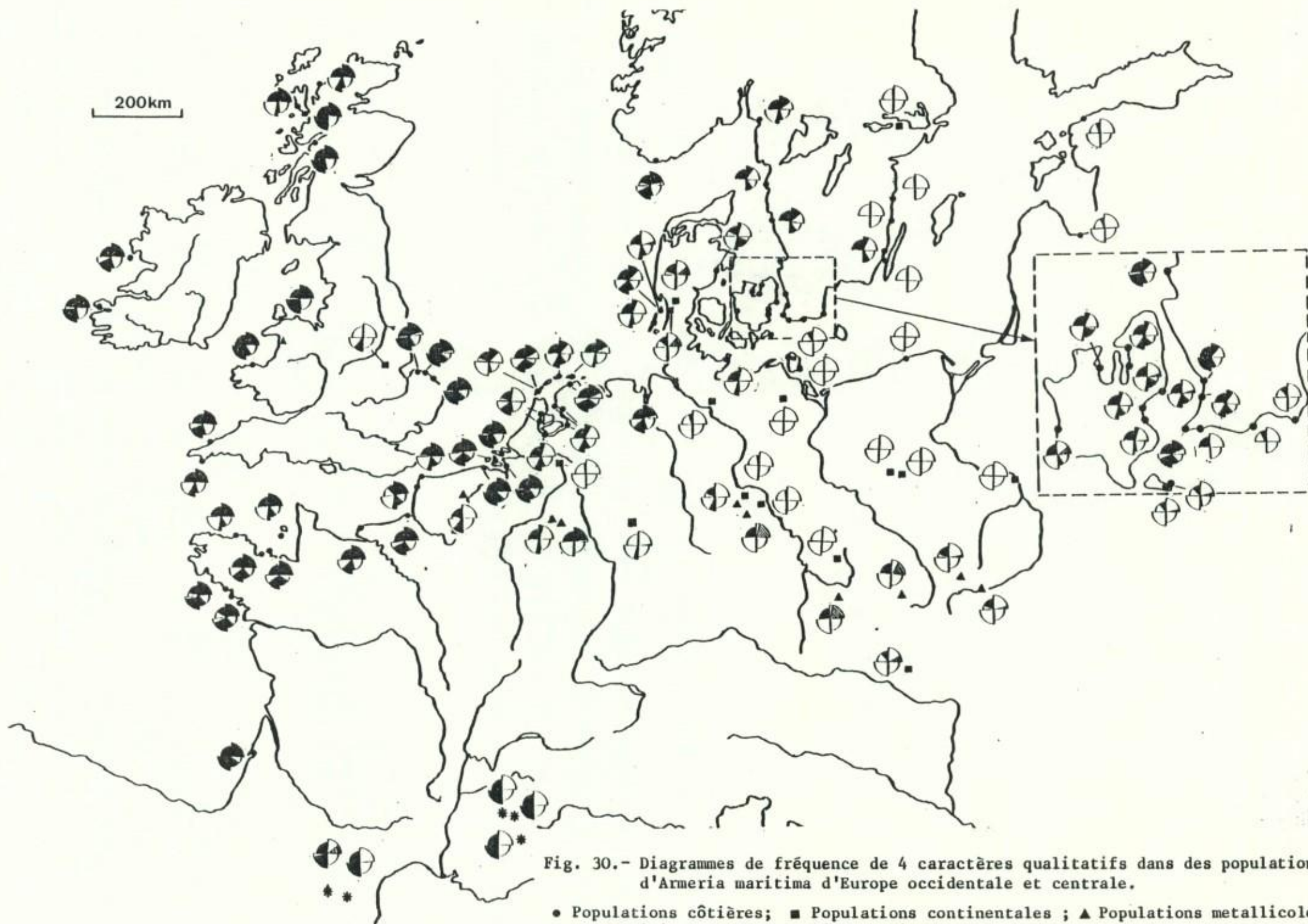


Fig. 29.- Mode de construction des diagrammes de fréquence des populations d'*Armeria maritima*.



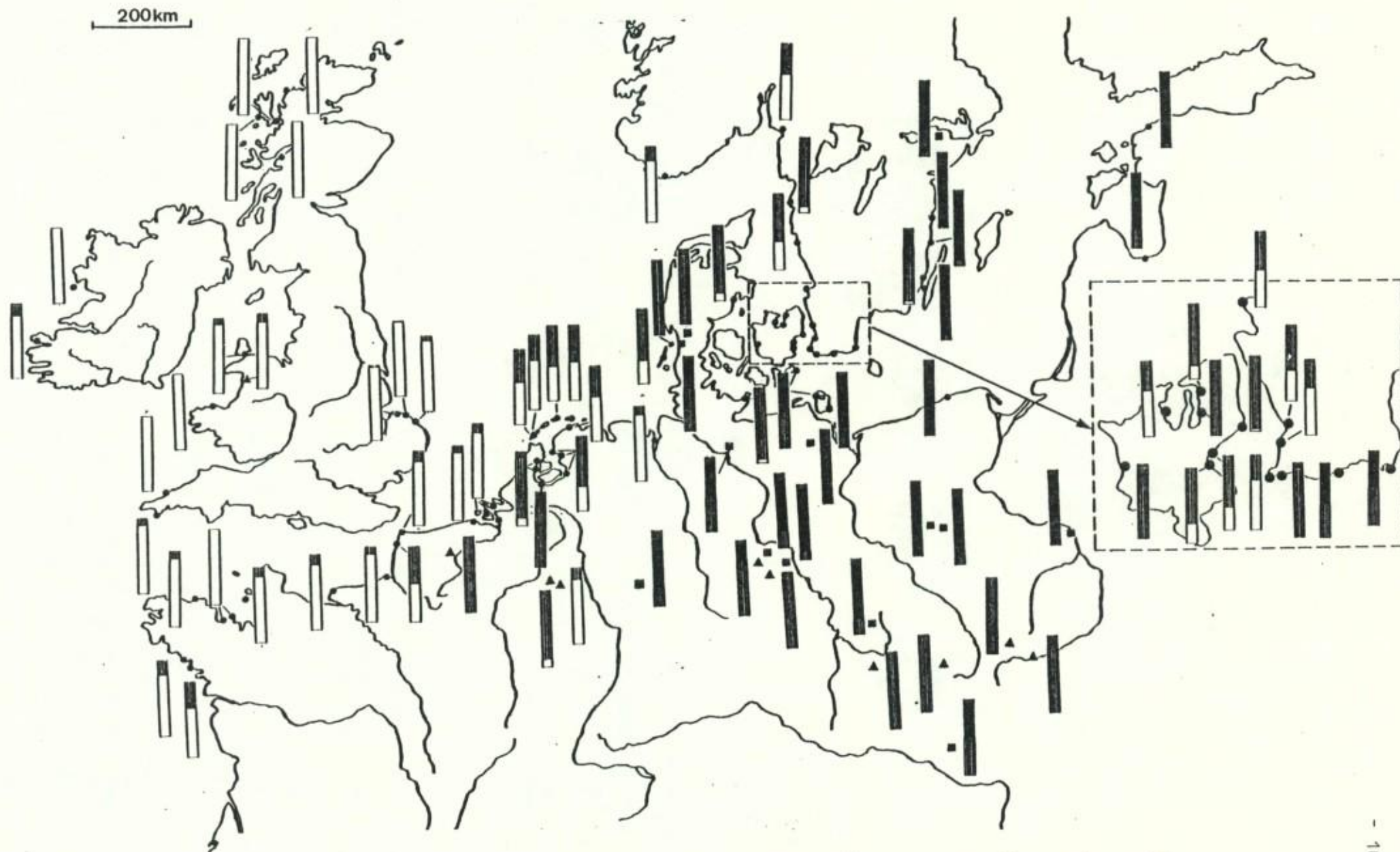


Fig. 31.- Fréquences des morphotypes *maritima* □, *intermedia* ▨ et *elongata* ■ dans des populations d'*Armeria maritima*.

En outre, à partir des combinaisons de 4 des caractères qualitatifs les plus évidents des sous-espèces maritima et elongata (tab. 12), la fréquence des morphotypes maritima, elongata et intermedia (atypiques) a été établie pour chaque population (fig. 31).

Dans un premier développement relativement analytique, la description et la discussion des processus de variation se fera dans le cadre de quatre situations écogéographiques évidentes dans lesquelles s'intègrent les diverses populations et, cela, à l'aide des figures 30,31,37.

1. Populations des terrains acides, souvent sableux de l'Europe moyenne et centrale.
2. Populations littorales des côtes de l'Océan Atlantique, de la Manche, de la Mer du Nord et de la Mer Baltique.
3. Populations alpines
4. Populations des sites métallifères et serpentiniques.

4421. POPULATIONS DES TERRAINS ACIDES ET SABLEUX DE
L'EUROPE MOYENNE ET CENTRALE (Fig. 37a)

Les populations inventoriées proviennent de récoltes effectuées par P. Duvigneaud (Varsovie, Glodno et Malacky) ou de semis de graines récoltées dans les biotopes classiques de cette sous-espèce (Landes et steppes sableuses) par diverses institutions botaniques de République Fédérale Allemande, de République Démocratique Allemande, de Pologne, de Tchécoslovaquie, de Suède et d'U.R.S.S.

Dans la partie orientale de la Mer Baltique, les populations côtières récoltées en Pologne et dans les

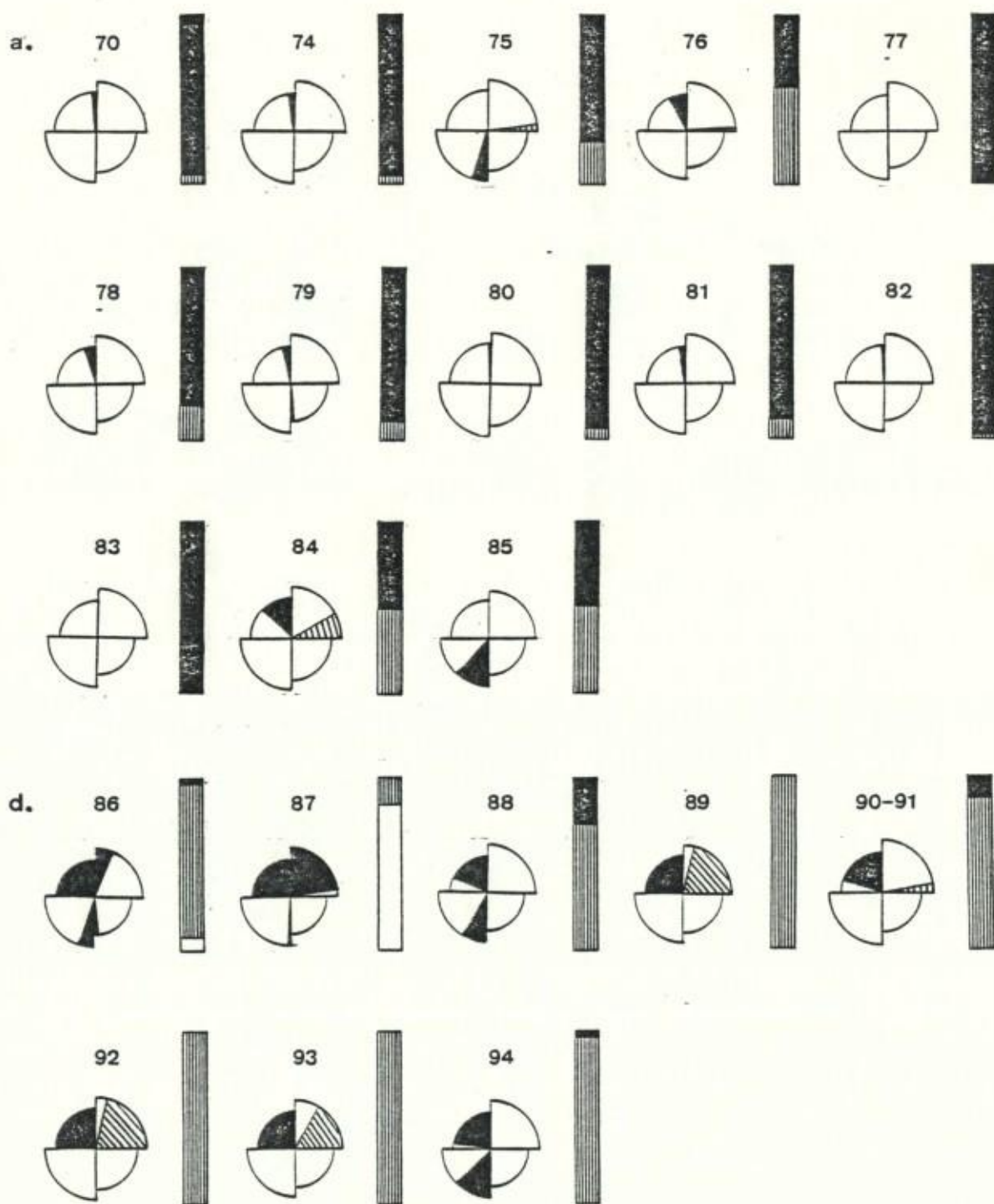


Fig. 37 a et d. - Diagrammes de fréquence pour 4 caractères diagnostiques (explication voir fig. 29) et cartouches indiquant la fréquence des morphotypes *maritima* (blanc), *intermedia* (hachuré) et *elongata* (noir) dans des populations d'*Armeria maritima* provenant de landes ou de pelouses sableuses continentales (c) et de sites métallifères ou serpentiniques (d).

a. 70. Kolbach; 74. Nijmegen; 75. Marburg; 76. Lauenburg; 77. Muritzsee; 78. Bitterfeld; 79. Taucha; 80. Griezno; 81. Glodno; 82. Varsovie; 83. Pruhonice; 84. Malacki; 85. Ancaster.

d. 86. Plombières-La Calamine; 87. Aachen (Breinig, Busbach, Strempt); 88. Halle (Eisleben, Hettstedt; Salzmunde); 89. Halle (Bottendorf); 90. Olkusz; 91. Boleslaw; 92. Dolny-Kralovice; 93. Mohelno; 94. Douai-Auby.

Républiques Baltes ne diffèrent pas des populations continentales. Il apparaît que les populations typiques de la subsp. elongata se trouvent dans le Centre-Nord de l'Europe et autour de la Baltique Orientale : dans cette région, en effet, les populations sont peu variables, présentant de manière constante les caractères propres à la subsp. elongata : hampe glabre, feuille velue, calice pleurotriche, bractée pointue dépassant le capitule. Sur les côtes occidentales de la Mer Baltique, les populations subissent une introgression de la subsp. maritima qui sera explicitée dans le paragraphe suivant. La population la plus occidentale étudiée provient d'une collection d'herbiers récoltée entre 1833 et 1893 à Nijmegen (Pays-Bas); actuellement, il n'y a plus de populations typiques d'A. maritima subsp. elongata dans les Pays-Bas.

Des populations nettement disjointes de l'aire principale de la subsp. elongata existent dans le centre de l'Angleterre (Lincolnshire et Leicestershire). Ces plantes sont typiques de la subsp. elongata par leurs scapes glabres, leurs calices pleurotriches et leur longue bractée extérieure (Baker 1958). Cependant, des feuilles glabres sont fréquentes (30-50 %), indiquant selon Baker (1953) une introgression de la ssp. maritima. On ne voit pas cependant pourquoi les autres caractères n'ont pas subi une telle introgression. Ces populations marginales indiquent que, vraisemblablement, la subsp. elongata était plus largement répandue autrefois. L'hypothèse de Iversen (1940), qui considère que la subsp. elongata est une très jeune race issue d'un matériel alpin où maritima n'est pas en accord avec la vaste distribution de ce taxon.

Vers le Sud de son aire, la subsp. elongata est plus variable : des individus à feuilles glabres, bractées courtes, scapes velus dans le bas, apparaissent avec une fréquence relativement élevée (40 % de bractées courtes, 20 % de hampes velues dans le bas, dans la population de Malacki - Tchécoslovaquie). Un groupe méridional s'est donc

différencié avec, pour caractéristique particulière, l'apparition dans les populations de fréquents individus à scapes basitriches.

Ces populations limitrophes moins typiques sont évidemment plus riches en morphotypes intermédia (fig. 31).

La subsp. elongata représente le cas classique d'un taxon à distribution continue, avec une grande stabilité morphologique dans le centre de son aire et des déviations marginales dues à des inférences génétiques variées (introgression, dérive génétique dans des isolats marginaux).

4422. POPULATIONS LITTORALES

44221 LES POPULATIONS DES COTES FRANCAISES, ZELANDAISES ET BRITANNIQUES. (fig. 37b)

Les populations récoltées sur les côtes de la France, du Sud des Pays-Bas (Zélande) et des Iles Britanniques représentent les diverses situations éco-géographiques typiques de A.m. subsp. maritima (vases salées, prés salés, rochers et falaises maritimes). A cette variété de biotopes correspond à première vue une assez grande variation inter- et intra-populationnelle. L'examen de la figure 30 montre que seule la pilosité des hampes florales est stable: les populations de ces côtes sont composées quasi-invariablement d'individus à hampes velues. Les autres caractères sont plus variables. Dans certaines populations (Kerroch, Quiberon, Menaï Bridge) apparaissent des individus ($\pm 10\%$) à bractées involucreales allongées de type "elongata"; la proportion peut atteindre 50 % comme à Wimereux. La grande majorité (90 %) des individus des populations maritimes ont des feuilles étroites ($< 1\text{mm}$) mais dans la population d'Arcachon, 60 % des individus ont des feuilles larges de 2mm. Dans toutes les populations littorales, la pilosité du calice existe sous les deux formes (holotriche et pleurotriche) en proportions variées d'un endroit à

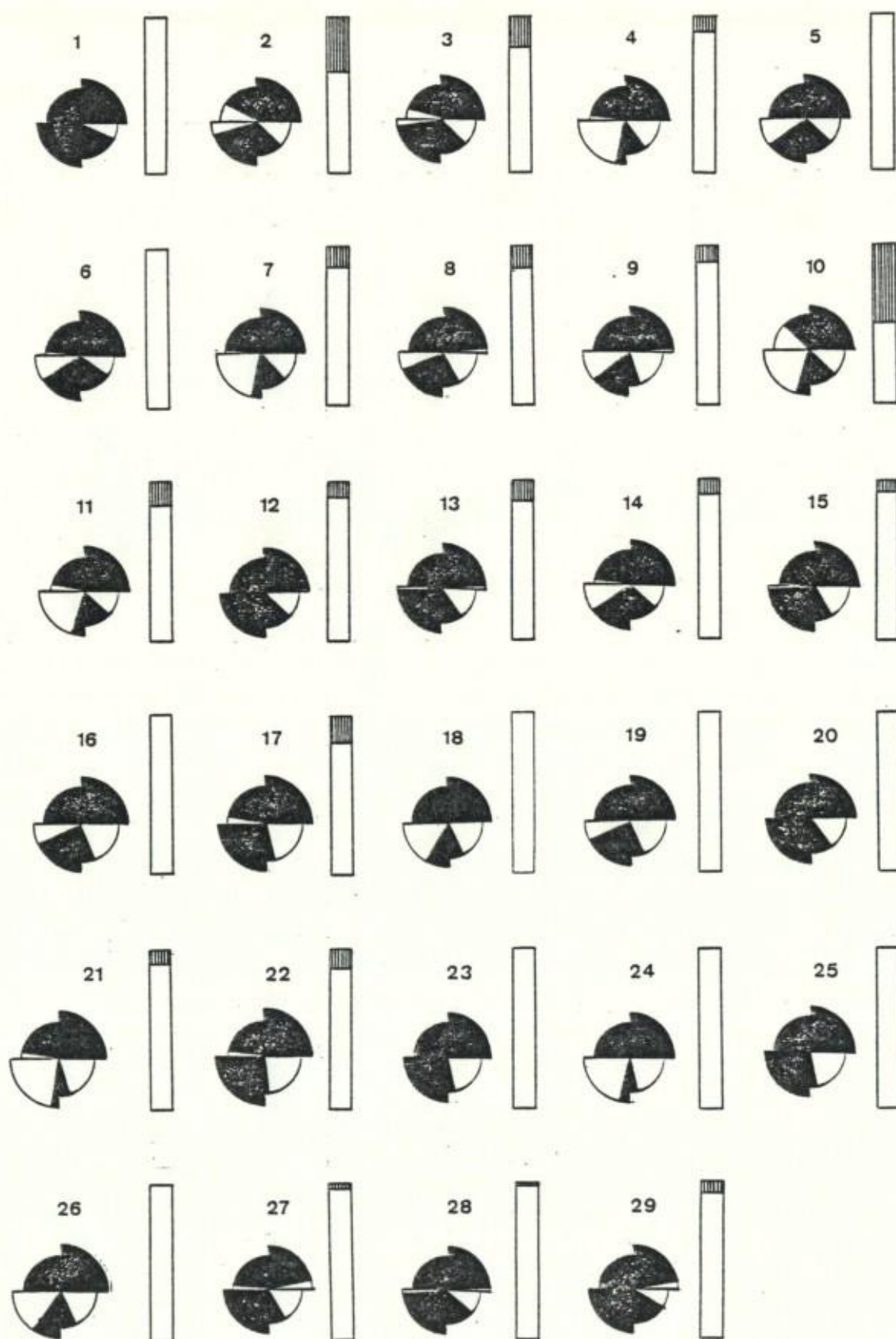


Fig. 37b. Diagramme de fréquence pour 4 caractères diagnostiques (explication voir fig. 29) et cartouches indiquant la fréquence des morphotypes *maritima* (blanc) *intermedia* (hachuré) et *elongata* (noir) dans des populations d'*Armeria maritima* des côtes françaises, belges, zélandaises et britanniques.

1. Baie d'Arcachon; 2. Presqu'île de Quiberon; 3. Kerroch; 4. Ploumanach;
5. Erquy; 6. Cancale; 7. Iles Chancey; 8. Etretat; 9. Saint-Valery-sur-Somme;
10. Wimereux; 11. Cap Gris-Nez; 12. De Zoute; 13. Bergen-op-Zoon; 14. Wissenkerke;
15. Zijpe; 16. Ile d'Aran; 17. Baie de Dingle; 18. Lizard Point; 19. Saint Agnès;
20. Parrog; 21. Hermon Copper Mine; 22. Menai-Bridge; 23. Druimavuic; 24. Dunscaith Castle;
25. Isle Ornsay; 26. Cove; 27. Brancaster; 28. Wells; 29. Blakeney-Point.

un autre sans qu'apparaisse un quelconque déterminisme dans cette variation.

La pilosité foliaire, par contre, paraît liée à certains facteurs écologiques : comme le montre le tableau 13, les populations des vases salées sont presque exclusivement composées d'individus à feuilles glabres (95-100 %), alors que les populations des falaises en montrent des fréquences variées (13-66 %). Il semble donc que la pilosité foliaire soit en rapport avec la salinité ou la fréquente submersion des stations. Baker (1953³) avait observé le même phénomène chez les populations anglaises. Certaines populations maritimes montrent une étonnante instabilité morphologique. La population des falaises de Wimereux (Pas de Calais) est exemplaire; parmi les cinquante plantes transplantées en 1965 au Jardin J. Massart, sont apparus en 1966 des individus à croissance aberrante : fasciation de la rosette foliaire, fusion latérale des scapes devenant bi-céphales ou des feuilles, apparition de capitules secondaires à partir du capitule principal, foliarisation et allongement démesuré des bractées involu-crales extérieures. Dans la même station, Gorenflot (1966) obtint, à partir d'un des individus fasciés testés, des descendants complètement hors population, ressemblant beaucoup plus à A. maritima subsp. elongata et à A. alliacea qu'à leur parent maritime. De tels déviants sont rares car ils ne sont pas apparus dans les nombreuses autres populations cultivées au Jardin J. Massart.

Dans d'autres populations (Etretat, par exemple), la pilosité du scape peut présenter des irrégularités dans sa distribution : certains individus ont une pilosité variable le long du scape, marquée par l'apparition de zones glabres. Ces variations peuvent avoir pour origine des hybridations accidentelles avec A. alliacea, dont la limite nord de l'aire se situe au niveau des côtes normandes (Pays de Caux) et du sud du Boulonnais (Bernis 1952), ou résul-ter de la variabilité potentielle propre à ces populations.

Le fait qu'en Bretagne, où A. alliacea est absent, les populations sont apparues beaucoup plus stables est en faveur de la première alternative.

L'influence de A. alliacea se marque de manière plus évidente, sans doute, dans la population d'Arcachon, caractérisée par des feuilles anormalement larges (1,5 - 3 mm) pour une population maritime.

Cette population, récoltée dans les vases salées de la baie d'Arcachon, est à rattacher à la subsp. miscella (Merino) Malagarriga représentant méridional (Sud-Ouest de la France, Nord de l'Espagne) de Armeria maritima selon Pinto da Silva (1972). Il reste cependant inexpliqué pourquoi d'autres caractères comme la pilosité du scape ne montrent pas de signes d'introggression.

Dans la majorité des populations maritimes (22 populations sur 25), les morphotypes "intermedia" ne dépassent pas 15 % (fig. 31). Toutefois, il existe des populations où cette fréquence est largement dépassée (Wimereux : 50 %).

44222. POPULATIONS COTIERES DU NORD DES PAYS-BAS A LA BALTIQUE ORIENTALE.
(fig. 37c)

Aux populations de la subsp. maritima qui, des côtes bretonnes aux côtes du Delta Hollandais, sont constituées quasi exclusivement d'individus à hampes velues sur toute leur longueur, succèdent sur le pourtour de l'Ijsselmeer et sur les îles frisonnes des populations caractérisées par une fréquence élevée d'individus à hampe glabre (40 - 80%). La subsp. elongata étant caractérisée par des hampes glabres ou basitriches (velues à la base seulement), la coexistence dans une population de caractères de l'une et l'autre sous-espèce suggère évidemment une origine hybride pour cette population. Ces populations ayant des caractéristiques intermédiaires entre subsp. maritima et subsp. elongata occupent une vaste zone côtière de la bordure méridionale de l'Ijsselmeer jusqu'à la Baltique occidentale où elles font place à la subsp. elongata plus vers l'Est.

Taxonomiquement, ces populations se rattachent à la subsp. intermedia; elles ont fait l'objet en Hollande Septentrionale et en Frise (Lefèbvre & Kakes 1978), au Danemark (Philipp 1974, Woodell, Mattson et Philipp 1977) et en Suède (Turesson 1922) d'études qui, complétées

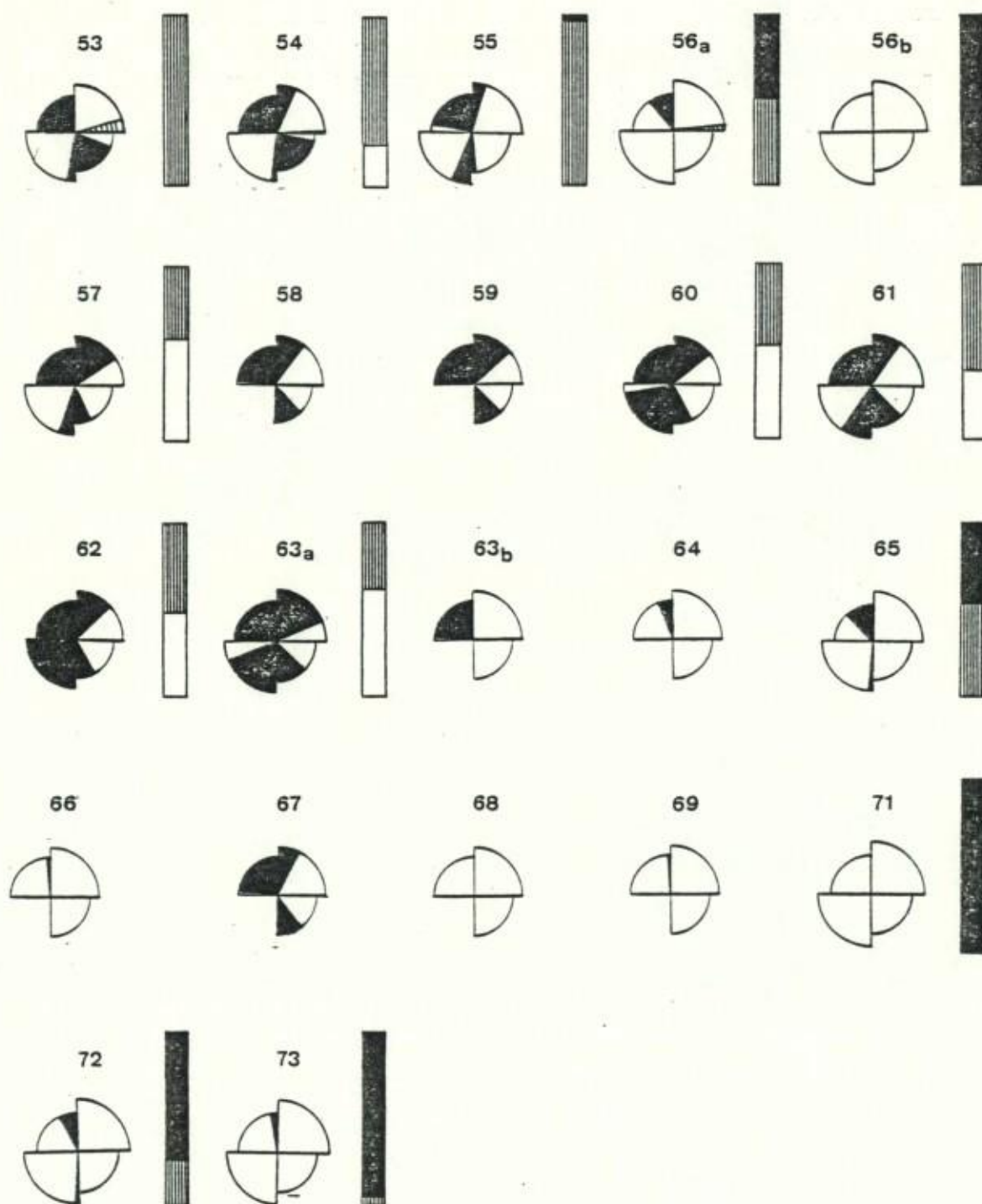


Fig. 37c. Diagrammes de fréquence pour 4 caractères diagnostiques (explication voir fig. 29) et cartouches indiquant la fréquence des morphotypes *maritima* (blanc), *intermedia* (hachuré) et *elongata* (noir) dans des populations d'*Armeria maritima* littorales et sublittorales du Nord du Pays-Bas à la Baltique orientale.

30. Sud-Est IJsselmeer; 31. Naarden; 32. Amsterdam; 33. Est-IJsselmeer; 34. Oude Mirdum; 35. Laaksum; 36. Ile de Texel (côtes); 37. Ile de Texel (intérieur); 38. Ile de Terschelling; 39. Ile de Ameland; 40. Moddergat; 41. Christiankoog; 42. Ile de Sylt, 43a. Ile de Rømø (côtes); 43b. Ile de Rømø (intérieur); 44. Mandal; 45. Aahrus; 46. Kolding; 47. Nyborg; 48. Mølne; 49. Strobj Egede; 50. Strobj Egede; 51. Dragor; 52. Jaegerpris; 53. Kyndby Huse; 54. Bøgnaes; 55. Heiligenhaven; 56a. Ile de Rügen (côte); 56b. Ile de Rügen (côte Est); 57. Ostfold; 58. Marstra i; 59. Varberg; 60. Hallands Väderö; 61. Klagstorp; 62. Barkakra; 63a. Falsterbo; 63b. Trelleborg; 64. Vickerby; 65. Vitemolle; 66. Morbylanga; 67. Kalmar; 68. Oskarhamm; 69. Västervik; 71. Splusk; 72. Riga; 73. Tallin.

par un échantillonnage de populations que j'ai réalisé récemment, permettent de préciser leurs processus de variation.

Aux Pays-Bas, où Armeria a fortement regressé en un siècle, suite à la création des polders, j'ai complété l'échantillonnage des populations naturelles par l'examen des abondantes collections du Rijksherbarium de Leiden. Les spécimens ont été regroupés en "populations" selon leur origine géographique (S.E. Ijsselmeer, Ouest Ijsselmeer, Est Ijsselmeer, etc...).

Si, pour donner une vision générale de la variation, on regroupe les populations selon leur origine géographique et leurs affinités morphologiques, on peut décrire les grandes lignes de la variation des populations côtières de la manière suivante (tab. 14) : sur les côtes de la moitié Nord de la France, du Sud des Pays-Bas et des Iles Britanniques, le morphotype "maritima" est quasi exclusif (90 %); du Nord des Pays-Bas à l'Ouest de la Baltique, le type "intermedia" prédomine (60 %) accompagné d'une forte proportion de type "maritima" (30-40 %), le type "elongata" prédomine (70 %), accompagné du type "intermedia" à partir de la Baltique centrale (Sud de la Scanie, Ile de Rügen).

Cette description globale n'est, en fait, qu'une simplification généralisatrice comme le révèle l'analyse écologique et morphologique de la variation des populations de cette région.

Les premières données sur ce sujet sont dues à Turesson (1922) pour des populations côtières suédoises; sur la côte orientale de la Scanie et du Swäland, Turesson distingue deux types de populations écologiquement et morphologiquement différenciées :

	<u>El.</u>	<u>Int.</u>	<u>Mar.</u>
Bretagne - Zélande	0	18	82
Hollande du Nord - Ouest Danemark	9	59	32
Baltique Occidentale	13	72	15
Baltique centro-orientale	82	18	0

Tableau 14 - Fréquence (%) des types morphologiques "elongata" (El.), "intermedia" (Int.) et "maritima" (Mar.) dans les grandes régions côtières de l'Europe Nord-Occidentale et Orientale.

<u>TEXEL</u>	<u>Glabres</u>	<u>Velus</u>	<u>% velu</u>
De Waal - Talus herbeux	69	76	52,4
De Slufter - Base des dunes	77	67	46,5
De Slufter - Pré salé	89	86	49,2
Den Hoorn - Vases salées	33	42	56,0
$\chi^2_3 = 2,15 \text{ N.S.}$			
<u>Côte Nord de l'IJsselmeer</u>			
Laaksum Pré acide	47	7	12,9
Oude Mirdum Pré acide	37	20	35,1
$\chi^2_1 = 7,37^{xx}$			

Tableau 15 - Fréquence des scapes glabres et velus dans des populations d'*Armeria maritima* en relation avec les conditions écologiques.

- 1- les falaises, rochers maritimes et prés salés abritent des populations constituées d'individus majoritairement à bractées courtes et où subsistent en nombre limité des individus à hampe velue.
- 2- Sur les terrains sableux, tous les individus ont des hampes glabres et la majorité ont des bractées allongées dépassant le capitule.

Sur la côte ouest où n'existent pas de terrains sableux, hampes velues et glabres sont mêlées; les bractées sont toujours courtes.

La conclusion de ces observations est que les caractéristiques "elongata" et "maritima" sont dans des proportions réglées par les conditions écologiques des stations.

Les populations de la côte ouest de la Suède, que j'ai obtenues à partir de semis, correspondent à la description de Turesson (1922) : mélanges à peu près équilibrés (40-60°) de hampes velues et glabres, bractées presque toujours courtes (95-100 %). Comme dans les populations de la subsp. maritima, les populations des vases salées (Barkakra, Hallands Väderø) montrent une prédominance (90-100 %) d'individus à feuilles glabres. En provenance de la côte orientale, je n'ai examiné qu'une population (Vitemolle) dont les caractéristiques morphologiques se rattachent bien au type de station (falaises) préconisée par Turesson. La distinction écotypique observée par Turesson ne se reproduit pas nécessairement dans les mêmes termes et n'apparaît pas nécessairement dans les populations plus occidentales (hollandaises et danoises) qui seront examinées successivement.

Dans le Nord des Pays-Bas, les populations des rives de l'Ijsselmeer sont dominées par des formes rattachées à la subsp. intermedia (70-90 %) qu'accompagnent des morphotypes "maritima" (10-30 %); les populations ayant des morphotypes "elongata" ne sont pas fréquentes (Amsterdam : 7 %; Naarden : 12 %). Sur les Iles Frisonnes et le long du Waddensee (Moddergat), les populations ont un caractère "maritima" plus accentué : 45 - 65 % de morphotypes "maritima" coexistent avec 55 - 35 % de morphotypes "intermedia".

La fréquence des scapes velus dans les populations ne paraît pas avoir de signification écologique particulière. En effet, des fréquences de scapes velus non significativement différentes (tab.15) s'observent dans des situations écologiques nettement différenciées : prés salés (Texel - De Slufter; Texel - Den Hoorn), dans des sables prédunaux (Texel - De Slufter), sur des murets de l'intérieur des terres (Texel - "Walletjes") ou encore, dans des prairies acides (Terschelling-Bosplaat). D'autre part, sur la côte Nord de l'Ijsselmeer (Gasterland) deux populations distantes de $\pm$ 10 km et récoltées dans des pelouses acides (Oude Mirdum pH : 4,7 et Laaksum pH : 4,8), de compositions floristiques voisines, montrent des fréquences de hampes velues significativement différentes (tab.15). Les individus à bractées longues de type "elongata" n'apparaissent que dans les populations provenant de pelouses denses et élevées. On ne retrouve donc pas dans cette région la spécificité écologique décrite par Turesson (1922) pour la Suède.

Certaines des populations côtières du Schleswig-Holstein (Ile de Sylt), du Danemark (Ile de Rømø, Bøgnaes, Jaagerpris) et de la côte occidentale de la Suède (Hallands Väderø, Viken, Barkakra) sont quasi identiques à certaines populations du Nord des Pays-Bas.

On n'observe donc pas une évolution géographique régulière de l'ensemble des populations d'Ouest en Est vers un accroissement progressif de la subsp. elongata. Il existe même des populations typiques de la subsp. maritima dans l'estuaire de l'Elbe (Christianskoog), alors que ce type de population n'a pas été rencontré dans le Nord des Pays-Bas.

Dans la partie occidentale du Danemark et du Schleswig-Holstein une base écologique à la distribution des caractères apparaît. Les populations sublittorales (Rømø-lande) ou + continentales (Ribe, Tønder) sur sables acides, montrent une absence totale de morphotypes "maritima", alliée à la présence sporadique (5 % à Rømø) ou majoritaire (58 % à Ribe) de morphotypes "elongata". Dans les situations littorales classiques, sables dunaux alcalins (pH 8,3) des îles de Rømø et Sylt, les morphotypes "maritima" sont abondants (30% - 50%). Cette différenciation peut se produire sur une courte distance : à Rømø, la population continentale n'est séparée de la population côtière que de + 1 km. En outre, dans les populations sublittorales et continentales apparaissent en fréquences variables (15-50 %) des individus à scapes velus uniquement à la base (basitriches). Ce caractère n'est jamais apparu dans le matériel hollandais et n'est pas présent dans les deux populations d'écologie "maritima" de Rømø et Sylt.

Les dix populations récoltées sur les côtes de la partie orientale du Danemark (îles de Møn, Sjaelland, Fyn) montrent une variation morphologique importante dont le déterminisme écologique et géographique n'est pas évident. Aux extrémités de la variation, il y a :

- d'une part, des populations au caractère maritime accentué (la population de Bognaes en est un exemple avec 60 % de morphotypes "maritima") qui occupent des stations de prés salés et sans doute de rochers littoraux.

- d'autre part, des populations où les morphotypes "elongata" sont abondants (40-50 % dans les 2 populations récoltées sur l'île de Møn) qui poussent sur des sables acides littoraux, sub-littoraux ou, encore, continentaux.

On peut, par convention, car un système continu de populations serait vraisemblablement révélé par l'examen de plus nombreuses populations, rassembler les 7 autres populations inventoriées dans un groupe où les morphotypes "intermedia" sont prédominants (70 - 100 %) souvent accompagnés (5 populations sur 7) de morphotypes "maritima" (5 - 30 %) et, plus rarement (2 populations sur 7), de quelques morphotypes "elongata" (moins de 5 %).

Le déterminisme écogéographique des variations des fréquences des caractères "elongata" et "maritima" n'a pu être discerné sur la base de l'échantillon de populations qui a été réalisé. Plutôt, on serait tenté de suggérer que ce déterminisme n'existe pas. Ainsi, la population côtière de l'île de Møn et la population d'Amager, à l'est de Copenhague, quoique récoltées dans des situations écologiques assez semblables où s'est développée la même association végétale (pelouse sur sol acide - pH 5,0 - 5,5 à Festuca rubra subsp. arenaria, Agrostis tenuis, Rumex acetosella, Hieracium pilosella, Achillea millefolium) diffèrent par la fréquence des bractées allongées, des feuilles velues, des calices pleurotriches. Par contre, la population d'Amager est morphologiquement plus voisine de la population de Kindby, récoltée sur des éboulis calcaires au milieu d'une végétation riche en calcicoles (Vincetoxicum hirundinaria, Avena pubescens, Anthyllis vulneraria, Scabiosa columbaria).

En outre, dans cette région, il n'y a pas d'effet géographique marqué : des populations récoltées à la même longitude (Møn - Strobj Egede) peuvent être très différentes.

Considéré globalement, l'Est du Danemark est la région où se produit l'apparition significative de la subsp. elongata dans la constitution des populations. A partir de là, le processus se précipite puisque

dès la côte est de l'Ile de Rügen, soit moins de 100 km plus à l'Est, les populations côtières sont typiques de la subsp. elongata. Ce type de populations se maintient tout au long de ces côtes sableuses bordées d'une mer peu salée, jusqu'au Golfe de Finlande (population récoltée dans la région de Tallin - URSS).

En Suède, les populations typiques de la subsp. elongata apparaissent sur la côte Est du Swaland et sur l'île d'Oland mais des populations à bractées courtes (subsp. intermedia) subsistent dans des situations de rochers ou vases salées (Kalmar).

Il apparaît donc qu'à la limite orientale de son aire, la subsp. intermedia ne subsiste que dans des conditions de rochers maritimes ou de prés salés, les sables côtiers étant occupés par la subsp. elongata. C'est un exemple d'exclusion écologique de populations marginales. Par contre, de la Hollande du Nord au Danemark, tous les types de stations peuvent être occupés par les populations mélangées de la subsp. intermedia. A l'Est, la continentalité réduit les possibilités de colonisation des populations de la subsp. intermedia.

De la Hollande au Danemark, la comparaison de la variation morphologique et des conditions écologiques n'apporte que des arguments en faveur de la nature non-adaptative d'une partie au moins de la variation morphologique observée. Il y a de grandes similitudes morphologiques, ainsi que le montrent les diagrammes de fréquences (fig. 32) entre certaines populations de la subsp. intermedia et plusieurs populations métallicoles ou serpentinicoles du continent européen. A l'exception des populations de la région d'Aachen, toutes ces dernières sont majoritairement constituées de morphotypes "intermedia". Sur le plan purement morphologique, les populations métallicoles et serpentinicoles d'Europe centrale doivent être référées au subsp. intermedia. Comme on le verra dans le chapitre suivant, de nombreux arguments existent pour considérer les endémiques métallicoles comme des relictés d'un vaste ensemble

de populations variables résultant du brassage des flores lors des glaciations du quaternaire et s'étendant à toute l'Europe Nord-Occidentale et Centrale de la fin du Glaciaire au Boréal.

Attribuer la même origine aux populations côtières de la subsp. intermedia paraît donc logique, d'autant que son aire actuelle est entièrement incluse dans la zone d'extension maximale des glaciers lors de la dernière glaciation. Le fait qu'en Hollande, les populations de la subsp. intermedia apparaissent brusquement dans une région qui correspond à la limite d'avancée extrême des glaciers n'est sans doute pas fortuit.

4423. POPULATIONS ALPINES

Les populations alpines récoltées dans les Alpes françaises sont apparues d'une rigoureuse stabilité pour les caractères suivants : hampe et feuille glabres, calice pleurotriche, bractée courte. Par contre, la largeur et la nervation des feuilles ne correspondent pas toujours aux standards de la littérature : les populations contiennent fréquemment des individus à feuilles étroites (± 1 mm) et uninervées en mélange avec des individus plus conformes à feuilles plus larges (2-3 mm) et trinervées.

Armeria maritima subsp. alpina

apparaît dans les Alpes françaises comme constant pour des caractères variables dans les populations planitiaires.

Le groupe alpin n'a pu interférer avec les populations des plaines d'Europe Nord-Occidentale et Centrale dont il est maintenant isolé que durant la période glaciaire. L'isolement génétique de ces populations (Lefèbvre 1974) est un argument en défaveur de son intervention dans leur histoire évolutive.

4424. POPULATIONS DES SITES METALLIFERES ET SERPENTINIQUES. (Fig.37d)

44241. INTRODUCTION

Il existe à travers toute l'Europe, de nombreux sites métallifères d'origine anthropogène (déblais d'extraction de Pb, Zn, Cu, Sn), dont les plus anciens remontent au chalcolithique comme en Europe centrale. Il est probable que des sites intoxiqués "naturellement" par l'affleurement de filons ont dû exister préalablement à l'extension de la végétation métallicole, suite à l'activité minière.

Les sols sur roches serpentiniques sont également distribués à travers toute l'Europe. A leur caractéristique chimique originale (richesse en Mg associée à une grande pauvreté en Ca) se surimpose fréquemment des toxicités de niveaux variables en métaux tels que Ni, Co, Cr. Ces sols intoxiqués par des métaux lourds, chimiquement mal balancés, vont exercer sur la végétation un effet sélectif menant à la constitution de groupements végétaux particuliers que les phytosociologues regroupent dans l'alliance du Violetea calaminariae, caractérisée par la présence simultanée ou non de deux espèces caractéristiques : Minuartia verna L. et Silene cucubalus Wibel. Pour la hiérarchie détaillée de cette alliance, on se reportera au travail spécialisé de Ernst (1974).

Armeria, sous divers taxa, participe à 14 des 26 associations appartenant à cette alliance, souvent comme caractéristiques (9 fois) d'association.

La collection de populations métallicoles rassemblée par P. Duvigneaud et moi-même, constitue un échantillonnage quasi-complet des sites métallifères de l'Europe moyenne où Armeria est signalé (région d'Eupen dans le N.E. de la Belgique; région d'Aachen en Allemagne occidentale; région du Harz en Allemagne orientale, Haute Silésie en Pologne).

En outre, une population a été récoltée sur une vieille mine de cuivre dans l'Ouest du Pays de Galles, et des populations d'introduction récente ont été récoltées dans le Nord de la France. Les populations serpentiniques proviennent de Tchécoslovaquie (Mohelno et Dolny Kralovice) et de Grande-Bretagne (Cornouailles).

La variation des populations métallicoles et serpentiniques a fait l'objet de plusieurs articles (Lefèbvre 1974¹, Duvigneaud, Lefèbvre, Denaeyer 1971- Lefèbvre, Gorenflot, Roux 1972), à partir des données analytiques de ma thèse (1971). Dans ce travail, il est apparu opportun de s'en tenir à une formulation synthétique des résultats obtenus et des conclusions proposées.

44242. VARIATION ECOGEOGRAPHIQUE ET ENDEMISME.

a) Les *Armeria* des sites métallifères de l'Europe continentale (de la Belgique à la Pologne) montrent une grande variabilité interpopulationnelle liée à des variations dans la fréquence des caractères qualitatifs d'un site minier à l'autre. Il s'agit donc ici d'un endémisme "statistique" lié à la distribution variable des caractères dans les populations. Il peut se manifester sur de faibles distances, au niveau de populations géographiquement voisines. C'est ainsi que les populations calaminaires belges, composées surtout d'individus à hampes glabres et rugueuses, sont bien différentes des populations de la région voisine d'Aachen où les individus à hampes velues et lisses prédominent largement. Il y a donc, en outre, un déterminisme géographique, puisque les populations belges et les populations allemandes forment deux groupes différenciés de populations à distribution homogène des caractères.

Un autre exemple de différenciation populationnelle sur un espace géographique limité est donné par les populations de Eisleben et Hettstedt à hampes glabres et les populations de Bottendorf à hampes velues dans le bas, qui occupent des sites métallifères voisins dans le Harz occidental (R.D.A.)

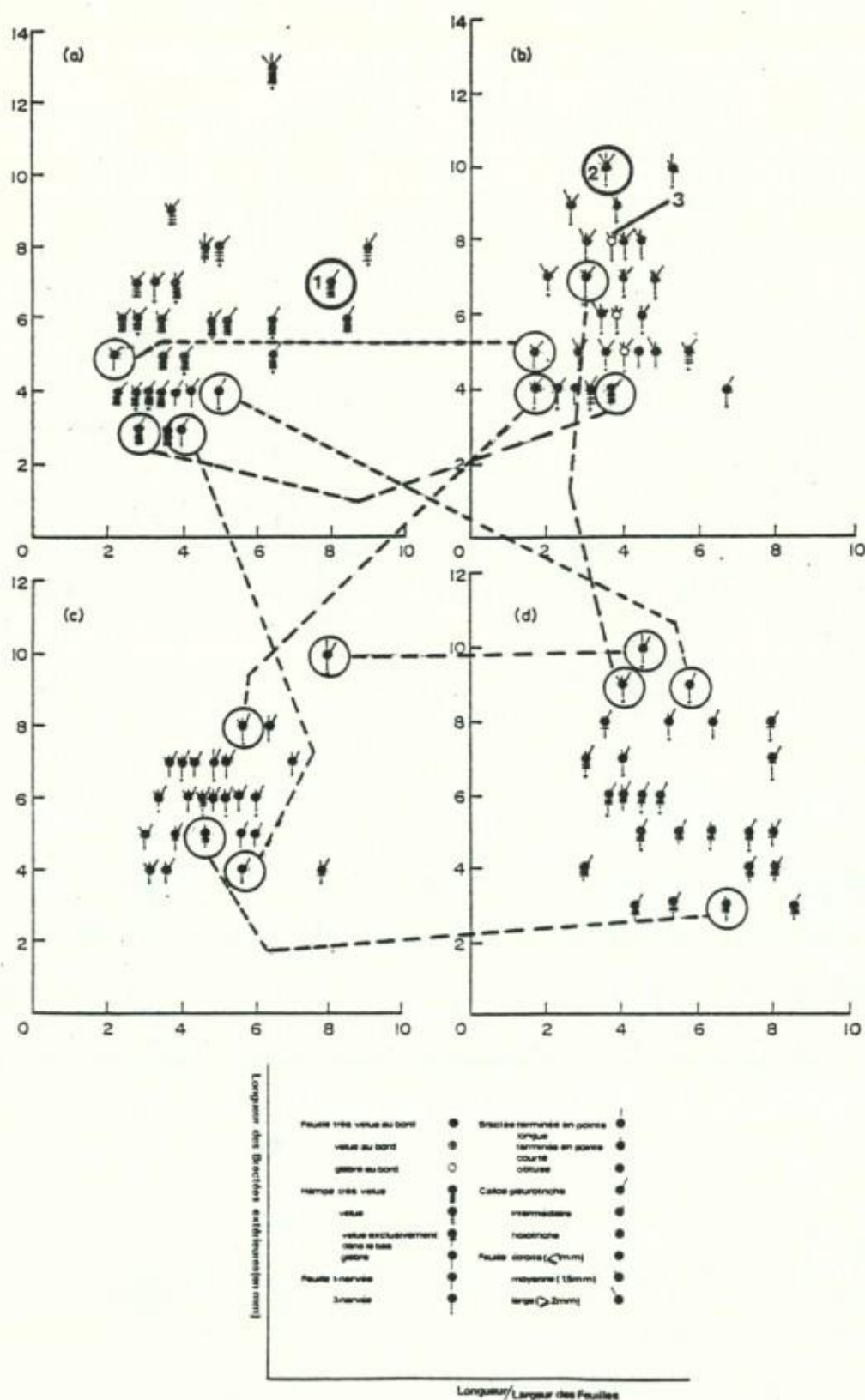


Fig. 33.- Diagrammes symboliques de dispersion de 4 populations métallicoles d'*Armeria maritima* appartenant aux taxa "calaminaria" (a); "eifeliaca" (b); "halleri" (c) et "bottendorfensis" (d) et montrant l'existence de morphotypes communs (cercles réunis par un trait interrompu). 1. morphotype "maritima" - 2. morphotype "elongata" 3. morphotype "alpina". Les individus identiques sont interconnectés.

Sur le plan taxonomique, en se référant aux descriptions des diverses "sous-espèces" métallicoles, les populations belges se rapportent à la subsp. eifeliaca, les populations de la région d'Aachen à la ssp. calamitaria, les populations du Harz (sauf Bottendorf) et de Silésie à la ssp. halleri et, enfin, les populations de la région de Bottendorf à la subsp. bottendorffensis.

b) La variabilité à l'intérieur de chacune des populations métallicoles, représentée à l'aide de diagrammes symboliques de dispersion (fig. 33) est telle que des individus de la même population locale sont au moins aussi différents entre eux que les taxa métallicoles décrits dans la littérature.

La subsp. bottendorffensis microendémique des collines cuprifères des environs de Bottendorf, dans le Harz, a pour caractère distinctif principal (Schulz 1912, Schubert 1954) la forte pilosité du bas de la hampe. Or, dans un échantillonnage effectué par P. Duvigneaud dans les stations types de la sous-espèce, 20 % des individus ont des hampes totalement glabres. D'autre part, les populations de la Silésie (Olkusz, Boleslaw) contiennent + 15 % d'individus à scapes densément velus dans le bas. Des populations de la subsp. halleri comportent donc un certain nombre d'individus indiscernables de la subsp. bottendorffensis et vice-versa.

D'autre part, la figure 32 montre que les fréquences des cinq caractères essentiels sont, dans des stations serpentiniques (subsp. serpentinii) de Tchécoslovaquie, identiques à celles observées à Bottendorf. Enfin, les populations métallicoles comportent, comme le montrent les diagrammes de dispersion, des individus morphologiquement voisins des types alpins (populations belges), maritimes (populations de la région d'Aix-la-Chapelle), continentaux (populations du Harz et de Silésie).

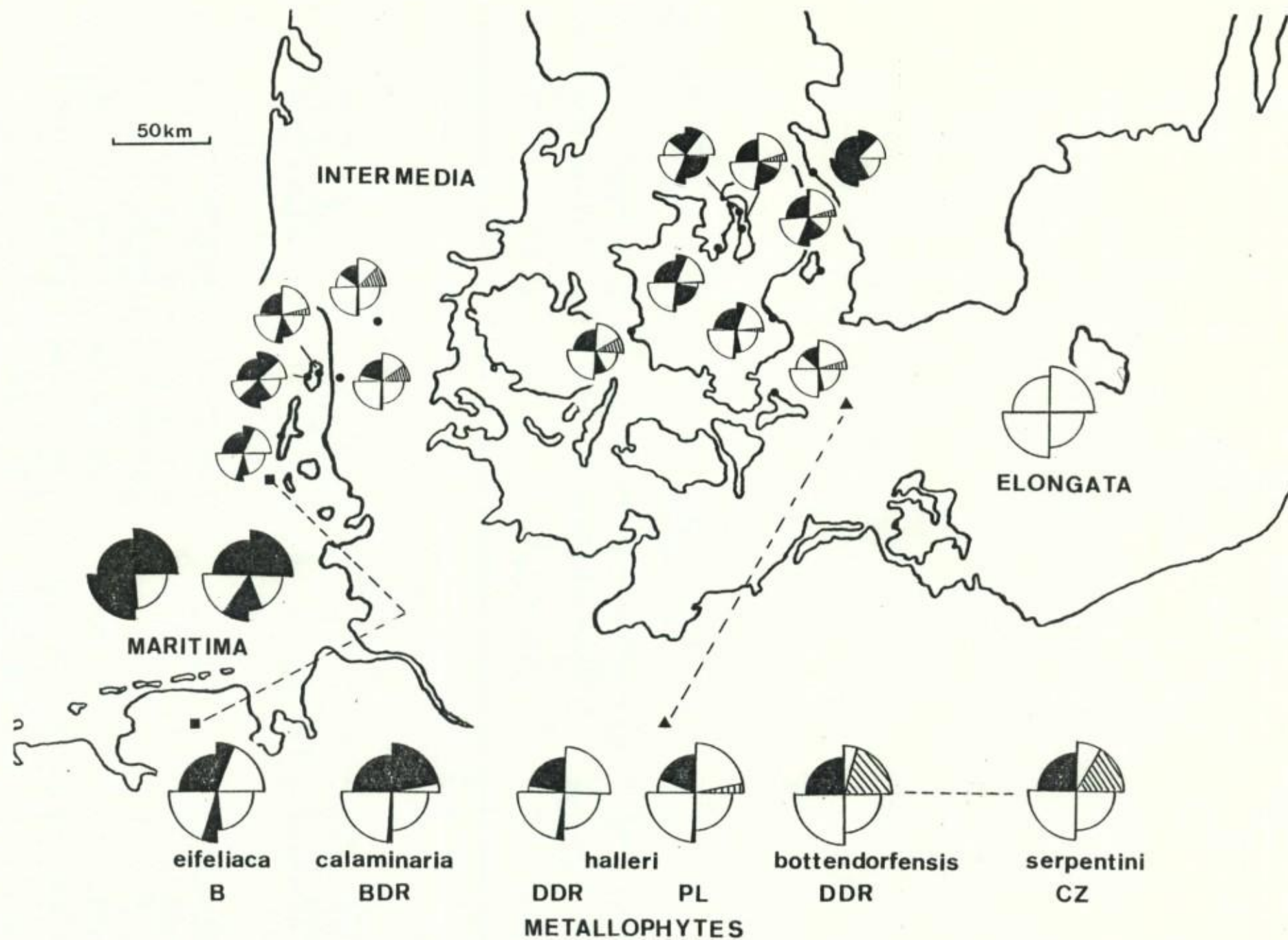


Fig. 32.- Comparaison des diagrammes de fréquence des populations métallophyles et des populations de la sous-espèce intermedia.
Les traits interrompus relient les populations les plus semblables.

c) La description dans la littérature des micro-endémiques métallicoles apparaît comme une simplification, qui ignore la composition hétérogène des populations. La diagnose correspond à 80-90 % des individus typiques de la population. Les 10-20 % restants sont semblables à des endémiques d'autres sites que le site impliqué ou sont atypiques. Les populations serpentiniholes de Tchécoslovaquie ne sont pas apparues différentes de certaines populations métallicoles (Bottendorf). Cette situation représente un handicap insurmontable qui empêche de décrire valablement un ou des taxa métallicoles ou serpentiniholes à la fois différents entre eux et différents des sous-espèces voisines. Une complication supplémentaire vient de ce que, en Angleterre, les populations d'*Armeria* métallicoles et serpentiniholes sont morphologiquement identiques à la subsp. maritima (Lefèbvre 1972). La terminologie et la classification en dèmes (Gilmour et Gregor 1939; Gilmour & Heslop Harrison 1954) trouve dans ce cas complexe l'occasion d'une application : les populations métallicoles font partie de l'écodème métallicole de l'A. maritima (Mill) Willd, composés de topodèmes (populations locales) caractérisées par un spectre particulier de caractères morphologiques. Les topodèmes se juxtaposent en partie, sur le continent, aux endémiques, en Grande Bretagne, ils correspondent à une situation particulière du ssp. maritima. L'écodème serpentinique est, lui aussi, constitué de divers topodèmes : le topodème continental correspond au ssp. serpentini, le topodème britannique au ssp. maritima.

d) Tout comme les populations de la subsp. intermedia, les populations métallicoles présentent un type de variations suggérant qu'elles ont une origine hybride puisque s'y retrouvent mêlés des caractères appartenant aux subsp. maritima, elongata et alpina. Une analyse globale de la variation effectuée par la méthode de l'analyse factorielle des correspondances (Lefèbvre, Gorenflot, Roux 1972) montre bien que sur le plan

morphologique, les populations métallicoles ont une position centrale par rapport aux trois sous-espèces présumées parentales qui, elles, sont séparées par de claires discontinuités (fig. 34). Pour les populations métallicoles de la Belgique, de l'Allemagne de l'Est, de la Pologne et de la Tchécoslovaquie, cette position est confirmée par la dominance des morphotypes "intermedia" dans leur composition (fig. 31). Les populations de la région d'Aachen font, sous cet angle, exception : elles montrent une distribution des morphotypes identique à celle de certaines populations de la subsp. maritima. Pour conclure, en Europe moyenne, les populations métallicoles montrent une variation géographique apparemment "au hasard" s'exprimant par un microendémisme populationnel.

44243. L'ENDEMISME DES METALLICOLES : PROBLEMES EVOLUTIFS ET TAXONOMIQUES.

L'endémisme métallicole revu récemment par Ernst (1974) et Favarger (1974) est un problème évolutif exemplaire dont l'interprétation repose sur les deux modes d'origine de l'endémisme :

a. LE PALAEOENDEMISME ou endémisme passif qui résulte du rétrécissement d'une aire par disparition de nombreuses populations, suite à des événements historiques (changements de climats, glaciations, transgression marine...) supprimant la plus grande part de leur zone adaptative. Il s'agit de l'endémisme par déplétion du biotype au sens de Stebbins (1952).

b. LE NEOENDEMISME ou endémisme actif, qui résulte de l'apparition dans l'aire, d'une espèce de conditions locales nouvelles offrant à celle-ci l'occasion de différencier, en réponse aux nouveaux facteurs sélectifs apparus, des taxons endémiques qui sont l'expression d'une radiation adaptative nouvelle.

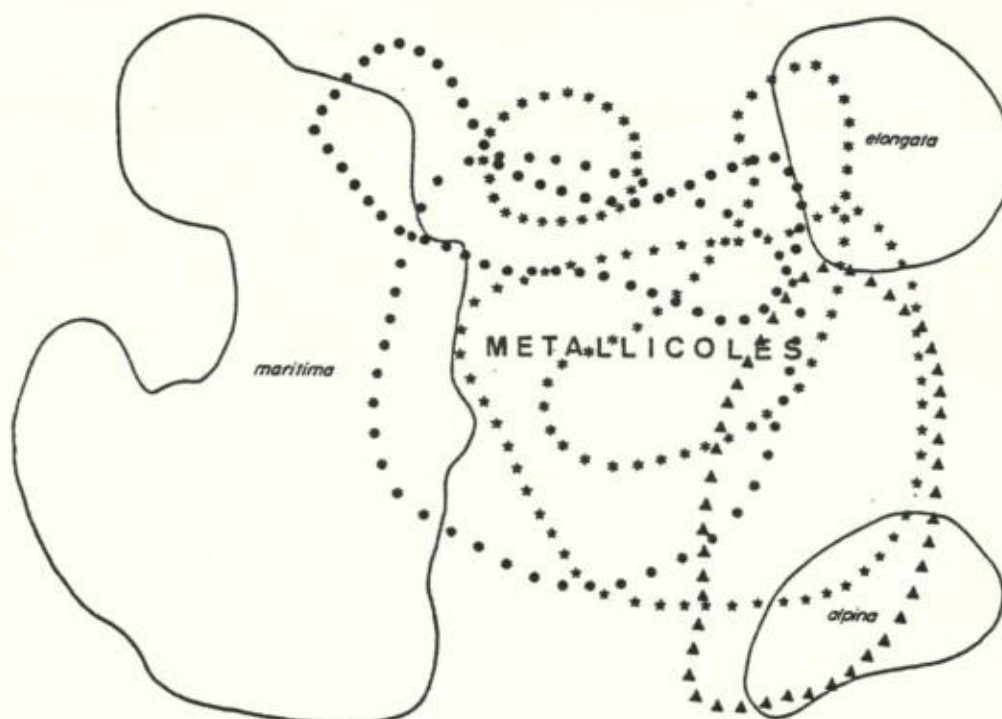


Fig. 34.- Positions relatives des subsp. *elongata*, *maritima*, *alpina* et des populations métallicoles obtenues par l'analyse factorielle des correspondances.
(d'après Lefèbvre & al., 1972).

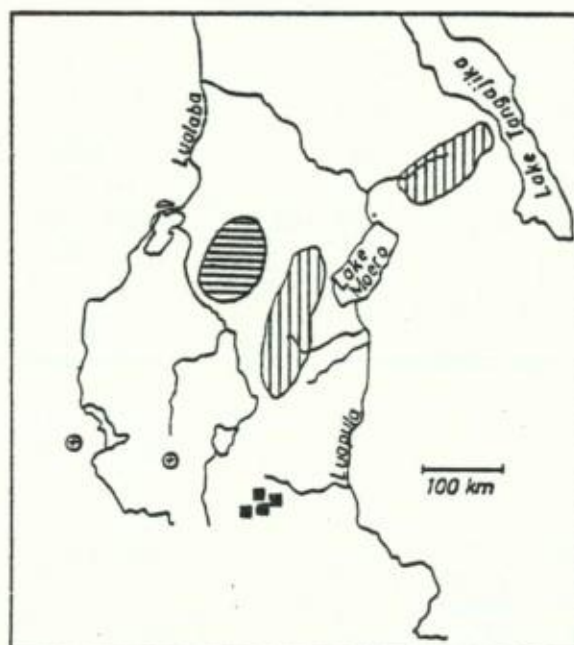


Fig. 35.- Caractère relictuel des populations métallicoles en Afrique Centrale (Shaba). Distribution de *Haumaniastrum polyneuron* (≡ aire principale, ⊙ sites métallifères) et *Triumfetta digitata* (||| aire principale, ■ sites métallifères).
(d'après Duvigneaud & Denaeyer De Smat, 1963).

Comme le signale Favarger (1974), la distinction entre les deux processus n'est pas toujours évidente et prête à controverse.

Pour Antonovics et al. (1971) tous les taxons métallicoles sont des néoendémiques nés récemment à partir des populations préexistantes dans la région considérée.

Cette généralisation est infirmée par plusieurs exemples bien documentés dont les plus remarquables concernent la flore métallicole d'Afrique Centrale étudiée au Shaba par Duvigneaud (1958, 1959) et Duvigneaud et Denaeyer-De Smet (1963). Les espèces que ces auteurs appellent des "cuprophytes locaux" - Haumaniastrum polyneuron (S. Moore) Duvigneaud et Plancke; Triumfetta digitata (Oliv.) Hutch et Sprague - correspondent clairement au vu de leur nette disjonction sites miniers - aire principale à des relictés. Par exemple, Haumaniastrum polyneuron qui abonde dans les steppes des hauts plateaux des Mitwaba et qui ne se retrouve que plusieurs centaines de km au sud, sur les collines cuprifères du Shaba, illustre à la fois le caractère relictuel de cette espèce sur les sols métallifères et le rôle de refuge de ces stations (fig. 35).

La proposition initiale de Schulz (1912) de considérer les endémiques métallicoles européennes comme des relictés glaciaires ou postglaciaires s'est maintenue jusqu'à présent, renforcée par une argumentation de plus en plus fouillée dont Ernst (1974) a fait récemment la synthèse.

Dans les échantillonnages palynologiques détaillés des tourbières fossiles du Post-glaciaire, Armeria est souvent représenté dans les Iles Britanniques et en Europe Centrale du Nord dans les gisements de la "Mammutflora". Les pollens trouvés sont dimorphes, indiquant que les Armeria de cette époque ne sont pas apparentés directement aux groupes arctiques actuels.

(A.m. subsp. sibirica, A.m. subsp. labradorica) mais bien aux groupes dimorphes actuels de l'Europe tempérée. La présence d'Armeria dans les profils est souvent associée à celle de pollens de Brassicaceae et de Caryophyllaceae. A la fin du Postglaciaire, lors du passage au Boréal, les pollens d'Armeria et des Brassicaceae et Caryophyllaceae disparaissent simultanément. Il semble donc que les endémiques métallicoles appartenant à ces familles (Thlaspi alpestre L. subsp. calaminare (Lej.) O. Schwarz; Minuartia verna (L.) Hiern var hercynica), de même que les Armeria dimorphes se sont répandus lors du retrait des glaciers dans des végétations ouvertes (toundras, éboulis rocheux); ensuite, lors du Boréal, marqué par le développement de la végétation forestière ces plantes strictement héliophiles se sont maintenues dans des stations ouvertes de faible concurrence (sols salés, serpentiniques, métallifères...). Malheureusement, on ne connaît actuellement aucune tourbière postglaciaire dans les environs immédiats de sols métallifères : on ne possède donc pas de renseignements sur ce qui s'est passé de la fin du postglaciaire jusqu'à nos jours. Cependant, Ernst (1969) a identifié dans une tourbière adjacente à une mine de cuivre au Pays de Galles du pollen d'Armeria maritima et de Minuartia verna datant du XIème siècle, alors que le gisement ne fut exploité qu'à partir du XVIIIème siècle. Pour Ernst (1969), la disjonction observée pour ces deux espèces ne peut donc être imputée à un transfert récent par les mineurs, selon l'hypothèse du néoendénisme. En fait, la disjonction est de faible amplitude en ce qui concerne Armeria qui est présent sur la côte à quelques 20 km de la mine de cuivre.

Morphologiquement, cette population tolérante au cuivre est identique aux populations d'Armeria maritima ssp. maritima (Lefèvre 1972) et a pu avoir été sélectionnée à partir des populations maritimes avoisinantes sans donc nécessiter une beaucoup plus vaste distribution d'Armeria dans le passé qu'actuellement.

Les populations de l'Est de la Belgique (subsp. eifeliaca) et de la région d'Aachen (subsp. calaminaria) sont celles qui présentent le plus évidemment, les caractéristiques propres au palaeoendémisme, à savoir :

- un isolement géographique bien net vis-à-vis des populations continentales (subsp. elongata) $\pm$ 100 km et des populations maritimes (subsp. maritima) $\pm$ 200 km.
- une aire très restreinte liée à leur spécialisation écologique aux sols métallifères,
- une identité morphologique exprimée par des fréquences particulières de certains caractères (notamment, pilosité et verrucosité de la hampe florale).

La grande variation au sein de ces populations exclut une origine directe, monophylétique, à partir de la subsp. alpina, de la subsp. maritima ou de la subsp. elongata. Ces populations isolées sur les sites miniers apparaissent comme des populations mélangées appartenant au complexe hybride représenté actuellement sur les côtes par la subsp. intermedia. Un indice de cette appartenance réside dans le fait que le pourcentage élevé d'individus à hampes rugueuses caractéristiques des populations calaminaires belges n'a été observé que dans des populations des côtes danoises et frisonnes (Iles de Texel et Terschelling).

D'autre part, des tests de fertilité d'hybrides expérimentaux dont les résultats seront discutés en détail dans un chapitre ultérieur, ont montré que ce sont des populations d'Armeria des Iles frisonnes que les populations métallicoles de Belgique et de la région d'Aachen sont les plus voisines. Il est donc probable que ces populations métallicoles sont issues d'un complexe hybride autrefois (postglaciaire?) plus étendu et qui englobait les sites métallifères belges et aixois.

La différenciation à petite échelle géographique (± 20 km) des populations belges (scapes glabres prédominants) et des populations de la région d'Aachen (scapes velus prédominants) se rencontre également dans l'aire actuelle de la subsp. intermedia, par exemple dans le Nord du Sjaelland au Danemark (Woodell, Mattsson & Philipp 1977). Ces fréquences ne semblent pas adaptatives (1) : à Texel, la même fréquence de scapes velus s'observe dans des situations écologiques différentes (Lefèbvre et Kakes 1978)(2) : les populations métallicoles de Strempt et de Breinig ont les mêmes fréquences pour ce caractère, alors que les conditions édaphiques sont extrêmement différentes : sol sableux acide (pH 5,6), très toxique (Pb/Ca = 24)* à Strempt et sol calcaire (pH 7,8) - peu toxique (Pb/Ca = 1)* à Breinig (Simon 1979). On peut donc concevoir l'origine et l'évolution de ces populations métallicoles isolées de la manière suivante.

Les populations métallicoles isolées de l'Est de la Belgique et de la région d'Aachen sont apparues à partir d'un ensemble de populations variables, sans doute d'origine hybride, de place en place. Leur constitution morphologique locale a donc dépendu de la constitution morphologique des populations normales avoisinantes. Toutefois, étant donné que la sélection drastique pour la tolérance aux métaux lourds ne retient, de la population normale initiale, que quelques génotypes rares préadaptés, les premiers colonisateurs n'ont représenté qu'un échantillon limité, déviant de la population originelle. Cette composition différenciée de la population obtenue par dérive génétique a pu se maintenir par divers mécanismes d'isolement génétique comme l'autofertilité et la limitation du flux génique (Lefèbvre 1970, 1977). Ces populations ont ensuite été dispersées de mine en mine par l'homme, à une époque récente.

* Simon (1979) a montré que le rapport en éléments échangeables Pb/Ca définit précisément la toxicité d'un sol riche en plomb.

Les populations métallicoles de l'Allemagne de l'Est (Harz) et de la Pologne (Silésie) ainsi que les populations serpentiniques de Tchécoslovaquie étant incluses dans l'aire de la subsp. elongata, il paraît logique de les considérer comme des écotypes édaphiques dérivés de celle-ci et ayant atteint le stade de la différenciation morphologique. D'après les définitions données précédemment, il s'agirait donc de néoendémiques; cependant, il n'y a pas de raisons pour que ces populations soient apparues à une époque plus tardive que les populations de Belgique et d'Aachen, puisque Armeria existait au postglaciaire dans cette région (Szafer 1945) et a pu trouver refuge sur les sols métallifères naturels à partir du Boréal.

Vraisemblablement, à la même époque, des refuges non-métallifères ont accueilli des populations non-métallicoles (subsp. elongata) dont l'expansion ultérieure est liée à l'activité humaine de déforestation, créant landes et pelouses acides, stations actuelles de la subsp. elongata.

Les taxons métallicoles de cette région (subsp. halleri, bottendorffensis, hornburgensis) apparaissent selon la description qu'en a donnée Schubert (1954), comme des xéromorphoses dérivées de la subsp. elongata : port en coussinet, taille réduite des hampes florales et des bractées involucrales, épiderme à cuticule et membrane épaisse. Leur nature endémique relative est liée à la variation de la pilosité du bas de la hampe florale : glabre chez subsp. halleri, légèrement velue chez subsp. hornburgensis, très velue chez subsp. bottendorffensis (Schubert 1954). Nous avons vu la limite de la valeur diagnostique de ce caractère puisque ses divers états coexistent dans certaines populations. D'autre part, la pilosité du bas de la hampe apparaît avec une fréquence relativement élevée dans certaines populations de la subsp. elongata, et de la subsp. intermedia.

Enfin, les populations métallicoles de l'Europe continentale révèlent en transplantation des dimensions des hampes florales et des bractées involucreales extérieures (cf. caractères quantitatifs) voisines de la subsp. elongata, indiquant leur affinité avec celle-ci mais, aussi, la fixation génétique relativement faible des xéromorphoses.

Il est donc très vraisemblable que les populations métallicoles de l'Europe centrale ont une composition résultant de celle des populations normales environnantes actuelles avec des possibilités de déviation due à la limitation du nombre des premiers colonisateurs amenant des erreurs d'échantillonnage ("founder principle" entraînant la dérive génétique). En outre, une variation supplémentaire peut résulter du flux génique (transfert de pollen par les insectes pollinisateurs) en provenance des populations de la subsp. elongata. Les populations serpentiniques de Tchécoslovaquie sont à interpréter de manière identique.

Le fait que les hybrides expérimentaux entre les "sous espèces" elongata, halleri, bottendorffensis soient complètement interfertiles est un argument supplémentaire en faveur de l'origine directe des populations métallicoles et serpentiniques de l'Europe Centrale à partir des populations avoisinantes sur sol normal de la sous-espèce elongata.

Cependant, la remarquable similitude morphologique de certaines populations danoises de la subsp. intermedia avec ces populations métallicoles (fig. 32) rend vraisemblable l'hypothèse d'une origine plus lointaine dans le temps à partir du complexe hybride variable de place en place qui était vraisemblablement largement répandu en Europe au Glaciaire tardif.

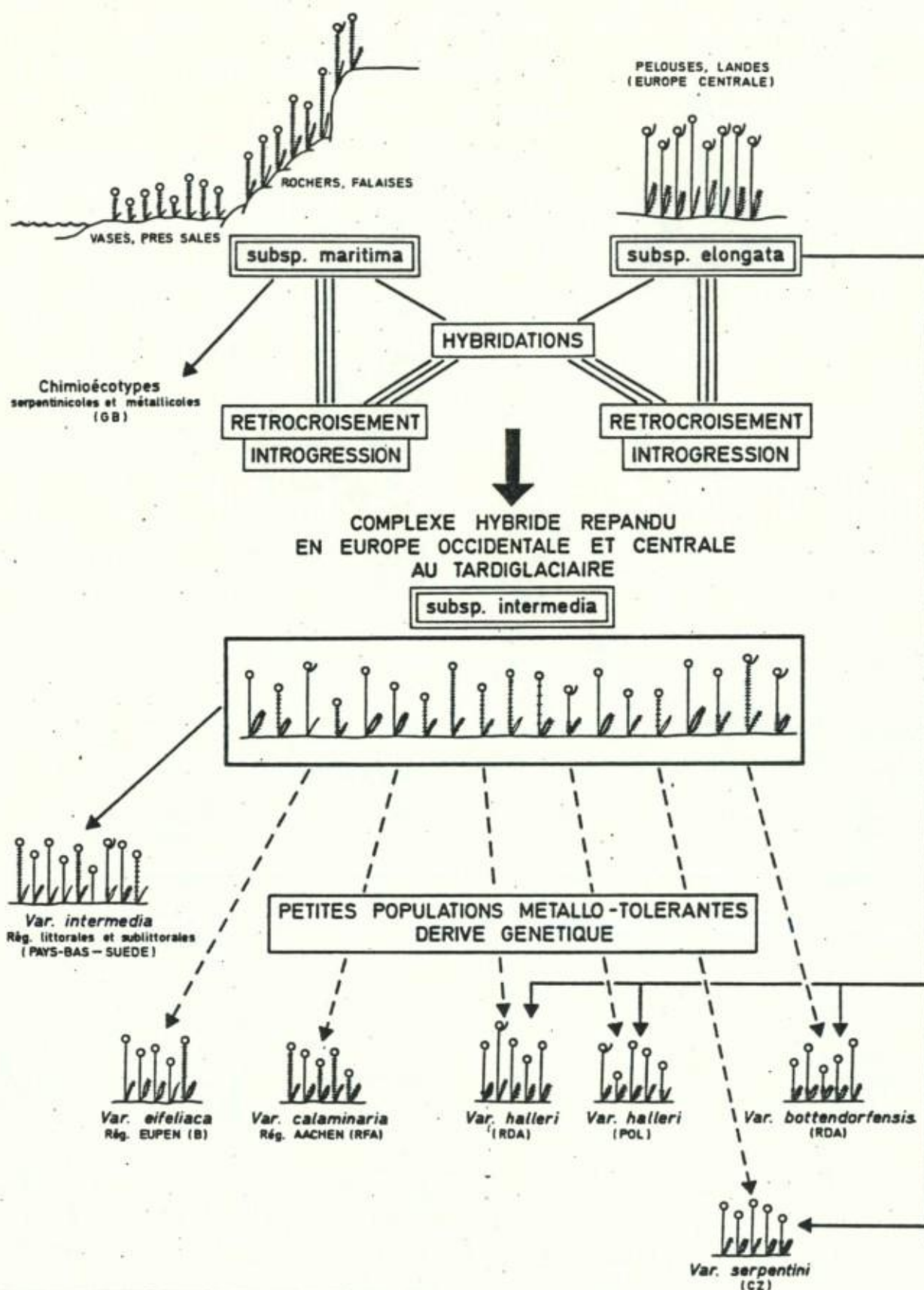


Fig. 36.- Evolution et différenciation des populations d'*Armeria maritima* en Europe occidentale et centrale.

Quant aux populations métallicoles trouvées dans la région de Lille, elles appartiennent au pool génique d'Europe Centrale comme le révèlent leur totale interfertilité avec ces populations et la concordance morphologique qu'elles présentent avec les populations de la région de Eisleben en R.D.A.

Ces populations résultent d'introduction, récentes volontaires à des fins apicoles.

La figure 36 schématise les conclusions générales concernant l'origine et la différenciation morphologique des populations métallicoles et serpentiniques de l'Armeria maritima. Les populations métallicoles et serpentiniques ont une origine et une constitution morphologique différente, selon leur position géographique. En Grande-Bretagne, il s'agit d'écotypes édaphiques non différenciés morphologiquement des populations littorales classiques de la subsp. maritima. En Europe Centrale, les "endémiques" métallicoles et serpentiniques représenteraient des écotypes issus de la subsp. elongata ou du complexe hybride de la subsp. intermedia, actuellement répandu des côtes néerlandaises aux côtes danoises et suédoises. En Allemagne occidentale, et en Belgique, les endémiques métallicoles appartiendraient au complexe hybride dénommé subsp. intermedia, vraisemblablement plus étendu autrefois (Postglaciaire?)

Sur le plan de l'appartenance taxonomique, les populations métallicoles et serpentiniques de l'Europe continentale du Nord s'intègrent morphologiquement dans la subsp. intermedia dont elles devraient constituer des variétés locales. Si l'on applique les règles de la nomenclature, la combinaison subsp. intermedia var. halleri est illicite puisque l'épithète "halleri" est antérieur à l'épithète "intermedia". Cependant, comme

cet épithète indique bien la nature "hybride" ou complexe des populations qu'il représente, il m'est apparu "biologiquement" fondé de le conserver et de proposer la nomenclature suivante :

1. A. maritima (Mill.) Willd subsp. intermedia (Marss.) Nordh. var. eifeliaca (Petri) Lefèbvre - Populations de l'Est de la Belgique - Scapes glabres et rugueux prédominants.
2. A.m. subsp. intermedia var. calaminaria (Petri) Ernst Populations de la région d'Aachen (R.F.A.) - Scapes entièrement velus prédominants.
3. A.m. subsp. intermedia var. halleri Wallr. Populations du Harz et de Silésie. Scapes glabres et lisses prédominants.
4. A.m. subsp. intermedia var. bottendorffensis Schulz - Populations du Harz (Région de Bottendorf) - Scapes très velus à la base prédominante.
5. A.m. subsp. intermedia var. hornburgensis Schulz - Populations du Harz (Région de Hornburg) - Scapes légèrement velus à la base prédominante.
6. A.m. subsp. intermedia var. serpentini Gauckler - Populations des serpentines de Tchécoslovaquie et d'Autriche. Scapes velus à la base ou entièrement glabres.

Ces variétés sont essentiellement déterminées sur la base de leur origine éco-géographique, alors que sur le plan morphologique, on est réduit à indiquer pour chacune d'elles, l'état le plus fréquemment rencontré, du seul caractère ayant quelque valeur discriminative : la pilosité de la hampe. Toutefois, étant donné la variation observée dans les populations côtières de la subsp. intermedia, la valeur des ces "endémiques métallicoles" doit être relativisée. En effet, certaines populations de la subsp. intermedia :

- 1) sont morphologiquement très voisines de certaines populations métallicoles
- 2) montrent pour les caractères utilisés pour différencier les endémiques métallicoles le même type de variation populationnelle à courte distance sans déterminisme écogéographique apparent
- 3) ne sont pas moins différenciées des subsp. maritima et elongata que les endémiques métallicoles.

Morphologiquement, et c'est sur cette base qu'elles ont été autrefois décrites, les taxons métallicoles ne sont pas des endémiques "respectables" au sens donné par Walters (1972) pour les Alchemilles en ce qu'ils ne sont pas différenciés raisonnablement d'autres populations du groupe spécifique auquel elles appartiennent. Les endémiques métallicoles s'inscrivent très clairement dans la variation morphologique de la subsp. intermedia. Leur particularité vient :

- 1) de leur tolérance génétique aux métaux lourds qui les circonscrit dans un isolement écologique strict,
- 2) d'une distribution "ilôte" liée à la dispersion et la rareté des sites métallifères
- 3) de leur éloignement géographique des populations sur "sol normal" qui leur ressemblent le plus.

L'implication de A.m. subsp. alpina dans l'histoire et la constitution morphologique de ces populations n'a pu être ni démontrée ni infirmée décisivement. Elle n'apparaît toutefois pas comme nécessaire.

45. RESUME

En Europe Occidentale et Centrale, Armeria maritima est représentée par 3 types principaux de populations :

- 1) Des populations maritimes (subsp. maritima) caractérisées pour l'essentiel par des hampes velues, des bractées courtes, sur les côtes de France, de Zélande et des Iles Britanniques.
- 2) Des populations continentales (subsp. elongata) sur sols sableux acides avec, comme caractères constants, des hampes glabres, des feuilles velues, de longues bractées capitulaires, dans le Centre-Nord de l'Europe et autour de la Baltique orientale.
- 3) Des populations côtières ou subcôtières rencontrées des Iles Frisonnes jusqu'à l'Ouest de la Baltique (subsp. intermedia) et des populations "endémiques" métallicoles ou serpentiniholes continentales mêlant les caractères des subsp. elongata et maritima.

Différents processus de variation sont apparus dans ce complexe de populations.

- 1) Une variation géographique de grande amplitude chez les populations littorales qui passent d'Ouest en Est de la subsp. maritima, à la subsp. intermedia et, ensuite, à la subsp. elongata. Au niveau des populations, la succession n'est pas en continuum : les populations "intermedia" apparaissent brusquement en Frise et se succèdent sans déterminisme apparent jusqu'à la Baltique Occidentale.
- 2) Une variation adaptative : variation de la taille moyenne des populations en relation avec le type de végétation (ouverte ou dense); augmentation de la fréquence des individus à feuilles

glabres dans les populations occupant les stations les plus riches en NaCl.

- 3) Une variation apparemment non-adaptative, notamment celle liée au polymorphisme de la pilosité de la hampe dans les populations côtières de la subsp. intermedia qui ne correspond à aucun déterminisme écologique ou géographique.
- 4) L'endémisme des populations métallicoles (5 taxa) de l'Europe continentale a été reconsidéré. Cet endémisme est populationnel, basé sur des variations de fréquence de certains caractères (pilosité de la hampe surtout), complexité non reflétée par les traitements taxonomiques. Les populations métallicoles s'intègrent morphologiquement dans la subsp. intermedia et certaines d'entre elles ne sont en rien différentes des populations côtières de cette sous-espèce.
Leur nature endémique est un faux-semblant lié à leur isolement géographique des populations qui leur sont les plus voisines morphologiquement et à leur spécificité écologique (métallicole). A ce titre, on peut les considérer comme des topo-écodèmes (variétés dans le sens classique) de la subsp. intermedia.

D'une manière générale, Armeria maritima montre dans la région étudiée une fragmentation en nombreuses populations différenciées par des fréquences variables de quelques caractères qualitatifs (pilosité des hampes, des feuilles, du calice notamment) dont le déterminisme écogéographique n'est, dans la plupart des cas, pas apparent.

= CHAPITRE 5 =

LE POLYMORPHISME DES ESTERASES DES FEUILLES
D'ARMERIA ET SA SIGNIFICATION EVOLUTIVE ET
TAXONOMIQUE

51. INTRODUCTION : ISOZYMES CHEZ LES PLANTES

L'analyse par les techniques électrophorétiques du polymorphisme enzymatique a révélé chez tous les organismes supérieurs l'existence d'une grande variabilité. Une enzyme se présente pour remplir sa fonction catalytique spécifique sous diverses formes moléculaires : les isozymes. Un individu peut avoir plusieurs isozymes; deux individus d'une même population peuvent présenter des isozymes différentes et avoir donc deux zymogrammes différents; des populations peuvent différer par la fréquence des diverses isozymes. Sur la base du concept général d'un gène codant pour une enzyme, les isozymes se rapportent le plus souvent à des loci (gènes) différents ou à des allèles différents au même locus, ou encore, à des combinaisons alléliques hybrides. Une revue du contrôle génétique des isozymes est due à Scandalios (1969). Les isozymes apparaissent comme une expression beaucoup plus directe et précise de la variation génétique que les caractères morphologiques dont le déterminisme génétique est souvent complexe.

Des substitutions d'acides aminés sont à l'origine des isozymes et n'altèrent pas la fonction de l'enzyme : on peut donc conclure, comme Kimura (1968) et King & Jukes (1969), à la neutralité de la majeure partie, si pas de la totalité de cette variation.

Cette conclusion est appuyée par les résultats de Baker, Maynard-Smith et Strobeck (1975), qui n'ont constaté, chez Silene maritima, aucune relation entre la variation électrophorétique et les conditions de milieu.

Cependant, les résultats obtenus sur Avena barbata L. (Allard & Kahler 1971a, Clegg & Allard 1972, Hamrick & Allard 1972) montrent que la variation isoenzymatique observée chez cette espèce est, en Californie, étroitement liée à des variations de milieu. D'autres études vont dans le même sens : chez Phlox drummondii Hook. une variation clinale de certaines isozymes existe (Levin 1976); chez Liatris cylindrica Michx., Schaal & Levin (1976) ont montré que les hétérozygotes pour certaines isozymes ont un avantage sélectif.

Ces exemples, parmi d'autres, indiquent clairement que les variants électrophorétiques ne sont pas toujours adaptativement neutres. Comme l'indique Mossé (1973), la grande abondance des formes de la protéine a une valeur adaptative générale permettant une grande flexibilité dans l'accomplissement des fonctions de l'organisme.

D'autre part, l'analyse des variants électrophorétiques peut conduire à des investigations d'ordre phylogénique (par exemple : Gottlieb 1977, Craig, Murray & Rajhathy 1972, Johnson 1969) au niveau interspécifique.

Dans ce chapitre, la variation des estérases des feuilles de populations d'Armeria, d'origines écogéographiques différentes, sera étudiée en relation avec les données morphologiques discutées dans le chapitre précédent.

52. MATERIEL ET METHODES

Les plantes ont été cultivées dans une serre à 20°C, à 90 % d'humidité, sans éclairage particulier. Les jeunes feuilles du centre de la rosette sont récoltées et stockées à - 20°C (les feuilles -100mg par prise- sont broyées

à $\pm 5^{\circ}\text{C}$ dans 0,5 ml de tampon phosphate 0,2M pH 7,8. Le jus est récolté sur un morceau (10 x 5 mm) de papier filtre Wattman n° 1, trempé préalablement dans du bleu de bromophénol à 1%, puis séché. L'échantillon est alors stocké à $- 20^{\circ}\text{C}$; c'est l'échantillon à électrophorétiser.

Le gel d'amidon (Starch hydrolysed de Connaugh) est à 11,5% dans un tampon tris-citrate-borate 0,03M (pH 8,6). L'électrolyte est un tampon borate 0,3 M pH 8,7.

L'électrophorèse se passe durant 3 heures à 5°C , à 60mA (6mA/cm gel) et sous 250 volts. Le bleu de bromophénol imprégnant les papiers filtres marque le front de migration. La coloration et la fixation des bandes ou isozymes, est obtenue en immergeant le gel dans 100 ml de tampon phosphate 0,1M pH 6,0 avec addition de 2,5 cc d' α -naphtyl-acétate à 1% dans l'éthanol à 70 % et de 100 mg de Fast blue RR.

53. RESULTATS ET DISCUSSION.

L'échantillonnage réalisé a fait apparaître 10 bandes, ou isozymes, dont les R_m varient de 0,14 à 0,72 (Fig. 38). Ces bandes ont été désignées de E1 à E10.

Ainsi que le signale Johnson (1973), c'est une généralisation dangereuse de considérer l'apparition de diverses bandes comme la preuve définitive de l'hétérozygotie d'un locus. En effet, si dans la plupart des cas la base mendélienne du polymorphisme enzymatique a été vérifiée expérimentalement (entre autres : Kahler & Allard 1970, Jacobs & Schwind 1975), il existe néanmoins des cas connus depuis longtemps où le "multiple banding" est lié à des causes non-génétiques : interactions entre les tampons utilisés dans l'électrophorèse et les protéines (Parker & Bean 1963), instabilité moléculaire des

protéines (Akroyd 1965), acidité cellulaire (Chen & Sutton 1967). Chez Armeria, l'abondance des phénols dans le jus cellulaire a été l'une des causes essentielles de l'insuccès rencontré dans la mise en évidence d'enzymes tels que la phosphatase acide et la leucine-amino-peptidase.

Au niveau de la biosystématique, l'exploitation des zymogrammes repose sur la comparaison de la position relative des bandes, les bandes de même mobilité étant considérées comme homologues. Les individus différeront par les combinaisons présence-absence de certaines bandes. Ces relations d'homologie nécessitent, lors de l'électrophorèse qui peut être influencée par de nombreuses variables expérimentales (t° , voltage, uniformité du gel ...), l'utilisation d'un système référentiel stable. Celui-ci est fourni, soit par l'utilisation dans chaque électrophorèse d'un même extrait de plante obtenu d'un broyat unique dont les échantillons ont été stockés au surgélateur, soit en se référant à une bande invariante (présente dans tous les individus); dans le cas d'Armeria, il s'agit de la bande 6 ($R_m = 0,50$). Le stockage au surgélateur n'a pas altéré, pendant les 6 mois qu'ont duré les électrophorèses, la configuration des zymogrammes.

La distribution des bandes dans les individus est complexe et n'a pas permis à partir de l'échantillonnage réalisé (350 individus) de tester le déterminisme génétique des bandes, sauf pour la bande 8 qui, dans un croisement suivi de backcross, a montré un déterminisme monogénique, la présence de la bande (allèle actif) étant dominante sur l'absence (allèle silencieux).

Si les zymogrammes sont obtenus dans des conditions expérimentales stables sur le même organe à un stade déterminé du développement d'individus cultivés dans les mêmes conditions, les différences observées entre eux peuvent être inférées raisonnablement au génotype.

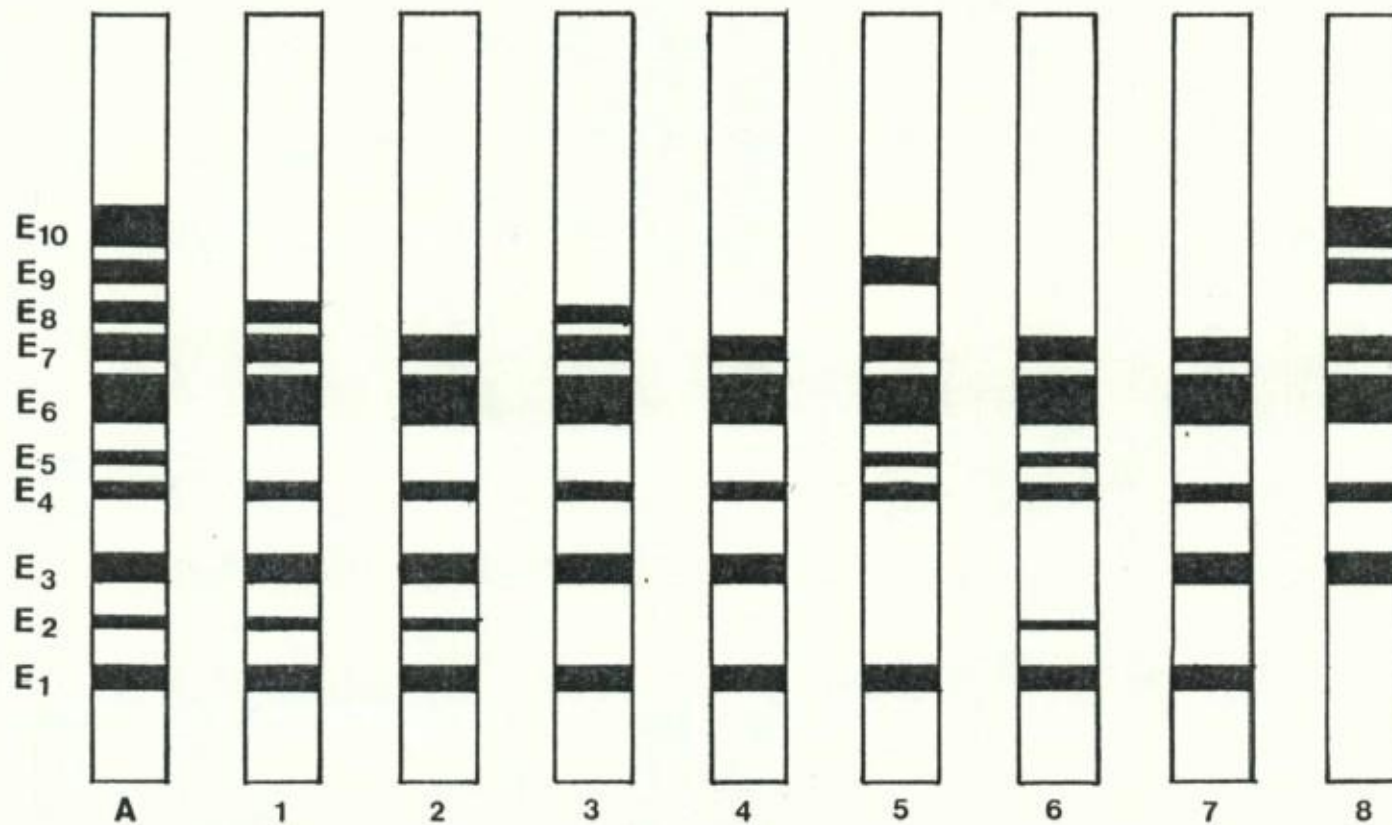


FIG. 38 - Zymogrammes pour les estérases chez *Armeria maritima*. A : Zymogramme général avec les 10 bandes ; 1 à 7 : quelques zymogrammes chez *A.m.* subsp. *intermedia* var. *eifeliaca* ; 1 à 4 : zymogrammes les plus communs (40 % des individus) ; 5, 6, 7 : zymogramme commun avec *A.m.* subsp. *maritima* (5), *A.m.* subsp. *intermedia* var. *calaminaria* (6) et *A.m.* subsp. *elongata* (7) ; 8 : zymogramme commun à *A.m.* subsp. *elongata* et *A.m.* subsp. *maritima*.

Le nombre de bandes par individu varie de 4 à 8, la plupart des individus ayant 5 ou 6 bandes. Hormis la bande 6 ($R_m = 0,50$), qui est présente dans tous les spécimens testés, les bandes peuvent manquer, donnant naissance par le jeu de leur présence-absence à de nombreuses combinaisons ou zymotypes (Fig. 38).

Le nombre de zymotypes dans une même population est relativement élevé : dans la population de Plombières, les 125 individus étudiés ont montré 42 zymotypes. Près de la moitié des individus sont représentés par 4 zymotypes alors que 23 zymotypes ne sont apparus qu'une seule fois.

Il est logique de considérer cette variation comme l'expression de l'hétérozygotie des individus de ces populations exprimée par ailleurs par leur grande variation morphologique. Le grand nombre de variants morphologiques et électrophorétiques est l'indice que, même dans des conditions de sélection sévère (adaptation à des teneurs toxiques en métaux lourds) et de réduction des dimensions de la population, l'allogamie maintient et produit une grande variété de génotypes. Les 129 spécimens de la subsp. maritima montrent une variation plus grande encore (69 zymotypes différents) qui peut s'expliquer par les origines géographiques variées des échantillons de population utilisés.

Le nombre d'individus testés est limité mais il permet de constater que des zymotypes communs existent pour les populations maritimes, continentales et métallicoles.

Le tableau 16 où est indiquée pour quatre entités taxonomiques, la fréquence de chacune des dix bandes montre que, outre la bande 6, invariante, la bande 4 a une fréquence élevée (90 à 100%) qui ne varie pas statistiquement d'un

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	N
<u>MARITIMA</u>											
total	7.5	46.5	86.0	89.5	45.5	100.0	69.0	24.5	57.0	45.5	123
Cancale	0.0	63.5	86.5	91.0	59.0	100.0	100.0	59.0	41.0	36.5	22
Ploumanach	24.0	24.0	80.0	96.0	12.0	100.0	64.0	8.0	36.0	48.0	25
Wimereux	0.0	14.5	95.0	100.0	66.5	100.0	76.0	33.5	57.0	57.0	21
Hermon	0.0	86.4	59.1	95.5	9.1	100.0	18.2	4.6	86.4	0.0	22
<u>ELONGATA</u>											
total	37.0	15.0	56.5	100.0	8.0	100.0	22.0	15.0	83.0	22.0	48
<u>INTERMEDIA</u>											
var. <u>eifeliaca</u> Plombières	94.0	60.0	66.0	91.0	30.0	100.0	100.0	38.0	23.0	0.0	123
<u>INTERMEDIA</u>											
var. <u>calaminaria</u> -total	15.5	96.0	33.5	96.0	72.5	100.0	70.5	80.0	41.0	4.0	51
-Busbach	22.5	91.0	18.0	95.5	72.5	100.0	91.0	63.5	63.5	4.5	22
-Strempt.	10.5	100.0	45.0	96.5	72.5	100.0	55.0	93.0	24.0	3.5	29
χ^2 sous-espèce	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	
χ^2 pop. Mar.	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	

Tab. 16 : Fréquence (en %) des 10 bandes électrophorétiques caractéristiques d'*Armeria maritima* dans différents taxa infraspécifiques et dans différentes populations.

Test χ^2 : + : significatif
- : non significatif

taxon à l'autre. Par contre, la variation des fréquences des 8 isozymes restants permet de définir chaque taxon par un spectre particulier de la distribution des fréquences des différentes bandes. Ce spectre est caractérisé surtout, pour chaque taxon, soit par la haute fréquence de certaines bandes (bandes 1 et 7 chez ssp. intermedia var. eifeliaca; bande 2 chez ssp. intermedia var. calaminaria; bande 9 chez ssp. elongata; bande 3 chez ssp. maritima) soit par l'absence ou la faible fréquence de certaines bandes (bande 10 chez ssp. intermedia var. eifeliaca et ssp. intermedia var. calaminaria; bande 5 chez ssp. elongata; bande 1 chez ssp. maritima). On constate que la distribution des fréquences des diverses bandes ne reflète pas la position intermédiaire des populations métallicoles sur le plan morphologique.

A partir de ces comparaisons de fréquences, il n'est pas permis de tirer des conclusions phylogéniques : en effet, toutes les bandes (sauf la bande 10) sont présentes dans les 4 taxons et leur déterminisme génétique n'a pas été élucidé. Mais, surtout, les fréquences au niveau des populations d'une même sous-espèce obscurcissent les différences globales observées. Par exemple (tabl. 16), la haute fréquence de la bande 7 typique de var. eifeliaca se retrouve dans la population de Cancale (ssp. maritima) ou, encore, la population de Ploumanach (ssp. maritima) peut avoir une fréquence de 25 % pour la bande 1, alors que celle-ci n'apparaît pas dans la population de Cancale précitée. Les données du tableau 16 indiquent que des différences interpopulationnelles au sein du même taxon sont la règle.

Existe-t-il une relation entre la variation électrophorétique et la variation morphologique explicitée au tableau 17? D'une manière générale, les unités morphologiques (taxa) reçoivent une confirmation par la distribution particulière des fréquences des différentes bandes obtenues par électrophorèse.

TABLEAU 17

Fréquence (en %) de 6 caractères morphologiques dans différents taxa
et populations d'*Armeria maritima* 1 : Hampe florale glabre,
2 : feuille velue, 3 : bractée involucrelle allongée, 4 : calice pleurotriche,
5 : hampe florale lisse, 6 : feuille large de plus de 1 mm

	1	2	3	4	5	6	N
<i>Maritima</i>							
Total	0.6	73.6	36.5	52.1	100.0	15.7	224
Cancale	0.0	100.0	2.9	37.1	100.0	2.9	35
Ploumanach	0.0	93.3	10.0	60.0	100.0	0.0	30
Wimereux	0.0	62.2	59.0	49.2	100.0	15.4	81
Hermon	0.0	96.5	10.0	62.0	100.0	7.0	30
<i>Elongata</i>							
Total	100.0	100.0	100.0	100.0	96.0	93.3	50
<i>Intermedia</i>							
var. <i>eifeliaca</i>							
Plombières	87.9	87.9	18.2	69.7	42.4	86.9	100
<i>Intermedia</i>							
var. <i>calaminaria</i>							
Total	11.0	95.1	13.4	97.6	90.2	97.6	180
Busbach	7.1	100.0	17.9	100.0	96.4	92.9	54
Strempt	17.8	100.0	14.3	85.7	80.0	98.0	30

TABLEAU 18

Distances entre taxa et populations sur base électrophorétique
et sur base morphologique chez *Armeria maritima*

	Isozymes	Caractères morphologiques
<i>maritima-elongata</i>	0.245	0.538
<i>maritima-eifeliaca</i>	0.261	0.504
<i>maritima-calaminaria</i>	0.258	0.324
<i>elongata-eifeliaca</i>	0.304	0.388
<i>elongata-calaminaria</i>	0.368	0.311
<i>eifeliaca-calaminaria</i>	0.299	0.358
Distance entre populations de la subsp. <i>maritima</i> :	ns	***
Cancale-Ploumanach	0.226	0.085
Cancale-Wimereux	0.149	0.198
Ploumanach-Wimereux	0.175	0.178
Hermon-Wimereux	0.317	0.174
Hermon-Ploumanach	0.263	0.020
Hermon-Cancale	0.314	0.066

$p < 0.01$

Dans quelle mesure les niveaux de différenciation sont-ils comparables? Voilà qui a été testé par une estimation de la distance phénétique séparant deux groupes d'observations (entités taxonomiques, populations), sur base morphologique et sur base électrophorétique.

La distance phénétique (D_p) entre deux taxa (ou populations) X et Y a été exprimée par le rapport obtenu en divisant la somme des différences en valeur absolue, observées entre les deux taxa dans la fréquence de chaque caractère (ou bande électrophorétique) par le nombre de caractères (bandes) impliqués. Donc :

$$D_p = \frac{|x_i - y_i|}{N} \quad \text{ou } x_i \text{ et } y_i \text{ sont les fréquences}$$

du caractère i dans les taxa (populations) X et Y, respectivement où N est le nombre de caractères observés dans X et Y; $x_i - y_i$ est pris en valeur absolue.

Le tableau 18 montre qu'il n'y a aucune concordance entre les distances obtenues pour les isozymes et pour les caractères morphologiques : les ssp. *elongata* et *maritima* les plus éloignées sur le plan morphologique, deviennent les plus voisines pour les estérases.

D'autre part, les distances entre populations d'une même sous-espèce sont, dans certains cas, pour les isozymes, du même ordre de grandeur que les distances entre taxa, alors que les distances interpopulationnelles pour les caractères morphologiques sont nettement plus faibles que les distances entre les taxa (tableau 18).

54. CONCLUSIONS.

Les données obtenues sur la variation électrophorétique des estérases chez *Armeria* mettent en évidence les points suivants :

1. Les populations comportent de nombreux variants électrophorétiques qui correspondent très probablement à des génotypes différents et attestent, ainsi, du haut degré d'hétérozygotie des individus du groupe d'Armeria étudié.
2. La distribution des fréquences des bandes est particulière aux sous-espèces et variétés mais, aussi, aux populations d'une même entité taxonomique.
3. L'interdifférenciation mesurée par un coefficient de distance phénétique peut être de même amplitude entre des populations naturelles d'une même sous-espèce qu'entre des entités taxonomiques (sous-espèces, variétés). Il conviendrait donc d'étudier un grand nombre de populations par taxon afin de pouvoir appréhender la signification évolutive de cette variation.
4. Variation morphologique et variation électrophorétique n'ont montré aucun parallélisme dans l'expression (mesurée par la distance phénétique) des affinités entre les taxa. La position morphologique "intermédiaire" des populations métallicoles des régions d'Aachen et de La Calamine, n'apparaît pas sur la base de la variation des estérases.
5. Dans une revue récente des données accumulées ces dernières années sur la variation électrophorétique chez les plantes supérieures, Hamrick, Linhart et Mitton (1979) après avoir constaté la variation considérable intrapopulationnelle des isozymes au sein des espèces, ont pu définir les caractéristiques favorisant la variation génétique chez les plantes. A la suite d'une comparaison entre des caractéristiques du mode de vie et la variation génétique,

ces auteurs concluent que les espèces à large distribution, haute fécondité, à fécondation croisée, anémogames, à longue durée de vie et provenant d'habitats représentant des stades matures dans la succession végétale, sont plus susceptibles de montrer une plus grande variation génétique que les espèces ne présentant pas toutes ces caractéristiques simultanément.

Dans l'échantillonnage réalisé par Hamrick et ses collaborateurs, cette description se rapporte exclusivement aux 12 espèces de conifères testées : la comparaison avec des Angiospermes herbacées devient, dès lors, sans grande signification. Armeria maritima (Mill.) Willd. présente certaines des caractéristiques précitées : large distribution en Europe Occidentale et Centrale, haute fécondité (>75 % des fleurs donnent des graines - Lefèbvre 1976), fécondation croisée obligée par le fonctionnement d'un système d'auto-incompatibilité, habitats ouverts mais stabilisés ou à évolution très lente (vases et prés salés, rochers maritimes, serpentiniques).

Alliées à la diversité écologique et géographique des stations, ces particularités expliquent la grande variabilité observée dans le groupe étudié (140 zymotypes décelés parmi les 350 individus testés).

55. RESUME

La grande variabilité observée pour les caractères morphologiques se retrouve au niveau des variants électrophorétiques mis en évidence pour les estérases des feuilles. Les sous-espèces maritima, elongata et intermedia (groupes métallicoles) ont des fréquences caractéristiques de certaines des 10 bandes mises en évidence. Les "variétés métallicoles" reçoivent aussi confirmation. Cependant, le degré de différenciation des populations au sein d'une même sous-espèce peut atteindre celui observé entre sous-espèces différentes, ce qui n'est pas le cas pour les caractères morphologiques.

Variation morphologique et variation électrophorétique ne concordent en rien dans l'estimation de la proximité phénétique des taxa. Des petites populations isolées comme la population métallicole de Plombières montrent une étonnante diversité en zymotypes malgré les conditions sélectives sévères du milieu. Ces "petites" populations sur le plan de leur dimension spatiale ont donc retenu un large échantillon de la variation totale du groupe dont elles dérivent.

= CHAPITRE 6 =

L'ADAPTATION EDAPHIQUE CHEZ ARMERIA MARITIMA

61. GÉNÉRALITÉS : LES ÉCOTYPES ÉDAPHIQUES

Comme le notait Raven en 1964, tous les travaux expérimentaux montrent que, chez les plantes, l'occupation de sols chimiquement particuliers implique inévitablement l'apparition de races physiologiques distinctes (chimioécotypes). Cette règle générale a été, depuis lors, vérifiée à de nombreuses reprises pour une grande variété de stress minéraux très répandus, ou plus exceptionnels, rencontrés dans les sols :

- Sols métallifères riches en métaux lourds (Cd, Co, Cr, Cu Ni, Pb, Zn).
Antonovics et al 1971 (revue), Ernst 1974 (revue), Humphrey & Bradshaw 1975, Coughtrey & Martin 1977, Simon 1977, Simon & Lefèbvre 1977, Ehinger & Parker 1979, Hogan & Rauser 1979, Cox & Hutchinson 1980.
- Sols riches en arsenic
Wild 1974, Rocovich & West 1975, Porter & Peterson 1977.
- Sols salés riches en NaCl
Mc Naughton 1966, Hannon & Bradshaw 1968, Tikva & Snaydon 1971, Ahmad & Wainwright 1977, Venables & Wilkins 1978, Rozema & al. 1978.
- Sols sur roches alcalines riches en Mg ou Ca
Kruckeberg 1967, Proctor 1970, Duvigneaud & Lefèbvre 1974, Proctor & Woodell 1975 (revue), Marss & Proctor 1976, Snaydon & Bradshaw 1961, 1969, De Bilde 1978.

- Sols acides (riches en Al et Mn libres)

Whright 1975 (revue).

De vastes programmes de sélection de plantes cultivées tolérantes aux stress minéraux les plus répandus dans les terres agricoles (acidité et salinité) sont actuellement en plein développement (Whright 1975, Epstein et al. 1980). Leur but est la production de variétés à la fois plus frugales en engrais et plus productrices dans des conditions édaphiques naturellement limitantes.

La mise en évidence de "chimioécotypes" procède de la comparaison du comportement (estimé par des mesures de biomasse aérienne, Snaydon & Bradshaw 1961 - de croissance racinaire, Wilkins 1957 - de résistance plasmolytique, Baumeister 1966) de populations d'origines contrastées pour un élément chimique du sol vis-à-vis de solutions nutritives avec et sans l'élément considéré. Tous ces travaux montrent que la tolérance édaphique généralisée de certaines espèces ubiquistes n'est pas due à une large plasticité physiologique mais bien à l'existence d'un grand nombre de races différentes, chacune génétiquement adaptée à une amplitude écologique limitée.

Armeria maritima qui pousse dans des conditions édaphiques variées se conforme à cette règle générale et est constitué de plusieurs écotypes édaphiques, notamment métallo-tolérants.

62. DIVERSITE DES ECOTYPES EDAPHIQUES CHEZ *ARMERIA MARITIMA*

621. MISE EN EVIDENCE DE LA TOLERANCE AUX STRESS EDAPHIQUES

6211. EXPERIENCES DE TRANSPLANTATIONS

Des expériences simples de transplantation d'échantillons de populations permettent de mettre en évidence deux caractéristiques importantes des plantes poussant sur les milieux intoxiqués par les métaux lourds, à savoir, la nature génétique et la spécificité de la tolérance. Des expériences de ce type ont été réalisées pour la première fois par Bradshaw (1952) sur Agrostis tenuis.

Au tableau 19, figure un exemple d'une expérience réalisée au Jardin Expérimental Jean-Massart sur Armeria maritima. Deux populations d'Armeria maritima, l'une provenant des falaises maritimes de Wimereux (Pas-de-Calais), l'autre d'une halde calaminaire située à la Calamine (Belgique) ont été testées pour leur survie dans cinq parcelles expérimentales empoisonnées par des quantités croissantes de sulfate de zinc et de sulfate de cuivre. Vingt plantes sont plantées dans chaque parcelle, le nombre de plantes restant en vie est compté après trois ans. Les individus utilisés proviennent de graines récoltées dans la nature et sont utilisés après deux ans de culture sur sol normal : les effets du milieu d'origine sont donc inexistantes.

La survie des plantes calaminaires n'est pas affectée par les concentrations croissantes en sulfate de zinc alors que chez les plantes maritimes, on observe une mortalité croissante avec l'augmentation de la quantité de sel toxique dans le sol.

Sur les parcelles empoisonnées au sulfate de cuivre, les deux populations sont identiquement affectées dans leur survie.

APPORT EN KG/M2	ZnSO ₄ .7H ₂ O		CuSO ₄ .5H ₂ O	
	N.T	T	N.T	T
0	18	20	18	20
0,25	16	18	11	14
0,50	13	19	12	12
1,00	9	18	5	5
2,00	1	20	1	0

Tableau 19 - Nombre d'individus d'*Armeria maritima* survivants après 3 ans de transplantation sur des sols empoisonnés. Nombre de plantes de départ : 20.

N.T. : Population témoin non tolérante provenant de Wimereux

I : Population calaminaire tolérante provenant de la Calamine.

Sous-population	1	2	3	4	5	6	7
I _t 10 ppm Zn	79	86	90	92	95	107	114
ppds à 5% = 19							

Tableau 21 - Indice de tolérance à 10 ppm de Zinc de 7 sous-populations d'*Armeria maritima* à Plombières

Cette expérience montre que :

- La possibilité de croître normalement sur un sol intoxiqué par les métaux lourds est un caractère génotypique propre aux populations métallicoles.

- La tolérance à un métal donné n'implique pas la tolérance à un autre métal. Une population métallicole n'est tolérante que pour les métaux avec lesquels elle est confrontée dans son milieu d'origine : cette caractéristique est la spécificité de la tolérance.

6212. INDICES DE TOLERANCE.

La méthode mise au point par Wilkins (1957) a été utilisée. Elle consiste à comparer, en aquiculture, l'accroissement radiculaire d'échantillons de populations en présence du métal toxique dans le milieu de culture (H_2O distillée ou $H_2O + Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 0,5 g/litre) à l'accroissement du même échantillon dans le milieu de culture sans métal toxique. L'indice de tolérance (I_t) se définit donc comme :

$$100 \times \frac{\text{Accroissement radiculaire en solution toxique}}{\text{Accroissement radiculaire en solution non toxique}}$$

Expérimentalement, l'indice de tolérance peut être établi de deux manières appelées selon Wilkins (1978) :

1°) Méthode séquentielle : l'accroissement de
----- l'ensemble de l'échantillon
est mesuré durant un laps de temps déterminé sur la solution témoin et ensuite transféré le même laps de temps sur la solution toxique. Pour une plante comme Armeria, difficile à cloner, c'est la seule manière d'obtenir un indice de tolérance individuel.

2°) Méthode parallèle : l'accroissement est mesuré
----- parallèlement sur deux échantil-
lons, l'un sur solution toxique, l'autre sur solution témoin.
On ne peut ici qu'évaluer la tolérance moyenne d'un échantillon.

Les plantes utilisées proviennent de graines récoltées dans la nature et semées au Jardin J. Massart. Elles sont utilisées lorsqu'elles atteignent l'âge de deux ans. Les différences observées sont donc génotypiques.

La comparaison des populations s'est faite par la méthode "parallèle". Un vaste échantillonnage réalisé sur 7 sous-populations du site minier de Plombières a été traité par la méthode "séquentielle". Les expériences se pratiquent dans une serre à 20 °C.

Le tableau n° 20, où ont été rassemblées les valeurs obtenues pour les indices de tolérance moyens de populations d'Armeria pour divers stress édaphiques chimiques, montre qu'il existe des écotypes tolérants au Zn, Pb, Cu, As, Mg, NaCl, lorsque le milieu d'origine montre une richesse remarquable en ces substances. Armeria se présente donc comme un assemblage complexe de chimio-écotypes adaptés à la composition chimique du sol de leur milieu d'origine.

622. ASPECTS DE LA TOLERANCE AUX METAUX LOURDS.

La forme la plus spectaculaire de l'adaptation édaphique est celle montrée par les plantes poussant sur les sols intoxiqués par les métaux lourds comme le zinc, le plomb, le cuivre. Armeria, qui se rencontre sur des sols métallifères du Pays de Galles à la Pologne a donc développé des écotypes métal-tolérants dont les caractéristiques qui ont été développées dans ma thèse seront synthétisées et complétées dans les paragraphes suivants:

POPULATION	ECOLOGIE	TRAITEMENT	INDICE	E.S.	N.
Plombières	Mine Zn-Pb	Zn : 50 mg/kg	98,6	1,9	30
Breinig	Mine Zn-Pb		57,1	8,2	20
Wimereux	Falaise maritime		0,0	-	30

Plombières	Mine Zn-Pb	Pb 10 mg/kg + Ca 85 mg/kg	35,6	7,7	38
Breinig	Mine Zn-Pb		15,4	4,8	35
Wimereux	Falaise maritime		0,0	-	30

Hermon	Mine Cu	Cu 3 mg/kg	15,6	3,6	28
Plombières	Mine Zn-Pb		0,0	-	40

Ste Agnès	Mine As	As 2 mg/Kg	26,7	6,0	23
Newgales	Vases salées		8,5	4,0	15

* Magnac	Serpentine	Mg 500 mg/kg	40,0	16,1	20
Gourgons	Granite		8,5	5,6	15

Mortagne	Mine Zn-Pb	NaCl 0,2 M	49,4	15,2	22
Parrog	Vases salées		98,8	19,0	23

Tableau 20 - Indices de tolérance de différentes populations d'*Armeria maritima* à divers ions (E.S. = erreur standard).

* *A. alliacea*

1° Le niveau de tolérance varie d'une population métallicole à l'autre (fig. 38) ainsi qu'entre les sous-populations plus ou moins bien isolées d'un même site minier. A Plombières, par exemple, la variation sous-populationnelle de l'indice de tolérance à 10ppm de zinc (tab. 21) s'étend de 79 à 114 (Lefèbvre 1975). Dans le même site, l'indice de tolérance à 1 ppm de plomb varie de 35 à 55 selon la sous-population. Il y a donc un ajustement étroit de l'indice de tolérance à la toxicité métallique du substrat. Cependant, celle-ci s'exprime à travers la complexité chimique et physique du sol et dépendra, comme l'a montré Simon (1979), des interactions entre les ions métalliques et les autres ions non toxiques (Ca-Mg par exemple), de la richesse en matière organique complexant les ions métalliques, du pH intervenant dans la solubilisation des métaux, etc... La variation de l'indice de tolérance à un métal n'est donc pas nécessairement liée à la teneur du métal (totale ou échangeable) dans le sol. Par exemple, pour le Zinc, les plantes sur sols métallifères riches en calcaire (mine de Breinig, pH 7,5, $\text{Ca}^{++} = 6.000 \text{ mg/kg}$, Zn total : 41.000 mg/kg, Zn échangeable : 1.600 mg/kg) sont nettement moins tolérantes ($\text{It} = 57,1$) que les plantes des terrains moins ou également empoisonnés ($\text{It} = 98,8$) mais plus acides (mine de Plombières : pH = 6,3, $\text{Ca}^{++} : 900 \text{ mg/kg}$, Zn total : 19.000 mg/kg, Zn échangeable : 1.700 mg/kg).

L'effet modérateur du calcium sur la toxicité du zinc est illustré à la figure 38 où l'on voit que la population non-tolérante maritime a une croissance quasi-normale sur une solution de 25 ppm de Zn avec adjonction de 85 ppm de Ca et une croissance nulle sur une solution de 25 ppm de Zn sans Ca. Le même effet peut être obtenu pour le plomb pour lequel Simon (1979) a montré que la toxicité s'exprimait par le rapport Pb échangeable/Ca échangeable. La figure 38 montre également que l'apparition de différences interpopulationnelles pour l'indice de tolérance dépend de la concentration du métal dans le milieu de culture, c'est-à-dire de l'intensité du stress appliqué : si à 25ppm

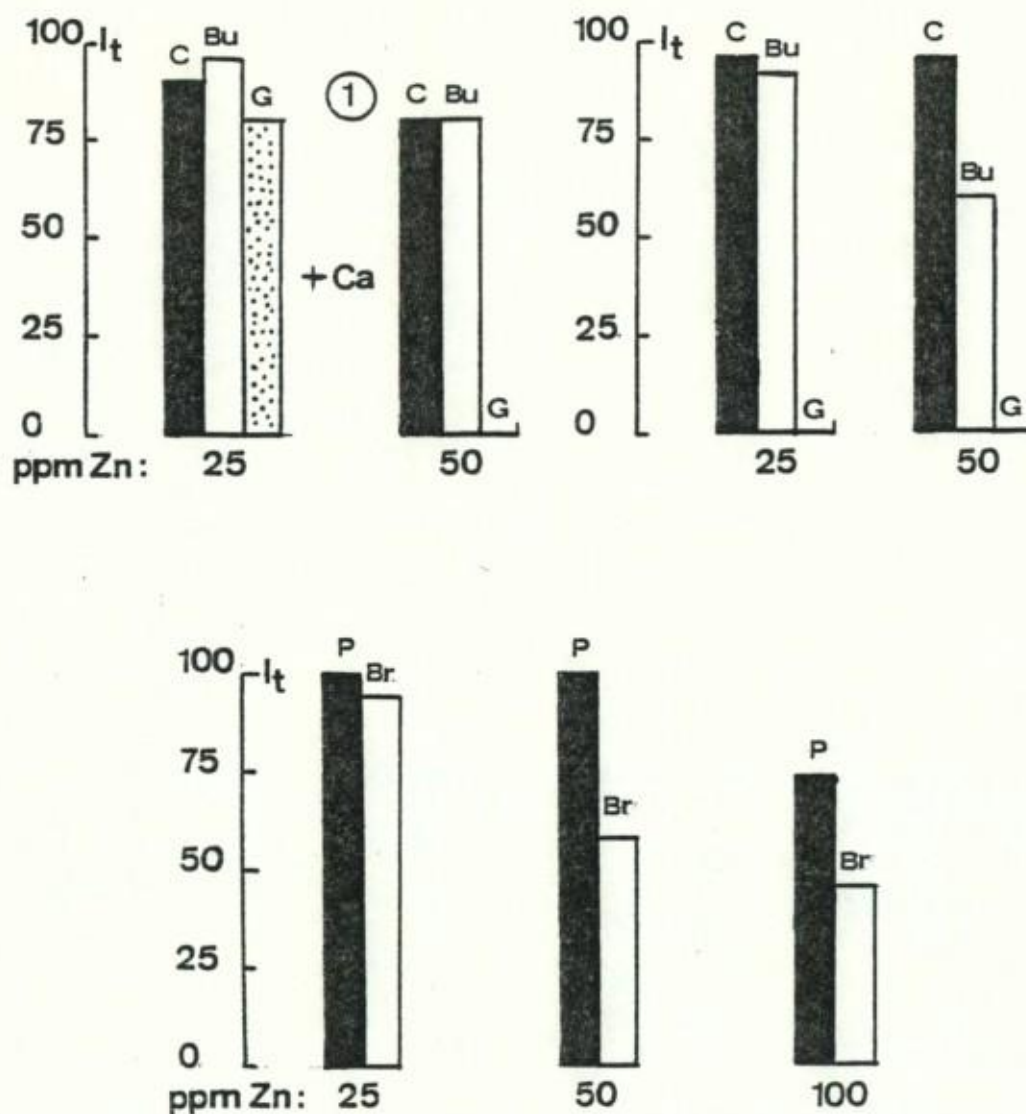


Fig. 38.- Indices de tolérance au zinc de diverses populations d'*Armeria maritima*
 Populations métallicoles: C = La Calamine, P = Plombières, Bu = Busbach,
 Br = Breinig
 Population maritime : G = Cap Gris Nez
 Ca est ajouté dans l'expérience 1 à raison de 0,5 g/l de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$

de Zn les populations de Plombières et Breinig ont le même indice de tolérance, à 50ppm de Zn, la population de Plombières est deux fois plus tolérante que celle de Breinig. Ces réponses identiques ou non sont évidemment conditionnées par les seuils de sensibilité au stress qui sont différents d'une population à l'autre : si la concentration métallique est faible et se situe en-deçà du seuil de tolérance des populations comparées, aucune différence n'est à attendre.

2°. La tolérance est généralement spécifique en ce que la tolérance à un métal n'implique pas la tolérance à un autre métal. En principe, une population n'est tolérante qu'aux métaux qui se trouvent dans le sol qu'elle occupe. Quelques exceptions existent : chez Agrostis tenuis, Gregory & Bradshaw (1964) ont montré que des populations tolérantes au zinc l'étaient également au nickel, alors que cet élément était absent dans le milieu d'origine ; ces auteurs ont appelé ce phénomène la co-tolérance, dont l'origine n'est pas connue. Sur la mine de cuivre de Hermon (Pays de Galles) poussent des Armeria tolérants à la fois au cuivre et au zinc alors que ce dernier élément est absent du site (Lefèbvre 1972, Ernst 1969). Il s'agit donc d'un cas de co-tolérance Cu-Zn dont l'origine est également inconnue. Récemment, une multiple co-tolérance a été trouvée chez Deschampsia cespitosa (Cox & Hutchinson 1981).

3°. Dans une même sous-population d'Armeria poussant dans un faciès homogène de la végétation calaminaire et où la distribution du métal est peu variable d'un point à un autre (Simon 1979), la méthode séquentielle révèle des indices individuels très variables (Fig. 39).

L'origine de cette variation est vraisemblablement pour une grande part phénotypique ainsi que le révèle la grande variabilité intra-clonale rencontrée dans l'étude génétique de la métal-tolérance. La méthode de l'allongement comparé des racines néoformées est peu précise et ne permet d'établir la tolérance moyenne d'une population, ou d'un clone, qu'avec une variance relativement élevée.

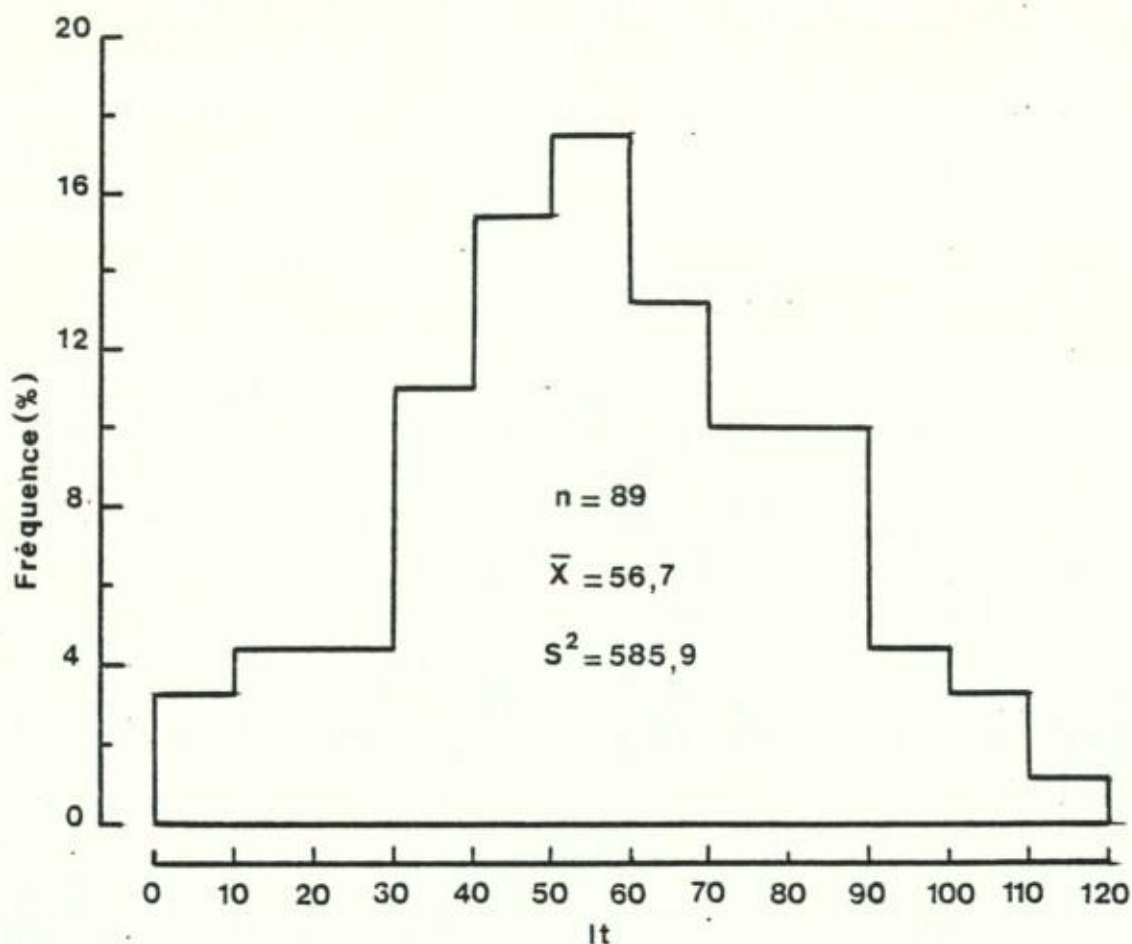


Fig. 39.- Distribution de l'indice de tolérance individuel à 10ppm de zinc dans une sous-population d'*Armeria maritime* à Plombières.

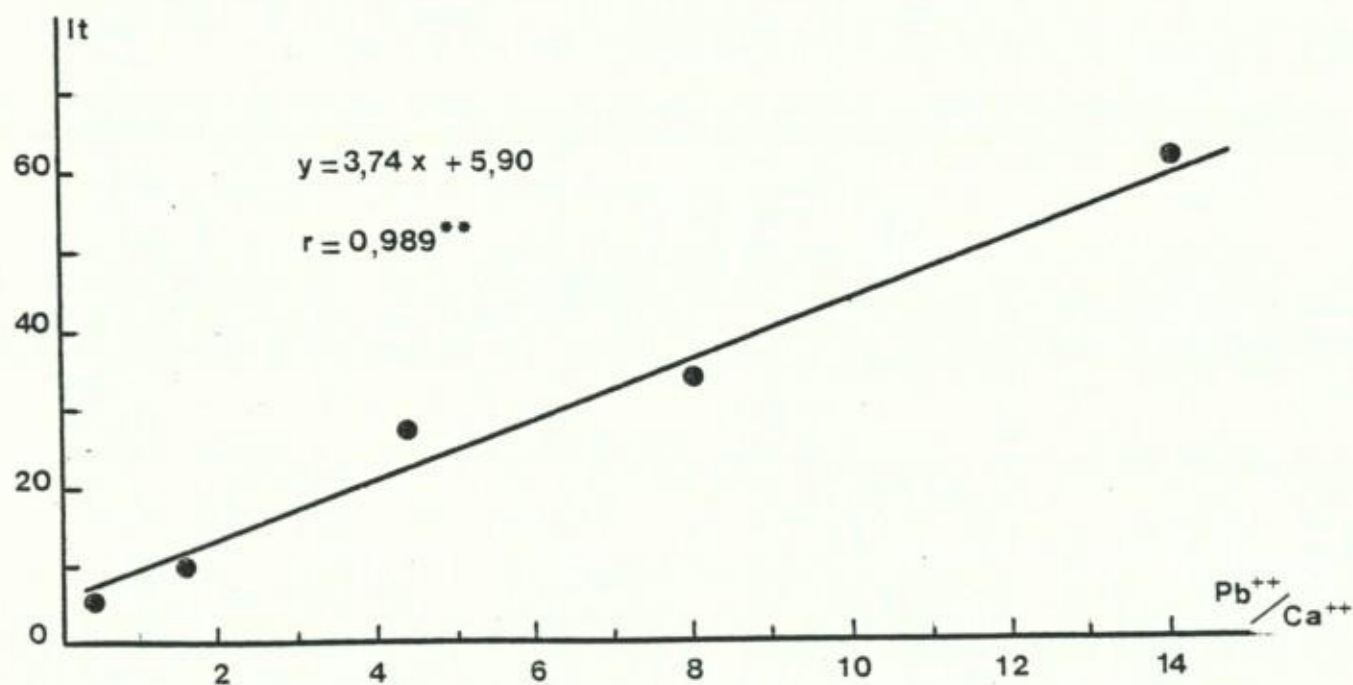


Fig. 40.- Relation entre l'indice de tolérance à 1ppm de Plomb et le rapport Pb/ca du sol à Plombières chez *Festuca ovina*. (d'après les données de Simon, 1979).

63. BASES GENETIQUES DE LA TOLERANCE AUX METAUX LOURDS.

631. DONNEES DE LA LITTERATURE.

Les bases génétiques de la tolérance aux métaux lourds chez les plantes n'ont fait l'objet que d'un nombre très limité de travaux. Wilkins (1960) pour la tolérance au plomb chez Festuca ovina et Bröcker (1963) pour la tolérance au zinc et au plomb chez Silene vulgaris ont montré que la tolérance est un caractère transmissible et dominant. L'hérédité élevée de la tolérance au cuivre ($h^2 = 0,70$) chez Agrostis tenuis a été mise en évidence par McNeilly & Bradshaw (1968). Des investigations plus élaborées sont dues à Urquart (1970) sur la tolérance au plomb chez Festuca ovina et à Gartside et McNeilly (1974a, 1974b) sur la tolérance au zinc chez Anthoxanthum odoratum et Agrostis tenuis. Utilisant la technique de l'analyse des croisements diallèles (Mather & Jinks 1971), ces derniers auteurs ont conclu d'une manière générale que la variance génétique observée pour la tolérance comporte une composante liée à la variance génétique additive (hérédité quantitative) et une composante liée à l'expression plus ou moins marquée d'une dominance directionnelle pour la métal-tolérance. Comme la F2 montre une ségrégation continue, l'hypothèse d'un déterminisme polygénique est la plus plausible.

Cette hypothèse reçoit une confirmation par les résultats de Simon (1979) qui a montré que les différents niveaux de tolérance au plomb observés dans plusieurs populations de Festuca ovina sont étroitement corrélés ($r = 0,98^{**}$) avec la toxicité du métal dans le milieu d'origine (fig. 39). Les données obtenues chez Armeria maritima sur la tolérance au zinc (Lefèbvre 1971, 1975) sont en accord avec ces conclusions. Cependant, les résultats obtenus chez Mimulus guttatus par Macneir (1977) indiquent que la tolérance au cuivre serait gouvernée par 2 gènes.

Dans toutes ces études, le manque de précision dans la mesure de l'indice de tolérance individuel est un facteur qui limite sévèrement les possibilités de conclusions génétiques précises.

632. ASPECTS GENETIQUES DE LA TOLERANCE AU ZINC CHEZ
ARMERIA MARITIMA.

6321. VARIATIONS DE L'INDICE DE TOLERANCE; CONSEQUENCES
GENETIQUES.

Le type de variation observée pour l'indice de tolérance est de nature quantitative; en effet :

1°) Les valeurs moyennes de l'indice de tolérance varient selon les populations et selon les sous-populations (tab. 20 & fig. 38) Ces variations obtenues dans des conditions expérimentales constantes pour des populations issues de semis de graines récoltées dans la nature effectués en jardin expérimental sont au moins en partie de nature génotypique.

2°) La réponse des populations exprimée par l'indice de tolérance et l'intensité du stress métallique (concentration en métal dans le milieu de culture) sont étroitement corrélées par une relation de type logarithmique (Fig. 41). L'indice de tolérance est donc sensible au milieu, sa variation comporte donc une part phénotypique importante que confirme une variation intraclonale élevée (tab. 20).

3°) La variation des indices de tolérance individuels mesurés dans une sous-population à Plombières se répartit selon une distribution normale (χ^2 pour test d'ajustement = 3,98^{xx} - fig. 39).

La tolérance au zinc ou au plomb mesurée à partir de la comparaison d'allongement radiculaire s'exprime donc comme un caractère déterminé par des polygènes. Une corrélation hautement significative ($p < 0,01$, $r = 0,910$) entre le niveau de tolérance d'échantillons de plantes adultes provenant directement de la nature et le niveau de tolérance des semis expérimentaux correspondants suggère une haute héritabilité du caractère (fig. 42). L'indice de tolérance apparaît donc comme un caractère polygénique hautement transmissible.

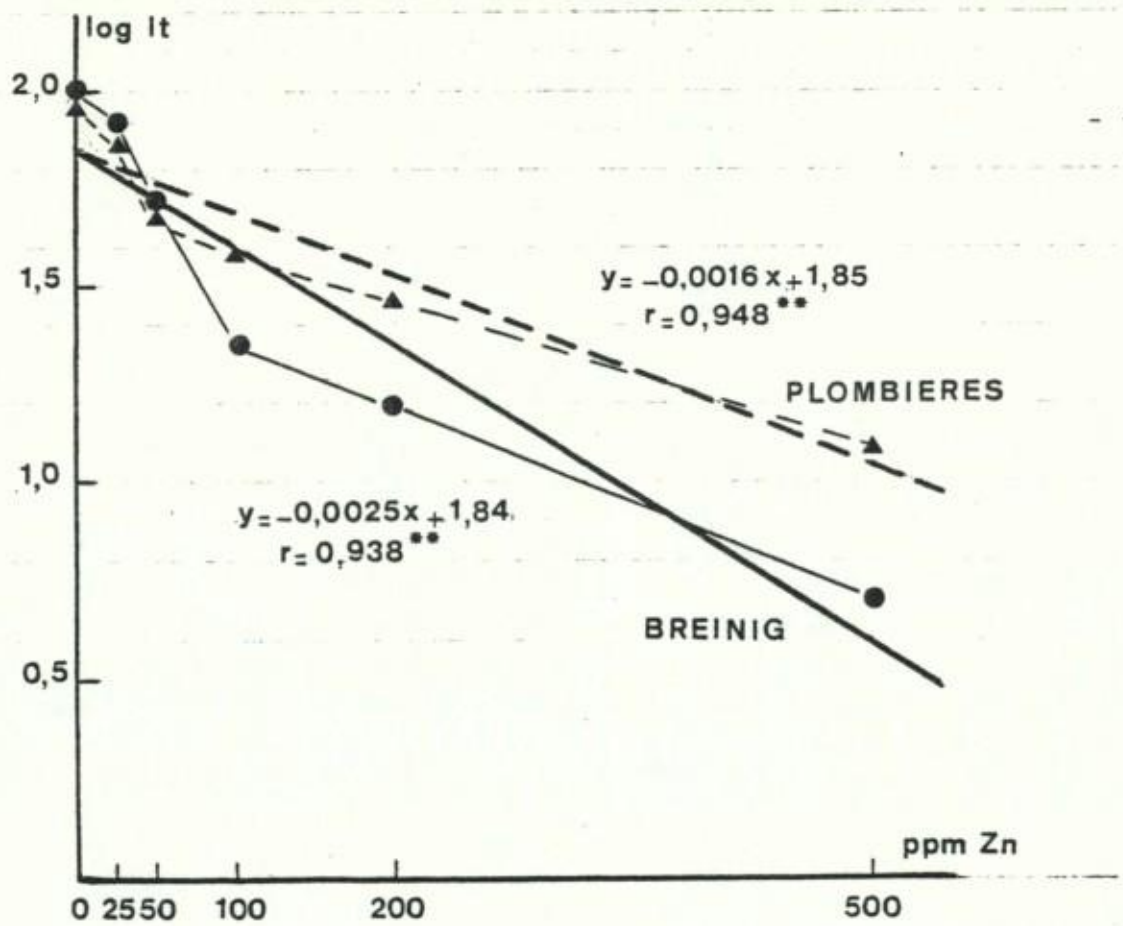


Fig. 41.- Relation entre la toxicité du milieu de culture (ppm de Zn) et l'indice de tolérance chez 2 populations d'*Armeria maritima*.

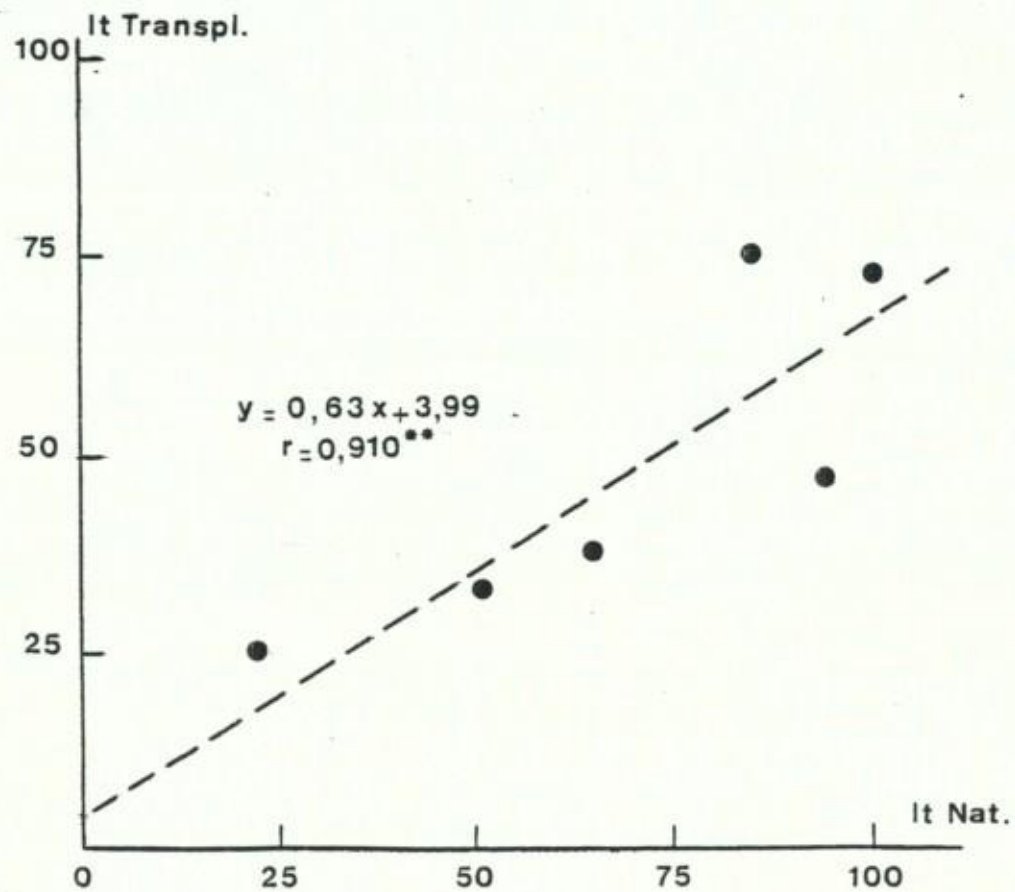


Fig. 42.- Relation entre l'indice de tolérance pour des populations naturelles et pour des populations transplantées chez *Armeria maritima*.

6322. CROISEMENTS EXPERIMENTAUX ET DETERMINISME DE LA TOLERANCE.

1°) Matériel et méthodes

Les divers croisements effectués (F1, croisements en retour - B2 , F2) impliquent des individus tolérants au zinc provenant des haldes calaminaires belges (Plombières et La Calamine) et des individus non-tolérants récoltés sur des falaises maritimes de la région de Boulogne (Wimereux).

Pour chaque parent, l'indice de tolérance est établi sur un clone de rosettes foliaires issus d'une plante mère cultivée depuis plusieurs années au Jardin expérimental J.Massart. Les F1, B2, F2 sont de jeunes individus âgés de deux ans. Le choix de la concentration en zinc dans la solution de culture est important car il peut influencer les résultats : une concentration trop faible favorisera le type non-tolérant, une concentration trop élevée le type tolérant.

Des expériences de transplantation montrent que les plantes maritimes ne peuvent survivre sur les sols métallifères, alors que les plantes métallicoles y poussent sans dommages apparents. Une concentration en ion toxique provoquant une inhibition complète de la croissance racinaire des plantes maritimes ($I_t = 0$) mais assurant une croissance normale des plantes métallicoles ($I_t = 100$) représente avec le plus de vraisemblance les conditions sélectives dans la nature. Une concentration de 10 ppm de zinc dans de l'eau distillée est apparue la plus appropriée dans cette optique.

2°) Résultats - discussion (tab. 22)

Dans les deux croisements présentés, les parents et la F1 ont le même niveau de tolérance : la tolérance apparaît donc comme dominante par rapport à la non-tolérance. La F1 et le parent tolérant ne diffèrent pas significativement pour leur variance, ce qui suggère que les parents tolérants et non-tolérants sont homozygotes. Cette variance est dès lors phénotypique.

GENOTYPE	I_t	S^2	N	h^2
Tolérant	109,4	305,4	12	-
Non tolérant	0,0	-	12	-
F_1	101,2	475,5	43	-
$F_1 \times N.T.$	71,2	112,2	43	0,572
Tolérant	100,4	475,6	16	-
Non tolérant	0,0	-	16	-
F_1	99,0	503,9	43	-
$F_1 \times N.T.$	72,2	1006,3	39	0,499
F_1	86,1	762,9		-
F_2	89,7	1653,3		0,560

Tableau 22 - Données sur la génétique de la tolérance au zinc chez *Armeria maritima*. Concentration utilisée : 10 ppm de Zn; I_t = indice de tolérance, S^2 = variance, N = nb d'échantillons, h^2 = héritabilité.

Les croisements en retour (B2) avec les parents non-tolérants a un indice de tolérance significativement inférieur à celui de la F1 dont le niveau (I = 72) général correspond à celui que donnerait un système à 2 gènes avec chacun un allèle dominant et un récessif (dans ce cas, I = 75).

De même la fréquence relativement élevée ($\pm 6\%$) d'individus totalement non-tolérants dans les croisements en retour, impliquerait un nombre limité de gènes. Théoriquement, la fréquence des homozygotes récessifs dans un test cross (croisement en retour avec le récessif) est de $1/2^n$ où n est le nombre de paires de gènes, si bien que dans les croisements effectués ici, on obtient 4 gènes en ségrégations indépendantes. Ces déductions sont cependant formelles car les croisements en retour ne montrent pas de ségrégations claires et sont surtout constitués d'individus à tolérance intermédiaire révélant la nature quantitative du caractère.

La variance des croisements en retour est significativement plus élevée que celle de la F1. Cette variance supplémentaire résulte des ségrégations géniques et correspond donc à de la variance génétique. La comparaison de la variance de la F1 (phénotypique) et de la F2 (phénotypique + génotypique) permet d'estimer l'héritabilité de la métal-tolérance par la formule classique :

$$\frac{\text{Variance F2} - \text{Variance F1}}{\text{Variance F2}} = \frac{\text{Variance génétique}}{\text{Variance totale}} = h^2$$

Les valeurs obtenues pour h^2 varient de 0,50 à 0,57.

En conclusion : à la concentration utilisée, la tolérance est dominante sur la non-tolérance. La variation observée dans les croisements en retour indique une variation génétique additive réglée vraisemblablement par un petit nombre de paires de gènes. La F2 permet d'établir un coefficient d'héritabilité de 0,56. Comme dans l'étude de Gartside et McNeilly (1974^{1,2}) la métal-tolérance apparaît comme un caractère

hautement héritable dont la variance génétique résulte à la fois d'effets d'additivité et de dominance. Une variance phénotypique considérable, même chez les clones, réduit fortement les possibilités d'investigations génétiques par les méthodes sur la croissance radiculaire.

64. RESUME

L'occupation par Armeria de conditions édaphiques particulières (sols métallifères, serpentiniques, salés) se traduit par l'existence de races adaptées physiologiquement (écotypes édaphiques). Le niveau de tolérance à un ion toxique est variable d'une population à l'autre en réponse à la toxicité réelle du substrat dont l'intensité dépend des facteurs physiques et chimiques du sol. Cette variabilité de la réponse implique pour la tolérance une hérédité de type quantitatif.

Chez Armeria maritima, la tolérance au zinc a les caractéristiques génétiques suivantes :

- 1) Elle est dominante sur la non-tolérance
- 2) Elle est de nature quantitative mais il est vraisemblable que seulement un nombre limité de gènes soient impliqués
- 3) Elle montre dans son expression une hérédabilité de l'ordre de 50 %.

La méthode de la croissance radiculaire utilisée dans ces expériences est trop imparfaite pour permettre une étude génétique précise, la composante phénotypique des mesures étant trop élevée; en fait, il y a une trop longue distance entre les facteurs génétiques et la mesure qui tend à cerner leur action. Les tentatives au niveau biochimique ont, jusqu'à présent, été stériles.

= CHAPITRE 7 =

ISOLEMENT GENETIQUE

71. MECANISMES ET ORIGINES DE L'ISOLEMENT GENETIQUE.

Les chapitres précédents montrent que Armeria maritima est constituée, dans la région étudiée, par un complexe de populations génétiquement variables où se manifestent ce que Grant (1977) considère comme les trois processus fondamentaux de la variation infra-spécifique : (1) variation géographique continue (séquence ouest-est des sous-espèces maritima, intermedia et elongata, le long des côtes européennes), (2) variation géographique discontinue (populations métallocoles endémiques) et (3) différenciation de races écologiques (écotypes édaphiques). La diversification infra-spécifique doit, selon la théorie synthétique de l'évolution (Mayr 1942, Simpson 1944, Stebbins 1950), pour aboutir à la naissance d'espèces nouvelles, s'accompagner de l'isolement génétique. Cela veut dire que le processus de la variation évolutive s'accomplit par l'isolement reproductif d'une population ou d'un groupe de populations par rapport à toutes les autres populations. Il s'agit là de la conception biologique de l'espèce basée sur l'isolement reproductif.

Un mécanisme d'isolement génétique est tout moyen, conditionné génétiquement, empêchant l'échange de gènes entre populations (Dobzhansky, Ayala, Stebbins & Valentine 1977). On classe les mécanismes d'isolement génétique en deux catégories principales.

A. Les mécanismes prézygotiques qui empêchent ou diminuent la pollinisation par du pollen allochtone. Ce sont les suivants :

- 1) ISOLEMENT TEMPOREL : saisonnier (floraison à des moments différents de l'année) ou diurne (floraison ou réceptivité sexuelle à des moments différents de la journée).

- 2) ISOLEMENT FLORAL par spécialisation éthologique :
inféodation exclusive espèce végétale - vecteur pollinique animal.
- 3) AUTOGAMIE : chaque individu utilise son propre pollen pour féconder ses ovules.
- 4) INCOMPATIBILITE pollen allochtone - stigmate

B. Les mécanismes postzygotiques qui réduisent la viabilité ou la fertilité des hybrides formés :

- 1) INVIABILITE DES HYBRIDES incapables d'atteindre l'âge de la reproduction
- 2) STERILITE DES HYBRIDES incapables de fournir des gamètes fonctionnels
- 3) AFFAIBLISSEMENT DANS LA DESCENDANCE DES HYBRIDES :
F2 et backcrosses inviables ou stériles.

Deux théories, non exclusives d'ailleurs, sont avancées pour expliquer l'origine et le développement de l'isolement génétique entre populations divergentes.

La première considère que l'isolement génétique est le résultat de la sélection naturelle. Si les hybrides sont moins prolifiques que les espèces parentales qui les produisent, les individus d'une même espèce qui s'entrecroisent auront une descendance plus nombreuse, plus vigoureuse ou plus fertile que la descendance résultant d'un croisement interspécifique. Les barrières génétiques qui augmentent les croisements intraspécifiques sont donc sélectionnées. Mc Neilly et Antonovics (1968) et Antonovics (1968) ont apporté des arguments à cette théorie :

des écotypes métal-tolérants d'Agrostis tenuis et d'Anthoxanthum odoratum poussant sur d'anciennes mines de métaux lourds du Pays de Galles ont une floraison plus précoce et un taux d'autofertilité plus élevé que les populations environnantes non-métal tolérantes. Toutefois, l'isolement prézygotique peut provenir d'une adaptation à un facteur étranger à l'isolement reproductif. Il est bien connu que des populations géographiquement voisines peuvent montrer des différences dans l'époque de floraison en relation avec des micro-climats différents (versant nord-versant sud, par exemple). De même, l'autogamie peut être interprétée comme une adaptation à une production suffisante de graines pour les plantes en situation isolée dans un premier stade de colonisation d'un territoire neuf ou, encore, chez les Armeria des régions arctiques, l'autogamie est considérée comme une réponse adaptative à la raréfaction des insectes pollinisateurs dans ces régions.

Dans cette optique, l'isolement reproductif apparaît comme le résultat annexe de la réponse à un facteur sélectif sans rapport avec la reproduction.

Cette constatation amène à la seconde théorie qui considère l'isolement génétique comme un produit annexe et accidentel de la différenciation : à mesure que les populations divergent de plus en plus génétiquement, il est de moins en moins probable que leurs génotypes interagissent harmonieusement dans un hybride.

Cette théorie s'applique avec le plus d'évidence aux mécanismes postzygotiques tandis que les mécanismes prézygotiques sont induits plus directement par la sélection naturelle. L'étude des mécanismes postzygotiques est basée sur l'étude de la stérilité d'hybrides expérimentaux.

Nous examinerons chez Armeria les potentialités d'existence de mécanismes d'isolement prézygotiques (époque de floraison et autogamie) et, ensuite, les résultats des hybridations expérimentales dans leurs rapports avec l'isolement postzygotique.

72. MECANISMES PREZYGOTIQUES.

721. LE SYSTEME D'AUTOINCOMPATIBILITE CHEZ ARMERIA ET SES RUPTURES VERS L'AUTOFERTILITE.

La variabilité qui peut affecter le système de reproduction des plantes peut être observée à des niveaux variés : des espèces voisines, des populations d'une même espèce et même des individus d'une même population peuvent différer pour ce caractère.

Dans de nombreux cas, cette variation est apparue comme la réponse adaptative à une pression sélective (Stebbins 1957).

Chez Armeria, le système hétéromorphe d'autoincompatibilité subit des altérations plus ou moins profondes dont la plus évidente concerne l'existence des populations autogames des régions arctiques.

7211. FONCTIONNEMENT DU SYSTEME D'AUTOINCOMPATIBILITE CHEZ ARMERIA.

Le système de reproduction chez Armeria a été étudié par Baker (1966). Dans les populations des régions tempérées de l'Europe, la reproduction sexuelle est réglée par un système dimorphe d'autoincompatibilité qui résulte en une allogamie obligatoire. Dans toute population naturelle, la moitié des individus sont d'un type appelé A caractérisé par un pollen réticulé (gène A) et un stigmate lisse (gène C). Le type A est hétérozygote AC/ac. L'autre moitié des individus est du type B avec un pollen ponctué (gène a) et un stigmate papilleux (gène c). Le type B est homozygote ac.ac. Les gènes A et C sont très étroitement associés fonctionnant comme un supergène. Les croisements sont seulement possibles entre types A et B en sorte que la proportion 50:50 soit constamment restaurée de génération en génération. Les populations arctiques et américaines sont monomorphiques = tous les individus ayant un pollen réticulé et un stigmate papilleux. Ces individus de formule Ac.Ac sont autofertiles et dérivent, comme Baker (1966) l'a

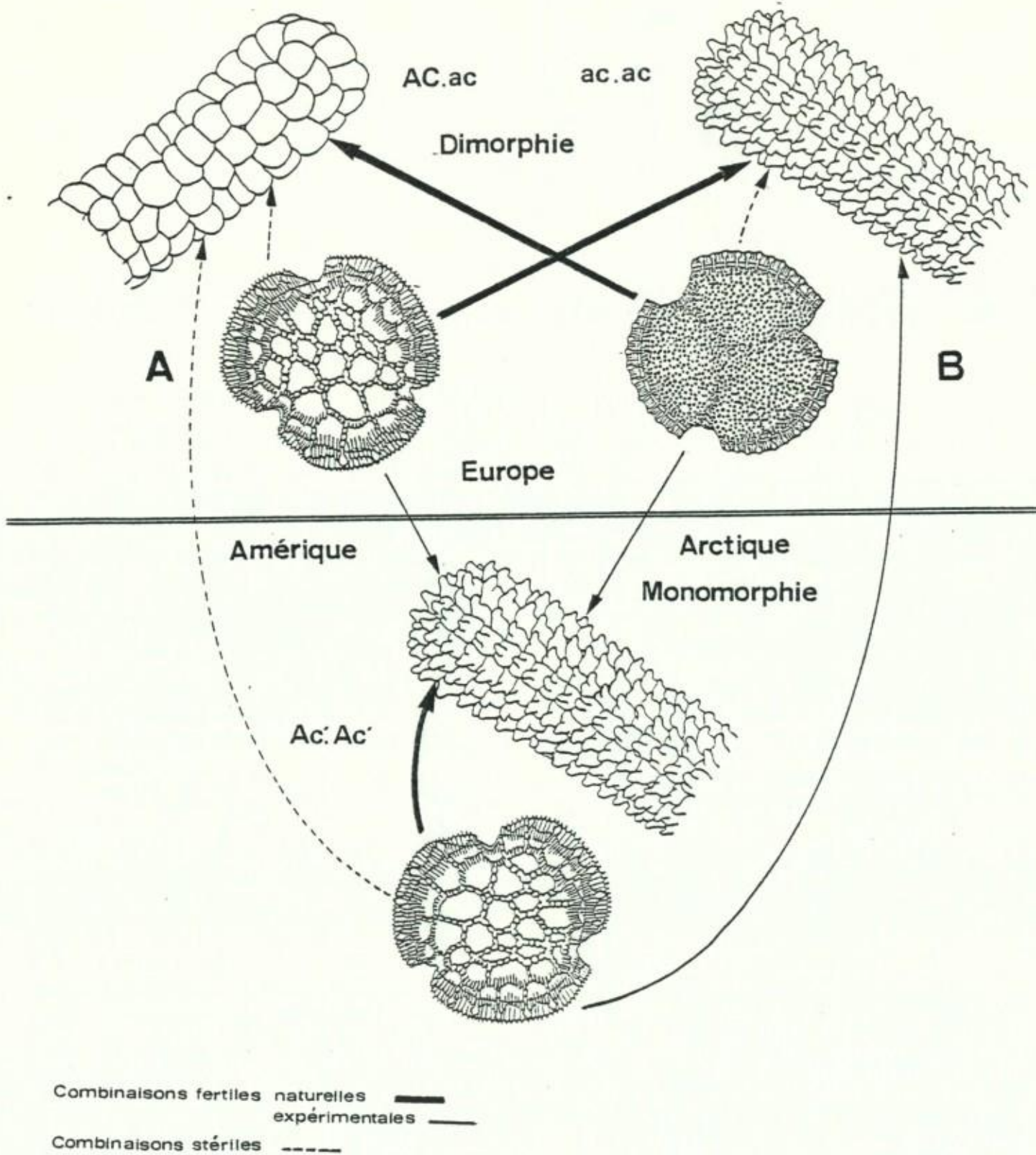


Fig. 43.- Fonctionnement du système de reproduction chez *Armeria* ou *Limonium*
Les indications géographiques concernent exclusivement *Armeria*.

montré, des populations dimorphes. Mais ce système n'est pas rigide et des variations sont connues. Tout d'abord, la séparation entre populations monomorphes et dimorphes n'est pas toujours claire : Praglowski et Erdtman (1969) ont montré que chez les populations réputées monomorphiques de Laponie (subsp. sibirica), on peut discerner 6 types polliniques passant plus ou moins continement du type A au type B. En outre, dans ce matériel, des pollens de type A et B existent dans la même anthère. Ceci indique assez clairement que le passage du dimorphisme au monomorphisme est un phénomène quantitatif et ne résulte pas simplement d'une mutation ou d'un crossing over dans le supergène comme le supposait Baker (1966).

Parmi des populations dimorphes des îles Shetlands, Baker a d'ailleurs signalé la présence de rares individus de type B qui sont parfaitement autofertiles. Dans ce cas, l'autofertilité provient d'une perte par le stigmate de la capacité d'inhiber la croissance de son propre pollen mais sans réarrangement morphologique produisant le type monomorphe. Le système de reproduction chez Armeria est illustré à la figure 43 .

7212. L'AUTOFERTILITE DES POPULATIONS METALLICOLES.

1°) MISE EN EVIDENCE D'UNE AUTOFERTILITE POTENTIELLE (Lefebvre 1970, 1971)

A partir d'autofécondations forcées par ensachage de capitules, le taux d'autofertilité (nombre de graines fertiles/ nombre de fleurs initial) a été mesuré dans des populations expérimentales maritimes (ssp. maritima), continentales (ssp. elongata) et métallicoles. Sur chaque plante, 100 à 200 "fleurs" sont comptées. Les résultats obtenus pour les années 1967 et 1969, présentés sous formes d'histogrammes (Fig. 44) et analysés statistiquement (Tab.23), montrent que les populations tolérantes aux métaux lourds comportent des individus à taux d'autofertilité élevé (15-40%) qui ne se

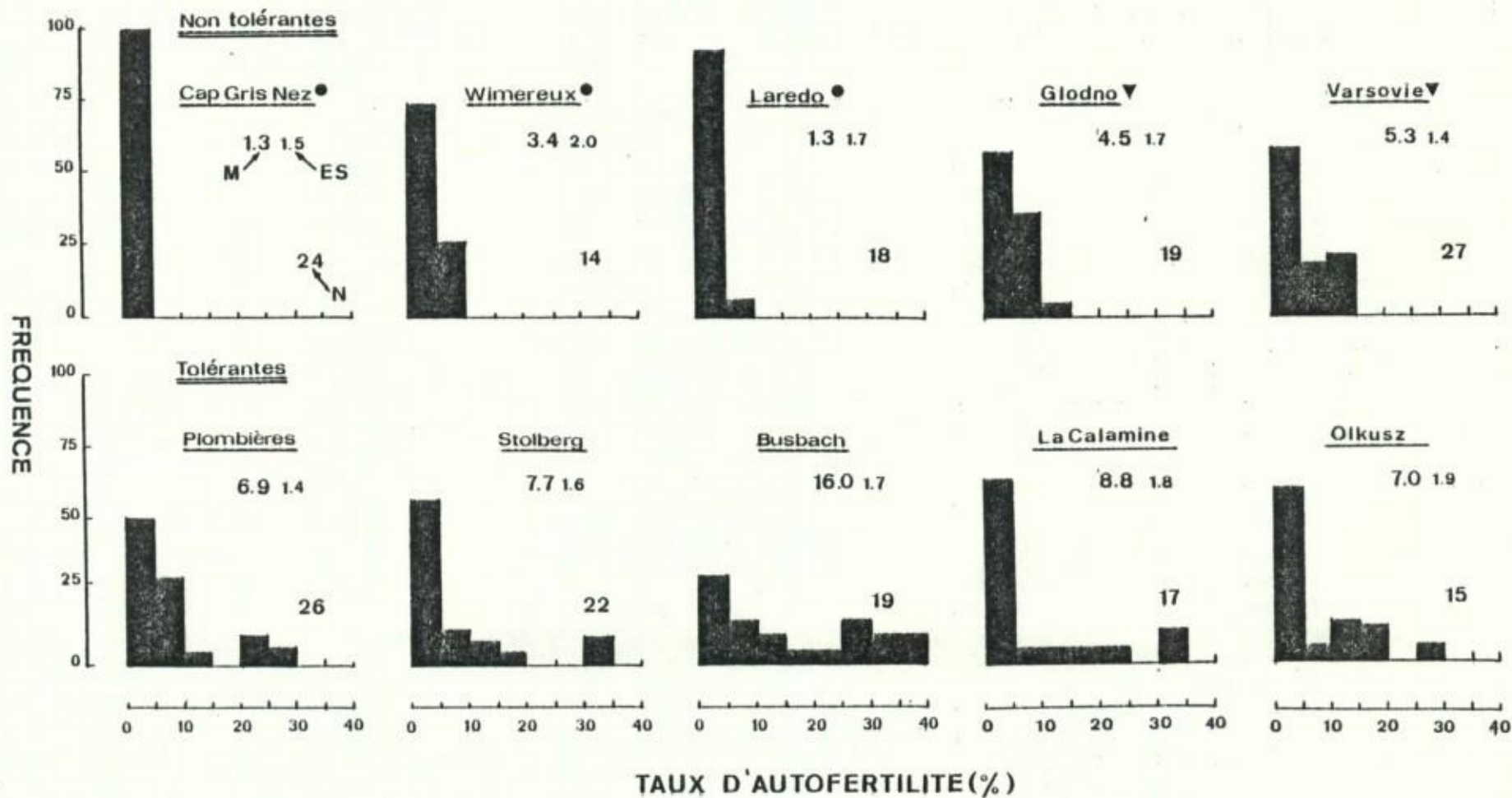


Fig. 44.- Distribution du taux d'autofertilité dans des populations non-tolérantes et tolérantes d'*Armeria maritima*.

Légendes : • subsp. maritima, ▼ subsp. elongata; M=taux moyen par population; E.S. : erreur standard; N=nombre d'individus. (d'après Données de 1967-1969).

1) Analyses de la variance des taux d'autofertilité
 [données 1967 - 1969 - voir figure 44].

a) Sources	D.L.	SCE	CM	F
Populations	9	3216,1	357,3	6,56***
Résiduelle	191	10398,4	54,4	
Totale	200	13614,5		

b) Sources	D.L.	SCE	CM	F
Sous-espèces	2	2046,9	1023,4	17,5***
Résiduelle	198	11567,6	58,4	
Totale	200	13614,5		

c) Sources	D.L.	SCE	CM	F
Tolérantes ou non	1	1073,5	1073,5	17,0***
Résiduelle	199	12541,0	63,0	
Totale	200	13614,5		

2) Fréquences des individus ayant un taux d'autofertilité supérieur à 15 % (1967-1969)

	<15 %	≥15 %
Métallicoles	78	21
Non métallicoles	102	0

$$\chi^2_1 = 24,1^{***}$$

3) Fréquence des individus ayant un taux d'autofertilité supérieur à 15 % (1971)

Subsp. maritima	53	0 (0 %)
Subsp. elongata	43	3 (7 %)
Métallicoles	50	20 (29%)

$$\chi^2_2 = 23,4^{***}$$

Tab. 23: Taux d'autofertilité des populations d'*Armeria maritima* : analyses statistiques - *** = $p < 0,001$

rencontrent pas dans les populations non-tolérantes et que, conséquemment, elles sont globalement plus autofertiles. Un autre échantillonnage (1971 - Tab. 24) confirme ces données : 29 % des individus dans les populations métallicoles ont un taux d'autofertilité supérieur à 15 %, alors que chez les populations non-métallicoles, ils sont rares (7 % : ssp. elongata) ou absents (ssp. maritima). Les individus autofertiles peuvent être indifféremment de type A ou de type B.

2. SIGNIFICATION EVOLUTIVE DE L'AUTOFERTILITE POTENTIELLE.

Antonovics (1968) a montré que les populations d'Agrostis tenuis et d'Anthoxanthum odoratum des vieilles mines de zinc, plomb ou cuivre du Pays de Galles ont un taux d'autofertilité plus élevé que dans les populations environnantes sur sol normal. L'autofertilité a, dans ce cas, la valeur adaptative d'un mécanisme d'isolement permettant de réduire le flux génique des populations non-tolérantes vers les populations tolérantes et, par conséquent, d'empêcher la dilution de la tolérance génétique aux métaux lourds des populations métallicoles.

Si cette explication peut s'étendre aux populations métallicoles d'Armeria d'Europe centrale telles Olkusz incluses dans l'aire de la subsp. elongata, elle n'apparaît pas nécessairement valable pour les populations calaminaires de l'est de la Belgique et de la région d'Aachen qui ne sont au contact d'aucune population "normale". Comme Armeria était largement répandu au postglaciaire en Europe l'autofertilité a pu naître à cette époque lorsque les populations métallicoles étaient voisines de populations normales, selon le mécanisme décrit par Antonovics (1968).

L'autofertilité se serait maintenue comme caractère relictuel depuis à peu près 8.000 ans, depuis que les populations adjacentes ont disparu au Boréal.

D'autres facteurs peuvent rendre compte de l'autofertilité : une possibilité pourrait être une faible densité dans la distribution des plantes entraînant des difficultés de fécondation croisée. Cependant, les populations métallicoles et maritimes ne diffèrent pas pour ce facteur et il existe sur les mines des peuplements denses.

L'explication la plus plausible est liée au système de reproduction de nombreuses espèces colonisantes. L'autofertilité est un moyen important pour produire des graines dans les stades initiaux de la colonisation végétale, lorsque les individus sont peu nombreux et isolés dans leur nouveau territoire. Comme la métal-tolérance est rarement présente dans les populations sur sol normal (0,3 - 0,4 % chez Agrostis tenuis selon Bradshaw 1971) les premiers individus d'Armeria colonisant un site minier ont dû être peu nombreux et dispersés. Comme d'autre part, les sites miniers ont été constamment perturbés par l'homme régénérant constamment des conditions de colonisation, la valeur adaptative du caractère a pu se maintenir.

On peut rencontrer à une faible fréquence (7 %) des individus relativement autoféconds (+ 15 %) dans des populations continentales (subsp. elongata) sur sables acides et aussi dans des populations côtières de la subsp. intermedia (Mandal) qui ont donc pu être à l'origine de ce caractère dans les populations métallicoles. Les raisons de l'existence de cette autofertilité marginale dans ces populations ne sont pas connues.

Les populations d'Armeria ont donc un système de reproduction complexe qui représente un compromis vraisemblablement adaptatif entre la potentialité de variation de l'allo-gamie et la stabilité de l'autogamie.

Le problème fondamental est de tester le fonctionnement de ce système dans les conditions naturelles car ainsi que l'a montré Bateman (1956) chez Cheiranthus cheiri, l'auto-fécondation obtenue artificiellement peut disparaître dans les conditions naturelles. Le système génétique hétéromorphe d'auto-incompatibilité fournit la possibilité d'apprécier l'importance relative de l'autogamie par rapport à l'allogamie.

	% graines obtenues par autofécondation		TOTAL
	<15%	≥ 15%	
Subsp. maritima	53 100,0	0 0,0	53 100
Subsp. elongata	43 93,5	3 6,5	46 100
Subsp. métallicoles	50 71,5	20 28,5	70 100

Tableau 24 - Autofertilité chez A.m. subsp. maritima, A.m. subsp. elongata et des populations métallicoles d'Armeria maritima.

$$\chi^2 = 23,4 \text{ ***}$$

ECHANTILLON	TYPE A	TYPE B	TOTAL
1	461	383	844
2	127	123	250
3	138	122	260
4	272	267	539
5	194	201	395
6	147	181	328
7	47	53	100
8	46	54	100
9	54	46	100
10	51	49	100
TOTAL	1.527	1.479	3.006

Tableau 25 : Nombre de types A et B dans 10 échantillons récoltés à Plombières.

Tests χ^2 : pour 50 : 50 $\chi^2_{10} = 12,08$ N.S.

χ^2_1 (sur total) : 0,69 N.S.

pour 48 : 52 $\chi^2_{10} = 20,51$ $p < 0,05$

χ^2_1 (sur total) : 9,65 $p < 0,01$

3.^o AUTOGAMIE ET ALLOGAMIE DANS UNE POPU-
LATION METALLICOLE D'ARMERIA.

La population de Plombières a servi à mesurer l'efficacité de l'autogamie en conditions naturelles en utilisant les gènes déterminant le type A ou type B (Lefèbvre 1973). L'efficacité de l'autofertilité potentielle peut être testée très simplement : en effet, si de l'autofécondation se produit dans une population constituée de 50 % de types B et de 50 % de types A, il y aura prédominance du type B comme celui-ci ségrège additionnellement du type A hétérozygote. Cette prédominance a été signalée par Baker (1966) dans une population des Shetlands où des individus autofertiles existent bien que l'arrangement dimorphique soit conservé. Si tous les individus d'une population initialement 50A : 50B deviennent autofertiles à 100 % un nouvel équilibre s'établit rapidement (10 générations) à 25A : 75B. Comme la fertilité moyenne par autogamie atteint 8 % dans la population expérimentale de Plombières, si celle-ci se manifeste pleinement dans la nature on doit s'attendre à un équilibre à 48A : 52B.

Cet équilibre a été testé à partir de 10 échantillons de populations représentant 3.006 individus (tab. 25). L'analyse statistique de ces données révèle que, non seulement les résultats ne montrent pas de déviation significative avec le rapport 50 : 50, mais sont statistiquement incompatibles avec le rapport 48A/52B. Ceci suggère que l'autofertilité n'agit pas actuellement dans la population.

En outre, des tests de descendance ont été effectués sur trois échantillons de la population (tab. 26) pour estimer le coefficient de fécondation croisée en utilisant la méthode de Vasek (1963). Deux équations doivent être résolues.

ECHANTILLONS	PLOMBIERES 1		PLOMBIERES 2		PLOMBIERES 3		TOTAL	
Types de parents	Type A	Type B	Type A	Type B	Type A	Type B	Type A	Type B
Nb de parents	18	8	14	19	19	15	51	42
Descendance de A	383	123	122	267	201	181	706	571
Descendance de B	451	127	138	272	194	147	783	546
Fréquence de A	0,540	0,508	0,530	0,505	0,491	0,449	0,527	0,489
Fréquence de B	0,540	0,508	0,530	0,505	0,491	0,449	0,527	0,489
λ	1.024		1.020		1.093		1.049	

TABEAU 26 : Test de descendance dans trois échantillons (sous-populations) de la population d'*Armeria maritima* de Plombières et estimation du coefficient de fécondation croisée (λ).

D'après Lefèbvre 1973.

(1) $\lambda_p = DR$ = fréquence des dominants dans la descendance des récessifs homozygotes

(2) $\frac{1}{4} (1 + \lambda_q - \lambda_p) = RH$ = fréquence des récessifs dans la descendance des hétérozygotes

où λ = fréquence de la fécondation croisée
 p = fréquence du gène dominant
 q = fréquence du gène récessif.

En annexe sont expliqués les développements mathématiques amenant aux équations et la manière de calculer λ à partir de celles-ci. Le tableau 26 montre que dans les 3 échantillons testés, λ est voisin de 1, indiquant donc une complète allogamie.

Enfin, l'autofécondation doit faire apparaître des homozygotes dominants pour le type A, donc de formule AC/AC. Dans les nombreux cas où la descendance des types A a été observée, celle-ci a donné invariablement les types A et B, confirmant donc la nature hétérozygote du type A parental.

Ces données ont été obtenues pour des échantillons de plantes poussant en groupes plus ou moins denses sur la mine, ce qui est la situation la plus commune. Si l'on fait l'hypothèse que l'autofertilité chez Armeria est une adaptation à la production de graines dans des situations colonisantes où les individus sont dispersés, il convient de tester l'efficacité de l'autofertilité dans de telles situations.

Il n'y a que peu de plantes isolées sur la mine de Plombières : Armeria est habituellement en grandes colonies ou en petits aggrégats. Une vingtaine d'individus isolés de 2 m. et plus de tout autre individu ont pu être trouvés. La production de graines par rapport au nombre

PLANTES ISOLEES		PLANTES EN PEUPELEMENTS DENSES
	29.0	90.0
	68.0	82.5
	51.0	72.5
	61.0	68.5
	36.5	82.0
	48.0	72.5
	69.5	77.0
	30.0	79.0
	71.5	66.0
	63.0	59.0
	34.5	69.5
	63.5	58.0
	34.0	86.0
	43.0	74.0
	46.0	56.5
	53.5	82.5
	32.5	74.0
	59.5	79.5
	67.5	64.5
	45.0	75.0
Moyenne	50.5	73.5
N	20	20
Test "t" :	t=5.98***	

Tableau 27- % de fleurs donnant des graines pour des plantes isolées (distance au plus proche voisin ≥ 2 m) et un peuplement dense chez *Armeria maritima* à Plombières

	Stigmates papilleux (type B)	Stigmates lisses (type A)	Total
Observé	253	277	530
Théorique	265	265	530
	$\chi^2 = 1,09$ N.S.		

Tableau 28 - Fréquence des types de stigmates dans la descendance de plantes d'*Armeria maritima* isolées à Plombières.

total de fleurs de ces vingt plantes isolées a été comparée à celle de vingt plantes poussant dans une colonie dense (tab. 27).

La production de graines est significativement plus faible ($p < 0.001$) pour les plantes isolées (50,5 %) que pour les plantes en situation dense (73,5 %). Deux mètres sont donc suffisants pour réduire le flux génique d'un tiers.

Des tests de descendance ont été faits sur les plantes isolées.

Comme pour les plantes poussant en forte densité, il n'y a pas de déviation du rapport 50 : 50 en faveur du type B (tab. 28).

On peut donc conclure que chez les individus isolés, l'autofertilité n'est pas fonctionnelle. Comme la production de graines chez les plantes isolées est de 23 % inférieure à celle observée chez les plantes poussant en densité élevée, on peut penser que ces 23 % correspondent à des fleurs libres de pollen légitime et donc susceptibles d'être autofécondées. Même lorsque les conditions favorisant l'autofécondation existent, celle-ci ne se produit pas.

Il apparaît donc évident que l'allogamie est stricte dans la population de Plombières, alors qu'une autofertilité potentielle peut être mise en évidence artificiellement. Ces résultats n'éclairent en rien la signification évolutive éventuelle de l'autofertilité potentielle. Le plus logique est de la considérer comme un caractère relictuel hérité des premiers et rares colonisateurs des sites métallifères, issus eux-mêmes de populations où existent la possibilité d'autofertilité.

722. VARIATION DE LA PHENOLOGIE DE LA FLORAISON ET SES RAPPORTS AVEC L'ISOLEMENT FLORAL.

Le déroulement de la floraison a été observé sur des populations expérimentales. En toute logique, vu la diversité de leurs origines géographiques et écologiques, les populations étudiées se différencient par la période de floraison. La figure 45 représente

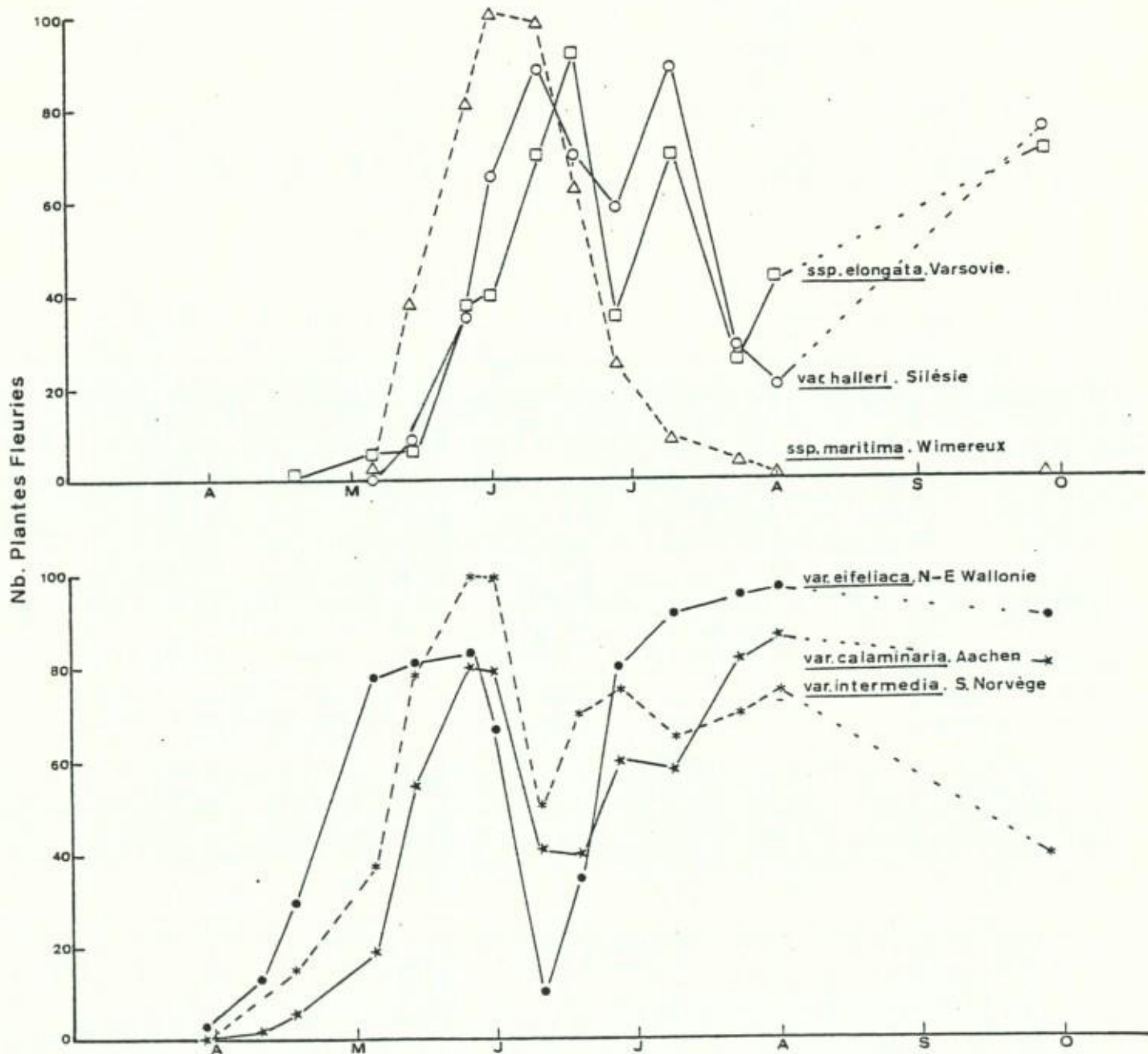


Fig. 45.- Phénologie de la floraison chez plusieurs populations d'*Armeria maritima*.

le déroulement de la floraison durant l'année 1970, pour des groupes de populations différenciées morphologiquement, géographiquement et écologiquement.

Les plus précoces sont les populations métallicoles belges et les populations de la sous-espèce intermedia de l'Ouest de la Baltique; les plus tardives sont les populations de l'Europe centrale métallicoles ou non. Les populations maritimes atlantiques et les populations de la région d'Aachen se situent entre ces deux extrêmes. Il existe une relation entre les affinités morphologiques signalées au chapitre 4 et le comportement phénologique : les populations métallicoles de l'Europe centrale ont tout au long de l'année un déroulement de la floraison calqué sur celui des populations de la sous-espèce elongata (fig. 45). De même, les populations calaminaires belges ne montrent aucun isolement floral relativement à leurs ancêtres présumés (subsp. intermedia). D'une manière générale, les populations continentales développent 2 à 3 vagues de floraisons s'étalant sur 7 mois de l'année (d'avril à octobre) : cette longue période de floraison serait plutôt favorable aux échanges géniques. Les populations atlantiques (subsp. maritima), dont celle de Wimereux représentée à la figure 45, est un exemple typique, n'ont qu'une seule vague de floraison s'étalant en mai, juin et juillet. Il n'y a donc pas, dans ces populations, l'isolement floral qu'Antonovics (1968) avait mis en évidence chez les populations métallicoles d'Agrostis tenuis et d'Anthoxanthum odoratum.

73 . MECANISMES POSTZYGOTIQUES.

731. GENERALITES.

La stérilité hybride est l'expression du phénomène général de disharmonie dans les interactions géniques : les gènes dérivés d'espèces différentes ne peuvent interagir pour donner un développement complet et harmonieux de l'organisme (Dobzhansky et Al.1977). La disharmonie peut se manifester immédiatement dans le développement somatique des F1 qui sont inviablés ou végétativement dégénérées : c'est la stérilité hybride génique (Dobzhansky 1951) appelée plus récemment stérilité hybride développementale (Stebbins 1966). La disharmonie peut aussi ne se manifester qu'après la méiose de la F1 par la production d'une phase haploïde perturbée (stérilité mâle ou femelle) : c'est la stérilité hybride chromosomique (Dobzhansky 1951) ou encore stérilité hybride ségrégationnelle (Stebbins 1966). La stérilité ségrégationnelle provient le plus souvent d'un pairage réduit, d'associations multiples de chromosomes à la méiose mais elle peut aussi trouver son origine dans l'expression de gènes récessifs dans le gamète.

732. FERTILITE POLLINIQUE DES POPULATIONS D'ARMERIA ET DE LEURS HYBRIDES EXPERIMENTAUX.

Dans cette étude, la fertilité des hybrides a été identifiée à la fertilité pollinique de la F1 et exprimée en % de grains fertiles par rapport au nombre total de grains échantillonnés. L'estimation de la fertilité d'un spécimen, parent ou hybride expérimental, se fait à partir du comptage de 200 à 400 grains de pollen dans 4 ou 5 anthères de fleurs différentes d'un capitule. Les anthères provenant de boutons floraux sont écrasées dans du carmin acétique entre lame et lamelle. Les grains de pollen stériles sont

de taille réduite et incolores, les grains normaux sont plus gros et colorés.

La fertilité pollinique a été étudiée par Philipp (1974) et par Woodell et Al (1977) dans 5 populations d'Armeria du Nord-Est du Sjaelland, au Danemark. Il existe dans les conditions naturelles des différences dans la fertilité entre populations et entre individus d'une population. Par exemple (fig. 46), certaines populations sont relativement stériles (populations de Dragor : 40 % des individus ont une fertilité inférieure à 60 %) alors que d'autres ne le sont que faiblement (population de Jaegerspris : 7 % des individus ont une fertilité inférieure à 80 %). Cette variation a une base génétique, chaque individu ayant une fertilité moyenne et une amplitude de variation qui lui est propre mais elle est aussi influencée par le milieu puisque ces auteurs ont observé une variation saisonnière affectant de la même manière toutes les populations étudiées.

La plupart des populations parentales utilisées dans les croisements comportent des individus mâle-stériles à 40-60 % avec une fréquence pouvant atteindre 20 % dans quelques cas. Exceptionnellement, comme dans la population de Wimereux, cette fréquence peut atteindre 40 %. La distribution de la fertilité parmi les 360 individus provenant des populations parentales (fig. 47) indique que près de 90 % de ceux-ci ont une fertilité élevée (80-100%). La valeur moyenne de la fertilité pollinique est remarquablement stable et élevée (90 %) pour les différents groupes de populations (tab. 29). Dans les croisements expérimentaux, des individus totalement fertiles (95-100 %) ont été utilisés; en outre, pour éviter un éventuel effet saisonnier, les parents et leur descendance sont récoltés simultanément.

Chez les 950 hybrides expérimentaux, la distribution de la fertilité est nettement bimodale (fig. 47) pour les catégories de fertilité de 40-60 % et 80-100 % ; que près de la moitié des hybrides (45 %) aient une fertilité pollinique réduite à 50 % suggère que les parents diffèrent par des remaniements chromosomiques (translocations réciproques qui produisent théoriquement une stérilité gamétique de 50%.

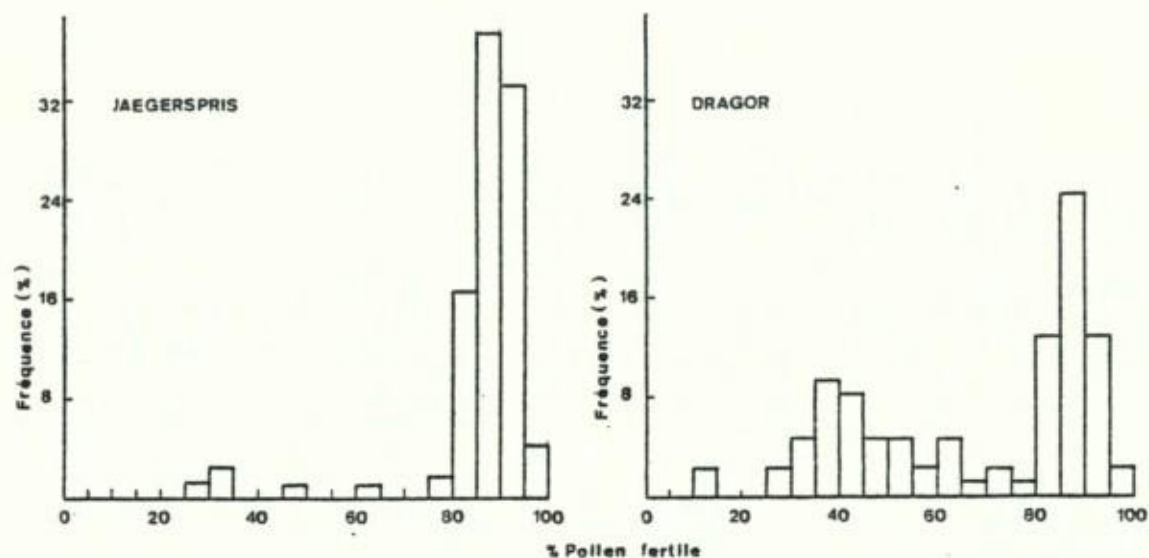


Fig. 46.- Fertilité pollinique dans deux populations danoises d'*Armeria maritima* (d'après Woodell & al., 1977).

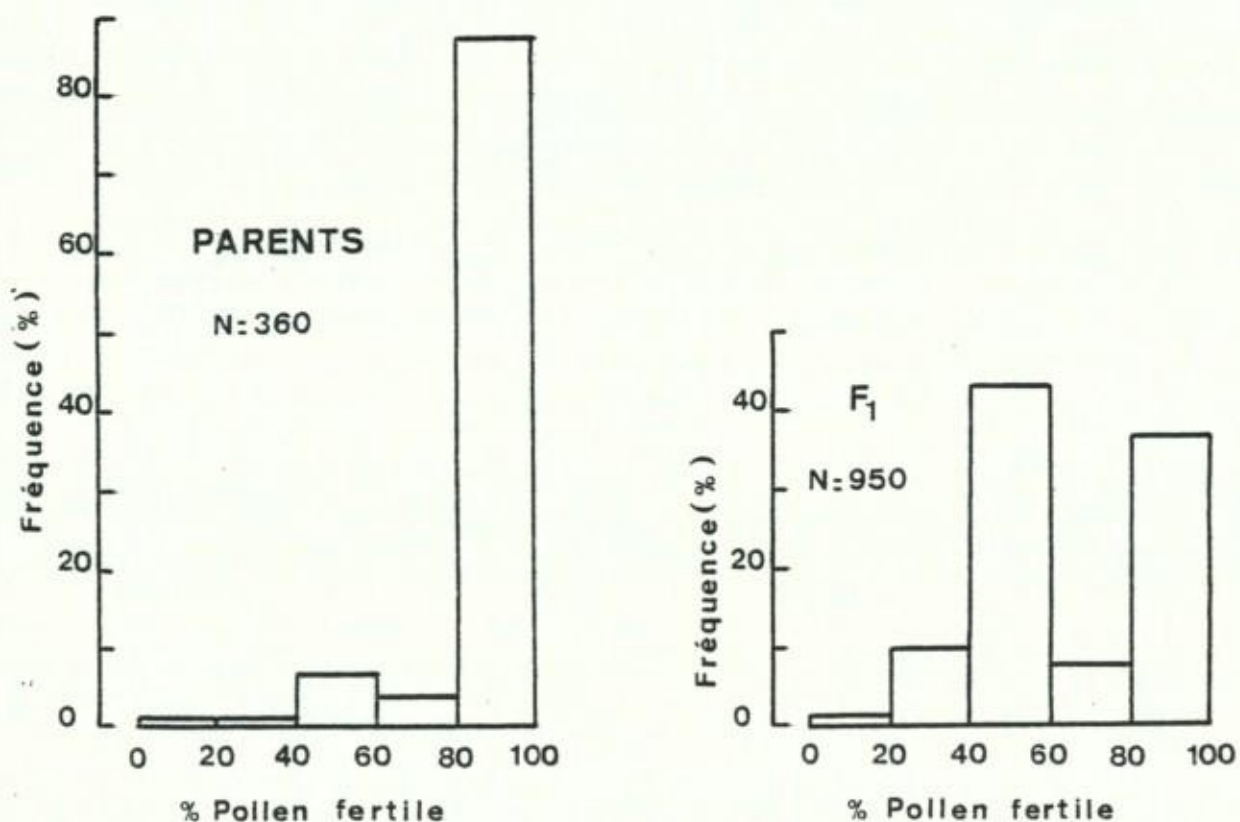


Fig. 47.- Distribution de la fertilité pollinique des parents utilisés dans les croisements expérimentaux et de leurs hybrides F₁.

GROUPES DE POPULATIONS	% FERTILITE		N	FERTILITE MOYENNE
	<60	80-100		
Subsp. maritima	12,9	87,1	116	90,1
Subsp. elongata	13,2	86,8	53	90,3
Subsp. intermedia côtier	8,6	91,4	35	92,0
Métallicoles Europe centr.	4,2	95,8	48	93,3
Métallicoles Europe occid.	4,4	95,6	69	93,4

Tableau 28 - Fertilité pollinique (%) des groupes de populations d'*Armeria maritima* utilisés dans les croisements expérimentaux.

	F ₁		F ₂	Hybrid generations possible	Genetic classification of parents.
High crossability	vigorous	fully fertile	vigorous, healthy	F ₁ + F ₂ at least	same ecospecies
			weak, unhealthy, or dwarfed		distinct eco-species of one cenospecies
		partially fertile	vigorous, healthy		
			weak, unhealthy, or dwarfed		
Low crossability	weak	sterile	amphiploids possible	F ₁ only	distinct ceno-species of one comparium
		sterile	none		
		sublethal			
		dies in embryonic stage		none	distinct comparia
No crossability	pollen able to stimulate selfing in the species to be crossed				
	pollination has no effect				

Tableau 30. Stades de développement des barrières génétiques définissant les unités biosystématiques (Clausen 1963).

733. STERILITE HYBRIDE ET ISOLEMENT GENETIQUE

7331. BARRIERES DE STERILITE ENTRE ESPECES TAXONOMIQUES.

Baker (1954) a indiqué que de fortes barrières de stérilité séparent les populations européennes dimorphes des populations monomorphes arctiques et nord-américaines. Des croisements entre des populations maritimes danoises (A.m. subsp. intermedia) et des populations groenlandaises (A.m. subsp. sibirica) montrent que ces barrières résultent dans la production d'hybrides chétifs ne survivant pas plus d'une saison (Philipp 1974).

Ces barrières correspondent à un stade avancé de la spéciation dans la hiérarchie biosystématique : les populations danoises et groenlandaises sont des cenospecies d'un comparium selon la classification des unités biosystématiques de Clausen (1963- tab. 30). Par contre, des croisements entre des espèces de la taxonomie classique (A.maritima X A. girardii, A.maritima X A.alliacea) donnent une F1 vigoureuse (Lefèbvre 1974) indiquant que ces "espèces" correspondent à l'unité biosystématique de rang inférieur à la cenospecies, l'écospecies.

Ces exemples où les barrières génétiques sont plus marquées au niveau infraspécifique qu'au niveau interspécifique, montrent que chez Armeria les catégories "biosystématiques" basées sur l'isolement génétique ne se superposent pas nécessairement aux catégories de la classification morphologique.

7332. BARRIERES DE STERILITE ENTRE SOUS-ESPECES TAXONOMIQUES.

La stérilité pollinique moyenne des croisements entre les différentes sous-espèces de A.maritima en Europe Occidentale et Centrale est représentée à la figure 48 .

Des barrières de même intensité séparent les sous-espèces elongata, maritima et intermedia, tandis que la subsp. alpina

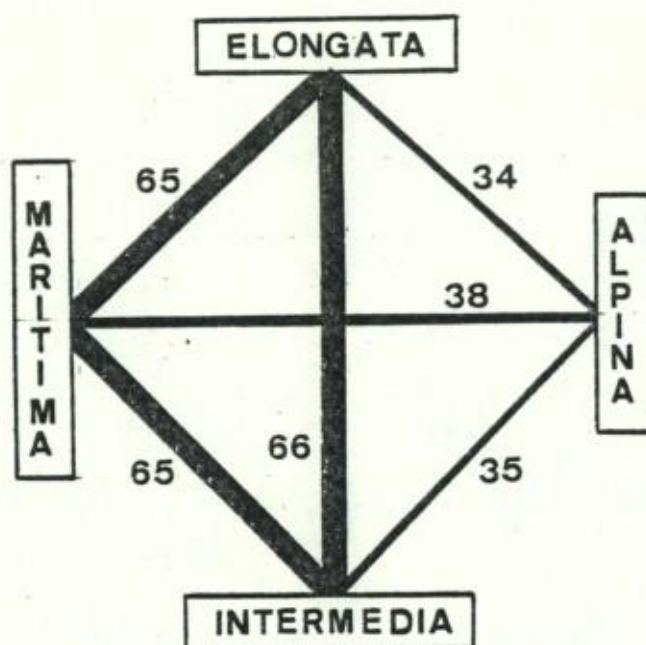


Fig. 48.- Fertilité des hybrides (en %) entre les sous-espèces elongata, maritima, intermedia et alpina d'*Armeria maritima*.

	PERROS	CANCALE	QUIBERON	KERROCH	WIMEREUX	ETRETAT
Perros	-					
Cancale	49	-				
Quiberon	45	88	-			
Kerroch	50	95	99	-		
Wimereux	93	50	43	100	-	
Etretat	97	48	51	52	48	-

Tableau - Fertilité pollinique (%) d'hybrides entre populations d'*Armeria maritima* subsp. *maritima* des côtes françaises.

est la plus nettement isolée, sans doute en relation avec un isolement géographique ancien. La subsp. purpurea doit être considérée comme un isolat marginal de la sous-espèce elongata, c'est une race géographique (écotype).

7333. BARRIERES DE STERILITE ENTRE POPULATIONS.

Si, comme le suggèrent les données précédentes, les différentes sous-espèces "taxonomiques" correspondent à des éco-species, il faut, pour que le système ait une réelle cohérence, que les populations d'une même sous-espèce soient totalement interfertiles et aussi que tous les croisements entre populations appartenant à des sous-espèces différentes soient au moins partiellement stériles. Ces deux conditions ne sont pas remplies, comme va le montrer l'examen des résultats de divers croisements interpopulationnels. D'une manière générale, ceci implique que le groupe étudié est d'une interprétation biosystématique malaisée, ne se conformant pas aux schémas classiques.

1°) CROISEMENTS ENTRE POPULATIONS COTIERES DE LA SUBSP. MARITIMA.

Six populations des côtes françaises, de la Bretagne au Pas de Calais, ont été croisées selon les 15 combinaisons possibles (Fig. 49 et Tab. 31). Les 150 hybrides obtenus sont de deux types bien tranchés : fertiles à $\pm 100\%$, fertiles à $\pm 50\%$. La même distribution bimodale s'observe dans des croisements entre populations des Iles Britanniques et, aussi, chez les hybrides entre populations françaises et britanniques (Fig. 49). Ces populations étant morphologiquement étroitement apparentées, on ne peut s'attendre à un support morphologique de la variation de la fertilité des hybrides. Le plus remarquable est qu'il n'existe également aucun déterminisme géographique : une population récoltée dans la baie de Galway donne des hybrides fertiles à 50 % avec une population récoltée sur l'Ile

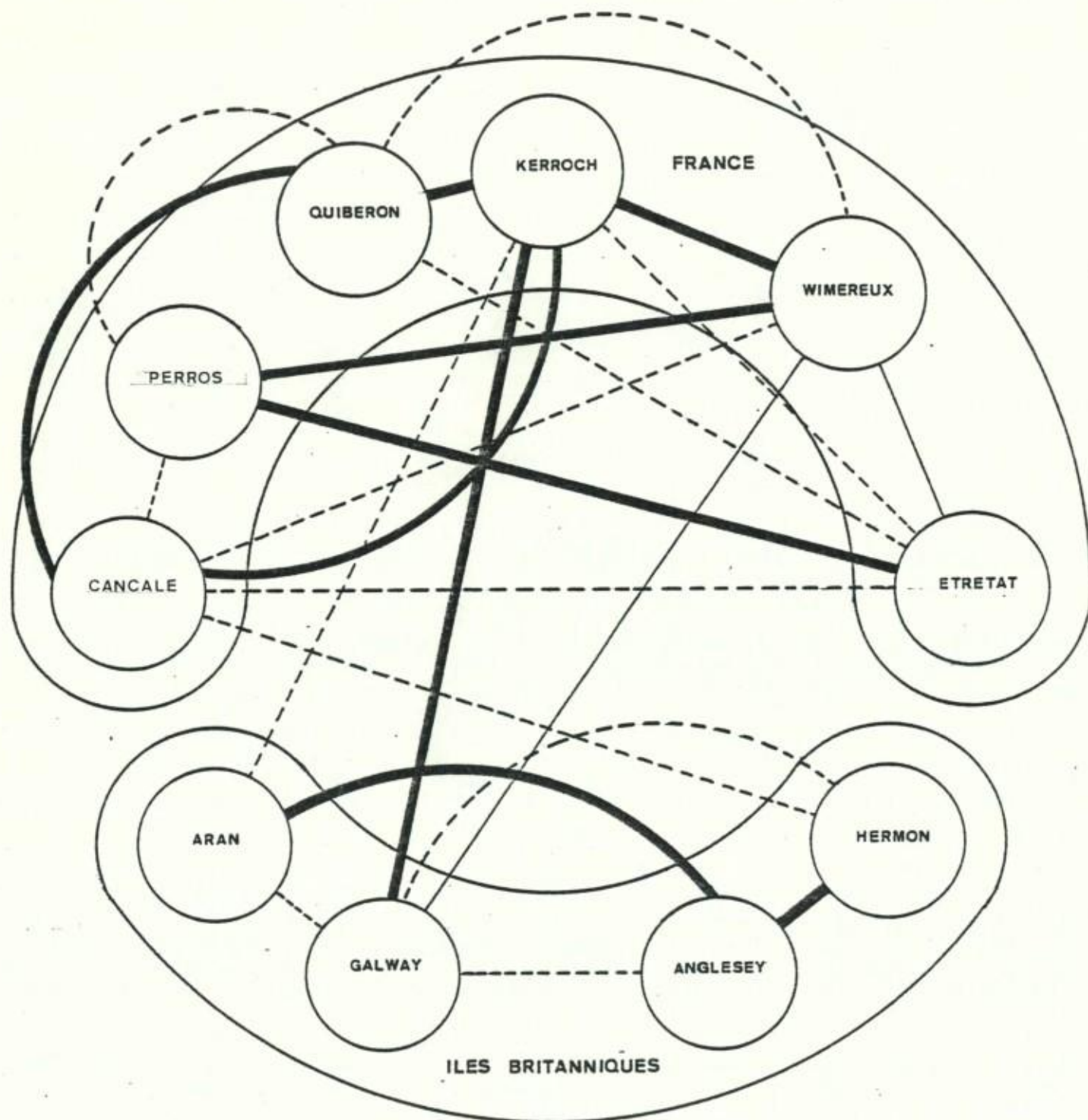


Fig.49.- Fertilité pollinique des hybrides entre populations d'*Armeria m. maritima subsp. maritima*. % de fertilité: — 80-100%, — 60-80%, --- 40-60%,moins de 40%.

d'Aran à 50 km de là; par contre, avec une population bretonne (Kerroch), distante de + 800 km, les hybrides sont fertiles à 90 %.
Aucun déterminisme écologique : une population récoltée sur une mine de cuivre (Hermon - Pays de Galles) est tout-à-fait interfertile avec une population de vases salées (Anglesey - Pays de Galles).
Par contre, deux populations bretonnes provenant de rochers maritimes (Kerroch et Perros-Guirec) donnent des hybrides partiellement stériles.

Le même phénomène a été rencontré chez une composée californienne par Clausen (1962), qui le considère comme caractéristique de certains groupes en spéciation active où les barrières génétiques interviennent avant les barrières d'autres types (écologiques ou géographiques) dans l'initiation des processus de différenciation des populations. Le taux de 50 % de stérilité pollinique suggère que ces barrières sont le résultat de translocations au niveau chromosomique.

2°) CROISEMENTS ENTRE POPULATIONS DE L'EUROPE CONTINENTALE (FIG. 50)

Les populations de l'Europe Centrale, quelle que soit leur différenciation morphologique ou écologique donnent entre elles des hybrides totalement fertiles. Elles appartiennent à un pool génique unique isolé plus ou moins fortement des groupes de populations maritimes, alpines ou baltiques. Ces populations peuvent être métallicoles ou serpentiniholes et donc se rattacher morphologiquement à la subsp. intermedia et à son cortège d'endémiques ou occuper les stations acides classiques de la subsp. elongata. Les limites géographiques de ce pool génique ne sont pas exactement connues mais son extension est vaste puisqu'il englobe des populations du centre et du sud de la Pologne, du centre de l'Allemagne de l'Est (Harz), de la Tchécoslovaquie et du Sud de la Bavière. Sur le plan de la classification biosystématique, les endémiques métallicoles de cette région (halleri, bottendorfensis, hornburgensis, serpentinii) devraient être rattachées à la subsp. elongata, alors que leur

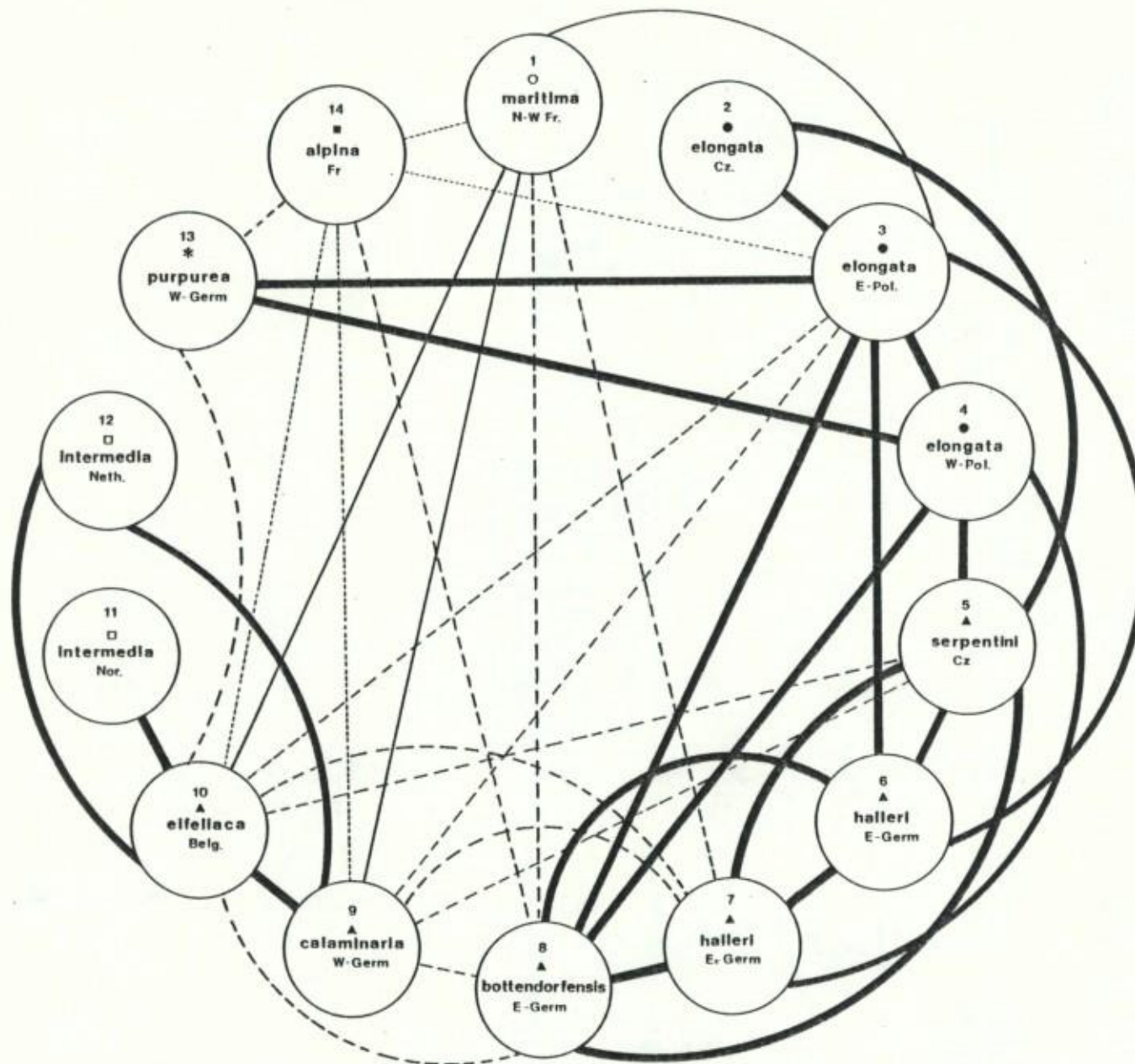


Fig.50.- Fertilité pollinique des hybrides entre populations d'*Armeria maritima* d'Europe Occidentale et Centrale. % de fertilité: — 80-100%, — 60-80%, --- 40-60%, moins de 40%. Stations: bord de mer O, sables acides continentaux ●, sols métallifères ▲, tourbières sud-bavaroises □, pelouses alpines ■.

morphologie les inclut dans la subsp. intermedia. Une fois de plus, il y a divergence entre taxonomie classique et biosystématique. Le pool génique continental illustre un autre type de différenciation adaptative où les divergences écologiques et morphologiques interviennent avant l'apparition des barrières génétiques (Clausen 1962) et résultent en écotypes différenciés morphologiquement et/ou physiologiquement.

Les populations de l'Est de la Belgique (subsp. intermedia var. eifeliaca) et de la région d'Aachen (subsp. intermedia var. calaminaria) ne participent pas au pool génique d'Europe Centrale dont elles sont séparées par des barrières de stérilité s'exprimant par ± 50 % de pollen déficient. Ces deux groupes de populations sont totalement interfertiles et montrent les barrières les plus faibles (fertilité de ± 80 %) avec des populations côtières de la subsp. intermedia confirmant ainsi leurs affinités morphologiques.

7334. BARRIERES DE STERILITE ENTRE INDIVIDUS.

L'existence dans des populations d'une proportion (10-20 %) d'individus mâles-stériles à 50 % indiquent que des barrières de stérilité existent entre individus d'une même population. Logiquement, les facteurs génétiques de cette stérilité devraient subir une élimination plus ou moins efficace par la sélection naturelle, puisqu'ils contribuent à diminuer la descendance des individus qui les possèdent. Il existe toutefois des populations (Dragor au Danemark, Wimersreux en France) où près de 40 % des individus ont une fertilité inférieure à 60 %. Or, ces populations n'ont pas plus que d'autres à rencontrer des conditions particulières de milieu qui les impliqueraient dans un stade précoce d'évolution, selon le mode de la "catastrophic speciation" décrit par Lewis (1966) qui postule que suite à un stress du milieu, un soudain remaniement

structural des chromosomes peut se produire dans une fraction des individus d'une population avec émergence finale d'une population nouvelle au moins chromosomiquement. Il est nécessaire de connaître le déterminisme génétique de la stérilité génétique rencontrée naturellement dans les populations et de celle induite par les croisements expérimentaux. Le déterminisme dans les deux cas n'est pas nécessairement de même nature. La stérilité naturelle des populations peut être induite par l'action de gènes distribués de manière variable selon les populations : dans ce cas, ils ne servent pas nécessairement de fondements à des mécanismes évolutifs d'isolement. D'autre part, la stérilité interpopulation peut avoir pour origine une différenciation évolutive; sur le plan évolutif, l'étude de la stérilité mâle mériterait donc d'être entreprise.

74. RESUME

L'apparition de processus d'isolement génétique entre des populations d'Armeria maritima écogéographiquement et/ou morphologiquement différentes a été testée pour des mécanismes prézygotiques (empêchant la fécondation : autofertilité et isolement phénologique) et pour des mécanismes postzygotiques (fertilité pollinique d'hybrides expérimentaux).

A. Mécanismes prézygotiques

- 1) Les populations métallicoles montrent, en conditions expérimentales, un taux d'autofertilité relativement élevé pour certains individus ($\geq 20\%$) qui ne se rencontrent pas dans les autres populations (subsp. maritima et subsp. elongata). L'autofertilité des populations métallicoles peut être interprétée comme un mécanisme d'isolement génétique vis-à-vis des populations non-métallicoles avoisinantes ou comme un moyen d'assurer la descendance des premiers individus métal-tolérants isolés sur la mine lors des débuts de la colonisation des sites métallifères. Dans ce dernier cas, il s'agirait d'un caractère relictuel. L'étude détaillée du système de reproduction de la population métallicole de Plombières a montré que l'allogamie est strictement respectée, si bien que le rôle évolutif ou adaptatif de l'autofertilité potentielle peut être mis en question.
- 2) Il n'y a pas d'isolement floral marqué entre les populations métallicoles d'Europe Centrale et les populations de la subsp. elongata dans la même région. Les différences de floraison lorsqu'elles existent sont vraisemblablement des réponses au climat.

Il ne semble donc pas que les populations d'Armeria aient développés des mécanismes efficaces d'isolement prézygotique.

B. Mécanismes postzygotiques

Les populations de l'Europe Occidentale et Centrale donnent entre elles des hybrides vigoureux mais plus ou moins sexuellement fertiles. Elles appartiennent donc au même ensemble spécifique (coenospecies). Globalement, les sous-espèces maritima, elongata, intermedia et alpina sont séparées par des barrières justifiant leur rang de sous-espèce. Cependant, il ne s'agit là que d'un effet moyen masquant une réalité plus complexe : de la stérilité hybride existe entre populations d'une même sous-espèce alors que des populations de sous-espèces différentes sont totalement interfertiles. Il n'y a donc pas nécessairement correspondance entre barrières génétiques et unités taxonomiques.

Les populations de l'Europe Centrale constituent un vaste pool génique cohérent où les barrières de stérilité sont absentes entre les populations quelle que soit leur spécificité écogéographique et morphologique. Par contre, les populations côtières (subsp. *maritima* et subsp. *intermedia*) sont parfois séparées par des barrières de stérilité imprévisibles.

Armeria *maritima* fournit l'exemple d'un processus évolutif non coordonné où les différences écogéographiques et morphologiques ne sont pas corrélées avec l'isolement génétique. Dans certains cas, l'isolement génétique est seul apparu dans d'autres cas, la différenciation écologique et morphologique n'est pas accompagnée de l'établissement de barrières de stérilité.