

Ecologie et variabilité des chênaies sclérophylles : chimiotaxonomie du complexe chêne vert

par Marcel BARBERO (1,3) et Philippe LEBRETON (2,3)

Introduction

La large amplitude biogéographique et édaphoclimatique du Chêne vert *Quercus ilex* L. est certainement à relier à sa grande "variabilité" morphologique, obstacle permanent à une définition satisfaisante du taxon. Si des paramètres comme le nombre de nervures foliaires semblent pertinents (ils ont appuyé la reconnaissance de deux "espèces" *ilex* L. s.s. et *rotundifolia* Lam.), les approches biométriques et biochimiques les plus récentes (MADJIDIEH, 1982 ; YACINE, 1984 ; RAFFI *et al.*, 1988, 1989, 1992, 1993 ; MICHAUD, 1993; TOUMI, 1995) ne semblent pas avoir été déterminantes, du moins pour structurer et formaliser la biodiversité ainsi constatée à plusieurs titres. Une note préliminaire (LEBRETON *et al.*, 1993) a souligné l'intérêt d'un "mar-

queur" biochimique, la prodelphinidine, et mis à nouveau en évidence la variabilité du Chêne vert en région méditerranéenne française. En préalable à une synthèse englobant des

données morphométriques inédites, nous présentons ici de nouveaux résultats originaux relatifs à deux classes flavoniques, proanthocyanidines et flavonols.

Origine	L.D.%	Que %	Kpf %	IRh %	Q/K	IR/Q
Algérie	41,0(7,7)	40,6(9,9)	48,9(10,6)	10,5(2,9)	0,91(0,39)	0,271(0,095)
Catalogne	28,0(9,9)	37,7(7,0)	44,1(7,0)	18,2(3,2)	0,90(0,32)	0,499(0,120)
Corse	43,9(8,8)	35,9(10,0)	50,8(10,3)	13,3(3,9)	0,78(0,39)	0,399(0,155)
Italie	49,4(6,7)	34,6(7,2)	54,3(7,8)	11,2(3,9)	0,67(0,23)	0,339(0,142)
Landes	46,2(8,5)	35,9(12,5)	50,0(12,2)	14,2(4,5)	0,86(0,67)	0,443(0,200)
Languedoc	46,5(10,9)	38,9(5,7)	45,4(8,1)	15,7(4,3)	0,91(0,32)	0,406(0,103)
Maroc	45,9(9,0)	54,9(13,5)	36,6(13,4)	8,4(2,8)	1,83(1,08)	0,166(0,074)
Portugal-N	36,0(8,2)	42,6(5,4)	42,2(6,3)	15,2(3,4)	1,04(0,26)	0,363(0,100)
Portugal-S	38,3(8,7)	44,1(7,0)	38,7(5,3)	7,2(3,4)	1,18(0,95)	0,408(0,131)
Provence	42,5(10,5)	27,9(11,7)	61,4(14,5)	10,7(4,5)	0,54(0,40)	0,422(0,186)
Vl. Rhône	45,3(9,2)	40,3(5,8)	42,5(7,0)	17,2(3,8)	0,98(0,26)	0,436(0,120)
Moyenne (écart-type)	42,1 (5,8)	39,4 (6,5)	46,8 (6,9)	13,8 (3,1)	0,96 (0,34)	0,377 (0,092)

Tab. I : Résultats flavoniques sur moyennes populationnelles (entre parenthèses, écarts-types)

L.D. : Prodelphinidine ; Kpf : Kaempférol ; Que : Quercétine ; IRh : Isorhamnétine
Vl : vallée

(1) Laboratoire d'écologie méditerranéenne et botanique de l' Université Aix-Marseille-III (Faculté des Sciences de Saint-Jérôme). Case 461, F - 13397 Marseille Cedex 13

(2) Laboratoire de biochimie végétale de l'Université Lyon-1.

F - 69622 Villeurbanne Cedex

(3) I.M.E.P. (Institut méditerranéen d'écologie et paléoécologie, C.N.R.S.)

Les résultats biochimiques (obtenus par analyse C.L.H.P. - chromatographie liquide haute pression) sont exprimés en teneurs foliaires relatives (pourcentages moléculaires par classe flavonique) conduisant à 2 matrices de données : 4 molécules x 216 individus, et 4 molécules x 11 origines (sur moyennes et écarts-types "populationnels"). Le traitement statistique comporte des épreuves de Student et du Chi², le tracé d'histogrammes, la recherche de corrélations et la mise en œuvre d'analyses multivariées (A.C.P. normées). Les principaux résultats sont rapportés dans le tableau I (moyennes et écarts-types populationnels).

L'échantillonnage porte sur diverses populations de l'ensemble du Bassin méditerranéen occidental, couvrant en Afrique du Nord les bioclimats semi-aride et humide, en l'Europe les bioclimats subhumide et perhumide. Dans chacune des 11 stations, réparties du Maghreb au Sud aux Landes au Nord, et du Portugal à l'Ouest à l'Italie à l'Est, une vingtaine d'individus ont été récoltés et étudiés (cf. carte- Fig. 6).

Résultats

1. Variabilité flavonique

Cette variabilité peut être appréciée à trois niveaux, intra-individuel, intra- et interpopulationnels (synonymes : inter-individuel et intraspécifique). Aucune différence proanthocyanique (saisonnier ou morphologique) n'a été observée pour les feuilles adultes d'un individu considéré (LEBRETON *et al.*, 1993) ; dans les deux autres cas, au contraire, les différences sont notables. Pour chaque origine, un coefficient de variation centésimal est obtenu en divisant l'écart-type par la moyenne ; entre populations, on procède de même à partir des moyennes et écarts-types obtenus pour les 11 origines.

La variabilité intra-populationnelle couvre de 13 % (quercétine, Portugal-Nord) à 42 % (isorhamnétine, Provence), en moyenne 23 % sur

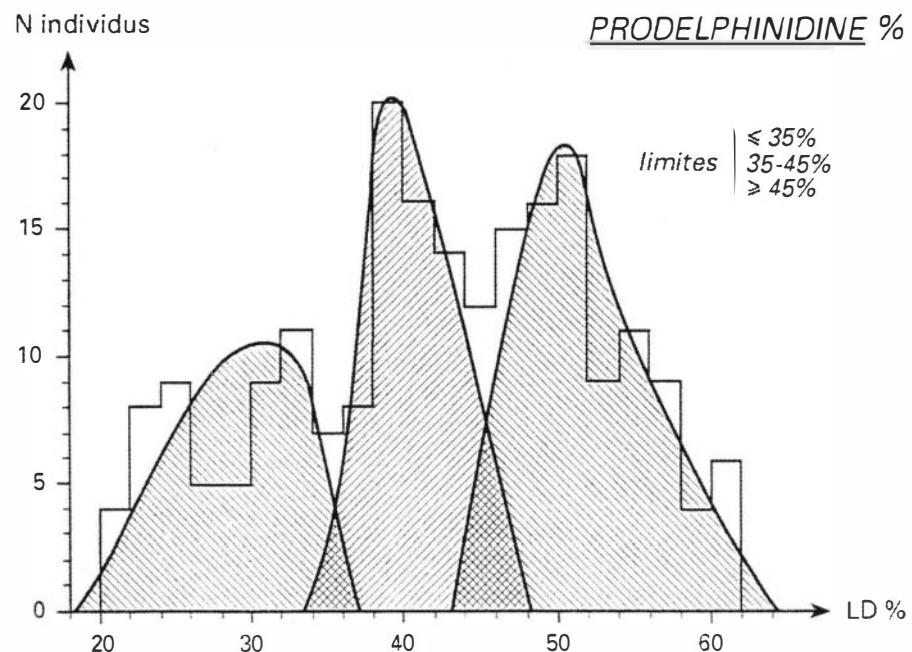


Fig. 1 : Histogramme des teneurs en prodelphinidine du cumul des 11 origines de Chêne vert

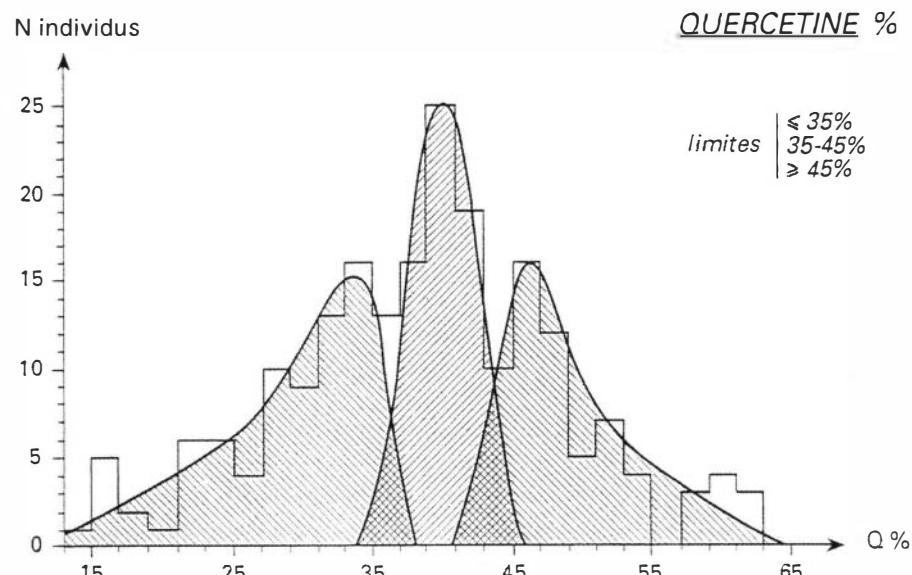


Fig. 2 : Histogramme des teneurs en quercétine du cumul des 11 origines de Chêne vert

l'ensemble des 4 molécules x 11 stations. Parmi celles-ci, la variabilité flavonique moyenne la plus faible est notée pour les deux origines Portugal et la Vallée du Rhône (18 %), la plus forte pour le Languedoc et la Provence (32 et 33 %).

La variabilité inter-populationnelle est du même ordre de grandeur (de 20 %, kaempférol, à 28 %, isorhamnétine) pour chacune des 4 molécules, toujours inférieure à la variabilité moyenne intra-populationnelle homologue, de 5 à 8 points, avec des

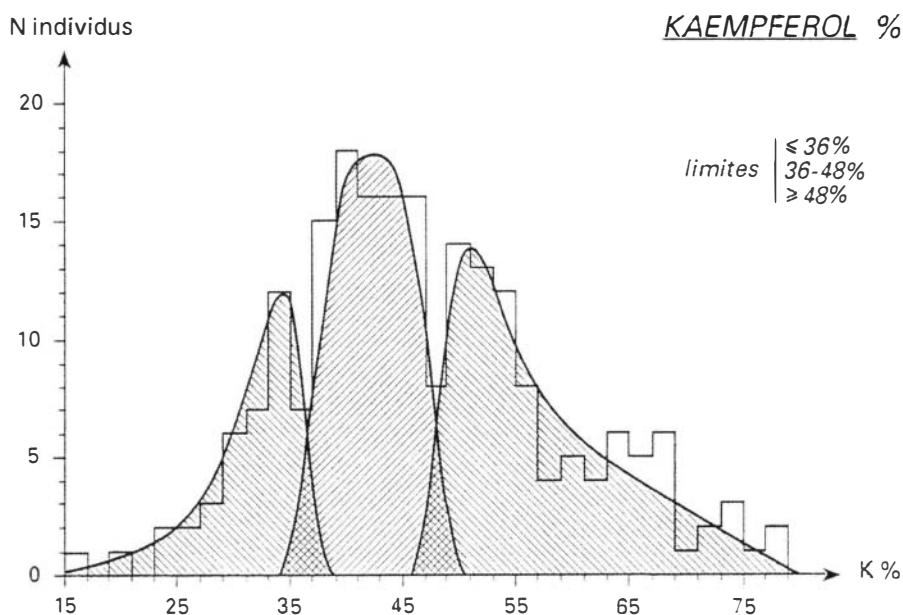


Fig. 3 : Histogramme des teneurs en kaempférol du cumul des 11 origines de Chêne vert

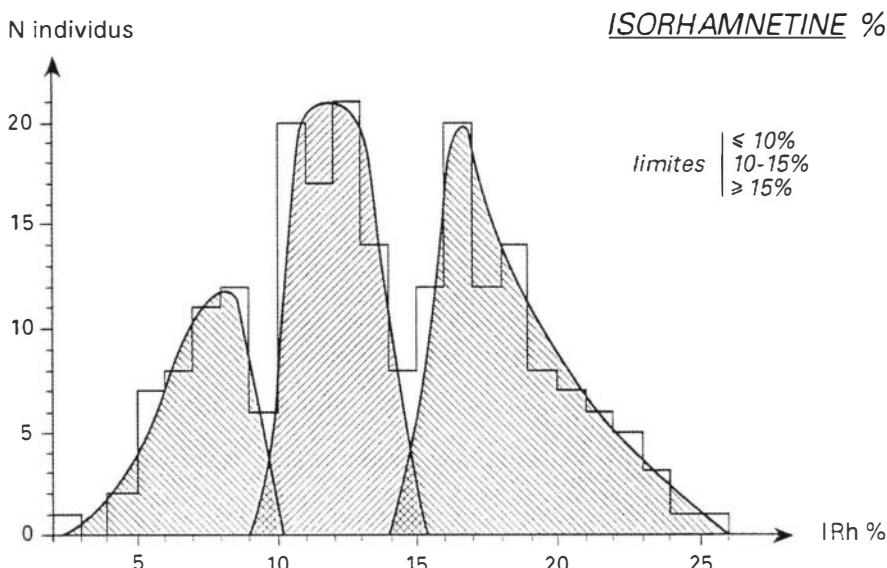


Fig.4 : Histogramme des teneurs en isorhamnétine du cumul des 11 origines de Chêne vert

moyennes générales respectives égales à 17 et 23 %. En d'autres termes, il n'y a statistiquement pas moins de différence flavonique entre deux individus pris au hasard dans la même population qu'entre deux individus issus de populations différentes.

Indiquons que cette variabilité biochimique est de même nature et de même ampleur que celle notée par ailleurs pour les paramètres morphométriques (résultats inédits).

2. Structuration flavonique (chimiogénétique)

L'étude fréquentielle flavonique (histogrammes des teneurs individuelles) des 11 populations laisse apparaître, pour les 4 molécules, une ségrégation en trois classes qualifiables de phénotypiques (figures 1 à 4). Bien plus, les limites de teneurs ainsi définies pour l'ensemble du taxon, lorsqu'elles sont reportées sur chaque origine, amènent à des effectifs observés statistiquement conformes ($\text{Chi}^2 < 6,00$; $p < 0,05$), dans la majorité des cas (38 sur 44), à ceux calculés conformément à la loi binomiale de HARDY-WEINBERG (tableaux II a et b).

Ainsi, comme déjà entrevu pour la prodelphinidine du Chêne vert, et comme nous l'avons déjà démontré pour diverses Coniférales ou Angiospermes méditerranéennes (*Juniperus oxycedrus*, *Juniperus thurifera*, *Arbutus unedo*), tout se passe comme si la biosynthèse flavonique était ici gouvernée, pour chaque molécule, par deux allèles respectivement fort et faible (par exemple prodelphinidine D et d), conduisant à l'expression de deux phénotypes homozygotes (en l'occurrence DD et dd) et d'un phénotype hétérozygote "médian" (Dd).

Sur l'ensemble des 11 populations, le taux d'hétérozygotie flavonique atteint en moyenne 36 %, avec comme valeurs extrêmes 6% pour la prodelphinidine en Catalogne, et 80 % pour le kaempférol en Vallée du Rhône. Ainsi se confirme bien l'image d'un taxon "variable", "divers" ou "polymorphe", la question étant posée de structurer cet apparent désordre. Enfin, confirmant le schéma général, des relations linéaires hautement significatives ($r > 0,930$; $p < 0,001$) sont observées, pour chaque molécule, entre teneurs flavoniques et fréquences alléliques, permettant d'utiliser indifféremment l'une ou l'autre formulation pour mieux appréhender le taxon.

3. Organisation biogéographique et évolutive

Une analyse multivariée (matrice 4 molécules x 11 origines) fait ressortir diverses corrélations moléculaires et permet de sélectionner les 2 paramètres les plus pertinents, prodelphinidine et kaempférol. Le graphe plan résultant (figure 5) n'est pas dénué de logique géographique, surtout s'il s'accompagne d'une "troisième dimension évolutive", celle du rapport isorhamnétine/quercétine (figure 6). La première molécule dérivant biogénétiquement de la seconde par action d'un système enzymatique monogénique (O-méthyl-transférase), ce rapport possède en effet une signification évolutive positive ; de même prodelphinidine et quercétine, polyhydroxylées, ont-elles valeur primitive par rapport au kaempférol.

Dès lors, il est proposé de considérer la population "Maroc" comme un foyer à partir duquel se seraient exprimés deux phylums :

- un phylum ibérique, via les deux origines portugaises (Alentejo et Algarve, biochimiquement très proches, bien que de biotopes et d'habitats très distincts) et jusqu'à la Catalogne ; le rapport IRh/Que connaît les valeurs graduées suivantes : 0,17 pour le Maroc, 0,38 +/- 0,03 pour le Portugal, 0,50 pour la Catalogne ;

- un phylum franco-italien (y compris la Corse), atteint via l'Algérie ; le rapport IRh/Que connaît les valeurs suivantes : 0,27 pour l'Algérie, 0,34 pour l'Italie, 0,42 +/- 0,02 pour le bloc français (5 origines).

Ajoutons qu'une analyse biométrique homologue, basée notamment sur le coefficient d'allongement (Longueur/largeur) et sur le nombre de paires de nervures, conduit à des résultats extrêmement proches. Certaines ressemblances peuvent être notées entre Catalogne et Languedoc, par exemple pour la teneur en flavonols (ainsi que pour le poids ou le nombre de nervures) ; mais la teneur proanthocyanique (ainsi que la spinescence) suggère qu'il s'agit de convergences, même si quelques introgressions ne

Effectifs observés Effectifs calculés	L.D.% DD/Dd/dd	Que QQ/Qq/qq	Kpf KK/Kk/kk	IRh I I / i / i i
Algérie	7 / 9 / 4 6,6/9,8/3,6	8 / 8 / 4 7,2/9,6/3,2	11 / 7 / 2 10,5/8,0/1,5	1 / 12 / 7 2,5/9,1/8,4
Catalogne	2 / 1 / 13 0,4/4,2/11,4	3 / 7 / 6 2,6/7,7/5,6	4 / 9 / 3 4,5/8,0/3,5	14 / 2 / 0 14,0/1,9/0,1
Corse	11 / 6 / 3 9,8/8,4/1,8	3 / 7 / 10 2,1/8,7/9,1	12 / 6 / 2 11,2/7,5/1,2	6 / 11 / 3 6,6/9,8/3,6
Italie	14 / 6 / 0 14,4/5,1/0,4	1 / 8 / 11 1,3/7,5/11,3	11 / 7 / 2 10,5/8,0/1,5	4 / 10 / 6 4,1/9,9/6,1
Landes	11 / 8 / 1 11,2/7,5/1,2	3 / 4 / 13 1,3/7,5/11,3	13 / 4 / 3 11,3/7,5/1,3	9 / 7 / 4 10,5/8,0/1,5
Languedoc	11 / 6 / 3 9,8/8,4/1,8	3 / 12 / 5 4,0/9,9/6,0	9 / 7 / 4 10,5/8,0/1,5	10 / 9 / 1 10,5/8,0/1,5
Maroc	12 / 6 / 2 11,3/7,5/1,3	17 / 1 / 2 15,3/4,4/0,3	5 / 3 / 12 2,1/8,7/9,1	0 / 5 / 15 0,3/4,4/15,3
Portugal-N	3 / 6 / 11 1,8/8,4/9,8	8 / 11 / 1 9,1/8,8/2,1	6 / 7 / 7 4,5/10,0/5,5	9 / 11 / 0 10,5/8,0/1,5
Portugal-S	5 / 9 / 6 4,5/10,0/5,5	10 / 8 / 2 9,8/8,4/1,8	0 / 9 / 11 1,5/8,0/10,5	16 / 4 / 0 16,2/3,6/0,2
Provence	7 / 8 / 5 6,1/9,9/4,1	3 / 2 / 15 0,8/6,4/12,8	17 / 1 / 2 15,3/4,4/0,3	3 / 7 / 10 2,1/8,7/9,1
VI. Rhône	11 / 5 / 4 9,1/8,8/2,1	3 / 13 / 4 4,5/10,0/5,5	2 / 16 / 2 5,0/10,0/5,0	17 / 2 / 1 16,2/3,6/0,2

Tab. II-a : Application de la loi de Hardy-Weinberg
Effectifs observés et calculés

Fréquence allélique (Valeur du Chi²)	L.D.% (35-45%) p(D) (Chi²)	Que (35-45%) p(Q) (Chi²)	Kpf (36-48%) p(K) (Chi²)	IRh (10-15%) p(I) (Chi²)
Algérie	0,575 (0,13)	0,600 (0,56)	0,725 (0,32)	0,350 (2,06)
Catalogne	0,156 (9,06)	0,405 (0,16)	0,530 (0,25)	0,935 (0,11)
Corse	0,700 (1,63)	0,325 (0,81)	0,750 (0,89)	0,575 (0,30)
Italie	0,850 (0,57)	0,250 (0,11)	0,725 (0,32)	0,450 (0,01)
Landes	0,750 (0,07)	0,250 (4,11)	0,750 (4,62)	0,625 (4,51)
Languedoc	0,700 (1,63)	0,450 (0,86)	0,625 (4,51)	0,725 (0,32)
Maroc	0,750 (0,72)	0,875 (12,45)	0,325 (8,66)	0,125 (0,39)
Portugal-N	0,300 (1,63)	0,675 (1,26)	475 (1,81)	0,725 (2,84)
Portugal-S	0,475 (0,20)	0,700 (0,05)	0,275 (2,84)	0,900 (0,23)
Provence	0,550 (0,70)	0,200 (9,42)	0,875 (12,45)	0,325 (0,81)
VI. Rhône	0,675 (3,76)	0,475 (1,81)	0,500 (7,20)	0,900 (3,95)

Tab. II-b : Application de la loi de Hardy-Weinberg
Fréquences alléliques et test du Chi²

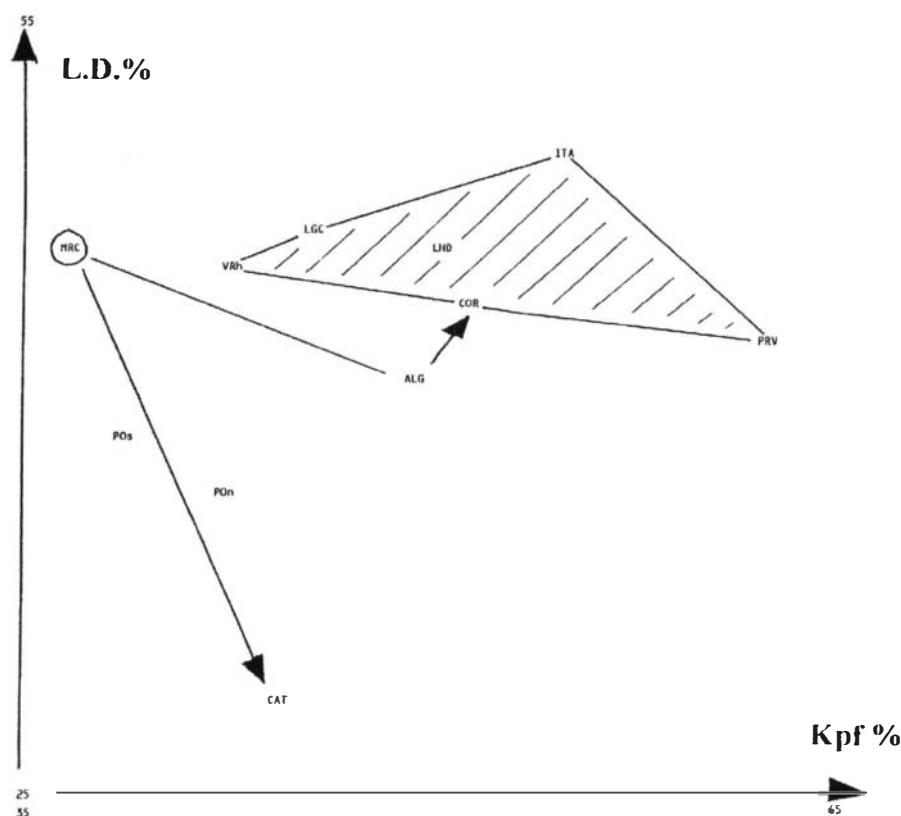


Fig. 5 : Graphe flavonique (prodelphinidine/kaempférol) basé sur les valeurs moyennes des 11 origines de Chêne vert

(ALG = Algérie. CAT = Catalogne. COR = Corse. ITA = Italie.
LGC = Languedoc. LND = Landes. MRC = Maroc. POn = Portugal-Nord.
POS = Portugal-Sud. PRV = Provence. VRh = Vallée du Rhône)

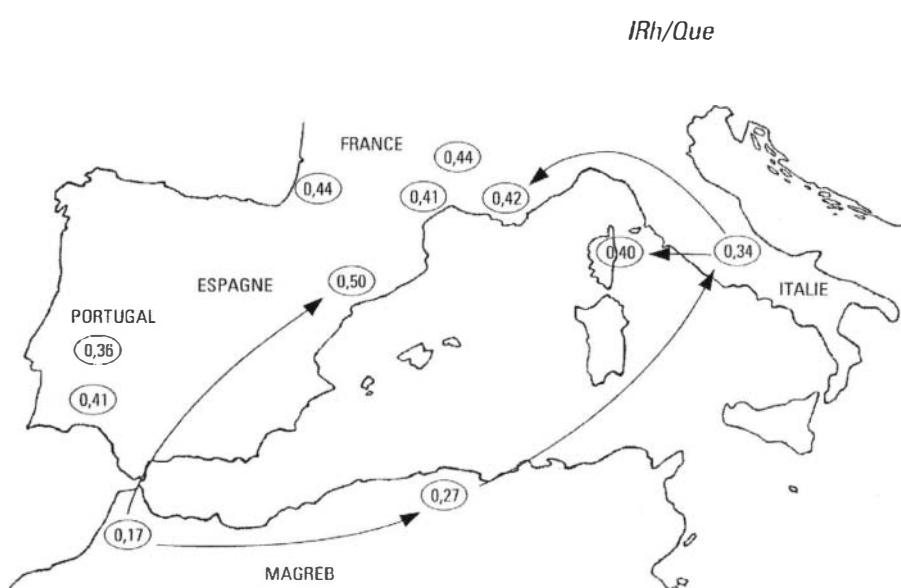


Fig. 6 : Carte évolutive du rapport isorhamnétine/quercétine (valeurs moyennes) des 11 origines de Chêne vert

sont pas à écarter et puissent expliquer les difficultés de détermination. A partir de ces résultats, on pourrait être tenté de justifier les deux taxons *rotundifolia* et *ilex*, mais une proposition plus nuancée semble préférable.

Conclusion systématique

Anticipant quelque peu sur le travail synthétique annoncé, auquel est renvoyée la clé de détermination des nouveaux taxons, un sectionnement de *Quercus aggr. ilex* L. est proposée, qui reconnaît, à partir d'une analyse multivariée fondée sur les fréquences alléliques de 4 + 4 caractères biochimiques et biométriques (cf. figure 7) :

- une sous-espèce nominale *ilex* englobant les origines franco-italiennes ; elle se caractérise (biochimiquement) par des teneurs élevées en prodelphinidine ($LD > 40\%$) et en kaempférol ($K > 45\%$) ;
- une sous-espèce ibérique *rotundifolia* emend., pauvre en prodelphinidine ($LD < 40\%$) et en kaempférol ($K < 45\%$) ;
- une sous-espèce *maghrebiana* ssp. *nov.*, riche en prodelphinidine mais pauvre en kaempférol ; elle constituerait la souche (secondaire) du taxon en Méditerranée occidentale.

Le schéma récemment présenté dans la thèse de MICHAUD (1993, p. 71), s'il reconnaît une continuité ibéro-africaine fondée sur la morphologie foliaire, n'en délimite pas moins lui aussi un sous-ensemble maghrébin basé à la fois sur les patrons de restriction de l'A.D.N. chloroplastique et sur les fréquences alléliques isoenzymatiques. On notera que le marqueur isorhamnétine ici utilisé, s'il a valeur phylogénétique (= dynamique) n'en possède point au sens taxonomique (= statique). En accord avec nos précédentes remarques, les critères morphologiques s'ajoutent à la diagnose, "revissant" ainsi les propositions systématiques antérieures ; ils seront exposés par ailleurs, permettant notamment de mieux comprendre la situation ambi-

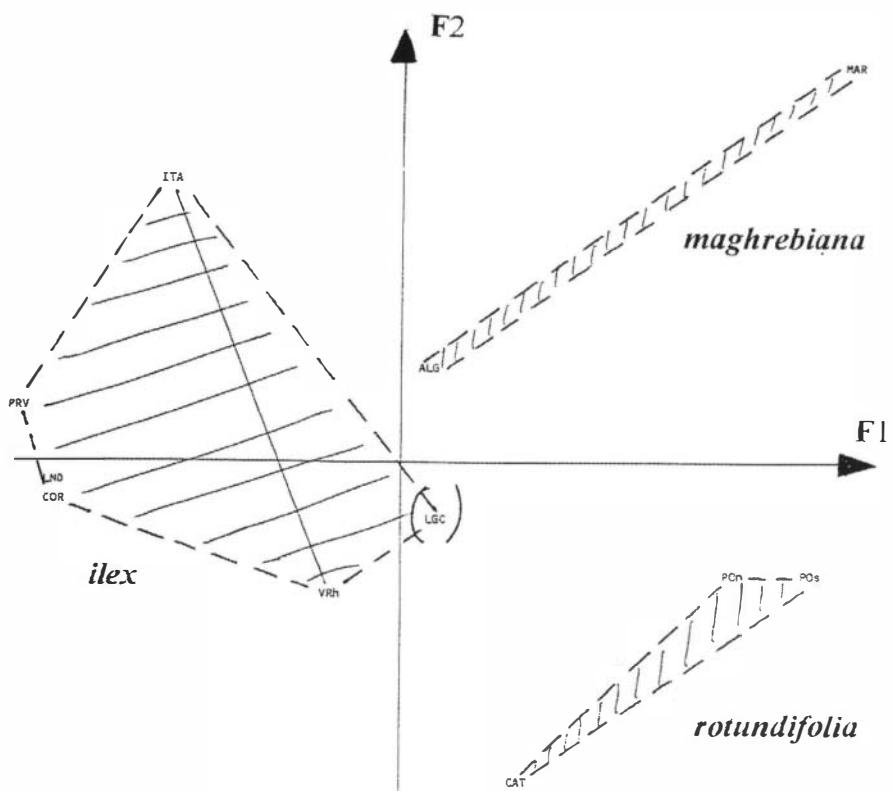


Fig. 7 : Analyse multivariée (plan F1-F2 d'une A.C.P.) basée sur 8 caractères biochimiques et morphométriques des 11 origines de Chêne vert (mêmes abréviations que pour la figure 5)



Photo 1 : Taillis de chêne vert en forêt domaniale de Puéchabon (Hérault)
Photo M. Ducrey / INRA Avignon

guë de la population languedocienne étudiée.

A l'issue de ce travail, trois remarques méthodologiques s'imposent en l'occurrence :

- celle de la nécessité d'un échantillonnage stationnel et général suffisamment ample : on ne détermine pas une origine sur 2 représentants ; on ne qualifie pas un taxon sur 2 origines. C'est l'aspect populationnel ;

- celle de la nécessité d'une approche multivariée : on ne détermine pas un individu sur la base de 2 caractères de même nature ; laboratoire et terrain sont également nécessaires. C'est l'aspect synsystématisique ;

- celle de la nécessité, non seulement de faire appel à des critères objectifs (fondés sur des organes et/ou des molécules "stables") et quantifiables, mais de les intégrer dans un modèle biologique fonctionnel. C'est ici l'aspect chimio-génétique.

Ainsi peut s'élaborer une systématique "intégrée", où la notion d'espèce, toujours essentielle, s'enrichit de cas de moins en moins particuliers.

Partie expérimentale

Les valeurs individuelles (216 individus x 9 caractères) ne sont pas fournies ici, compte tenu de leur volume ; le tableau I rapporte moyennes et écarts-types obtenus pour les 4 variables biochimiques au sein des 11 populations étudiées, couvrant l'ensemble de la Méditerranée occidentale (voir carte, in figure 6).

Le traitement acide à chaud (HCl 2N, 40 mn au bain-marie bouillant, avec insufflation intermittente d'air) de 2,00 g de feuillage sec pulvérisé génère les anthocyanes cyanidine et delphinidine à partir des proanthocyanidines natives (la seconde molécule ne diffère de la première que par la présence d'un hydroxyle supplémentaire sur le phényle latéral, ce qui permet de postuler l'intervention d'un système chimio-génétique oligogénique). Après filtration, la mesure de

la D.O. à 530 nm permet le dosage global (mg/g) des (pro)anthocyanidines.

La séparation par C.L.H.P. (Chromatographie Liquide Haute Pression) donne accès au pourcentage (+/- 1 %) des deux substances. Colonne C 18 MicroBondapak Waters, granulométrie 10 m ; longueur 30 cm, diamètre 0,4 cm. Solvant Eau / Méthanol / Acide acétique 60/30/10, débit 1,5 ml/mn. Détection à 546 nm. Temps de rétention 7 mn pour la delphinidine et 9 mn pour la cyanidine.

De même, le traitement extractif de la phase aqueuse par l'éther diéthylique fournit l'ensemble des flavonols aglycones libérés de leurs glycosides natifs. Sur le même support que précédemment, le solvant Eau / Méthanol / Acide acétique 40/60/05 est utilisé au même débit, avec détection à 365 nm. Temps de rétention respectifs 15 mn (quercétine), 27 mn (kaempférol) et 32 mn (isorhamnétine).

M.B., Ph.L.

Références bibliographiques

BARBERO (M.), LOISEL (R.) and QUEZEL (P.), 1992 - Biogeography, ecology and history of *Quercus ilex* ecosystems in Mediterranean region. Vegetatio, 99-100 : 14-19.

FRITSCH, 1993 - in "Le séjour de la S.A.J.A. en Andalousie". Plant. Mont., N° 165 : 288.

LEBRETON (Ph.), BARBERO (M.) and NADER (S.), 1993 - Proanthocyanic polymorphism in holm oak (*Quercus ilex* L.) in the Mediterranean region of France. C.R. Coll. "Genetics of Oaks". Ann. Sci. For. Fr., 50. Suppl. 1 : 281-289.

MADJIDIEH (H.), 1982 - Contribution à l'étude taxonomique du chêne vert (*Q. ilex* L.) dans le Sud-Est de la France. Thèse 3^{ème} Cycle Phytoécologie. Univ. Aix-Marseille III, 92 p. + annexes.

MADJIDIEH (H.), 1987 - Caractéristiques biométriques et optiques de *Quercus ilex* L. dans les différentes stations écologiques du sud-est méditerranéen franais (Var). Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III.

MICHAUD (H.), 1993 - Etude de la variabilité génétique du Chêne vert (*Quercus ilex* L.) à l'aide de marqueurs enzymatiques et moléculaires. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III.

PELLEAU (Y.), 1984 - Contribution à l'étude chimiotaxonomique du complexe *Quercus ilex* - *Quercus rotundifolia*. Mém. D.E.A. Ecol. Méditerr., Univ. Aix-Marseille III, 45 p. + annexes.

RAFII (Z.A.), 1988 - Caractéristiques taxonomique, morphologique et isoenzymatique du complexe "chêne vert" - Bull. Soc. Bot. Fr., 135 : 343-352.

RAFII (Z.A.), ZAVARIN (E.) and PELLEAU (Y.), 1991a - Chemosystematic differentiation of *Q. ilex* and *Q. rotundifolia* based on acorns fatty acids. Bioch. Syst. Ecol., 19 : 163-166.

RAFII (Z.A.), ZAVARIN (E.) and PELLEAU (Y.), 1991b - Chemosystematic differentiation of *Q. ilex* and *Q. rotundifolia* based on acorns steroids. Bioch. Syst. Ecol., 19 : 249-252.



Photo 2 : Chêne vert en bas-fond humide dans une forêt de Pin maritime de l'Île d'Oléron (Charente Maritime)

Photo M. Ducrey / INRA Avignon

RAFII (Z.A.), DODD (R.S.) and PELLEAU (Y.), 1992 - Mediterranean evergreen oak diversity ; morphological and chemical variations of acorns. Can. J. Bot., 70 : 1459-1466.

RAFII (Z.A.), DODD (R.S.) and PELLEAU (Y.), 1993 - Biochemical Diversity and Systematics of Mediterranean Evergreen Oak from South East France. Bioch. Syst. Ecol., 21 : 687-694.

TOUMI (L.), 1995 - Etude de la structure génétique et introgressions éventuelles chez les Chênes sclérophylles méditerranéens à l'aide de marqueurs alloenzymatiques. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III, 123 p.

YACINE (A.), 1984 - Contribution à l'étude taxonomique et génétique du complexe *Quercus ilex* L.- *Quercus rotundifolia* Lamk. Mém. D.E.A. Ecol. Méditerr., Univ. Aix-Marseille III, 34 p. + annexes.

YACINE (A.), 1987 - Une étude d'organisation de la diversité génétique inter- et intra-populationnelle chez le chêne vert (*Quercus ilex* L.). Thèse 3^{ème} Cycle Univ. Sci. Techn. Languedoc.

Résumé

La diversité bien connue, d'ordre géographique, écologique, morphologique et même biochimique, du Chêne vert Quercus ilex L. a nourri de nombreuses spéculations taxonomiques et a fait obstacle, depuis des décennies, à une interprétation et à une systématique satisfaisantes de ce complexe spécifique et des peuplements végétaux qui en résultent. Préludant à une révision multicritère du taxon, nous présentons ici des résultats biochimiques relatifs à 216 individus, originaires de 11 stations couvrant la Méditerranée occidentale.

Les proanthocyanidines et les flavonols foliaires, analysés par C.L.H.P., fournissent quatre informations moléculaires précises, soumises à analyse statistique multivariée. Une "variabilité" importante est notée aux deux niveaux intra- et inter-populationnels. Mais cette diversité est organisée, et relève d'un polymorphisme flavonique résultant, pour chaque molécule, du jeu de deux allèles respectivement fort et faible. Des fréquences alléliques sont donc obtenues (hautement corrélatives des teneurs biochimiques), qui permettent non seulement de structurer chaque origine considérée comme population, mais de comparer celles-ci entre elles.

A partir du Maroc considéré comme pôle (riche en prodelphinidine et pauvre en kaempférol), deux phylums sont observés : un phylum ibérique, avec affaiblissement de la prodelphinidine ; un phylum franco-italien, avec augmentation du kaempférol ; le rapport isorhamnétine/quercétine est également très éloquent du point de vue évolutif. Ce constat débouche sur la reconnaissance, par ailleurs étayée au niveau morphométrique, de trois sous-espèces au sein de Quercus aggr. ilex L. : ilex L. (Italie et France) ; rotundifolia emend. (Portugal et Espagne) ; maghrebiana ssp. nov. (Maroc et Algérie). Le cas intermédiaire de l'origine languedocienne, en zone de contact partiel, est évoqué.

MOTS CLEFS. Chêne vert.
Polymorphisme flavonique.
Biogéographie. Biosystématique

Summary

The well known geographical, ecological, morphological and even biochemical diversity of the Holm oak Quercus ilex L. has resulted in numerous taxonomic proposals over the last few decades, without obtaining satisfactory classification for this specific complex and the corresponding vegetation. Preluding a synthetic approach to this systematic problem, we furnish here a set of biochemical data concerning 216 individual plants from 11 origins sampled in the Western Mediterranean.

Chromatographic analysis (H.P.L.C.) of leaf proanthocyanidins and flavonols provides four precise molecular informations which is then processed by multivariate statistical analysis. Considerable variability is observed both within and between populations. This diversity, however, is organized and results from flavonoid polymorphism with the active presence of two alleles, strong and weak respectively, for each molecule. Allelic frequencies can therefore be calculated and are seen highly correlated to biochemical contents. This allows each origin considered as population to be structured, and a comparison may also be made between the 11 origins.

The Moroccan population (prodelfinidin strong and kaempferol weak) can be considered to be the pole of this specific complex from which two phyla proceed : an Iberian phylum with decreased prodelfinidin and a French-Italian phylum with increased kaempferol. The isorhamnetin/quercetin ratio is also very instructive from evolutionary point of view. This biochemical approach, which is in good accordance with morphometric criteria, permits us to describe three subspecies within Quercus aggr. ilex L. : ilex L. (Italy and France), rotundifolia emend. (Portugal and Spain), maghrebiana ssp. nov. (Morocco and Algeria). The intermediate case of the Languedoc origin is also examined.

KEY WORDS. Holm oak. Flavonoid polymorphism. Biogeography.
Biosystematics

Riassunto

Ecologia e variabilità dei querceti sclerofilli : Chemiotassonomia del complesso leccio

La diversità conosciuta bene, d'ordine geografico, ecologico, morfologico e pure biochimico, del leccio Quercus ilex L. ha nutrito numerose speculazioni tassonomiche e ha impedito, da decenni, una interpretazione e una sistematica soddisfacenti di questo complesso specifico e dei popolamenti vegetali che ne risultano. Preludendo a una revisione multicriterio del tasso, presentiamo qui risultati biochimici relativi a 216 individui, originari di 11 stazioni che coprono il mediterraneo occidentale.

I proantocianidini e i flavonoli fogliari, analizzati da C.L.H.P., forniscono quattro informazioni molecolari precise, sottomesse a analisi statistica multivariata. Una "variabilità" importante è notata ai due livelli intra- e inter-popolazionali. Ma questa diversità è organizzata e rileva di un polimorfismo flavonico risultando, per ogni molecola, del gioco di due alleli rispettivamente forte e debole. Frequenze alleliche sono dunque ottenute (altamente correlative dei tenori biochimici), che permettono non solamente di strutturare ogni origine considerata come popolazione, ma di paragonare queste tra esse.

Dal Marocco considerato come polo (ricco in prodelfinidine e poveri in kaempferol), due fili sono osservati : un filo iberico, con indebolimento della prodelfinidina; un filo franco-italiano, con aumento del kaempferol; il rapporto isorhamnetina/quercetina è anche molto eloquente del punto di vista evolutivo. Questa costatazione sbocca sul riconoscimento, d'altronde sostenuto al livello morfometrico, di tre sottospecie in seno al Quercus aggr. ilex L. : ilex L. (Italia e Francia); rotundifolia emend. (Portogallo e Spagna); maghrebiana ssp. nov. (Marocco e Algeria). Il caso intermedio di origine della Linguadoca, in zona di contatto parziale è evocato.