

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 52 (1997)

Heft: 1

Artikel: Biosystématique et variation géographique : le complexe *Teucrium huotii* Emb. & Marie (Labiatae) au Maroc

Autor: el Oualidi, Jalal / Mathez, Joël / Puech, Suzette

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879427>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 15.03.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Biosystématique et variation géographique: le complexe *Teucrium huotii* Emb. & Maire (Labiatae) au Maroc

JALAL EL OUALIDI

JOËL MATHEZ

&

SUZETTE PUECH

RÉSUMÉ

EL OUALIDI, J., J. MATHEZ & S. PUECH (1997). Biosystématique et variation géographique: le complexe *Teucrium huotii* Emb. & Maire (Labiatae) au Maroc. *Candollea* 52: 59-86. En français, résumés français et anglais.

Le complexe *Teucrium huotii* Emb. & Maire, endémique du Rif (Maroc), est constitué de deux taxons placés au rang de variété dans les révisions les plus récentes. Notre étude biosystématique se base sur des caractères morphologiques, micromorphologiques, caryologiques et biologiques pour montrer qu'il s'agit en fait de deux espèces différentes: *Teucrium huotii* Emb. & Maire et *Teucrium grosii* Pau. La différenciation de ce complexe au sein de la sous-section *Rotundifolia*, et notamment par rapport à *T. rotundifolium* Schreb. qui en est l'espèce type, fait l'objet d'une hypothèse de spéciation allopatrique.

ABSTRACT

EL OUALIDI, J., J. MATHEZ & S. PUECH (1997). Biosystematics and geographical variation: the *Teucrium huotii* Emb. & Maire (Labiatae) complex in Morocco. *Candollea* 52: 59-86. In French, French and English abstracts.

The *Teucrium huotii* Emb. & Maire complex endemic to the Rif region of Morocco consists of two taxa that are awarded the rank of variety in the most recent revisions. This biosystematic study based on morphological, micromorphological, karyological and biological characters shows that they are in fact two different species: *Teucrium huotii* Emb. & Maire et *Teucrium grosii* Pau. Differentiation of the complex in the *Rotundifolia* sub-section, and especially in relation to *T. rotundifolium* Schreb., which is the type species, is the subject of an allopatric speciation hypothesis.

KEY-WORDS: LABIATAE – *Teucrium huotii* complex – Biosystematics – Geographical variation and differentiation – Allopatric speciation.

1. Introduction

SAUVAGE & VINDT (1955, 1965) recensent au Maroc dix espèces de *Teucrium* sect. *Polium* subsect. *Rotundifolia*, dont 9 endémiques. Trois d'entre elles se distinguent par leur aire de distribution plus vaste et une variation plus importante: *T. rotundifolium* Schreb., *T. musimomum* Humb. et *T. huotii* Emb. & Maire.

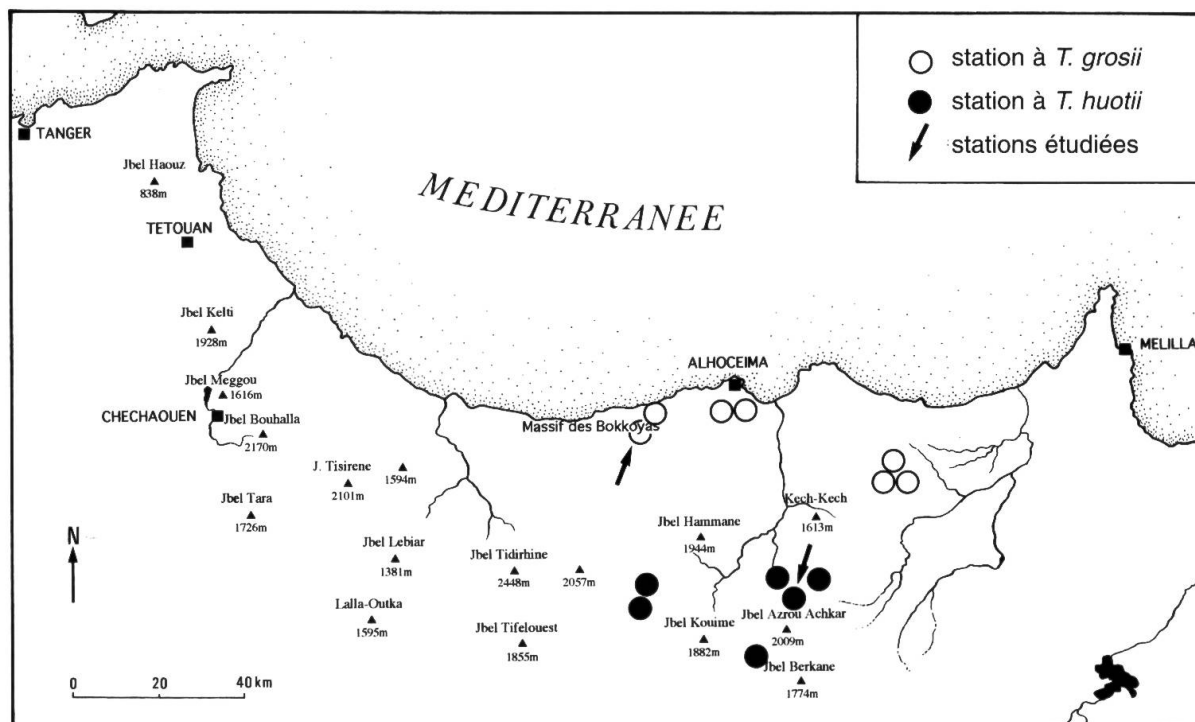


Fig. 1. – Localisation des différentes stations connues de *T. huotii* et de *T. grosii*.

La plus largement répandue, *T. rotundifolium*, atteint l'Espagne au nord. *T. musimonum* est endémique des hautes montagnes du Maroc, et *T. huotii* est limitée au massif rifain où elle ne présente que très peu de variations géographiques. Le Catalogue des plantes du Maroc (JAHANDIEZ & MAIRE, 1934: 617), repris par COHEN (1956: 61), énumère cependant deux variétés au sein de cette dernière:

- a. la var. *huotii*, des massifs montagneux compris entre 1000 et 1500 m (fig. 1);
- b. la var. *grosii* Font-Quer, dont l'aire plus vaste se situe exactement au nord de celle de la précédente, depuis le massif des Bokkoyas sur la côte méditerranéenne, où elle n'excède pas 500 m d'altitude, jusqu'aux environs du col de Tizi-Azza dans le massif du jbel Azrou Maheli à une quarantaine de kilomètres au sud-est d'Al-Hoceima, où elle approche 1000 m (fig. 1).

SAUVAGE & VINDT (1967: 418) pensent devoir traiter *T. grosii* au rang de petite espèce très voisine de *T. huotii*, mais "elle [leur] est encore insuffisamment connue pour qu'il [leur] soit possible de préciser davantage".

Pour notre part, nous avons été frappés par les caractères morphologiques (port, feuilles, bractées foliaires, inflorescences, fleurs et akènes) des échantillons rattachés à la var. *grosii*: ils diffèrent suffisamment, notamment par leurs bractées, de ceux de la var. *huotii* pour ne pouvoir être rapportés à l'espèce *T. huotii* lorsqu'on utilise la clé proposée par SAUVAGE & VINDT (1955). Nous avons donc recueilli un maximum d'informations pour pouvoir préciser le statut des différentes composantes de ce complexe afin de préparer l'étude de la phylogénie des taxons de la sous-section *Rotundifolia*.

Jusqu'aux conclusions nomenclaturales de cette étude, nous désignerons les taxons du complexe étudié selon la nomenclature en usage, soit *T. huotii* var. *huotii* et *T. huotii* var. *grosii*.

Notre étude a consisté à montrer les différences entre les variétés *grosii* et *huotii* concernant la morphologie végétative et florale, la morphologie et le pouvoir germinatif des graines, la caryologie, et la composition chimique des organes végétatifs (huiles essentielles, dérivés caféiques et flavonoïdes). Enfin les dates de floraison ont été notées en culture, sur une durée de deux ans, et différents croisements ont été effectués.

T. rotundifolium est une espèce beaucoup plus variable que *T. huotii*, mais manifeste beaucoup d'affinités avec elle. Son aire est bien plus étendue, mais peu éloignée: c'est la raison pour laquelle nous avons étendu certaines analyses à cette espèce, dans le but d'améliorer l'interprétation de nos résultats.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel

Les stations où ont été récoltées les deux variétés de *T. huotii* correspondent aux localités de leurs échantillons types, conservés à l'herbier MPU. La population de *T. rotundifolium* que nous avons choisi d'étudier vient du Haut-Atlas (Tizi-n-Test). Elle est très éloignée de l'aire de *T. huotii*, mais destinée à servir de témoin de référence à nos résultats, dans la mesure notamment où *T. rotundifolium* est l'espèce type de la sous-section *Rotundifolia*.

- La station de collecte de la var. *huotii* se situe à Tizi-Ouzli (Rif, fig. 1), à 1150 m d'altitude, dans l'étage bioclimatique semi-aride à hivers frais (BRIGNON & SAUVAGE, 1963), sur sol schisteux. *T. huotii* y est abondante, au sein d'une végétation dominée par quelques ligneux bas et arbres tels que *Ficus carica*, *Olea europaea*, *Nerium oleander*. On y rencontre en abondance *Echinops spinosus*, *Carlina involucrata* subsp. *involucrata*, *Ononis natrix*, *Scrophularia canina*, et l'endémique *Perralderia pau*.
- La station de collecte de la var. *grosii* se situe dans le jbel Timezzourhine (Bokkoyas, fig. 1), à 300 m d'altitude, dans l'étage bioclimatique semi-aride à hivers chauds, sur sol marno-calcaire. Il s'agit d'un reboisement de Pin d'Alep sur matorral à *Tetraclinis articulata*. *T. huotii* y est très abondant, accompagnée de *Stipa tenacissima*, *Satureja inodora*, *Cistus libanotis*, *Cistus albidus*, *Lavandula dentata*, *Chamaerops humilis*, *Phlomis caballeroi*, *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea*, *Calicotome infesta* subsp. *intermedia*, *Genista tricuspida*, *Ephedra altissima* et *Teucrium capitatum*.
- La station de collecte de *T. rotundifolium* se situe dans le Tizi-n-Test (Haut-Atlas), à 2060 m d'altitude, dans l'étage semi-aride à hivers froids, sur une falaise calcaire. *T. rotundifolium* est accompagnée de *Bupleurum spinosum*, ainsi que des endémiques marocaines *Retama dasycarpa*, *Ononis atlantica*, *Centaurea tananica* et *Erodium cossonii*.

2.2. Méthodes

Nous avons récolté les infrutescences de 30 individus de chacun des taxons; les graines de ces pieds mères ont été à l'origine de cultures en serre et en terrain d'expérimentation (50 individus par population) et cette descendance nous a permis:

- a. de disposer de matériel frais pour les études de morphologie végétative et florale,
- b. de réaliser le suivi phénologique côte-à-côte des deux variétés,
- c. d'effectuer des hybridations,
- d. de doser l'ADN nucléaire par cytométrie de flux,

- e. d'étudier la fluctuation de la teneur en composés chimiques afin d'évaluer leur éventuelle valeur taxinomique, en comparant les résultats des pieds mères à ceux de leur descendance.

2.2.1. Etude morphologique

2.2.1.1. Les feuilles, les bractées florales et les spicastes

Les caractères morphologiques les plus démonstratifs et les plus faciles à distinguer sont la forme des feuilles et des bractées florales ainsi que la densité en fleurs des spicastes. Les observations ont été réalisées sur des plantules en culture et sur des plantes adultes en milieu naturel.

L'élément de base de l'inflorescence est une grappe contractée (spicaste ou faux capitule). Le long de l'axe inflorescentiel principal, ces éléments se répartissent en une grappe définie plus ou moins complexe. La taille et surtout la forme des bractées qui axillent les fleurs au sein des spicastes fournissent un excellent caractère de distinction entre la var. *grosii* et la var. *huotii*.

Les observations ont été réalisées à la fois à partir des plantes de populations naturelles et de culture, tout au long de la période de floraison, et d'échantillons d'herbiers.

2.2.1.2. Le calice et les akènes

Les mesures de longueur (L) et de largeur (l) ont été faites sur les calices de 15 individus mères par population à raison de trois répétitions par individu, et donc sur du matériel sec. Dans la sous-section *Polium*, après fécondation, le calice referme les dents des sépales sur la corolle et les akènes. Dans la sous-section *Rotundifolia* au contraire, les dents des sépales divergent après la fécondation et laissent échapper la corolle desséchée et les akènes. Dans l'ignorance du sexe et des dimensions des fleurs, nous nous sommes donc limités à des mesures de calices.

Les mêmes individus mères ont été utilisés à mesurer la longueur (L) et la largeur (l) des akènes; trois répétitions par individu ont été effectuées. La comparaison de la forme des calices et des akènes utilise le rapport L/l, qui mesure leur allongement, tandis que la comparaison de leur taille utilise le cube de la longueur L, qui permet d'estimer leur volume.

2.2.1.3. La corolle.

La comparaison des fleurs nous a amenés à mettre au point une méthode de schématisation du profil des corolles sous forme d'un "squelette floral" réduit à des segments dont les longueurs et les angles qu'ils forment entre eux nous semblent de bons caractères diagnostiques (EL OUALIDI, 1991).

La figure 2 explicite les conventions de schématisation adoptées pour déterminer les extrémités des segments et mettre en évidence les angles utiles (EL OUALIDI, 1991). Elle montre également comment ont été réalisées les vues de face schématiques des corolles, destinées notamment à mettre en évidence l'écartement des lobes latéro-postérieurs, le degré d'individualisation des lobes latéraux et la position des anthères par rapport à la corolle.

Seule la var. *grosii* est gynodioïque. Nous avons donc choisi de réaliser ces schémas à la fois sur des fleurs femelles et sur des fleurs hermaphrodites. Sur les fleurs hermaphrodites, les observations ont toutes été prises au même stade d'évolution (stade mâle: style recourbé vers

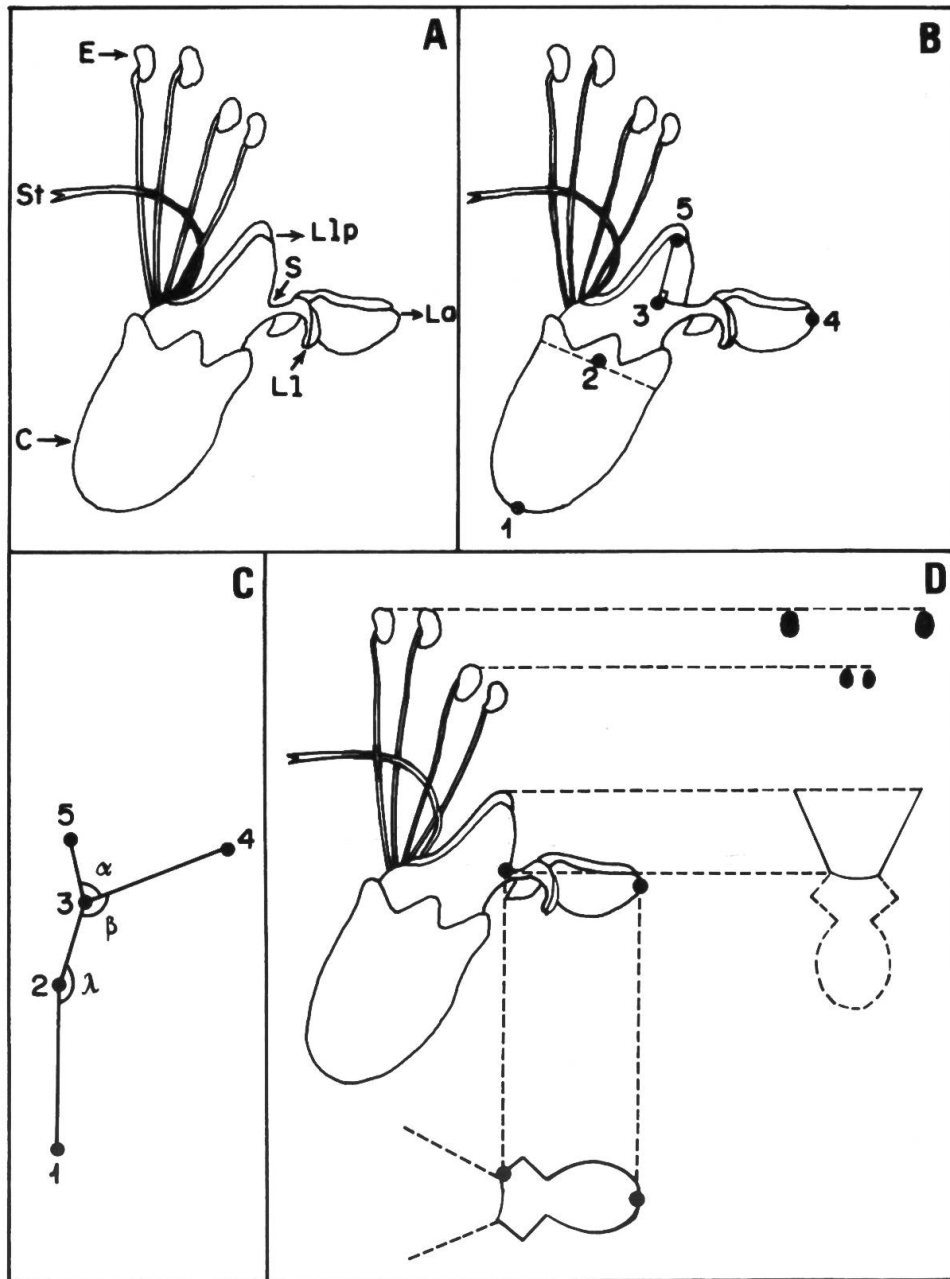


Fig. 2. – Explication des conventions de schématisation adoptées pour déterminer les extrémités des segments et mettre en évidence les angles utiles.

Llp: lobes latéro-postérieurs; **La:** lobe antérieur; **Ll:** lobes latéraux; **E:** étamines; **St:** style; **C:** calice; **S:** intersection entre Llp et Ll sur la projection; **1:** pointe basale du calice; **2:** point médian de la ligne basale des dents du calice; **3:** point où la bissectrice des Llp et S font un angle droit; **4:** pointe du lobe antérieur; **5:** extrémité supérieure des Llp.

l'arrière, ces fleurs étant protandres). Les fleurs ont été prélevées dans les populations expérimentales représentatives des populations d'origine.

2.2.1.4. *Le port et la phénologie*

Nous avons noté les différences essentielles, en comparant les différentes étapes de la croissance et du développement chez les deux variétés, cultivées côte-à-côte en terrain d'expérimentation depuis le repiquage des jeunes germinations jusqu'à la floraison.

2.2.2. *Etude au microscope électronique à balayage*

2.2.2.1. *La surface du péricarpe de l'akène*

Les échantillons d'akènes ont été prélevés sur des populations naturelles. Nous avons vérifié leur état (maturité et propreté) avant de les utiliser. Les akènes des deux variétés ont été comparés entre eux et à ceux de *T. rotundifolium*.

La métallisation des akènes a été faite à l'or, avant l'observation au microscope électronique à balayage.

2.2.2.2. *L'indument des feuilles végétatives et des fleurs*

Par indument (ou trichome), nous désignons l'ensemble des poils tecteurs ou glanduleux. Les observations ont été réalisées sur des feuilles et fleurs fraîches, prélevées sur des axes végétatifs provenant de plantes de culture. Avant de passer à leur métallisation, nous avons déshydraté les organes frais par deux méthodes différentes: (1) déshydratation progressive; (2) fixation des feuilles fraîches dans le réactif FAA (EL OUALIDI, 1991).

Dans les deux cas, nous appliquons aux échantillons le point critique, qui permet de déshydrater définitivement les tissus sans les altérer. L'usage nous a révélé que la première méthode semble mieux adaptée aux *Teucrium* que nous avons étudiés (EL OUALIDI, 1991).

La terminologie concernant cette partie est empruntée à BARTHLOTT (1981) et BEHNKE (1984).

2.2.3. *Etude de la germination*

Après une période de stockage de quelques mois au sec et à température ambiante, les graines avaient toutes vraisemblablement atteint le même degré de maturité physiologique. Deux tests de germination ont été effectués.

- a. Un lot de 300 graines issues de dix pieds mères, à raison de 30 graines en moyenne par individu, a été semé. Les conditions de mise à germination sont les suivantes:
 - récolte: var. *grosii* (9/7/88), var. *huotii* (9/8/89);
 - semis: var. *grosii* (15/2/90), var. *huotii* (15/2/90);
 - aucun prétraitement n'a été préalablement appliqué aux semences au cours de cette période de post-maturation;

- le semis consiste à placer les akènes dans des boîtes de Pétri tapissées de coton hydrophile, surmonté de papier filtre régulièrement humidifié;
 - l'incubation est de 30 j., en étuve obscure à 25°C;
 - les prélèvements ont été effectués toutes les 24 heures.
- b.** A la suite du faible taux de germination obtenu chez la var. *huotii*, nous avons effectué un deuxième test dans d'autres conditions et sur de nouveaux akènes issus des mêmes individus:
- un lot de 890 akènes issus de 18 individus mères, à raison de 50 akènes en moyenne par individu (pour la var. *grosii*) et un lot de 654 akènes issus de 18 individus mères, à raison de 30 akènes en moyenne par individu (pour la var. *huotii*) ont été constitués;
 - ces akènes ont subi une stratification de 40 jours à 2°C;
 - ensuite, les akènes ont été mis à l'étuve obscure à 25°C, pendant 30 jours, afin de comparer le comportement germinatif avec et sans prétraitement au froid.

Cet essai de prétraitement est justifié par le fait que la var. *huotii* vit dans l'étage bioclimatique semi-aride à hivers frais, contrairement à la var. *grosii* qui vit dans l'étage semi-aride à hivers chauds.

2.2.4. Essais d'hybridation

L'hybridation entre la var. *huotii* et la var. *grosii* s'est révélée très difficile à réaliser pour deux raisons. D'une part, la var. *huotii* n'était pas en fleurs la première année, lorsque nous avons entrepris les tests d'hybridation. D'autre part, les anthèses des deux taxons ne se chevauchent pas, en raison d'un décalage phénologique d'un bon mois. Il a donc fallu isoler quelques individus de la var. *grosii* dans une serre pas trop ensoleillée afin de prolonger leur période de floraison.

Chez les *Teucrium*, la fertilité femelle individuelle est déterminée génétiquement (EL OUALIDI, 1991). Pour une dizaine d'individus de chaque espèce, nous avons donc procédé de la manière suivante sur chaque individu:

- (1) des inflorescences témoins ont été laissées en libre pollinisation en plein air;
- (2) nous avons pollinisé manuellement différents spicastes du même individu, soit par le pollen du même taxon, soit par celui d'un taxon différent;
- (3) le taux d'autocompatibilité a été déterminé par autopollinisation manuelle.

Les fleurs soumises à la pollinisation manuelle ont été maintenues à l'abri des insectes et pollinisées au fur et à mesure qu'elles arrivaient au stade femelle, mais non castrées. Les différents spicastes ont été récoltés à la fructification.

Les résultats des pollinisations libres permettent d'évaluer la fertilité des différents individus utilisés. La comparaison entre les pollinisations libres et manuelles permet d'évaluer l'efficacité de ces dernières.

La détermination du taux d'autocompatibilité permet d'analyser les résultats de croisements éventuels entre individus hermaphrodites.

L'exploitation de l'ensemble de ces résultats nous a donné une bonne estimation de la production de graines par hybridation. Il reste à tester la viabilité des graines obtenues et les stérilités mâle et femelle des individus correspondants.

2.2.5. Dosage de l'ADN nucléaire par cytométrie de flux

La cytométrie de flux (CMF) est une technique d'analyse et de tri cellulaire et microcellulaire. Elle permet d'analyser, sur du matériel frais, le contenu d'ADN nucléaire et d'en évaluer assez rapidement une quantité moyenne par noyau et par individu. Cette technique a donc l'avantage de trier et d'analyser, d'une manière grossière mais rapide, un grand nombre de noyaux par individu et de mettre en évidence des différences caryologiques au sein d'une même espèce ou encore d'un clone d'une même population (MICHAELSON & al., 1991). Ce n'est que récemment que la cytométrie de flux a été utilisée dans le domaine végétal et notamment sur du pollen vivant, afin de détecter les diplogamètes du pollen (MACEIRA, 1990; BINO & al., 1990) ou les hybrides (VAN TUYL & al., 1989).

Grâce à cette technique, nous avons pu évaluer la fluctuation d'ADN à l'intérieur de nos populations. L'étude du caryotype au microscope photonique nous a permis ensuite de faire la part entre les causes qualitatives et quantitatives de cette fluctuation. En général, au sein d'une bonne espèce, il existe une forte corrélation entre la variation de la quantité d'ADN et la variation du nombre de chromosomes (BENNETT, 1987).

Les noyaux extraits des feuilles de jeunes plantes selon la méthode de GALBRAITH & al. (1983) sont perméabilisés par du triton puis colorés à l'iodure de propidium.

La quantité d'ADN est déterminée à l'aide d'un ortho-cyto-fluorographe 50H, équipé d'un laser à argon de 250 mW, 488 nm, Informatique MCA 3000 (Brucker, Wissembourg).

Nous avons analysé le contenu d'ADN de noyaux extraits (l'événement est en moyenne de 500 noyaux/individu) des tissus somatiques de chaque individu (en moyenne 25 plantules par population).

2.2.6. Etude caryologique

Les graines utilisées sont issues de milieux naturels. Les apex des jeunes germinations, fixées à l'alcool acétique, sont ensuite traitées par la méthode du squash à l'orcéine acétique.

Les jeunes racines fixées pour cette étude proviennent d'une dizaine d'individus de la var. *huotii* et d'autant de la var. *grosii*. 76 racines de la var. *grosii* et 50 racines de la var. *huotii* ont été préparées et examinées au microscope photonique.

Nous nous sommes limités à analyser un nombre restreint de plaques, dans la mesure où cette technique, très fine mais longue, a été complétée par le dosage d'ADN par cytométrie de flux. En l'occurrence, il est ainsi possible de savoir assez rapidement s'il y a ou non une fluctuation significative avant d'effectuer une étude plus fine en microscopie photonique.

2.2.7. Etude chimique

2.2.7.1. Les principaux composés des huiles essentielles

Deux échantillons d'un mélange d'une vingtaine d'individus chacun ont été prélevés respectivement dans les deux populations. Feuilles et fleurs sont conservées au sec et à température ambiante. La distillation est effectuée sur le mélange feuilles-fleurs, débarrassé des tiges, à l'aide de l'appareillage préconisé par la Pharmacopée Française (1991) pour le calcul du rendement en huiles essentielles des plantes aromatiques. Les huiles essentielles, décantées, sont séchées sur du Na₂SO₄ anhydre et conservées au frais dans des flacons ambrés.

L'analyse est effectuée en chromatographie en phase gazeuse, couplée à la spectrométrie de masse (ALLAIN & al., 1994). Les spectres de masses sont réalisés par impact électronique à 70 eV et leur identification est réalisée par recherche informatisée dans la spectrothèque NBS 43K, selon le logiciel PBM.

2.2.7.2. Les dérivés caféiques et les flavonoïdes

Les dérivés caféiques, ou esters hétérosidiques de l'acide caféique, sont des molécules polyphénoliques qui ne se différencient que par la nature de leurs sucres et la position des liaisons osidiques. Ils ont été isolés (ANDARY, 1976), identifiés et étudiés chez beaucoup de familles proches des *Labiatae* (ANDARY & al., 1984).

Les échantillons étudiés proviennent soit de plantes de culture, soit de populations naturelles. Nous nous sommes donc assurés de la bonne stabilité de la présence de ces composés au sein d'une population.

La méthode analytique utilisée est détaillée par ANDARY & al. (1988b). Il s'agit d'une chromatographie unidimensionnelle d'extraits végétaux sur couche mince de cellulose. Les chromatoplaques sont développées indépendamment dans deux solvants de migration, d'actions complémentaires. La révélation par vaporisation d'un réactif approprié rend les composés phénoliques étudiés fluorescents lorsqu'on expose les plaques à la lumière ultra-violette.

Dans la présente étude, nous tenterons de trouver des marqueurs chimiques parmi certains composés phénoliques afin de les exploiter sur le plan systématique comme cela a été fait, par exemple, chez les genres *Plantago* et *Teucrium* (ANDARY & al., 1988a, 1988b) et chez le genre *Fedia* (XENA de ENRECH, 1987).

3. Résultats

3.1. Etude morphologique

3.1.1. Les feuilles, les bractées florales et les spicastes

Le limbe des feuilles végétatives est subcirculaire ou subovale à base arrondie ou subarrondie, nettement pétiolé, chez la var. *huotii*; il est oblong-lancéolé à base cunéiforme et légère-

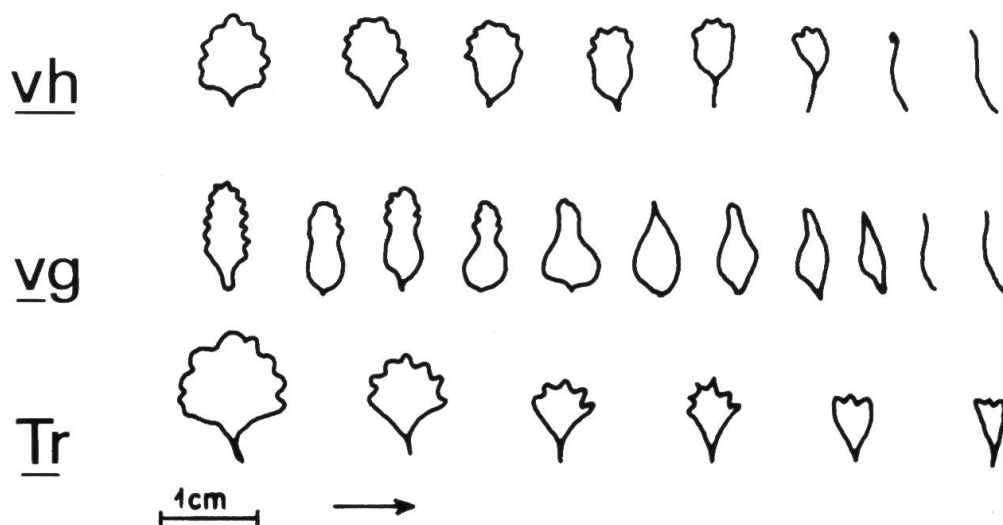


Fig. 3. – Evolution morphologique de la bractée au sein d'une grappe de fleurs, allant de la dernière feuille végétative à la dernière feuille florale, chez *T. huotii*; *T. grosii* et *T. rotundifolium*. **vh**: *T. huotii*; **vg**: *T. grosii*; **Tr**: *T. rotundifolium*.

Espèces	Stations	Long. (mm)		larg. (mm)		Long/larg		L ³
		Calice	Akène	Calice	Akène	Calice	Akène	Akène
<i>T. huotii</i> var. <i>grosii</i>	Bokkoyas	6.74±0.36	1.31±0.08	2.33±0.20	0.82±0.06	2.91	1.60	2.25
<i>T. huotii</i> var. <i>huotii</i>	Tizi-Ouzli	6.58±0.64	1.70±0.09	2.92±0.36	1.06±0.07	2.29	1.60	4.91
<i>T. rotundifolium</i>	Tizi-n-Test	8.15±0.82	2.32±0.16	3.15±0.30	1.53±0.14	2.61	1.52	12.49

Tableau 1. – Comparaison de la taille et de la forme du calice et de l'akène, entre *T. huotii*, *T. grosii* et *T. rotundifolium* (populations naturelles). L: longueur du calice; l: largeur maximale du calice; L/l estime la forme du calice et de l'akène; L³ estime le volume de l'akène.

ment pétiolé chez la var. *grosii* (fig. 3). La présence d'un pétiole, partagée avec *T. rotundifolium*, est l'un des caractères qui différencient la sous-section *Rotundifolia* de la sous-section *Polium*.

La figure 3 montre que, chez la var. *grosii*, les bractées, à peine crénelées dans la partie terminale et très larges à la base, diffèrent davantage des feuilles végétatives que chez la var. *huotii*, dont les bractées s'élargissent plutôt au sommet, comme chez *T. rotundifolium*.

Enfin, il faut noter que les spicastes de la var. *grosii* sont plus denses que ceux de la var. *huotii* et de *T. rotundifolium*.

3.1.2. Le calice et les akènes

Le tableau 1 donne les moyennes et les écarts-types des mesures réalisées dans les trois populations. Nous remarquons que le calice de la var. *grosii* a une forme bien différente de celui de la var. *huotii*, alors que la longueur de cet organe ne diffère nettement que chez *T. rotundifolium*.

La var. *huotii* produit des akènes au moins deux fois plus volumineux que ceux de la var. *grosii*, et ceux de *T. rotundifolium* sont à leur tour plus de deux fois plus volumineux que ceux de la var. *huotii*. La taille de l'akène semble être un caractère diagnostique, qui permet de différencier la var. *huotii* de la var. *grosii*.

3.1.3. La corolle

La figure 4 montre une grande similitude concernant la taille relative des pièces florales à l'intérieur des fleurs des différents taxons étudiés; il faut notamment remarquer la grande dimension des lobes latéro-postérieurs (segment 3-5), qui sont de la même hauteur que les étamines (point "5" à la hauteur des anthères). Il existe aussi une similitude entre les lobes latéraux, grands et bien individualisés.

La figure 4 montre en revanche une grande différence au niveau de l'angle formé par les lobes latéro-postérieurs et le lobe antérieur: l'angle a de la var. *huotii* et de *T. rotundifolium* est nettement supérieur à celui de la var. *grosii*; en fait c'est le lobe antérieur qui s'incline plus vers le bas chez la var. *huotii* (fig. 4; a, b, d). Nous remarquons aussi que, chez la var. *grosii*, l'angle a ne change pas en fonction du sexe de la fleur; c'est tout le limbe de la corolle qui se trouve poussé vers l'avant par les étamines et c'est donc l'angle l qui diminue chez les fleurs hermaphrodites (fig. 4; b). A ce propos, rappelons que nous n'avons noté d'individus femelles ni chez la var. *huotii*, ni chez *T. rotundifolium*.

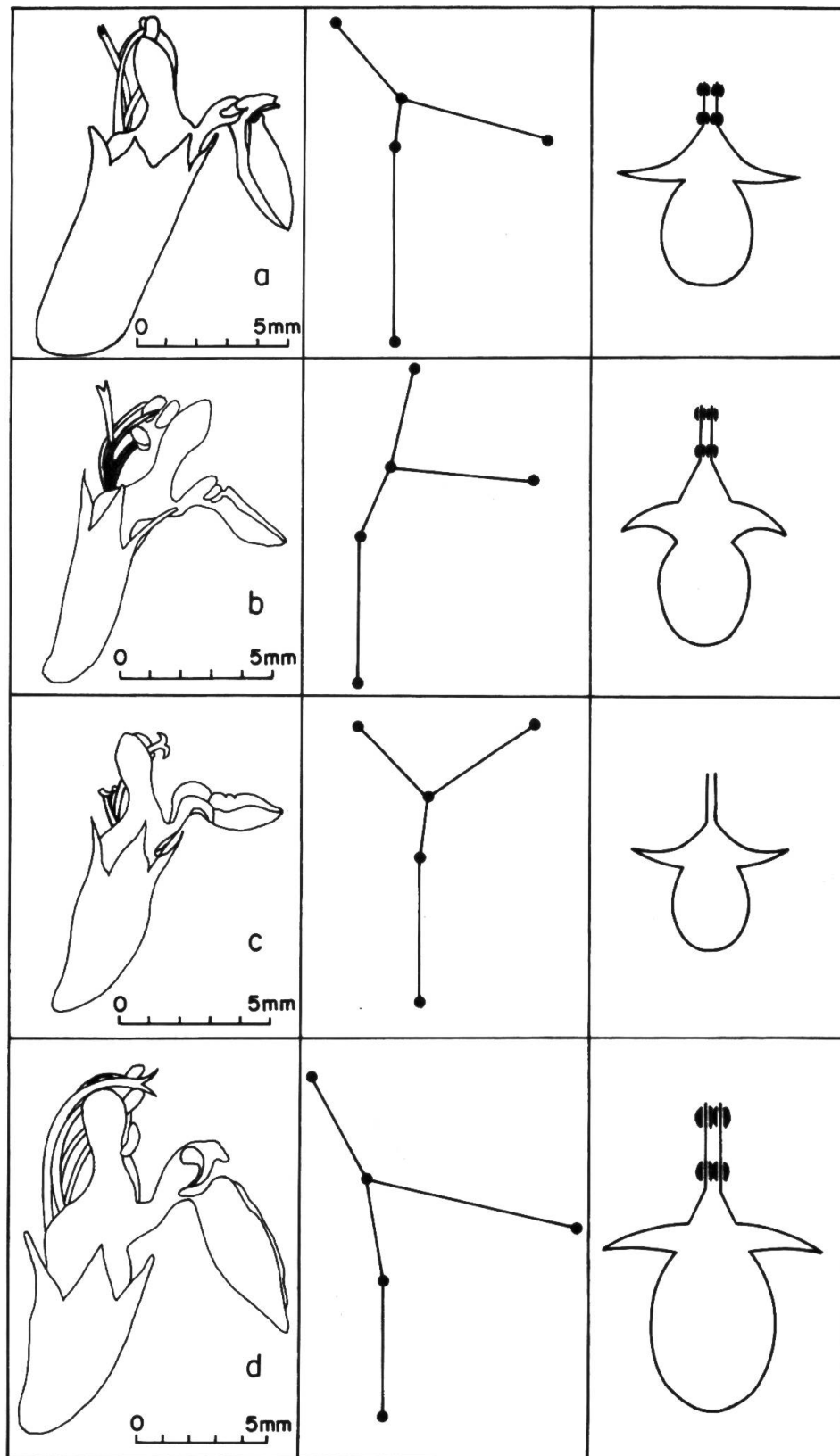


Fig. 4. – Morphologie comparée des corolles. **a:** *T. huotii*; **b:** *T. grosii* (hermaphrodite); **c:** *T. grosii* (femelle); **d:** *T. rotundifolium* (hermaphrodite).

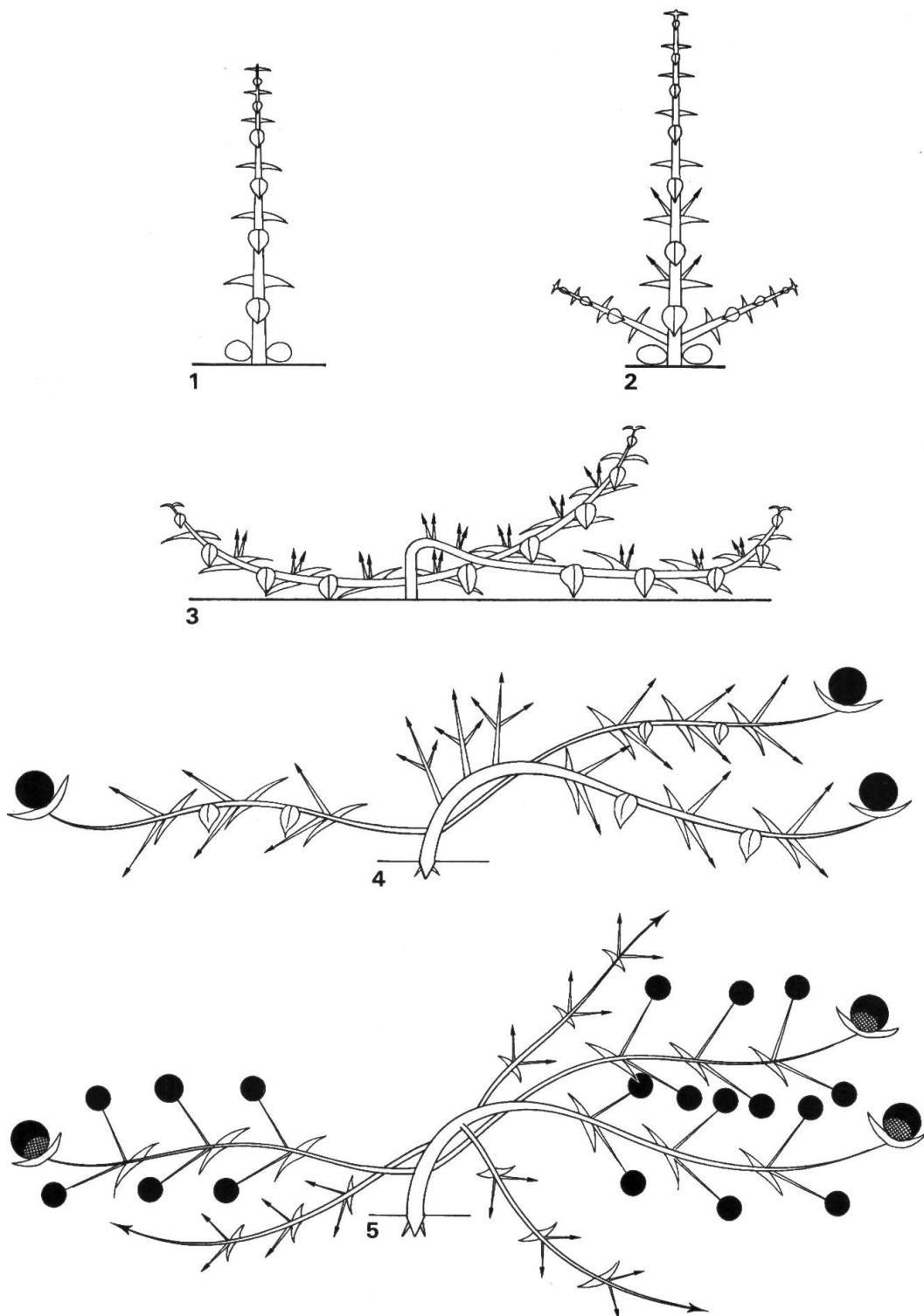


Fig. 5a. – Différents stades de la dynamique de croissance chez la jeune plante de *T. grosii*. 1: plante de 5 semaines; 5: plante de 6 mois (1^{re} inflorescence)

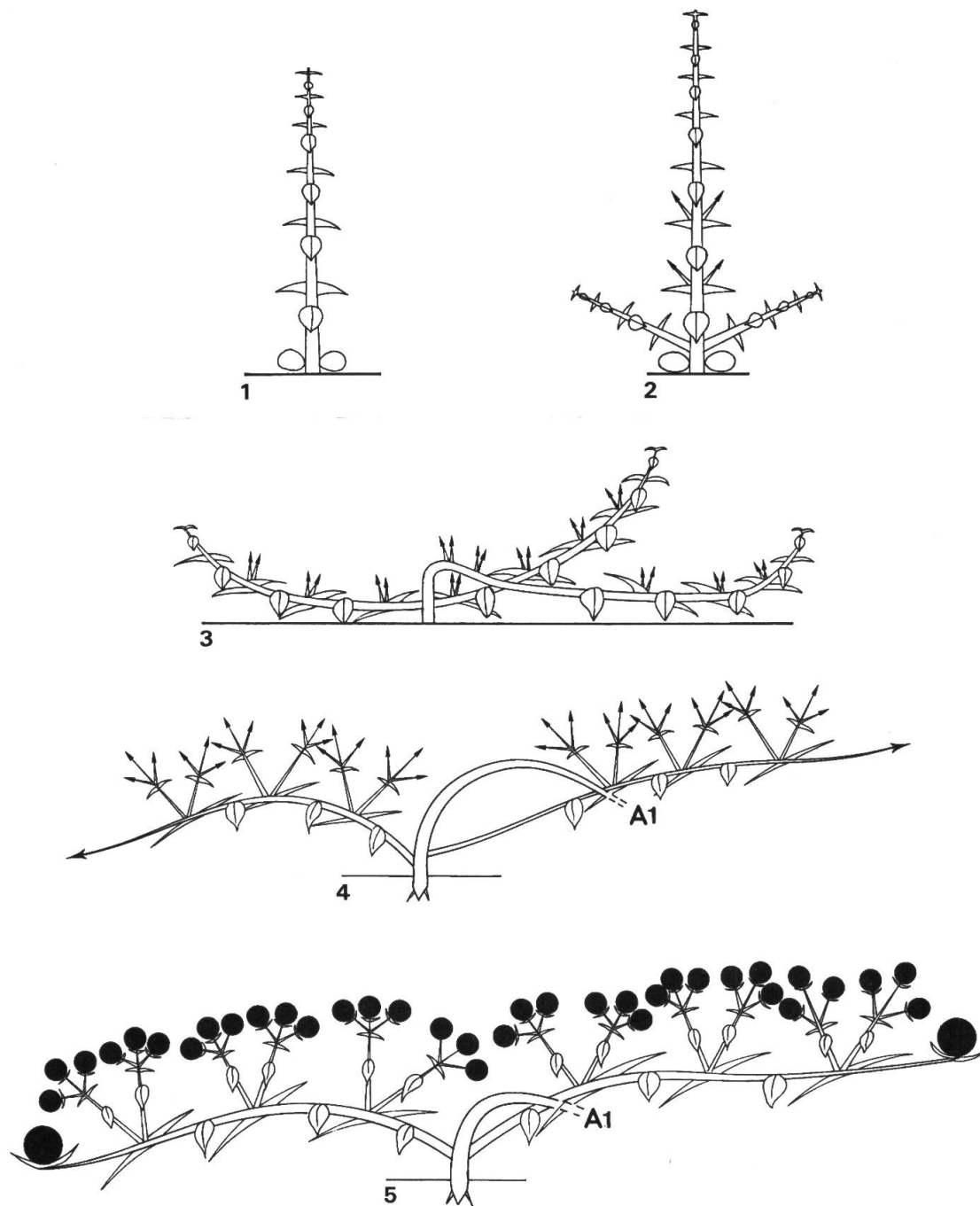


Fig. 5b. – Différents stades de la dynamique de croissance chez la jeune plante de *T. huotii*. **1**: plante de 5 semaines; **5**: plante de 18 mois (1^{re} inflorescence). **A1** présente le même développement que les deux autres axes, pour des raisons pratiques il n'est pas représenté sur cette figure.

3.1.4. Le port et la phénologie

Teucrium huotii, aussi bien dans sa variété type que dans sa var. *grosii*, est un petit ligneux à port prostré en raison du caractère non autoportant de ses axes végétatifs. L'axe principal s'affaisse en effet rapidement, de sorte que la dominance apicale s'atténue et que la ramification axillaire se développe.

Les principales observations recueillies sont les suivantes.

- a. Chez la var. *grosii*, la croissance est rapide et la floraison survient dès la première année (6 mois entre les stades 1-5, fig. 5a), ce qui est exceptionnel chez la var. *huotii*.
- b. La vigueur végétative est plus importante chez la var. *huotii*.
- c. Au stade adulte, la var. *huotii* fleurit un mois après la var. *grosii*. Ce décalage phénologique, noté à la fois en milieu naturel, en conditions contrôlées et en terrain d'expérimentation, est donc génétiquement déterminé.
- d. Les axes florifères forment des entre-noeuds plus longs chez la var. *grosii*, de sorte que la densité du feuillage est moindre, tant dans la partie végétative qu'inflorescentielle (préfeuilles et bractées) et les inflorescences plus espacées (fig. 5a et 5b; 4, 5).
- e. Les axes secondaires et tertiaires sont prostrés chez la var. *grosii* et dressés chez la var. *huotii* (fig. 5a et 5b, 5). Ce dernier point est celui qui caractérise le mieux les deux types sur le plan végétatif.
- f. Enfin, il faut noter que le mode de croissance de la var. *huotii* est similaire à celui de *T. rotundifolium* (ce point n'a pas été approfondi, faute d'avoir pu maintenir cette espèce en culture).

Pour des raisons d'encombrement de dessin, A1, dont le développement est identique aux autres axes n'a pas été représenté sur la figure 5b.

3.2. Etude au MEB

3.2.1. La surface du péricarpe de l'akène

La figure 6 montre très nettement les différences qui existent entre la var. *huotii* (fig. 6; 1) et la var. *grosii* (fig. 6; 2). La surface des akènes de la var. *huotii* est presque lisse avec des concavités à peine marquées, séparées par des crêtes formées d'une seule rangée de cellules (fig. 6; 1b-1c).

En revanche, la var. *grosii* (fig. 6; 2a, 2b, 2c), plus proche de *T. rotundifolium* (fig. 6; 3a, 3b, 3c), présente une ornementation primaire marquée par des concavités bien plus profondes, séparées par des crêtes épaisses formées de plusieurs rangées de cellules.

3.2.2. L'indument des feuilles végétatives et des fleurs

La figure 7 montre des différences nettes entre les taxons étudiés. La face supérieure des feuilles de la var. *grosii* porte beaucoup plus de poils glanduleux, sessiles et pédicellés (fig. 7; 1, 2), et des poils tecteurs pluricellulaires beaucoup moins longs que la var. *huotii* (fig. 7; 7, 8). En revanche, la face inférieure est identique pour les trois taxons (fig. 7; 4, 5, 6).

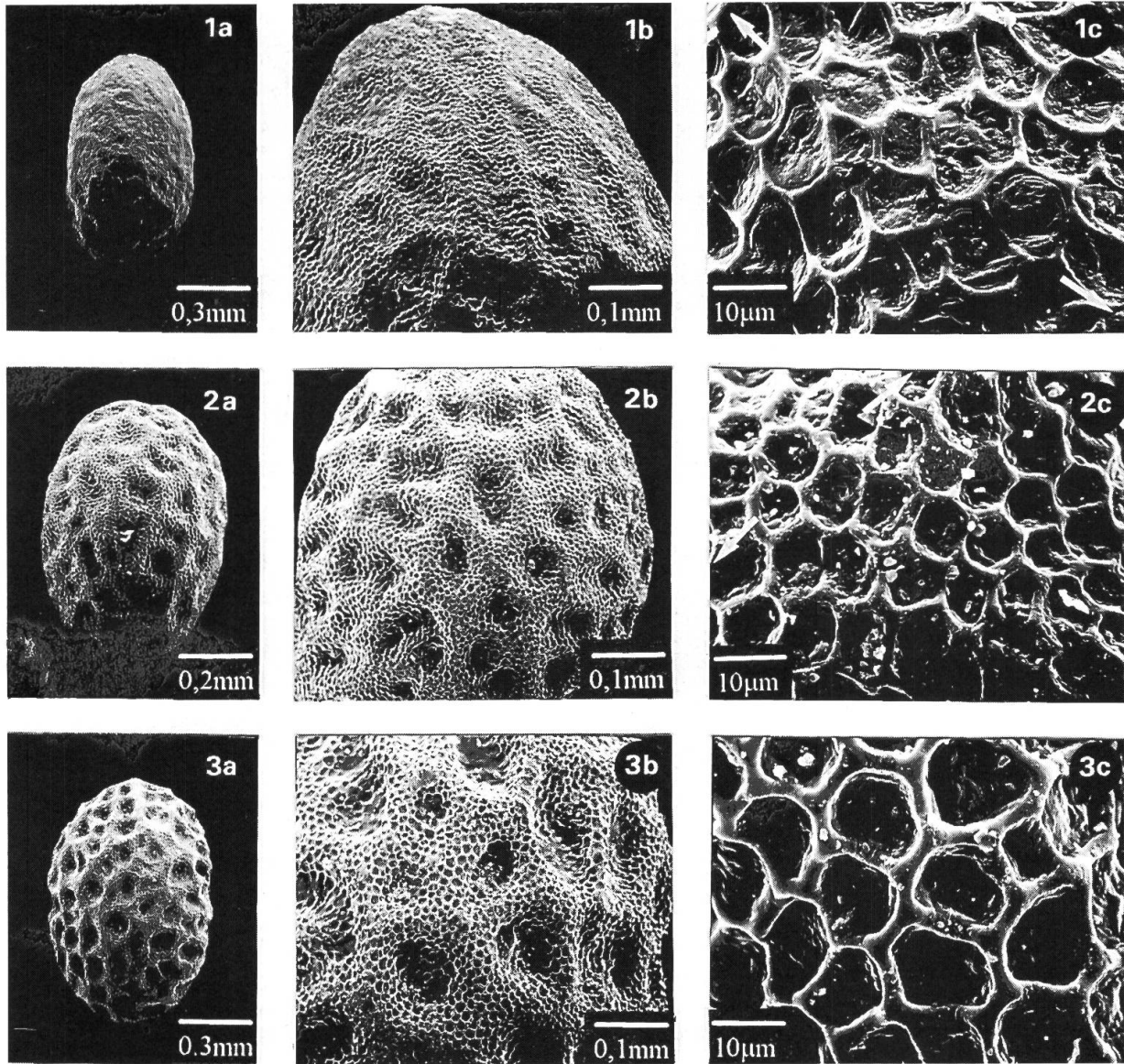


Fig. 6. – Comparaison de l'ornementation de la surface du péricarpe des akènes en microscopie électronique à balayage, chez 1: *T. huotii*; 2: *T. grosii*; 3: Type *T. rotundifolium*-*T. musimonum*. Les flèches sur les prises de vue montrent la position de la crête.

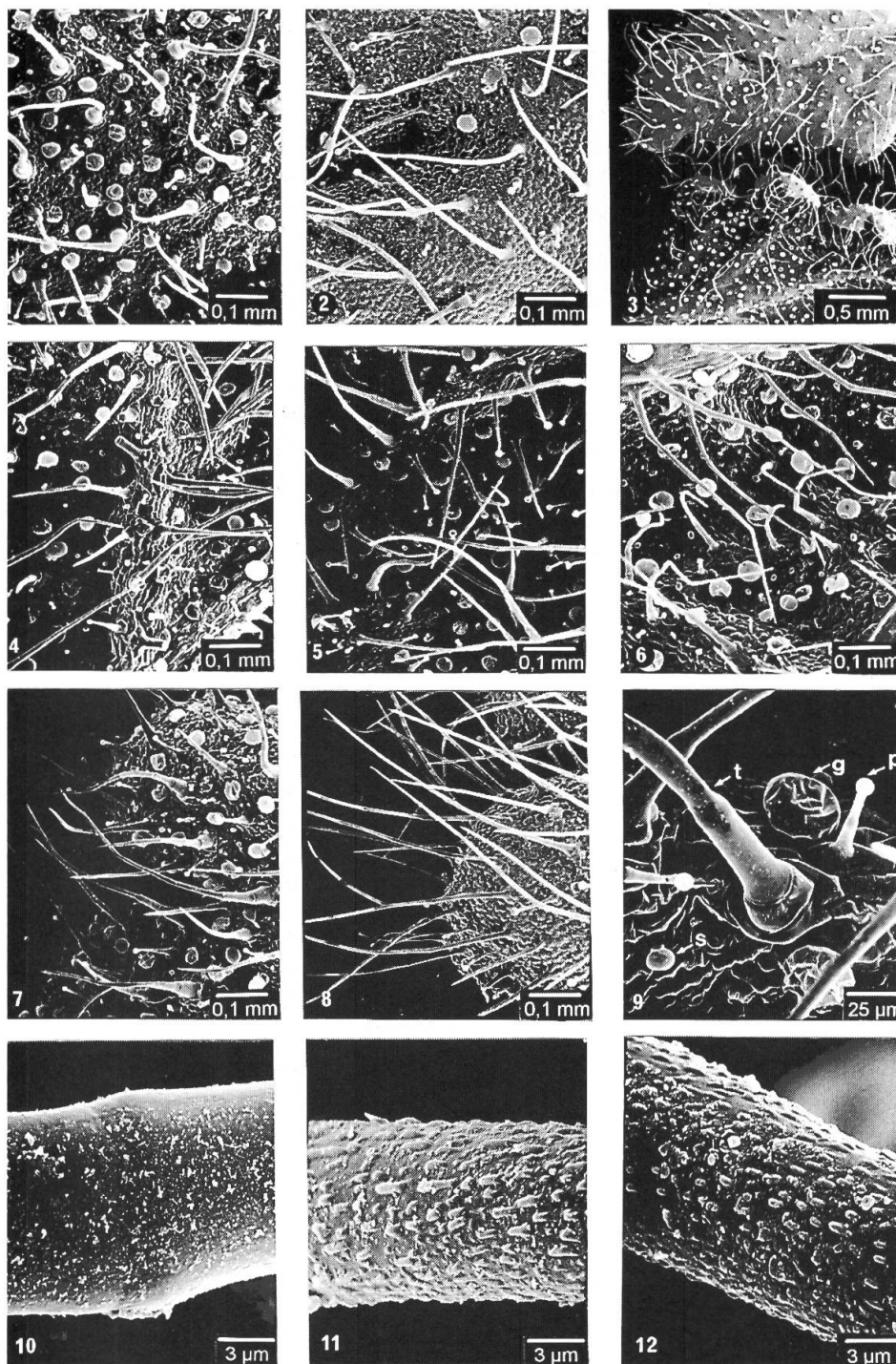


Fig. 7. – Comparaison de l'indument des feuilles entre *T. grosii* (1, 4, 7, 9, 10) *T. huotii* (2, 5, 8, 11) et *T. rotundifolium* (3, 6, 12). **1**: face supérieure de la feuille; **2**: face supérieure de la feuille; **3**: face inférieure et face supérieure; **4**: face inférieure de la feuille; **5**: face inférieure de la feuille; **6**: face inférieure de la feuille; **7**: face supérieure de la feuille (extrémité des lobes); **8**: face supérieure de la feuille (extrémité des lobes); **9**: face inférieure de la feuille (poil simple pluricellulaire lisse); **10**: poil tecteur de la face inférieure de la feuille (poil simple pluricellulaire à micropapilles); **11**: poil tecteur de la face inférieure de la feuille (poil simple pluricellulaire à micropapilles); **12**: poil tecteur de la face inférieure de la feuille (poil simple pluricellulaire à micropapilles). **t**: poil tecteur pluricellulaire simple; **p**: poil glanduleux pluricellulaire, unisériel, pédicellé et capité; **s**: poil glanduleux unicellulaire et légèrement pédicellé; **g**: poil glanduleux pluricellulaire (4 cellules) et sessile.

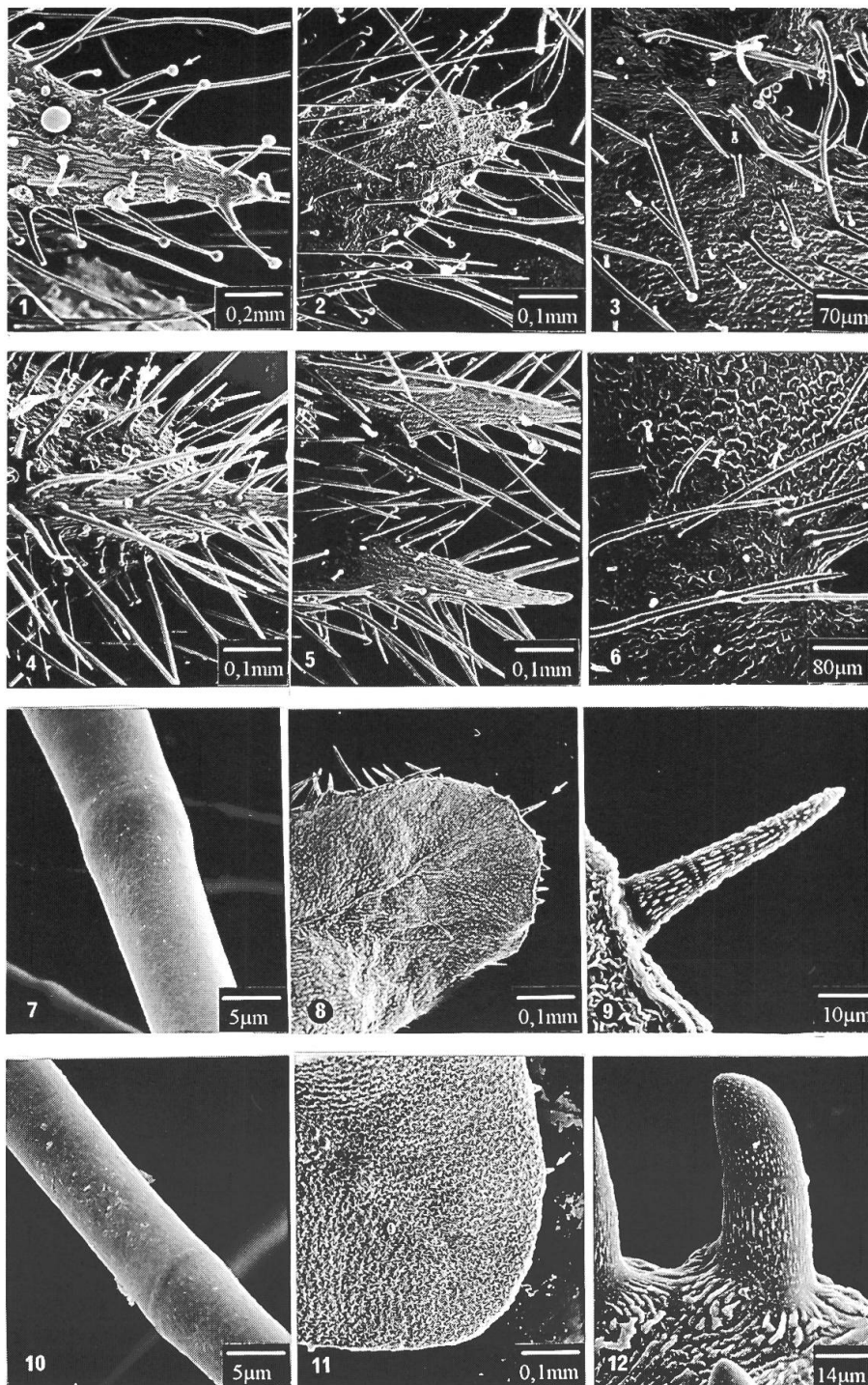


Fig. 8. – Comparaison de l'indument des fleurs entre *T. grosii* (1, 2, 3, 7, 8, 9) et *T. huotii*. (4, 5, 6, 10, 11, 12). **1**: face externe des dents du calice; **2**: face interne des dents du calice; **3**: face interne du tube du calice; **4**: face externe des dents du calice; **5**: face interne des dents du calice; **6**: face interne du tube du calice; **7**: poil tecteur (lisse) de la face externe du calice; **8**: face interne du lobe latéro-postérieur de la corolle; **9**: poil tecteur pluricellulaire, à micropapilles, de la bordure du lobe latéro-postérieur de la corolle; **10**: poil tecteur (lisse) de la face externe du calice; **11**: face interne du lobe latéro-postérieur de la corolle; **12**: poil tecteur court pluricellulaire, subconique, à micro-papilles, du lobe latéro-postérieur de la corolle.

Par ailleurs, les poils tecteurs de l'indument foliaire de la var. *grosii* sont lisses, contrairement à ceux de la var. *huotii* dont la cuticule est couverte de micropapilles (fig. 7; 10, 11). Notons enfin que la var. *huotii* présente le même type d'indument foliaire que *T. rotundifolium* (fig. 7; 2, 3, 11, 12).

La figure 8 permet de comparer les faces externes et internes des dents du calice et les lobes latéro-postérieurs: les dents du calice de la var. *grosii* portent moins de poils tecteurs que ceux de la var. *huotii* et présentent des poils glanduleux (pluricellulaires et simples) plus longs (fig. 8; 1, 2, 4, 5). La face interne du tube du calice (fig. 8; 3, 6) ne semble présenter aucune différence quantitative ni qualitative.

Contrairement à la face externe de la feuille, les poils tecteurs du calice sont dépourvus de micropapilles, aussi bien chez la var. *grosii* que chez la var. *huotii* (fig. 8; 7, 10).

Nous n'avons pas noté de différences majeures concernant la corolle, à l'exception de la pilosité du lobe latéro-postérieur. Chez la var. *grosii* (fig. 8; 8, 9), ce lobe est cilié à la pointe, alors que chez la var. *huotii* il l'est sur la bordure interne et latérale (fig. 8; 11, 12). Ces poils tecteurs localisés sont plus courts, subconiques et couverts de micropapilles moins saillantes.

Bien entendu, ces résultats ont été confirmés sous la loupe ou le microscope photonique, sur du matériel frais ou fixé à l'alcool dilué. Nous avons ainsi pu tester la constance de ces caractères, luxe que nous n'aurions pas pu nous permettre en MEB.

3.3. Etude de la germination

La figure 9 montre les paires de courbes de germinations cumulées des deux variétés: vg_1 - vh_1 (vitesses de germination de la var. *grosii* et de la var. *huotii* sans prétraitement) et vg_2 - vh_2 (avec prétraitement). Nous remarquons que le froid n'influe que sur le taux de germination de la var. *grosii*, et non sur sa vitesse estimée par le coefficient de vélocité de KOTOWSKY (SCOTT & al., 1984):

$$CV = \left[\frac{\sum Ni}{\sum Ni \cdot Ti} \right]$$

Ni = nombre de graines germées le jour i ; Ti = nombre de jours après le semis; le CV est exprimé en j^{-1} ; soit $CV(vg_1) = 8.77 \% j^{-1}$ et $CV(vg_2) = 9.46 \% j^{-1}$. En revanche le taux de germination diminue de moitié à la suite d'un prétraitement au froid (81.19 % contre 41.79 %).

Chez la var. *huotii*, 8.86 % des akènes ont germé à la fin de la stratification. Cela représente au total un tiers des akènes germés après passage à l'étuve obscure. Les taux de germination sont sensiblement différents entre vh_1 et vh_2 (16.66 % contre 23.08 %). En revanche, le prétraitement a augmenté la vitesse d'une manière significative: elle est passée de $CV(vh_1) = 5.09 \% j^{-1}$ à $CV(vh_2) = 21.07 \% j^{-1}$. Si nous ajoutons toutes les informations recueillies au cours des tests effectués avant traitement au froid, nous pouvons résumer les résultats comme suit:

- la var. *huotii* n'a que très peu germé à l'étuve obscure (25°C), et du tout ni après scarification, ni à la lumière naturelle (T° ambiante), ni à la lumière artificielle (20°C). Ce pourcentage de germination en 30 jours est de 16.66 % contre 81.19 % pour la var. *grosii*;
- en revanche, la var. *grosii* ne germe pas du tout au froid (2°C) alors que la var. *huotii* semble mieux y réagir.

Quant aux résultats des tests germinatifs de *T. rotundifolium*, ils ont été effectués sur un nombre trop restreint d'akènes pour être pris en considération.

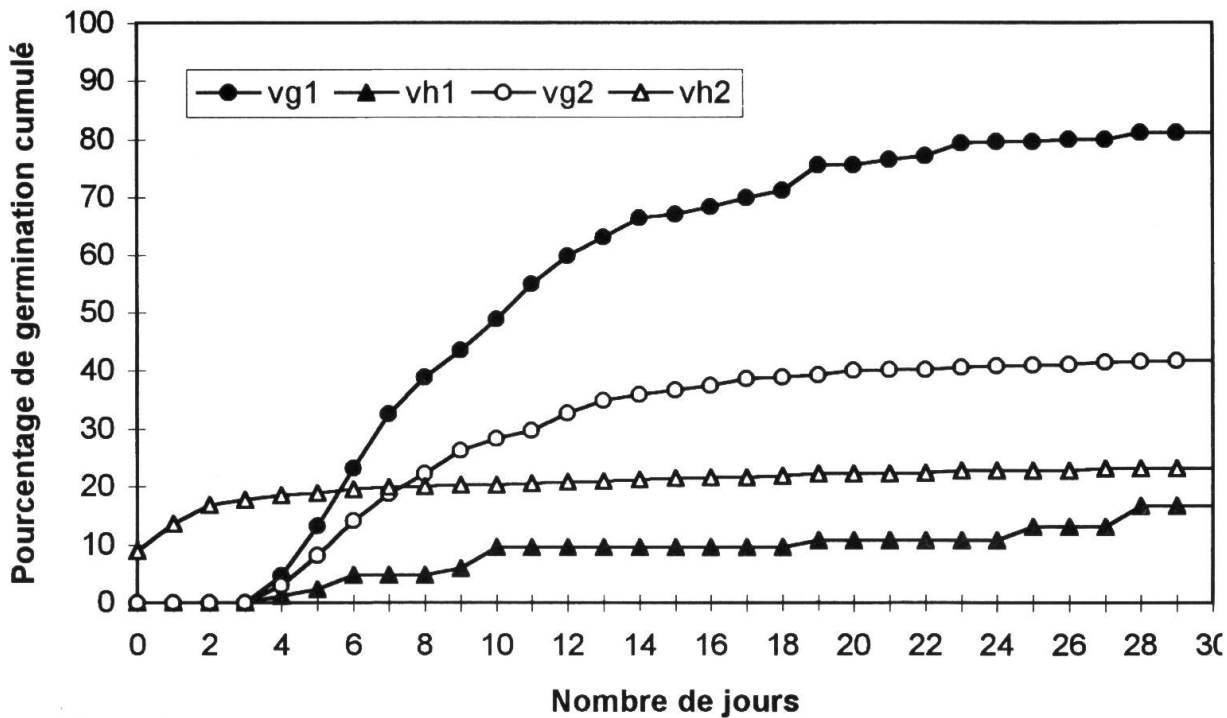


Fig. 9. – Courbes de germination cumulée de *Teucrium huotii* (vh) et de *T. grosii* (vg) dans les conditions suivantes: vg1, vh1: étuve obscure à 25°C, sans prétraitement. vg2, vh2: étuve obscure à 25°C, avec stratification à 2°C.

3.4. Essais d'hybridation

Nous avons pu procéder à des pollinisations croisées sur quelques fleurs, qui nous ont fourni les résultats suivants: 49 fleurs de la var. *grosii* ayant reçu du pollen de la var. *huotii* ont donné 9 graines. Si on tient compte du nombre d'ovules par fleur (= 4), nous obtenons 4.6 % de succès. Dans notre population, la var. *huotii* ne contient pas de fleurs femelles, contrairement à la var. *grosii* qui est gynodioïque. Cette absence d'individus femelles n'a pas facilité les manipulations de croisement. Nous avons réussi à hybrider 8 fleurs de la var. *huotii* (au stade femelle) par du pollen de la var. *grosii* et nous avons obtenu 4 graines, soit 12 % de réussite.

La var. *huotii* et *T. rotundifolium* semblent moins interféconds, puisque n'ont été obtenues que 2 graines de la var. *huotii* sur 39 fleurs pollinisées par *T. rotundifolium*, soit 1.2 % de réussite. Enfin, 20 fleurs de *T. rotundifolium* pollinisées par la var. *huotii* n'ont donné aucune graine.

Ces résultats doivent être pris avec beaucoup de réserves car ils résultent d'essais limités. Par ailleurs, la viabilité des graines issues d'hybridations permettrait de mieux apprécier les affinités entre ces différents taxons.

3.5. Dosage de l'ADN nucléaire par cytométrie de flux

Dans ce cas précis, cette technique nous a permis de détecter la variation à l'intérieur de chaque taxon et de comparer la quantité d'ADN entre les deux variétés de *T. huotii*.

La var. *grosii* a montré une remarquable régularité interindividuelle (analyse sur 25 individus), alors que certains individus de la var. *huotii* (15%) ont une quantité d'ADN qui passe de 50

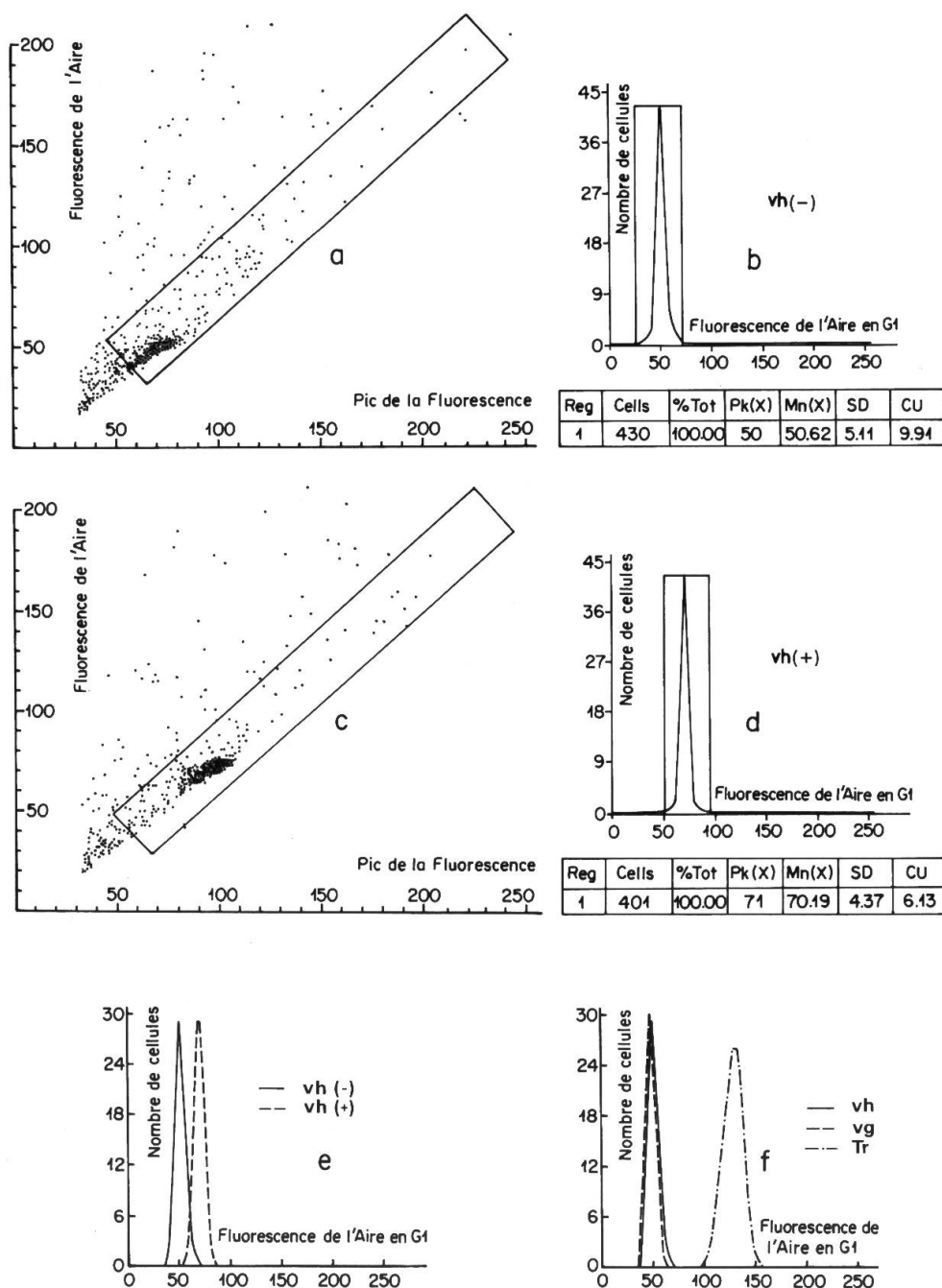


Fig. 10. – Dosage de l'ADN nucléaire dans les cellules de feuilles. **a, g**: isolement d'une "population" de noyaux non oxydés et séparés, provenant d'un seul individu. L'isolement est basé sur la quantité d'ADN contenue dans le noyau et l'intégrité de celui-ci. La fluorescence émise par le noyau n'est retenue que si le noyau est bien individualisé et analysé pendant sa phase de repos (G1). Le noyau doit donc être en G1 pour l'axe des abscisses et isolé (aire) pour l'axe des ordonnées car le faisceau laser qui traverse un noyau mettra plus ou moins de temps (donc de fluorescence) selon le degré d'isolement et d'oxydation des noyaux; **b**: quantité moyenne d'ADN par noyau d'un individu du *T. huotii*, présentant une quantité minimale d'ADN ($2n = 26$), noté $vh(-)$; **d**: quantité moyenne d'ADN par noyau d'un individu du *T. huotii*, présentant une quantité maximale d'ADN ($2n = 34$), noté $vh(+)$; **e**: superposition des pics de fluorescence de deux individus différents par leurs quantités d'ADN ($vh(-)$ et $vh(+)$); **f**: superposition des pics de fluorescence d'individus des *T. huotii* (vh) et *T. grosii* (vg), contenant la même quantité d'ADN, par comparaison avec *T. rotundifolium* (Tr); **rég.**: région où le calcul a été effectué; **%TOT**: % de noyaux analysés; **Pk(X)**: abscisse du maximum de noyaux (la valeur de fluorescence pour laquelle on a le maximum de noyaux permet de calculer le $G2 = 2Pk$); **Mn(X)**: quantité moyenne d'ADN par noyau; **SD**: déviation standard; **CV**: écart-type; **G1**: noyau au repos.

à 70 en moyenne (fig. 10; a, b, c, d, e). Les individus de la var. *huotii* présentant la quantité la plus faible d'ADN se superposent bien à la courbe de fluorescence de la var. *grosii*.

Enfin les quelques individus (5) de *T. rotundifolium* que nous avons analysés au cytomètre confirment bien une quantité d'ADN environ trois fois plus élevée que chez la var. *grosii* ainsi que chez les individus à $2n = 26$ de la var. *huotii* (fig. 10; 7).

3.6. Etude caryologique

Parmi les métaphases comptées nous n'avons noté aucune fluctuation du nombre de chromosomes chez la var. *grosii*, ni inter- ni intra-individuelle. Nous avons toujours trouvé $2n = 26$, ce qui correspond à un taxon diploïde de base 13, comme tous les *Teucrium* sect. *Polium* qui ont été comptés jusqu'à présent (PUECH, 1984, 1990; NAVARRO, 1988; EL OUALIDI, 1991). En revanche, chez la var. *huotii*, nous avons trouvé toute une gamme de nombres de chromosomes oscillant entre $2n = 34$ et $2n = 26$, incluant assez régulièrement de très petits chromosomes, vraisemblablement des chromosomes surnuméraires du type B (fig. 11). Le nombre de chromosomes B est souvent plus élevé dans les cellules somatiques que dans les cellules reproductrices (AMOUROUX-PEZAS, 1985). Cependant, vue le nombre élevé de ces chromosomes allant jusqu'à 8 chez certains individus, l'hypothèse d'une aneuploïdie ou d'une introgression à la suite d'une hybridation ancienne n'est pas à exclure.

Chez *T. rotundifolium* du Haut-Atlas, nous n'avons pu examiner qu'une dizaine de méristèmes racinaires. Les premiers comptages ont donné un nombre de chromosomes voisin de $2n = 78$ et surtout une structure chromosomique très différente de celles des var. *grosii* et *huotii* (fig. 11).

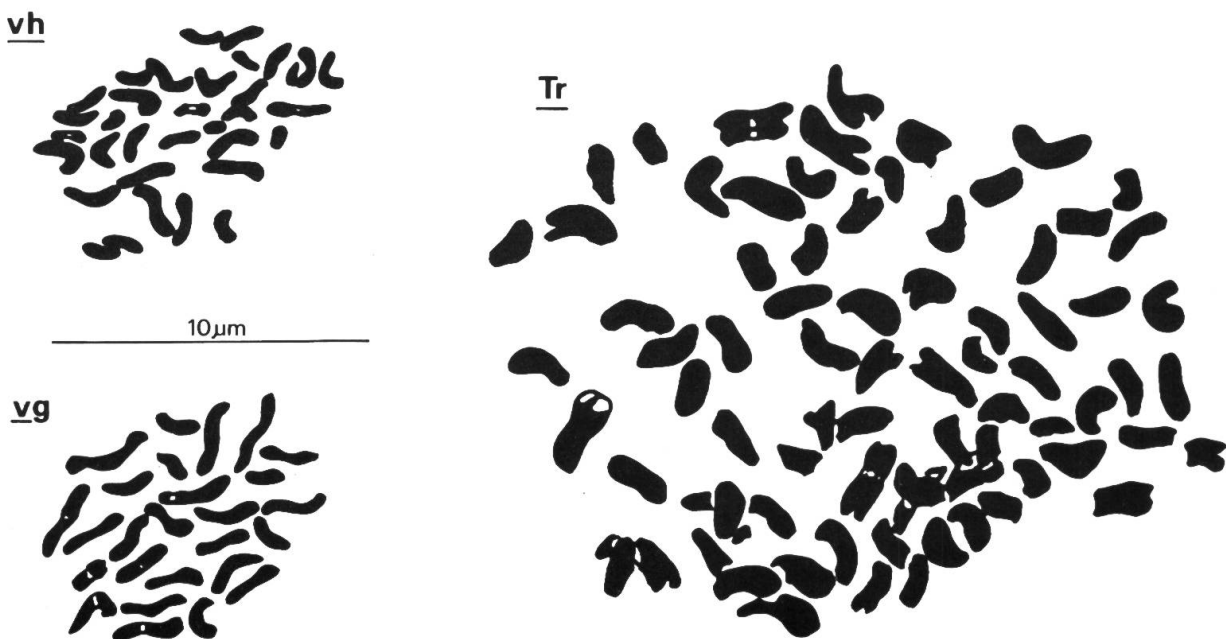


Fig. 11. – Métaphases de méristèmes racinaires des *T. huotii* (vh), $2n = 34$; *T. grosii* (vg), $2n = 26$ et de *T. rotundifolium* (Tr), $2n = 80$.

3.7. Etude chimique

3.7.1. Les principaux composés des huiles essentielles

La figure 12 montre les trois profils chromatographiques des huiles essentielles des var. *huotii* et *grosii* et de *T. rotundifolium*. Il existe entre les deux variétés une très bonne concordance, notamment dans la zone d'élu-tion des monoterpènes où nous ne notons aucune différence qualitative. Les seules variations notables entre les deux variétés se situent dans la zone d'élu-tion des sesquiterpènes non oxygénés: notamment le pic du b-caryophyllène (fig. 12; 1), qui est bien représenté chez la var. *grosii* avec une concentration de 4.90% contre 0.57% chez la var. *huotii*, ainsi que le pic de l'humulène (fig. 12; 2), qui présente une concentration de 2.14 % chez la var. *grosii* contre 0.20% chez la var. *huotii*. Il faut noter que l'humulène est l'isomère a du caryophyllène.

Ces variations quantitatives au niveau des sesquiterpènes non oxygénés ne représentent que des différences minimales si l'on se base sur l'étude de la variabilité chimique effectuée sur *T. pue-chiae* (ALLAIN & al., 1994).

T. rotundifolium présente en revanche un profil très différent (fig. 12), avec une grande richesse en monoterpènes oxygénés et une grande variété de produits dans la zone d'élu-tion des sesquiterpènes oxygénés.

3.7.2. Les dérivés caféiques et les flavonoïdes

Le tableau 2 montre les différentes répartitions des dérivés caféiques et des flavonoïdes chez la var. *grosii*, la var. *huotii* et *T. rotundifolium*. Nous constatons que:

- (1) les 3 taxons possèdent du poliumoside en quantité importante; cette molécule est bien caractéristique de la section *Polium* (ANDARY & al., 1988b; EL OUALIDI & al., 1996) à laquelle ils ont effectivement été rattachés (COHEN, 1956);
- (2) la var. *huotii* présente une molécule F1 qui la différencie de la var. *grosii* et de *T. rotundifolium*;

espèces	stations	populations	Dérivés caféiques				Flavonoïdes				
			Ac	S	V	P	A	D	E	F	Autres
<i>T. huotii</i> var. <i>grosii</i>	Bokkoyas	sauvage	-	-	-	++++	+++	t	t	t	-
<i>T. huotii</i> var. <i>grosii</i>	//	culture	-	-	-	+	+	-	-	t	-
<i>T. huotii</i> var. <i>huotii</i>	Tizi-Ouzli	sauvage	-	-	++	++++	+	t	t	t	F1 +++
<i>T. huotii</i> var. <i>huotii</i>	//	culture	-	-	++	+	+	-	-	t	-
<i>T. rotundifolium</i>	Tizi-n-Test	sauvage	-	-	+++	++++	+	-	-	t	-
<i>T. rotundifolium</i>	//	culture	-	-	++	++++	+	-	-	t	-

Tableau 2. – Répartition des dérivés caféiques et des flavonoïdes, à partir de profils chromatographiques, chez des populations naturelles et de culture du complexe *T. huotii* et de *T. rotundifolium*. **Ac**: acide chlorogénique; **S**: stachyoside; **V**: verbascoside; **P**: poliumoside; **A**: flavone A; **D**: flavone D; **E**: flavone E; **F**: flavone F. -, t, +, ++, +++, +++++: évaluation semi-quantitative de la concentration des marqueurs en fonction de l'intensité de leur fluorescence (par ordre croissant).

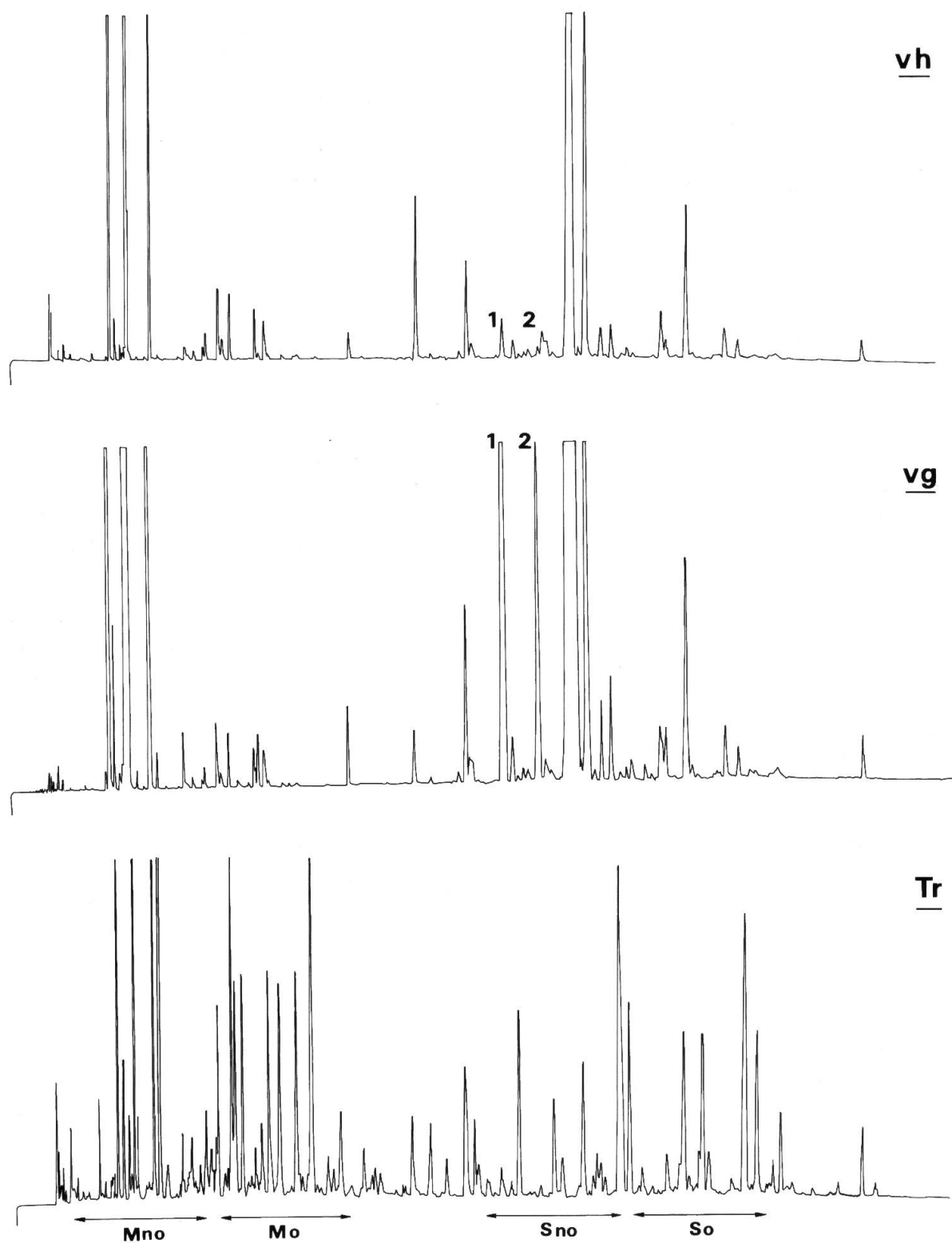


Fig. 12. – Profils chromatographiques des huiles essentielles de *T. huotii* (vh), de *T. grosii* (vg) et de *T. rotundifolium* (Tr). **Mno**: monoterpènes non oxygénés; **Mo**: monoterpènes oxygénés; **Sno**: sesquiterpènes non oxygénés; **So**: sesquiterpènes oxygénés; **1**: β caryophyllène; **2**: humulène.

- (3) la concentration en verbascoside semble diminuer avec l'altitude; en effet les échantillons de la var. *grosii* ont été récoltés à 300 m d'altitude, ceux de la var. *huotii* à 1150 m et ceux de *T. rotundifolium* à 2060 m. Ces résultats cadrent bien avec les travaux d'ANDARY (1988a, 1988b).

Le tableau 2 montre également une diminution dans la concentration du poliumoside chez les deux variétés en culture par rapport aux populations naturelles. Ce résultat confirme bien que cette molécule constitue un bon marqueur de la section *Polium*, puisqu'elle ne disparaît jamais complètement, quelles que soient les conditions environnementales (EL OUALIDI & al., 1996).

En revanche, nous notons la disparition de la molécule F1 dans les conditions de culture: il s'agit vraisemblablement d'un effet environnemental.

4. Discussion et conclusion

Dans la section *Polium*, les espèces sont très peu différenciées et présentent un recouvrement de caractères morphologiques très large (PUECH, 1984; EL OUALIDI, 1991). Dans un tel contexte, nous considérons que les différences qui séparent *T. huotii* var. *grosii* de *T. huotii* var. *huotii* sont particulièrement significatives et méritent d'être prises en considération. Cette étude nous a fourni suffisamment d'arguments pour réviser le statut des taxons du complexe *T. huotii*. Elle a en effet révélé des différences qualitatives et quantitatives qui dépassent la simple variation géographique à l'intérieur d'une même espèce.

La distribution géographique des deux taxons, la constance de leurs caractères morphologiques et caryologiques, surtout chez la var. *grosii*, la différence de phénologie et le faible taux d'hybridation obtenu au cours des essais expérimentaux concordent avec l'absence de toute zone d'introgession ou de populations hybrides, surtout à la limite orientale de l'aire de répartition de la var. *grosii*, où des populations approchent les 1000 m d'altitude et pourraient être entrées en contact avec la var. *huotii*. Nous sommes donc convaincus qu'il s'agit de deux taxons suffisamment isolés et différenciés au sein du complexe *T. huotii* pour constituer des espèces différentes. Il convient donc de reprendre la nomenclature spécifique antérieure:

Teucrium huotii Emb. & Maire, Pl. Rif. Nov.: 10. 1927, pour les plantes de montagne.

Teucrium grosii Pau in Font Quer¹, Iter Marocc. 1927: n° 515. 1928 [≡ *Teucrium huotii* var. *grosii* Font Quer, Iter Marocc. 1927: n° 515. 1928], pour celles de la bordure méditerranéenne.

Dans la suite de cette note, nous abandonnons donc le rang variétal pour désigner les deux taxons du complexe de *T. huotii*; précisons pour éviter toute ambiguïté que le nom de *T. huotii* devra maintenant être compris *sensu stricto*, c'est-à-dire à l'exclusion de *T. grosii*.

Clé de détermination morphologique

Au sein de la sect. *Polium*, la subsect. *Rotundifolia* se distingue par les caractères suivants: Feuilles pétiolées, crénelées; indument des feuilles et des tiges homogène, à poils simples; tube de la corolle plus long que celui du calice; lobes latéro-postérieurs bien individualisés, égalant au moins les anthères chez les individus hermaphrodites.

¹Très curieusement, c'est sur la même étiquette n° 515 de l'*Iter maroccanum* 1927 que Pau décrit ce taxon au rang spécifique et que Font Quer propose d'en faire une variété de *Teucrium huotii* Emb. & Maire! Les règles du Code de nomenclature ne semblent pas s'y opposer (voir GREUTER & al., 1986: 371).

Parmi toutes les espèces de cette sous-section, les trois taxons pris en considération sont caractérisés par leurs feuilles concolores à indument vert à vert-grisâtre, constitué de poils hérissés. Ces trois espèces se distinguent les unes des autres de la façon suivante:

- 1a. Limbe des feuilles végétatives oblong-lancéolé à base cunéiforme, légèrement pétiolé; bractées inférieures des spicastes à peine crénelées dans leur partie terminale, fortement élargies à la base; akènes petits longs de 1.31 ± 0.08 mm; corolle blanche ***T. grosii***
- 1b. Limbe des feuilles végétatives subcirculaire ou subovale à base arrondie ou subarrondie, nettement pétiolé; bractées inférieures des spicastes atténuées à la base et élargies au sommet, ce dernier nettement crénelé; akènes dépassant 1.6 mm de longueur; corolle blanche ou d'une autre couleur 2
- 2a. Calice long de 6.0-7.2 mm; akènes longs de 1.70 ± 0.09 mm; corolle jaune ***T. huotii***
- 2b. Calice long de 7.5-9.0mm; akènes longs de 2.32 ± 0.16 mm; corolle jamais jaune
. ***T. rotundifolium***

Seuls les caractères chimiques analysés ne concordent pas totalement avec cette conclusion, et méritent par conséquent un commentaire plus approfondi.

L'absence du verbascoside chez *T. grosii* manifeste pour sa part l'expression d'une plasticité phénotypique. D'une façon comparable, une corrélation négative avec l'altitude a également été observée chez des populations de *T. aureum* Schreb. ainsi que chez *T. mideltense* (Batt.) Maire, endémique du Haut-Atlas oriental marocain, à des altitudes différentes (ANDARY & al., 1988b; EL OUALIDI & al., 1996) et chez deux écotypes d'*Orobancha rapum-genistae* (ANDARY & al., 1980). D'une manière générale, nous avons remarqué chez les *Teucrium* sect. *Polium* que les espèces qui occupent des habitats de basse altitude contiennent peu ou pas de verbascoside: c'est le cas de *T. dunense* Sennen, du littoral de France, d'Espagne et des îles Baléares; ainsi que de *T. mesanidum* (Maire) Sauv. & Vindt et de *T. cylindricum* (Maire) Sauv. & Vindt, deux espèces endémiques du sud marocain (EL OUALIDI, 1991). Ces fluctuations quantitatives peuvent aller jusqu'à l'absence totale chez certaines populations d'une même espèce: par exemple, chez *T. gypsophilum* Emb. & Maire, espèce marocaine endémique du Rif, le verbascoside est totalement absent dans la population naturelle alors qu'il est présent en culture expérimentale (EL OUALIDI & al., 1996). Chez *T. mideltense*, c'est le phénomène inverse qui se produit. Cette plasticité phénotypique confère au verbascoside un grand intérêt du point de vue écologique (interaction génotype-environnement), mais dissuade de l'utiliser à des fins taxinomiques, contrairement au poliumoside qui peut fluctuer plus ou moins selon les espèces mais ne disparaît jamais complètement.

La variation quantitative des flavonoïdes et de la molécule F1 est vraisemblablement environnementale également: chez *T. huotii*, les flavones D et E disparaissent en culture. Concernant les flavonoïdes, nous avons noté chez *T. mairei* subsp. *joannis* Sauv. & Vindt une forte fluctuation des flavones F et V entre deux stations peu éloignées d'un même massif au Moyen Atlas marocain (EL OUALIDI, 1991). Ce résultat conforte notre point de vue sur ces deux composés en tant que marqueurs chimiotaxinomiques: trop sensibles aux conditions locales du milieu, ils sont de ce fait peu utiles au niveau espèce et section. ARDOUIN & al. (1987) ont cependant montré sur *Dactylis glomerata* L. que les flavonoïdes peuvent présenter une grande différence quantitative entre deux cytotypes quasiment identiques sur le plan morphologique et vivant en situation sympatrique, avec un isolement reproducteur.

Les résultats obtenus permettent de préciser les limites, chez les *Teucrium* sect. *Polium*, de l'application à des fins taxinomiques de certains caractères biosystématiques (analyse comparative des profils chromatographiques des huiles essentielles, des dérivés caféiques et des flavonoïdes). Dans ce cas précis, nous possédons en effet des arguments solides justifiant le rang d'espèce de *T. huotii* et de *T. grosii*. Chez les *Teucrium* sect. *Polium*, la composition qualitative de l'huile essentielle varie très peu ou pas du tout au sein d'une espèce et entre espèces proches (ALLAIN & al., 1994). A cet égard, l'exemple de *Thymus vulgaris* L. et de son extraordinaire

polymorphisme chimique (VERNET & al., 1977; GOUYON & al., 1986) apparaît donc comme une exception.

La grande proximité entre *T. huotii* et *T. grosii* pourrait inciter à n'y voir que deux sous-espèces ou semi-espèces parapatriques. Cependant dans le contexte paléobiogéographique du Bassin Méditerranéen occidental, le scénario de spéciation le plus convaincant que nous ayons imaginé est de type allopatrique (cf. WHITE, 1978; BRIGGS & WALTER, 1984). Il tient compte de l'épisode Messinien qui a vu la Méditerranée s'assécher partiellement au Miocène supérieur alors que surgissaient les chaînes du Rif et de la Cordillère Bétique (DERCOURT & al., 1985). L'importance de ce phénomène ne saurait nous échapper, puisque les plus anciens fossiles connus de *Labiatae* datent du Miocène supérieur (CRONQUIST, 1981; MULLER, 1984).

Compte tenu de sa vaste répartition, de sa localisation et de son écologie, ainsi que de ses affinités morphologiques évidentes avec *T. huotii*, il est logique d'envisager que l'ancêtre commun à *T. huotii* et *T. grosii* soit à rechercher au sein de l'espèce polytypique *T. rotundifolium* – dont on connaît d'ailleurs des populations diploïdes en Espagne (NAVARRO, 1995) – ou à sa proximité immédiate.

Parmi les hypothèses les plus plausibles nous en proposons deux.

1. L'érection du massif rifain aurait scindé la population ancestrale en deux unités qui seraient restées isolées l'une de l'autre suffisamment longtemps pour se différencier spécifiquement. Les pressions de sélection ou la dérive, accentuées par rupture du flux génique (SLATKIN, 1987), auraient permis à *T. grosii*, tout en conservant sa valence diploïde, d'acquérir les caractères que nous avons énumérés ici, plus éloignés de ceux de *T. rotundifolium* que ceux de *T. huotii*.
2. Il est également possible d'envisager une migration de l'ancêtre commun – peut-être un *T. rotundifolium* diploïde originaire d'Espagne – provoquée par les bouleversements écologiques du Messinien, abandonnant sur son passage des populations de degré croissant de ploïdie, ultérieurement séparées et isolées, par exemple au cours des alternances de périodes pluviales et interpluviales du Quaternaire.

Dans l'état actuel des connaissances, bien des éléments font encore défaut pour progresser dans la compréhension de la phylogénèse et de l'évolution de la sous-section *Rotundifolia*. Il serait particulièrement utile de procéder à une étude plus approfondie des différents taxons décrits au sein de *T. rotundifolium*, et d'envisager une analyse cytogéographique de cette espèce selon un transect allant de la limite sud (Afrique du Nord) à la limite nord (Espagne) de son aire de répartition, afin de localiser plus précisément les populations diploïdes. Sans doute conviendrait-il également d'inclure dans un essai de reconstitution de la phylogénie du groupe des taxons tels que *T. franchetianum* Rouy & Coincy, *T. cavanillesianum* Font Quer & Jeronimo et *T. rixanense* Ruiz Torre & Cast. (Espagne), *T. compactum* Lagasca (Espagne, Algérie et Tunisie), *T. alopecurus* De Noé (Tunisie), *T. ducellieri* Batt. et *T. bullatum* Cosson & Balansa (Maroc), qui présentent beaucoup d'affinités avec le complexe *huotii*. Ainsi la réponse aux problèmes posés localement par le complexe *huotii* fait-elle certainement appel à une échelle de perception plus globale.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Dr J. P. RASCOL du Laboratoire de botanique, de phytochimie et de mycologie, ainsi que le Dr P. ALLAIN du Laboratoire de matière médicales et phytothérapie, tous les deux de la Faculté de pharmacie de l'Université Montpellier I, pour les analyses chimiques effectuées dans le cadre de ce travail. Ce travail a bénéficié du soutien du service commun de biosystématique de Montpellier lors d'un séjour post-doctoral de Jalal EL OUALIDI à l'Institut des sciences de l'évolution (UMR 5554 CNRS). Cette publication porte le n° ISEM 96-156.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLAIN, P., J. EL OUALIDI, S. PUECH & J. P. PELLECUER (1994). La variation de l'huile essentielle de *Teucrium puechiae* Greuter & Burdet. *Biochem. Syst. Ecol.* 22: 239-248.
- AMOUROUX-PEZAS, C. (1985). Etude de la variabilité numérique intra-individuelle par des chromosomes surnuméraires de type B chez *Pennisetum violaceum*. *Bull. Soc. Bot. France* 132, Actualités Bot. (2): 81-87.
- ANDARY, C. (1976). Méthode générale d'isolement de dérivés esters ou hétérosidiques naturels d'acides phénols. *Trav. Soc. Pharm. Montpellier* 36: 365-370.
- ANDARY, C., G. PRIVAT, P. CHEVALLET, H. ORSALESI, J. J. SERRANO & M. BOUCARD (1980). Etude chimique et pharmacodynamique d'esters hétérosidiques de l'acide caféique, isolés d'*Orobanche rapum-genistae*. *Il Farmaco*, Ed. Sc. 35: 1-30.
- ANDARY, C., J. L. ROUSSEL, J. P. RASCOL & G. PRIVAT (1984). Microméthode d'analyse des esters hétérosidiques de l'acide caféique. *J. of Chromatography* 303: 312-317.
- ANDARY, C., M. E. MOTTE-FLORAC, A. GARGADENNEC, R. WYLDE & A. HITZ (1988a). Les esters caféiques du genre *Plantago*. Identification et valeur chimiotaxinomique. *Plantes médicinales et phytothérapie* 22: 17-22.
- ANDARY, C., J. P. RASCOL, S. PUECH, J. L. ROUSSEL & G. PRIVAT (1988b). Les esters de l'acide caféique dans la chimiotaxinomie des *Teucrium* de la section *Polium* (Lamiaceae). *Can. J. Bot.* 66: 1007-1012.
- ARDOUIN, P., M. JAY & R. LUMARET (1987). Etude d'une situation de sympatrie entre diploïdes et tétraploïdes de *Dactylis glomerata* (Graminées) sur la base du polymorphisme enzymatique et phénolique. *Can. J. Bot.* 65: 526-531.
- BARTHLOTT, W. (1981). Epidermal and seed surface characters in plants: Systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1: 345-355.
- BEHNKE, H. D. (1984). Plant trichomes – Structure and ultrastructure: general terminology, taxonomic applications, and aspects of trichome-bacteria interaction in leaf tips of *Dioscorea*. In: RODRIGUEZ E., P. A. HEALEY & I. MEHTA. *Biology and chemistry of plant trichomes*. Plenum Press, New York and London: 1-22.
- BENNETT, M. D. (1987). Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New phytol.* 106(suppl.): 177-200.
- BINO, R. J., J. M. VAN TUYL & J. N. VRIES (1990). Flow cytometric determination of relative nuclear DNA contents in bicellulate and tricellulate pollen. *Ann. Bot.* 65: 3-8.
- BRIGGS, D. & S. M. WALTERS (1984). *Plant variation and evolution*. Cambridge Univ. Press (Cambridge), 412 pp.
- BRIGNON, C. & CH. SAUVAGE (1963). Carte des Etages bioclimatiques. *Atlas du Maroc, Comité national de géographie du Maroc*.
- COHEN, E. (1956). Contribution à l'étude des *Teucrium* marocains de la section *Polium*. *Trav. Inst. Sci. Chérifien. Sér. Bot.* 9, 88 pp.
- CRONQUIST, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, 1261 pp.
- DERCOURT, N. & al. (19 auteurs) (1985). Présentation de neuf cartes paléogéographiques de l'Atlantique au Pamir (période du Trias à l'actuel). *Soc. Géol. France* 5: 50.
- EL OUALIDI, J. (1991). *Biosystématique et taxinomie des Teucrium de la section Polium (Lamiaceae) dans le bassin méditerranéen occidental. Différents aspects de la variation au Maroc, en France et en Espagne*. Thèse Doct. Univ. Montpellier II, 220 pp.
- EL OUALIDI, J., J. P. RASCOL, A. MARTIN & S. PUECH (1996). Le poliumoside, marqueur chimique de la section *Polium* du genre *Teucrium* (Labiatae): l'exception du *T. mideltense*, espèce endémique du Maroc. *Biochem. Syst. Ecol.* 24: 261-272.
- GALBRAITH, D. W., K. R. HARKINS, J. M. MADDOX, N. M. AYRES, D. P. SHARMA & E. FIROOZABADY (1983). Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. *Science* 220: 1049-1951.
- GOUYON, P. H., PH. VERNET, J. L. GUILLERM & G. VALDEYRON (1986). Polymorphism and environment: the adaptive value of the oil polymorphisms in *Thymus vulgaris* L. *Heredity* 57: 59-66.
- GREUTER, W., H. M. BURDET & G. LONG (éds.) (1986). *Med-Checklist* 3: 377.
- JAHANDIEZ, E. & R. MAIRE (1931-1934). *Catalogue des plantes du Maroc*. Minerva, Lechevalier, Alger.
- MACEIRA, N. O. (1990). *Signification évolutive de la polypléidie: mécanismes et conséquences. Exemple de Dactylis glomerata* L. Thèse doct. Univ. Montpellier II, 123 pp.
- MICHAELSON, M. J., H. J. PRICE, J. R. ELLISON & J. S. JOHNSTON (1991). Comparison of plant DNA contents determined by feulgen microspectrophotometry and laser flow cytometry. *Am. J. Bot.* 78: 183-188.
- MULLER, J. (1984). Significance of fossil pollen for Angiosperme history. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 419-443.

- NAVARRO, T. (1988). *Estudios biosistemáticos en el género Teucrium (sección Polium subsección Polium) en la Península Ibérica (Lamiaceae)*. Tesis doctoral Univ. Granada 2: 173+171p.
- NAVARRO, T. (1995). Revision del género Teucrium sect. Polium (Mill.) Schreb. En la Península Ibérica e Baleares. *Acta Bot. Malacitana* 20: 171-267.
- PHARMACOPÉE FRANÇAISE (1991). *Détermination des huiles essentielles dans les drogues végétales*. Ministère de la Santé, Vol. 4, 5, 8. 10 ed. Paris.
- PUECH, S. (1984). Les Teucrium (Labiées) de la sect. Polium du bassin méditerranéen occidental (France et péninsule ibérique). *Naturalia Monsp.* A5, 71 pp.
- PUECH, S. (1990). Contribution à l'étude de biosystématique des Teucrium de la section Polium (Labiatae) de Tunisie. *Bull. Soc. Bot. France* 137, Lettres Bot.: 63-76.
- SAUVAGE, CH. & J. VINDT (1955). Synopsis du genre Teucrium Sect. Polium au Maroc. *Bull. Soc. Sci. Maroc* 35: 283-293.
- SAUVAGE, CH. & J. VINDT (1965). Synopsis du genre Teucrium Sect. Polium au Maroc (suite et fin). *Naturalia Monsp.* 16: 195-200.
- SAUVAGE, CH. & J. VINDT (1967). Révision de l'herbier de l'Institut Scientifique Chérifien. Notes critiques (Fascicule 4). *Le Botaniste* 50: 415-436.
- SCOTT, S. J., R. A. JONES & W. A. WILLIAMS (1984). Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Science* 24: 1192-1199.
- SLATKIN, M. K. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-792.
- VAN TUYL, J. M., J. N. VRIES, R. J. BINO & T. A. M. KWAKKENBOS (1989). Identification of 2n-pollen producing interspecific hybrids of *Lilium* using flow cytometry. *Cytologia* 54: 737-745.
- VERNET, Ph., J. L. GUILLERM & P. H. GOUYON (1977). Le polymorphisme chimique de *Thymus vulgaris* L. (Labiées) I. Répartition des formes chimiques en relation avec certains facteurs écologiques. *Œcol. Plant.* 12: 159-179.
- WHITE, M. J. D. (1978). *Modes de spéciation*. Freeman, San Francisco, 455 pp.
- XENA DE ENRECH, N. (1987). *Recherches biosystématiques sur le genre Fedia (Valerianaceae)*. Thèse doct. Etat Univ. Montpellier II, 347 pp.

Adresses des auteurs: J.E.-O.: Institut scientifique, Université Mohammed-V, Charia Ibn Batouta, B.P. 703, Rabat, Maroc.

J.M. & S.P.: Institut de botanique, Université Montpellier II, 163, rue Auguste-Broussonet, F-34000 Montpellier, France.