

Régine Verlaque & Annie Aboucaya

## Position des *Delphinium* du sous-genre *Staphisagria* dans la tribu des *Delphinieae* Warm (*Ranunculaceae*)

### Abstract

Verlaque, R. & Aboucaya, A.: Status of *Delphinium* subgenus *Staphisagria* in the tribe *Delphinieae* Warm (*Ranunculaceae*). – *Bocconea* 10: 189-200. 2001. – ISSN 1120-4060.

An overall analysis of the *Delphinieae* has been carried out in order to clarify the phylogenetic place of the subgenus *Staphisagria*. The main evolutionary trends of the tribe were given, especially exemplified by cytogenetic and morphological features. This well threatened subgenus appears as a peculiar and primitive group located at the beginning of the *Delphinium* differentiation.

### Introduction

Sur les 10 *Delphinium* indigènes en France, 3 sont des taxons menacés prioritaires (liste rouge nationale). Il s'agit d'espèces méridionales monocarpiques et mésophiles: *D. staphisagria* L. sténoméditerranéen (plante médicinale largement cultivée jadis) et 2 endémiques insulaires, *D. pictum* Willd. baléarico-corso-sarde et *D. requienii* DC. des îles d'Hyères. Or, dans ce genre surtout asiatique et vivace, ces 3 taxons forment une entité naturelle vraiment originale par sa distribution, son cycle (annuel à pérennant), son autogamie et ses nombreuses particularités (morphologie, épiderme, anatomie, phytochimie, cytogénétique...). En raison des difficultés d'interprétation de tous ces critères (primitifs ou dérivés?), la position phylogénétique du subg. *Staphisagria* (DC.) Peterm. demeure très controversée (cfr. Blanché 1991): proche des annuelles, ou des vivaces, ou bien isolée. Seule une vision globale de la tribu des *Delphinieae* Warm. apporte des éléments inédits de réponse, en dégagant des tendances évolutives fondamentales. En effet, ce vaste groupe constitue une des rares tribus naturelles de la famille (Johansson & Jansen 1993), dotée de caractéristiques uniques : fleurs zygomorphes, alcaloïdes diterpéniques, pilosité complexe (longs poils glanduleux à ampoules basales et poils fins papilleux: Hoot 1991) et caryotypes très asymétriques. Nous avons donc recherché un nouveau fil directeur, en utilisant des données quantitatives qui permettent une représentation graphique simple mais significative. Ainsi, l'indice d'asymétrie centromérique et la longueur totale du caryotype ( $n=X$ ) ont été choisis, car des études génétiques récentes (Johansson & Jansen 1993) ont

prouvé leur haute valeur discriminante, par (1) la confirmation de la classification de la famille basée sur la taille des chromosomes (Gregory 1941) et non sur les fruits, (2) le découpage des *Helleboroideae* Hutch. en fonction des types bien distincts de symétrie (données inédites).

En fait, après analyse, les graphes obtenus retracent autant l'évolution chromosomique que morphologique, notamment à travers le trait fondamental des *Delphinieae*: la zygomorphie. Celle-ci provient de la différenciation d'un ou deux (après division de l'initiale) pétales nectarifères à éperon, devant le sépale postérieur. Les *Delphinium* présentent en plus 2 pétales latéraux issus de 2 autres initiales. Les 750 espèces environ de cette vaste tribu (la plus importante des *Ranunculaceae*) se répartissent en 3 genres bien distincts:

- 1 seul pétale postérieur (staminodes absents), 1 carpelle: g. *Consolida* (DC.) Gray
- 2 pétales postérieurs stipités (0 à 6 petits staminodes), (3) 5 (8) carpelles: g. *Aconitum* L.
- 4 pétales: 2 postérieurs et 2 latéraux (0 à 4 staminodes réduits), (2) 3 (5) carpelles: g. *Delphinium* L.

### Materiel et methodes

L'étude cytotaxonomique du subg. *Staphisagria* a été reprise et approfondie récemment (Verlaque & Aboucaya, en préparation). Des recherches complémentaires (morphologie, épiderme, anatomie) ont aussi été menées sur plus d'une centaine d'espèces de la tribu (matériel d'herbiers). En dehors du subg. *Staphisagria*, les données caryologiques proviennent de la compilation d'innombrables publications; les plus importantes sont celles de: Al-Kelidar & Richards (1981), Blanché (1990, 1991), Blanché & al. (1987, 1990), Hong (1986), Kurita (1957), Lewis & al. (1951), Lewitsky (1931), Queiros (1990), Schafer & La Cour (1934), Shang & Lee (1984), Trifonova (1973). De très nombreux caryotypes et dessins ont été analysés, afin de pouvoir croiser les divers résultats. Dans un but d'homogénéité, le matériel non prétraité a été considéré en priorité (pour certains taxons prétraités ou tétraploïdes des coefficients de correction ont été appliqués). Dans les formules chromosomiques du texte, la terminologie adoptée pour la position des centromères est celle de Levan & al. (1964): "m" métacentrique, "sm" subméta-, "st" subtélo- et "t" télacentrique. Sur les graphes, la longueur totale du caryotype correspond à la somme des chromosomes du lot haploïde ( $n=X$ ). L'indice centromérique A1 de Romero (1986) varie de 0 à 1, en fonction de l'asymétrie croissante des caryotypes ( $A1 = 1 - \text{moyenne des rapports: bras court/bras long de chaque paire}$ ). Quelques données proviennent directement des articles, mais en général nous les avons établies à partir des dessins publiés. Afin d'homogénéiser les résultats, l'indice d'asymétrie des deux taxons à  $n=9$  a été calculé avec  $n=8$ , en réalisant la probable fusion de 2 des paires télacentriques.

### Resultats et discussion

Genre *Aconitum* L.

Ce genre, à 80% asiatique, est considéré comme le plus primitif de la tribu (Tamura 1966), en raison de ses nombreux et gros follicules, de ses 2 pétales rudimentaires et de son unique espèce annuelle, pour 350 espèces vivaces environ. Sur le graphe (nombreux

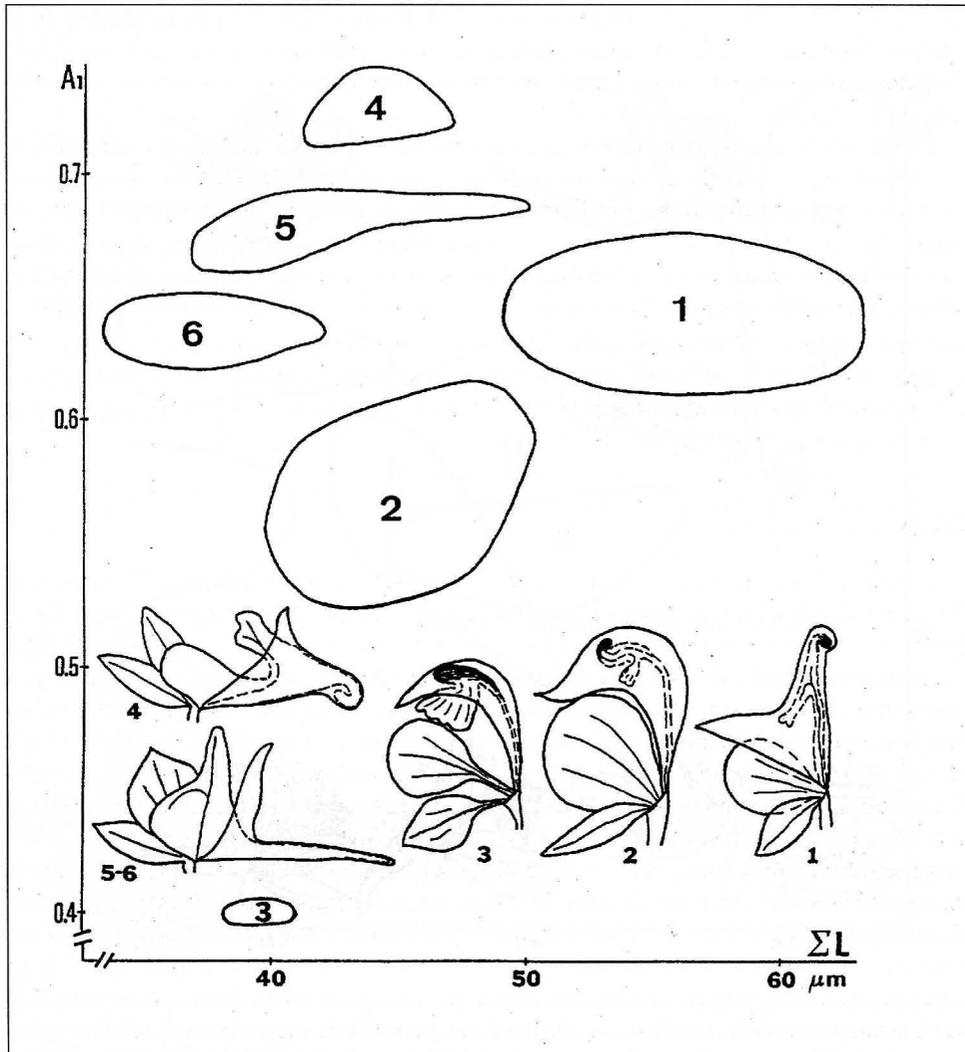


Fig. 1. Indice d'asymétrie  $A_1$  (Romero, 1986) et longueur totale du caryotype ( $n=X$ ) dans les genres *Aconitum* (1, 2, 3) et *Consolida* (4, 5, 6), et principaux types floraux. [1, subg. *Lycotoctonum*; 2, subg. *Aconitum*; 3, subg. *Gymnaconitum*; 4, sect. *Aconitella*; 5, sect. *Macrocarpa* & *Brevipedunculata*; 6, sect. *Consolida*].

taxons figurés), ce vaste genre, à un seul nombre chromosomique de base  $X=8$ , se scinde nettement en 3 lots (Fig. 1, n° 1, 2, 3). Le premier correspond au subg. diploïde *Lycotoctonum* (DC.) Peterm.: 42 espèces rhizomateuses. Le second coïncide avec le subg. *Aconitum* caractérisé par des tubercules bisannuels: près de 300 taxons dont de nombreux complexes polyploïdes comme *A. anthora* et *A. napellus*. Enfin, le 3ème lot isole l'annuelle diploïde (*A. gymnandrum* Maxim.: Himalaya, Chine) constituant le subg. monotypique *Gymnaconitum* (Stapf) Rapcs. Comme cela a déjà été signalé dans ce genre (Shang

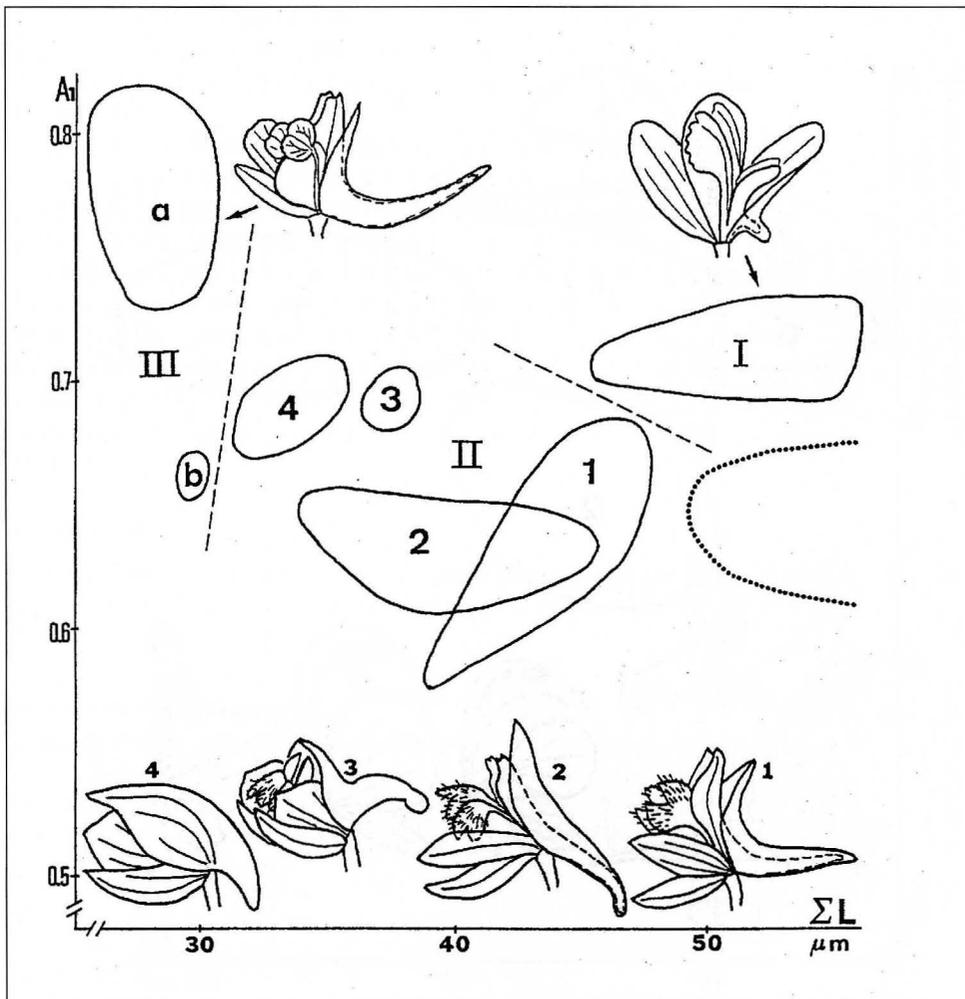


Fig. 2. Indice d'asymétrie  $A_1$  (Romero, 1986) et longueur totale du caryotype ( $n=X$ ) dans le genre *Delphinium*, et principaux types floraux. [I, subg. *Staphisagria*; II, subg. *Delphinastrum*: 1, groupe méditerranéen, 2, groupe eurosibérien, 3, groupe N-américain, 4, groupe C. & S-asiatique; III, subg. *Delphinium*: a, annuelles, b, *D. balansae* pérenne; en pointillés *Aconitum* subg. *Lycoctonum*].

& Lee 1984), chez maintes *Ranunculaceae* et dans bien d'autres familles (Stebbins 1971), l'évolution s'accompagne ici d'une diminution de la taille des chromosomes. En parallèle, on constate tout aussi nettement une symétrie croissante des caryotypes. Or, cette tendance n'a presque jamais été mise en évidence chez les Angiospermes où, en général on observe le phénomène inverse (Stebbins 1971). Si les aconits ont tous 2 grandes paires méta- et submétacentrique, dans le subg. *Lycoctonum* la taille des 8 paires diminue régulièrement de 13 à 3,5 $\mu$ m, alors que dans le reste du genre la différence entre les 2 premières paires se réduit et l'écart s'accroît avec les 6 dernières. Ceci conduit à des caryotypes

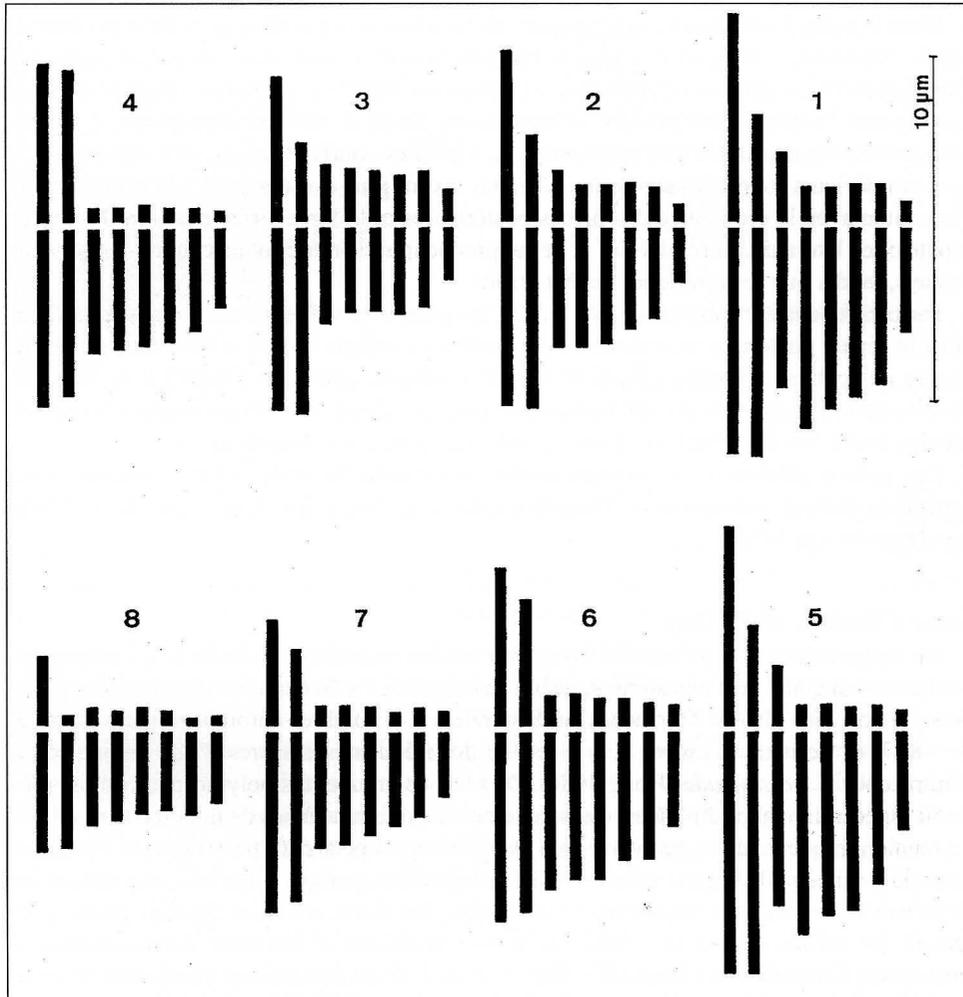


Fig. 3. Caryotypes des principaux groupes de la tribu des *Delphinieae*. [g. *Aconitum* : 1, subg. *Lycotconum*; 2, subg. *Aconitum*; 3, subg. *Gymnaconitum*; 4, g. *Consolida*; g. *Delphinium*: 5, subg. *Staphisagria*; 6, subg. *Delphinastrum* en Europe; 7, subg. *Delphinastrum* en C-Asie; 8, subg. *Delphinium*].

bimodaux; ce processus évolutif se retrouve d'ailleurs dans toute la tribu. Outre la réduction globale des longueurs, les 3 groupes se distinguent bien au niveau des centromères des 6 dernières paires: subg. *Lycotconum*: 1sm + 5st, subg. *Aconitum*: 6 sm-st et subg. *Gymnaconitum*: 6 m-sm (Fig. 3, n° 1, 2, 3).

La zygomorphie du genre repose sur le développement particulier des pétales (inclus dans le sépale postérieur) qui détermine deux types floraux: le casque ou l'éperon (Fig. 1 n° 1, 2, 3).

- Dans le subg. *Lycotomum*, la croissance des pétales vers l'arrière de la fleur produit un sépale "éperonné" (long et fin dans le bas seulement) à bord droit, rappelant celui des *Delphinium* (d'où certaines confusions: *D. apetalum* Huth = *A. apetalum* (Huth) Fedtsch). Les espèces les plus primitives (ex: *A. moschatum* Stapf, *A. novoluridum* Munz, *A. apetalum*) présentent des fleurs peu zygomorphes, à pétales courts et larges, et à sépales (latéraux et inférieurs) obovales subégaux. Chez les taxons plus évolués (n° 1), la zygomorphie s'accroît avec la croissance des pièces postérieures et la forte différenciation des autres sépales: les latéraux s'arrondissent et se rapprochent au sommet pour couvrir les organes sexuels, tandis que les inférieurs restent étroits.
- Par contre, dans le subg. *Aconitum* (n° 2), les pétales se voûtent vers l'avant de la fleur, ainsi le sépale postérieur se transforme tout entier en casque bombé à bord très arqué. Au niveau des pétales, l'éperon (déjeté en butoir) se réduit, alors que l'onglet et le limbe se développent. L'ensemble du sous-genre présente des fleurs bien zygomorphes, avec des sépales tout à fait différents, par l'accentuation du processus précédent.
- Ces mêmes tendances se retrouvent chez l'annuelle du subg. *Gymnaconitum*, avec cependant comme innovation la croissance notable du limbe des pétales qui sort enfin du sépale postérieur (n° 3).

#### Genre *Consolida* (DC.) Gray

Par rapport aux autres genres, les *Consolida* ont des caractères très évolués: un unique follicule, un seul grand pétale postérieur, aucun staminode, 12 à 20 étamines disposées sur 5 spirales (et non 16 à plus de 50 placées sur 8 spirales) et 3 nombres chromosomiques de base:  $X = 8, 7, 6$ , (le nombre erroné  $X = 9$  résulte des fréquentes cassures d'une grande paire, comme chez *C. scleroclada*: Hong 1986). De plus, ce groupe très polymorphe compte près de 50 espèces annuelles diploïdes, essentiellement méditerranéennes de milieux semi-arides. La réunion fréquente de ce genre avec les *Delphinium* à 4 pétales (2 postérieurs et 2 latéraux issus de 3 initiales distinctes) paraît tout à fait injustifiée, puisque chez les *Consolida* et les *Aconitum* seule l'initiale postérieure se développe. En outre, ces deux derniers genres présentent les mêmes tendances évolutives nettes: asymétrie et longueur décroissantes des caryotypes. Cependant, les *Consolida* (Fig. 1, n° 4, 5, 6) se démarquent clairement des aconits (n° 1, 2, 3) par leur plus forte asymétrie. Les caryotypes très bimodaux de ce genre sont uniques dans la tribu, avec 2 grandes paires métacentriques subégales et 6 paires télocentriques 2 à 2,5 fois plus petites (Fig. 3, n° 4); la bimodalité s'accroît ici aussi avec l'évolution.

Comme précédemment, chez les *Consolida* la zygomorphie semble se développer suivant deux voies distinctes qui aboutissent à deux types floraux: le casque ou l'éperon.

- Sur la figure 1, le lot supérieur (n° 4: 3 taxons figurés) correspond au premier type assez marginal; il comprend 8 à 9 espèces parfois isolées dans le genre *Aconitella* Spach, ainsi nommé pour sa ressemblance avec le subg. *Aconitum* (ex: *C. aconiti* (L.) Lindl. = *Aconitum monogynum* Forsk.). Dans ce petit groupe, le pétale et le sépale postérieurs bien emboîtés (longs et larges) forment un casque terminé par un court éperon en crosse (trib. *Involuta* Huth). Par rapport aux aconits, le limbe du pétale reste modeste (3 lobes exserts et indurés), mais l'innovation réside dans l'élargissement de l'onglet en 2 lobes membraneux latéraux. L'évolution d'Ouest en Est (de la Thrace au Turkestan) des taxons s'accompagne: de

la réduction et du redressement de l'onglet (bien visible sur les nervures), de la réunion vers l'avant des 5 lobes (les 3 supérieurs du limbe et les 2 latéraux de l'onglet) et de la croissance de l'éperon.

- Le reste du genre, doté de fleurs "classiques" à éperon fin et pétale à 3 lobes, se regroupe plus bas sur le graphe en 2 lots (11 espèces figurées). Le premier (Fig. 1, n° 5) inclut les taxons assez primitifs (gros fruits, pédicelles et éperons courts) des sections *Macrocarpa* et *Brevipedunculata* (Trifonova 1990), tandis que le second (n° 6) correspond aux espèces plus avancées de la section *Consolida*. L'évolution de la zygomorphie paraît évidente au niveau du pétale, à limbe droit et bien séparé du sépale: l'onglet d'abord rudimentaire disparaît, le limbe s'élargit et développe vers l'avant 2 lobes latéraux nervurés, et enfin l'éperon s'allonge fortement. Comme chez les aconits, les sépales contribuent à la zygomorphie: d'abord étroits et subégaux, puis très différents (les latéraux s'arrondissent). Les valeurs du rapport "r", des longueurs éperon / sépale, de 0,25 à 3 reflètent la forte amplitude évolutive de ce groupe. Les taxons les plus primitifs ( $r < 1$ , pétale < sépale, sépales égaux) se situent au centre de l'aire (S-Balkans et O-Turquie), tandis que les plus différenciés ( $r > 2$ , pétale > sépale, sépales très inégaux) se trouvent à la périphérie, notamment à l'Est: Perse et Afghanistan.

Chez tous les *Consolida*, les lobes latéraux du pétale, bien que d'origine différente, remplissent la même fonction: enserrer les organes sexuels; ici les lobes se substituent aux sépales latéraux des aconits.

#### Genre *Delphinium* L.

Ce groupe est le plus complexe de la tribu, avec plus de 350 espèces surtout vivaces (93%) et très inégalement réparties: 20% en Amérique du Nord, moins d'1% en Afrique de l'Est, 26% en Europe et en Méditerranée s. l. (à peine/d'entre elles à l'Ouest), et 53% en Asie (9% au Nord, 21% dans l'Himalaya et 23% en Chine). Les multiples subdivisions du genre varient profondément selon les auteurs (cf. Historique: Tamura 1966, Blanché 1991) et les critères utilisés: type biologique, pétales latéraux ou postérieurs, éperon, inflorescence, ornementation des graines et organe souterrain. Face à ce dédale systématique et nomenclatural, les caractères cytogénétiques apportent une vision inédite des *Delphinium* et de leur dynamique. A l'inverse du premier graphe, sur la figure 2 l'évolution se concrétise avant tout par une forte réduction de la taille des caryotypes de 57 à 24  $\mu\text{m}$  (Al-Kelidar et Richards 1981, Blanché 1990). Les longueurs jumelées à l'indice d'asymétrie délimitent 3 lots, disposés en arc de cercle, qui correspondent selon nous à 3 sous-genres distincts: (I) en haut à droite, les 3 espèces monocarpiques et méditerranéennes du subg. *Staphisagria* (DC.) Peterm., (II) au milieu, le subg. vivace *Delphinastrum* (DC.) Wang (330 taxons environ, près de 40 figurés), (III) à gauche, le subg. *Delphinium*: 20 taxons surtout annuels et méditerranéens (7 figurés).

Ce genre en majorité diploïde présente 2 nombres de base, presque toujours  $X = 8$ , et seulement chez 2 taxons méditerranéens  $X = 9$  (avec certitude): *D. staphisagria* et *D. bolosii* Blanché & Molero vivace de Catalogne. Compte tenu du contexte général, ce nombre rare chez les Ranunculaceae peut s'interpréter comme un caractère relictuel. D'ailleurs, la comparaison du caryotype de *D. staphisagria* à  $X=9$  avec ceux de *D. pictum* ou *D. requienii* à  $X=8$  laisse clairement supposer que la fusion de 2 paires télocentriques a produit la grande paire submetacentrique. Le caryotype des 2 endémiques du subg. *Staphisagria*

(Fig. 3, n° 5) s'apparente étroitement à celui du subg. *Lycotinum*: tailles régulièrement décroissantes, avec 2 longues paires (1m + 1sm: 12 à 9 µm) et 6 un peu plus petites (1 sm + 5 st-t: 7 à 3 µm).

Puis, dans le subg. *Delphinastrum* les caryotypes deviennent bimodaux: 2 longues paires subégales et 6 courtes (Fig. 3, n° 6, 7). Cependant, en fonction des connaissances actuelles, dans ce vaste ensemble vivace, il se dessine 4 lots correspondant à des unités morpho-géographiques distinctes (Fig. 2). Ce sont: (n° 1) un groupe méditerranéen évoluant d'Ouest en Est par réduction d'asymétrie et des longueurs: 1m+1sm + 6st → 2m + 6st; (n° 2) un groupe eurosibérien souvent tétraploïde, avec une large gamme de tailles et une asymétrie moyenne: 1m+1sm + 6st; (n° 3) un groupe nord-américain homogène (Lewis & al. 1951), à paires courtes très asymétriques: 1m+1sm + 4t+2st; (n° 4) un groupe centre et sud-asiatique doté des plus faibles longueurs (8 à 2 µm) et d'une forte asymétrie: 2sm + 6st.

Enfin, le subg. *Delphinium* méditerranéen (excepté une annuelle chinoise, non encore étudiée) est caractérisé par les plus petits chromosomes du genre (5,7 à 2 µm) et par l'unique asymétrie croissante de la tribu, due à une brusque restructuration de la paire n°2. Si le seul taxon pérennant du groupe (*D. balansae* Boiss. & Reuter des montagnes du Maghreb) conserve presque un caryotype de vivaces occidentales, par contre celui des annuelles (Fig. 3, n° 8) devient unique dans la tribu avec une seule grande paire (et non deux): 1sm + 7st (Blanché 1990).

L'évolution sous-entendue par la figure 2 s'oppose totalement à la vision traditionnelle du genre (Malyutin 1973, 1987) où différentes lignées rayonnent à partir des taxons "dits relictuels" d'Asie centrale. Même si la majorité des *Delphinium* habite la Chine et l'Himalaya, cette zone ne constitue qu'un centre de différenciation actuel (et non primaire); l'origine et les diverses migrations de ce genre très ancien demeurent inconnues. En fait, ce graphe surprenant trouve une explication logique dans l'évolution des pièces florales et leur zygomorphie. Du point de vue morphologique, seuls 3 critères phylogénétiques majeurs résistent à l'analyse et distinguent nettement les 3 sous-genres:

- pétales postérieurs non ailés, pétales latéraux défléchis sur les étamines, graines pyramidales:
  - pétales postérieurs stipités: subg. *Staphisagria* (DC.) Peterm.
  - pétales postérieurs sessiles: subg. *Delphinastrum* (DC.) Wang
- pétales postérieurs sessiles et ailés, les latéraux droits et glabres, graines sphériques: subg. *Delphinium*.

A tous égards, le rapprochement (ex: Tamura 1966) des subg. *Staphisagria* et *Delphinium*, à vie courte, est un non-sens, car ils se situent aux antipodes sur le plan évolutif. Par contre, comme le montre cette clé, les subg. *Staphisagria* et *Delphinastrum* présentent de réelles affinités. Les subdivisions des pérennes basées sur les pétales latéraux (ex: Huth 1895) et sur les graines ailées ou à écailles (Malyutin 1987) ne trouvent ici aucune justification (ce dernier critère n'a d'ailleurs pas plus de poids que chez les aconits).

• Le subg. *Staphisagria* - point de départ de ce travail - présente des caractères singuliers (Fig. 2, I) qui sont:

- soit uniques dans la tribu: autogamie (Bosch & al. 1997), trichome à vésicules courtes (comme le reste de la famille: Hoot 1991), alcaloïdes du seul type C19 aconitine (De

La Fuente & Reina 1990), et soudure basale des 4 pétales (dont la cicatrice subsiste entre les pétales postérieurs des autres *Delphinium*, de plus chez maints taxons vivaces les pétales latéraux s'accrochent aux pétales postérieurs par un appendice basal);

- soit des rappels d'*Aconitum*: caryotype similaire au subg. *Lycotomum*, pétales postérieurs à court onglet (1 à 2 mm), 3 à 5 grands follicules divergents à grosses graines rugueuses (3 à 6 mm), types stomatiques archaïques (Décamps 1978, Blanché 1991) et gros pollens (Vishnu-Mittre et Sharma 1963, Saidabadi 1968, Blanché 1991);
- soit communs aux taxons peu évolués de la tribu: plantes fort toxiques, malodorantes et velues-glanduleuses à poils lisses et raides, racèmes à pédicelles courts, fleurs peu zygomorphes à staminodes, éperons réduits (2-7mm,  $r=0,2-0,6$ ), follicules paucispermés, pétiole de type radial à nombreux faisceaux vasculaires (12 à 18) et bractéoles subbasales.

Cet ensemble de caractères archaïques nous incite à considérer les 3 espèces du subg. *Staphisagria* comme les survivantes d'une lignée marginale située au début de la différenciation du genre *Delphinium*.

- Au sein du subg. *Delphinastrum*, le groupe nord-américain (70 espèces, Fig. 2 n° 3) à grandes fleurs bicolores, qui semble à tous égards original et fort diversifié, aurait une origine et des habitats récents (Warnock 1990). Dans l'ancien monde, le groupe méditerranéen s. l. (subsect. *Squamata* Pawl., 60 taxons environ) se distingue nettement des 2 autres par ses souches tubérisées, ses racèmes denses à courts pédicelles, ses fleurs modestes à étroits sépales subégaux ( $L=6-16\text{mm}$ ,  $L/l>2$ ) et à pétales pâles (et non noirs ou concolores). De plus, il présente comme le subg. *Staphisagria* des pétales latéraux à onglet papilleux et des pétales postérieurs à limbe presque à angle droit avec l'éperon (Fig. 2 n° 1). A ce groupe se rattache (Munz 1967a) l'espèce relictuelle *D. dasycaulon* Fresen, des montagnes tempérées d'Est et Centre-Afrique (éperon: 5-8 mm), parfois réunie au groupe d'Asie centrale (Malyutin 1987). Le groupe eurosibérien (subsect. *Elatoidea* Pawl., 60 espèces environ) a aussi des racèmes multiflores, mais ses sépales sont souvent inégaux (étroits à obovales) et le limbe des pétales postérieurs fait un angle de 130 à 150° avec l'éperon (n°2). Enfin, le groupe asiatique (près de 130 taxons) se caractérise par de lâches inflorescences pauciflores, de grands sépales (jusqu'à 35mm) arrondis très inégaux et de larges pétales postérieurs presque plats. Cet ensemble peu étudié comprend les nombreux taxons chinois très évolués et la vingtaine d'espèces dites primitives d'Asie centrale (trib. *Brevicalcarata* Huth: Pamir, Cachemire, Caucase). Ces dernières présentent quelques traits anciens, souvent des caractères dérivés (graines et follicules petits, sépales persistants, pétioles avec peu de faisceaux...) ou inédits dans la tribu (ex: gros poils glanduleux en bouteille) et des éperons aussi courts que ceux du groupe méditerranéen, mais bien plus larges: 6-16 (24) x 4-12mm (Fig. 2, n° 4). Il s'agirait donc plutôt du début de la lignée sud-asiatique, plus récente et bien distincte des précédentes par ses fleurs peu ouvertes et presque en casque. Les trois groupes eurasiens évoluent chacun d'Ouest en Est, avec les mêmes tendances qui s'accroissent d'une lignée à l'autre: la zygomorphie et l'éperon s'accroissent, les sépales deviennent très différents (certains s'arrondissent), les pétales postérieurs s'élargissent et s'inclinent vers l'avant, la fleur se ferme.

- Le dernier subg., *Delphinium*, constitué d'espèces annuelles à une exception près, s'est différencié aux deux extrémités de l'aire du genre: au sud de la Chine, la section monospécifique *Anthriscifolium* Wang, et, en Méditerranée semi-aride, la section *Delphinium*

(20 taxons). Ces deux groupes fort distincts (Munz 1967b, Blanché 1990) sont caractérisés par des pétales postérieurs à grands lobes membraneux latéraux (= ailes) qui enserrant les organes sexuels (Fig. 2, III), comme chez les *Consolida*. Ces lobes remplacent et/ou complètent les pétales latéraux défléchis du reste du genre. L'évolution du groupe méditerranéen semble se réaliser, ici aussi, d'Ouest en Est, avec des tendances similaires aux précédentes: taxons relictuels au Maghreb et à Madère (pérennant ou à 5 carpelles), et espèces annuelles les plus avancées au Moyen-Orient (3 carpelles soudés, éperons très longs, graines et follicules tout petits).

### Conclusion

L'évolution générale de la tribu des *Delphinieae* semble marquée avant tout par:

- une dysploïdie descendante de  $X = 9$  vers  $X = 6$ ;
- une réduction de la taille et souvent de l'asymétrie des caryotypes qui deviennent bimodaux;
- une accentuation de la zygomorphie florale liée à une coadaptation croissante avec les pollinisateurs. Pour accéder au nectar, ces derniers doivent s'immiscer sous les pièces latérales (sépal, pétales ou lobes) qui masquent les organes sexuels. Cette zygomorphie produit dans chaque genre des lignées distinctes à fleurs en casque ou à éperon.

La différenciation de la tribu s'accompagne aussi d'une série d'autres caractères fondamentaux, comme:

- la diminution du nombre d'étamines et de carpelles, ainsi que de la taille des follicules, des graines et des pollens,
- l'augmentation du nombre de graines et de leur aérodynamisme: rugueuses-indifférenciées vers lisses-ailées et concaves ou coniques-écailleuses, enfin sphériques-lamelleuses,
- la réduction du nombre de faisceaux vasculaires des pétioles et le passage du type radial au type dorso-ventral,
- la perte des glandes et des longs poils lisses et raides, remplacés par de courts poils crochus et verruqueux,
- la forte diversification des alcaloïdes diterpéniques.

En fonction de ce contexte évolutif, le subg. mésophile *Staphisagria* semble occuper une position phylogénétique très reculée et marginale qui explique en partie sa vulnérabilité actuelle. Les controverses à son sujet proviennent des difficultés à accepter qu'un petit groupe monocarpique méditerranéen puisse être primitif, voire relictuel, dans une tribu surtout asiatique et vivace. Or, en Occident, il y a autant de *Delphinium* dotés de caractères archaïques (12 ou 13 sur 24) que dans tout le reste de l'aire eurasiatique, c'est-à-dire plus de 50% à l'Ouest et moins de 6% à l'Est. Ce phénomène se retrouve d'ailleurs dans le genre voisin *Helleborus* et dans la flore endémique (Verlaque & al. 1997). Si l'origine des *Delphinium* reste inconnue (O-Méditerranée, E-Afrique, Caucase, C-Asie ?), le Bassin méditerranéen constitue actuellement à la fois un centre de différenciation très actif pour les annuelles xérophiles de la tribu, mais surtout un "conservatoire exceptionnel" pour maints taxons anciens, en particulier dans le secteur occidental. Ces derniers, souvent figés et menacés, nécessitent donc une forte protection.

## Références bibliographiques

- Al-Kelidar, R. & Richards, A. 1981: Chromosomal indications of evolutionary trends in the genus *Delphinium* L. — *Cytologia* **46**: 623-633.
- Blanché, C. 1990: *Delphinium* L. subgen. *Delphinium*: Origin and evolutionary trends. — *Collect. Bot.* **19**: 75-96.
- 1991: *Revisio biosistemàtica del gènere Delphinium L. a la Peninsula Ibèrica i a les illes Balears*. — Barcelone.
- Molero, J. & Simon, J. 1987: Données cytotaxonomiques sur les *Consolida* S.F. Gray (*Ranunculaceae*) en Méditerranée occidentale. — *Saussurea* **18**: 1-10.
- , — & — 1990: Cytotaxonomy of north african species of *Delphinium* L. sect. *Delphinium* (*Ranunculaceae*). — *Collect. Bot.* **18**: 59-74.
- Bosch, M., Simon, J., Blanché, C. & Molero, J. 1997: Pollination ecology in tribe *Delphinieae* (*Ranunculaceae*) in W. mediterranean area: floral visitors and pollinator behaviour. — *Lagascalia* **19**: 545-562.
- De La Fuente, G. & Reina, M. 1990: Some phytochemical studies of the genera *Aconitum* L., *Delphinium* L. and *Consolida* (DC.) Gray. — *Collect. Bot.* **19**: 129-140.
- Décamps, O. 1978: Caractères stomatiques des Renonculacées. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **114**: 429-446.
- Gregory, W. 1941: Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae*. — *Trans. Amer. Phil. Soc.* **31**: 443-520.
- Hong D-Y. 1986: Biosystematic observations of 5 species of *Consolida* (*Ranunculaceae*). — *Acta Bot. Sin.* **28**: 1-10.
- Hoot, S. B. 1991: Phylogeny of the *Ranunculaceae* based on epidermal macrocharacters and macro-morphology. — *Syst. Bot.* **16**: 741-755.
- Huth, E. 1895: Monographie der gattung *Delphinium*. — *Bot. Jahrb. Syst.* **20**: 322-499.
- Johansson, J. & Jansen, R. 1993: Chloroplast DNA variation and phylogeny of the *Ranunculaceae*. — *Pl. Syst. Evol.* **187**: 29-49.
- Kurita, M. 1957: Chromosome studies in *Ranunculaceae* V. Karyotypes of the subtribe *Delphininae*. — *Rep. Biol. Inst. Ehime Univ.* **3**: 1-8.
- Levan, A., Fredga, K. & Sandberg, A. 1964: Nomenclature for centromeric position of chromosomes. — *Hereditas* **52**: 201-220.
- Lewis, H., Epling, C., Mahlquist, G. & Wyckoff, C. 1951: Chromosome numbers of californian *Delphinium* and their geographical occurrence. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* **38**: 101-117.
- Lewitsky, G. 1931: The karyotype in systematics, on the base of karyology of the subfamily *Helleboreae*. — *Bull. appl. Bot. Genet.* **27**: 187-240.
- Maluytin, N. 1973: The phylogeny and taxonomy of the genus *Delphinium* L. — *Bot. Zurn.* **58**: 1710-1722.
- 1987: The system of the genus *Delphinium* based on the morphological features of seeds. — *Bot. Zurn.* **72**: 683-693.
- Munz, P. 1967a: A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*. — *J. Arnold Arbor.* **48**: 30-55.
- 1967b: A synopsis of Asian species of *Delphinium*, *sensu stricto*. — *J. Arnold Arbor.* **48**: 249-302.
- Queiros, M. 1990: Notas cariologicas en algunas *Ranunculaceae* portuguesas. — *Collect. Bot.* **18**: 45-57.
- Romero, C. 1986: A new method for estimating karyotype asymmetry. — *Taxon* **35**: 526-530.
- Saidabadi, H. 1968: *Contribution à la connaissance palynologique des Renonculacées*. Thèse d'Etat, Aix — Marseille.

- Schafer, B. & La Cour, L. 1934: A chromosome survey of *Aconitum*. — Ann. Bot. **48**: 693-713.
- Shang, X. & Lee, C. 1984: Chromosome studies of 10 species of *Aconitum* in China. — Acta Phytotax. Sin. **22**: 378-385.
- Stebbins, G. L. 1971: *Chromosomal evolution in higher plants*. — London.
- Tamura, M. 1966: Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae* VI. — Sci. Rep. Univ. Osaka **15**: 13-35.
- Trifonova, V. 1973: A biosystematic study of Caucasian species of *Consolida* S.F.Gray. — Bot. Zurn. **58**: 505-518.
- 1990: Comparative biomorphological study of the taxonomy and phylogeny of the genera *Consolida* (DC.) S. F. Gray and *Aconitella* Spach. — Collect. Bot. **19**: 97-110.
- Verlaque, R., Médail, F., Quézel, P. & Babinot, J-F. 1997: Endémisme végétal et Paléogéographie dans le Bassin méditerranéen. — Geobios M. S. **21**: 159-166.
- Vishnu-Mittre & Sharma, B. 1963: Studies of Indian pollen grains, 2. *Ranunculaceae*. — Pollen Spores **5**: 285-296.
- Warnock, M. 1990: Taxonomic and ecological review of Californian *Delphinium*. — Collect. Bot. **19**: 45-74.

Addresses of the authors:

Régine Verlaque, Université de Provence, Centre Saint-Charles, Laboratoire de Biosystématique et Ecologie méditerranéenne (case 4), UPRESA 6116, F-13331 Marseille Cedex 03, France.

Annie Aboucaya, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Le Hameau Agricole, F-83400 Hyères, Ile de Porquerolles.