

Sur une espèce intéressante des Alpes austro-occidentales : *Sempervivum calcareum* Jordan

Autor(en): **Favarger, Claude / Scherbatoff, Michel**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **28 (1973)**

Heft 2

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880166>

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.

*Travail dédié au Professeur M. Welten,
à l'occasion de son 70^e anniversaire.*

Sur une espèce intéressante des Alpes austro-occidentales: *Sempervivum calcareum* Jordan

CLAUDE FAVARGER & MICHEL SCHERBATOFF

RÉSUMÉ

Après une partie historique, les auteurs mettent en évidence certains caractères morphologiques du *Sempervivum calcareum* Jordan permettant de distinguer cette espèce des autres taxons voisins, et en particulier du *S. tectorum*. Une étude cytologique confirme cette distinction. Les auteurs étudient enfin la distribution géographique, l'écologie et les hybrides du *S. calcareum*.

SUMMARY

After a historical review, the authors discuss different morphological characters of *Sempervivum calcareum* Jordan which distinguish this species from the closely related taxa and especially from *S. tectorum*. This distinction is verified cytologically. Furthermore, the geographical distribution and the ecology of *S. calcareum* as well as its hybrids are elucidated.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einem historischen Teil erläutern die Autoren verschiedene morphologische Merkmale von *Sempervivum calcareum* Jordan, die es ermöglichen diese Art von benachbarten Taxa wie *S. tectorum* zu unterscheiden. Eine zytologische Untersuchung bestätigt diese Ergebnisse. Anschliessend gehen die Autoren auf die geographische Verbreitung, die Ökologie, sowie auf die Hybriden von *S. calcareum* ein.

Introduction

Le *Sempervivum calcareum* a été décrit par Jordan en 1849 sur des plantes des montagnes calcaires du Dauphiné (environs de Serres et de Gap). L'auteur des "Observations" mentionne que la nouvelle espèce diffère du *S. tectorum* "par ses fleurs plus petites, par ses pétales plus étroits, par ses écailles hypogynes dressées,

plus minces et de couleur rosée, par les feuilles des rosettes glauques et un peu pubescentes, par sa taille moins élevée". Lamotte (1864) dans son ouvrage sur les joubarbes reprend, sans commentaire, la description de Jordan.

Ardoino (1867) est le premier auteur, à notre connaissance, à avoir signalé la présence de l'espèce aux Alpes maritimes. Il écrit à propos du *S. calcareum* Jordan: "diffère du précédent par ses feuilles glauques, un peu pubescentes, à pointe rougeâtre et par ses fleurs pâles, plus petites à pétales étroits... Rochers des montagnes chaudes: Berre, Moulinet, au-dessus de Menton et jusqu'au col d'Eze à 1 km de la mer".

Dans leur "Bréviaire des plantes nouvelles", Jordan & Fourreau (1868) décrivent 35 "espèces" appartenant au groupe du *S. tectorum* L., deux d'entre elles sont très affines du *S. calcareum* L., ce sont les *S. columnare* et *S. racemosum*. Ces deux "espèces" ainsi que le *S. calcareum* sont fort bien représentées dans les "Icones ad floram Europae" de Jordan & Fourreau (1866-68) où se trouve également la diagnose latine du *S. calcareum*. Malheureusement, ainsi que l'avait déjà vu Praeger (1932) les légendes des figures 196 et 197 sur la planche CXXXIII ont été interverties par le typographe, de sorte que le nom *S. columnare* est attribué au *S. modestum* et vice versa. La lecture de la description latine permet facilement de dépister l'erreur.¹

L'examen des planches de cet ouvrage et la lecture des diagnoses montrent que ces trois taxons sont très voisins les uns des autres. Le *S. racemosum* a les feuilles des rosettes plus étroites (oblongues-lancéolées) et des fleurs un peu plus petites que le *S. calcareum*. Le *S. columnare* possède une panicule particulièrement étroite, fleurie dès la base et des fleurs un peu plus petites que celles du *S. calcareum*. Il semble bien qu'on soit en présence de formes locales sans grande importance systématique.

Verlot (1872) dans son "Catalogue raisonné des plantes du Dauphiné" mentionne le *S. calcareum* sans donner d'autres localités précises que celles de Charance près de Gap et de Bramebuou près de Serres, déjà citées par Jordan dans le protologue.

Cariot & St Lager (1889) considèrent l'espèce de Jordan comme une variété du polymorphe *S. tectorum*, et l'indiquent dans les montagnes calcaires du Dauphiné et de la Savoie. Cette dernière localisation est assez surprenante et ne se retrouve pas dans les ouvrages ultérieurs.

Rouy & Camus (1901) se trouvaient devant la tâche ardue de mettre un peu d'ordre dans le maquis de formes décrites par Lamotte ou Lecoq & Lamotte d'une part, par Jordan & Fourreau d'autre part. Il semble bien qu'entre ces auteurs il y ait eu une certaine compétition. Lamotte (l.c.: 313) se plaint en ces termes du fait "que M. Jordan auquel j'avais envoyé mon travail et des rosettes vivantes de chacune des espèces qui y sont décrites, ait en 1868... employé ces mêmes épithètes pour désigner deux espèces différentes des miennes". Les auteurs de la flore de France ont tenté de hiérarchiser ces nombreux taxons et ont fait du *S. calcareum* une sous-espèce au sein de laquelle ils distinguent trois variétés:

¹ Sur la planche CXXXIII, la fig. 196 se rapporte donc au *S. modestum* (forme voisine du *S. tectorum*) et la fig. 197 au *S. columnare*. Nous le précisons, car Praeger (p. 70) à son tour s'est trompé et intervertit les n^{os} 196 et 197!!!

- α *genuinum* (qui correspondrait au type de Jordan¹)
 β *columnare* (= *S. columnare* Jordan & Fourreau)
 γ *racemosum* (= *S. racemosum* Jordan & Fourreau)

Etant donné le peu de différences entre ces trois taxons, cette façon de procéder paraît tout à fait justifiée. Le var. *columnare* est signalé par ces auteurs dans les Basses-Alpes (Digne, de Barrême à Castellane) et le var. *racemosum* dans les Basses-Alpes (Digne et Gorges du Verdon) ainsi que dans le Var (Raton près d'Ampus).

Coste (1901) subordonne le *S. calcareum* au *S. arvernense* Lecoq & Lamotte lequel se distingue du *S. tectorum* "par des feuilles oblongues, rétrécies à la base, à faces pubescentes dans leur jeunesse", des fleurs un peu plus petites, des hampes un peu moins élevées. Lecoq & Lamotte (1847) avaient basé leur espèce sur des plantes du Massif Central, croissant notamment sur les rochers granitiques au bord de la route de Champeix à St-Nectaire (Puy-de-Dôme), ainsi que dans le Cantal, la Lozère et l'Ardèche. Il semble bien que Coste (l.c.) ait élargi quelque peu le sens du binôme *S. arvernense*, de façon à y inclure tous les *S. tectorum* de taille médiocre, croissant sur les rochers des montagnes (et non sur les toits), à feuilles des rosettes plus ou moins poilues sur les faces, au moins dans leur jeune âge. Il donne en effet comme distribution générale de son *S. arvernense*: "Alpes de la Savoie, du Dauphiné, de la Provence; Cévennes et Plateau central, Corbières et Pyrénées; Espagne; Suisse; Italie septentrionale". Il paraît probable que le *S. arvernense* sensu Coste recouvre une partie des plantes que beaucoup d'auteurs ont nommées *S. alpinum* ou *S. tectorum* var. *alpinum*, ou encore *S. tectorum* subsp. *alpinum*. A la suite de sa description, Coste (l.c.) ajoute: "varie à feuilles des rosettes entièrement glabres (*S. Boutignyanum* Bill. & Gren.); à fleurs en panicule allongée, filets glabres (*S. calcareum* Jordan)".

Dans sa "Flore des Alpes-Maritimes", Burnat (1906) commence par prendre position sur les "espèces" décrites ou illustrées par Jordan. Il écrit (l.c.: 35-36): "Avec l'échelle adoptée par Jordan & Fourreau, pour le groupe du *S. tectorum*, nous serions même obligé de créer une variété, sinon une espèce spéciale pour chacune de nos provenances". Toutefois, après avoir traité le *S. tectorum*, il ajoute (l.c.: 37): "D'autres échantillons entre nos provenances sont voisins du *S. calcareum* Jordan; ils ont les feuilles des rosettes munies d'un indument court, très développé sur les jeunes rosettes et persistant plus ou moins dans celles âgées; **leurs étamines possèdent des filets glabres** (c'est nous qui soulignons) rarement glabrescents (une provenance) et **les pétales se montrent généralement moins longs** que ceux de la forme précédente (= *S. tectorum*), tandis que les sépales ont la même longueur (3-4 mm parfois 4.5). **Nous recommandons l'étude de cette forme dans nos montagnes où son aire nous est mal connue**, ainsi que son habitat...".

Dans sa monographie des joubarbes, Praeger (1932) réduit le *S. calcareum* au rang de variété du polymorphe *S. tectorum*; quant au *S. arvernense*, il le met en synonymie avec ce dernier, comme du reste la quasi totalité des "espèces" jordaniennes se rapportant à ce groupe. En revanche, Fournier (1946) rétablit le *S. calcareum* comme espèce et le place au voisinage du *S. arvernense*, également

¹ Selon Burnat (1906), "le *S. calcareum* décrit dans les Observations de Jordan ne saurait être le même que celui donné plus tard par Jordan & Fourreau (Icon. ad. flor. Europ. I. 48 tab. CXXXII)" (voir ci-dessous).

considéré par lui comme une bonne espèce. Ces deux taxons se distingueraient du *S. tectorum* par les feuilles des rosettes poilues sur les faces (du moins dans le jeune âge). Enfin, Favarger & Zésiger, dans "Flora Europaea" (1964) considèrent le *S. calcareum* comme une bonne espèce mais rattachent le *S. arvernense* au *S. tectorum*. Cette dernière façon de procéder exige une justification, qui ne pouvait trouver place dans le texte de "Flora Europaea". On peut en effet se demander si le *S. calcareum* mérite vraiment un statut différent de celui que la plupart des auteurs modernes ont donné aux espèces jordaniennes gravitant autour du *S. tectorum* et notamment au *S. arvernense*.

C'est ce problème taxonomique que nous nous attacherons à résoudre. D'autre part, suivant la recommandation de Burnat (l.c.) citée ci-dessus, nous nous efforcerons de préciser la distribution géographique et l'écologie du *S. calcareum* dans les Alpes du Sud.

Dans le cas des joubarbes, il faut convenir que le matériel d'herbier ne représente qu'une source d'information très insuffisante. C'est pourquoi, l'un des auteurs (M. S.) s'est attaché depuis une dizaine d'années à étudier sur place, en de nombreuses localités, les populations du *S. calcareum*. En 1972, les deux auteurs, accompagnés de M^{me} M. Tissot et de M. Ph. Küpfer, assistants à l'Institut de botanique de Neuchâtel, ont visité ensemble les stations de Gourdon, du col de Bleine et du Mt La Chens. D'autre part, des échantillons de plusieurs populations différentes ont été observées en culture à Nice, à Neuchâtel et en Normandie, certains d'entre eux depuis une vingtaine d'années. Disons d'emblée que nos observations sur le terrain et sur le matériel cultivé nous ont convaincus que le *S. calcareum* Jordan était un taxon autonome et nettement distinct de toutes les autres formes de *S. tectorum*. Les études cytologiques de Zésiger (1961, et non publié) et celles de l'un des auteurs (C. F.) ont corroboré cette opinion.

Caractères morphologiques du *S. calcareum* Jordan

Le *S. calcareum* n'échappe pas à la variabilité morphologique de la plupart des espèces du genre *Sempervivum*. Nous insisterons ici sur les caractères les plus constants tout en mentionnant l'amplitude, parfois assez grande, de la variation.

Les rosettes stériles se reconnaissent avant tout à leur couleur. En effet, dans la presque totalité des populations étudiées, les feuilles, d'un vert pâle ou olivâtre, ont une macule pourpre foncé apicale s'étendant sur les deux faces du limbe et occupant suivant les feuilles, du $\frac{1}{3}$ au $\frac{1}{5}$ de leur longueur. Les rosettes ont donc un aspect "bicolore" très caractéristique, cela du moins pendant la bonne saison. En automne et en hiver, les feuilles des rosettes deviennent souvent entièrement pourpres (c'est particulièrement le cas pour les plantes des Gorges de Cians et de Daluis) ou même d'un violet noirâtre (plantes des stations les plus élevées des Alpes de Haute-Provence). En revanche, durant l'été et dans les stations bien exposées, les rosettes (à l'exception de la macule apicale des feuilles) "blanchissent"; le vert pâle passe au gris ou à l'ivoire. Certains individus (par ex. ceux du Ventabren de Braus) ont des feuilles glauques mais cela n'est pas général. Chez le *S. tectorum*, il arrive assez souvent que les feuilles des rosettes soient maculées de pourpre dans leur partie supérieure, mais cette tache est moins intense et plus diffuse. Les rosettes

stériles du *S. calcareum* sont nettement plus aplaties, moins hautes que celles du *S. tectorum*, parce que les feuilles extérieures sont plus étalées. Le nombre des feuilles de la rosette est difficile à comparer entre deux espèces, car il faudrait s'assurer que les rosettes sont de même âge. Cependant, il semble bien que ce nombre soit plus élevé chez le *S. calcareum* (80-140) que chez le *S. tectorum* (70-100). Ces feuilles ont une consistance plus ferme, leur mucron est plus dur, de sorte que les rosettes sont presque piquantes. Chez le *S. calcareum*, les cils qui bordent les feuilles des rosettes sont plus rapprochés et réguliers que chez le *S. tectorum*; ils sont aussi plus épais. Vus au microscope ils sont constitués dans les deux espèces d'une double file de cellules terminée par 2 cellules excrétrices atrophiées, mais chez le *S. calcareum*, la lumière des cellules proximales (pied) s'arrête de bonne heure à cause de l'épaississement très marqué des parois.

Beaucoup d'auteurs, comme on l'a vu dans l'introduction, font état de la pubescence que les feuilles des rosettes présenteraient sur leurs faces. Praeger (l.c.: 70-71) déclare: "I have looked in vain for even the finest pubescence in the many specimens examined". Nos observations rejoignent celles de l'auteur anglais. Parfois cependant, les jeunes rosettes, ont des feuilles poilues sur les faces mais c'est loin d'être le cas général. D'autre part, les individus croissant en montagne (Bernarde, Crémon, Picogu) dans des stations très exposées, peuvent conserver leur pubescence sur les feuilles extérieures des rosettes adultes.

Le diamètre des rosettes stériles est très variable. En général, il atteint 5-7 cm. Les rosettes sur le point de fleurir mesurent souvent 10-13 cm. Au col de l'Ablé, en-dessus de Sospel, nous avons vu, avec M. Kuisel, des rosettes atteignant 17 cm de diamètre! Les hampes florales sont souvent jaune-orangé, ce qui les distingue de celles du *S. tectorum* qui sont d'un rouge vineux, ou d'un rouge foncé. L'inflorescence est en général plus étroite, plus colonnaire; les pédoncules floraux sont plus courts que chez le *S. tectorum*. Les fleurs sont dans l'ensemble un peu plus petites que dans le *S. tectorum*, **mais ce qui les distingue avant tout c'est la couleur plus pâle des pétales**. Dans la plupart des cas, ceux-ci sont d'un blanc-verdâtre, ou jaunâtres, un peu livides, ou encore d'un rose très pâle (pl. I).

Contrairement aux indications de Jordan (1849) et à celles de Praeger (l.c.) les pétales ne sont pas plus étroits que dans le *S. tectorum*. Au contraire, ils sont souvent **plus larges**, tout en étant un peu plus courts. Leur nombre est le plus souvent de 10 à 11 (13 chez le *S. tectorum*). Quant aux sépales, ils sont un peu plus larges, plus épais et plus obtus que dans le *S. tectorum*, d'un aspect cireux sur le vivant. Dans sa première description du *S. calcareum*, Jordan (1849) décrit un calice à lobes lancéolés-linéaires aigus, alors que la plante présentée à nouveau sous ce binôme par Jordan & Fourreau (1866-68) est figurée avec un calice à lobes oblongs, larges et obtus. C'est cette dernière forme que nous avons observée le plus souvent, mais il n'est pas exclu que d'autres populations de *S. calcareum* aient des lobes calicinaux plus aigus (caractère du *S. tectorum*). La première description de Jordan portait sans doute sur un petit nombre d'individus, et ceux-ci n'étaient peut-être pas absolument typiques. Nous ne pensons donc pas, comme le suggère Burnat (l.c.) que le *S. calcareum* des Observations "ne saurait être le même que celui donné plus tard par Jordan & Fourreau". Une discussion byzantine pourrait avoir pour objet l'expression "le même", et peut-être que certains puristes de la nomenclature estimeraient qu'il faut écrire: *S. calcareum* (Jord.) Jordan & Fourreau emend. Nous estimons, quant à nous, qu'un tel changement est tout à fait inutile, car beaucoup de descriptions originales sont imprécises ou incomplètes. On ne saurait reprocher à Jordan de

n'avoir pas mentionné le nombre chromosomique du *S. calcareum* qui, en fait, représente un des traits les plus caractéristiques de ce taxon!

Un bon critère morphologique du *S. calcareum* est la glabréité complète des filets staminaux mentionnée par Jordan & Fourreau (1866-68) pour le *S. calcareum* et les deux taxons voisins: *S. racemosum* et *columnare*. A propos des écailles hypogynes, il y a de nouveau désaccord entre le protologue (1849) et la description de Jordan & Fourreau, ainsi que le remarque Burnat (l.c.: 38). Décrites d'abord comme lamelliformes subquadrangulaires, elles sont présentées ensuite comme réniformes-arrondies. Il conviendrait de savoir si ces organes ont été observés sur le frais ou sur le sec. Dans nos échantillons de fleurs conservés dans l'alcool à 70° ou sur des exsiccata ramollis à l'eau bouillante, nous avons remarqué que chez le *S. calcareum*, les écailles hypogynes étaient plus grandes que chez le *S. tectorum* et surtout plus larges. Elles se détachent assez peu du réceptacle dans la première espèce et offrent un bord épaissi en ourlet. Chez le *S. tectorum*, elles sont plus minces et plus étalées.

En culture (à Neuchâtel et en Normandie), le *S. calcareum* conserve tous ses caractères morphologiques, à l'exception peut-être de la pubescence des feuilles des rosettes que nous avons observée assez rarement (même dans le jeune âge).

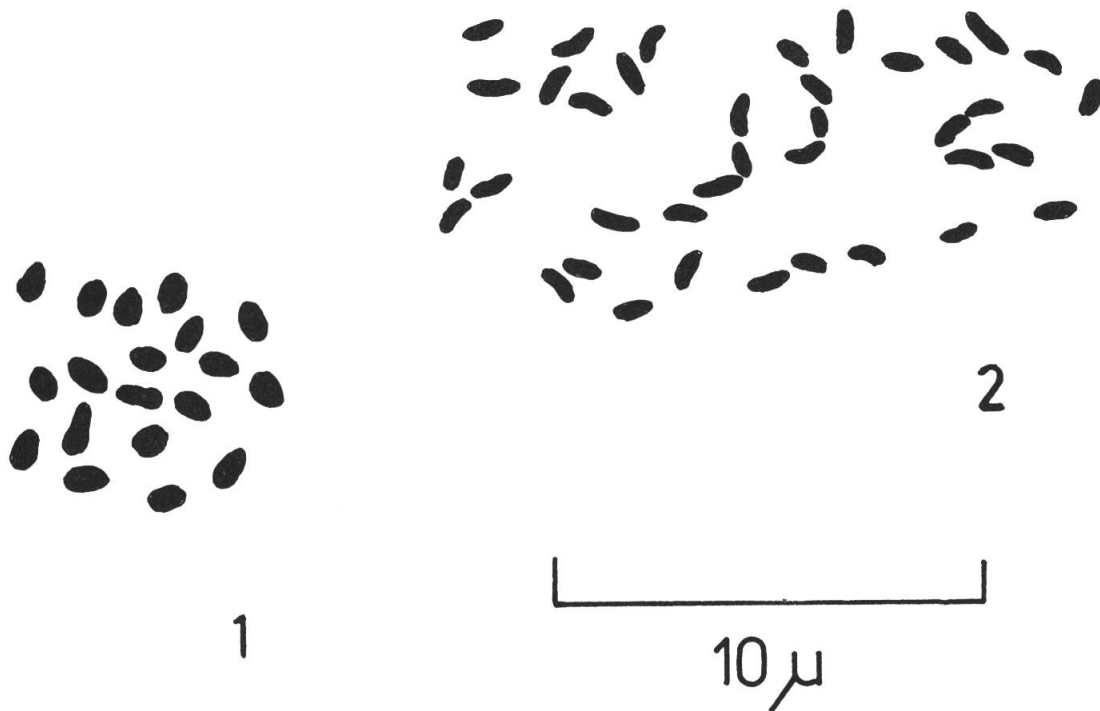


Fig. 1-2. — *Sempervivum calcareum* Jordan
1, 72/1387. Col de Bleine, métaphase II ($n = 19$); 2, 72/1253. Gorges de Daluis, métaphase somatique de racine ($2n = 38$).

Phénologie

Un fait intéressant est la rareté des floraisons du *S. calcareum*, lorsque celui-ci est cultivé sous le climat de Neuchâtel ou en Normandie. On pourrait se demander si cela ne tient pas au fait que dans la nature, il y a toujours davantage d'individus que dans les cultures. La proportion entre rosettes stériles et florifères serait en principe constante. Mais les échantillons cultivés par l'un des auteurs (M.S.) à Nice fleurissent régulièrement, bien que les individus prélevés ne soient pas plus nombreux qu'à Neuchâtel. On pourrait penser aussi qu'une rosette ne fleurit qu'après un certain nombre d'années. Mais un échantillon récolté au Cheiron par le Prof. Terrier en 1956 n'a pas fleuri plus d'une fois en 17 ans de culture à Neuchâtel. Il semble donc que ce soit la différence de climat qui modifie le comportement de la plante. Parmi les facteurs du climat, nous pensons surtout à la température de la station durant le printemps et le début de l'été et à l'insolation. En hiver, les cultures neuchâtelaises de jubarbes sont protégées du froid par des châssis et durant la bonne saison, le jardinier les protège également des grosses pluies, en les mettant sous verre.

Il semble bien que le *S. calcareum* représente un taxon méridional, bien adapté au climat des basses et moyennes montagnes de Provence et qu'il a besoin pour fleurir d'une somme de températures assez élevée.

Caractères cytologiques

Le nombre chromosomique du *S. calcareum* a été déterminé pour la première fois par Zésiger (1961) qui fit remarquer que ce taxon à $n = 18$ était diploïde, alors que le *S. tectorum* est presque toujours polyploïde. Le nombre $n = 18$ ne put être confirmé par la suite, soit qu'il y ait eu erreur de comptage en 1961, soit que Zésiger fût tombé sur un individu aberrant. Zésiger lui-même a compté plusieurs fois depuis lors $n = 19$ ou $2n = 38$ et c'est ce nombre qui fut publié dans "Flora Europaea". Le tableau 1 résume les comptages effectués jusqu'ici sur le *S. calcareum* (le premier résultat de Zésiger n'y figure pas, nous le considérons comme erroné).

A part un cas exceptionnel de cellule à $2n = 39$ (dû sans doute à une anomalie mitotique), les seize populations différentes qui ont été étudiées montrent uniformément le nombre gamétique $n = 19$ ou le nombre somatique $2n = 38$. Ce résultat est intéressant à divers points de vue. Tout d'abord, il atteste la différence de valence chromosomique entre les *S. calcareum* et *S. tectorum*. Chez le *S. tectorum*, Zésiger (1961 et non publié) a compté $n = 36$ ou $2n = 72$ chez 29 individus différents représentant 23 provenances (Alpes, de la Ligurie à l'Istrie et à la Slovénie, Pyrénées orientales, Alpes apouanes). Pour cette espèce, Uhl (1961) avait publié $n = 36, 37$ et 38 , les provenances à $n = 37$ étant les plus nombreuses. Mais l'auteur américain a travaillé sur du matériel cultivé (sauf une plante de Savoie à $n = 37$). Dans quelques

<i>N° de culture</i>	<i>Provenance</i>	<i>n</i>	<i>2n</i>	<i>Auteur du comptage</i>
62/752	Montagne de La Chens, 1600 m	19	—	Zésiger
56/853	Montagne du Cheiron	19	38	Zésiger & Favarger
62/528	Mont Ventoux	—	38	Zésiger
72/1387	Col de Bleine	19		Favarger
71/1859	Triora (Ligurie)	19		Favarger
72/1310	Bernarde	19		Favarger
72/1720	Mt Picogu	—	38	Favarger
72/1759	Ventabren	—	38	Favarger
72/1368	Gourdon	—	38	Favarger
67/847	Gorges du Cians	—	38	Favarger
72/1253	Gorges du Daluis	—	38	Favarger
62/638	Malaucène	—	38	Favarger
72/1760	Charence, près Gap	—	38 et 39	Favarger
61/776	Castellaras	—	38	Favarger
61/361	Entre Molini di Triora et Passo di Teglia	—	38	Favarger
73/787	Montagne de Lure	—	38	Favarger

Tableau 1. — Nombres chromosomiques chez le *S. calcareum* Jordan.

individus de *S. tectorum*, l'un des auteurs (C.F.) a compté des nombres différent quelque peu de 72, par ex. 74 ou 76 à 78, mais outre que les comptages sont difficiles à effectuer à la mitose, on peut toujours se demander si ces individus n'étaient pas le résultat d'un rétrocroisement d'un hybride de première génération avec l'un de ses parents (voir Favarger, Maeder & Zésiger 1968).

par ex.:

$$\frac{\begin{array}{c} \underline{S. tectorum} \times \underline{S. calcareum} \\ n = 36 \qquad n = 19 \end{array}}{F_1 \text{ à } 2n = 55}$$

$$\frac{\text{Gamète non réduit} \times \underline{S. calcareum}}{n = 19}}{55 + 19 = 74}$$

ou bien:

$$\frac{\begin{array}{c} \underline{S. tectorum} \times \underline{S. montanum} \\ n = 36 \qquad n = 21 \end{array}}{F_1 \text{ à } 2n = 57}$$

$$\frac{\text{Gamète non réduit} \times \underline{S. montanum}}{n = 21}}{57 + 21 = 78}$$

Enfin, il convient de mentionner une curieuse population de *S. tectorum* du nord de l'Italie dans laquelle Zésiger (1961) a compté $n = 18$ et l'un des auteurs $n = 20$, mais ce cas reste tout à fait isolé.¹

En conclusion, nous dirons que le nombre chromosomique du *S. tectorum* est $n = 36$, plus rarement (et peut-être seulement chez les hybrides) 37 ou 38 et très exceptionnellement, $n = 20$. Qu'en est-il du *S. arvernense* Lecoq & Lamotte? Le tableau 2 résume les observations faites jusqu'ici sur ce taxon et sur le var. *cebennense*.

Taxon	N ^o de culture	Provenance	n	$2n$	Auteur du comptage
<i>S. arvernense</i>	60/879	Champeix (Auvergne)	36	72	Zésiger
<i>S. arvernense</i>	62/639	Entre Espalion et Aurillac (Cantal)	36	72	Zésiger
<i>S. arvernense</i>	68/129	Cascade de Saint-Andéol (Lozère)		72±2	Favarger
<i>S. arvernense</i>	62/640	Montagne de l'Espérou, route de l'Aigoual au Vigan (Gard)		72±2	Favarger
<i>S. arvernense</i> var. <i>cebennense</i>	66/851	Montagne de l'Espérou (Gard)	36		Favarger

Tableau 2. — Nombres chromosomiques chez le *S. arvernense* Lecoq & Lamotte.

Le tableau 2 montre que le *S. arvernense* ainsi que son var. *cebennense* possèdent le même nombre de chromosomes que le *S. tectorum*² dont ils ne diffèrent pas beaucoup par leur morphologie. Dans ces conditions, il ne paraît pas judicieux de subordonner le *S. calcareum* ($n = 19$) au *S. arvernense* ($n = 36$), comme le faisait Coste (l.c.). Le nombre gamétique $n = 19$ qui caractérise le *S. calcareum* n'a été observé jusqu'ici chez aucun taxon du genre *Sempervivum*. En revanche, il est commun aux différentes espèces du genre *Jovibarba* Opiz = *Diopogon* Jord. & Fourr. (Zésiger 1961; Uhl 1961). S'agit-il d'une simple coïncidence, ou bien y aurait-il un lien génétique entre les *Jovibarba* et le *S. calcareum*? Nous ne pouvons le dire actuellement. Quoiqu'il en soit, il existe une étroite corrélation entre le nombre chromosomique $n = 19$ et les caractères morphologiques que nous avons mentionnés plus haut comme étant les plus constants chez le *S. calcareum*. Preuve en soit que les plantes dépistées sur le terrain comme appartenant au *S. calcareum* par l'un des auteurs (M. S.) se sont toutes révélées diploïdes avec $n = 19$ à l'examen cytologique.

¹ Sur le matériel original (M 552) sur lequel Zésiger avait compté $2n = 36$ (ou $n = 18$), l'un des auteurs (C. F.) a dénombré à la mitose $2n = 40$. Il en est de même des plantes 61/926 et 61/927 récoltées plus tard au même endroit.

² A l'exception de la population de *S. tectorum* à $n = 20$ du N de l'Italie qui exigera une étude approfondie (rapports avec le *S. Wulfeni*?).

Distribution du *S. calcareum*

Grâce à la combinaison des critères morphologiques et cytologiques, les auteurs ont pu établir une carte de distribution du *S. calcareum* dans les Alpes austro-occidentales (fig. 3). Cette carte n'est sans doute pas complète, car il ne nous a pas été possible de visiter toutes les stations où la présence de l'espèce était vraisemblable ou simplement possible. Elle pêche donc par défaut et représente un premier essai qui est susceptible d'être amélioré par la suite. Tous les points indiqués correspondent à des populations plus ou moins étendues de *S. calcareum*. Dans la très grande majorité des cas, nos affirmations reposent sur l'examen de hampes fleuries (couleur des fleurs!) ou sur une étude cytologique.

Comme l'échelle de la carte ne permet pas l'identification précise de toutes les stations, nous donnons ci-dessous la liste des localités où l'un des auteurs (M. S.) a observé l'espèce, en France.

Alpes-Maritimes: Moulinet (N. D. de la Menour et rochers bordant la route vers Sospel, à 750 m d'alt.); Beassa à 900 m; Luceram (Col de l'Ablé à 1140 m); Bollène-Vésubie (Vallon de Ste-Elisabeth); Utelle (près du Sanctuaire à 1170 m et Col d'Ambellard à 971 m); Levens (Chaîne du Férion); Malaucène (Sommet du Mont-Vial à 1500 m); La Tour à 600 m; Bairols à 900 m; Gorges supérieures du Cians, à 960 m; Pierlas à 1000 m; Gorges de Daluis et notamment avant d'arriver à Guillaumes, en allant vers le Col de la Caillole, à 900 m; dans la région de Thorenc et plus particulièrement dans la montagne de Bleine (La Ferrière), la Montagne de Thorenc (Col de Bleine, Pic d'Aigne à 1500 m et 1600 m d'alt., dans les clues de St-Auban, sur les barres en-dessous de Castellaras, à 1200 m, Caille (1100 m), dans le Massif du Cheiron (autour de Greolières-les-Neiges, Coursegoules (1000 m), Bezaudun (Le Gourbel à 970 m), le long de la route Thorenc-Grasse à Caussols au-dessus de la vallée de Nans, vers 1000 m, Gourdon à 740 m.

Alpes de Haute-Provence (ancien département des Basses-Alpes): sur les rochers bordant la route au delà de Rouaine, vers le Col de Toutes-Aurès (900 m). Au delà de la Colle Saint-Michel, en descendant vers Thorame, à 1500 m, au bord de la route. Sommet de la Bernarde, au-dessus de 1900 m, mais aussi sur le reste de la montagne, Cime de Cremon (1760 m), Picogu (1800 m), rochers dominant la route près de Soleilhas, Mourre de Chânier, à Rougon, vers 1400 m, autour du Grand Canyon des Gorges du Verdon, dans les grès d'Annot, entre 800 et 1000 m d'alt., Montagne de Lure (P. Lieutaghi).

Hautes-Alpes: Sur le Charence, au-dessus de Gap, vers 1600 m. Serait en outre à Bramebuon, près de Serres, dans la Montagne de Saint-Genis (Lamotte) et sur le Duffre (Eaux et Forêts) atteignant ainsi le département de la Drôme.

Bouches-du-Rhône: Sur la Montagne de Ste-Victoire, entre 900 et 950 m à l'ouest du Pic des Mouches, au-dessus de Puylobrier (R. Nègre, ouvrage précité et

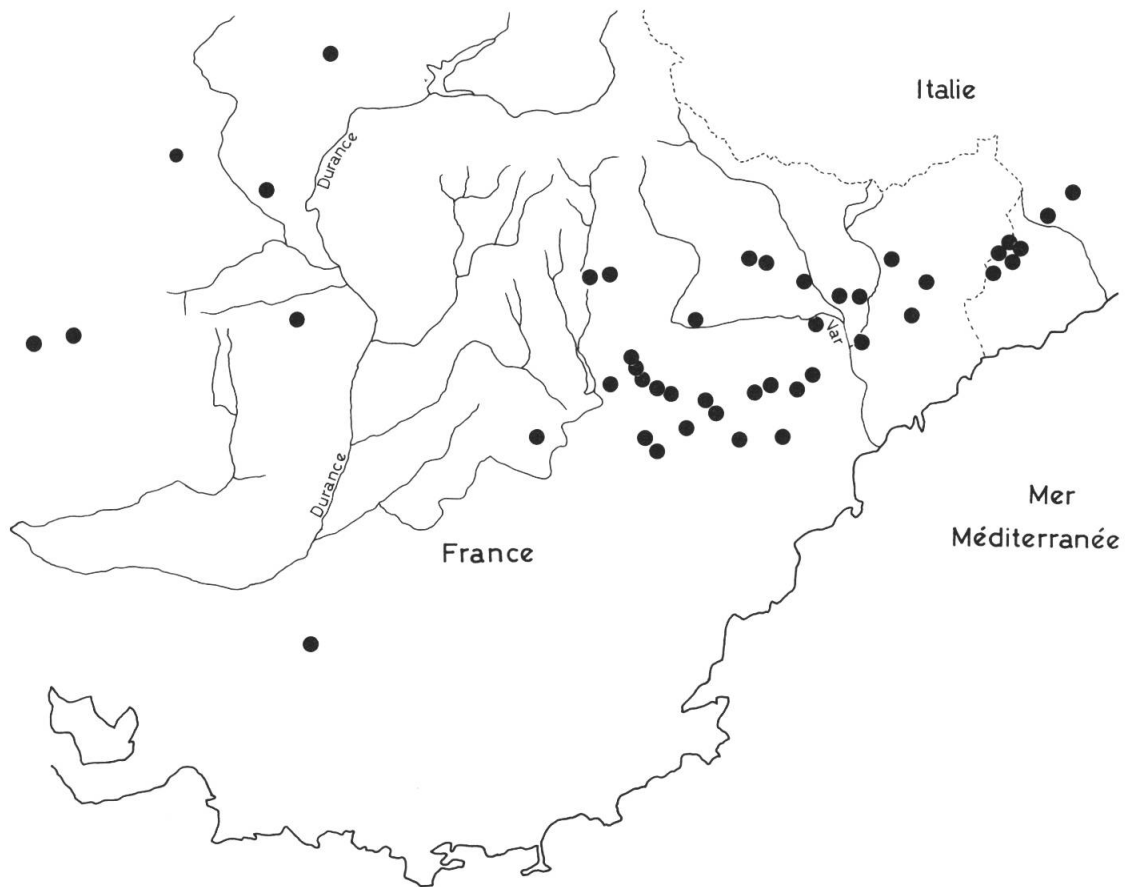


Fig. 3. – Distribution du *Sempervivum calcareum* Jordan (●) dans les Alpes austro-occidentales, d'après les observations de l'un des auteurs (M. S.).

également Catalogue des Plantes dans le département des Bouches-du-Rhône de L. Castagne, éd. 1862, p. 63).

Vaucluse: Sur le Ventoux, au delà de l'Observatoire; vers Malaucène.

Le domaine du *S. calcareum* s'étend à l'est jusqu'à l'arrière-pays de la Riviera italienne. La plante croît par exemple sur les rochers calcaires et schisteux qui dominent le cimetière de Triora et sur les pentes du Mte Trona. Notre espèce couvre également toutes les pentes rocailleuses du Mte Lega, vers 1500 m d'altitude. Sur le Mte Torragio, le *S. calcareum* s'arrête vers 1600 m, relayé plus haut par les *S. tectorum* et *S. arachnoideum*. Plus à l'est encore, au-dessus du bois de Rezzo, nous avons encore repéré quelques rosettes isolées, mais on ne peut plus guère parler d'une population. Nos recherches nous permettent de lever l'incertitude concernant la présence en Italie du *S. calcareum* sur laquelle se termine l'article de Favarger & Zésiger (l.c.) consacré au genre *Sempervivum*. L'espèce existe bel et bien en Ligurie. Il convient de mentionner ici que l'un des auteurs (C.F.) avait reçu en 1961 une

plante de *S. calcareum*, récoltée par le Prof. H. Huber¹ entre Molini di Triora et Passo di Tegli. Sans contrôle cytologique, il n'était pas possible d'affirmer avec une entière certitude qu'il s'agissait bien du *S. calcareum*. Ce contrôle réalisé en 1973 permet de confirmer la détermination de Huber. Cet auteur est donc le premier à avoir repéré l'espèce en Italie.² A l'ouest, l'aire de cette jubarbe atteint presque la vallée du Rhône, puisqu'elle croît sur le Mt Ventoux et à Malaucène. Au sud, nous n'avons pas pu retrouver le *S. calcareum* dans la région d'Eze où Burnat (l.c.) l'avait signalé. Cette station a probablement disparu. Les localités les plus proches de la mer sont situées dans les environs de Sospel (Cime de Ventabren du col de Braus) et Pigna (Italie). Ces deux localités se trouvent à une vingtaine de km, à vol d'oiseau, de la Méditerranée. Au nord, la limite de l'aire se trouve aux environs de Gap sur le Charence (Hautes-Alpes) à environ 170 km de la mer; c'est d'ailleurs une des localités que cite Jordan dans le protologue (locus classicus). L'aire a un peu la forme d'un arc de cercle; elle est préalpine, s'étendant à 6 départements français (voir ci-dessus). Le *S. calcareum* évite la chaîne centrale, notamment le massif cristallin du Mercantour et de même ceux des Maures et de l'Esterel. Selon Fournier (l.c.), la plante croît entre 400 m et 1800 m d'altitude. D'après nos observations, ces limites sont assez exactes; la localité la plus basse où nous ayons observé le *S. calcareum* est celle de Pigna à 350 m d'altitude, la plus élevée étant le sommet de la Bernarde à 1941 m.

Le *S. calcareum* Jordan se rencontre-t-il ailleurs que dans le SE de la France et la Ligurie occidentale? Il est assez difficile de répondre à cette question; sa présence en Espagne n'étant pas exclue. L'un des auteurs a reçu en 1962 du Professeur H. Merxmüller une plante récoltée par lui à Campo di Caso dans la province d'Oviedo, dont la morphologie (à l'état stérile) ressemblait assez à celle du *S. calcareum*. Malheureusement, cette jubarbe a péri au jardin botanique avant que nous ayons pu faire un comptage chromosomique ou un examen des fleurs. Jusqu'à plus ample informé, nous serions enclins à considérer le *S. calcareum* comme une espèce endémique du SE de la France et de la Ligurie, se rattachant au groupe provenço-ligure (Ozenda 1950) qui comprend par ex.: *Lilium pomponium*, *Leucanthemum burnatii*, *Phyteuma Villarsii*, etc. Dans un travail plus récent, Ozenda & Dobremez (in Ozenda 1966: 30-32) distinguent 6 groupes d'endémiques dans les Alpes occidentales. L'aire du *S. calcareum* (si vraiment ce taxon ne se rencontre pas ailleurs, et notamment en Espagne) est intermédiaire entre celle du groupe 2 (groupe de Haute-Provence) et celle du groupe 3 (groupe préligure).

Ecologie

Les notes qui suivent ont un caractère provisoire, car nous n'avons pu faire encore de relevés phytosociologiques dans les stations où croît le *S. calcareum*. Cette chasmophyte, sinon obligatoire, du moins préférentielle, possède une assez grande

¹C'est le Prof. Huber qui a traité le genre *Sempervivum* dans la 2^e édition de la flore de Hegi (1961-1966).

²Bicknell (1896) avait signalé dans ces localités italiennes le *S. tectorum*; M. Kuisel nous ayant rendus attentifs au fait que ces indications pouvaient se rapporter au *S. calcareum*, c'est grâce à lui que nous avons pu vérifier et étendre les observations du Professeur Huber.

amplitude écologique lui permettant de croître de l'étage méditerranéen (sous-étage méditerranéen supérieur d'Ozenda, 1954) au haut de l'étage montagnard, voire à l'étage subalpin. Son optimum paraît situé dans l'étage montagnard sec (série montagnarde du chêne pubescent, Ozenda, l.c.). A Gourdon (750 m), elle croît dans des garrigues sur rocailles, en compagnie des *Quercus pubescens*, *Sedum altissimum*, *Sedum dasyphyllum*, *Thesium divaricatum*, *Cuscuta alba*, *Aethionema saxatile*, *Lilium pomponium*, *Satureja montana*, *Thymus vulgaris*, *Lavandula officinalis*. Cette végétation appartient, selon Ozenda (1966) à la série méditerranéenne du chêne pubescent. Dans les stations les plus sèches où la végétation est vraiment calcinée durant l'été, notre joubarbe ne parvient à fleurir qu'à l'abri du buis, qu'elle accompagne très fréquemment.

Le *S. calcareum* paraît plus héliophile et plus xérophile encore que le *S. tectorum*. Au col de Bleine (1464 m) la première espèce croît dans les rocailles et escarpements du versant sud avec les *Amelanchier ovalis*, *Genista cinerea*, *Anthyllis montana*, *Aethionema saxatile*, etc., alors que la joubarbe des toits est localisée sur le plateau et les roches moutonnées du sommet et du versant nord.

Dans le massif de la Ste-Victoire (Bouches-du-Rhône), Nègre (1950) cite le *S. calcareum* parmi les espèces caractéristiques du Genistetum Lobelii, groupement des crêtes calcaires, exposées au vent, avec les *Potentilla cinerea*, *Iberis saxatilis*, *Scorzonera austriaca* et *Jurinea humilis*; Poirion (1950) décrivant une nouvelle station de *Genista Villarsii*, découverte peu auparavant dans les Alpes-Maritimes, mentionne le *S. calcareum* parmi les composantes "de la flore caractéristique des pentes pierreuses qui dominait à 1000 m de haut le bas-pays de la Côte d'Azur". Quézel (1950) considère le *S. calcareum* comme espèce différentielle de la sous-association occidentale du Saxifragetum lingulatae.

La roche mère sur laquelle croît notre espèce est le plus souvent un calcaire jurassique. Toutefois elle vit aussi sur les schistes rouges du Permien, par ex. dans les gorges de Cians et de Daluis. Enfin nous l'avons récoltée sur les grès d'Annot.

Hybrides du *S. calcareum*

Aucun hybride du *S. calcareum* avec une autre joubarbe n'a été mentionné jusqu'ici à notre connaissance, et Zésiger (l.c.) en a tiré argument en faveur de l'isolement et du rang spécifique de ce taxon. En 1968, Favarger, Maeder & Zésiger ont mentionné l'obtention au jardin botanique de Neuchâtel des hybrides artificiels suivants:

73	N° du croisement	<i>S. calcareum</i> × <i>S. arachnoideum</i> (diploïde)	2n = 35	Nombre chromosomique de l'hybride
		$n = 19$ $n = 16$		
33		<i>S. calcareum</i> × <i>S. tectorum</i> (Predare)	2n = c. 55	
		$n = 19$ $n = 36$		
35		<i>S. calcareum</i> × <i>S. tectorum</i> (Graz)	2n = 55	
31	<i>S. tectorum</i> (Graz) × <i>S. calcareum</i>	2n = 55		
42	<i>S. calcareum</i> × <i>S. Wulfeni</i>	2n = 37		
	$n = 19$ $n = 18$			

La réussite des croisements est attestée par le nombre chromosomique des hybrides et par leur morphologie.

Enfin, mentionnons un hybride entre les *Jovibarba hirta* et *S. calcareum*, second hybride intergénérique obtenu à Neuchâtel entre un *Sempervivum* et un *Jovibarba* (le premier étant *J. hirta* x *S. montanum*, cf. Favarger, Maeder & Zésiger, l.c.). Cette plante n'a pas encore fleuri, toutefois son aspect morphologique très particulier donne à penser que le croisement a réussi.¹ La description de ces divers hybrides et celle de leur comportement méiotique feront l'objet d'un autre travail. Toujours est-il que le *S. calcareum* se comporte comme les autres espèces de joubarbes, c'est-à-dire qu'il se laisse croiser avec d'autres espèces. Existe-t-il des hybrides naturels du *S. calcareum*? Leur présence est rendue vraisemblable par le fait que l'espèce croît assez fréquemment en compagnie d'autres joubarbes, ainsi avec le *S. arachnoideum* à la Bollène-Vésubie, au Mt La Chens, au Mourre de Chanier, au sommet de la Bernarde, etc., et avec le *S. tectorum* dans la région du Moulinet, au Cheiron, au col de Bleine, etc. Elle vit également aux côtés du *Jovibarba Allionii* dans les gorges supérieures du Cians. Malgré des prospections très attentives, nous n'avons pu dépister jusqu'ici l'hybride *S. calcareum* x *arachnoideum*. En effet, toutes les plantes qui paraissaient nées d'un tel croisement se sont révélées à l'examen cytologique comme des hybrides *S. tectorum* x *arachnoideum*, et en fait, dans les stations où le *S. calcareum* côtoie le *S. arachnoideum*, il y a presque toujours un troisième comparse: le *S. tectorum*. En revanche, l'un des auteurs (M. S.) a découvert sur le Cheiron un authentique hybride *S. calcareum* x *S. tectorum* dont le nombre chromosomique s'est révélé être de $2n = 55 (= 19+36)$. Cet hybride n'a pas encore fleuri au jardin botanique de Neuchâtel mais la morphologie de ses rosettes stériles rappelle celle de l'hybride artificiel.

Bien que de nouvelles prospections suivies d'examen cytologique, soient nécessaires pour étayer nos conclusions, force est de constater que les hybrides naturels du *S. calcareum* avec d'autres espèces de joubarbes ne sont pas fréquents. Cela peut tenir à une légère différence dans le moment des floraisons. En fait, le *S. calcareum* fleurit un peu plus tard que le *S. tectorum* dans les stations où les deux espèces sont voisines. Enfin, il se pourrait que les insectes soient sensibles à la différence de couleur entre le *S. calcareum* dont la corolle est presque jaune et les autres espèces, hypothèse qu'il conviendrait de vérifier. Dans les gorges du Daluis, en août 1964, l'un de nous (M. S.) a vu d'abondantes floraisons simultanées des *S. calcareum* et *S. arachnoideum*.

Conclusion

Contrairement aux nombreuses espèces que Jordan & Fourreau ont cru devoir distinguer dans le groupe du polymorphe *S. tectorum*, le *S. calcareum* décrit par Jordan en 1849, nous paraît une bonne espèce. Sa morphologie est caractéristique:

¹ Les deux parents ayant $n = 19$, il n'est pas question ici de vérifier la réussite de l'hybridation par le nombre chromosomique de l'hybride.

rosettes stériles aplaties, à feuilles nombreuses et piquantes, feuilles des rosettes vert pâle à blanchâtres (en été) avec une macule pourpre apicale très marquée et bien délimitée, parfois pubescentes sur les faces dans le jeune âge et même à l'état adulte, inflorescence assez serrée, fleurs plus petites que chez le *S. tectorum*, à pétales jaune-verdâtre ou d'un rose très pâle, filets des étamines glabres. Son nombre chromosomique diploïde ($n = 19$) l'oppose à la très grande majorité des populations de *S. tectorum* (y compris le *S. arvernense*) qui sont polyploïdes avec $n = 36$ (éventuellement 37 ou 38¹). Son aire est apparemment limitée aux Préalpes calcaires du SE de la France, des Alpes-Maritimes aux Hautes-Alpes et au Ventoux, ainsi qu'à la province d'Imperia (Italie). Son écologie est assez semblable à celle du *S. tectorum*, cependant il paraît plus thermophile et plus xérophile, pouvant croître même dans des garrigues rocailleuses méditerranéennes. Ses hybrides naturels avec d'autres espèces sont rares (seul jusqu'ici l'hybride *S. calcareum* × *S. tectorum* a été décelé aux Alpes-Maritimes).

Quelle est la signification biogéographique de ce taxon, à supposer qu'il ne se rencontre pas ailleurs (Espagne?). Rioux & Quézel (1949), puis Quézel (1950) ont insisté sur la richesse en endémiques des groupements rupicoles des Alpes-Maritimes et ligures et notamment du Saxifragion *lingulatae*. Aux taxons endémiques que ces auteurs ont cités pour justifier la distinction d'une sous-alliance nouvelle, il semble qu'on puisse ajouter le *Sempervivum calcareum*, bien que cette espèce ait une aire plus étendue que celle des autres endémiques. D'après l'ensemble de sa distribution, le *S. calcareum* se rattacherait plutôt au groupe des mésogéennes occidentales (Quézel, l.c.: 190). On pourrait tout aussi bien le considérer comme une endémique autochtone, car il paraît vraisemblable que les Alpes ont servi de "berceau" à plusieurs jubarbes endémiques dont l'origine est incontestablement préglaciaire (*S. Wulfenii*, diploïde; *S. grandiflorum*, vraisemblablement paléopolyploïde).

Enfin, et ceci nous paraît particulièrement important, le *S. calcareum* ne représente pas un taxon dérivé du banal *S. tectorum* par adaptation au climat particulier des Alpes austro-occidentales dans leur secteur le plus méridional, où la végétation méditerranéenne et la végétation médio-européenne s'interpénètrent. Au contraire, son nombre chromosomique montre qu'il est **plus ancien** que le *S. tectorum* à la genèse duquel il a peut-être participé par allopolyploïdisation avec d'autres populations sud-alpines diploïdes (?) ou avec un taxon balkanique (*S. Schlehanii*?). Si on pouvait en fournir la preuve, le *S. calcareum* serait à considérer comme un taxon patroendémique relictuel des Alpes-Maritimes et des Alpes de Haute-Provence et sa présence renforcerait les conclusions de Quézel (l.c.) sur l'ancienneté des endémiques rupicoles de cette partie privilégiée des Alpes.

Remerciements

C'est pour nous un agréable devoir de remercier ici les collègues, amis et collaborateurs qui nous ont aidés à exécuter ce travail. Les professeurs H. Huber (Würzburg), H. Merxmüller (Münich), Ch. Terrier (Neuchâtel) et notre ami P. Lieutaghi,

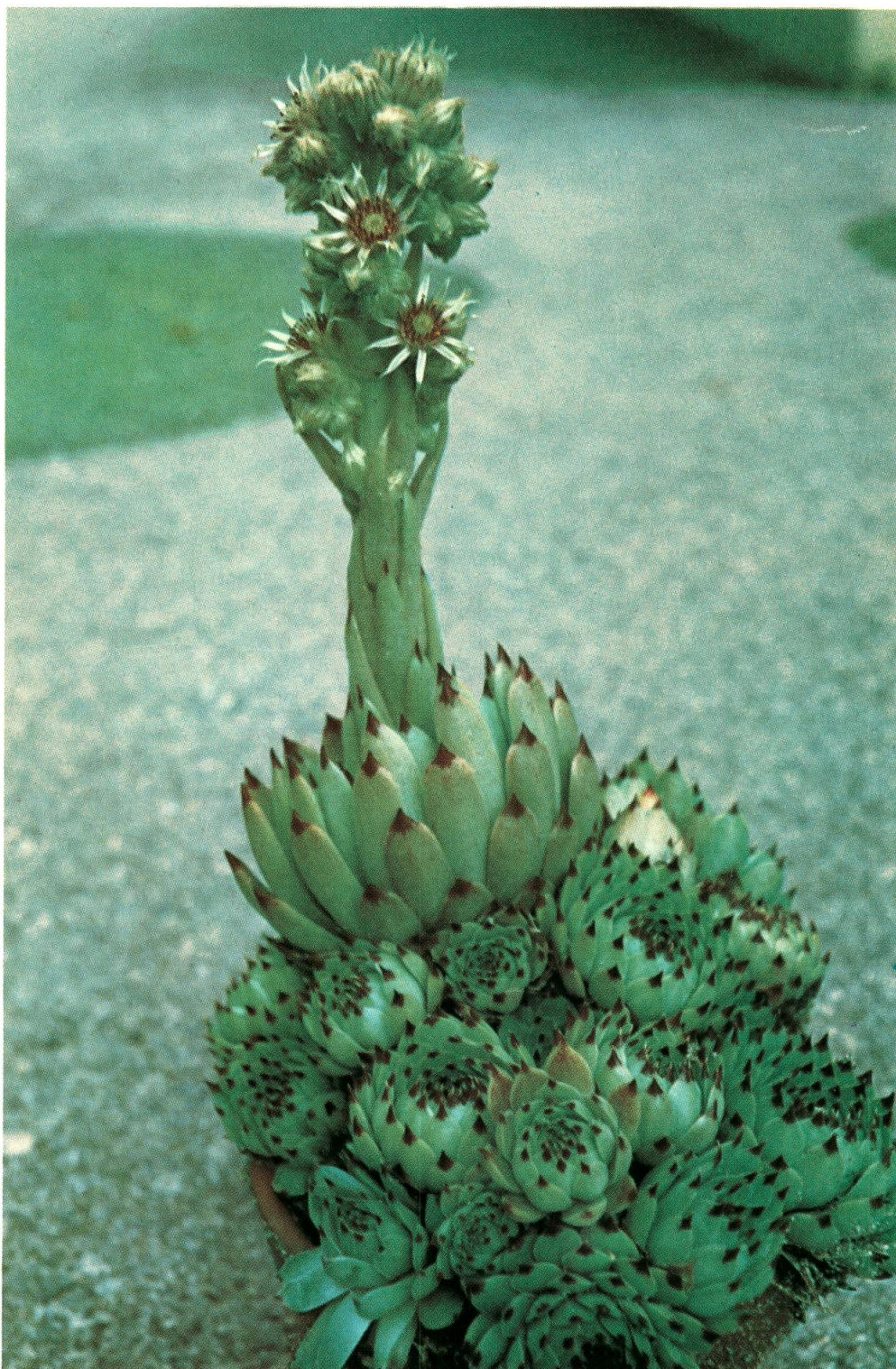
¹ A l'exception d'une population à $n = 20$, voir p. 227.

nous ont envoyé des plantes vivantes récoltées "in situ". M. André Isnard, juge au tribunal de Grande instance de Nice et M. H. F. Kuisel, chimiste à Zürich, nous ont accompagnés sur le terrain, ce dernier nous a aimablement communiqué ses photographies. Le Professeur J. Miège nous a permis de consulter la très riche bibliothèque du Conservatoire botanique de Genève dont il est directeur. M. F. Zésiger (La Chaux-de-Fonds) a procédé aux premiers comptages de chromosomes sur le *S. calcaireum*. Enfin, nous ne saurions oublier ce que nous devons à M. P. Correvon, jardinier-chef du Jardin botanique de Neuchâtel qui soigne "con amore" notre collection de jubarbes, à M^me B. Emery qui nous a aidés dans la mise au point définitive du manuscrit, et à M^me M. Tissot-Daguette qui est l'auteur de la carte de distribution.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ardoino, H. (1867) *Flore analytique du département des Alpes-Maritimes*. Ed. 2. Menton-Nice.
- Bicknell, C. (1896) *Flora of Bordighera and San Remo*. Bordighera.
- Burnat, E. (1906) *Flore des Alpes-Maritimes*. Vol. 1. Genève-Bâle.
- Cariot, A. & J. B. St Lager (1889) *Etudes des fleurs*. Ed. 8. Vol. 2. Lyon.
- Castagne, L. (1862) *Catalogue des Plantes dans le département des Bouches-du-Rhône*. Marseille.
- Coste, H. (1901) *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Vol. 2. Paris.
- Favarger, C., A. M. Maeder & F. Zésiger (1968) Hybrides interspécifiques et intergénériques chez les Jubarbes. *Soc. Suisse Génét.* 43: 18-30.
- & F. Zésiger (1964) *Sempervivum L. & Jovibarba Opiz* in T. G. Tutin & al.: *Flora Europaea*. Vol. 1. Cambridge.
- Fournier, P. (1946) *Les 4 flores de la France, Corse comprise*. Paris.
- Huber, H. (1961-1966) *Hegi's Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Ed. 2. Vol. 4. München.
- Jordan, A. (1849) *Observations sur plusieurs plantes nouvelles rares ou critiques de la France*. Vol. 7. Paris.
- & J. Fourreau (1866-1868) *Icones ad floram Europae*. Vol. 1. Parisiis.
- & J. Fourreau (1868) *Breviarium plantarum novarum*. Fasc. 2. Parisiis.
- Lamotte, M. (1864) *Etudes sur le genre Sempervivum Lin.* Clermont-Ferrand.
- Lecoq, H. & M. Lamotte (1847) *Catalogue raisonné des plantes vasculaires du plateau central de la France, comprenant l'Auvergne, le Velay, la Lozère, les Cévennes, une partie du Bourbonnais et le Vivarais*. Vol. 8. Paris.
- Nègre, R. (1950) *Les associations végétales du Massif de la Sainte Victoire*. Encyclopédie biogéographique. Vol. 7. Paris.
- Ozenda, P. (1950) Eléments géographiques et endémisme dans les Alpes-Maritimes et Ligures. *Bull. Soc. Bot. France* 97: 141-156.
- (1954) Les groupements végétaux de moyenne montagne dans les Alpes-Maritimes et Ligures. *Doc. Carte Prod. Vég.* Sér. Alpes 1: 1-40.
- (1966) Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du sud. *Doc. Carte Vég. Alpes* 4: 1-98.

- Poirion, L. (1950) Le *Genista Villarsii* Clem. sur la Côte d'Azur. *Bull. Soc. Bot. France* 97: 65.
– Le Massif de Grasse. *Bull. Soc. Bot. France* 97: 195-201.
- Praeger, R. L. (1932) *An account of the Sempervivum group*. London.
- Quézel, P. (1950) Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes-Maritimes. Leur signification biogéographique. *Bull. Soc. Bot. France* 97: 181-192.
- Rioux, J. & P. Quézel (1949) Contribution à l'étude des groupements rupicoles endémiques des Alpes-Maritimes. *Vegetatio* 2: 1-6.
- Rouy, G. & E. G. Camus (1901) *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine*. Vol. 7. Paris.
- Uhl, C. H. (1961) The chromosomes of the Sempervivoideae (Crassulaceae). *Amer. J. Bot.* 48: 114-123.
- Verlot, J. B. (1872) *Catalogue raisonné des Plantes vasculaires du Dauphiné*. Grenoble.
- Zésiger, F. (1961) Recherches cytotaxinomiques sur les Joubarbes (genres *Sempervivum* L. et *Jovibarba* Opiz). Note préliminaire. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 113-117.



Sempervivum calcareum Jordan, gorges du Cians, n^o 67/847, Jardin botanique de Neuchâtel, photo P. Correvon.