

Zeitschrift:	Botanica Helvetica
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	98 (1988)
Heft:	2
Artikel:	Mise en évidence de l'hybridation introgressive entre <i>Pinus sylvestris</i> L. et <i>Pinus uncinata</i> DC. en Valais (Suisse) par deux méthodes multivariées
Autor:	Neet-Sarqueda, C. / Plumettaz Clot, A.-C. / Bécholey, I.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-68580

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: 13.02.2026

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

Mise en évidence de l'hybridation introgressive entre *Pinus sylvestris* L. et *Pinus uncinata* DC. en Valais (Suisse) par deux méthodes multivariées

C. Neet-Sarqueda, A.-C. Plumettaz Clot et I. Bécholey

Institut de Botanique Systématique et de Géobotanique de l'Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, CH-1015 Lausanne, Suisse.

Manuscrit accepté le 8 juin 1988

Abstract

Neet-Sarqueda C., Plumettaz Clot A.-C., Bécholey I. 1988. Visualisation of introgressive hybridization between *Pinus sylvestris* L. and *Pinus uncinata* DC. in Wallis (Switzerland) with two multivariate methods. *Bot. Helv.* 98: 161–169.

Natural hybridization may occur between sympatric species or semi-species of plants where the ecological conditions are permissive. The reproduction of natural hybrids in plants groups with an outcrossing breeding system commonly follows the pathway of back-crossing and introgression, i.e. the infiltration of genes from the donor species to the recipient species. To show a clear pattern of natural hybridization between *Pinus sylvestris* and *Pinus uncinata*, where these parapatric species come into contact, a comparison of morphological data was made between a pure population of each species and a syntopic population. The intermediate forms were visualized by a discriminant function and Wells distance coefficient taken as a hybridization index. These two techniques show that the two species are distinct but that the suspected hybrids form a morphological continuum between the taxa. Both of these multivariate methods produced the same ordination of the suspected hybrids between the pure species. Such classifications may be of great interest for comparisons with biochemical data on introgression.

Introduction

Dans les Alpes nord-occidentales le genre *Pinus* est représenté par *Pinus sylvestris* L., *P. uncinata* DC¹ et *P. cembra* L. Les deux premières espèces sont des essences héliophiles peu exigeantes, capables de coloniser divers milieux mais supportant mal la concurrence. Ces deux espèces occupent des niches différentes: *P. sylvestris* se rencontre surtout à l'étage montagnard et peut faire des incursions jusqu'à l'étage collinéen. En exposition

¹ Nous suivrons la nomenclature de Greuter et al. (1984). Med-Checklist.

Pinus mugo aggr. (groupe pins de montagne)

Pinus mugo Turra (pin rampant)

Pinus uncinata DC (pin à crochets).

sud, sa large distribution altitudinale recouvre en partie celle des autres pins (Hainard 1969). *P. uncinata* supporte les sols les plus pauvres en éléments nutritifs (Klötzli comm. pers.) et croît, généralement, sur les affleurements rocheux et les blocs (Béguin et Theurillat 1982). Il remplace le pin sylvestre à l'étage subalpin et peut atteindre la limite supérieure de la forêt (2300 m, Oberdorfer 1983).

De nombreux auteurs ont mentionné l'existence de formes intermédiaires ou d'hybrides entre le pin sylvestre et le pin à crochets, notamment en France (Gaussin 1931, 1960, Flous 1933, Probst 1983), en Pologne (Staszkiewicz et Tyszkiewicz 1969, 1972), en Tchécoslovaquie et au Danemark (Petersen 1903), en Espagne (Vigo 1974).

En Suisse, plusieurs auteurs ont signalé des zones de contact entre le pin sylvestre et le pin à crochets. En Haute-Engadine, Christ (1864) observe une grande variation sur des individus proches des pins de montagne; il en conclut à la présence d'hybrides que Brügger (1886) désignera par le binôme *P. rhaetica*. Brunies (1906), par l'étude détaillée des aiguilles, signale l'existence de formes intermédiaires dans le parc national suisse. Gams (1928/1929) et Schmid (1936, 1951) ont, eux aussi, décelé la présence d'individus hybrides à l'étage subalpin valaisan. Une étude intéressante est menée par Marcet (1967), sur des hybrides spontanés entre *P. mugo* Turra² et *P. sylvestris* L. en Europe; la caractérisation des arbres est réalisée par l'étude morphométrique et anatomique des aiguilles. Marcet distingue *P. sylvestris* de *P. mugo* et montre l'existence de formes intermédiaires qu'il considère comme hybrides naturels de ces deux taxons. Sa conclusion stipule qu'un continuum dans la variation des caractères indiquerait la coexistence d'hybrides de plusieurs générations, certains étant issus de croisements en retour. De leur côté, Staszkiewicz et Tyszkiewicz (1969, 1972) et Probst (1983) ont observé des phénomènes d'hybridation introgressive là où des populations de pin sylvestre et de pin de montagne sont en contact. De plus, les essais de croisements en culture de Liese (1927), Dengler (1942) et Schütt & Hattemer (1959) ont montré que la garniture des deux pins ($2n = 24$) est compatible, bien que Saylor (1964) ait pu mettre en évidence chez *P. sylvestris* que certains bras chromosomiques sont légèrement plus longs que chez *P. uncinata*.

Etant donné que l'hybridation introgressive s'avère être difficile à mettre en évidence par l'emploi de cyclogrammes (Staszkiewicz et Tyszkiewicz 1972, Probst 1983) et d'analyses factorielles en composantes principales de données morphologiques (Probst 1983), puisqu'elles n'aboutissent pas à une visualisation linéaire du passage progressif d'une espèce à l'autre, nous avons opté pour des méthodes qui mettent en évidence l'introgression par démonstration du caractère intermédiaire des hybrides suspectés (voir Grant 1981, Wells 1980 pour une revue de ces techniques) et qui permettent d'évaluer la ressemblance de l'individu intermédiaire avec les deux espèces pures en le situant sur un axe linéaire séparant les pôles que constituent ces espèces (Wells 1980). Ce dernier type d'approche peut s'avérer d'une très grande utilité lors de comparaisons, telles celles que nous envisageons d'effectuer, entre données morphologiques et biochimiques provenant des mêmes individus. En effet, une introgression décelée au niveau de plusieurs caractères morphologiques devrait être confirmée par des données biochimiques pour écarter d'éventuelles interprétations alternatives à l'introgression, comme, par exemple, une très forte variabilité intraspécifique déterminée essentiellement par les conditions du milieu.

A cette fin, nous avons mené une étude morphométrique sur trois populations: une population pure de *P. sylvestris* et de *P. uncinata*, et une population en zone de contact de ces espèces en Valais. Les données morphométriques ont été soumises à deux méthodes

² *Pinus mugo* Turra sensu Marcet (1967) doit être considéré comme équivalent à *Pinus mugo* aggr. sensu Greuter et al. (1984).

multivariées qui permettent de maximiser la distance entre espèces et de représenter linéairement la position intermédiaire des individus de la zone de contact supposés être hybrides introgressifs.

Ces deux méthodes sont: l'analyse discriminante et une représentation géométrique basée sur la distance euclidienne (Wells 1980).

Matériel et méthodes

Choix des populations

Il faut des conditions écologiques particulières pour que *P. sylvestris* et *P. uncinata* soient mis en étroit contact et forment des populations mixtes. Dans les Drances valaisannes, le flanc est de la montagne du Catogne, s'étageant de 800 à 2600 m, offre de telles conditions: on trouve des pinèdes denses de pin sylvestre au pied de la montagne. Des pins sylvestres isolés, sont disséminés jusque vers 1700 m, parmi les épicéas et les mélèzes, sur des crêtes morainiques. Les pins à crochets occupent les dalles calcaires sommitales et descendant jusque vers 1100 m à la faveur de couloirs à avalanches et de dalles rocheuses. Sur ce flanc, au lieu-dit Le Devin, nous avons choisi deux sites d'échantillonnage en zone de contact des deux espèces, dont les caractéristiques écologiques sont données au tableau 1. La population pure du pin sylvestre a été prise à Chamoson (VS), où l'altitude est suffisamment basse et où, le climat et le sol sont suffisamment secs pour exclure la présence du pin à crochets. Pour le pin à crochets nous avons choisi la région d'Anzeindaz-Solalex (VD), là où l'altitude relativement élevée et un mésoclimat froid et humide excluent le pin sylvestre (tableau 1).

Mesures morphométriques

Pour chacune des trois populations, 25 arbres ont été échantillonés au hasard et, sur chaque arbre, une dizaine de rameaux porteurs d'aiguilles ont été prélevés, ainsi que quelques cônes.

Les 75 arbres ont fait l'objet de mesures portant sur 26 caractères. Dans cet article, nous ne mentionnerons que les caractères utilisés dans les analyses, les autres n'ayant pas été retenus, soit parce qu'ils n'apportaient aucune information discriminante, soit parce qu'un nombre insuffisant d'individus ont été mesurés (pour les caractères liés aux cônes notamment). Concernant les aiguilles, nous avons prélevé de façon aléatoire dix paires d'aiguilles dans la partie centrale des rameaux. Une aiguille par paire a servi à la mesure de la longueur des aiguilles, soit la moyenne de dix mesures d'aiguilles pour chaque arbre. L'autre partie des paires de chaque arbre a été utilisée pour effectuer des coupes transversales microscopiques. Ces coupes ont servi à mesurer la distance entre faisceaux libéro-ligneux, le nombre de canaux résinifères, l'épaisseur et la largeur des aiguilles ainsi qu'à déterminer la forme des cellules épidermiques. Chaque arbre est représenté par 15 coupes à raison de 5 aiguilles par arbre et 3 coupes par aiguille. Certains caractères concernant le port des arbres ont aussi été inclus dans l'étude. L'ensemble des caractères analysés est présenté dans le tableau 2.

Méthodes analytiques

Pour visualiser la distribution de la population mixte ou supposée hybride par rapport aux populations pures, nous avons eu recours à une analyse multivariée,

Tableau 1: caractéristiques écologiques des populations étudiées

	Station 1 Pin sylvestre	Station 2 Pin à crochet	Station 3 Population mixte 1	Population mixte 2
Localisation	adret de la vallée du Rhône en aval de Sion	adret de la vallée d'Anzeindaz dans les Alpes vaudoises	rive gauche de la Drance d'Entremont, flanc est du Catogne	
Coordonnées	583,96/117,61	577,20/126,73	576,42/98,72	575,80/97,60
Altitude	800 à 840 m	1525 m	1200 m	1500 à 1550 m
Exposition	sud	sud-est	sud-est	sud-est
Macrotopographie	éboulis fin stabilisé au pied de falaises	base de cône de déjection d'un couloir à avalanche subatlantique montagnard,	crête en bordure de couloir d'avalanche	alternance de bancs rocheux et pentes vallonnées
Climat	intra-alpin, P = 570 mm/an t°moy. hiver = 0,7 t°moy. été = 18,5	P = 1600 mm/an t°moy. hiver = -5 t°moy. été = 8	intra-alpin atténue, P = 730 mm/an, t°moy. hiver = -2,3, t°moy. été = 14,5	
Roche-mère	calcaire jurassique et moraine calcaire	éboulis de calcaire crétacique (Hauterivien)	calcaire jurassique et moraine calcaire	
Sol, pH	pararendzine pH = 7,5 sur tout le profil	non observé	rendzine	rendzine
Association végétale	Odontito-Pinetum	Erico-Pinetum uncinatae	Ononido-Pinetum moins sec	pH = 6 en surface
Surface de prélevement	2500 m ²	2500 m ²	800 m ²	pH = 7 en profondeur
			4000 m ²	Ononido-Pinetum moins sec

Tableau 2: caractères morphologiques considérés dans les analyses multivariées

Caractères des aiguilles (selon Marcet 1967)

1. Nombre de canaux résinifères
2. Epaisseur des aiguilles (mm)
3. Longueur des aiguilles (cm)
4. Index de section des aiguilles
5. Largeur des aiguilles (mm)

Caractères discrets

6. Forme des cellules épidermiques des aiguilles (carrée = 1, rectangulaire = 2)
7. Couleur de l'écorce (grise = 1, grise-orangée = 2, orangée = 3)
8. Morphologie de l'écorce (écailles grandes = 1, écailles moyennes = 2, écailles petites = 3)
9. Couleur des aiguilles (vert-jaune = 1, vert-glauque = 2)

L'analyse discriminante. Cette analyse suppose, en principe, l'utilisation de variables normales et présentant des variances homogènes (Williams 1982). Ces critères de distribution nous ont amenés à sélectionner cinq variables parmi les 26 considérées initialement dans notre étude. L'analyse a été effectuée avec le logiciel SPSSX (SPSS Inc. Chicago IL 60611, USA). La fonction discriminante a été calculée sur la base des deux échantillons d'espèces pures; la fonction obtenue maximalise donc la séparation entre espèces pures. Cette fonction discriminante a ensuite été utilisée pour classer les hybrides présumés sur l'axe séparant les espèces pures. Cette procédure de classification est donc indépendante des valeurs mesurées pour les hybrides présumés.

La *méthode géométrique de Wells* (1980) basée sur la *distance euclidienne* nous a permis de représenter, de manière analogue mais plus objective que les traditionnels diagrammes d'Anderson (1949), la position d'individus morphologiquement intermédiaires et pour lesquels un phénomène d'hybridation est suspecté. Cette méthode permet l'intégration de toutes les variables intéressantes sans les restrictions qu'impose l'analyse discriminante, et vérifie le caractère intermédiaire des individus supposés hybrides (Wells 1980). En effet, si les individus sont, dans les diagrammes de Wells, situés en dehors d'une surface critique, géométriquement intermédiaire, cela signifie qu'ils divergent par certains caractères des types intermédiaires qui devraient être observés en cas d'introgression. La surface critique est délimitée comme le demi-cercle de surface minimale englobant tous les individus appartenant aux deux espèces pures (fig. 2).

Les deux techniques de visualisation ont ensuite été comparées de manière à évaluer la similitude de leurs prédictions quant à la position des hybrides entre les deux pôles. Puisque les deux méthodes permettent d'attribuer à chaque individu un rang de proximité avec l'un des pôles, il suffit de déterminer la corrélation de rang entre les deux prédictions pour évaluer leur similitude. Nous avons donc calculé le coefficient de corrélation de rang de Kendall (Bailey 1981) entre les classifications fournies par les deux méthodes. Une corrélation significative indique que les méthodes fournissent des prédictions similaires sur la position des individus intermédiaires entre espèces pures.

Résultats

Fonction discriminante

La séparation entre espèces pures est extrêmement nette (lambda de Wilks = 0,077, test de F du lambda de Wilks: $p < 0,0001$, taux de classification correct: 98%). La fig. 1. montre le résultat graphique obtenu, où les hybrides forment un continuum entre les deux espèces pures, avec des scores discriminants négatifs et positifs. Les cinq variables retenues par cette analyse contribuent à la discrimination, proportionnellement à leur corrélation avec la fonction discriminante. La contribution la plus importante est due au nombre de canaux résinifères ($r = -0,583$), viennent ensuite l'épaisseur des aiguilles ($r = 0,418$), la longueur des aiguilles ($r = 0,410$), l'index de section des aiguilles ($r = -0,314$), et la largeur des aiguilles ($r = 0,209$).

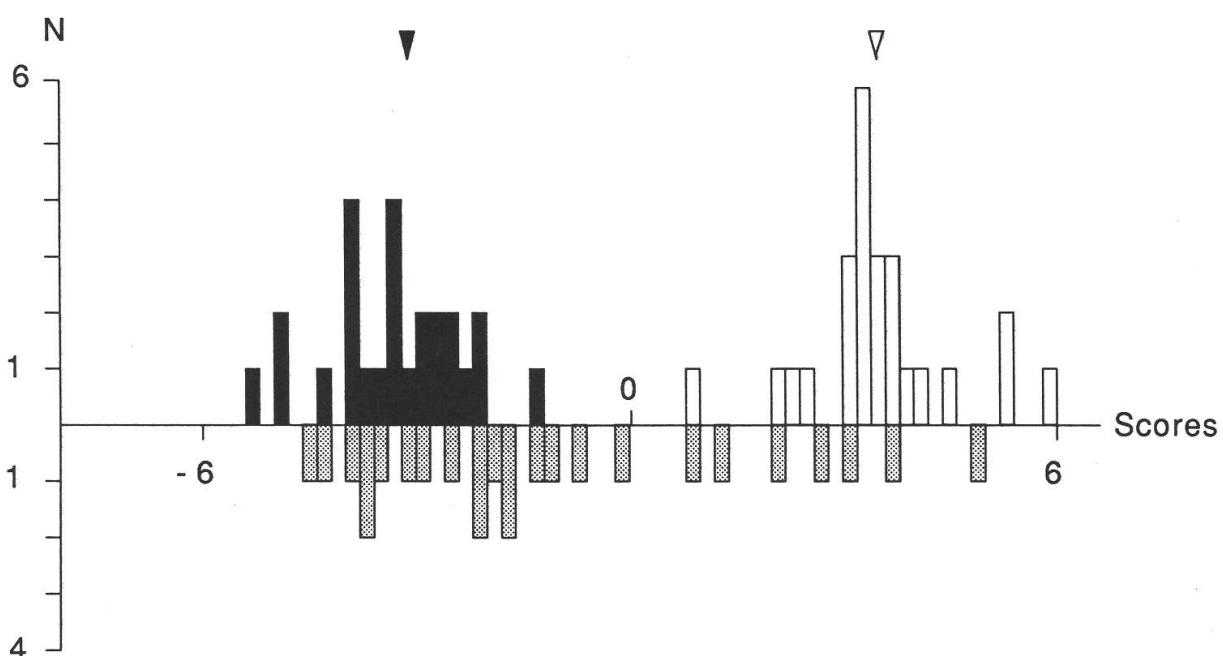


Fig. 1. Fonction discriminante maximisant la séparation entre les espèces *Pinus sylvestris* (en noir) et *Pinus uncinata* (en blanc). Les deux espèces sont morphologiquement distinctes et les individus supposés hybrides (en pointillé) se distribuent, sur la même fonction, selon un continuum entre les deux espèces pures. Les flèches indiquent la moyenne multivariée de chacune des espèces pures.

Distance euclidienne de Wells

Neuf variables ont été sélectionnées pour la construction du diagramme de Wells. En plus des cinq citées dans l'analyse discriminante, nous avons intégré quatre variables discrètes permettant une bonne caractérisation des espèces pures (tableau 2).

Le diagramme de distance de nos données (fig. 2) montre que les espèces sont séparées et que la population supposée hybride forme un continuum entre les deux taxons. On peut aussi noter que tous les hybrides supposés sont inscrits dans le demi-cercle critique intégrant les deux pôles de référence des espèces. Ceci signifie que tous les individus supposés hybrides sont morphologiquement intermédiaires entre *P. sylvestris* et *P. uncinata* dans le cadre des populations que nous avons étudiées.

La corrélation de rang entre les deux classifications (tau de Kendall = 0,713, $p < 0,001$) indique que les deux techniques aboutissent à une représentation similaire de la position des individus entre les deux pôles constitués par les espèces pures (tableau 3).

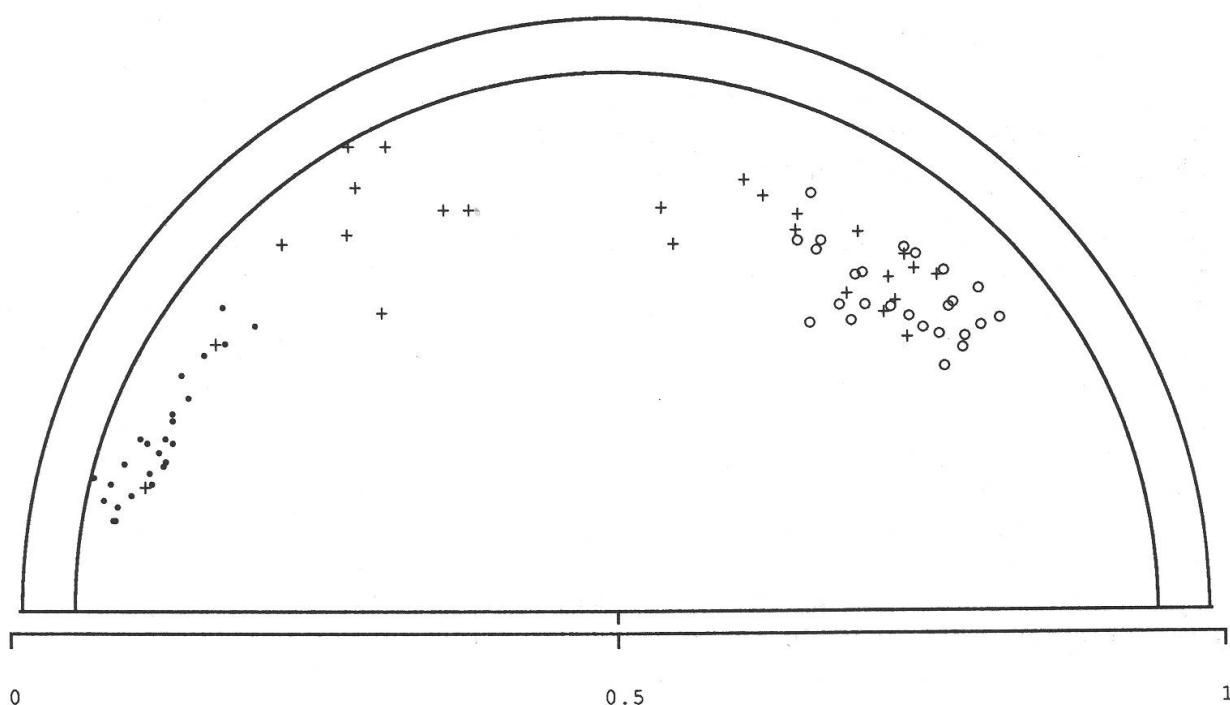


Fig. 2. Diagramme de Wells pour *Pinus sylvestris* (○), *Pinus uncinata* (●) et les individus supposés hybrides (+). Les individus supposés hybrides sont tous inclus dans la surface critique délimitée par le demi-cercle englobant les individus des deux espèces pures. L'échelle est exprimée en unités de distance euclidienne normalisée.

Tableau 3: classifications des individus supposés hybrides entre les deux espèces, selon les deux méthodes multivariées (chaque individu est désigné par un numéro et les espèces sont désignées par PU pour *Pinus uncinata* et PS pour *P. sylvestris*)

Analyse dis-	
criminante:PU	5 3 21 7 2 9 4 6 8 12 20 25 11 17 18 16 22 14 23 19 24 10 15 1 13 PS
Distance	
euclidienne	
de wells :PU	21 2 3 5 4 7 12 6 8 9 25 11 20 18 13 23 22 14 24 17 15 16 1 10 19 PS

Discussion

Les deux méthodes multivariées utilisées dans cette étude ont fourni des résultats qui soutiennent nettement l'interprétation d'une introgression entre *P. sylvestris* et *P. uncinata* au niveau de la population mixte étudiée. Les deux méthodes sont en accord dans leurs prédictions et complémentaires dans leurs enseignements. La fonction discriminante a permis de montrer que les espèces pures sont très nettement différencierées.

L'obtention d'un continuum des hybrides supposés entre les espèces pures devient dès lors un argument très convaincant en faveur de l'introgression. En effet, les individus du Devin ne peuvent être rattachés à aucune des espèces pures et sont, de ce fait, très probablement intermédiaires. La description d'hybrides ou de formes intermédiaires types n'a pas été tentée, mais la fonction discriminante permet de classer, *a posteriori*, n'importe quel individu et donc d'évaluer son caractère intermédiaire entre *P. sylvestris* et *P. uncinata*. Ce type d'approche pourrait être étendu aisément à des populations plus

vastes et donc être généralisé. Pour cela il faudrait appliquer le même type d'analyse discriminante à d'importants échantillons des deux taxons, représentatifs de la variabilité morphologique intraspécifique. Dès lors, un individu intermédiaire pourrait raisonnablement être identifié comme un hybride entre les deux espèces. Les corrélations des variables retenues avec la fonction discriminante montrent que les caractères morphologiques des aiguilles, lorsqu'ils sont combinés linéairement, permettent de séparer les espèces pures et de visualiser les individus intermédiaires. Ceci est en accord avec l'étude menée par Marcket (1967) qui a obtenu une bonne séparation des espèces qu'il a étudiées avec ces mêmes caractères des aiguilles, mis à part le fait qu'il avait tenu compte de deux autres variables liées au complexe stomatique. Probst (1983) a également souligné la supériorité que possèdent certains caractères anatomiques des pseudophylles; ceci tient à leur faible dépendance vis-à-vis des conditions ambiantes. Par ailleurs leur variation intraspécifique est assez faible et leur confère un pouvoir de discrimination supérieur. En ce qui nous concerne, il faut aussi relever que certaines variables discrètes telles que la forme des cellules épidermiques des aiguilles, la couleur des aiguilles, la couleur ainsi que la morphologie de l'écorce, permettent une bonne distinction des espèces pures.

Le caractère morphologiquement intermédiaire des individus supposés hybrides est, quant à lui, directement vérifié par la méthode géométrique de Wells, puisque tous les individus étudiés se trouvent à l'intérieur de la surface critique. Il faut toutefois mentionner que certains individus supposés hybrides sont, vraisemblablement, de part leur position très proches (voire intégrés aux groupes d'individus) des espèces pures. Il peut s'agir soit de représentants d'espèce pure, soit d'individus hybrides dont l'introgression est très sensible, c'est-à-dire qu'ils sont issus de plusieurs croisements de retour avec la même espèce pure.

Il ressort de cette double approche que sur le strict plan morphologique *P. sylvestris* et *P. uncinata* présentent, en Valais, des populations que l'on peut vraisemblablement qualifier d'hybrides introgressives. Cette interprétation sera, dans une étude actuellement en cours, confrontée aux résultats obtenus par une analyse biochimique comparative de *P. sylvestris*, *P. uncinata* et de leurs formes intermédiaires pour cette même population valaisanne ainsi que pour d'autres populations provenant du Jura et des Grisons.

Resumé

Pour mettre en évidence l'hybridation introgressive naturelle qui peut exister entre *Pinus sylvestris* et *P. uncinata*, en zone de contact, une comparaison de données morphométriques a été entreprise entre une population pure de chaque espèce et une population en syntopie. Les arbres à morphologie intermédiaire ont pu être représentés de façon linéaire entre les deux espèces pures à l'aide d'une fonction discriminante et de la méthode géométrique de Wells basée sur la distance euclidienne. Ces deux méthodes montrent que les deux espèces sont distinctes, mais que les hybrides suspectés forment un continuum morphologique entre les deux taxons. Ces deux méthodes multivariées donnent le même classement des hybrides suspectés entre les deux espèces pures. Ce type de classifications peut s'avérer être d'un grand intérêt lors de comparaisons avec des données biochimiques.

Nous tenons à remercier le Prof. Pierre Hainard pour nous avoir permis d'entreprendre ce travail, le Prof. Heinz Cléménçon pour la réalisation du programme de la méthode de Wells, ainsi que le Prof. Nicole Galland pour ses conseils lors de la rédaction de cet article. Nous tenons aussi

à remercier M. André Luthi pour la réalisation des coupes des aiguilles, ainsi que M. Cornelis Neet pour son aide en statistiques.

Bibliographie

- Anderson E. 1949. Introgressive hybridization. Wiley and Sons, New York, 109 pp.
- Bailey N. T. J. 1981. Statistical methods in biology. Hodder and Stoughton, London, 216 pp.
- Béguin C. et J. P. Theurillat 1982. La forêt thermophile d'arolles. *Candollea* 37: 349–379.
- Brügger Ch. 1886. Mitteilungen über neue und kritische Formen der Bündner und Nachbarflora. *Jahresber. Naturforsch. Ges. Graubündens* 29: 46–178.
- Brunies S. 1906. Die Flora des Ofengebietes. Chur.
- Christ H. 1864. Beiträge zur Kenntnis der europäischen *Pinus*-Arten. *Flora* 10: 146–160.
- Dengler A. 1942. Herkunfts und Kreuzungsversuche im Versuchsgarten des Waldbauinstituts Eberwalde. *Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.* 55: 157–169.
- Flous F. 1933. Les pins montagnards et subalpins des Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 65: 299–308.
- Gams H. 1928/1929. Remarques ultérieures sur l'histoire des pineraies du Valais comparées à celles de l'Europe orientale. *Bull. Murithienne* 46: 76–96.
- Gaussin H. 1931. Les forêts de la vallée d'Aure. *Trav. du Lab. Forest. de Toulouse* 3 (9): 1–10.
- Gaussin H. 1960. Les gymnospermes actuelles et fossiles, Genre *Pinus*, *Trav. Lab. Forest. de Toulouse* 2: 6 (11): 1–272.
- Grant V. 1981. Plant speciation. Second edition. Columbia University Press. New York, 563 pp.
- Greuter W., H. M. Burdet et al. (eds.) 1984. Med-Checklist 1. Pteridophyta, Gymnospermae, Dicotyledones. Genève, 330 pp.
- Hainard P. 1969. Signification écologique et biogéographique de la répartition des essences forestières sur l'adret valaisan. *Boissiera* 15: 1–150.
- Liese J. 1927. Zur Frage der Bastardbildung zwischen *Pinus sylvestris* und *montana*. *Forstarchiv* 3: 202–205.
- Marcet E. 1967. Über den Nachweis spontaner Hybriden von *Pinus mugo* Turra und *Pinus sylvestris* L. aufgrund von Nadelmerkmalen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 77: 314–361.
- Oberdorfer E. 1983. Pflanzensoziologische Exkursions-Flora. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart, 1051 pp.
- Petersen O. G. 1903. *Tidsskrift for Skovvaesen* 15 B.
- Probst A. 1983. Variation intraspécifique et introgression entre *Pinus uncinata* Ram. et *Pinus sylvestris* L. en forêt d'Osséja (Pyrénées-Orientales). Thèse de doctorat de 3^e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Saylor L. C. 1964. Karyotype Analysis of *Pinus*-Group *Laricenes*. *Silvae genetica* 13: 165–170.
- Schmid E. 1936. Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beiträge zur geobot. Landesaufnahm. Schweiz 21: 1–190.
- Schmid E. 1951. Die aufrechten Bergföhren in der Schweiz. Schweiz. Beiträge zur Dendrologie 3: 9–13.
- Schütt P. & H. H. Hattemer. 1959. Die Eignung von Merkmalen des Nadelquerschnittes für die Kiefern-Bastarddiagnose. *Silvae Genetica* 8: 93–99.
- Staszkiewicz J. & M. Tyszkiewicz 1969. Naturalne mieszance *Pinus mugo* Turra × *Pinus sylvestris* L. w. Kotlinie Nowotarskiej. *Fragm. Flor. et Geobot.* 15: 187–212.
- Staszkiewicz J. & M. Tyszkiewicz 1972. Variability of natural hybrids of *Pinus sylvestris* L. × *Pinus mugo* Turra (= *P. rotundata* Link) in south-western Poland and in some selected localities of Bohemia and Moravia. *Fragm. Florist. Geobot.* 18: 173–191.
- Vigo J. 1974. A propos des forêts de cônes calcicoles des Pyrénées orientales. *Documents phytosoc.* 7–8: 51–54.
- Wells H. 1980. A distance coefficient as a hybridization index: an example using *Mimulus longiflorus* and *M. flemingii* (Scrophulariaceae) from Santa Cruz Island, California. *Taxon* 29: 53–65.
- Williams B. K. 1982. Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology* 64: 1283–1291.