**Zeitschrift:** Botanica Helvetica

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

**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 auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

#### **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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

#### 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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 16.10.2025

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 alpien 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 °C dans un tampon Tris-HCl 0,2 M à 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 constrictions 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

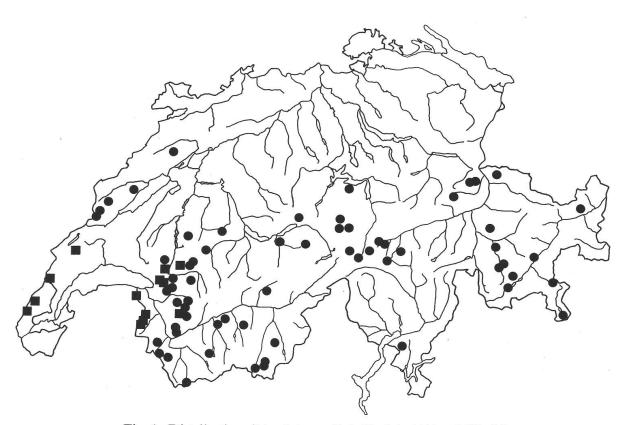


Fig. 1. Distribution d'A. alpinum diploïde (•) et tétraploïde (•).

# 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. Küpfer et C. Vuille, FG=F. Felber et M. Girard, FJ=F. Felber et Ph. Jacot, FK=F. Felber et M. Krähenbühl, FKK=F. Felber. Ph. Küpfer et M. Krähenbühl, FFK=E. Fortis et Ph. Küpfer), 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 Nünenen Hütte, tourbière à sphaignes, 1600 m, sect. 557, 59-1374, 2n = 10, CF, CFnp.

Berne, Le Chasseral, entre l'Hôtel et le Signal Neuchâtelois, versant N-W, pelouse à Sesleria coerulea, calcaire, pH=5, 1550 m, sect. 152, 83-1352-4, 2D-2PM, FK, F.

Fribourg, Bäderhorn, 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 Folliéran, 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 Folliéran, 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.

Neuchâtel, Creux du Van, la Grand Vy, lisière de pessière, calcaire, 1420 m, sect. 122, 82-1606-2, 2D-2PM, F, F.

Neuchâtel, Le Chasseral, Signal Neuchâtelois, 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, ĈFnp.

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 *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, 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 *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, 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 *Nardus stricta*, 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 *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, 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 *Carex sempervirens* et *Sesleria coerulea*, 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 *Nardus stricta*, calcaire, pH=5, 1670 m, sect. 106, 83-1300-2, 4D-4PM, FPK, F.

Vaud, Mont-Tendre, versant N-W, pâturage à Carex sempervirens, 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 alpienne 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 etudié

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 téléski 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-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 Gütbuck, 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 flavescentis, 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 engraissées 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.

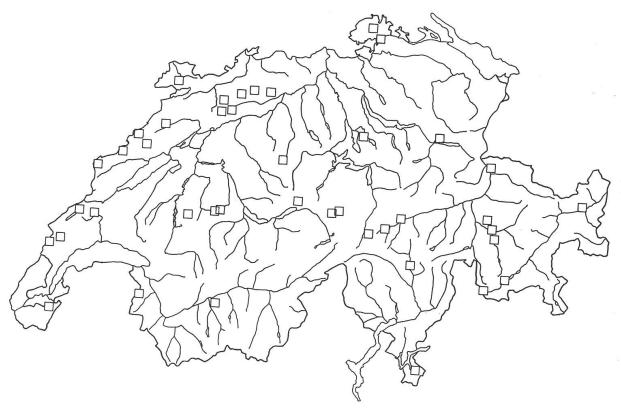
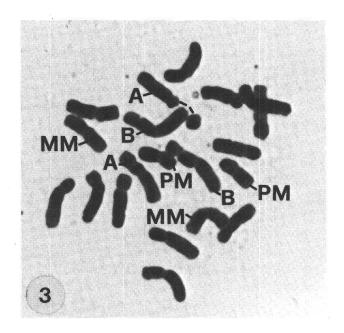
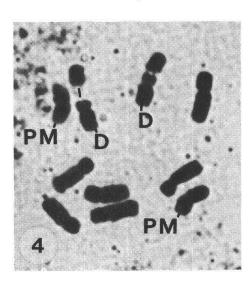


Fig. 2. Distribution d'A. odoratum tétraploïde (□).





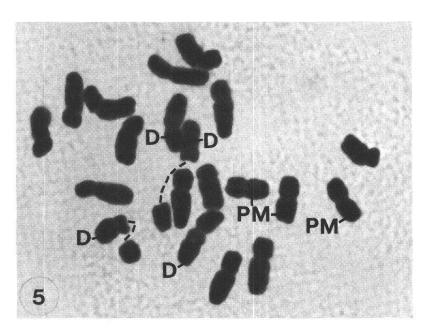


Fig. 3. Métaphase somatique d'A. odoratum tétraploïde. Neuchâtel, toubière du Grand-Cachot, 83-1313-2, ×2300. «A» et «B» sont des chromosomes à constriction secondaire; «MM» et «PM» sont des chromosomes métacentriques de taille respectivement moyenne et petite.

Fig. 4. Métaphase somatique d'A. alpinum diploïde. Vaud, Suchet, 83-1303-3, ×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, ×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 Sassex, 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 alpien 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 alpiennes 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

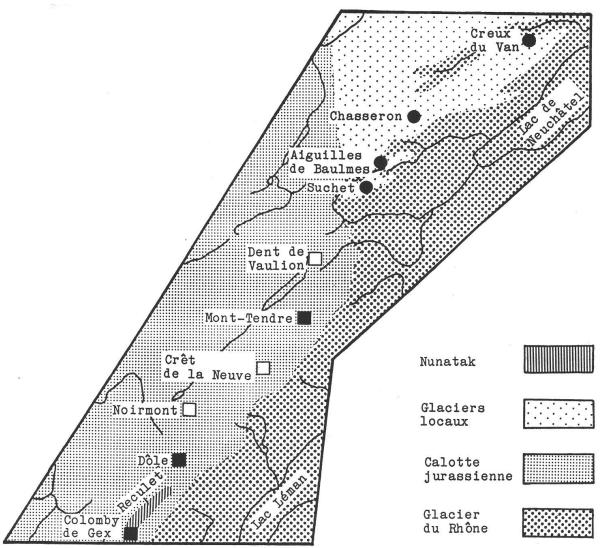


Fig. 6. Comparaison de la distribution des cytodèmes d'Anthoxanthum dans le Jura et de l'extension glaciaire au maximum wurmien d'après Aubert (1965). A. alpinum diploïde (●), tétraploïde (■) et A. odoratum tétraploïde (□).

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 alpien.

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 Aples 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.

# Phylogenèse 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 reconnaisant 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 alpienne, 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. 2º 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 Antoxanthum 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 A. 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 Oryzeae 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.