

**Zeitschrift:** Botanica Helvetica

**Band:** 96 (1986)

**Heft:** 2

**Artikel:** Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse : les relations Alpes - Jura : index des nombres chromosomiques des spermatophytes de la Suisse. III, Poaceae, Genre *Anthoxanthum*

**Autor:** Felber, F.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-67198>

### **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:** 18.10.2024

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

## Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. en Suisse. Les relations Alpes – Jura.

Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse:  
III Poaceae, Genre *Anthoxanthum*.

F. Felber

Institut de Botanique, Laboratoire de Phanérogamie, Chantemerle 22,  
CH-2000 Neuchâtel, Suisse.

Manuscrit accepté le 31 août 1986

### Abstract

Felber, F. 1986 Distribution in Switzerland of the *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. cytodemes. Alps – Jura relations. Index of chromosome numbers of the Spermatophyta of the Swiss flora: III Poaceae, Genus *Anthoxanthum*. Bot. Helv. 96: 145–158.

This study confirms the synanthropic and lowland nature of tetraploid *A. odoratum*, as well as the limitation of diploid *A. alpinum* to higher altitudes. The presence of diploid *A. alpinum* is revealed for the first time on the basis of chromosome counts in the central part of the Jura mountains. Tetraploid *A. alpinum*, known before our study in one alpine station only, has a relatively widespread distribution and replaces the diploid on the northwest fringe of the Alps and in the southern Jura. *A. alpinum* must have colonized the Jura before or after the glaciations, from the north-east for the diploid and from the south-west for the tetraploid. *A. odoratum* on the other hand, must have arrived in this region from the lowlands, and after the glaciations. The distribution of *Anthoxanthum* is compared with that of other polyploid complexes.

*Key words:* *Anthoxanthum* – phytogeography – karyology – Switzerland.

### Introduction

Ce travail traite de la répartition des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. (Poaceae) dans l'aire couverte par l'Atlas de la distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse (Welten et Sutter 1982), qui englobe le territoire suisse et les régions limitrophes de Genève. Il s'intègre dans l'Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse inauguré par Favarger et Küpfer (1983).

Les études caryologiques ont révélé  $2n=20$  chromosomes chez *A. odoratum* (Kattermann 1931, Parthasarathy 1931, Hunter 1934) jusqu'à la découverte par Östergren (1942) d'un cytodème alpin et scandinave diploïde ( $2n=10$ ). Ce taxon a été élevé au rang d'espèce, *A. alpinum*, par Löve et Löve (1948). *A. odoratum* tétraploïde était considéré alors comme le taxon de substitution (au sens de Löve 1954) d'*A. alpinum*. Depuis

l'article d'Östergren (l.c.), de nombreuses recherches cytotaxonomiques ont été consacrées à *A. odoratum* s. lat. Les plus marquantes sont celles de Rosmuz (1958), Böcher (1961), Borril (1963), Jones (1964) et Hedberg (1967, 1969, 1970). Il a cependant fallu le travail de Teppner (1970) pour que l'on reconnaisse quatre cytodèmes au sein d'*A. odoratum* s. lat.: *A. odoratum* s. str. diploïde ( $2n = 10$ ) et tétraploïde ( $2n = 20$ ) d'une part, *A. alpinum* diploïde ( $2n = 10$ ) et tétraploïde ( $2n = 20$ ) d'autre part. Chaque taxon est caractérisé par sa valence chromosomique et la morphologie de ses chromosomes à constriction secondaire.

En Europe, *A. odoratum* s. str. est essentiellement une espèce de basse altitude dont le cytodème diploïde est confiné en Méditerranée centrale et dans les Balkans. Le taxon tétraploïde, favorisé par l'activité humaine, est largement distribué à basse et moyenne altitude. *A. alpinum* diploïde croît au nord de la Scandinavie et en altitude dans la majeure partie des massifs de l'Europe centrale et des montagnes italo-balkaniques. Si ces taxons ont une aire relativement étendue, *A. alpinum* tétraploïde n'a été signalé jusqu'à présent que dans deux localités: une station subalpine de la région de Morgins (Hedberg 1970) et une station d'altitude du Massif Central (Teppner 1970).

En Suisse, plusieurs travaux de cytotaxonomie ont été consacrés à *A. odoratum* s. lat.. Ainsi, Favarger (1962) a étudié la distribution et l'écologie d'*A. odoratum* tétraploïde et d'*A. alpinum* diploïde dans la région de Nax (Valais). Hedberg (1969, 1970) s'est intéressée à la chorologie et à la morphologie des cytodèmes d'*Anthoxanthum* dans les Alpes. Enfin, des comptages chromosomiques sont reportés dans des travaux débordant le cadre suisse (Böcher 1961, Borril 1963, Jones 1964, Scholte 1977). De plus, l'écologie générale d'*A. alpinum* et d'*A. odoratum* a été décrite par Landolt (1977).

Au niveau cytologique, si une grande partie des Alpes a été prospectée, peu de données concernent les Préalpes et le Jura.

## Matériel et méthodes

Le matériel provient de la nature et pour la plupart de populations apparaissant homogènes. Il a été récolté sous forme de graines ou de plantes vivantes et a été cultivé en jardin expérimental. Pour chaque population, un individu au moins a fait l'objet d'un contrôle cytologique précis (nombre chromosomique et caryotype).

Les analyses cytologiques ont été réalisées sur des écrasements de méristèmes racinaires. Les fragments de racines ont été prétraités, fixés et colorés selon Östergren et Heneen (1962). Ils ont été ensuite ramollis pendant trois heures à  $36^{\circ}\text{C}$  dans un tampon Tris-HCl 0,2 M à  $\text{pH} = 4,5$  contenant 5% de pectinase et 3% de cellulase (ils peuvent être alors conservés au congélateur pendant plusieurs mois dans cette solution). Enfin, le méristème a été écrasé entre lame et lamelle dans une goutte d'acide acétique 45% puis observé au microscope.

Une dizaine de métaphases, appartenant à trois racines au moins, a été examinée pour chaque individu. La description du caryotype tient compte de la valence chromosomique, du nombre et de la morphologie des chromosomes à constriction secondaire ainsi que du nombre et de la taille des chromosomes métacentriques [selon la terminologie de Hedberg (1970)]. Les chromosomes à constriction secondaire de type D caractérisent *A. alpinum* (fig. 4 et 5) alors que ceux de type A et B ainsi que les métacentriques de taille moyenne (MM) et, dans certains cas, grande (GM) sont spécifiques à *A. odoratum* (Fig. 3). Quelles que soient les précautions prises, les constriction secondaires ne sont pas toujours visibles sur toutes les métaphases. Nous en avons reporté, comme Hedberg (l. c.), le nombre maximum observé.

## Resultats et discussion

Les tableaux 1, 2 et 3 regroupent les comptages non publiés mis à notre disposition par Madame M.-M. Duckert-Henriod et le Professeur C. Favarger, ainsi que nos propres résultats. L'ensemble de ces données et celles empruntées à la bibliographie ont été reportés sur des cartes de distribution (fig. 1 et 2). Afin de ne pas surcharger les figures, toutes les stations n'ont pas été mentionnées. Enfin, une microphotographie d'une métaphase de chaque cytodème est présentée dans les fig. 3 à 5.

### *A. alpinum*

*A. alpinum* diploïde est caractérisé par un caryotype stable, 2D-2PM (tab. 1, fig. 4). Dans un cas cependant (Nidwald, Wolfenschiessen, 85-1382-3), un seul PM a été noté. Ce cytodème est répandu dans la majeure partie des Alpes suisses (fig. 1), comme l'ont déjà mentionné d'autres auteurs (Favarger 1962, Hedberg 1969, 1970). Nous en avons découvert une population insubrienne de basse altitude (Grisons, val Poschiavo, 82-1738-1, 980 mètres). La présence de stations abyssales de plantes alpines dans cette région a été soulignée par Favarger (1966) et Becherer (1972) et *A. alpinum* en constitue donc un nouvel exemple. *A. alpinum* diploïde occupe également les sommets qui jalonnent le Jura central, du Chasseral au Suchet. A notre connaissance, ce cytodème est signalé pour la première fois sur la base d'une détermination cytologique dans cette région.

Le caryotype d'*A. alpinum* tétraploïde est généralement stable, (4D-4PM) (tableau 2). Dans deux cas (Valais, Morgins, hauteur du lac de Chésery, 84-1553-1 (fig. 5) et

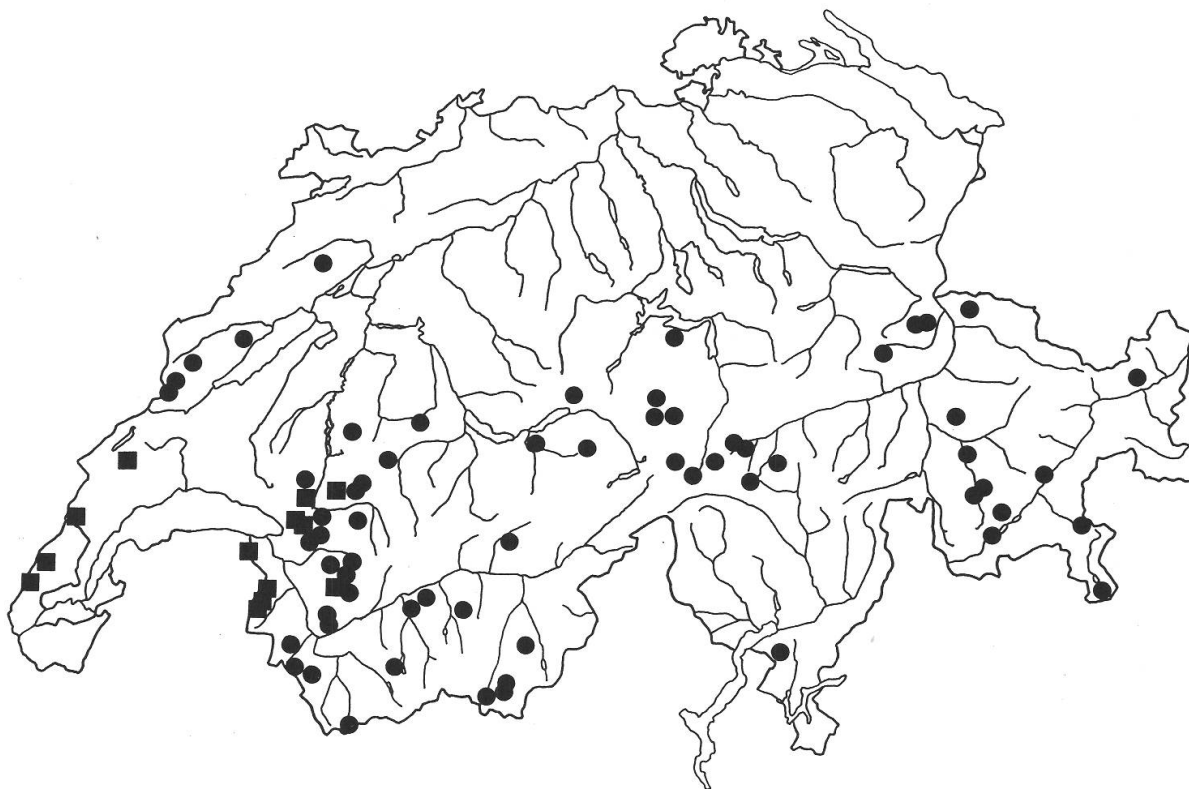


Fig. 1. Distribution d'*A. alpinum* diploïde (●) et tétraploïde (■).

Tableau 1. *A. alpinum* diploïde (2n = 10), liste du matériel étudié

[Lieu, exposition, milieu, géologie, pH, altitude, secteur (selon Welten et Sutter 1982), numéro de culture (les deux premiers chiffres correspondent à l'année de mise en culture, les quatre suivants au numéro de la station et le ou les deux derniers au numéro de l'individu de la station), caryotype, collecteur (BDJ = Th. Biner, M.-M. Duckert-Henriod et M. Jacot, CF = C. Favarger, CSG = C. et S. Giroud, D = M.-M. Duckert-Henriod, DO = O. Duckert, F = F. Felber, FFKV = A. Filter, E. Fortis, Ph. Kùpfer et C. Vuille, FG = F. Felber et M. Girard, FJ = F. Felber et Ph. Jacot, FK = F. Felber et M. Kràhenbùhl, FKK = F. Felber, Ph. Kùpfer et M. Kràhenbùhl, FPK = F. Felber et Ph. Kùpfer, JBG = Jardin botanique de Graz (Autriche), K = M. Kràhenbùhl, PKF = E. Fortis et Ph. Kùpfer), auteur de l'analyse cytologique (CFnp = C. Favarger non publié, Dnp = M.-M. Duckert-Henriod non publié, F = F. Felber).]

- Berne, Gantrisch, en-dessous de la Obere Nùnenen Hùtte, tourbière à sphaignes, 1600 m, sect. 557, 59-1374, 2n = 10, CF, CFnp.
- Berne, Le Chasseral, entre l'Hôtel et le Signal Neuchàtelois, versant N-W, pelouse à *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 5, 1550 m, sect. 152, 83-1352-4, 2D-2PM, FK, F.
- Fribourg, Bàderhorn, sous le sommet, versant S, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 7, 1900 m, sect. 559, 85-1161-3, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, dent de Follièran, sommet, calcaire, 86-868-1, sect. 533, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, La Berra, sous le sommet, versant NE, lande à Ericacées et *Nardus stricta*, calcaire, pH = 5, sect. 236, 85-1160-2, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, les Morteys de Follièran, versant S, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, 1960 m, sect. 533, 86-869-1, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, Moléson, en-dessus d'«en Haut», versant NW, pelouse à *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 6, 1900 m, sect. 532, 85-1154-2, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, Moléson, en-dessus de Tremetta, versant W, pelouse à *Carex sempervirens*, calcaire, pH = 7, 1800 m, sect. 532, 85-1155-1, 2D-2PM, FG, F.
- Fribourg, Moléson, près de la station du téléphérique, versant W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 8, 1980 m, sect. 532, 85-1153-2, 2D-2PM, FG, F.
- Grisons, Basse Engadine, Piz Minschun, pente E, éboulis stabilisé à *Carex sempervirens*, silice, pH = 4, 2600 m, sect. 988, 82-1739-8, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, col de la Bernina, versant S, lande à Ericacées, silice, pH = 4, 2320 m, sect. 965, 82-1737-1, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, Julierpass, lande à Ericacées, silice, pH = 4,5, 2280 m, sect. 957, 82-1735-4, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, lac de Marmorera, versant NE, pâturage, silice, pH = 5, 1680 m, sect. 955, 82-1734-3, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, Trinserhorn, versant S, pâturage à *Nardus stricta*, schistes, pH = 5, 2260 m, sect. 686, 82-1732-5, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, val Cristallina, 1650 m, sect. 928, 83-1454-1, 2D-2PM, D, F.
- Grisons, val Poschiavo, Brusio, versant NW, pâturage dans une forêt de *Larix decidua*, silice, pH = 4, 980 m, sect. 993, 82-1738-1, 2D-2PM, FK, F.
- Grisons, Vilan, versant SW, pelouse, schistes, pH = 6, 1980 m, sect. 902, 82-1730-1, 2D-2PM, FK, F.
- Neuchàtel, Creux du Van, la Grand Vy, lisière de pessière, calcaire, 1420 m, sect. 122, 82-1606-2, 2D-2PM, F, F.
- Neuchàtel, Le Chasseral, Signal Neuchàtelois, versant NW, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH = 5, 1550 m, sect. 152, 83-1353-2, 2D-2PM, FK, F.
- Nidwald, Buochserhorn, pâturage à *Cynosurus cristatus*, 1800 m, sect. 615, 83-1489-1, 2D-2PM, K, F.
- Nidwald, Wolfenschiessen, au Nord du Jochpass, schistes, 2240 m, sect. 628, 85-1382-3, 2D-1PM, D, F.
- Saint-Gall, Pizol, E de Wildseelungen, 2400 m, sect. 685, 82-1888-1, 2D-2PM, D, F.

Tableau 1. (suite)

- Saint-Gall, Pizol, W de la Pizolhütte, 2250 m, sect. 685, 84-1425-5, 2D-2PM, PKF, F.  
 Tessin, Indemini, versant W du Gradicioli, 1770 m, sect. 842, 79-1481, 2n = 10, D, Dnp.  
 Tessin, Massif du Saint-Gothard, au N de Mottolone, 2000 m, sect. 645, 84-1605-1, 2D-2PM, D, F.  
 Tessin, val Piora, 1850–2000 m, sect. 806, 85-659-2, 2D-2PM, JBG, F.  
 Uri, Gurschenalp, Rhodoreto-Vaccinietum, 1760 m, sect. 646, 64-487, 2n = ca. 10, CF, CFnp.  
 Uri, Massif de la Furka, Aelpetli sur Tiefenbach, 2280 m, sect. 644, 84-1607-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, alpage de Gauthier sur Nax, 1800 m, sect. 724, 59-1512, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, col de Balme, pâturage, lande à arbrisseaux, silice, 2100 m, sect. 732, 56-1160, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, Derborence, en-dessous de la Pacheu, Plan des Fosses, pelouse à *Carex sempervirens*, calcaire, 2300 m, sect. 712, 85-1500-2, 2D-2PM, FG, F.  
 Valais, Grand Chavalard, W du lac inférieur, versant W, éboulis calcaire, pH=6, 2300 m, sect. 711, 82-1590-6, 2D-2PM, F, F.  
 Valais, Grand Chavalard, W du lac supérieur, versant W, silice, pH=5, 2300 m, sect. 711, 82-1589-13, 2D-2PM, F, F.  
 Valais, Grand St-Bernard, sect. 735, 85-1201-2, 2D-2PM, FFKV, F.  
 Valais, lac d'Emosson, 1940 m, sect. 507, 84-1551-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Valais, lac des Dix, 2450 m, sect. 744, 85-1334-2, 2D-2PM, CSG, F.  
 Valais, lac Supérieur du Vieux Emosson, 2210 m, sect. 507, 84-1552-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Valais, Lötschental, Niedermatten près de Wiler, sect. 707, 83-1204-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, route de Prarion sur Nax, clairière dans une forêt de *Larix decidua*, 1430 m, sect. 723, 59-1518, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, Saas-Fee, sentier de la cabane des Mischabel, rive gauche du Torrenbach, 2320 m, sect. 768, 85-1458-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, Saint-Luc, au bord d'un bisse abandonné, versant N, silice, 1900 m, sect. 755, 82-1664-4, 2D-2PM, K, F.  
 Valais, Saint-Luc, W de l'hôtel Weisshorn, 2200 m, sect. 755, 2n = 10, D, Dnp.  
 Valais, val d'Arpette, éboulis, silice, 2100 m, sect. 732, 56-907, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, vallée du Trient, lac Blantsin, sur Emaney, 2150 m, sect. 507, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Valais, Zermatt, Gakihaupt, 2564 m, sect. 766, 85-1197-1, 2D-2PM, D, F.  
 Valais, Zermatt, Grindjisee, 2340 m, sect. 766, 85-1198-1, 2D-2PM, D, F.  
 Vaud, Aiguilles de Baulmes, sommet, versant W, pelouse, calcaire, pH=5, 1540 m, sect. 115, 83-1274-2, 2D-2PM, F, F.  
 Vaud, Anzeindaz, Nardetum, 1990 m, sect. 526, 59-1676, 2n = 10, CF, CFnp.  
 Vaud, col de la Croix, W des pyramides de gypse, versant W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=5, 1820 m, sect. 514, 85-1164-1, 2D-2PM, FG, F.  
 Vaud, col du Pillon, en-dessous de la station intermédiaire du télécabine, versant NW, calcaire, 1880 m, sect. 526, 85-1498-2, 2D-2PM, FG, F.  
 Vaud, Gummfluh, la Videmanette, versant W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=7, 2160 m, sect. 529, 85-1163-2, 2D-2PM, FG, F.  
 Vaud, Le Chasseron, W de La Grandsonne Dessus, pâturage, calcaire, pH=6, 1500 m, sect. 117, 82-1583-1, 2D-2PM, F, F.  
 Vaud, ibid., 82-1583-53, 2D-2PM, F, F.  
 Vaud, Le Chasseron, W de La Bullatone Dessus, calcaire, 1525 m, sect. 117, 85-1381-1, 2D-2PM, DO, F.  
 Vaud, Le Suchet, W du Chalet du Suchet, versant S-E, pâturage à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=6, 1510 m, sect. 115, 83-1303-3, 2D-2PM, FPK, F.  
 Vaud, Pierre du Moëlle, calcaire, 1830 m, sect. 523, 84-1549-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Vaud, Planachaux, pâturage, calcaire, pH=7, 1920 m, sect. 522, 83-1511-1, 2D-2PM, K, F.  
 Vaud, Tour de Famelon, calcaire, 2019 m, sect. 513, 84-1550-1, 2D-2PM, BDJ, F.  
 Vaud, Vanil Noir, NW des Morteys, versant E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=7, 2140 m, sect. 533, 85-1157-1, 2D-2PM, FG, F.

Tableau 2. *A. alpinum* tétraploïde ( $2n = 20$ ), liste du matériel étudié

---

Ain, Colomby de Gex, la Maréchaude, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, pH=5, 1510 m, sect. 009, 82-1615-2, 4D-4PM, FKK, F.
Ain, Le Reculet, sur Thoiry, versant S-E, pâturage, calcaire, pH=5, 1470 m, sect. 008, 82-1616-2, 4D-4PM, FKK, F.
Fribourg, Vanil Noir, col au nord de Bounavalette, versant SW, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, pH=8, 1996 m, sect. 533, 85-1156-2, 4D-4PM, FG, F.
Valais, Cornettes de Bise, Montagne de l'Au, versant S, pâturage à <i>Nardus stricta</i> , calcaire, pH=5, 1880 m, sect. 502, 85-1165-1, 4D-4PM, FG, F.
Valais, Morgins, hauteur du lac de Chésery, 1990 m, sect. 506, 84-1553-1, 4D-3PM, BDJ, F.
Valais, Morgins, Le Corbeau, pelouse, schistes, pH=4, 1990 m, sect. 503, 82-1645-3, 4D-4PM, F, F.
Valais, Morgins, sur Sassex, 1780 m, sect. 503, 84-1554-1, 1A-4D-4PM, BDJ, F.
Vaud, Dent de Lys, en-dessus de «En Lyss», versant E, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, 1850 m, sect. 521, 85-1347-1, 4D-4PM, FG, F.
Vaud, ibid., 85-1347-3, 4D-4PM, FG, F.
Vaud, Grand Muveran, W de la Pointe des Encrennes, versant W, pelouse à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Sesleria coerulea</i> , calcaire, 2100 m, sect. 526, 85-1499-1, 4D-4PM, FG, F.
Vaud, Jaman, pâturage, calcaire, pH=5, 1720 m, sect. 512, 83-1509-1, 4D-4PM, K, F.
Vaud, La Dôle, versant N-E, pâturage, calcaire, pH=6, 1500 m, sect. 104, 82-1919-2, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, La Dôle, sommet, versant S-E, pâturage, calcaire, pH=6, 1660 m, sect. 104, 82-1920-20, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, Mont-Tendre, versant N, pâturage à <i>Nardus stricta</i> , calcaire, pH=5, 1670 m, sect. 106, 83-1300-2, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, Mont-Tendre, versant N-W, pâturage à <i>Carex sempervirens</i> , calcaire, pH=5, 1670 m, sect. 106, 83-1301-1, 4D-4PM, FPK, F.
Vaud, Roches de Naye, calcaire, pH=5, 2040 m, sect. 512, 83-1510-1, 4D-4PM, K, F.

---

Morgins, sur Sassex, 84-1554-1) des caryotypes légèrement différents sont certainement dus à une introgression entre *A. alpinum* et *A. odoratum*. La seule station alpine connue de ce cytodème a été signalée par Hedberg (1970) dans la région de Morgins. Or, il s'est avéré que ce taxon offre une répartition relativement étendue dans notre dition (fig. 1). En effet, il remplace le diploïde, toujours en altitude, sur la frange nord-ouest des Alpes suisses, du Vanil Noir aux Cornettes de Bises, et également dans la partie méridionale du Jura: au Mont-Tendre, à la Dôle et au Reculet.

Dans le Jura, *A. alpinum* est déjà signalé dans l'Atlas de distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse (Welten et Sutter 1982) mais seulement sur la base de critères morphologiques. D'après cet ouvrage, ce taxon occuperait des secteurs de basse ou de haute altitude situés de part et d'autre de la limite supérieure de la forêt, qui se situe ici vers 1300 mètres. D'après nos observations, *A. alpinum* ne descend pas au-dessous de 1400 mètres le long de cette chaîne et la découverte de cette espèce à basse altitude n'est pas vérifiée par notre étude. En revanche, la présence d'*A. alpinum* dans les secteurs de haute altitude est confirmée dans certains cas [secteur 104 (Dôle) et 106 (Mont Tendre)] et a pu nous échapper dans d'autres [(secteur 105 (Crêt de la Neuve) et 163 (Mont Raimeux)].

#### *A. odoratum*

Le caryotype d'*A. odoratum* tétraploïde paraît moins stable que les précédents (tableau 3, Fig. 3). En effet, ce cytodème possède 2 B ou 2 GM, 1 à 3 A, 2 MM et 2 PM.

Tableau 3. *A. odoratum* tétraploïde ( $2n = 20$ ), liste du matériel étudié

- Bâle Campagne, Eptingen, Belchenflue, en-dessus de Chilchzimmer-Sattel, pâturage, versant W, calcaire, pH=6, 1000 m, sect. 173, 83-1219-2, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Berne, Mont Soleil, sommet, versant E, pâturage à *Cynosurus cristatus*, calcaire, 1290 m, sect. 141, 84-1319-1, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Berne, Mont Raimeux, sommet, versant S, pâturage boisé de *Picea Abies* et de *Fagus sylvatica*, calcaire, 1295 m, sect. 163, 85-1489-1, 1A-2B-2MM-2PM, FG, F.
- Berne, ibid., 85-1489-5, 1A-2B-2MM-2PM, FG, F.
- Berne, Napf, 1350 m, sect. 319, 82-1696-2, 1A-2B-2MM-2PM, K, F.
- Fribourg, La Berra, entre le haut du télésiège et le sommet, versant NNW, lande à Ericacées et *Nardus stricta*, calcaire, pH=4,5, 1680 m, sect. 236, 85-1159-1, 3A-2B-2MM-2PM, FG, F.
- Grisons, Basse Engadine, Scuol, versant SE, prairie humide, calcaire, pH=7, 1550 m, sect. 980, 82-1740-1, 3A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Grisons, Jenins, versant SW, pâturage, moraine calcaire, pH=5, 1020 m, sect. 911, 82-1731-28, 3A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Grisons, val Bregaglia, Castasegna, prairie, versant S, silice, pH=4, 700 m, sect. 990, 82-1736-2, 2A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Haute-Savoie, Salève, pelouse dominant la Petite Gorge, Festuco-Cynosuretum, calcaire, 1230 m, sect. 003, 85-1488-1, 3A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Jura, Fontenais près de Porrentruy, 500 m, sect. 146, 57-668,  $2n = 20$ , CF, CFnp.
- Neuchâtel, les Verrières, SW de la Petite Ronde, calcaire, 1160 m, sect. 124,  $2n = 20$ , D, Dnp.
- Neuchâtel, La Chaux-de-Fonds, Pouillerel, calcaire, 1260 m, sect. 138, 82-1678-2, 3A-2B-2MM-2PM, K, F.
- Neuchâtel, Tête de Ran, pâturage à *Cynosurus cristatus*, calcaire, 1400 m, sect. 135, 83-1463-2, 1A-2GM-2MM-2PM, K, F.
- Neuchâtel, tourbière du Cachot, 1070 m, sect. 125, 83-1313-2, 2A-2B-2MM-2PM, K, F.
- Saint-Gall, sur Amden, Alp Walau, 1540 m, loess, sect. 692, 83-1455-1, 1A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Schaffhouse, Hemmental, clairière au NW de Güt buck, 800 m, sect. 412, 85-993-1, 2A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Soleure, Hasenmatt, versant S-E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=5, 1430 m, sect. 155, 83-1351-1, 3A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Soleure, Hohe Winde, sommet, pâturage, calcaire, 1200 m, sect. 175, 83-1221-6, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Soleure, Passwang, NE du sommet, versant N, pâturage, calcaire, pH=6, 1200 m, sect. 172, 83-1220-21, 3A-2GM-2MM-2PM, F, F.
- Soleure, Weissenstein, Röti, pâturage, calcaire, pH=5, 1380 m, sect. 171, 83-1348-3, 2A-2B-2MM-2PM, FK, F.
- Tessin, Monte Generoso, sentier Bella Vista, 1500 m, sect. 855, 83-1637-2, 3A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Tessin, Prugiasco, 800 m, sect. 835, 83-1419,  $2n = 20$ , D, Dnp.
- Valais, Morgins, Le Corbeau, versant S-W, pâturage, 1750 m, sect. 503, 82-1647-5, schistes, pH=4,5, 3A-2B-2MM-2PM, F, F.
- Valais, plateau de Nax, Trisetetum flavescens, 1320 m, sect. 723,  $2n = 20$ , CF, CFnp.
- Vaud, Crêt de la Neuve, sous le sommet, versant N-W, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=5, 1490 m, sect. 105, 83-1297-2, 2A-1B-1GM-2MM-2PM, FPK, F.
- Vaud, Crêt de la Neuve, sous le sommet, versant E, pelouse à *Festuca rubra*, calcaire, pH=6, 1490 m, sect. 105, 83-1298-2, 2A-2B-2MM-2PM, FPK, F.
- Vaud, Dent de Vaulion, sous le sommet, versant N-W, pâturage à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=6, 1475 m, sect. 113, 83-1302-2, 2A-2B-2MM-2PM, FPK, F.
- Vaud, Ferreyres, pelouse sèche, calcaire, pH=6, 625 m, sect. 111, 82-1614-3, 3A-2B-2MM-2PM, FJ, F.
- Vaud, Le Noirmont, sous le sommet, versant S-E, pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, calcaire, pH=6, 1540 m, sect. 105, 83-1296-2, 2A-2B-2MM-2PM, FPK, F.
- Zoug, Zugerberg, hinter Geissbaden, 950 m, sect. 365, 86-874-1, 2A-2B-2MM-2PM, D, F.
- Zürich, Lindenbuck près de Feuerthalen, Brometum erectii, 442 m, sect. 407,  $2n = ca. 20$ , CF, CFnp.



Ce taxon prospère à basse et moyenne altitude sur l'ensemble du territoire suisse (fig. 2). Favorisé par les activités humaines, il est fréquent dans les prairies de fauche peu engraisées et les pâturages. Nos résultats confirment les données bibliographiques (Favarger 1962, Hedberg 1969, 1970). Ce cytodème occupe en outre certains sommets jurassiens d'où *A. alpinum* est absent.

*Limites communes des aires d'A. alpinum diploïde et tétraploïde*

Sur la rive gauche du Rhône, *A. alpinum* tétraploïde croît au-dessus de 1800 mètres dans la région de Morgins et celle des Cornettes de Bise. Le taxon diploïde le plus proche est signalé dans la région du lac d'Emosson (Favarger, comm. pers.). La frontière entre diploïde et tétraploïde coïncide donc vraisemblablement avec le val d'Illiez.

Sur la rive droite, la distribution respective des deux taxons est plus délicate à définir. En effet, dans le Massif du Grand Muveran, le tétraploïde occupe la face ouest mais il est remplacé à quelques kilomètres de là, sur le versant nord-est, par le diploïde. Au Vanil Noir, nous avons observé le tétraploïde au-dessus de Bounavalette et le diploïde à quelques centaines de mètres, en haut du vallon des Morteys, séparé du tétraploïde par une barre de rocher. En revanche, le Moléson, situé à l'est du Vanil Noir, n'abrite que du diploïde. Dans les Préalpes, la limite entre les deux cytodèmes correspondrait autant à des arêtes qu'à des fonds de vallée. D'après nos observations, les deux taxons seraient inféodés aux mêmes milieux. Nous ignorons cependant s'ils peuvent se trouver en contact et s'ils poussent alors en populations mixtes.

Dans le Jura, le hiatus entre les deux cytodèmes est plus prononcé que dans les Préalpes et correspond à la coupure de la vallée de l'Orbe.

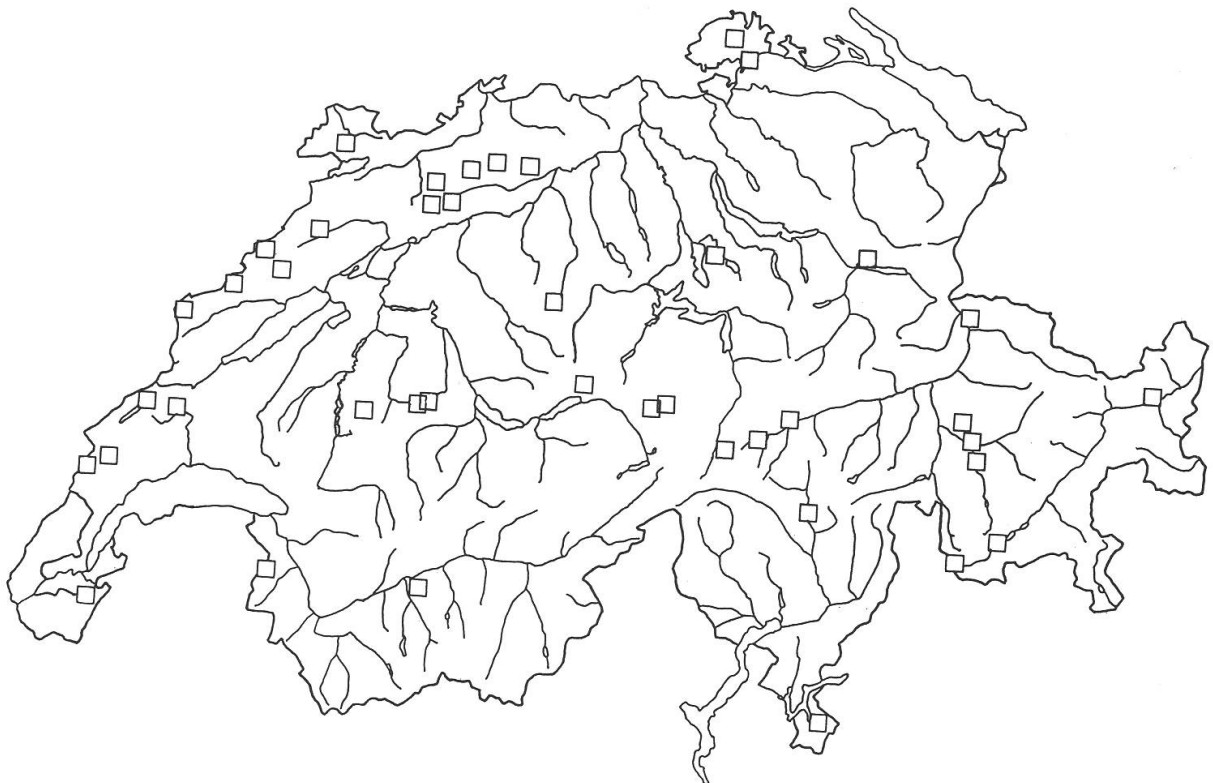


Fig. 2. Distribution d'*A. odoratum* tétraploïde (□).

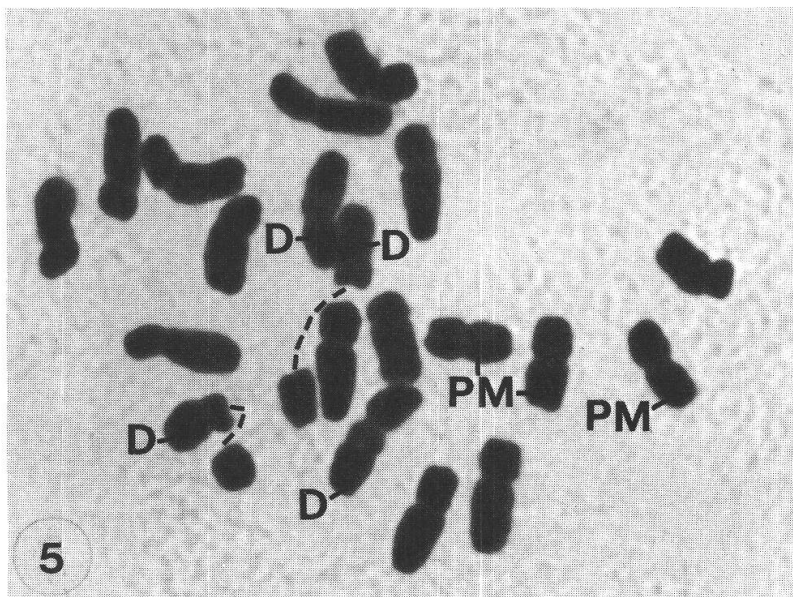
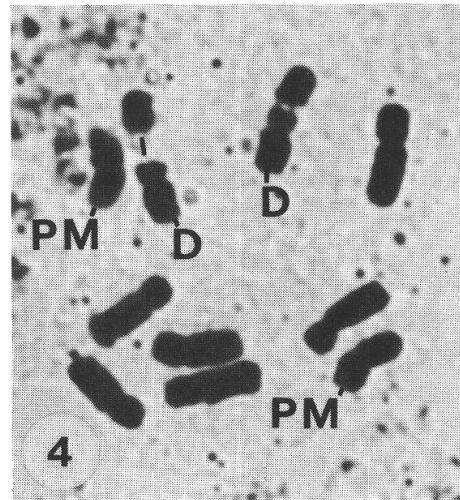
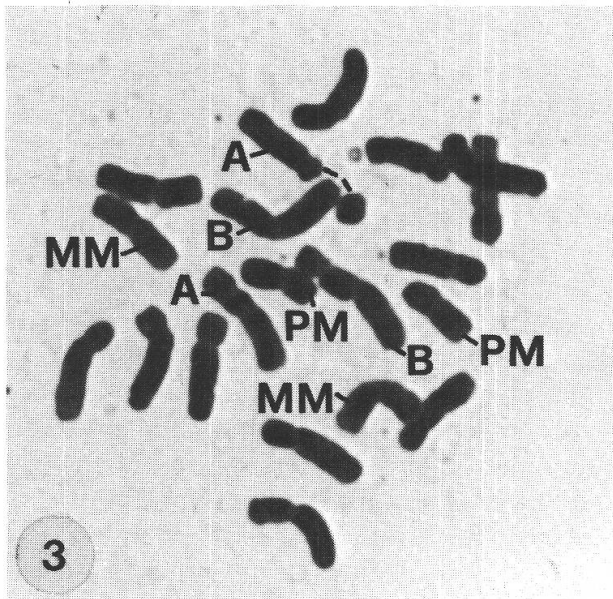


Fig. 3. Métaphase somatique d'*A. odoratum* tétraploïde. Neuchâtel, toubière du Grand-Cachot, 83-1313-2,  $\times 2300$ . «A» et «B» sont des chromosomes à constriction secondaire; «MM» et «PM» sont des chromosomes métacentriques de taille respectivement moyenne et petite.

Fig. 4. Métaphase somatique d'*A. alpinum* diploïde. Vaud, Suchet, 83-1303-3,  $\times 2300$ . «D» est un chromosome à constriction secondaire; «PM» est un chromosome métacentrique de petite taille.

Fig. 5. Métaphase somatique d'*A. alpinum* tétraploïde. Valais, Morgins, hauteur du lac de Chésery, 84-1553-1,  $\times 2300$ . «D» est un chromosomes à constriction secondaire; «PM» est chromosome métacentrique de petite taille.

*Limites communes des aires d'A. odoratum et d'A. alpinum*

A priori, les aires des deux cytodèmes d'*A. alpinum* peuvent être considérées comme naturelles, bien que la répartition de ces taxons se soit vraisemblablement étendue à la faveur de l'extension, souvent très ancienne, des pâturages. S'ils ont pu gagner du terrain au niveau d'un massif, il nous paraît peu probable qu'ils aient pu atteindre d'autres chaînes de montagnes grâce aux activités humaines.

*A. odoratum* tétraploïde, en revanche, a pu largement pénétrer dans le domaine d'*A. alpinum*, par dissémination dans les pâturages des graines transportées par le bétail en provenance de la plaine ou en s'infiltrant sur les talus nouvellement créés le long des routes de montagne.

*A. alpinum* et *A. odoratum* voisinent relativement fréquemment dans la nature (Jura, Alpes, Massif Central). Toutefois, les zones de contact entre ces cytodèmes sont toujours consécutives à l'activité humaine, tout au moins dans les régions où nous les avons observées. En effet, avant le défrichement, la forêt séparait l'habitat d'*A. alpinum* (cytodème d'altitude) de celui d'*A. odoratum* (cytodème de plaine). La cohabitation des deux espèces n'est cependant pas récente mais date souvent de plusieurs siècles, voire millénaires.

Une zone de contact entre *A. alpinum* diploïde et *A. odoratum* tétraploïde a été étudiée sur le versant nord de Chasseral (Felber et Girard, non publié). Les deux cytodèmes s'excluent de leurs milieux respectifs. *A. alpinum* croît près du sommet dans une végétation s'apparentant au Seslerion située sur du calcaire dur (Séquanien). *A. odoratum* le remplace plus bas, dans des groupements plus nitrophiles appartenant au Cynosurion, et situés sur des marnes argoviennes. Un triploïde et plusieurs caryotypes spéciaux témoignent d'une introgression bidirectionnelle: du diploïde vers le tétraploïde et du tétraploïde vers le diploïde.

Enfin, *A. odoratum* tétraploïde et *A. alpinum* tétraploïde peuvent s'hybrider en conditions naturelles, comme l'atteste la découverte d'un individu tétraploïde présentant des chromosomes à constriction secondaire des deux espèces (Valais, Morgins, sur Saxsax, 84-1554-1). Nous n'avons cependant pas eu l'occasion d'étudier de façon détaillée l'introgression des deux cytodèmes tétraploïdes.

*Anthoxanthum et phytogéographie jurassienne*

Nos résultats démontrent non seulement que dans le Jura le genre *Anthoxanthum* est représenté par *A. odoratum* s. str. et *A. alpinum*, mais aussi que ce dernier y offre deux cytodèmes, respectivement diploïde et tétraploïde. Si la variabilité du complexe était pressentie, celle d'*A. alpinum* est plus inattendue.

*Anthoxanthum* ne constitue pourtant pas le seul complexe polyploïde observé dans la chaîne jurassienne. Plusieurs couples de pseudovicariants y ont été décrits par Favarger et ses collaborateurs. Ainsi, *Arenaria ciliata* L. ssp. *moehringioides* Murr et *A. gothica* Fries, *Cerastium strictum* L. et *C. arvense* L. (Favarger 1962), *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup et *E. nigrum* L. (Favarger et al. 1959) ont des aires qui s'excluent dans le Jura et sont caractérisés chacun par des valences différentes. Dans chacun de ces exemples, le taxon observé dans le Jura méridional correspond toujours au cytodème alpin et cela quelle que soit la valence chromosomique, diploïde ou polyploïde. *A. alpinum* ne déroge donc pas à la règle puisque son cytodème tétraploïde n'est pas confiné au Jura méridional mais se retrouve dans les chaînes alpines les plus proches, en particulier dans les Alpes de Haute-Savoie, de Savoie et du Vercors (Felber, non publié). Toutes ces espèces, auxquelles on peut ajouter *Bupleurum ranunculoïdes*

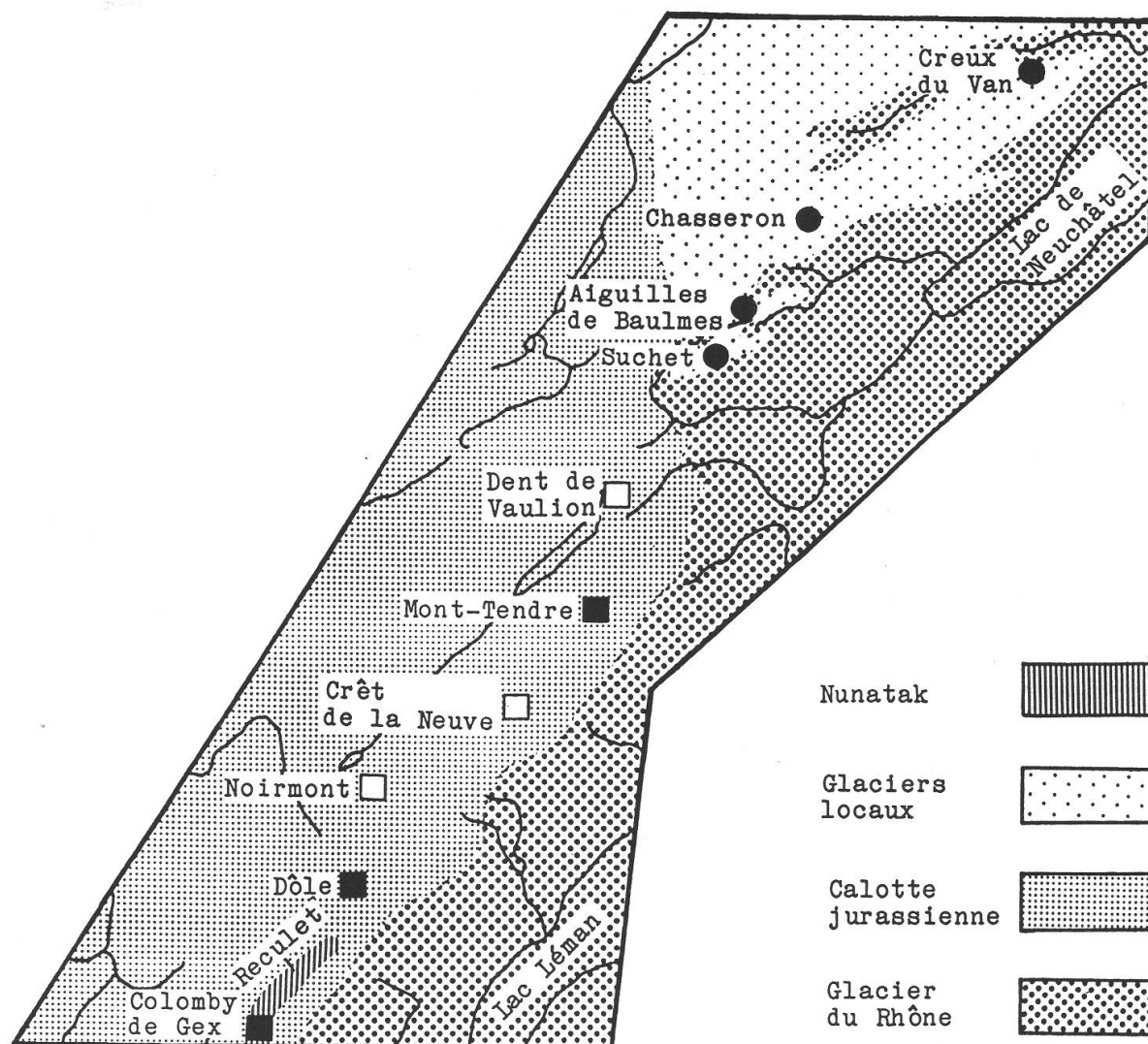


Fig. 6. Comparaison de la distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum* dans le Jura et de l'extension glaciaire au maximum wurmien d'après Aubert (1965). *A. alpinum* diploïde (●), tétraploïde (■) et *A. odoratum* tétraploïde (□).

L. (Küpfer 1974) témoignent donc de la communauté d'origine des populations du Jura méridional et de celle des Alpes occidentales. Elles démontrent aussi l'existence de plusieurs courants d'immigration dans le Jura. Pour *Empetrum* et *Arenaria* par exemple, un courant d'origine boréale a touché le Jura Central alors que la partie méridionale de la chaîne héritait ou conservait le cytodème alpin.

Le problème est plus complexe pour *Anthoxanthum odoratum* s. lat. puisque trois cytodèmes se partagent le territoire jurassien, chacun s'étant mis en place par une voie propre. Pour *A. alpinum*, la colonisation du Jura s'est effectuée par des courants de migration convergents, à partir de deux foyers distincts situés aux deux extrémités de la chaîne. Le hiatus actuel entre les aires respectives du diploïde et du tétraploïde se situe au niveau de la vallée de l'Orbe, à l'ouest du Suchet.

Cette limite résulte sans doute de l'influence prépondérante de la dernière glaciation. A ce propos, il est intéressant de comparer la distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum* avec la carte d'Aubert (1965) montrant le développement des glaciers au maximum wurmien (fig. 6). Comme l'a établi cet auteur, le Jura vaudois était couvert

d'un important inlandsis (la Calotte jurassienne) limité à l'est par le Suchet et confluant au sud-est avec le glacier du Rhône. Dans son extension sud-ouest, il atteignait le Reculet dont le sommet, toutefois, émergeait de la calotte de glace. Ce qui restait de la flore jurassienne se trouvait donc coupé en deux et ne subsistait qu'aux extrémités de la chaîne et sur quelques nunataks dont le Reculet représentait le plus puissant (Favarger 1966). A l'est de la Calotte jurassienne, le Jura n'abritait que des glaciers locaux, n'excluant pas, à leur périphérie, le maintien des espèces les plus résistantes. Le diploïde d'*A. alpinum*, précisément confiné à ce domaine (Suchet, Aiguilles de Baulmes, Chasseron, Creux du Van, Chasseral), a pu endurer les glaciations sur place. En revanche, nos résultats démontrent sans ambiguïté que le tétraploïde, découvert à la Dôle et au Mont-Tendre, recouverts d'une épaisse couche de glace au pléniglaciaire, s'est étendu du Reculet vers le nord-est dès le réchauffement du climat.

Quant à *A. odoratum* tétraploïde, il est répandu aujourd'hui dans tout le Jura, dans les prairies et les groupements non strictement forestiers et soumis à une activité anthropozoogène plus ou moins forte. Plus thermophile qu'*A. alpinum*, il n'a vraisemblablement pas enduré les glaciations en Suisse, sa présence, dans le Jura en particulier, serait donc postglaciaire.

#### *Différenciation cytologique dans les Alpes*

Le comportement cytogéographique d'*A. odoratum* s. lat. présente certaines analogies avec celui établi par Urbanska-Worytkiewicz et Wildi (1975) chez *Lotus corniculatus* L. s. lat. en Suisse. Ces auteurs ont démontré que les régions de basse et moyenne altitudes étaient occupées par *L. corniculatus* s. str. tétraploïde. Ce taxon est remplacé dans les Alpes par *L. alpinus* (DC.) Schleicher diploïde et tétraploïde. Là où il y a sympatrisme des taxons, leur répartition dépend de l'altitude, mais aussi du substrat (Urbanska-Worytkiewicz et Schwank 1980). Une pseudovicariance altitudinale n'a en revanche jamais été observée au sein d'*A. alpinum*, le comportement écologique des deux cytodèmes étant identique.

#### *Phylogénèse des cytodèmes d'Anthoxanthum*

Les aires d'*A. alpinum* diploïde et tétraploïde sont continues et complémentaires. Ces taxons peuvent donc être considérés comme des pseudovicariants. Le taxon tétraploïde représente ainsi le taxon de substitution du diploïde.

Nos recherches (Felber, travaux en cours) établissent qu'*A. odoratum* et *A. alpinum* diploïdes dérivent d'un ancêtre commun et se sont différenciés par spéciation graduelle. Ils peuvent donc être considérés comme des vicariants vrais. En outre, *A. alpinum* tétraploïde dériverait par autopolyploïdie d'*A. alpinum* diploïde (Hedberg 1970, Teppner 1970) et *A. odoratum* tétraploïde serait issu d'*A. odoratum* diploïde, également par autopolyploïdie (Felber, non publié). La juxtaposition des aires des deux espèces serait postglaciaire et relèverait d'exigences écologiques distinctes. Il n'y aurait donc pas de parenté directe entre les deux taxons d'*A. alpinum* et *A. odoratum* tétraploïde.

### **Conclusions**

*A. odoratum* s. lat. constitue un matériel de choix pour une étude cytogéographique en raison de la présence au sein de ce complexe polyploïde de "marqueurs chromosomiques", les chromosomes à constriction secondaire, qui permettent de distinguer les

cytodèmes de même valence chromosomique. Bien que limitée à la Suisse, notre étude a permis de préciser la différenciation cytologique d'*A. alpinum* dans les Alpes et de révéler que cette espèce avait colonisé le Jura par des courants de migration convergents à partir de deux foyers distincts.

Nous sommes très reconnaissant aux collaborateurs de l'Institut de botanique et en particulier à Madame M.-M. Duckert-Henriod et Monsieur M. Krähenbühl de nous avoir régulièrement récolté des plantes lors de leurs excursions. Madame M.-M. Duckert-Henriod et le Professeur C. Favarger nous ont confié leurs résultats non publiés et en sont vivement remerciés. Nous exprimons notre gratitude aux Professeurs Ph. Küpfer et C. Favarger pour leur aide lors de la rédaction du manuscrit. Nous tenons également à remercier E. Fortis pour la réalisation des documents photographiques.

Ce travail a été subventionné par le Fonds National de la Recherche Scientifique (subside no. 3.047-0.81). Il fait partie d'une thèse de doctorat.

## Résumé

Cette étude confirme le caractère synanthropique et planitiaire d'*A. odoratum* tétraploïde ainsi que le confinement d'*A. alpinum* diploïde aux altitudes plus élevées. La présence d'*A. alpinum* diploïde est révélée pour la première fois sur une base caryologique dans la partie centrale du Jura. *A. alpinum* tétraploïde, connu avant notre étude dans une unique station alpine, offre une aire relativement étendue et remplace le diploïde sur la frange nord-ouest des Alpes et dans le Jura méridional. La colonisation du Jura par *A. alpinum* a dû intervenir avant ou après les glaciations par le nord-est pour le diploïde et par le sud-ouest pour le tétraploïde. En revanche, *A. odoratum* a dû parvenir dans cette région à partir de la plaine et après les glaciations. La distribution d'*Anthoxanthum* est comparée avec celle d'autres complexes polyploïdes.

*Mots-clés:* Anthoxanthum – phytogéographie – caryologie – Suisse.

## Bibliographie

- Aubert D. 1965. Calotte glaciaire et morphologie jurassiennes. *Eclogae geol. Helv.* 58: 555–578.
- Becherer A. 1972. Führer durch die Flora der Schweiz mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. Schwabe & Co, Basel et Stuttgart, 207 pp.
- Böcher T. 1961. Experimental and cytological studies on plant species VI. *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. *Bot. Tidsskr.* 56: 314–335.
- Borril M. 1963. Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). *Genetica* 34: 183–210.
- Favarger C. 1962. Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 3–4: 397–410.
- 1966. Flore et végétation des Alpes. II. étage subalpin. 2<sup>e</sup> édition revue et augmentée. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 301 pp.
- Favarger C., J.-L. Richard et M.-M. Duckert. 1959. La Camarine noire *Empetrum nigrum* et *Empetrum hermaphroditum* en Suisse. *Bull. Soc. bot. suisse* 69: 249–260.
- Favarger C. et Ph. Küpfer. 1983. Index des nombres chromosomiques des Spermatophytes de la Suisse. Introduction, matériel et méthodes. *Bot. Helv.* 93: 3–7.
- Hedberg I. 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and a few Swiss population samples. *Symbolae Bot. Upsalien.* 18 (5): 1–88. Pl. 1–8.

- 1969. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. III. Investigations of Swiss and Austrian population samples. Svensk Bot. Tidskr. 63: 233–250, Pl. I–III.
- 1970. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid *A. odoratum*. Hereditas 64: 153–176.
- Hunter A. W. S. 1934. A karyosystematic investigation in the Gramineae. Can. J. Res. 2: 213–241.
- Jones K. 1964. Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. Chromosoma 15: 248–274.
- Kattermann G. 1931. Über die Bildung polyvalenter Chromosomenverbände bei einigen Gramineen. Planta 12: 732–774.
- Küpfer Ph. 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. Thèse Neuchâtel. Boissiera 23: 1–322.
- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 64: 1–208.
- Löve Á. 1954. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio 5–6: 212–224.
- Löve Á. et D. Löve. 1948. Chromosome numbers of northern plant species. Univ. Inst. Appl. Sci., Reykjavik, Dep. Agric. Rep. ser 13(3): 1–131.
- Östergren G. 1942. Chromosome numbers in *Anthoxanthum*. Hereditas 28: 242–243.
- Östergren G. and W. K. Heneen. 1962. A squash technique for chromosome morphological studies. Hereditas, 48: 332–341.
- Parthasarathy N. 1939. Cytogenetical studies in Oryzaceae and Phalarideae. Ann. Bot. N.S. 111: 43–76.
- Rosmuz M. 1958. Cytological investigations on *Anthoxanthum alpinum* L. et L., a new species of the flora of Poland. Acta Biol. Cracov. Sér. Bot. 1: 171–184.
- Scholte G. 1977. in Löve A. IOPB chromosome number reports LVI. Taxon 26: 2–3: 257–274.
- Teppner H. 1970. Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. Österr. Bot. Z., 118: 280–292.
- Urbanska-Worytkiewicz K. and O. Wildi. 1975. Variation within *Lotus corniculatus* L. s.l. from Switzerland. I. Preliminary report on chromosome numbers and cyanogenesis. Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 43: 54–82.
- Urbanska-Worytkiewicz K. and O. Schwank. 1980. Variation within *Lotus corniculatus* L. s. l. from Switzerland. III. Microdifferentiation in *L. alpinus* (DC) Schleicher above the timberline. Ber. Geob. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 47: 29–45.
- Welten M. et R. Sutter. 1982. Atlas de distribution des Ptéridophytes et des Phanérogames de la Suisse. Birkhäuser, Basel, Boston et Stuttgart. 2 vol. 716 et 698 pp.