

Contribution à l'étude biosystématique du complexe orophile *Carex sempervirens* Vill. (Cyperaceae) dans les Pyrénées

Autor(en): **Lazare, Jean-Jacques**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **105 (1982)**

PDF erstellt am: **27.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-89177>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOSYSTÉMATIQUE DU COMPLEXE OROPHILE *CAREX SEMPERVIRENS* VILL. (*CYPERACEAE*) DANS LES PYRÉNÉES

par

JEAN-JACQUES LAZARE

AVEC 8 FIGURES, 3 PLANCHES ET 2 TABLEAUX

INTRODUCTION

Carex sempervirens Vill. s.l. est un orophyte très fréquent dans la plupart des massifs de la ride montagneuse nord-méditerranéenne.

Dans le cadre de l'étude écologique des populations de ce complexe sur l'ensemble de l'aire de répartition européenne, nous aborderons ici la comparaison caryologique, morphologique et écologique des populations pyrénéennes. En effet, le nombre chromosomique de ces populations était jusqu'alors inconnu. Une comparaison biométrique menée sur une quarantaine de caractères morphologiques, donc plus fine que celle envisagée ici, ainsi qu'une caractérisation biochimique et écophysiological sont réalisées par ailleurs et s'intégreront à la synthèse ultérieure des résultats obtenus sur l'ensemble des populations européennes prises en compte.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel pyrénéen fut étudié essentiellement à partir de populations naturelles échantillonnées *in situ*. Chaque fois que cela fut possible, nous avons effectué sur le terrain des fixations de boutons floraux, et prélevé des akènes plus tard dans la saison.

Pour chaque population, des exsiccata témoins sont conservés dans notre herbier déposé à Gabas, et des plantes vivantes furent mises en culture comparée. Certaines sont ainsi cultivées depuis près de dix ans dans les jardins expérimentaux d'Orsay, d'Avon, puis de Gabas (ce dernier étant situé à 1100 m d'altitude). Nous sommes tout particulièrement reconnaissant à MM. Poncet et Coudrin (Jardin expérimental du Laboratoire de taxonomie végétale expérimentale et numérique de l'Université de Paris XI, Orsay), ainsi qu'à M. G. Eybert (Station d'écologie d'Avon, Université de Paris VII), du soin et de l'attention qu'ils ont portés à nos cultures.

D'autre part, les exsiccata pyrénéens des herbiers suivants furent également consultés :

BC	Herbier de l'Institut botanique de Barcelone
BORD	Herbier du Jardin botanique de la ville de Bordeaux
G	Herbier du Conservatoire et Jardin botanique de la ville de Genève
JACA	Herbier du Centre pyrénéen de biologie expérimentale de Jaca
MAF	Herbier du Laboratoire de botanique de la Faculté de pharmacie de Madrid
MPU	Herbier de l'Institut de botanique de Montpellier
NEU	Herbier de l'Institut de botanique de Neuchâtel
P	Herbier du Laboratoire de phanérogamie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris
TL	Herbier du Laboratoire de botanique de Toulouse
VIL	Herbier du Laboratoire de biologie végétale d'Orsay
	Herbier personnel G. Claustres (Rennes)
	Herbier personnel J.-J. Lazare (Gabas)

Nous remercions très vivement les Conservateurs et les Directeurs de ces herbiers pour leur accueil bienveillant et pour le matériel très intéressant qu'ils ont mis à notre disposition ou qu'ils nous ont complaisamment prêté.

Morphologie : Les mesures envisagées ont été effectuées dans certains cas, directement *in situ*, pour les autres sur des exsiccata d'herbier. La localisation et la densité des stomates foliaires ont été déterminées directement par observation au fort grossissement de la loupe binoculaire ($\times 70$) pour les échantillons frais, et pour les échantillons séchés, après montage d'épiderme au microscope. Les feuilles sèches doivent être préalablement trempées pendant quelques minutes dans l'eau bouillante afin d'en ramollir les tissus.

Les observations et les mesures des dimensions maximales des grains de pollen furent effectuées directement dans l'eau distillée. Une comparaison statistique nous indiqua en effet que les résultats obtenus par observation en solution isotonique de lactose ne sont pas significativement différents de ceux obtenus par observation dans l'eau.

Caryologie : Nos résultats ont été obtenus par la technique décrite par FAVARGER (1959) et modifiée par KÜPFER (1974) : écrasement après fixation au mélange éthanol absolu - acide acétique (3/1), avec addition d'une dizaine de gouttes de carmin acétique (précoloration) et trois gouttes d'acétate ferrique (mordant) pour 20 ml. Les fixations sont maintenues quelques jours à la température du laboratoire avant d'être ensuite stockées au congélateur (-18°C).

Méioses : afin d'accélérer la vitesse de fixation, nous avons pris soin de fendre les boutons floraux et d'écarter les étamines. La coloration finale du matériel fixé est réalisée par macération des étamines dans le carmin acétique pendant deux heures à température du laboratoire, suivie d'un chauffage très doux pendant environ 15 mn, puis légèrement plus fort ensuite, jusqu'à émission de vapeurs blanches au-dessus de la surface du liquide.

Mitoses : elles furent observées à partir de méristèmes de racines prélevés directement sur les plantes mises en cultures expérimentales ou sur des méristèmes radiculaires d'akènes ayant germé.

Les extrémités de racines ont nécessité avant fixation un prétraitement de 2 à 3 heures dans une solution saturée d'hydroxyquinoléine, à la température du laboratoire, ce qui permet un meilleur étalement des chromosomes.

Après fixation identique à celle des boutons floraux, les pointes de racines ont été, selon les résultats,

— soit colorées par le réactif de Schiff, après 13 mn d'hydrolyse dans une solution HCl 3N, à 60° C (DIETRICH 1967),

— soit directement colorées au carmin acétique comme les anthères. Dans ce cas, un passage de quelques minutes dans une solution HCl N a permis d'éliminer le colorant en excès.

Le contraste final obtenu a toujours été meilleur en utilisant le réactif de Schiff.

Ecologie: Le contexte phytosociologique des populations échantillonnées *in situ* a été noté quand cela était possible, et le pH de l'horizon superficiel de sol dans lequel les racines se développent a été mesuré sur le terrain au moyen d'un réactif coloré (pHydrion) et contrôlé ensuite au pH mètre en laboratoire.

HISTORIQUE DU CONTEXTE TAXONOMIQUE

Carex sempervirens fut décrit par VILLARS dans le second tome de son « Histoire des plantes du Dauphiné » paru en 1787. Sa diagnose fut établie à partir de plantes alpiennes. L'auteur indique d'ailleurs sa présence dans le « Champsaur, le Queyras, le Briançonnais, etc. ».

En 1801, SCHKUHR le nomme *C. ferruginea*, et indique sa présence en Autriche, en Suisse et dans le Dauphiné.

Ce taxon très largement répandu dans les montagnes d'Europe est très fréquent dans les Pyrénées. Son polymorphisme fit l'objet de nombreuses observations de la part des botanistes des deux siècles derniers. Ainsi, dès le début du XX^e siècle, PICOT DE LAPEYROUSE signale au Pic d'Ayré près de Barèges (Hautes-Pyrénées) une variété à épillets androgynes.

En 1858, REUTER (*in* Herbar BOISSIER, G) indiquait déjà une variété *pyrenaica* sur une étiquette d'herbier relative à des exsiccata du Port d'Oo (Haute-Garonne) et faisait remarquer dans une lettre à GRENIER les différences qui séparent la plante pyrénéenne de celle des Alpes: «diffère du *sempervirens* des Alpes par les feuilles plus larges, les épis plus épais à utricules plus larges, à écailles plus obtuses, etc.».

C'est également vers cette époque (1857-58) que DUVAL-JOUE récolta quelques échantillons dans la région de Gèdre et de Gavarnie (Hautes-Pyrénées), et constatant que certains de ces pieds possédaient des épillets androgynes, les regroupa sous le nom de *Carex andromanes* (*in* Herbar DUVAL-JOUE, MPU).

Plus tard, BONNET et RICHTER (1882) indiquent qu'«en France, le *C. sempervirens* présente deux variétés bien tranchées, mais jusqu'ici confondues par tous les botanistes». Ce qui est en partie erroné comme nous venons de le voir. Ils nomment alors *Villarsiana* la variété renfermant le type, en précisant qu'«elle paraît rare dans les Pyrénées, (qu'ils) en (ont) cependant vu quelques échantillons provenant de la région centrale de la chaîne». La seconde variété, qu'ils nomment *Schkuhriana* est «caractérisée par sa souche épaisse lâchement et étroitement cespiteuse; par ses feuilles de moitié plus larges; par ses glumes femelles brunes, étroitement ovales lancéolées, atténuées-aiguës, nettement carénées-rudes au sommet et munies d'une bordure scarieuse étroite; les utricules, oblongs-trigones, ont de 6 à 6,5 mm de long et se distinguent facilement de ceux de la variété

précédente par leur forme plus étroitement allongée...». Cette variété se trouve «assez fréquemment en plusieurs points des Pyrénées, au Mont-Béhorléguy près de Saint-Jean-Pied-de-Port, au pic de la Latte, à Castanèze».

Ensuite, A. et H. MARCAILHOU d'AYMERIC (1894) remarquent la présence, propre d'après eux, à la Haute-Ariège, de pieds luxuriants à 2, 3, 4 et même 5 épillets mâles superposés et distincts, et en font une variété *aurigerana*. Les épillets présentent de plus, une androgynie fréquente et variable, qu'ils divisent en 3 sections différentes. Ils forment alors la combinaison infravariétale nouvelle de *forma androgyna* Marc. d'Aym.

Le caractère «nombre d'épillets mâles» apparaît pris en compte ici pour la première fois par ces deux frères. L'androgynie de certains épillets, caractère en fait lié au précédent, avait déjà été perçue par PICOT de LAPEYROUSE (1813) et par DUVAL-JOUE.

Les diagnoses des var. *Schkuhriana* Bonnet et Richter et var. *aurigerana* A. et H. Marc d'Aym. n'étant pas fondées sur les mêmes caractères, comme le font remarquer d'ailleurs ces deux derniers frères, la synonymie de ces deux combinaisons n'est en réalité que partielle, la première étant subordonnée *pro parte* à la seconde.

Le frère SENNEN (E.M. GRANIER de son vrai nom) distribua sous le nom de *Carex souliei* Sennen (Plantes d'Espagne, N° 2865; Pyrénées Orientales: Capcir, Vallée de Galba, éboulis granitiques à 1950 m, 1916-10-VIII, in Herbier MPU) des échantillons se rapportant manifestement à la variété ariégeoise; ceci fut confirmé lorsque nous parcourûmes cette vallée.

BRAUN-BLANQUET (1945), constatant également les particularités de ce taxon pyrénéen, l'élève au rang spécifique en créant *C. granitica* Br.-Bl. (type de la Porteille de Boutadiol, Pyrénées Orientales, à 2850 m d'altitude). Sa diagnose est fondée, en plus des caractères cités précédemment, sur la coloration pourpre intense de la base des feuilles, et sur sa liaison aux sols granitiques et schisteux. Il considère ce taxon comme endémique des Pyrénées Orientales et Centrales, alors qu'il s'étend en fait largement aux Pyrénées Occidentales, et affirme n'avoir pas vu de *C. sempervirens* Vill. provenant des Pyrénées!

Dans son remarquable «Estudio monografico sobre el genero «*Carex*» en España», VICIOSO (1959) abaisse *C. granitica* Br.-Bl. au rang de sous-espèce du *C. sempervirens* Vill.; le taxon type de VILLARS correspondant alors pour lui à une seconde sous-espèce portant la même épithète. Le botaniste espagnol est le premier auteur à mentionner que l'aire des deux sous-espèces s'étend sur l'ensemble de la chaîne.

DIETRICH (1967), n'ayant eu la possibilité d'étudier du matériel vivant originaire des Pyrénées, considère qu'il y existe uniquement la variété *Schkuhriana* Bonnet et Richter, qu'il met en synonymie avec *C. sempervirens* Vill. var. *aurigerana* Marc. d'Aym., *C. granitica* Br.-Bl. et *C. sempervirens* Vill. ssp. *granitica* (Br.-Bl.) C. Vicioso.

Enfin, GRUBER (1973) signale, à la suite de ses observations personnelles, qu'il faut reconnaître deux taxons pyrénéens, l'un lié aux substrats calcaires (var. *sempervirens*), l'autre préférant les sols siliceux, mais

TABLEAU I

VILLARS (1787)	PICOT de LAPEYROUSE (1813)	REUTER (1858)	DUVAL-JOUVE (1857-58)	BONNET & RICHTER (1882)	A. & H. MARCAILLHOU D'AYMERIC (1894)	SENNEN (1916)	BRAUN- BLANQUET (1945)	VICIOSO (1959)	DIETRICH (1967)
<i>C. semper- virens</i>	variété androgyné		<i>C. andromanes</i>	var. <i>Schkuh- niana</i>	var. <i>aurigerana</i> + forma <i>androgyna</i>	<i>C. souliei</i>	<i>C. granitica</i>	ssp. <i>granitica</i>	var. <i>schkuhriana</i> Bonnet & Richter
		var. <i>pyrenaica</i>							
				var. <i>Vil- larsiana</i>				ssp. <i>semper- virens</i>	var. <i>sempervirens</i>
								+ var. <i>pumila</i> Schur.	

Evolution des conceptions nomenclaturales au sein du complexe *C. sempervirens* Vill. dans les Pyrénées

existant aussi dans les zones calcaires (var. *schkuhriana*), dont la variabilité conduit indéniablement à de «nombreux termes de passage» entre les deux.

La présence effective de deux taxons dans les Pyrénées ne peut plus être réfutée, alors que BRAUN-BLANQUET (*l.c.*) et DIETRICH (*l.c.*) voulurent rapporter toutes les populations à un seul d'entre eux. La récente flore de France (GUINOCHET et de VILMORIN 1978), n'indique d'ailleurs pas non plus le *C. sempervirens* Vill. type dans les Pyrénées.

L'évolution des conceptions des différents auteurs à propos de la nomenclature du complexe pyrénéen *C. sempervirens* Vill. s.l. est résumée dans le tableau I.

Si des modifications objectives de ces différentes combinaisons devaient encore intervenir, ce ne pourrait évidemment être qu'après avoir comparé les populations pyrénéennes à celles de l'ensemble de l'aire de répartition eurasiatique du complexe, car parallèlement, plusieurs combinaisons nouvelles avaient été proposées pour des populations des Alpes et des massifs situés plus à l'Est.

C'est la raison pour laquelle nous nous attacherons à conserver ici, ne serait-ce que provisoirement, la conception de VICIOSO (*l.c.*) qui nous paraît être la plus satisfaisante eu égard aux résultats exposés.

OBSERVATIONS CARYOLOGIQUES

Les numérations chromosomiques antérieures de *C. sempervirens* Vill. s.l. fournirent les nombres $2n = 30$ (31, 32) et 34 (DIETRICH, *l.c.*) pour des populations des Alpes, des Apennins et des Carpathes.

Les nombres $2n = 56, 58$ proposés par TANAKA (1942, 1948) pour du matériel dont l'origine est imprécisée résultent vraisemblablement d'une confusion avec *C. frigida* All.

Quant aux populations pyrénéennes, elles n'ont pas fait l'objet d'investigation caryologique de la part de DIETRICH (*l.c.*), ce qui l'amena d'ailleurs, comme nous l'avons dit, à ne considérer l'existence que d'un seul taxon dans notre chaîne.

Seul, CLAUSTRES (1965, p. 119) mentionna $2n = 24$ pour une population ariégeoise. Ce chiffre paraissait tout à fait étonnant au sein de ces *Carex*! Ce doute fut éclairci quand l'auteur nous communiqua aimablement un dessin d'une plaque métaphasique de mitose racinaire observée à partir de coupes sériées colorées à l'hématoxyline. Les chromosomes étant tous très longs, il ne pouvait en fait s'agir que d'une confusion avec la racine d'une espèce d'un autre genre, car ceux des *Carex* sont toujours petits et ponctiformes.

Nos comptages permettent de séparer, sans conteste, deux cytotypes pyrénéens: $2n = 34$ correspondant à *C. sempervirens* Vill. ssp. *granitica* (Br.-Bl.) C. Vicioso, et $2n = 30$ correspondant à *C. sempervirens* Vill. ssp. *sempervirens* (fig. 1 à 5).

La liste des localisations des populations ayant fait l'objet de numérations chromosomiques étant trop longue à faire figurer ici, nous avons

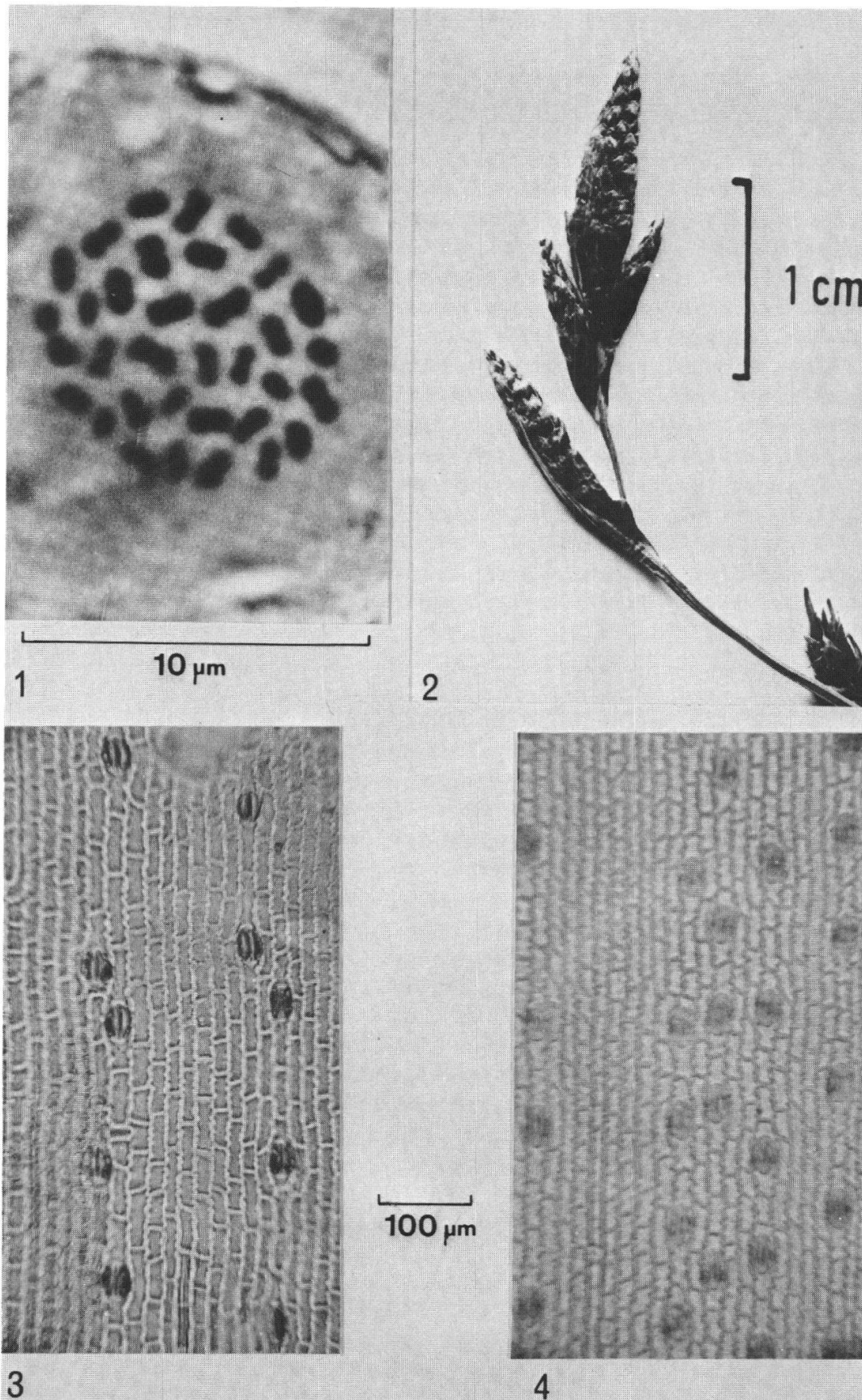


Photo 1. Métaphase I, $n = 34$, polyploïde occasionnel du subsp. *granitica* (Port de Pailhères, Pyrénées-Orientales, 74072501a).

Photo 2. Exsiccatum de *C. sempervirens* ssp. *granitica* présentant 4 épillets mâles distincts (Port de Pailhères, Pyrénées-Orientales, 74072501).

Photo 3. Epiderme foliaire supérieur pourvu de stomates chez *C. sempervirens* ssp. *granitica* (sous le Port de Saleix, Ariège, 81092501).

Photo 4. Epiderme foliaire inférieur à stomates chez *C. sempervirens* ssp. *granitica* (sous le Port de Saleix, Ariège, 81092501).



Fig. 1. *Carex sempervirens* ssp. *sempervirens*, mitose de racine, $2n = 30$ (Rocher d'Aran, Vallée d'Ossau, Pyrénées Atlantiques, 79070901).

Fig. 2. *Carex sempervirens* ssp. *granitica*, mitose pollinique, $n = 17$ (Lac d'Isabe, Vallée d'Ossau, Pyrénées Atlantiques, 78082101).

Fig. 3. *Carex sempervirens* ssp. *granitica*, métaphase I, $n = 17$ (Pic d'Ayous, Vallée d'Ossau, Pyrénées Atlantiques, 78073002).

Fig. 4. *Carex sempervirens* ssp. *granitica*, métaphase I, $n = 17$ (Arrémoulit, Vallée d'Ossau, Pyrénées Atlantiques, 78072701).

Fig. 5. *Carex sempervirens* ssp. *granitica*, métaphase I, $n = 17$ (Vallon d'Esquierry, Haute-Garonne, 78070903).

représenté sur la carte, la distribution des populations étudiées appartenant à ces deux cytotypes (pl. III).

Nous avons déjà établi antérieurement le nombre $n = 17$ pour les populations du Port de Pailhères et de la Porteille d'Orlu (Pyrénées Orientales) et trouvé dans la première localité un pied dont les cellules mères des microspores étaient polyploïdes avec $n = 34$ (photo 1, pl. I) (LAZARE 1975 et 1976).

A l'heure actuelle, nous pouvons affirmer qu'il s'agissait d'un polyploïde occasionnel. A la suite de sa publication, ce nombre polyploïde fut reporté ($2n = 68$) par CHATER (1980) dans le cinquième tome de «Flora Europaea», mais devant être considéré comme tout à fait accidentel, il ne devrait pas, de ce fait, figurer sur le même plan que les nombres $2n = 30$ et 34.

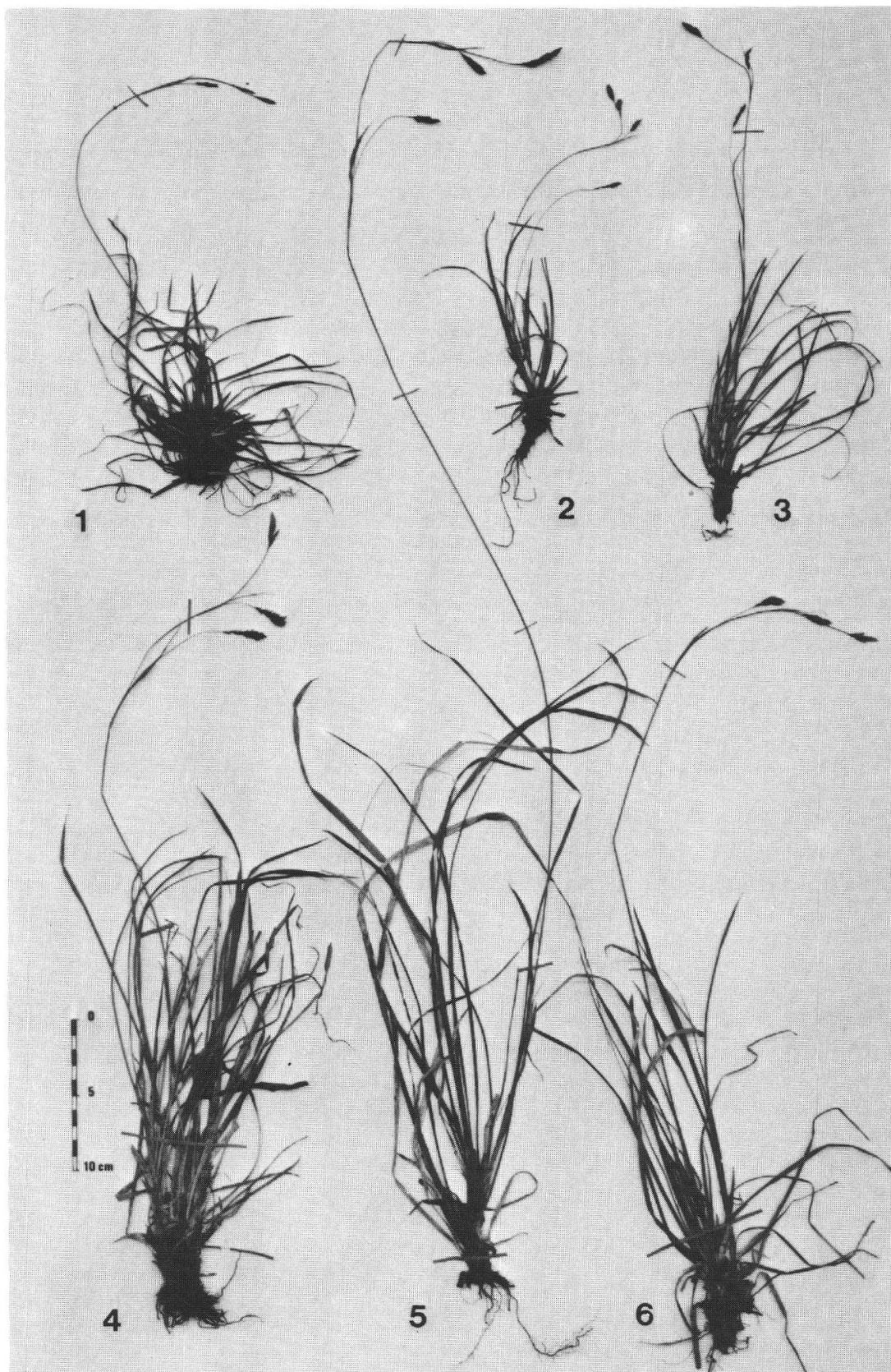
En dehors de ce cas, les nombres chromosomiques dysploïdes des deux sous-espèces de *Carex sempervirens* Vill. s.l. apparaissent pour l'instant comme très stables dans les Pyrénées.

La proximité géographique des deux cytotypes (certaines de leur populations n'étant parfois distantes que de quelques mètres), ainsi que l'existence de plantes apparemment intermédiaires entre les deux du point de vue morphologique laisseraient immédiatement penser qu'il existe des hybrides naturels et que l'on soit donc enclin à trouver dans la nature des plantes à $2n = 32$. Mais ce ne fut pas le cas pour nous jusqu'à présent. Doit-on alors invoquer la part possible revenant à l'apomixie dans la reproduction de ces individus? Certes, la multiplication végétative est très active et joue sans doute un rôle écologique important chez ces *Carex*. Des essais expérimentaux concernant les modalités de la reproduction sexuée semblent indiquer que l'autogamie est impossible (l'allogamie étant de règle chez ces Cypéracées), qu'aucune forme d'agamospermie ne se manifeste et que des croisements des deux cytotypes sont possibles.

Soulignons que ces derniers sont d'ailleurs difficiles à réaliser en raison de la très faible floraison des populations mises en culture à basse altitude.

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

La variabilité morphologique des individus de ce complexe est très grande. Afin de tester la nature de ce polymorphisme, des échantillons de nombreuses populations prélevés *in situ* furent suivis en culture expérimentale en conditions analogues. Certaines de ces populations sont observées depuis bientôt 10 ans, d'autres depuis 2 ans seulement. Nous pouvons affirmer que les principaux caractères morphologiques se conservent en culture, et avant tout les caractères distinguant les populations rapportées aux deux sous-espèces considérées dans ce travail. Ceci nous indique évidemment, contrairement à ce que certains botanistes pensaient pour ces *Carex*, que leurs différences phénotypiques sont bien de nature écotypique, donc génétique, et qu'elles ne résultent pas simplement de phénomènes d'accommodation à leurs diverses conditions de milieu.



— Exsiccata caractéristiques de *C. sempervirens* ssp. *sempervirens* (leg. J.-J. LAZARE, Herbier GABAS)

1. Port de Saleix, Ariège, alt. 1840 m (81092503).
2. Faja de Pelay, Ordesa, Aragon, alt. 1850 m (78081305).
3. Crêt de Béhorléguy, Pyrénées Atlantiques, alt. 1250 m (78060901).

— Exsiccata caractéristiques de *C. sempervirens* ssp. *granitica* (leg. J.-J. LAZARE, Herbier GABAS)

4. Port de Pailhères, Pyrénées-Orientales, alt. 2000 m (74072501).
5. Port de Saleix, Ariège, alt. 1600 m (81092501).
6. Lac d'Isabe, Pyrénées Atlantiques, alt. 1930 m (78091501).

1) Le seul caractère de détermination absolu que nous pouvons retenir jusqu'à présent est la *localisation des stomates sur les épidermes foliaires*. En effet, ces stomates de type paracytique sont localisés uniquement à la face inférieure des feuilles chez le subsp. *sempervirens* (on note parfois chez certains individus une ligne marginale d'au maximum 10 à 15 stomates située dans la partie médiane de la face supérieure du limbe) et sur les deux faces chez le subsp. *granitica* (photos 3 et 4, pl. I).

Ces stomates alignés sur les colonnes homogènes de cellules épidermiques situées entre les nervures sont toujours beaucoup plus denses à la face inférieure (150 à 200/mm²) qu'à la face supérieure (jusqu'à 100/mm²) du limbe. Notons qu'ils disparaissent à la base de la face supérieure chez le subsp. *granitica*. Il convient donc d'observer les parties moyenne et supérieure de feuilles suffisamment développées. DIETRICH (*l.c.*) indiquait la présence des stomates uniquement à la face inférieure.

GRUBER (*l.c.*) signalait déjà l'intérêt de ce caractère tout en précisant qu'il n'était point fiable et qu'il devait dépendre des conditions d'humidité et de lumière du milieu. Certains échantillons se rapportant d'après cet auteur à la variété *schkuhriana* (qu'il met en synonymie avec *granitica*), et provenant du Port de Saleix et du Pic d'Anie étaient dépourvus de stomates à la face supérieure du limbe. Après avoir échantillonné soigneusement en ces lieux, il nous semble en fait, pour les raisons expliquées ci-dessous, qu'il s'agisse de formes luxuriantes à $2n = 30$ se rapportant au subsp. *sempervirens* et non à l'autre. Il n'en est pas moins vrai que les deux taxons existent au Port de Saleix (comme le témoignent nos exsiccata, pl. II). Les deux types de substrat entrent en contact au niveau même du col et les deux cytotypes voisinent à quelques dizaines de mètres de distance.

Nous avons étudié, parmi d'autres, des populations du subsp. *sempervirens* poussant en Vallée d'Ossau sur des parois calcaires ombragées situées à proximité de cascades permanentes. Ces individus, se développant dans une atmosphère constamment saturée en humidité, présentent toujours des feuilles dépourvues de stomate sur leur face supérieure.

Ces caractères se maintiennent également en culture, toutes les populations du subsp. *granitica* conservant les stomates à la face supérieure des feuilles. Ceci prouve bien que le déterminisme de la localisation des stomates est génétique.

L'importance taxonomique de la répartition des stomates fut également soulignée dans d'autres groupes de *Carex* (LE COHU 1967 et 1970, VIGNAL 1969 paru 1970).

2) Il existe un ensemble d'autres caractères morphologiques importants qui différencient nos deux sous-espèces. Parmi ces caractères, certains furent déjà utilisés par des auteurs précédents.

a) Selon la hiérarchie des valeurs taxonomiques que nous leur attribuons, nous proposerons tout d'abord, sur le même plan, les deux caractères suivants : *épaisseur de la tige* et *nombre d'épillets à fleurs mâles*.

En effet, la tige est en général plus épaisse chez le subsp. *granitica* (0,75 à 1,5 mm) que chez le subsp. *sempervirens* (0,5 à 1 mm).

Les populations du subsp. *sempervirens* ne présentent toujours qu'un ou deux épillets mâles (le second est toujours plus petit), alors que le nombre est beaucoup plus variable chez le subsp. *granitica* qui peut en présenter de 1 à 5 (le maximum observé étant de 7) superposés et distincts (photo 2, pl. I).

Les moyennes par population obtenues à partir de l'observation de plusieurs milliers d'inflorescences varient très peu, de 1 à 1,7 pour le subsp. *sempervirens*, et beaucoup plus pour le subsp. *granitica*, pour lequel ce nombre moyen varie de 1,8 à 4,6.

Par contre, corrélativement, on n'assiste jamais à une multiplication du nombre d'épillets femelles, qui reste de 2 ou 3.

Au niveau des inflorescences, le partage des sexes ne se fait pas toujours entre épillets unisexués, car on observe très souvent un ou plusieurs épillets androgynes. Le ou les épillets mâles inférieurs possèdent des fleurs femelles à leur base, ou bien l'épillet femelle supérieur renferme des fleurs mâles en quantité variable à son sommet.

Ce caractère d'androgynie donna d'ailleurs lieu jadis à la création de combinaisons nomenclaturales diverses (PICOT de LAPEYROUSE, DUVAL-JOUE *l.c.*, A. et H. MARCAILHOU D'AYMERIC *l.c.*).

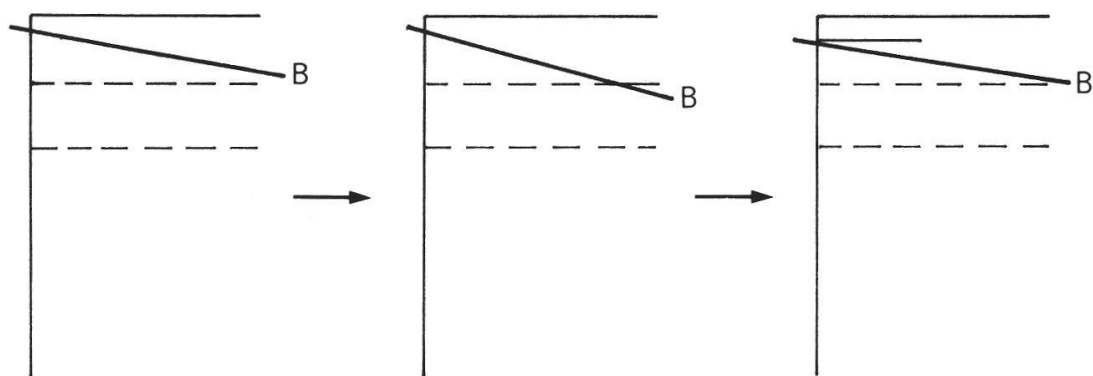


Fig. 6. Variation des positions de la ligne isopotentielle B chez le subsp. *sempervirens*.

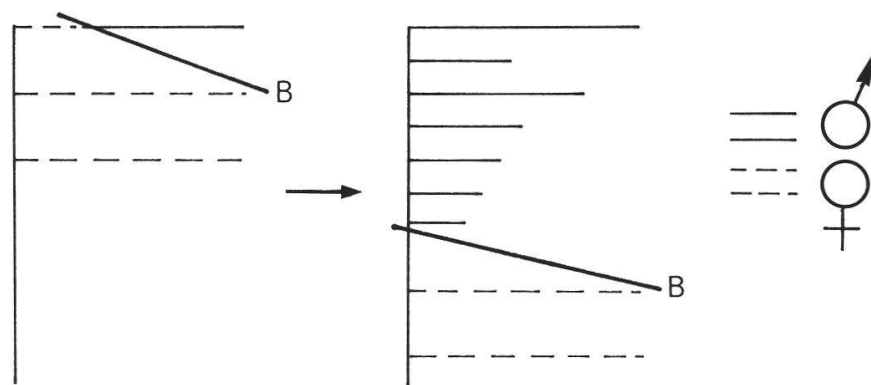


Fig. 7. Positions extrêmes de la ligne isopotentielle B notées chez le subsp. *granitica*.

C. sempervirens appartient typiquement aux *Heterostachyae*, or en reprenant la notion de gradient sexuel exprimée par ARNAL (1952) dans son interprétation de la répartition des sexes chez les *Carex*, il est bien difficile de dire, dans le cas général, lequel des différents types de gradient sexuel ainsi définis peuvent présenter nos taxons. Ce n'est que la présence d'épillets androgynes femelles à la base qui permette de conclure que ces inflorescences appartiennent au type de gradient sexuel uninodal de type B. La ligne isopotentielle B possède toujours une pente relativement forte (fig. 6 et 7) par rapport à l'axe de l'inflorescence.

Nous pouvons affirmer, à la lueur de ce qui précède, que la différence génétique entre les deux cytotypes de *C. sempervirens* s'exprime nettement sur le gradient de l'expression sexuelle des épillets et donc aussi sur la position de la ligne isopotentielle B.

Nous sommes ainsi en accord avec ARNAL (*l.c.*) qui considère que le gradient sexuel est fortement déterminé génétiquement chez les *Heterostachyae*. La différence importante entre les deux réside dans le fait que le subsp. *sempervirens* possède une ligne isopotentielle à position nettement plus stable que celle du subsp. *granitica*. Cet auteur considère, d'autre part, que les facteurs externes seraient à mettre en cause pour expliquer les variations de position de cette ligne chez les divers individus d'un même taxon. Etant donné la plus grande mobilité de cette ligne chez le subsp. *granitica*, doit-on alors se demander si les conditions de milieu auraient plus d'influence sur l'expression des sexes chez lui que chez le subsp. *sempervirens*?

Ces remarques remettent évidemment en cause l'utilisation du caractère «répartition des sexes» dans la systématique des *Carex* et dans l'usage des clés de détermination des différentes espèces, bien que la majorité des flores stipulent que ce caractère n'est pas fixe pour une espèce donnée, mais qu'il peut varier beaucoup d'un individu à l'autre.

Dans certains cas, les «anomalies» sont presque aussi fréquentes que les dispositions dites «normales» ou «générales».

De plus, de nombreuses populations des deux sous-espèces présentent des pourcentages non négligeables d'individus possédant un épillet femelle, porté par un long et fin pédoncule basilaire (gynobasique) (photo 2, pl. II).

La gynobasie ne semble pas plus spécialement liée à l'un ou à l'autre des deux taxons.

Ceci implique donc, que dans l'usage des clés de détermination des espèces, il faille toujours disposer de plusieurs échantillons reflétant la variation à l'intérieur d'une population de *Carex* si l'on veut éviter d'aboutir à une impasse ou à une détermination erronée.

b) Le dernier cortège de caractères morphologiques intéressants prend en compte:

— *l'habitus des plantes*: les individus du subsp. *granitica* sont en général plus luxuriants. Ils forment des touffes de dimensions importantes et présentent des tiges plus élevées que ceux du subsp. *sempervirens*. Le diagramme de dispersion (fig. 8) d'une soixantaine de populations donne

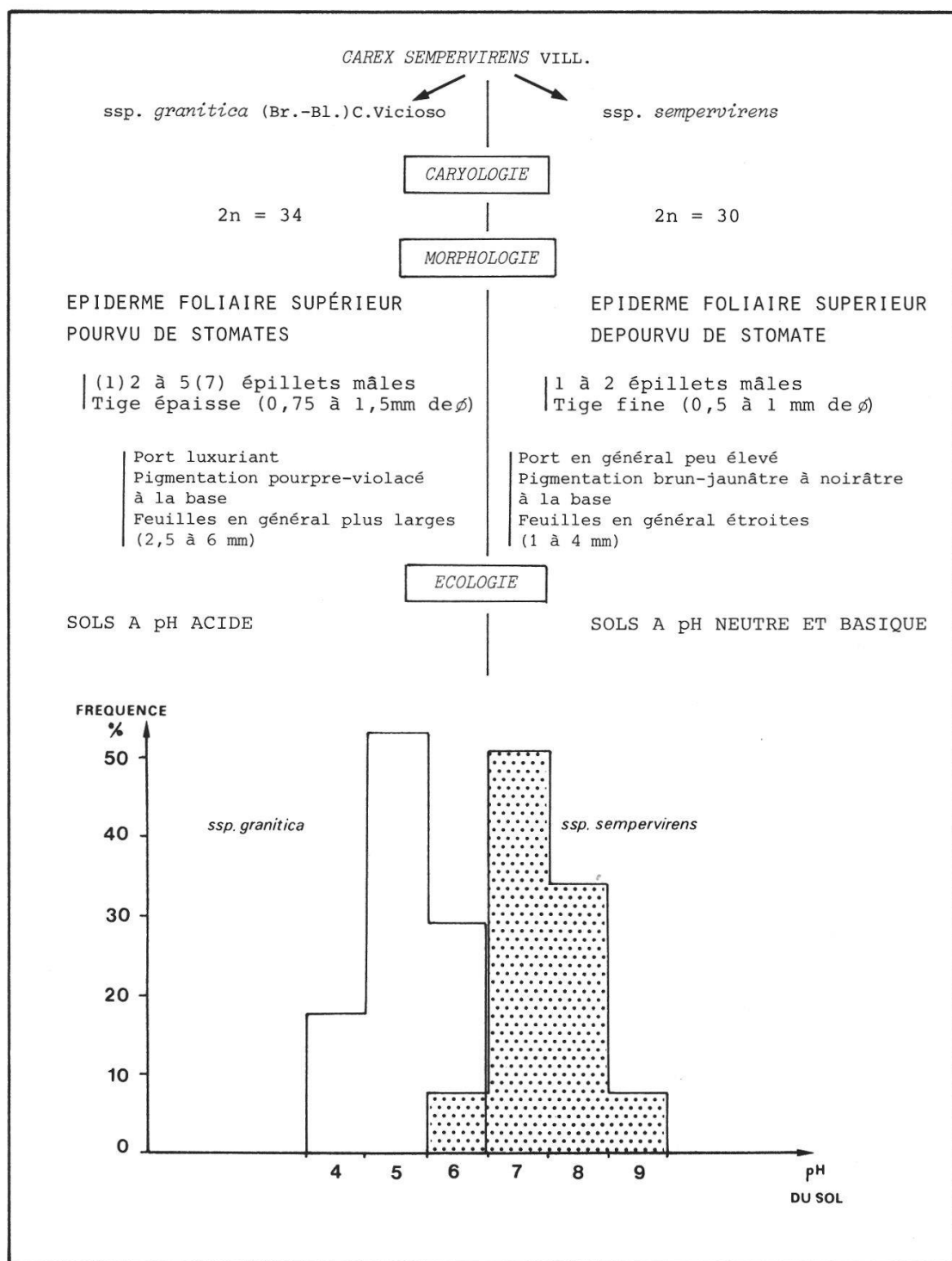


TABLEAU II

Tableau synoptique comparant les deux sous-espèces pyrénéennes de *C. sempervirens* Vill.

une hauteur moyenne de tige variant de 25 à 85 cm pour les premiers et de 14 à 54 cm pour les seconds;

— la largeur des feuilles est en moyenne supérieure pour le subsp. *granitica* (2,5 à 6 mm) que pour le subsp. *sempervirens* (1 à 4 mm);

— la pigmentation des cataphylles et de la base des tiges est différente chez les deux taxons: la couleur est pourpre-violacé chez le subsp. *granitica* et brun jaunâtre à noirâtre chez le subsp. *sempervirens*;

— la taille des grains de pollen du subsp. *granitica* est légèrement supérieure ($38,40 \pm 0,45 \mu\text{m}$) à celle du pollen du subsp. *sempervirens* ($33,51 \pm 0,45 \mu\text{m}$).

Par contre, la prise en compte de caractères distinctifs liés aux utricules, comme le firent antérieurement certains auteurs, nous paraît très aléatoire.

Si les caractères précédents (inflorescence, habitus, pigmentation, largeur des feuilles) sont très importants, ils n'en sont point pour autant absolus. C'est ainsi que les populations du subsp. *granitica* inféodées aux groupements affines du Nardion montrent des individus en général plutôt modestes et ne présentant pas systématiquement plusieurs épillets mâles. D'autre part, les populations du subsp. *sempervirens* vivant sur les rochers ou sur les parois calcaires forment généralement des touffes luxuriantes, à feuilles larges, ressemblant, si l'on n'y prête attention, à des touffes du subsp. *granitica*. C'est notamment le cas de certaines populations des montagnes basques calcaires (Crêt de Béhorléguy, Pic d'Anie) et des Pyrénées Centrales (Ordesa, Gavarnie).

Fondant essentiellement leur description de la variété *schkuhriana* sur la largeur des feuilles et la taille des utricules, BONNET et RICHTER (*l.c.*) y rapportaient les populations du Crêt de Béhorléguy (exsiccata leg. RICHTER, juillet 1879 in Herbar BONNET, P) qui appartiennent en fait au subsp. *sempervirens*.

Il faut en conclure à nouveau, que fondée sur ces caractères, la variété décrite par ces deux auteurs rassemble en fait des populations appartenant aux deux sous-espèces mises en évidence ici, et que contrairement à l'usage répandu dans la plupart des flores, la variété *schkuhriana* ne peut être mise en synonymie complète ni avec la variété *aurigerana* Marc. d'Aym., ni avec le subsp. *granitica* (Br.-Bl.) C. Vicioso.

OBSERVATIONS ÉCOLOGIQUES

Les populations pyrénéennes de ces deux taxons se différencient très nettement du point de vue écologique¹, puisque celles du subsp. *sempervirens* sont strictement inféodées aux sols à horizon supérieur peu acide à basique (pH 6-6,5 à 9, le plus fréquemment 7-7,5, cf. histogramme du tableau II) développés uniquement sur substrat carbonaté, et celles du subsp. *granitica* aux sols acides (pH 4 à 6,5, le plus fréquemment 5-5,5)

¹ Une comparaison écophysiological de la germination tend également à montrer que les deux taxons présentent à cet égard un comportement légèrement différent (GEORGES et LAZARE, à paraître).

développés sur substrats siliceux, et aux sols acidifiés les plus évolués établis sur substrat calcaire.

Nos résultats indiquent que seulement 7,5% des populations des deux cytotypes correspondent à des valeurs communes de pH du sol: 6-6,5.

Corrélativement, les statuts phytosociologiques de ces deux taxons apparaissent nettement distincts: *C. sempervirens* ssp. *sempervirens* semble caractériser les pelouses écorchées calcicoles xérophiles des Festuco-Seslerietea Barbero et Bonin 1969 (fréquent surtout dans le Festucion scopariae Br.-Bl. 1948, mais inutile de détailler ici tant la syntaxonomie des alliances pyrénéennes de cette classe est encore confuse et mérite une révision synthétique). Ce taxon est également bien représenté dans les pelouses calcicoles plus mésophiles des Elyno-Seslierietea Br.-Bl. 1948 (Oxytropo-Elynion Br.-Bl. 1948 et Primulion intricatae Br.-Bl. 1948). C'est au sein de cette dernière alliance que prend place le Carico-Geetum pyrenaici Chouard 1943 s'étendant, tout au moins sur le versant français, des Pyrénées Orientales au Pic d'Anie (DUPOUEY 1981). Ce cytotype peut également se rencontrer, mais avec des fréquences moindres parmi les groupements de l'Arabidion cœrulea Br.-Bl. 1926, du Saxifragion mediae Br.-Bl. 1948, de l'Iberidion spathulatae Br.-Bl. 1948 et les plus alticoles du Mesobromion Br.-Bl. et Moor 1938 em. Oberd. 1949.

C. sempervirens ssp. *granitica* caractérise par contre le Festucion eskiae Br.-Bl. 1948. Il se rencontre également fréquemment dans les groupements acidophiles du Festucion supinae Br.-Bl. 1948 (GRUBER (1978) le place même parmi les caractéristiques des Caricetalia et Caricetea curvulae), du Nardion Br.-Bl. 1926, dans les landes du Loiseleurio-Vaccinion Br.-Bl. 1926 et du Rhododendro-Vaccinion Br.-Bl. 1926. On constate qu'il ne possède pratiquement pas de populations rupicoles, à la différence du subsp. *sempervirens*.

La distribution géographique des populations étudiées (pl. III) de ces deux taxons couvre l'ensemble des Pyrénées¹. Les populations se rapportant au subsp. *sempervirens* sont beaucoup plus fréquentes dans cette chaîne que ne le prétendaient certains botanistes.

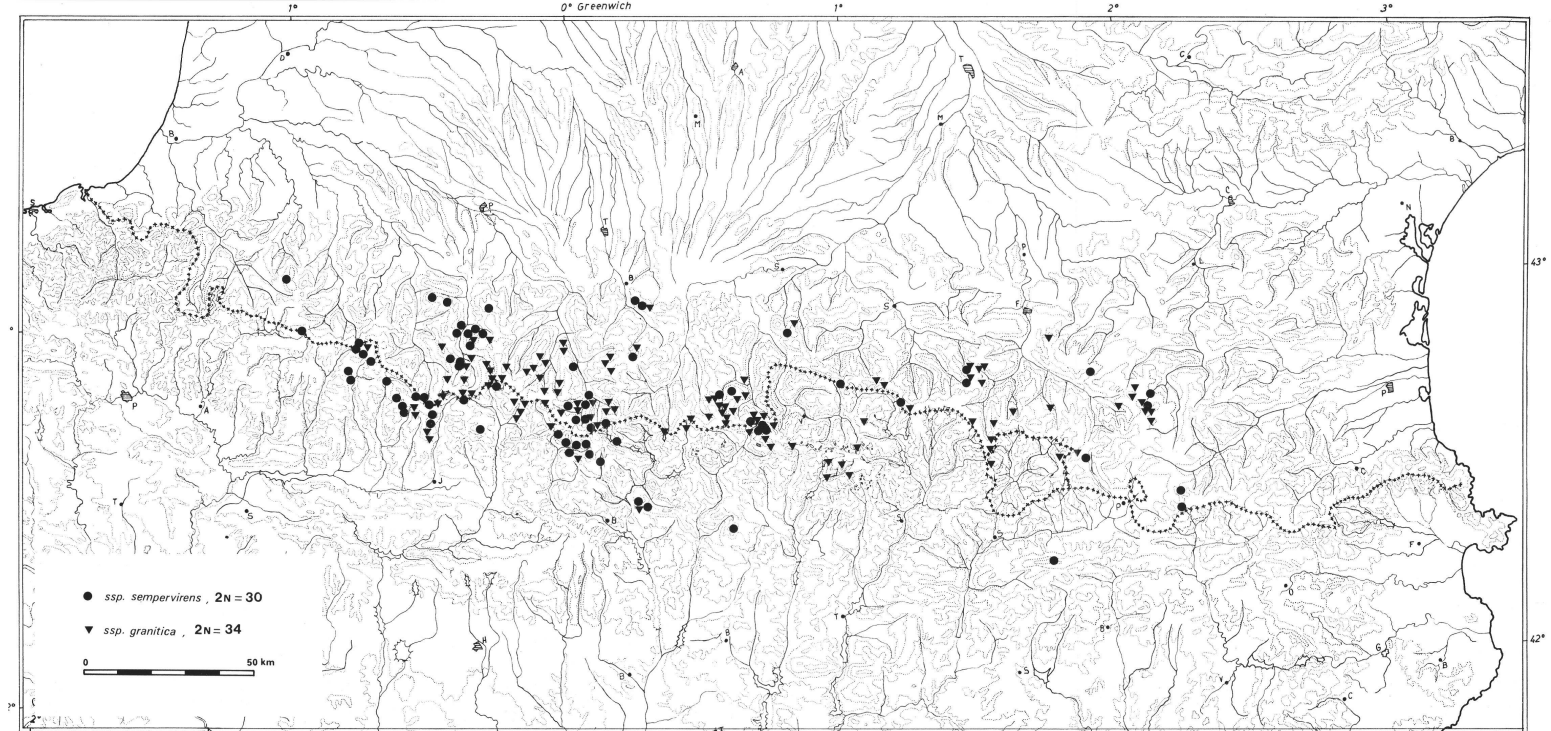
A notre connaissance, le Pic d'Eyne en constituerait la limite orientale, tandis que la limite pyrénéenne occidentale serait située au Crêt de Béhorléguy, et non au Pic d'Orhy comme l'indique DENDALETCHÉ (1973, p. 64).

Si la répartition pyrénéenne de ces deux taxons témoigne de leurs exigences édaphiques différentes, elle permet également de mettre en évidence le fait que leurs limites altitudinales inférieures diminuent sensiblement d'Est en Ouest. Ceci reflète évidemment la dissymétrie de type oriental-occidental affectant la végétation pyrénéenne, qui se trouve soumise à des contextes climatiques très différents du Capcir au Pays Basque.

¹ L'Herbier de Montpellier compte, entre autres, deux exsiccata très caractéristiques, que nous rapportons au subsp. *granitica*, accompagnés chacun d'une étiquette volante indiquant une origine alpine:

1) Leg. Maurice GARNIER, Pâturages des Alpes, Juillet 1842, (Herbier GUILLON);

2) Le Lautaret (Hautes-Alpes), Juillet, dedit G. BIMONTS, (Herb. ALBAILLE), N° 4285. Le subsp. *granitica* étant absent des Alpes, il ne peut s'agir, à notre avis, que d'un échange d'étiquettes ou d'erreurs sur la provenance des échantillons.



Carte de distribution des deux cytotypes de *Carex sempervirens* Vill. dans les Pyrénées. Cette carte ne représente pas la répartition exhaustive des deux taxons. Seules les populations étudiées y figurent, les nombreuses données bibliographiques n'ont pas été prises en compte.

Il faut noter, de plus, que les populations du subsp. *granitica* apparaissent plus alticoles que celles du subsp. *sempervirens*.

CONCLUSIONS

La synthèse de nos observations est représentée (fig. 8) par le diagramme de dispersion dans l'espace des points représentant une soixantaine de populations du complexe selon trois axes liés, le premier au nombre moyen d'épillets à fleurs mâles par population, le second à la hauteur moyenne des tiges et le troisième au pH de l'horizon supérieur du sol. De plus, les races chromosomiques et la présence ou l'absence de stomates foliaires à la face supérieure du limbe sont matérialisées par des symboles différents.

Les deux taxons infraspécifiques étudiés sont donc nettement différenciés à la fois du point de vu cytologique, morphologique et écologique, en dépit d'un polymorphisme et d'une plasticité écologique apparemment larges. Les populations du subsp. *granitica* montrent une plus grande dispersion que celles du subsp. *sempervirens* (fig. 8).

Il est bien évident que le recours à une numération chromosomique ou à l'observation des stomates foliaires est peu aisé lors d'un diagnostic de terrain. Cependant, un ensemble de caractères morphologiques, et surtout, le statut phytosociologique et le degré d'acidification du sol correspondant permettent de distinguer ces deux taxons avec sécurité. Nous admettons ainsi qu'ils présentent des caractères différentiels suffisamment nets pour honorer leur rang de sous-espèces.

Il faut souligner, une fois de plus, l'intérêt que présente l'étude d'un grand nombre de populations échantillonnées sur l'ensemble de l'aire de répartition dans un massif, et l'importance de la caryologie qui a permis, par son infaillibilité, de vérifier que la disposition des stomates était le meilleur caractère morphologique permettant de distinguer les deux taxons.

Les caractères cytologiques sont primordiaux dans l'étude taxonomique des *Carex*, comme l'indiquaient HEILBORN (1924) et FAVARGER (*l.c.*). Toutefois, l'«analyse cytologique est inséparable de recherches sur la morphologie des plantes dans leur milieu naturel, sur leur écologie et leur distribution» (KÜPFER *l.c.*).

L'étude des populations pyrénéennes de *Carex sempervirens* nous fournit un très bon exemple de deux taxons caryologiquement stables à déterminisme écologique.

Dans les Alpes grisonnes, DICKENMANN (1980) a montré qu'au sein du groupe *Ranunculus montanus* Willd. s.l., *R. grenierianus* Jordan ($2n = 16$) était confiné aux sols siliceux acides et *R. montanus* Willd. s.s. ($2n = 32$) aux sols carbonatés essentiellement et siliceux plus rarement.

Ce type de différenciation doit être la règle pour bon nombre d'orophytes, mais n'est pas toujours applicable aux populations de l'ensemble de l'aire de répartition d'un taxon. Si, par exemple, *Festuca paniculata* (L.) Schinz et Thell. présente dans les Pyrénées et les Cévennes une variété

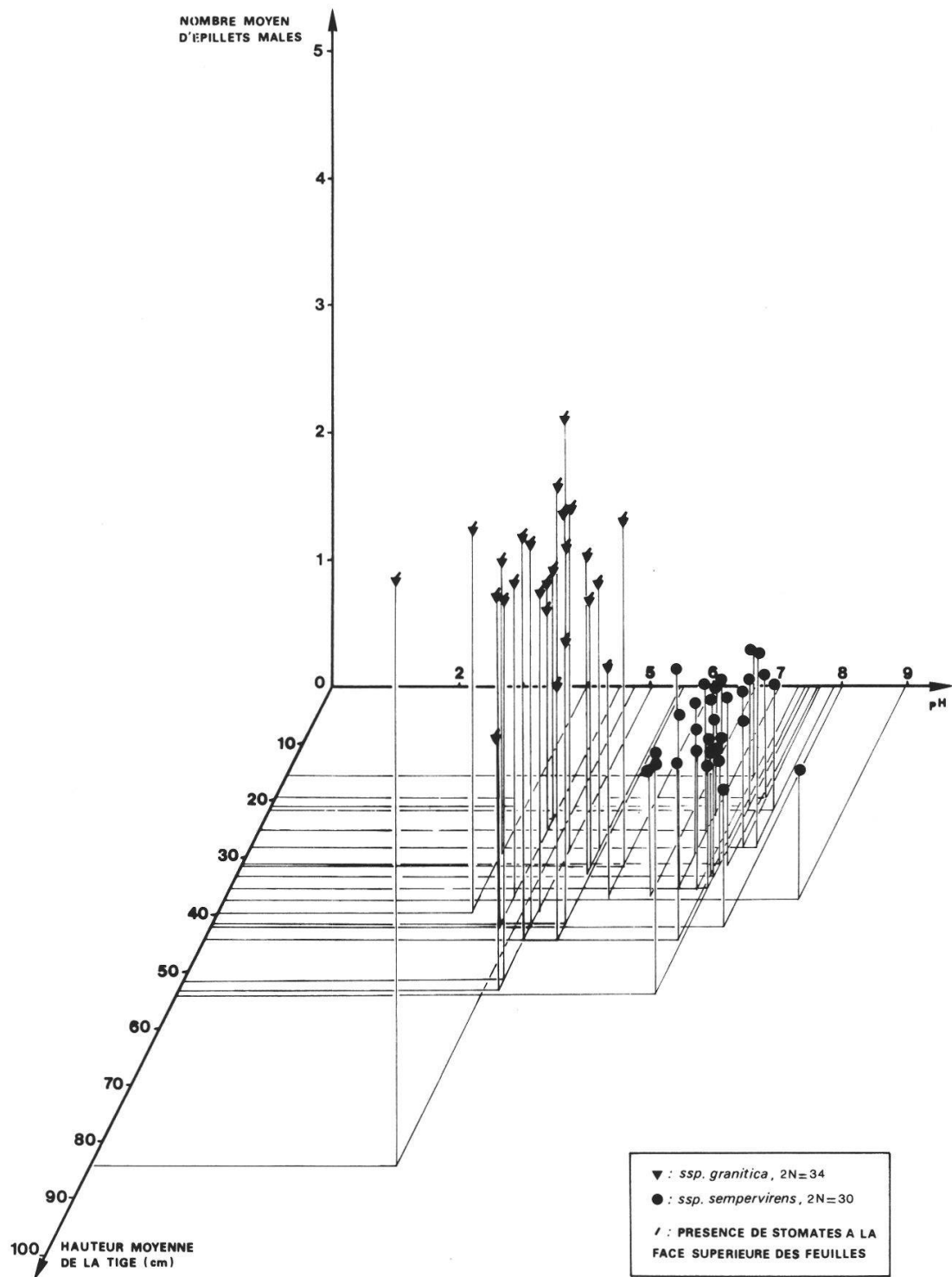


Fig. 8. Diagramme de dispersion des populations pyrénéennes appartenant aux deux taxons infraspécifiques de *Carex sempervirens* Vill.

diploïde silicicole et une variété hexaploïde calcicole, le diploïde se trouve également sur calcaire dans les Monts cantabriques (KÜPFER *l.c.*).

Aussi nous garderons-nous de proposer ici des hypothèses sur l'origine de la microdifférenciation des deux taxons de *C. sempervirens* sans considérer l'ensemble des sippes européennes.

En attendant, n'ayant trouvé d'hybrides naturels des deux cytotypes dont les aires de distribution se superposent largement dans les Pyrénées, alors que des essais d'hybridation expérimentale semblent réussir, l'on est en droit de se demander si — comme l'a montré KÜPFER (1981) pour les Renoncules pyrénéennes de la section *Ranuncella* — la différenciation de ces sous-espèces ne relèverait pas en réalité d'un allopatrisme d'ordre écologique?

Remerciements

M. le professeur Claude Favarger et M. le Dr Philippe Küpfer nous ont chaleureusement accueilli en stage au sein de leur laboratoire. Qu'ils trouvent ici l'expression de notre plus profonde reconnaissance pour les précieux conseils et pour les encouragements qu'ils nous ont aimablement prodigués.

Nous remercions également très sincèrement MM. les professeurs André Baudière (Université de Toulouse) et Pedro Montserrat, ainsi que le Dr Luis Villar (Centro Pirenaico de Biología experimental de Jaca) des renseignements judicieux qu'ils nous ont communiqués. Nous restons très sensible à l'enthousiasme qu'ils ont su partager lors de chacune de nos rencontres.

Remercions enfin Michel Leconte pour sa précieuse collaboration dans la réalisation des clichés figurant dans ce travail.

Résumé

Dans les Pyrénées, *Carex sempervirens* Vill. (*Cyperaceae*) présente deux sous-espèces — *sempervirens* et *granitica* (Br.-Bl.) C. Vicioso — se différenciant nettement par des caractères caryologiques, morphologiques et écologiques. Ainsi, le subsp. *sempervirens* possède $2n = 30$ chromosomes et se montre inféodé aux substrats carbonatés et aux sols à pH neutre et basique, alors que le subsp. *granitica* à $2n = 34$ chromosomes est acidophile.

Le meilleur caractère morphologique d'identification retenu est la répartition des stomates. Ceux-ci existent sur les deux faces des feuilles du subsp. *granitica* et seulement sur la face inférieure des feuilles du subsp. *sempervirens*.

La taxonomie et la différenciation de ces taxons sont discutées.

Zusammenfassung

In den Pyrenäen, zeigt *Carex sempervirens* Vill. (*Cyperaceae*) zwei Unterarten — *sempervirens* und *granitica* (Br.-Bl.) C. Vicioso — vor, die sich klar durch karyologische, morphologische und ökologische Merkmalen unterscheiden. So,

besitzt die Unterart *sempervirens* $2n = 30$ chromosomen und wächst nur auf karbonathaltigen Muttergesteine und auf neutralen und basischen Böden, während die Unterart *granitica* $2n = 34$ chromosomen besitzt und azidiphil ist.

Das beste morphologische Unterscheidungsmerkmal ist die Verteilung der Spaltöffnungen. Diese finden sich auf beiden Seiten der Unterart *granitica* Blätter und nur auf der Unterseite der Unterart *sempervirens* Blätter.

Die Taxonomie und die Differenzierung dieser Sippen werden diskutiert.

Summary

Carex sempervirens Vill. (Cyperaceae) shows in the Pyrenees two subspecies — *sempervirens* and *granitica* (Br.-Bl.) C. Vicioso — which may be unambiguously distinguished by caryological, morphological and ecological characters. The subsp. *sempervirens* has $2n = 30$ chromosomes and grows upon carbonate substrata and neutral and basic soils, while the subsp. *granitica* with $2n = 34$ chromosomes is acidiphilous.

The best morphological identification's character is the repartition of stomata. These are present on the two sides of leaves in the subsp. *granitica* and are only present on the lower side of leaves in the subsp. *sempervirens*.

The taxonomy and the differenciation of these taxa are discussed.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNAL, C. — (1952). Essai sur la répartition des sexes chez les *Carex*. *Ann. Univ. Saraviensis* 1 (2):102-114.
- BONNET, E. et RICHTER, J.A. — (1882). Notes sur quelques plantes de la Côte-d'Or et des Basses-Pyrénées. *Bull. Soc. Bot. France* 29 (IV): 61-66.
- BRAUN-BLANQUET, J. — (1945). Notes critiques sur la Flore des Pyrénées orientales. *Commun. Stat. Int. Géobot. Médit. Montpellier* 87: 219-236.
- CHATER, A.O. — (1980). *Carex* L. in TUTIN, T.G. et al. ed. «*Flora Europaea*», Vol. 5., pp. 290-323. Cambridge (University Press).
- CLAUSTRES, G. — (1965). Les glumales des Pyrénées ariégeoises centrales. — Recherches d'écologie descriptive et d'écologie causale. Thèse Doc. Sci. Nat., Toulouse.
- DENDALETCHÉ, C. — (1973). Ecologie et peuplement végétal des Pyrénées Occidentales. Essai d'écologie montagnarde. Thèse Sci. Nat., Nantes, 2 vol.
- DICKENMANN, R. — (1980). Microdifferentiation patterns in *Ranunculus montanus* Willd. s.l., a preliminary report. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 47: 46-49.
- DIETRICH, W. — (1967). Die Zytotaxonomie der *Carex* — Sektion *Frigidae* in Europa. *Feddes Repert.* 75 (1+2): 1-42.
- DUPOUEY, J.-L. — (1981). Contribution à l'étude phytosociologique du Massif des Eaux-Chaudes (Pyrénées Atlantiques). D.E.A. d'Ecologie Végétale, Orsay, 1 vol. multigr. 60 pp. et 1 vol. 14 fig. + 8 tabl.
- FAVARGER, C. — (1959). Notes de caryologie alpine III. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 82: 255-285.

- GAUSSEN, H. et coll. — (1958). Catalogue - Flore des Pyrénées. *Monde Pl.* 324: 6.
- GEORGES, F. et LAZARE, J.-J. — (1982). Contribution à l'étude écologique du complexe orophile *Carex sempervirens* Vill. (*Cyperaceae*): étude expérimentale de la germination de populations pyrénéennes (*à paraître*).
- GRUBER, M. — (1973). A propos de *Carex sempervirens* Vill. dans les Pyrénées. *Monde Pl.* 376: 4.
- (1978). La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. Thèse Sci. Nat., *Marseille*, 2 vol.
- GUINOCHET, M. et de VILMORIN, R. — (1978). Flore de France. Fasc. 3., CNRS, *Paris*.
- HEILBORN, O. — (1924). Chromosome numbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus *Carex*. *Hereditas* 5: 129-217.
- KÜKENTHAL, G. — (1909). *Cyperaceae-Caricoideae* in ENGLER «Das Pflanzenreich», IV-20, 38: 1-824.
- KÜPFER, P. — (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 322 pp., pl. 1-10.
- (1981). Les processus de différenciation des taxons orophiles en Méditerranée occidentale. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37 (2): 321-337.
- LAPEYROUSE, P. I. Picot de. — (1813). Histoire abrégée des Plantes des Pyrénées et Itinéraires des Botanistes dans ces Montagnes. *Toulouse*.
- LAZARE, J.-J. — (1975). in LÖVE, A. «IOPB Chromosome Number Reports L.» *Taxon* 24 (5/6): p. 672.
- (1976). in LÖVE, A. «IOPB Chromosomes Number Reports LIII.» *Ibid.* 25(4): p. 483.
- LE COHU, M.-C. — (1967). Recherches taxinomiques sur les *Carex* du Massif Armoricaïn. *Bot. Rhedonica, Sér. A* 3: 213 pp.
- (1970). Histotaxie comparative des *Carex vesicaria* L. et *Carex rostrata* Stokes. *Ibid.* 8: 65-72.
- MARCAILHOU D'AYMERIC, A. et H. — (1894). Une remarquable variété du *Carex sempervirens* Vill. *Rev. Bot. Bull. Mens.* 12: 308-311.
- SCHKUHR, C. — (1801). Beschreibung und Abbildung der theils bekannten, theils noch nicht beschriebenen Arten von Riedgräsern. *Wittenberg*.
- TANAKA, N. — (1942). Chromosome studies in *Cyperaceae* XXVI. Chromosome numbers of *Eucarex species*. *Med. et Biol.* 2: 425-428.
- (1948). The problem of aneuploidy (Chromosome studies in *Cyperaceae* with special reference to the problem of aneuploidy). *Biol. Contrib. Japan* 4: 1-327.
- VICIOSO, C. — (1959). Estudio monografico sobre el genero «*Carex*» en España. 205 pp., *Madrid*.
- VIGNAL, C. — (1969 paru 1970). Contribution à l'étude épidermique de quelques Cypéracées: *Carex*, *Cyperus*, *Scirpus* et *Kobresia*. *Ann. Fac. Sci. Marseille* 42: 313-321.
- VILLARS, D. — (1787). Histoire des plantes du Dauphiné. Tome 2, *Grenoble*.