

## CONSIDERATIONS SUR LES AIRES DE RÉPARTITION DES CAMPANULES PYRÉNÉENNES À FEUILLES RONDÉS

Alain GESLOT<sup>1</sup>  
Robert NÈGRE<sup>2</sup>

À Monsieur le Professeur P. Montserrat qui, toujours, a su allier la plus haute érudition à la plus grande affabilité.

**RESUMEN.**—Se exponen esquemáticamente las pautas de distribución en el conjunto del Pirineo de las siguientes especies de *Campanula*: *C. linifolia* Lam., *C. precatoria* Timb.-Lagr., *C. hispanica* Willk., *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr., *C. cochlearifolia* Lam., *C. jaubertiana* Timb.-Lagr., *C. scheuchzeri* Vill., *C. ficarioides* Timb.-Lagr. y *C. rotundifolia* L. Se analizan las áreas de distribución en relación con el endemismo, los datos citotaxonómicos y la ecología.

**SUMMARY.**—The patterns of distribution over the Pyrenees for the following *Campanula* are presented: *C. linifolia* Lam., *C. precatoria* Timb.-Lagr., *C. hispanica* Willk., *C. ruscinonensis* Timb.-Lagr., *C. cochlearifolia* Lam., *C. jaubertiana* Timb.-Lagr., *C. scheuchzeri* Vill., *C. ficarioides* Timb.-Lagr. and *C. rotundifolia* L. We also comment the relationship between these areas and the chromosome numbers involved, the endemism and ecology.

### INTRODUCTION

Les campanules à feuilles rondes appartiennent, en Pyrénées, à onze taxons principaux, tous inclus dans la sous-section *Heterophylla* (Wit.) Fed. Classés conformément à la systématique proposée dans la monographie qui leur a été consacré (GESLOT, 1982), ce sont, en fonction de leur état ploïdique et des séries dont ils relèvent:

— Taxons uniquement diploïdes<sup>3</sup>:

*C. linifolia* Lam. (série *lanceolatae* Wit.).

*C. precatoria* Timb.-Lagr. (série *lanceolatae* Wit.).

<sup>1</sup> Laboratoire de Morphogenèse végétale.

<sup>2</sup> Laboratoire de Systématique, Écophytochimie générale et des Protéines. Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme. 13397 MARSEILLE Cédex 13.

<sup>3</sup> Compte tenu, évidemment, de l'existence de quelques individus occasionnellement tétraploïdes au sein populations naturelles diploïdes.

*C. hispanica* Willk. (série *saxicolae* Wit.).

*C. ruscinnonensis* Timb.-Lagr. (série *saxicolae* Wit.).

*C. cochleariifolia* Lam. (série *alpicolae* Krasan).

*C. jaubertiana* Timb.-Lagr. (série *alpicolae* Krasan).

— Taxons uniquement tétraploïdes:

*C. scheuchzeri* Vill. var. *scheuchzeri* Vill. et var. *errensis* Gesl.

— Taxons uniquement hexaploïdes:

*C. ficarioides* subsp. *ficarioides* Timb.-Lagr. et subsp. *orhyi* Gesl.

*C. rotundifolia* L. (série *vulgares* Krasan), enfin, présente un cytotype tétraploïde et un cytotype hexaploïde, tous deux largement représentés.

La détermination de ces taxons n'étant pas sans soulever de problèmes, ils ont suscité, ces vingt dernières années, de nombreuses études dans divers domaines: carologique (PODLECH et DAMBOLT, 1964; PODLECH, 1965; GESLOT, 1973, 1984; HUBAC, 1975), palynologique (GESLOT et MEDUS, 1971, 1974) et, surtout, écologique et phytosociologique (NÈGRE, 1969; SERVE, 1972; BAUDIÈRE, GESLOT, CHIGLIONE et NÈGRE, 1973; MONTSERRAT et VILLAR, 1975; NÈGRE, DENDALETCHÉ et VILAR, 1975; NÈGRE et GESLOT, 1975, 1976; FROMARD, 1978; GRUBER, 1978; VILLAR, 1980; NÈGRE et SERVE, 1979; GESLOT, 1982).

Les aires de répartition de ces campanules n'avaient fait l'objet, jusqu'à présent, que de publications traitant de l'une ou l'autre partie de la chaîne. Considérées sur l'ensemble des Pyrénées, elles présentent quelques particularités significatives, aussi bien du point de vue de leurs structures que de celui de leurs extensions. La figure 1 et le tableau 1 en témoignent.

#### STRUCTURE DES AIRES

*Les aires continues.* Parmi toutes celles de campanules pyrénéennes, l'aire de *C. rotundifolia* (cytotypes tétraploïde et hexaploïde confondus) est la plus vaste: elle s'étend, sans interruption, des pentes orientales du Canigou jusqu'au-delà du pic d'Orhy, en Pyrénées occidentales.

Celle de *C. precatória* est, elle aussi, ininterrompue, mais son extension —des contreforts du massif de Madrès au Comminges— est bien moindre.

*Les aires discontinues.* Cette catégorie recouvre en fait trois types d'aire fondamentalement différents:

— Les aires formées de deux grands ensembles non contigus: à ce type appartiennent les aires de *C. linifolia*, *C. scheuchzeri* et *C. ficarioides*. Celle du premier montre un important hiatus en Ariège; celle du second semble longuement interrompue au niveau du val d'Aran et du Luchonnais; celle du troisième se présente en deux blocs d'inégale importance. L'un s'étend du massif du Carlit à la haute vallée de l'Esera, l'autre est centré sur la Haute Soule.

— Les aires formées par une multitude de petites superficies très isolées les unes des autres: celle de *C. cochleariifolia*, spéciale aux hauts sommets calcaires, est de ce type. On peut en rapprocher celle de *C. hispanica*, qui occupe essentiellement les vallées orientées nord-sud, surtout le versant méridional de la chaîne.

— Les aires discontinues formées par de toutes petites superficies, en nombre réduit et très largement isolées les unes de autres; celles de *C. jaubertiana* et de *C. ruscinoensis* répondent parfaitement à cette définition.

POSITION DES AIRES

*Extension est-ouest.*: Indépendamment du classement précédent, on peut aussi considérer les aires de répartition, non plus en fonction de leurs structures internes, mais selon leur situation par rapport au centre de la chaîne.

Pour des raisons de commodité, les termes qui vont être utilisés n'auront plus le sens, très précis, que leur avait attribué Gaussen en 1949. Ainsi, par "Pyrénées orientales", il faut entendre la portion de chaîne située entre la Méditerranée et, *grosso modo*, le débouché du val d'Aran; par "Pyrénées occidentales" les montagnes qui s'étendent du pic de Vignemale à la forêt d'Irati (Haute Soule), et, enfin, par "Pyrénées centrales", le reste de la chaîne.

Compte tenu de ce préalable, les taxons pyrénéens se répartissent selon les indications de la figure 1. Celle-ci montre, en particulier, que si des taxons sont uniquement orientaux (*C. ruscinoensis*, *C. precatoria*, *C. ficarioides* subsp. *ficarioides*), d'autres comme *C. ficarioides* subsp. *orhyi* sont uniquement occidentaux. Seuls, *C. hispanica*, *C. cochleariifolia*, *C. scheuchzeri* et *C. rotundifolia* sont présents sur toute l'étendue de la chaîne.

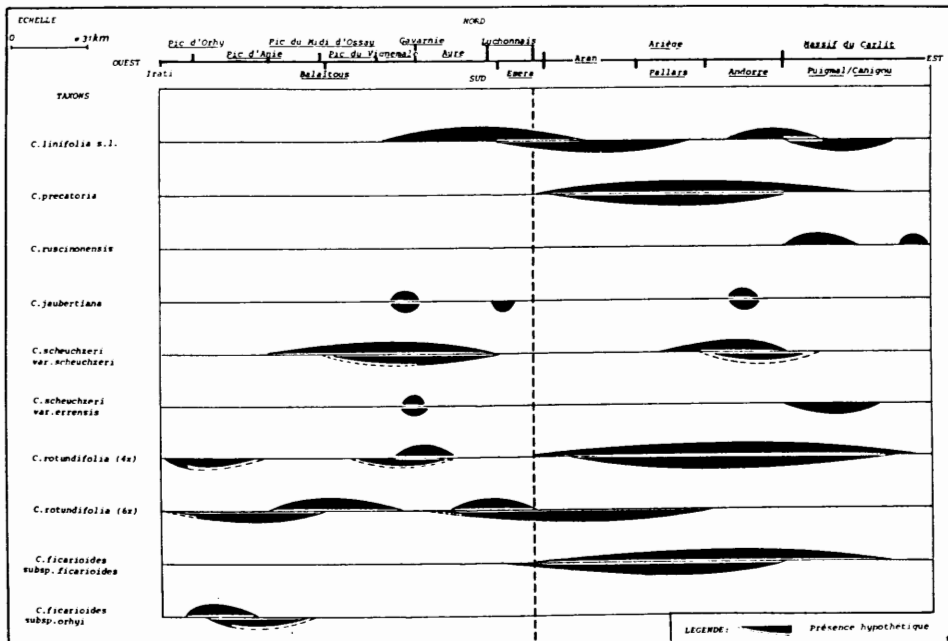


Fig. 1. Schéma de la répartition des campanules de la sous-section *Heterophylla* au sein de la chaîne pyrénéenne (projection de l'extension est-ouest de l'aire de chaque taxon sur une ligne théorique représentant la chaîne pyrénéenne; pour faciliter la représentation, l'Aran a été arbitrairement placé à cheval sur la ligne de crête et les massifs du Carlit d'une part et du Puigmal-Canigou de l'autre, de part et d'autre d'une unique ligne de faite).

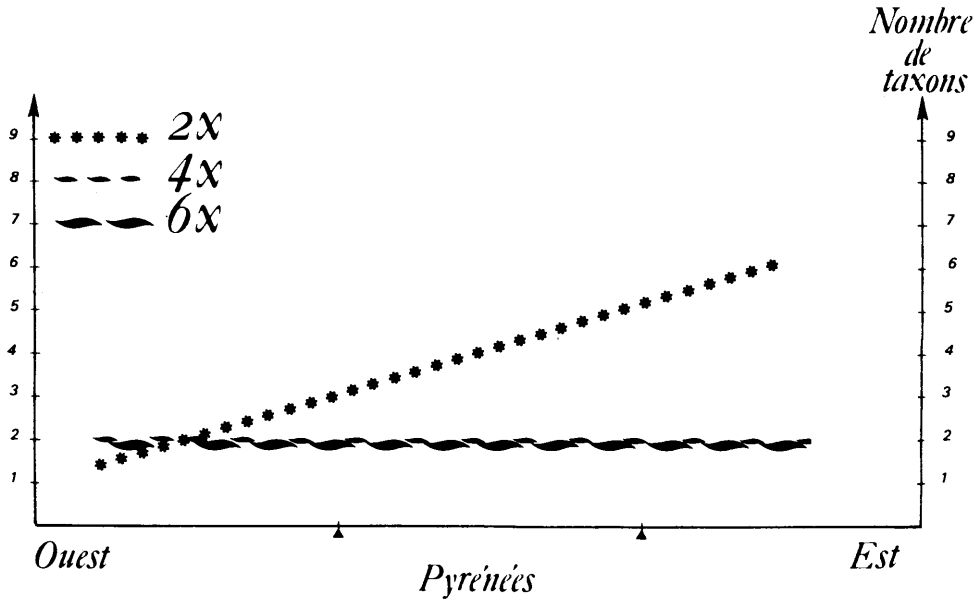


Fig. 2. Schéma de la distribution est-ouest des taxons pyrénéens de campanules de la sous-section *Heterophylla*.

	Biotopes	Pyrénées occidentales	Pyrénées centrales	Pyrénées orientales
↑ Altitudes ↓	Rochers éboulis		<i>C. cochleariifolia</i> (2x) <i>C. jaubertiana</i> (2x)	
	Pelouses en banquettes	<i>C. ficarioides</i> ssp. <i>orhyli</i> (6x)	<i>C. scheuchzeri</i> var. <i>errunsia</i> (4x)	<i>C. ficarioides</i> (6x) <i>C. scheuchzeri</i> var. <i>errunsia</i> (4x)
	Nardaies et Gispetières type Manunculo- festucetum		<i>C. linifolia</i> var. <i>alpicola</i> (2x) var. <i>linifolia</i> (2x) var. <i>major</i> (2x)	<i>C. scheuchzeri</i> var. <i>scheuchzeri</i> (4x)
	Pelouses à <i>F. paniculata</i>		(6x) (4x)	<i>C. precatoria</i> (2x)
	Mesobromion		<i>C. rotundifolia</i>	
	Chénaies		<i>C. hispanica</i> (2x)	<i>C. ruscinonensis</i> (2x)
		Ouest	← Longitudes →	Est

Tableau 1. Récapitulatif simplifié des préférences phytosociologiques des campanules pyrénéennes de la sous-section *Heterophylla* en fonction de leur valence chromosomique.

*Extension nord-sud:* Les taxons sont également présents sur les deux versants, à quatre exceptions près:

- *C. ruscinonensis*, uniquement septentrional.
- *C. jaubertiana*, *C. scheuchzeri* var. *errensis* et *C. ficarioides* subsp. *orhyi*, surtout méridionaux.

Il est important, également, de remarquer que l'extension longitudinale des aires de part et d'autre de la ligne faîtière est toujours dissymétrique: les taxons d'origine alpine (*C. linifolia*), médioeuropéenne (*C. scheuchzeri*, *C. cochlearifolia*) ou encore circumboréale vont plus loin, vers l'ouest, sur le versant septentrional que sur le versant méridional. C'est également le cas de *C. precatória*, qui apparaît ainsi plus alpin qu'oroméditerranéen. Inversement, *C. jaubertiana* et *C. ficarioides* passent, vers l'ouest, sur le versant méridional, où le premier, en particulier, finit par se localiser presque exclusivement.

Ces deux taxons affirment ainsi leur oroméditerranéité que trahit, par ailleurs, leur écologie respective (cf. GESLOT, 1982).

*Répartition altitudinale.* La succession des taxons sur des transects altitudinaux s'effectue selon des schémas propres à chaque partie de la chaîne (tableau 1): partout, cependant, *C. rotundifolia* occupe les bas de versants, succédant, dans le Conflent, à *C. ruscinonensis* et, sur le versant méridional à *C. hispanica*. Une —ou plus rarement deux— campanule de la série *lanceolatae* prend ensuite le relais de la campanule à feuilles rondes. Aux expositions dominantes nord et est de la partie orientale (massif du Canigou) ou centrale de la chaîne (Pyrénées luchonnaises, massif de Néouvielle), il s'agit de *C. linifolia*.

Au massif de la Dona, du Puigmal, dans les Pyrénées ariégeoises et, au-delà du Luchonnais, jusqu'au massif d'Anie, *C. scheuchzeri* s.l. se mêle au taxon précédent ou s'y substitue. Plus à l'ouest, il est lui-même remplacé par *C. ficarioides* subsp. *orhyi* ou, bien souvent, par des hybrides plus ou moins introgressés entre ce dernier et *C. rotundifolia*, qui tend à occuper tout le transect comme, par exemple, au col de la Pierre-Saint-Martin.

En ombree toujours, *C. ficarioides* subsp. *ficarioides* peut également relayer directement *C. rotundifolia* en altitude: c'est le cas en Andorre et dans le massif du Carlit.

En expositions chaudes et dans les limites de leurs aires respectives, l'une ou l'autre des deux sous-espèces de *C. ficarioides* succède toujours à *C. rotundifolia* et règne seule jusqu'aux plus hautes altitudes. Si l'une ou l'autre n'existe pas (massif du Canigou, de la Dona, du Puigmal, du Casamanya, Pyrénées centro-occidentales, etc.), *C. scheuchzeri* occupe la même place avec, en particulier, sa variété *errensis*.

#### DISCUSSION ET CONCLUSION

Les configurations des aires des différents taxons sont dissemblables, mais peuvent être ramenées à quatre types simples en fonction de leur état de disjonction. Ces configurations dépendent, bien entendu, des conditions climatiques et édaphiques, mais celles-ci, prises individuellement, sont impuissantes à expliquer les hiatus de certaines. Il est donc indispensable de tenir compte des données de l'étude caryologique et de la dimension historique dans l'explication de la distribution actuelle des taxons.

Ainsi, la répartition des taxons le long de la chaîne pyrénéenne semble obéir aux règles suivantes (fig. 2):

- Les tétraploïdes et les hexaploïdes, compte tenu des sous-espèces, variétés et cytotypes, sont régulièrement représentés sur l'ensemble de la chaîne.

— Les diploïdes se retrouvent tous dans les Pyrénées orientales. Leur nombre décroît ensuite suivant un gradient est-ouest: au nombre de six à l'est, ils ne sont plus que quatre au centre et deux seulement dans les Pyrénées occidentales.

— Au gradient précédent se superpose un gradient d'endémisme: quatre taxons endémiques (trois diploïdes et un hexaploïde) dans les Pyrénées orientales contre un seul diploïde, dans les Pyrénées centrales, et un autre hexaploïde, dans les Pyrénées occidentales.

— La répartition d'est en ouest des taxons est également tributaire, pour une large part, de l'exposition générale de la chaîne: en ce sens, tous les taxons d'affinité alpine, méditerranéenne ou circumboréale, présents à l'est sur les deux versants, passent ou restent, en direction occidentale, sur le versant septentrional. Inversement, les oroméditerranéens se maintiennent, vers l'ouest, uniquement sur le versant méridional.

La répartition des taxons en altitude obéit aux mêmes règles: *C. rotundifolia* règne partout au bas des versants qu'il remonte plus ou moins (1.800 m à l'est; entre 2.000 et 2.200 m au centre, suivant l'exposition; 1.400 m à l'ouest). Tout au long du versant méridional, il succède alors à *C. hispanica* et, à l'est du versant septentrional, à *C. ruscinoensis*. Puis, à *C. rotundifolia* se substitue, en altitude, l'un ou l'autre des taxons de la série *lanceolatae*.

Ces quelques observations très générales permettent de camper les traits chorologiques fondamentaux de ces taxons hétérophylles de pelouses.

Trois taxons s'isolent de tous les autres: le très précieux *C. cochleariifolia*, qui orne délicatement ici et là les rudes falaises des cirques calcaires; le délicat *C. jaubertiana*, piquetant certains hauts "éboulis" des Pyrénées centrales, du Casamanya, de la Pedraforca (GRUBER, 1978), mais aussi du Cotiella (MONTSERRAT, G., 1987) et du Turbón (MONTSERRAT, P., 1953), et, enfin, le très gracieux endémique roussillonnais *C. ruscinoensis*. À l'exiguïté de ces aires s'oppose l'étendue de toutes les autres.

Si la majorité des vallées du versant méridional abritent de vastes populations de *Campanula hispanica*, celles du versant septentrional sont le domaine de *C. rotundifolia* tétraploïde à l'est, hexaploïde à l'ouest; ce dernier atteint d'ailleurs les sommets des Pyrénées occidentales. *C. linifolia* diploïde surmonte partout les précédentes et *C. precatoria* se mêle localement à lui en diverses localités orientales. Plus haut, *C. scheuchzeri* tétraploïde a conquis la majorité des versants centro-orientaux et *C. ficarioides*, hexaploïde, le coiffe.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAUDIÈRE, A.; GESLOT, A.; CHIGLIONE, Cl. et NÈGRE, R. (1973). La pelouse à *Festuca eskia* en Pyrénées centrales et orientales: esquisse taxinomique et écologique. *Acta Bot. Acad. Sc. Hung.*, 19 (1-4): 23-35.
- FROMARD, F. (1978). *Recherche sur la dynamique de la végétation des milieux supraforestiers pyrénéens: la vallée de Soulcem (Hte. Ariège)*. Thèse de Doctorat de Spécialité. Toulouse.
- GESLOT, A. (1973). Contribution à l'étude cytotoxinomique de *Campanula rotundifolia* dans les Pyrénées françaises et espagnoles. *Phyton*, 15: 127-143.
- GESLOT, A. (1982). Les Campanules de la sous-section *Heterophylla* dans les Pyrénées: une étude de Biosystématique. Thèse de Doctorat ès Sciences. Aix-Marseille III.

- GESLOT, A. (1984). Caryologie des *Campanula* subsect. *Heterophylla* (Wit.) Fed.: nouvelles numérations chromosomiques dans les Pyrénées. *Phyton*, 24: 173-191.
- GESLOT, A. et MEDUS, J. (1971). Morphologie pollinique et nombre chromosomique dans la sous-section *Heterophylla* (Wit.) Fed. du genre *Campanula* L. *Can J. Genet. Cytol.* 13: 888-894.
- GESLOT, A. et MEDUS, J. (1974). Quelques remarques sur les relations entre morphologie pollinique et polypléidie dans le genre *Campanula* sous-section *Heterophylla*. *Rev. Paleobot. Palyn.*, 17: 233-243.
- GRUBER, M. (1978). *La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales*. Thèse de Doctorat ès Sciences. Aix-Marseille III.
- HUBAC, J.M. (1975). *Le complexe du Campanula rotundifolia L. s.l. Analyse morphologique, génétique et numérique; discussion de ces résultats dans le cadre de la position systématique des Campanulacées*. Thèse de Doctorat ès Sciences. Orsay.
- MONTERRAT, G. (1987). Catálogo florístico del Macizo del Cotiella y la Sierra de Chía (Pirineo aragonés). *Colección de Estudios Altoaragoneses*, 19. Instituto de Est. Altoaragoneses. Huesca.
- MONTERRAT, P. (1953). El Turbón y su flora. *Pirineos*, 28-29-30: 169-228.
- MONTERRAT, P. et VILLAR, L. (1975). Les communautés à *Festuca scoparia* dans la moitié occidentale des Pyrénées. *Doc. Phyt.*, 9-14: 207-222.
- NÈGRE, R. (1969). La végétation du Bassin de l'One (Pyrénées centrales), deuxième note: les pelouses. *Port. Act. Biol.*, 10 (1-4): 1-137.
- NÈGRE, R.; DENDALETCHÉ, Cl. et VILLAR, L. (1975). Groupements à *Festuca paniculata* en Pyrénées centrales et occidentales. *Bol Soc. Brot.*, 49: 59-88.
- NÈGRE, R. et GESLOT, A. (1975). Les Campanules du groupe *rotundifolia* dans les groupements à *Festuca eskia* et à *Festuca paniculata* en Pyrénées centrales. *Bol. Soc. Brot.*, 49 (2.<sup>a</sup> série): 29-58.
- NÈGRE, R. et GESLOT, A. (1976). Aperçu biogéographique sur les soulanes de Barrón et de Ruda (Val d'Aran). *Doc. Phyt.*, 15-18: 77-86 bis.
- NÈGRE, R. et SERVE, L. (1979). Prospection dans les groupements à *Festuca eskia* en Pyrénées orientales. *Doc. Phyt.*, 4: 731-756.
- PODLECH, D. et DAMBOLT, J. (1964). Zytotaxinomische Beitrag zur Kenntnis der Campanulaceae in Europa. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 76: 360-369.
- PODLECH, D. (1965). Revisión der europäischen und nordafrikanischer Vertreter der Subsec. *Heterophylla* (Wit.) Fed. der Gattung *Campanula* L. *Fed. Repert.*, 71: 50-187.
- SERVE, L. (1972). *Recherches comparatives sur quelques groupements végétaux orophiles et leurs relations avec la dynamique périglaciaire dans les Pyrénées orientales et la Sierra Nevada*. Thèse de Doctorat de Spécialité. Perpignan.
- VILLAR-PÉREZ, L. (1980). Catálogo florístico del Pirineo Occidental español. *P. Cent. pir. Biol. exp.*, 11, Jaca.