

**Le statut systématique du Genévrier oxycède
Juniperus oxycedrus L. (Cupressacées):
une contribution d'ordre biochimique et biométrique**

Philippe Lebreton (*), Christine Bayet (*) & Michel Muracciole ()**

Résumé: Lebreton, Ph., Bayet, C. & Muracciole, M. *Le statut systématique du Genévrier oxycède Juniperus oxycedrus* L. (Cupressacées): une contribution d'ordre biochimique et biométrique. *Lazaroa* 12: 21-42 (1991).

Dimensions des galbules et/ou teneur en prodelphinidine des aiguilles permettent très généralement de déterminer les sous-espèces *oxycedrus* et *macrocarpa*, respectivement septentrionale-continentale et méridionale-insulaire, du Genévrier oxycède *Juniperus oxycedrus* L. Par contre, la sous-espèce nord-africaine *rufescens* (en montagne) ne paraît pas distinguable à ces titres de la sous-espèce type.

Mais l'étude biochimique plus approfondie d'une (méta)population languedocienne montre l'existence d'un polymorphisme proanthocyanique indépendant de la taille des galbules. Les deux sous-espèces classiquement reconnues pourraient donc n'être que les formes extrêmes, homozygotes pour le caractère chimique considéré, d'un même génôme spécifique.

Si les spécimens littoraux (Corse, Majorque, Maghreb) correspondent bien à la pleine expression (= prodelphinidine forte) de ce polymorphisme, certains échantillons «péri-littoraux» (Baléares et Languedoc) trahissent une introgression (actuelle ou ancienne) avec apparition d'individus hétérozygotes, aux teneurs intermédiaires: des gènes «*macrocarpa*» sont donc bien présents au nord de la Méditerranée, même si le phénomène n'est pas morphologiquement décelable, et ne mérite pas d'être formalisé en termes systématiques.

Abstract: Lebreton, Ph., Bayet, C. & Muracciole, M. *The systematic status of the Prickly Juniper: a biochemical and biometric approach.* *Lazaroa* 12: 21-42 (1991).

Size of galbulus and/or prodelphinidin content of the needles generally allow a good distinction between the two subspecies *J. oxycedrus oxycedrus* and *macrocarpa*, Northern-continentale and Southern-insularly respectively. On the other hand, the Maghrebian subspecies *rufescens* (in mountains) cannot be distinguished from the nominal using these criteria.

(*) Laboratoire de Biochimie Végétale, Université Claude Bernard Lyon-I, F 69622 Villeurbanne Cedex

(**) AGENC (Agence pour la Gestion des Espaces Naturels de Corse), 6, rue Gabriel Péri, F 20200 Bastia.

But, the more detailed biochemical study of a Languedocian (meta)population demonstrates the existence of a proanthocyanic polymorphism, independantly of the galbulus size. The two classically recognized subspecies are probably the extreme forms, both homozygote for this biochemical character, of the same specific genome.

Coastal specimens (from Corsica, Majorca, Maghreb) give univocal expression (with high prodelphinidin content) of this polymorphism, but some hinterland individuals (from Balearic Isles and Languedoc) reveal current or past introgression, with presence of heterozygotes specimens (mean prodelphinidin content). Thus, «*macrocarpa* genes» are present on the Northern side of the Mediterranean sea; nevertheless, this phenomenon cannot be detected morphologically, and must not be expressed in taxonomic terms.

INTRODUCTION

Le statut systématique du Genévrier oxycède ne soulève pas à priori autant d'interrogations que celui de ses congénères (Genévriers commun et nain, Genévrier thurifère, Genévrier de Phénicie). Trois sous-espèces ont été décrites sur des bases géographiques et morphologiques: le taxon type *Juniperus oxycedrus* L. *oxycedrus*, à petits galbules, est présent au nord de la Méditerranée; la sous-espèce à gros «fruits», *J. oxycedrus* ssp. *macrocarpa* (Sibth. & Sm.) Ball, se rencontre en milieu littoral dans les îles de Méditerranée, et en Afrique du Nord où la troisième entité: *J. oxycedrus* ssp. *rufescens* (Link) Deb. - à petits fruits également - est responsable des populations «intérieures», notamment en montagne (MAIRE, Flore d'Afrique du Nord, 1952).

Suivant en cela quelques auteurs, GAUSSEN (1968) considère ces trois taxons comme autant d'espèces distinctes, bien qu'apparentées au sein de la section II, *Oxycedroides*, du sous-genre *Oxycedrus*.

Nous avons néanmoins jugé utile d'examiner le bien-fondé de ces positions à la lumière de nouveaux critères, notamment biochimiques, d'autant que restent soulevées certaines questions. Ainsi, les Oxycèdres à petits galbules observés dans les montagnes corses appartiennent-ils bien à la sous-espèce européenne, ou bien relèveraient-ils de la ssp. *rufescens*, comme en Afrique du Nord, eu égard à la commune présence littorale du taxon *macrocarpa*? Tout ou partie des «cades» à gros fruits localement observés au nord de la Méditerranée appartiendraient-ils à la ssp. *macrocarpa*?

PARTIE EXPERIMENTALE

1. ANALYSE BIOMETRIQUE

Nous avons procédé (sur 10 galbules par individu étudié à cet égard):

- à la pesée (au mg) des galbules (apparemment) mûrs, secs et sains;
- à la mesure (au 1/10 mm) de leurs diamètres extrêmes et moyen;
- à partir des données précédentes, au calcul de leur volume moyen et de

leur densité apparente, ainsi que de leur ellipticité (rapport du grand au petit diamètre);

— après dissection des galbules, à la numération et à la pesée des graines.

2. ANALYSE BIOCHIMIQUE

Le traitement acide à chaud (HCl 2 N, 40 mn au bain-marie-bouillant) de 2,00 g de feuillage sec pulvérisé génère les anthocyanes cyanidine et delphinidine à partir des proanthocyanidines natives (la seconde molécule ne diffère de la première que par la présence d'un hydroxyle supplémentaire sur le phényle latéral). Après filtration, la mesure de la D.O. à 535 nm permet le dosage global (mg.g-1) des (pro)anthocyanidines.

La séparation par C.L.H.P. (Chromatographie Liquide Haute Pression) donne accès au pourcentage (+/- 1 %) des deux substances (Colonne C 18 MicroBondapak Waters, granulométrie 10 microns; longueur 30 cm, diamètre 0,4 cm. Solvant Eau/méthanol/acide acétique 6/3/1, débit 1 ml. mn-1. Détection à 546 nm. Temps de rétention: 6,9 mn pour la delphinidine, 9,1 mn pour la cyanidine).

Le produit des deux mesures (mg.g-1 x %) permet d'obtenir la teneur absolue (+/- 5 % relatifs) de chaque proanthocyanidine.

L'ensemble des résultats relatifs à 121 spécimens figure dans le tableau 1.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. ASPECTS BIOMETRIQUES

Sept individus littoraux de Corse et de Majorque, considérés comme relevant du taxon *macrocarpa*, ont été confrontés à 12 individus languedociens prélevés à 15 km au moins à l'intérieur des terres (Hérault; ssp. *oxycedrus*). L'analyse démontre qu'ils se distinguent en effet significativement les uns des autres par divers caractères biométriques (voir tableau 2):

— le diamètre moyen de leurs galbules (12,9 +/- 1,7 vs 8,8 +/- 1,1 mm; $p < 0,001$) (1) (voir figure 1);

— le volume moyen (1.170 +/- 450 vs 375 +/- 125 mm³; $p < 0,001$) et le poids moyen (650 +/- 280 vs 285 +/- 100 mg; $p < 0,005$) de ces mêmes galbules.

Nous ne faisons là que reconnaître le fondement biométrique classique des deux sous-espèces. En outre, les galbules *macrocarpa* sont un peu plus ovoïdes (ou aplatis) que leurs homologues *oxycedrus*, mais la différence est plus faible

(1) Les deux distributions présentent néanmoins un certain chevauchement (*pro parte* galbules *macrocarpa* non mûrs?), et la détermination subsécifique d'un galbule isolé peut toujours laisser place au doute (voir figure 2).

Tableau 1

Caractéristiques géographiques, biochimiques
et biométriques des échantillons de Genévrier oxycède

N.° échant	Pays Localité	Latitude Longitude	Altitude	Date Collecteur	LA mg.g ⁻¹ LD %	P et V l galbule	P/V Ø	D/d	N gr./galb. id. % pond.
01	Montbrun-FR. (Drôme)	44° 10' N 05° 27' E	620 m	V-86 A. HAM.	4,9 3 %				
02	Breil-FR. (Alpes-Mmes)	43° 55' N 07° 31' E	600 m	V-86 A. HAM.	6,6 4 %				
03	Brantes-FR. (Vaucluse)	44° 10' N 05° 22' E	700 m	V-86 A. HAM.	6,3 2 %				
04	Azrou-MA. (Moyen-Atlas)	33° 27' N 05° 14' W	1.650 m	IV-85 A. HAM.	6,2 1 %				
05	Tizi n' Tichka (Haut-Atlas) MA.	31° 10' N 07° 30' W	2.050 m	—id—	5,0 3 %				
06	Médina-ALG. (Aurès)	ca. 35° 30' N ca. 07° 00' E	1.500 m	V-83 A. HAM.	5,2 2 %				
07	Cala Jugadora (Catal.)-ESP.	42° 19' N 03° 19' E	5 m	III-85 A. HAM.	5,5 8 %				
08	Cala Sardina (Catal.)-ESP.	Cap de Creus	50 m	—id—	5,3 8 %				
09	—id—	—id—	5 m	—id—	6,3 8 %				

10	Cadaques (Catal.)-ESP.	42° 17' N 03° 16' E	30 m	—id—	5,3 4 %				
11	La Selva-ESP. (Tarrag.)	41° 13' N 01° 08' E	120 m	V-84 A. HAM.	5,7 9 %				
12	La Galladera (Catal.)-ESP.	42° 19' N 03° 19' E	50 m	III-85 A. HAM.	6,0 3 %				
13	Slonfé-SYR (Baert-Basit)	ca. 36° 00' N ca. 36° 00' E	1.050 m	83 A. HAM.	4,1 23 %				
14	Médina-ALG. (Aurès)	ca. 35° 30' N ca. 07° 00' E	1.350 m	83 A. HAM.	5,9 2 %				
15	Alger-ALG. (littor. E)	36° 50' N 03° 25' E	40 m	IV-83 A. HAM.	9,6 53 %				
16	Ostriconi-FR. (Corse)	42° 49' N 09° 20' E	10 m	V-83 J. GAM.	8,7 65 %				
17	Alger-ALG. (littor. E)	36° 50' N 03° 25' E	30 m	IV-83 A. HAM.	6,7 71 %				
18	Palasca-FR. (Corse)	42° 49' N 09° 20' E	3 m	II-86 M. MUR.	6,8 38 %				
19	Venzolasca (Corse)-FR.	42° 28' N 09° 27' E	3 m	II-86 M. MUR	8,9 68 %	(480 mg)			2,8 (0,4) 27 %
20	Porto Vecchio (Corse)-FR.	41° 34' N 09° 17' E	5 m	II-86 M. MUR	4,4 67 %	1.174 mg 1.732 mm ³	0,678 14,9 mm.	1,10	1,6 (0,7) 16 %
21	Santu Pietru di Tenda	42° 42' N 09° 17' E	5 m	II-86 M. MUR.	10,9 75 %				
22	Seleccia (Corse)-FR.	—id—	—id—	—id—	10,2 63 %				

23	Palasca (Corse)-FR.	42° 49' N 09° 20' E	5 m	II-86 M. MUR.	8,6 % 66 %	423 mg 589 mm ³	0,718 10,4 mm	1,10	1,9 (0,8) 27 %
24	Porto Vecchio (Corse)-FR.	41° 34' N 09° 17' E	5 m	II-86 M. MUR.	8,1 52 %				
25	Palasca (Corse)-FR.	42° 49' N 09° 20' E	5 m	II-86 M. MUR.	9,8 75 %	1.143 mg			2,9 (0,9) 22%
26	Roccapina (Corse)-FR.	41° 30' N 08° 55' E	3 m	II-86 M. MUR.	10,6 82 %	1.099 mg 1.468 mm ³	0,749 14,1 mm	1,07	2,4 (0,7) 18 %
27	Venzolasca (Corse)-FR.	42° 28' N 09° 27' E	3 m	II-86 M. MUR.	8,2 70 %	1.195 mg 1.697 mm ³	0,704 14,8 mm	1,09	2,8 (0,4) 21 %
28	Santu Pietru (Corse)-FR.	42° 42' N 09° 17' E	5 m	II-86 M. MUR.	9,9 57 %	1.055 mg			2,4 (0,5) 13 %
29	—id—	—id—	—id—	—id—	9,7 74 %	293 mg			(3,0) (32 %)
30	—id—	—id—	—id—	—id—	6,0 68 %	249 mg			1,8 (0,8) 31 %
31	M. Masanella (Majorca)-ESP.	39° 45' N 02° 50' E	800 m	V-87 Ph. LEB.	4,8 58 %	(61 mg)			
32	—id—	—id—	900 m	—id—	7,6 51 %				
33	—id—	—id—	1.050 m	—id—	7,4 54 %				
34	—id—	—id—	1.150 m	—id—	5,1 49 %	132 mg			
35	B. de Alcudia (Majorca)-ESP.	39° 51' N 03 06' E	10 m	V-87 Ph. LEB.	11,4 74 %				

36	—id—	—id—	—id—	—id—	10,9 73 %	310 mg			2,1 (0,6) 28 %
37	—id—	—id—	—id—	—id—	10,4 76 %				
38	—id—	—id—	—id—	—id—	10,0 74 %	774 mg 951 mm ³	0,814 12,2 mm	1,19	2,7 (0,5) 26 %
39	—id—	—id—	—id—	—id—	10,5 75 %	648 mg 905 mm ³	0,716 12,0 mm	1,09	2,3 (0,8) 20 %
40	—id—	—id—	—id—	—id—	11,6 70 %	657 mg 860 mm ³	0,764 11,8 mm	1,23	2,8 (0,4) 24 %
41	Punte Portas (Ibiza)-ESP.	38° 50' N 01° 25' E	10 m	V-87 Ph. LEB.	6,1 51 %				
42	—id—	—id—	—id—	—id—	5,0 53 %				
43	—id—	—id—	—id—	—id—	5,3 31 %	174 mg			1,9 (0,7) 36 %
44	—id—	—id—	—id—	—id—	7,8 55 %				
45	Ibiza (Ibiza)-ESP.	38° 54' N 01° 26' E	10 m	V-87 Ph. LEB.	8,1 53 %				
46	Jesús (Ibiza)-ESP.	38° 57' N 01° 25' E	180 m	—id—	4,4 42 %		(7 mm)		
47	—id—	—id—	50 m	—id—	7,7 65 %				
48	Prades-Le-Lèz (Hérault)-FR.	43° 41' N 03° 51' E	60 m	VI-87 Ph. LEB.	7,4 10 %	83 mg 122 mm ³	0,681 6,2 mm	1,05	2,4 (0,5)
49	—id—	—id—	—id—	—id—	4,8 29 %	218 mg 339 mm ³	0,643 8,7 mm	1,08	3,0 (0,7) 52 %

50	—id—	—id—	—id—	—id—	7,0 37 %				2,4 (0,6) 36 %
51	—id—	—id—	—id—	—id—	8,8 57 %	197 mg 217 mm ³	0,910 7,5 mm	1,07	2,0 (0,8) 27 %
52	—id—	—id—	—id—	—id—	7,3 20 %	197 mg 299 mm ³	0,658 9,4 mm	1,10	2,0 (0,8) 27 %
53	—id—	—id—	—id—	—id—	7,1 41 %	329 mg 408 mm ³	0,807 9,2 mm	1,04	2,9 (1,0) 30 %
54	Aflou (Atlas)-ALG.	34° 08' N 02° 03' E	1.000 m	II-88 N. BOU.	6,9 5 %				
55	—id—	—id—	—id—	—id—	7,6 4 %				
56	Heizer-ALG. (Djurdjura)	36° 25' N 03° 57' E	550 m	IV-88 Ph. LEB.	5,9 3 %				
57	—id—	—id—	—id—	—id—	6,6 3 %				
58	Tikjda-ALG (Djurdjura)	36° 30' N 03° 58' E	1.620 m	—id—	6,3 2 %				
59	—id—	—id—	1.570 m	—id—	7,7 11 %				
60	—id—	—id—	—id—	—id—	8,7 2 %				
61	—id—	—id—	—id—	—id—	6,6 3 %				
62	—id—	—id—	—id—	—id—	6,3 % 4 %				

63	—id—	—id—	1.520 m	—id—	6,2 3 %				
64	—id—	—id—	—id—	—id—	8,0 40 %				
65	—id—	—id—	1.340 m	—id—	6,7 4 %				
66	—id—	—id—	—id—	—id—	7,7 6 %				
67	—id—	—id—	—id—	—id—	6,6 3 %				
68	—id—	—id—	—id—	—id—	6,0 2 %				
69	Calacuccia (Corse)-FR.	42° 20' N 09° 00' E	730 m	V-87 M. MUR.	6,9 5 %	347 mg 478 mm ³	0,727 9,7 mm	1,13	2,7 (0,5) 25 %
70	Popolasca (Corse)-FR.	42° 27' N 09° 00' E	540 m	—id—	5,9 5 %				(3,0) (43 %)
71	Castiglione (Corse)-FR.	42° 26' N 09° 02' E	665 m	IV-87 M. MUR.	6,1 5 %				
72	Corcia, (Corse)-FR.	42° 21' N 09° 02' E	680 m	V-87 M. MUR.	7,8 10 %	291 mg 369 mm ³	0,788 8,9 mm	1,07	2,9 (0,3) 30 %
73	Marignana (Corse)-FR.	42° 14' N 08° 48' E	500 m	—id—	4,2 12 %	(45 mg)			
74	Porto (Corse)-FR.	42° 17' N 08° 42' E	20 m	—id—	3,8 6 %				
75	—id—	—id—	—id—	—id—	4,3 5 %				

76	Rochefort (Gard)-FR.	43° 58' N 04° 40' E	250 m	VII-84 B. HUB.	7,8 11 %
77	—id—	—id—	—id—	IX-84 B. HUB.	6,7 13 %
78	—id—	—id—	—id—	—id—	7,0 25 %
79	—id—	—id—	—id—	—id—	7,6 19 %
80	—id—	—id—	—id—	—id—	7,2 10 %
81	—id—	—id—	—id—	—id—	7,8 23 %
82	—id—	—id—	—id—	—id—	6,3 8 %
83	—id—	—id—	—id—	—id—	4,5 2 %
84	—id—	—id—	—id—	VII-86 S. NAD.	4,4 5 %
85	—id—	—id—	—id—	—id—	3,7 5 %
86	—id—	—id—	—id—	—id—	4,1 6 %
87	—id—	—id—	—id—	—id—	4,8 19 %
88	Valliguières (Gard)-FR.	44° 00' N 04° 34' E	150 m	87 S. NAD.	5,0 6 %
89	—id—	—id—	—id—	—id—	4,4 6 %

90	—id—	—id—	—id—	—id—	5,8 4 %		
91	—id—	—id—	—id—	—id—	5,5 4 %		
92	—id—	—id—	—id—	—id—	4,9 26 %		
93	Bagnols-en-Forêt (Var)-FR.	43° 33' N 06° 42' E	250 m	—id—	4,1 4 %		
94	—id—	—id—	—id—	—id—	4,4 4 %		
95	—id—	—id—	—id—	—id—	4,8 4 %		
96	St Paul-en-Forêt (Var)-FR.	43° 34' N 06° 43' E	250 m	—id—	1,6 6 %		
97	—id—	—id—	—id—	—id—	4,4 8 %		
98	Valliguières (Gard)-FR.	44° 00' N 04° 34' E	150 m	—id—	5,1 3 %		
99	Ile Rousse (Corse)-FR.	42° 37' N 08° 56' E	20 m	IV-85 J. BRO.	8,0 50 %		
100	Ifrane-MA. (Moyen-Atlas)	33° 31' N 05° 10' W	1.700 m	VIII-83 Ph. LEB.	6,8 11 %	277 mg	2,3
101	Marina di Sosso (Sard.)-ITA.	40° 50' N 08° 40' E	10 m	VIII-87 F. FRO.	10,3 70 %	679 mg	
102	Santa Caterina (Sard.)-ITA.	40° 07' N 08° 29' E	10 m	—id—	9,3 66 %	352 mg	

103	Prades-Le-Lèz (Hérault)-FR.	43° 41' N 03° 51' E	60 m	IX-88 Ph. LEB.	4,7 19 %	315 mg $0,765$ 412 mm^3	1,08	2,7 (0,9) 38 %
104	—id—	—id—	—id—	—id—	6,5 11 %			
105	—id—	—id—	—id—	—id—	7,4 23 %			
106	—id—	—id—	—id—	—id—	6,6 5 %			
107	—id—	—id—	—id—	—id—	6,5 10 %			
108	—id—	—id—	—id—	—id—	7,3 40 %			
109	—id—	—id—	—id—	—id—	5,7 37 %	247 mg 324 mm^3	$0,763$ 8,5 mm	1,07 2,2 (0,8) 32 %
110	—id—	—id—	—id—	—id—	9,4 58 %	320 mg 401 mm^3	$0,798$ 9,2 mm	1,10 2,4 (0,8) 29 %
111	—id—	—id—	—id—	—id—	6,5 10 %			
112	Tikjda-ALG. (Djurdjura)	36° 30' N 03° 58' E	1.570 m	IV-88 Ph. LEB.	6,7 5 %			
113	Médina (Aurès)-ALG.	ca. 35° 30' N ca. 07° 00' E	2.000 m	V-83 A. HAM.	4,8 11 %			
114	Remoulins (Gard)-FR	43° 56' N 04° 54' E	50 m	VIII-89 Ph. LEB.	4,9 5 %	358 mg 471 mm^3	$0,761$ 9,7 mm	1,19 2,9 (0,6) 28 %
115	—id—	—id—	—id—	—id—	6,4 6 %	282 mg 351 mm^3	$0,804$ 8,8 mm	1,08 2,4 (0,7) 18 %

116	—id—	—id—	—id—	—id—	6,1 25 %	363 mg 493 mm ³	0,737 9,8 mm	1,09	3,0 (0) 38 %
117	—id—	—id—	—id—	—id—	5,8 5 %	338 mg 408 mm ³	0,829 9,2 mm	1,07	2,8 (0,6) 32 %
118	Gignac (Hérault)-FR.	43° 39' N 03° 33' E	100 m	X-89 Ph. LEB.	8,6 52 %	450 mg 572 mm ³	0,787 10,3 mm	1,08	2,4 (1,3) 23 %
119	—id—	—id—	—id—	—id—	8,3 47 %	332 mg 428 mm ³	0,776 9,4 mm	1,05	2,9 (0,9) 44 %
120	—id—	—id—	—id—	—id—	7,8 6 %	377 mg 508 mm ³	0,742 9,9 mm	1,04	3,2 (0,6) 35 %
121	—id—	—id—	—id—	—id—	4,6 10 %	363 mg 463 mm ³	0,784 9,6 mm	1,09	2,1 (0,6) 25 %

LA = proanthocyanidines totales. LD % = pourcentage de prodelphinidine. P et V = poids (mg) et volume (mm³) moyens d'un galbule sec. = diamètre moyen d'un galbule. D/d = coefficient d'ellipticité moyen d'un galbule (D et d, grand et petit diamètres). n = nombre moyen de graines par galbule (entre parenthèses: écart-type). % pond. = proportion pondérale des graines dans un galbule.

Tableau 2

Comparaison biochimique et biométrique des deux sous-espèces
macrocarpa et *oxycedrus* du Genévrier oxycèdre

Origine Taxon	Corse + Majorque <i>macrocarpa</i> (n = 7)		Languedoc (Hérault) <i>oxycedrus</i> (n = 12)	t	p
LA (mg.g-1)	9,2 (2,0)	vs	7,0 (1,6)	2,49	0,03
LD %	71 (6)	vs	33 (18)	5,12	< 0,001
Poids/galbule (mg)	653 (280)	vs	286 (100)	3,89	0,002
Volume/galbule (mm ³)	1.172 (454)	vs	374 (124)	5,42	< 0,001
Diamètre moyen (mm)	12,9 (1,7)	vs	8,8 (1,1)	6,03	< 0,001
Ellipticité	1,12 (0,06)	vs	1,07 (0,02)	2,50	0,03
Densité appar. (P/V)	0,735 (0,045)	vs	0,760 (0,028)	1,41	> 0,10
Nombre graines par galbule	2,5 (0,4)	vs	2,6 (0,4)	0,50	>> 0,10
Poids/graine (mg)	59 (16)	vs	38 (07)	3,73	0,005
Poids graines par galbule (mg)	142 (47)	vs	99 (24)	2,49	0,03

et moins significative que précédemment: $D/d = 1,12 \pm 0,06$ vs $1,07 \pm 0,02$; $p = 0,03$. Les densités par contre sont identiques ($0,735 \pm 0,045$ vs $0,760 \pm 0,030$), alors que ce paramètre permet la distinction des sous-espèces «septentrionale» et «méridionale» du Genévrier de Phénicie (LEBRERON & RIVERA, 1988).

De même, alors que le nombre moyen de graines par galbule différencie très nettement les deux sous-espèces européenne et maghrébine du Genévrier thurifère (GAUQUELIN & al., 1989), ce paramètre est ici totalement inopérant: $2,5 \pm 0,4$ vs $2,6 \pm 0,4$ graines/galbule (voir figure 2). Le poids moyen d'une graine est toutefois plus élevé chez *macrocarpa* que chez *oxycedrus*: 59 ± 16 vs 38 ± 7 mg/graine ($p = 0,005$), ainsi que le poids total des graines contenues dans un galbule: 142 ± 47 vs 99 ± 24 mg/galbule ($p = 0,03$). Compte-tenu de la taille des galbules, la part occupée par les graines dans un galbule est néanmoins significativement plus faible chez *macrocarpa* que chez *oxycedrus*: 24 ± 6 vs 36 ± 10 % ($p < 0,05$) (2).

(2) Nos valeurs sont tout à fait comparables à celles données par ROQUES & al., 1984 («nombre moyen de graines de 2,8 oscillant entre 2,0 et 4,4») et par d'autres chercheurs cités par cet auteur.

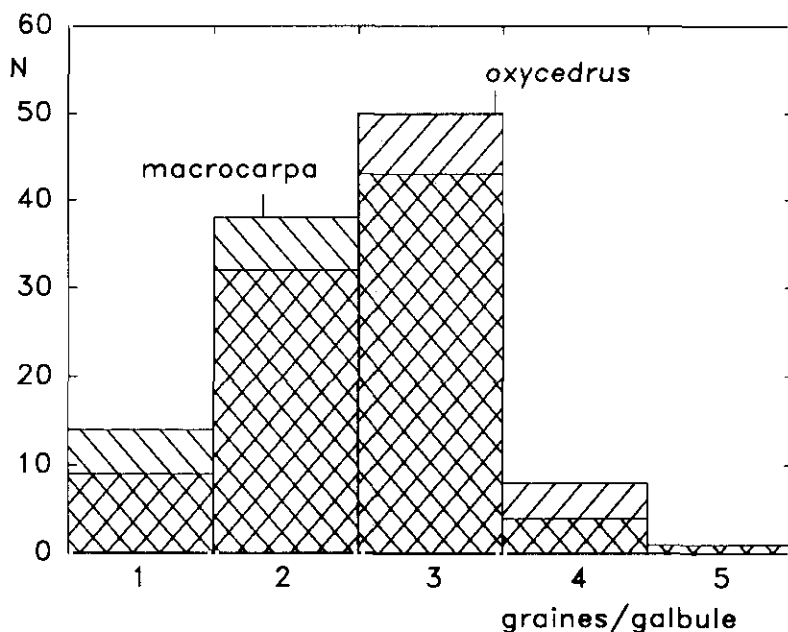


Fig. 1.—Comparaison biométrique (nombre moyen de graines par galbule) des deux taxons *oxycedrus* et *macrocarpa*. Biometric comparison (mean number of seeds/galbulus) of the two taxa *oxycedrus* and *macrocarpa*

En conclusion, l'étude biométrique confirme en la précisant le bien-fondé de la distinction des deux sous-espèces; les quelques autres spécimens (Gard, $n = 4$) étudiés à cet égard vont dans le même sens. Les spécimens de Corse ($n = 2$) et du Maghreb intérieurs ($n = 1$) ne se distinguent en rien de la sous-espèce type (voir tableau 3), et ne permettent donc pas «d'objectiver» ici le taxon *rufescens*.

2. ASPECTS BIOCHIMIQUES

Les résultats relatifs aux échantillons *macrocarpa* (littoral de Corse, Sardaigne, Majorque et Maghreb; $n = 25$) (voir tableau 3 et figure 3 pour la Corse) sont sans ambiguïté: les proanthocyanidines totales y approchent en moyenne 10 mg.g⁻¹ et, surtout, la prodelphinidine en est le constituant majeur, en moyenne plus des deux tiers du total: $71 \pm 6 \%$ (valeurs extrêmes: 38 et 82 %). A l'opposé, la quasi totalité des spécimens récoltés à l'intérieur du Maghreb et de la Corse, ou en France et en Espagne «continentales», connaissent des teneurs proanthocyaniques significativement plus faibles: 4 à 8 mg.g⁻¹ de proanthocyanidines totales, et moins de 25 % de prodelphinidine, *Languedoc excepté*.

Ainsi, combiné avec le critère morphologique du diamètre des galbules, la

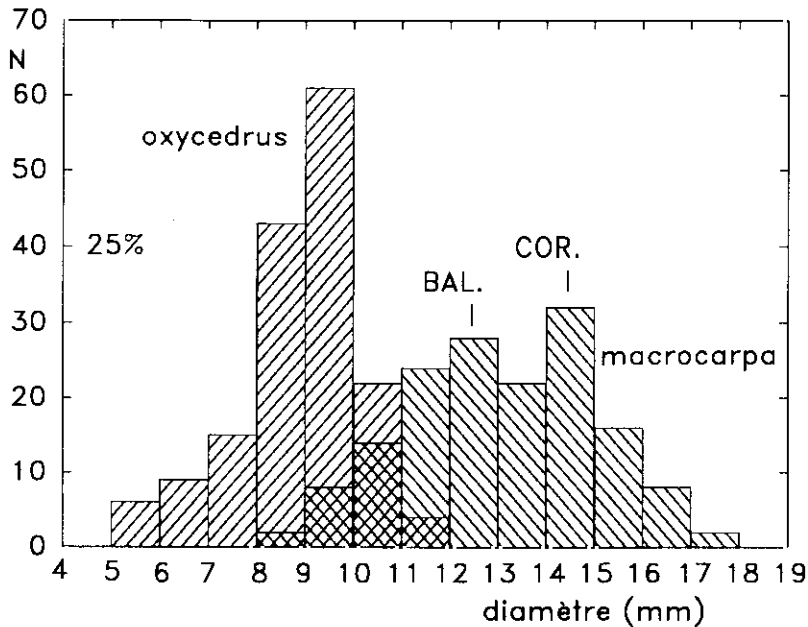


Fig. 2.—Comparaison biométrique (diamètre des galbules) des deux taxons *oxycedrus* et *macrocarpa*. Biometric comparison (galbulus diameter) of the two taxa *oxycedrus* and *macrocarpa*.

prodelphinidine foliaire (3) conduit-elle —comme pour le Genévrier de Phénicie— à une subspécification pratiquement assurée de tous les individus ci-dessus mentionnés:

- LD% < 25 % et galbule < 10 mm : ssp. *oxycedrus* (et *rufescens*?);
- LD% > 50 % et galbule > 11 mm : ssp. *macrocarpa*.

Cette règle générale va néanmoins connaître plusieurs exceptions qui conduiront (paradoxalement) à l'éclairer et à la renforcer.

On observe tout d'abord la présence à Majorque, mais *en montagne*, de spécimens à teneurs proanthocyaniques (LD% = 49 à 54 %) certes distinctes de celles de leurs homologues littoraux (LD% = 70 à 76 %), mais significativement supérieures à celles des spécimens intérieurs de Corse (n = 7) et d'Afrique du Nord (n = 15) (LD% < 26 %, avec un seul échantillon maghrébin à 40 %) (voir tableau 3 et figure 4).

Toujours aux Baléares, les cas d'Ibiza est encore plus troublant: qu'ils soient littoraux (n = 4) ou intérieurs (n = 2), les échantillons s'inscrivent dans le même domaine que les échantillons *intérieurs* de Majorque: LA = 5 à 8 mg. gl, LD% = (31) 42 à 65 %. Enfin, alors que Provence (+ Gard) et Espagne (n = 36)

(3) Une simple chromatographie sur papier suffit pour distinguer sans ambiguïté les cas où la prodelphinidine représente moins du quart ou plus de la moitié des proanthocyanidines totales.

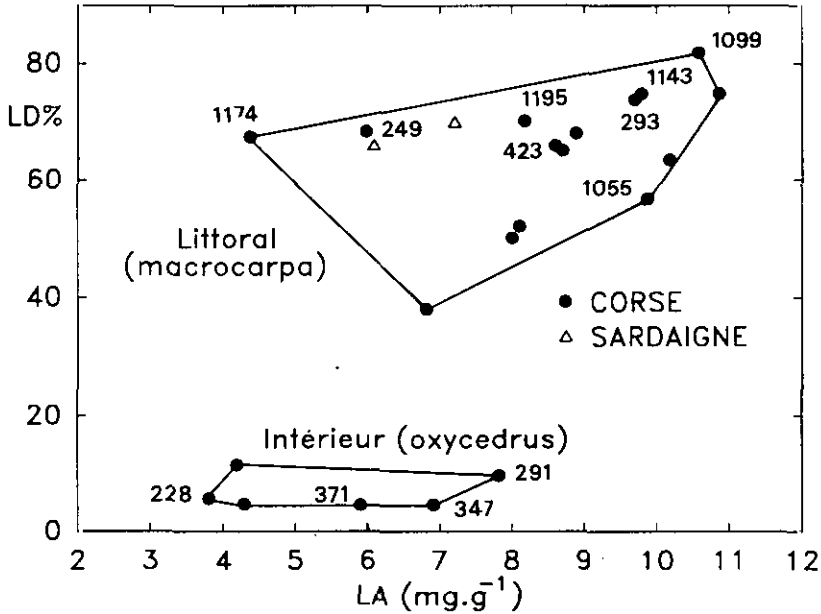


Fig. 3.—Comparaison biochimique de Genévriers oxycèdres de Corse (littoral et intérieur) (Les nombres figurant à côté de points sont relatifs au poids moyen (mg) des galbulus). Biochemical comparison of Corsican Prickly Junipers (littoral and hinterland) (The number next to each point is the mean weight (mg) of the galbulus).

ne semblent pas connaître d'entorse à la «règle *oxycedrus*», une notable exception est observée avec une méta-population languedocienne (Prades-le-Lèz + Gignac, Hérault; $n = 15 + 4$): y coexistent en effet des individus à contenus proanthocyaniques faibles ($LD\% < 28\%$, $n = 10$), moyens ($LD\%$ couvrant de 29 à 55 % inclus, $n = 7$) et forts ($LD\% > 56\%$, $n = 2$) (voir figure 5).

Cette dernière situation évoque très nettement le *polymorphisme* biochimique observé chez deux autres genévriers, le Thurifère (GAUQUELIN & al., 1989) et le genévrier commun *s. l.* (BARBERO & al., *in prep.*): au sein d'une même population peuvent en effet coexister, par le jeu de deux allèles d (prodelphinidine faible) et D (prodelphinidine forte), trois phénotypes proanthocyaniques dd, dD et DD, dans des proportions obéissant à la loi binômiale de Hardy-Weinberg (voir tableau 4).

Il est donc probable que, chez le Cade également (4) la même situation explique à la fois la règle générale et ses diverses exceptions:

— «pures», les deux sous-espèces *oxycedrus* (et *rufescens?*) et *macrocar-*

(4) Les limites proposées (28 et 56 %) sont même étonnamment proches de celles déterminées pour le Genévrier commun (28 et 59 %), congénère le plus proche du Cade parmi les genévriers aciculaires (section *Oxycedrus*). On remarquera la parfaite complémentarité biogéographique des deux espèces, telle qu'elle ressort de la carte dressée par LEMOINE-SEBASTIAN (1965, p. 97).

Tableau 3

Caractéristiques biochimiques et biométriques des provenances Languedoc,
Corse et Baléares, prises comme type des sous-espèces
oxycedrus ou *macrocarpa* du Genévrier oxycède

Provenance (nombre)	LA tot. mg.g-1	L.D. %	P/galbule mg	n graines/ galbule	P/l graine	P/n graines	% pond. gr./galb.	D mm	d mm	Ø mm	D/d	V mm ³	P/V
Prades (9)	6,9 (1,6)	34 (17)	230 (81)	2,5 (0,3)	36 (06)	90 (19)	39 (08)	8,6 (1,1)	8,0 (1,1)	8,3 (1,1)	1,07 (0,02)	315 (102)	0,753 (0,090)
Remoulins (4)	5,8 (0,6)	10 (10)	335 (37)	2,8 (0,3)	35 (10)	99 (35)	29 (08)	9,8 (1,0)	8,8 (0,4)	9,4 (0,5)	1,11 (0,06)	431 (64)	0,783 (0,041)
Gignac (4)	7,3 (1,8)	29 (24)	381 (50)	2,7 (0,5)	44 (04)	118 (25)	32 (10)	10,1 (0,5)	9,5 (0,4)	9,8 (0,4)	1,07 (0,02)	493 (62)	0,772 (0,021)
Languedoc (17)	6,5 (2,1)	27 (19)	290 (35)	2,6 (0,4)	38 (08)	99 (26)	34 (10)	9,3 (1,1)	8,6 (1,0)	9,0 (1,0)	1,08 (0,04)	389 (113)	0,765 (0,066)
Hérault = Prades + Gignac	7,0 (1,6)	33 (18)	286 (100)	2,6 (0,4)	38 (07)	99 (24)	36 (10)	9,1 (1,2)	8,5 (1,1)	8,8 (1,1)	1,07 (0,02)	374 (124)	0,760 (0,028)
Corse (3) intérieur	6,9 (1,0)	07 (03)	352 (33)	2,8 (0,2)	40 (12)	115 (39)	33 (06)	9,8 (0,6)	8,9 (0,3)	9,3 (0,4)	1,10 (0,3)	424 (55)	0,758 (0,030)
Maghreb (1) intérieur	6,8	11	277	2,3	52	119	43	—	—	—	—	—	—
Corse (9) littoral	8,5 (2,0)	70 (07)	679 (318)	2,3 (0,5)	64 (19)	151 (58)	23 (06)	14,2 (1,2)	13,0 (2,1)	13,6 (1,2)	1,09 (0,01)	1.372 (535)	0,712 (0,030)
Baléares (6) littoral	10,8 (0,7)	74 (03)	594 (194)	2,5 (0,3)	56 (13)	141 (45)	24 (03)	12,9 (0,4)	11,1 (0,5)	12,0 (0,2)	1,17 (0,07)	905 (046)	0,765 (0,049)
Corse + Baléares = <i>macrocarpa</i>	9,2 (2,0)	71 (06)	653 (280)	2,5 (0,4)	59 (16)	142 (47)	24 (06)	13,6 (1,7)	12,1 (1,8)	12,9 (1,7)	1,12 (0,06)	1.172 (454)	0,735 (0,045)

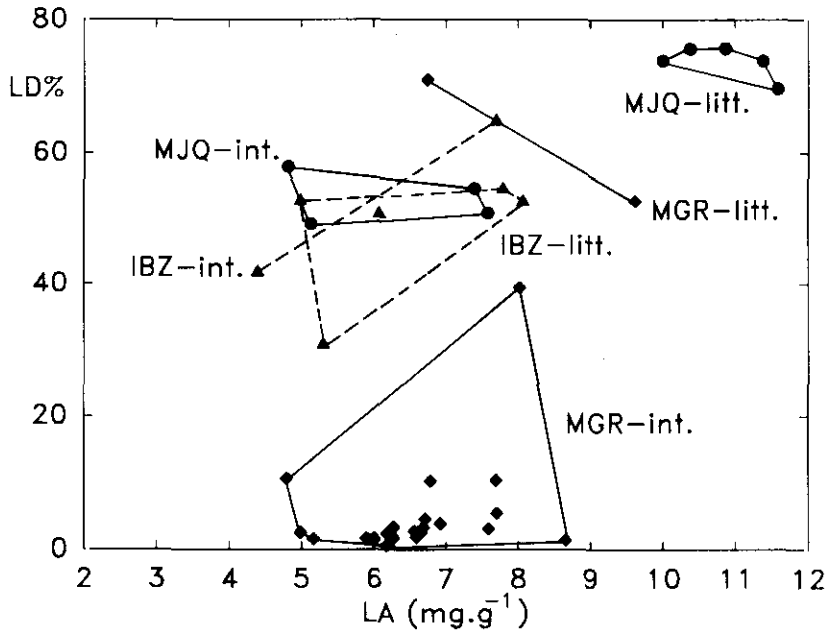


Fig. 4.—Comparaison biochimique de Genévriers oxycèdres des Baléares et du Maghreb (MJQ = Majorque; IBZ = Ibiza; MGR = Maghreb. litt. = littoral; int. = intérieur). Biochemical comparison of Prickly Junipers from Balearic islands and Maghreb (MJQ = Majorca; IBZ = Ibiza; MGR = Maghreb. litt. = littoral; int. = hinterland).

pa seraient en fait les deux formes (homozygotes) extrêmes de la distribution; — en raison des dimensions relativement faibles des Baléares, il est permis de penser que la confusion biochimique d'individus intérieurs *et* littoraux puisse être due à des phénomènes d'introgression mutuelle, ceci d'autant plus aisément que l'île est plus petite (on comparera Ibiza à Majorque). De même dans l'Hérault, où les populations (partiellement hétérozygotes) *actuelles* de Prades et de Gignac — naguère plus proches du littoral — témoignent de l'inscription relictuelle et locale du caractère biochimique *macrocarpa* au nord de la Méditerranée.

Mais on ne saurait oublier que *rien* dans la morphologie de leurs galbules ne distingue les spécimens de l'Hérault de ceux — très proches — du Gard, ni que corrélativement — *rien* ne les rapproche des «vrais» *macrocarpa* (5). De plus, aucun des quatre principaux paramètres morphologiques étudiés ne permet de distinguer les individus «dd» (LD% < 28 %, n = 4) des autres, «dD» + «DD» (LD% > 28 %, n = 8), porteurs du «gène *macrocarpa*» au sein de la méta-population d l'Hérault:

(5) Inversement, les «gros galbules» de la vallée de la Durance signalés par Hammoud (1986) présentaient de faibles teneurs en prodelphinidine, typiquement ssp. *oxycedrus*.

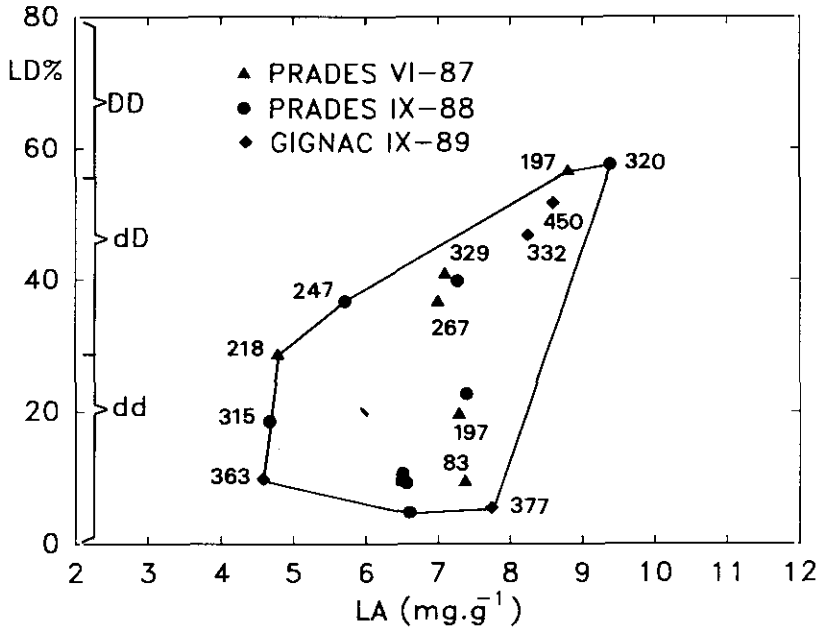


Fig. 5.—Analyse biochimique et génétique d'une métapopulation languedocienne de Genévrier oxycède (Les nombres figurant à côté de points sont relatifs au poids moyen (mg) des galbulus). Biochemical and genetic analysis of a Prickly Juniper Languedocian metapopulation (The number next to each point is the mean weight (mg) of the galbulus).

Tableau 4

Répartition des individus proanthocyaniques de Genévrier oxycède en trois classes phénotypiques (entre parenthèses: effectifs calculés pour $p(d)$ considéré, avec $p(d) + q(D) = 1$) (Hypothèse panmictique et loi de Hardy-Weinberg)

Classe phénotypique	Languedoc Prades	(Hérault) +Gignac	Corse (littoral)	Maghreb (Djurdjura)
A LD% < 28% homozygote dd	8 (8,0)	10 (10,1)	0 (0,2)	14 (14,1)
B LD% = 29-55% hétérozygote dD	5 (5,9)	7 (7,5)	3 (2,9)	1 (0,9)
C LD% > 56% homozygote DD	2 (1,1)	2 (1,4)	12 (11,9)	0 (0,0)
Fréquence p de l'allèle d	0,73	0,73	0,11	0,97

- diamètre moyen des galbules, 9,3 +/- 0,7 vs 9,0 +/- 0,9 mm ($t = 0,53$, $p \gg 0,10$);
- poids moyen des galbules, 308 +/- 95 vs 285 +/- 87 mg ($t = 0,38$, $p \gg 0,10$);
- nombre moyen de graines par galbule, 2,7 +/- 0,5 vs 2,5 +/- 0,5 ($t = 0,60$, $p \gg 0,10$);
- poids moyen d'une graine, 41 +/- 5 vs 37 +/- 8 mg ($t = 0,80$, $p \gg 0,10$).

On doit donc admettre qu'il y a (eu) disjonction des caractères morphologiques et biochimiques lors de l'évolution de l'espèce, et que si la morphologie peut continuer à sous-spécifier les individus, seule la biochimie, plus «conservatrice», est à même d'en retrouver les subtiles parentés, en décryptant leur histoire, ancienne ou récente.

CONCLUSION

Tout en confirmant l'existence, à côté de la sous-espèce type, de la sous-espèce «littorale et méridionale» *macrocarpa* — toutes deux généralement bien distinctes par la taille des galbules et la teneur en prodelphinidine foliaire — l'analyse phytochimique:

- tend à rapprocher les deux taxons infraspécifiques *oxycedrus* et *rufescens* qui, soit au nord de l'aire, soit en altitude, sont soumis aux plus dures conditions écologiques (hivernales);

- décèle l'existence de populations génétiquement complexes, témoignant de la présence historique de «gènes *macrocarpa*» en France continentale, et de l'existence de phénomènes (actuels) d'hybridation et/ou d'introgession aux Baléares;

- permet de tracer un schéma plausible de l'origine commune des taxons actuels qui — sauf situations locales — tendent aujourd'hui respectivement vers les deux pôles homozygotes des potentialités proanthocyaniques de l'espèce, soumise au phénomène de polymorphisme biochimique déjà signalé dans le genre *Juniperus*.

D'un point de vue évolutif, il semble en effet qu'un schéma analogue à celui proposé pour le Genévrier de Phénicie puisse être ici avancé: riche en prodelphinidine, molécule considérée comme «primitive», le taxon *macrocarpa* (= forme homozygote DD) pourrait être considéré comme l'archétype de l'espèce. A partir de lui — et pour des raisons d'allocation énergétique — l'atténuation de la phényl-trihydroxylation (baisse de la prodelphinidine et des proanthocyanidines totales) et la miniaturisation des galbules auraient permis la conquête de milieux écologiquement plus ingrats que les littoraux méridionaux d'origine: sous les mêmes latitudes, progression en altitude (taxon *rufescens*); aux basses cotes, progression vers le Nord (taxon *oxycedrus*, type taxonomique, mais non phylétique).

Mais alors que le processus résultant de sous-spéciation a été parfait et

définitif chez le Genévrier de Phénicie, monoïque (et autogame?), la dioécie de l'Oxycèdre a permis l'hybridation et l'introgression des diverses populations, comme chez le Thurifère, d'où le tableau complexe localement noté. D'un point de vue expérimental, l'archipel des Baléares paraît constituer un lieu idéal pour approfondir l'étude du modèle de différenciation «morpho-chimio-génétique» que constitue ainsi le Genévrier oxycèdre.

REMERCIEMENTS

Les personnes suivantes ont participé à la collecte des échantillons de Genévrier oxycèdre: Mme N. Bounaga (Alger), MM. M. Barbéro (Marseille), J. Broyer (Villars-lès-Dombes), F. Fromard (Toulouse), J. Gamisans (Marseille), A. Hamoud (Marseille), B. Hubert (Montfavet), S. Nader (Marseille).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barbéro, M. & al. — Le Genévrier commun est une espèce collective, flavoniquement polymorphe. In prep.
- Gauquelin, Th., Idrissi Hassani, M. & Lebreton, Ph. —1988— Le Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. (Cupressacées): analyse biométrique et biochimique; propositions systématiques — *Ecol. Médit.*, Marseille 14 (3-4): 31-42.
- Gaussen, H. —1968— Les Gymnospermes actuelles et fossiles. 10. Cupressacées — *Lab. Forest. Univ. Toulouse*, 326.
- Greuter, W. R., Burdet, H. M. & Long, G. (eds) —1984— *Med-Checklist* — Vol. 1. Genève & Berlin.
- Jalas, J. & Suominen, J. —1973— *Atlas Florae Europaeae* — 2: 32-33. Gymnospermae, Helsinki.
- Hamoud, A. —1986— Etude écologique et taxonomique des Genévriers du Sud-Est de la France — Thèse Univers. Aix-Marseille III, 200 p. + annexe.
- Lebreton, Ph. & Rivera, D. —1988— Analyse du taxon *Juniperus phoenicea* L. sur des bases biochimiques et biométriques — *Natur. Monspel. Sér. Bot.* 53: 17-41.
- Lemoine, C. —1966— Les bois de *Juniperus*. Essai d'anatomie écologique de quelques espèces — *Bot. Rhedonica, Sér. A*: 37-86.
- Lemoine-Sébastien, C. —1965— Ecologie des genévriers au Maroc — *Bull. Soc. Sci. Nat. & Phys. Maroc* 45: 49-110.
- Maire, R. —1952— *Flore de l'Afrique du Nord*, Paris (Cupressacées) — Vol. 1: 114-116.
- Roques, A., Raimbault, J. P. & Goussard, F. —1984— La colonisation des cônes et galbules des genévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences — *Ecol. Médit.*, Marseille 10 (1-2). 147-169.