

Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques

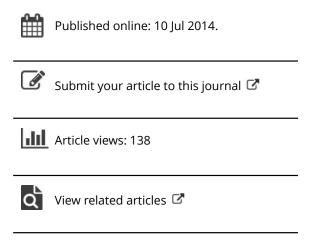
ISSN: 0181-1797 (Print) (Online) Journal homepage: https://www.tandfonline.com/loi/tabg19

Intérêt des Pyrénées occidentales pour les études de Biologie évolutive

Jean-Jacques Lazare

To cite this article: Jean-Jacques Lazare (1992) Intérêt des Pyrénées occidentales pour les études de Biologie évolutive, Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques, 139:1, 67-73, DOI: 10.1080/01811797.1992.10824944

To link to this article: https://doi.org/10.1080/01811797.1992.10824944



Intérêt des Pyrénées occidentales pour les études de Biologie évolutive (*)

par Jean-Jacques LAZARE

Centre d'Ecologie montagnarde de Gabas, Université de Bordeaux I, F-61440 Laruns

"Parce qu'elle assure la convergence des recherches dans tous les domaines, l'évolution est le cœur du savoir". Ervin Laszlo

Résumé,- Cet interêt est montré à la lueur d'exemples de zones d'hybridation découvertes chez des végétaux (Plantago media, Polypodium gr. vulgare) des Pyrénées occidentales. De telles zones se révèlent d'excellents laboratoires naturels pour l'étude des processus évolutifs saisis à leur source.

Summary.- This interest is demonstrated in the light of examples of hybrid zones that have been founded in plants (*Plantago media, Polypodium* gr. *vulgare*) from Western Pyrenees. Such hybrid zones constitute excellent natural laboratories to study at their fount the evolutionary processes.

Key words: Western Pyrenees - hybrid zones - Plantago media - Polypodium gr. vulgare - sympatry - polyploidy - evolutionary biology.

* *

Dans une partic de son aire de répartition, une espèce biologique peut parfois être représentée par une mosaïque de populations comprenant plusieurs races ou sous-espèces parapatriques (c'est-à-dire juxtaposées).

Des zones d'hybridation peuvent exister au point de rencontre de ces différentes formes qui se croisent.

Ces zones peuvent présenter une largeur allant de quelques cantaines de mètres jusqu'à plusieurs kilomètres.

Elles sont d'un très grand intérêt parce qu'elles constituent des laboratoires naturels pour l'étude des caractéristiques et des processus à l'origine de la différenciation et de la spéciation (Hewitt, 1988), donc des processus évolutifs à leur source.

(*) Manuscrit reçu le 15 janvier 1991 ; accepté le 5 avril 1991. Ilème Colloque international de Botanique pyrénéenne et cantabrique, Jaca, 3-5 VII 1989.

[©] Société botanique de France 1992- ISSN 0181-1797.

Ce sont évidemment des situations d'étude idéales pour la comparaison des populations parapatriques ou sympatriques. Ces dernières peuvent différer par une gamme de gènes et de caractères allant depuis de courtes séquences d'ADN, en passant par des enzymes et des chromosomes, jusqu'à la morphologie.

Les différents types d'interfaces plus ou moins étroites et plus ou moins persistantes entre populations distinctes ont suggéré des théories variées

de spéciation parapatrique.

Si de nombreuses études détaillées de ces zones d'hybridation ont été réalisées chez des animaux des régions tempérées (voir à ce sujet la revue effectuée par Barton et Hewitt, 1985), les plantes, quant à elles, ont été beaucoup plus négligées et un retard relatif existe dans l'étude de leurs processus évolutifs.

Quelques couples de taxons végétaux ont été ainsi étudiés dans le Nouveau Monde (Tableau 1).

Mastenbroek et al. (1983) se sont intéressés à des populations européennes de Silene pratensis.

Taxons	Familie	Localité	Auteurs
Aquilegia formosa/pubescens	Ranunculaceae	Sierra Nevada	Chase et Raven (1975)
Sabatia formosa/arenicola	Gentianaceae	Texas	Bell et Lester (1978)
Rhus integrifolia/lentii	Anacardiaceae	Cedros Island	Young (1980)
Pinus muricata (races)	Pinaceae	Californie	Millar (1983)
Juniperus virginiana/horizontalus	Cupressaceae	Wisconsin	Palma-Otal et al. (1983)
Gaillardia pulchella (races)	Asteraceae	Texas	Heywood (1986)
Erythronium oreganum/ /revolutum	Liliaceae	Vancouver Island	Allen et Antos (1988)

Tableau 1. – Exemples de zones d'hybridation étudiées chez des végétaux du Nouveau Monde Table 1. – Examples of investigated hybrid zones of plants in New World

Dans les Pyrénées occidentales, des travaux sont menés depuis quelques années par l'équipe de Hewitt, en Haute Vallée de Teña, sur le couple d'Orthoptères: Chorthippus parallelus parallelus/erythropus (Butlin et Hewitt, 1987; Gosálvez et al., 1988; Hewitt, 1989), et par Mossakowski et al. (1990) sur les populations parapatriques de Chrysocarabus splendens et de C. lineatus du Pays Basque.

Par la découverte récente de populations végétales correspondant au contact de cytotypes qui appartiennent à des séries polyploïdes, nous nous sommes orienté vers l'étude de la signification évolutive et adaptative de la polyploïde représentant, chez les Végétaux, un phénomène très important puisqu'environ 50 % des Angiospermes sont polyploïdes. Jusqu'à présent, très peu de travaux leur ont été consacrés dans cet esprit.

Le modèle Plantago media L.

Le Plantain moyen est représenté à l'échelle de l'Europe et des Pyrénées (Van Dijk, 1989) par deux cytotypes diploïde et tétraploïde en populations allopatriques.

Nous avons découvert dans les Pyrénées occidentales deux sites com-

J.-J. LAZARE 69

portant des populations mélangées des deux cytotypes. Celui de la vallée de Teña (Haut Aragon) (Fig. 1 et 2) est étudié en détail (Van Dijk et Hartog, 1988). La fréquence des individus triploïdes observés dans ces populations mélangées est très faible (environ 0,5 %). En cultures expérimentales, certains critères morphologiques permettent de distinguer les deux niveaux de ploïdie, mais cette distinction semble gommée dans les conditions naturelles, où seul le nombre moyen d'ovules contenus dans chaque capsule permet de les distinguer. Il est supérieur pour les tétraploïdes, chez lesquels l'effort alloué à la reproduction sexuée est plus important. Les individus triploïdes, résultant du croisement des diploïdes et des tétraploïdes, sont très peu nombreux du fait de leur désavantage sélectif dû à leur stérilité, et du fait qu'il existe un écart phénologique dans la floraison des deux cytotypes parentaux, peu propice à leur croisement. Cet écart, presque indécelable en culture expérimentale en serre, augmente dans les conditions naturelles en situation de compétition pour atteindre une semaine ou plus.

L'étude détaillée de ces populations au moyen de transects échantillons nous amène pratiquement à la conclusion de l'existence d'une véritable sympatrie écologique des deux cytotypes dans la zone d'hybridation (Van Dijk et al., 1991). La microhétérogénéité du milieu semble plus jouer sur la séparation des cytotypes aux deux extrêmités de cette zone, que dans sa partic centrale. Cette sympatrie est tout à fait remarquable, car en règle générale, lorsque plusieurs cytotypes coexistent, ils occupent toujours des niches écologiques

différentes.

Le niveau de différenciation des races chromosomiques de Plantain est certes peu poussé, ce qui renforce d'autant plus l'intérêt du modèle pour l'étude à la source de ces phénomènes.

Le grand polymorphisme des génomes des individus de la zone d'hybridation incite à y étudier les fréquences géniques, ce qui permettra d'appréhender d'une part les forces sélectives présidant à la séparation des deux cytotypes le long de ce cline et, d'autre part, la dispersion des hybrides maintenant l'existence de ce cline.

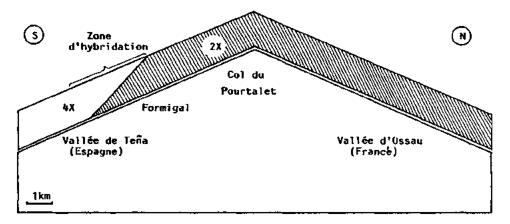
'Etant donné le désavantage sélectif des triploïdes, une simulation de l'évolution du modèle indique que l'on assisterait à une réduction assez rapide de la taille de la zone d'hybridation, se déplaçant et se réduisant à une ligne de séparation nette des deux cytotypes au bout d'environ vingt à ving-cinq générations. Il s'agirait donc d'une zone de tension, au sens de Key (1968), pouvant se déplacer de manière à minimiser sa taille.

Le modèle du grex Polypodium vulgare L.

Ce groupe est représenté en Europe par trois taxons appartenant à une série allopolyploïde et correspondant aux niveaux di-, tétra- et hexaploïdes (Fig. 3).

Dans les Pyrénées occidentales, les trois niveaux de ploïdie se rencontrent dans le piémont alors que seul le tétraploïde (P.vulgare L. s.s.) s'élève à des altitudes supérieures à 1000 m.

Nous avons découvert plusieurs sites du piémont nord-pyrénéen dans lesquels ces taxons peuvent coexister et s'hybrider. Deux zones d'études particulièrement intéressantes où se rencontrent des populations des trois taxons parentaux et de leurs hybrides en mosaïque ont été retenues.



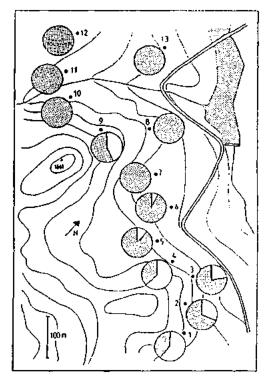


Fig. 1.- Situation schématique de la zone d'hybridation de *Plantago media* étudiée.

Fig. 1.- Schematic situation of the investigated hybrid zone of *Plantago media*.

Fig. 2.- Fréquences des Plantago media diploïdes (secteurs foncés) et létraploïdes (secteurs blancs) dans la population de Formigal. Equidistance des courbes de niveau : 20 m (D'après Van Dijk et Harlog, 1988).

Fig. 2.- Frequencies of diploid (dark sections) and tetraploid (white sections) Plantago media in the Formigal population. Atlitude indicated by 20 m intervals (According to Van Dijk and Hartog, 1988).

L'une est située en haute vallée du Gave de Pau près de Soulom (Hautes-Pyrénées) (Fig. 4) et l'autre en basse vallée d'Ossau à Sévignacq (Pyrénées-Atlantiques) (Fig. 5).

Les hybrides apparaissant entre les trois cytotypes sont stériles ou partiellement fertiles. Le taxon diploïde est classiquement considéré comme un taxon d'origine méditerranéenne, ayant un cycle biologique inversé par rapport aux autres.

J.-J. LAZARE 71

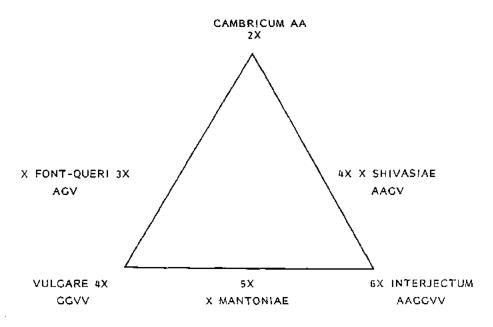


Fig. 3.- Relations cytogénétiques existant entre les taxa du grex *Polypodium vuigare* Fig. 3.- Cytogenetical relationships between the *Polypodium* grex *vuigare* taxa

Ce complexe constitue un bon modèle d'étude dans lequel des individus proches dans l'espace sont réunis en voisinage au sens de Wright (1946). Des relations de parenté existent entre ces sous-populations. Le problème est de savoir comment circulent les flux géniques entre les divers génotypes?

CONCLUSION

L'étude des zones d'hybridation apparaissant dans les séries polyploïdes constitue un domaine de recherche très excitant dans les Pyrénées occidentales, qui se révélent être un secteur biogéographique particulièrement intéressant à cet égard.

Les deux exemples de zones d'hybridation précédents correspondent à des populations généralement allopatriques mises secondairement en contact à la suite d'une intervention humaine.

En effet, les deux cytotypes de Plantago media, originellement allopatriques en vallée de Teña (les diploïdes étant inféodés aux pâturages supraforestiers et les tétraploïdes aux pelouses de moyennes altitudes), se trouvèrent en contact après déboisement des communautés forestières montagnardes et abandon progressif des parcelles en terrasses cultivées au profit de prairies de fauche et de pacage extensif.

Les différents taxons de *Polypodium* ont, quant à eux, colonisé des biotopes secondaires que sont les murets de pierres sèches construits pour soutenir et limiter des parcelles de pâturage à moyenne altitude.

Le déterminisme d'apparition de ces exemples de zones d'hybridation est nettement anthropique, comme sembleraient également l'indiquer les cas de



Fig. 4.- Structure schématique des voisinages étudiés dans la population de *Polypodium* de Soujom (Hautes-Pyrénées).

Fig. 4.- Pattern of the investigated "voisinages" within the *Polypodium* population from Soulom (Hautes-Pyrénées).

Fig. 5.- Structure schématique de la population de *Polypodium* de Sévignacq (Pyrénées-Atlantiques).

Fig. 5.- Pattern of the *Polypodium* population from Sévignacq (Pyrénées-Atlantiques).

contact des races de Gaillardia pulchella (Heywood, I.c.) et de plusieurs sousespèces animales (Hewitt, 1989). Il ne faut donc pas minimiser les influences humaines dans l'étude de ces phénomènes et considérer l'homme comme un facteur écologique et biogéographique pouvant jouer indirectement un rôle important dans les modifications évolutives subies par certains organismes. Kodrie-Brown (1989) indique d'ailleurs récemment que "changes in the structure of populations and communities due to secondary contacts of allopatric species, are of interest to evolutionary biologists because they provide unique opportunities to study the process of natural selection and to gain insights into the mechanisms underlaying evolutionary change".

Nous avons, de plus, beaucoup à apprendre des travaux réalisés sur les populations animales, afin de combier le retard accumulé dans l'étude des végétaux.

J.-J. LAZARE 73

Bien que privilégiant les études de terrain, la compréhension des origines, du fonctionnement et de l'évolution de ces mosaïques de zones d'hybridation exige de l'information d'une multitude de domaines de recherches incluant la taxonomie, la génétique, la biologie moléculaire, l'éthologie, l'écologie, l'éthologie, la biogéographie et la paléoclimatologie.

Remerciements.- Nous sommes très reconnaissants à notre ami Michel Boudrie de nous avoir fait profiter de son expérience et de ses compétences dans l'identification des différents taxons de Polypodes.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN G.A. et J.A. ANTOS, 1988.- Morphological, and ecological variation across a hybrid zone between Erythronium oreganum und E. revolutum (Liliaceae). Madroño, 35 (1), 32–38.
- BARTON N.H. et G.M. HEWITT, 1985.- Analysis of hybrid zones. Ann. Rev. Ecol. Syst., 16, 113-148.
- BELL N.B. et L.J. LESTER, 1978.- Genetic and morphological detection of introgression in a clinal population of Sabatia section Campestria (Gentianaceae). Syst. Bot., 3 (1), 87–104.
- BUTLIN R.K. et G.M. HEWITT, 1987.- Genetic divergence in the Chorthippus parallelus species group (Orthoptera: Acrididae). Biol. J. Linn. Soc., 31, 301–310.
- CHASE V.C. et P.H. RAVEN, 1975. Evolutionary and ecological relationships between Aquilegia formosa and A. pubescens (Ranunculaceae), two perennial plants. Evolution, 29, 474–486.
- GOSÁLVEZ J., C. LÓPEZ-FERNÁNDEZ, L.J. BELLA, R.K BUTLIN et G.M. HEWITT, 1988.• A hybrid zone between Chortippus parallelus parallelus and Chorthippus parallelus erythropus (Orthoptera: Acrididae): chromosomal differentiation. Genome, 30, 656–663.
- HEWITT G.M., 1988. Hybrid zones Natural Laboratories for Evolutionary Studies. T.R.E.E., 3 (7), 158-167.
- HEWiTT G.M., 1989. The subdivision of species by hybrid zones. In: Offe D. and Endler J.A. (Eds.), "Speciation and its Consequences". Singuer Ass. Sunderland, Massachussetts, 85–110.
- HEWITT G.M., J. GOSÁLVEZ, C. LÓPEZ-FERNÁNDEZ, M.G. RITCHIE, W. NICHOLS et R.K. BUTLIN, 1988.- Differences in the nucleolar organisers on sex chromosomes and Haldane's Rule in a hybrid zone. In: Bennett M. and Brandham P. (Eds.), "Kew Chromosome Conference III". HMSO, 109–119.
- HEYWOOD J.S., 1986.- Clina) variation associated with edaphic ecotones in hybrid populations of Gaillardia pulchella. Evolution, 40 (6), 1132–1140.
- KEY K.H.L., 1968. The concept of stasipatric speciation. Syst. Zool., 17, 14-22.
- KODRIC-BROWN A., 1989.- Genetic introgression after Secondary Contact. T.R.E.E., 4 (11), 329-330.
- MASTENBROEK, O., H.C. PRENTICE, R. KAMPS HEINSBROCK, J. VAN BREDENDE, G.J. NIEMANN et G. VAN NIGTERECHT, 1983.- Geographic trends in flavone glycosylation genes and seed morphology in European Silene pratensis. Plant. Syst. Evol., 141, 257–271.
- MILLAR C.V., 1983.- A steep cline in Pinus muricata. Evolution, 37, 311-319.
- MOSSAKOWSKI D., S. BRAUN et A. ROSCHEN, 1990.- Hybridization in natural populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). Can. J. Zool., 68, 1783-1789.
- PALMA-OTAL M., W.S. MOORE, R.P. ADAMS et G.R. JOSWIAK, 1983.- Morphological, chemical, and biogeographical analyses of a hybrid zone involving *Juniperus virginiana* and *J. horizontalis* in Wisconsin. *Can. J. Bot.*, **61**, 2793–2746.
- VAN DIJK P., 1990.- The distribution of diploid and tetraploid cytotypes of *Plantago media* in the Pyrenees. In: Betánica pirenalco-cantábrica. Actas del II Coloquio Internacional de Botánica pirenaico-cantábrica, Jaca, 3–5 juillet 1989. *Monografías del Inst. pirenaico de Ecologia*, 5, 331-335.
- VAN DUK P. et M. HARTOG, 1988.- The geographical distribution of cytotypes of Plantago media in the Pyrenees and its importance for the study of the evolutionary significance of polyploidization in plants. Documents d'Ecologie Pyrénéenne, V, 121–131.
- VAN DJK P., J.J. LAZARE, M.V. HARTOG et W. VAN DELDEN, 1991. Population structure, assortative mating and comparative demography of sympatric diploid and tetraploid *Plantago media*. Grassland Species Group Publication, nº 182, Netherlands, 71-96.
- WRIGHT S., 1946,- Isolation by distance under divers systems of mating, Genetics, 31, 39-59,
- YOUNG D.A.,1980.- Evidence of hybridization between Rhus integrifolia and R. lentii (Anacardiaceae) on Cedros Island, Baja California, Mexico. In: Power D.M. (Ed.), "The California Islands". Santa Barbara Mus. Nat. Hist., Santa Barbara, 215–225.