

<b>Zeitschrift:</b>	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	31 (1976)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Recherches sur l'origine du Bupleurum atlanticum subsp. mairei : endémique du Haut-Atlas marocain
<b>Autor:</b>	Cauwet, A.-M. / Carbonnier, J.
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-880260">https://doi.org/10.5169/seals-880260</a>

### 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:** 12.01.2026

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

# Recherches sur l'origine du *Bupleurum atlanticum* subsp. *mairei*, endémique du Haut-Atlas marocain

A.-M. CAUWET & J. CARBONNIER

## Résumé

Cauwet, A.-M. & J. Carbonnier (1976). Recherches sur l'origine du *Bupleurum atlanticum* subsp. *mairei*, endémique du Haut-Atlas marocain. *Candollea* 31: 17-35. Résumé anglais.

3 récoltes provenant d'une même localité du Haut-Atlas (dont 2 furent attribuées par R. Maire à deux espèces différentes) ont été analysées aux points de vue morphologique, anatomique et phytochimique. A titre comparatif, 4 récoltes correspondant aux taxons *Bupleurum mesatlanticum*, *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* (2) et subsp. *aiouense* ont été étudiées de la même manière. De la comparaison des coefficients de concordance simples, calculés sur la base de 83 caractères différents, il résulte que les trois premières récoltes font partie d'un même taxon, distinct des autres, qui avait préalablement été décrit comme espèce autonome: *B. mairei*; ce taxon, à  $n = 15$  chromosomes, est intermédiaire tant sur le plan chorologique que sur celui des caractères étudiés entre les *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* ( $n = 7$  ou 14) et subsp. *aiouense* ( $n = 16$ ). Il constitue, soit un terme de passage au niveau tétraploïde entre ces deux sous-espèces, soit leur descendant hybride. Par conséquent, il est transféré au rang d'une troisième sous-espèce du *B. atlanticum*.

## Abstract

Cauwet, A.-M. & J. Carbonnier (1976). An investigation on the origin of *Bupleurum atlanticum* subsp. *mairei*, an endemic of the Moroccan High Atlas. *Candollea* 31: 17-35. In French.

3 gatherings from the same locality of the High Atlas (2 of which had been attributed to different species by R. Maire) were analysed from morphological, anatomical and phytochemical points of view. For the purposes of comparison, 4 gatherings of *Bupleurum mesatlanticum* (2), *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* and subsp. *aiouense* were studied in the same way. On comparing the correlation coefficients calculated on the basis of 83 different characters it appears that the three initial gatherings belong to the same taxon, distinct from the others, which had been previously described as an autonomous species: *B. mairei*; this taxon with  $n = 15$  chromosomes is intermediate, with respect to the geographic distribution and to the other criteria studied, between *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* ( $n = 7$  or 14) and subsp. *aiouense* ( $n = 16$ ). It represents either an intermediate stage, at the tetraploid level, between the two subspecies or a hybrid offspring between them. In consequence it is transferred as a third subspecies to *B. atlanticum*.

## Introduction

A l'intérieur du genre *Bupleurum* L., la section *Isophyllum* (Hoffm.) Dum. possède une sous-section *Fruticescentia* Cauwet (1970) dont les seuls représentants connus jusqu'ici se rencontrent dans la partie occidentale du bassin méditerranéen. Aux côtés du *B. mairei* Panelatti & Vindt (1959), cette unité taxonomique est représentée au Maroc et en Algérie par les *B. atlanticum* Murbeck (1905: 47), *B. oligactis* Boissier (1856: 84), *B. balansae* Boiss. & Reuter (in Boissier 1856: 83), *B. choulettei* Pomel (1874: 140) et *B. mesatlanticum* Litardière & Maire (1930: 16). Morphologiquement très proches, ces espèces, par ailleurs polymorphes, sont parfois difficiles à déterminer sans l'apport conjugué de plusieurs disciplines.

C'est la raison pour laquelle, s'il a été possible de séparer très tôt les *B. atlanticum*, *B. oligactis*, *B. balansae* et *B. choulettei*, il a fallu attendre 1958 pour que J. Panelatti dégage, sur des considérations anatomiques, une nouvelle espèce, le *B. mairei*, du sein du groupe. Celle-ci créée par l'auteur à partir de deux échantillons d'herbier récoltés par Maire et déterminés par lui comme *B. oligactis* Boiss.,<sup>1</sup> le fut toutefois avec beaucoup de réserve (Panelatti 1959: 62). Pourtant la présence de "fibres péricycliques et corticales, d'importants piliers sclérifiés situés au-dessus des faisceaux foliaires et de canaux sécréteurs costaux dans le méricarpe" (l.c.: 64) sont autant de caractères anatomiques qui le séparent du *B. oligactis* type, récolté par Balansa sur les pentes du djebel Tougem, près de Batna, en Algérie.

Ainsi créé, le *B. mairei* n'était connu que d'une seule station du Haut-Atlas central. La prospection de l'herbier Maire déposé à Montpellier (MPU) nous amenait à découvrir une autre planche d'herbier (que nous désignerons par *Bupl. 2*), récoltée le même jour dans la même station et déterminée comme *B. atlanticum* Murb. *Bupl. 1* et *Bupl. 2* avaient donc été rattachés par Maire à deux espèces différentes.

Bien que leur port, de même que la longueur des feuilles, soient profondément différents, l'observation des inflorescences de *Bupl. 2* permet de remarquer que le rapport entre la longueur des pédicelles des fruits mûrs et la longueur des bractées de l'involucelle est nettement inférieur à celui que l'on observe régulièrement chez le *B. atlanticum*. Il est égal ou légèrement supérieur à 1, c'est-à-dire du même ordre de grandeur que celui de *Bupl. 1*. Ce caractère, essentiel dans un groupe d'espèces morphologiquement très proches, nous a donc amenés à nous poser la question de savoir si *Bupl. 2* ne serait pas, aussi, une forme du *B. mairei*.

Dans la perspective d'une vérification de cette hypothèse par l'apport de méthodes d'études différentes portant sur plusieurs populations, nous avons prospecté<sup>2</sup> la vallée conduisant au tizi n'Fedghat d'où provenaient *Bupl. 1* et *Bupl. 2*. C'est ainsi que nous avons récolté, à 1600 m d'altitude, dans un sous-bois très ouvert à *Juniperus phoenicea* L. en mélange avec le *Crataegus laciniata* Ucria, un *Bupleurum* (*Bupl. 3*) très semblable morphologiquement au *Bupl. 2*. Entre 1600 et 1800 m d'altitude, ce taxon n'est pas rare de part et d'autre du ravin, il n'a cependant pas été retrouvé dans cette vallée au-dessus de 1800 m et ceci malgré une minutieuse prospection.

<sup>1</sup> Echantillons récoltés le 28.7.1926, dans la vallée montant au tizi n'Fedghat, au-dessus de Demnat (Haut-Atlas), entre 2000 et 2100 m d'altitude; dans la suite, nous désignerons ces échantillons par l'abréviation "*Bupl. 1*".

<sup>2</sup> Au cours d'une mission CNRS, au Maroc, durant le mois de juillet 1972.

Nous disposons, dès lors, de trois récoltes (*Bupl. 1*, *Bupl. 2*, *Bupl. 3*) suspectées d'appartenir au *B. mairei*. Si tel est le cas, compte tenu des quelques variations anatomiques et morphologiques que nous avons notées, il conviendra de redéfinir plus largement ce taxon.

Par ailleurs, nous avons établi chez *Bupl. 3*, le seul que nous possédions à l'état frais, le nombre haploïde  $n = 15$ . Sur la base de ce résultat, il est discuté des différents mécanismes ayant pu conduire à la formation du *B. mairei*.

### Matériel et méthodes

#### 1. Matériel végétal

Ce travail a porté sur 7 récoltes de *Bupleurum*, dont voici les données essentielles:

“*Bupl. 1*”, “In Atlantis Majoris montibus supra urbem Demnat, in rupestribus schistaceis faucium amnis Fedghat, 2000-2100 m,” 28.7.1926, *R. Maire* (herb. Maire, MPU, avec fleurs et très jeunes fruits; isotype du *B. mairei* Panel. & Vindt). — Fig. 1.

“*Bupl. 2*”, même localité, altitude et date, *R. Maire* (herb. Maire, MPU, avec fleurs et très jeunes fruits). — Fig. 2, 4.

“*Bupl. 3*”, même localité, 1600 m, 7.1972, *Carbonnier & Cauwet C. 72-29* (herb. Cauwet, en fleurs). — Fig. 3.

*B. atlanticum* subsp. *atlanticum*, Haut-Atlas, environs de Telouet, région du tizi n’Tichka, 1900 m, 7.1972, *Carbonnier & Cauwet C. 72-14* (herb. Cauwet, en fleurs).

*B. atlanticum* subsp. *atlanticum*, même localité et altitude, 6.1969, *Cauwet C. 69-68* (herb. Cauwet, en fleurs).

*B. atlanticum* subsp. *aiouense*, Haut-Atlas, massif de l’Aioui-Azourki au-dessus d’Azilal, près du refuge de Tamdla, 7.1972, *Carbonnier & Cauwet C. 72-34* (herb. Cauwet, en fleurs; type).

*B. mesatlanticum*, Moyen-Atlas, région de Mischlifène, 1950 m, 7.1972, *Carbonnier & Cauwet C. 72-50* (herb. Cauwet, en fleurs).

#### 2. Méthodologie

##### Morphologie

Nous avons utilisé l’ensemble des caractères morphologiques qui définissent le genre *Bupleurum* en général et la sous-section *Fruticescentia* en particulier. Il convient de noter toutefois que si la plupart des espèces de cette sous-section se différencient facilement par un ou plusieurs caractères toujours très évidents, le groupe des *B. atlanticum*, *B. balansae*, *B. oligactis*, *B. choulettei* et *B. mairei* présente une grande homogénéité.

En début de floraison la morphologie ne permet pas de séparer ces 5 taxons. Toutefois, lorsque les individus sont en fruits, le rapport entre la longueur des

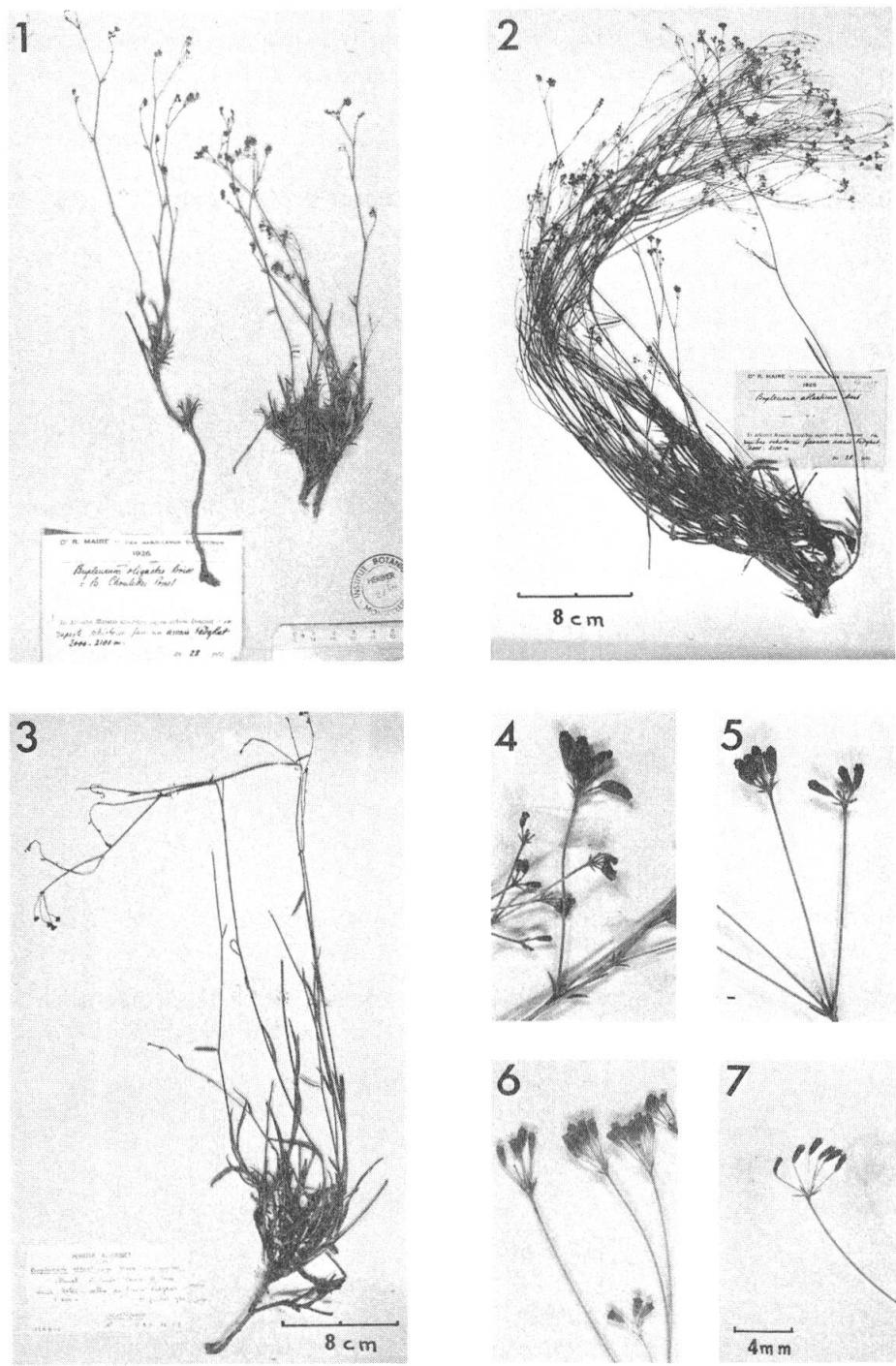


Fig. 1-3. – Trois échantillons d'herbier du “*Bupleurum mairei*” (1 = *Bupl. 1*, isotype à MPU; 2 = *Bupl. 2*; 3 = *Bupl. 3*).

Fig. 4-7. – Ombellules de *Bupleurum* marocains (4 = “*B. mairei*”, échantillon *Bupl. 2*; 5 = *B. oligactis*; 6 = *B. atlanticum* subsp. *atlanticum*; 7 = *B. atlanticum* subsp. *aiouense*).

pièces de l'involutelle et la longueur des pédicelles des fruits mûrs permet de distinguer le *B. atlanticum* (fruits nettement pédicellés) du *B. balansae* (fruits sessiles). Cependant, même à ce stade de végétation ce caractère ne permet pas de séparer les *B. oligactis*, *B. choulettei* et *B. mairei*, chez lesquels la valeur du rapport est intermédiaire entre les 2 extrêmes. Afin de distinguer ces trois taxons il est donc nécessaire d'utiliser des méthodes intéressantes d'autres disciplines.

#### Anatomie

Afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux de Panelatti (1958) nous avons procédé comme cet auteur à des coupes:

- dans la partie médiane de la première feuille nettement caulinaire,
- dans la partie de tige située immédiatement au-dessus et
- dans la région moyenne des méricarpes.<sup>1</sup>

Dans le présent travail, chaque série de coupes a été effectuée, dans la mesure où nous possédions du matériel disponible, sur un ou plusieurs échantillons des différentes récoltes citées. Les coupes, effectuées, à main levée, ont été colorées par la méthode de double coloration au carmino-vert de Mirande.

A priori nous n'avons rejeté aucun des caractères utilisés généralement dans les études anatomiques du genre *Bupleurum* et nous y avons ajouté des observations moins classiques concernant les caractères de l'épiderme et des stomates selon Guyot (1966; voir fig. 8-9).

#### Caryologie

Les examens caryologiques ont été effectués sur des boutons floraux, fixés dans le mélange éthanol absolu/acide acétique glacial, 3/1. La technique employée est celle d'écrasement après une coloration au carmin acétique.

Parallèlement aux plaques chromosomiques (comptages établis sur un minimum de 10 plaques), nous avons étudié la structure des noyaux quiescents de 3 récoltes: *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* (C. 72-28), subsp. *aiouense* Cauwet (C. 72-34) et *B. mairei* (C. 72-29).

#### Phytochimie

Les analyses ont été effectuées sur 3 feuilles d'herbier dans tous les cas, ceci afin de pouvoir examiner tous les échantillons (y compris les types) dans des conditions standard. Les comparaisons sont faites produit à produit, c'est-à-dire que chaque substance est considérée, a priori comme un caractère indépendant et d'importance équivalente (la justification de cette convention sera discutée dans une note ultérieure). Certains de ces composés ont pu être identifiés (cf. tabl. 1).

Afin d'appréhender le plus grand nombre possible de caractères chimiques nous avons travaillé sur 3 types d'extraits. Le matériel a été épousseté, après dessication à

---

<sup>1</sup> Confirmant l'observation faite par Panelatti (1959: 29) nous affirmons l'identité de structure des très jeunes ovaires et des fruits mûrs. Le nombre de bandelettes et de canaux sécréteurs est fixé dès les premiers stades du développement de la fleur (seuls les tissus péri-ovariques acquièrent en plus ou moins grand développement: côtes par exemple), ce qui permet d'utiliser ces caractères même sur des exemplaires en début de floraison.

## Effets des révélateurs<sup>2</sup>



Tabl. 1. — Comportement chromatographique des constituants des taxons étudiés. **Systèmes:** A, silice, cyclohexane/acétate d'éthyle 75/25 v/v; B, silice, chloroforme/benzène 50/50 v/v; C, silice, acétate d'éthyle/méthanol/eau 100/16.5/13.5 v/v/v; D, silice, n. butanol/éthanol/eau 40/11/16 v/v/v; E, polyamide, méthanol/eau 90/10 v/v; F, papier, n. butanol/ac. acétique/eau 40/10/50 v/v/v; N, cellulose, ac. acétique/ac. formique à 85% eau 10/2/3 v/v/v (supports: silice, film polygram sil 6/UV 254 Macherey-Nagel & Co.; polyamide, 11 F 254 sur feuille d'aluminium, 0.15 mm Merck; cellulose, F 254 sur feuille d'aluminium, 0.10 mm Merck). **Effets:** 1, couleur en visible; 2, fluorescence sous UV 360 nm; 3, inhibition de fluorescence sous UV 254 nm; 4, couleur en visible après pulvérisation par  $\text{SO}_4\text{H}_2$ ; 5, fluorescence sous UV 360 nm après pulvérisation par  $\text{SO}_4\text{H}_2$ ; 6, couleur en visible après pulvérisation par  $\text{SO}_4\text{H}_2$  et traitement à la chaleur; 7, couleur en visible après pulvérisation par une solution de  $\text{SbCl}_3$ ; 8, fluorescence sous UV 360 nm après pulvérisation par  $\text{SbCl}_3$ ; 9, couleur en visible après pulvérisation par solution vanilline; 10, couleur en visible après pulvérisation par le réactif de Noller; 11, couleur en visible après pulvérisation d'une solution de para-anisidine; 12, fluorescence sous UV 360 nm après pulvérisation de para-anisidine. **Couleurs:** be = beige; bj = bleu-jaune; bi = bleu; bn = bleu-nuit; gr = gris ardoise; ja = jaune; ma = marron; no = noir; or = orange; ro = rouge; rs = rose; ve = violet; vn = vert-noir. **Note:** Certains constituants ne se retrouvent que dans l'un des trois extraits (chloroformique, acétone ou éthanolique); d'ailleurs l'ensemble des systèmes n'est pas appliqué à tous les extraits. De même, la totalité des révélateurs n'est pas appliquée à tous les systèmes.

<sup>1</sup> Les valeurs mentionnées dans ce tableau résultent du calcul (sans témoin interne) des Rf. pour un déplacement unique du front (17 cm) dans des cuves CAMAG préalablement saturées et à une température ambiante de  $20^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$ . L'utilisation de supports chromatographiques préparés industriellement a montré au cours d'une période de 18 mois une erreur de Rf. ne dépassant pas 2%.

<sup>2</sup> Les couleurs de fluorescence peuvent varier en fonction du support. Nous n'avons mentionné dans ce tableau que les réactions obtenues sur silice. En effet certaines nuances sont parfois observées avec l'emploi de polyamide ou de papier comme support chromatographique.

<sup>3</sup> Les numéros de code ici employés ont été attribués d'une manière chronologique au cours de l'étude de nombreuses espèces du genre, ce qui explique le fait que la succession des numéros ne soit pas continue.

<sup>4</sup> Les preuves de détermination de ces composés ont été apportées, après isolements et purifications par les analyses spectrales habituelles (U.V.; I.R.; R.M.N.; masse) ainsi que par les comparaisons (P.F. mélangés, chromatographies, superpositions des spectres) avec des échantillons de référence provenant des collections des professeurs J. B. Harborne et V. Plouvier.

N° du caractère	Définition du caractère	<i>B. meatatlanticum</i>	<i>B. mairei</i>	<i>B. atl. atlanticum</i>	<i>B. atl. aiouense</i>
<b>Morphologie</b>					
<i>Feuille</i>					
1	Présence de nervures marginales . . . . .	+	+	-	+
2	Nervation parallèle . . . . .	+	+	+	+
3	Feuilles le long de la tige . . . . .	+	+	+	+
4	Feuilles alternées . . . . .	+	+	+	+
5	Feuilles en rosette à la base . . . . .	+	+	+	+
6	Feuilles perfoliées . . . . .	+	+	+	+
7	Mucron droit . . . . .	+	+	+	+
8	Bords scabres . . . . .	+	+	+	+
9	Feuilles sessiles . . . . .	+	+	+	+
10	Longueur < 5 cm . . . . .	+	+	+	+
11	Largeur < 0.5 cm . . . . .	+	+	+	+
<i>Tige</i>					
12	Côtes saillantes . . . . .	+	+	+	+
13	Tige pleine . . . . .	+	+	+	+
14	Port dressé . . . . .	+	+	+	+
15	Racine pivotante . . . . .	+	+	+	+
16	Plante vivace . . . . .	+	+	+	+
17	Hauteur > 30 cm . . . . .	+	+	+	+
<i>Inflorescence</i>					
18	Ombelle principale composée . . . . .	+	+	+	+
19	Ombelles latérales en grappe . . . . .	+	+	+	+
20	Rayons ombelle principale < 4 . . . . .	+	+	+	+
21	Rayons ombelle principale inégaux . . . . .	+	+	+	+
22	Rayon le plus long/rayon le plus court > 4 . . . . .	+	+	+	+
23	Rayons ombelle principale glabres . . . . .	+	+	+	+
24	Involucre présent . . . . .	+	+	+	+
25	Bractées de l'involucre = 5 . . . . .	+	+	+	+
26	Bractées moins longues que les rayons . . . . .	+	+	+	+
27	Involucelle présent . . . . .	+	+	+	+
28	Bractées de l'involucelle = 5 . . . . .	+	+	+	+
29	Pétales jaunâtres . . . . .	+	+	+	+
30	Pétales bifides lisses . . . . .	+	+	+	+
31	Etamines oblongues . . . . .	+	+	+	+
32	Ramification racémique . . . . .	+	+	+	+
<b>Anatomie</b>					
<i>Feuille</i>					
33	Structure sub-bifaciale . . . . .	-	+	+	+
34	5 < nombre de faisceaux principaux < 7 . . . . .	-	+	+	+
35	1 < nombre de faisceaux intermédiaires < 4 . . . . .	+	+	+	+
36	Canaux sécréteurs extra-ligneux . . . . .	+	+	-	-
37	Tissu de soutien à la face supérieure . . . . .	+	+	+	+
38	Piliers supérieurs sclérisés jusqu'à la moitié du mésophylle . . . . .	-	+	+	+
39	Stomates anisomésogènes (fig. 8) . . . . .	+	+	+	+
40	Stomates enfouis (fig. 9) . . . . .	+	+	+	+
41	Cellules épidermiques grandes . . . . .	+	+	+	+
42	Cellules épidermiques collenchymateuses . . . . .	+	+	+	+
43	Cuticule épidermique papilleuse . . . . .	+	+	-	-

N° du caractère	Définition du caractère	<i>B. mesatlanticum</i>	<i>Bupl. 1</i>	<i>Bupl. 2</i>	<i>Bupl. 3</i>	" <i>B. mairei</i> "	<i>B. atl. atlanticum</i>	<i>B. atl. aiouense</i>
<i>Tige</i>								
44	Collenchyme en amas carénaux . . . . .	+	+	-	-	-	-	-
45	Moelle sclérifiée . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
46	Liber secondaire continu . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
47	Cuticule épaisse . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
<i>Méricarpe</i>								
48	Côtes ailées . . . . .	-	-	-	-	-	-	-
49	Canaux sécrétateurs extra-costaux . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
50	Sclérenchyme dans les côtes primaires . . . . .	-	-	-	-	-	-	-
51	Côtes accessoires . . . . .	-	-	-	-	-	-	-
52	1 à 2 bandelettes valléculaires . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
53	Taille bandelette > 1/2 vallécule . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
54	Endocarpe collenchymateux . . . . .	-	-	-	-	-	-	-
<b>Phytochimie: composés selon tabl. 1</b>								
55	B <sub>1</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
56	B <sub>3</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
57	B <sub>8</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
58	B <sub>9</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
59	B <sub>11</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
60	B <sub>14</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
61	B <sub>17</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
62	B <sub>27</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
63	B <sub>36</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
64	B <sub>37</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
65	B <sub>39</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
66	B <sub>45</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
67	B <sub>47</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
68	B <sub>53</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
69	B <sub>58</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
70	B <sub>59</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
71	B <sub>72</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
72	B <sub>80</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
73	B <sub>82</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
74	B <sub>83</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
75	B <sub>85</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
76	B <sub>89</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
77	B <sub>131</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
78	B <sub>132</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
79	B <sub>138</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
80	B <sub>142</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
81	B <sub>145</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
82	B <sub>146</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+
83	B <sub>149</sub> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+

Tabl. 2. — Résultats de l'analyse morphologique (32 caractères), anatomique (22 caractères) et phytochimique (29 caractères) des 7 récoltes étudiées de *Bupleurum* marocains. La colonne du "*B. mairei*" résulte de la synthèse des trois colonnes correspondant aux récoltes *Bupl. 1*, *Bupl. 2* et *Bupl. 3*.

40°C et broyage au mortier, par macération successives dans 3 solvants (10 ml pour chacun d'eux) de polarité croissante (chloroforme, acétone, éthanol). Après filtration, l'extrait a été ramené par concentration sous vide à 0.2 ml et chaque dépôt de 10 µl a été effectué au moyen d'un capillaire calibré. Ces extraits ont ensuite été chromatographiés, sur couches minces, dans 7 systèmes et révélés par 12 moyens différents (voir légende du tabl. 1).

Par ailleurs, nous avons veillé à ne comparer que des échantillons dans le même état; toutes les analyses effectuées pour ce travail ont été pratiquées sur des individus en fleurs, récoltés au Maroc, en juillet.

#### *Taxonomie numérique*

La méthode de calcul utilisée pour apprécier les ressemblances est empruntée à Sokal & Sneath (1963). Il s'agit d'établir le coefficient de concordance simple ( $S_M$ ) entre deux unités taxonomiques opérationnelles (UTO):

$$S_M = \frac{\text{Présence communes} + \text{absences communes}}{\text{Nombre total de caractères envisagés}}$$

Cette façon d'estimer l'analogie est réservée aux caractères "présence-absence", seuls retenus dans ce travail. La valeur de  $S_M$  varie entre 0 pour les UTO n'ayant aucun point commun et 1 pour celles qui sont rigoureusement identiques. Elle traduit la plus ou moins grande ressemblance entre les unités taxonomiques soumises à comparaison et prises 2 à 2.

#### Résultats

Les études morphologique, anatomique et phytochimique (tabl. 2) montrent que les récoltes *Bupl. 1*, *Bupl. 2* et *Bupl. 3* appartiennent à un seul et même taxon. En effet, s'il existe quelques différences entre ces 3 récoltes provenant du tizi n'Fedghat, elles sont, comme le montre le calcul du coefficient de concordance simple ( $S_M$ ), tout à fait insignifiantes par rapport à celles que l'on observe entre chacune d'elles et une autre espèce taxonomiquement et géographiquement proche.<sup>1</sup> Cependant selon la nature des caractères ces ressemblances sont plus ou moins marquées.

Du point de vue morphologique nous obtenons à partir des 32 caractères analysés des  $S_M$  de:

<i>Bupl. 1 / Bupl. 2</i>	= 0.88
<i>Bupl. 1 / Bupl. 3</i>	= 0.88
<i>Bupl. 2 / Bupl. 3</i>	= 0.94
<i>Bupl. 1 / B. mesatlanticum</i>	= 0.81
<i>Bupl. 2 / B. mesatlanticum</i>	= 0.81
<i>Bupl. 3 / B. mesatlanticum</i>	= 0.81

<sup>1</sup>Il nous apparaît souhaitable de pouvoir apprécier l'importance des ressemblances entre des populations suspectées d'appartenir à la même espèce par rapport à une population d'une autre espèce. Nous avons choisi ici le *B. mesatlanticum*, espèce de la même sous-section et dont l'aire de répartition est proche de celle du *B. mairei* (voir la carte, fig. 14).

La simple comparaison de ces valeurs permet de voir que les populations récoltées au tizi n'Fedghat sont plus proches entre elles qu'elles ne le sont du *B. mesatlanticum*. *Bupl. 1*, *Bupl. 2* et *Bupl. 3* sont tout de même quelque peu différents entre eux, mais ces différences ne portent pas nécessairement sur les mêmes caractères. Elles sont de 2 ordres:

- celles qui séparent *Bupl. 1* des deux autres (feuilles à bords scabres et de longueur inférieure à 5 cm; hauteur de la tige inférieure à 30 cm);
- celles qui séparent *Bupl. 2* de *Bupl. 3* en les rapprochant l'un ou l'autre de *Bupl. 1* (absence de côtes saillantes chez *Bupl. 3* comme chez *Bupl. 1*; nombre de rayons de l'ombelle principale inférieur ou égal à 4, qui rapproche *Bupl. 2* de *Bupl. 1*).

Toutefois, globalement ces 3 populations se trouvent à la même distance du taxon de référence, *B. mesatlanticum*.

Du point de vue anatomique nous observons des ressemblances plus importantes entre les 3 populations étudiées et lorsque l'on cumule ces 22 caractères avec les 32 données morphologiques nous obtenons des  $S_M$  partiels de:

<i>Bupl. 1 / Bupl. 2</i>	= 0.92
<i>Bupl. 1 / Bupl. 3</i>	= 0.91
<i>Bupl. 2 / Bupl. 3</i>	= 0.94
<i>Bupl. 1 / B. mesatlanticum</i>	= 0.69
<i>Bupl. 2 / B. mesatlanticum</i>	= 0.70
<i>Bupl. 3 / B. mesatlanticum</i>	= 0.67

Ainsi, en augmentant le nombre de caractères, nous constatons une double évolution des  $S_M$ .

- au niveau des 3 récoltes du tizi n'Fedghat ils se rapprochent de 1, c'est-à-dire d'une similitude absolue;
- au niveau de la comparaison de ces 3 récoltes avec le *B. mesatlanticum*, les différences déjà notées uniquement sur les critères morphologiques s'accroissent très nettement.

L'étude de l'anatomie de ces populations a par ailleurs fait ressortir un problème particulier. Le nombre de bandelettes commissurales, qui chez d'autres espèces peut présenter des variations entre les individus d'une même population, voit cette variabilité amplifiée ici. En effet, chez *Bupl. 2* le nombre est variable même au niveau de 2 méricarpes du même fruit (2 bandelettes commissurales dans l'un; 4 dans l'autre). Les résultats des coupes anatomiques effectuées sur 10 méricarpes<sup>1</sup> et montrant les différentes variations sont donnés dans le tableau 3. La variabilité du nombre de bandelettes commissurales, parfaitement illustrée par ce tableau, nous conduit à penser que contrairement à ce qui avait été admis jusqu'ici le nombre de bandelettes commissurales ne peut être retenu comme un "caractère taxonomique" dans le genre *Bupleurum*.

<sup>1</sup>Les méricarpes ayant été prélevés sur des échantillons d'herbier, dont l'un est un type (*Bupl. 1*), nous avons limité et standardisé notre étude à l'observation de 5 fruits (10 méricarpes).

Structure du méricarpe			Nombre de méricarpes (sur 10 étudiés)		
csc	bv	bc	Bupl. 1	Bupl. 2	Bupl. 3
5	5	2	7	2	9
5	5	3	2	0	0
5	5	4	1	0	1
0	5	2	0	4	0
0	5	3	0	2	0
1-2	5-6	2	0	2	0

Tabl. 3. — Variabilité de la structure des méricarpes chez les 3 récoltes étudiées du "*B. mairei*" (csc = canaux sécréteurs costaux; bv = bandelettes valléculaires; bc = bandelettes commissurales).

De même la présence de "canaux sécréteurs médullaires" dans la tige n'est pas, d'une manière générale, suffisamment constante pour pouvoir être retenue comme un "caractère taxonomique".

Du point de vue phytochimique les résultats des analyses chromatographiques ont permis de caractériser 29 constituants différents. Parmi ceux-ci, seuls 4 composés ont pu être déterminés, désignés ci-après par nos propres numéros de code:  $B_{8,2}$  = rutine = rutoside = rutinoside 3 quercétine;  $B_{8,5}$  = quercétine = tétrahydroxy 5, 7, 3', 4' flavonol;  $B_{1,3,1}$  = narcissine = rutinoside 3 isorhamnétine;  $B_{1,4,9}$  = isorhamnétine = méthyl 3' quercétine. Ce sont tous les 4 des flavonols ou des dérivés de flavonol (cf. tabl. 1).

L'étude chimique de 4 récoltes de *Bupleurum* appartenant à des taxons examinés ici pour la première fois, confirme les conclusions que l'on peut actuellement déduire des données chimiotaxonomiques de ce genre, mentionnées dans le traité d'Hegnauer (1973: 575). Le genre *Bupleurum* ne renferme pas de flavones. Cette assertion confirme le principe de Bate-Smith: les genres les plus primitifs (parmi les Ombellifères, les *Bupleurum* sont habituellement admis comme tels) renferment des flavonoïdes dont le degré d'hydroxylation est élevé, c'est-à-dire des flavonols préférentiellement aux flavones. Parmi eux:

- l'isorhamnétine et la quercétine sont des flavonols communs dans le règne végétal;
- la rutine est un glycoside courant de la quercétine, qui a déjà été rencontré chez plusieurs *Bupleurum* (Rabate 1930; Dijkonova 1960; Plouvier 1967a);
- la narcissine, glucoside de l'isorhamnétine, n'a été rencontrée parmi les Ombellifères que chez les genres *Aethusa* (Bodalski & Burzanska 1970) et *Bupleurum* (Minaeva & al. 1965; Plouvier 1967b; Sobolevskaja & al. 1967).

Les caractères phytochimiques, ajoutés aux 54 caractères précédents (morphologie + anatomie), nous permettent de calculer les  $S_M$  totaux au moyen de 83 caractères.

$Bupl. 1 / Bupl. 2$	= 0.94
$Bupl. 1 / Bupl. 3$	= 0.94
$Bupl. 2 / Bupl. 3$	= 0.96
$Bupl. 1 / B. mesatlanticum$	= 0.53
$Bupl. 2 / B. mesatlanticum$	= 0.54
$Bupl. 3 / B. mesatlanticum$	= 0.52

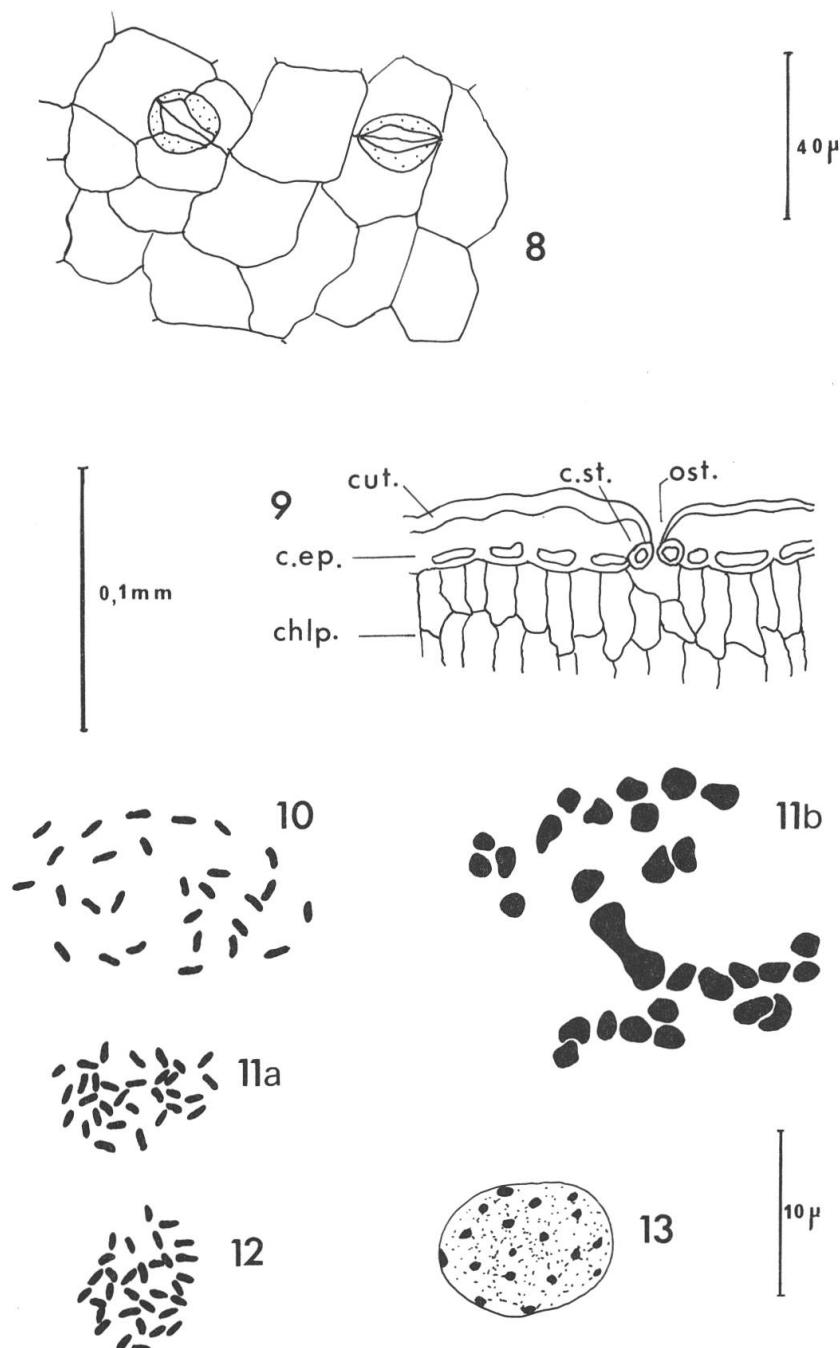


Fig. 8-9. — Anatomie foliaire du "*Bupleurum mairei*" (8 = stomates, selon un travail inédit de Guyot; 9 = coupe épidermique); c.ep. = cellules épidermiques; chlp. = chlorenchyme palissadique; c.st. = cellules stomatiques; cut. = cuticule; ost. = ostiole.

Fig. 10-12. — Plaques chromosomiques: 10, *B. atlanticum* subsp. *atlanticum*, métaphase à  $2n = 28$ ; 11, "*B. mairei*" (a, métaphase à  $2n = 31$ ; b, télophase méiotique à  $n = 15$ ); 12, *B. atlanticum* subsp. *aiouense*, métaphase à  $2n = 32$ .

Fig. 13. — Noyau quiescent du *Bupleurum atlanticum* (sensu lato).

Ces valeurs montrent une "évolution" qui, d'une part tend vers la similitude absolue de *Bupl. 1*, *Bupl. 2* et *Bupl. 3* et d'autre part augmente les distances séparant ces 3 populations du *B. mesatlanticum*.

Ce résultat nous fonde à affirmer l'identité de *Bupl. 2* et *Bupl. 3*, eux-mêmes identiques à *Bupl. 1*, type du *B. mairei*. Si la similitude théorique absolue n'a pas été atteinte, cela est seulement dû au fait que, parmi les 83 données utilisées, certaines, présentant une variation entre les différents échantillons du même taxon, "*B. mairei*", n'ont pas ici valeur de caractère stable. Il s'agit de l'ornementation des bords de la feuille (caractère n° 8), la longueur des feuilles (n° 10), l'ornementation de la tige (n° 12), la taille de la plante (n° 17), le nombre de rayons de l'ombelle principale (n° 20), le nombre de bractées de l'involucré égal à 5 (n° 25), la continuité du liber secondaire de la tige (n° 46) et la présence de canaux extra-costaux des méricarpes (n° 49).

La grande variabilité observée chez le "*B. mairei*" pour des caractères généralement stables dans le genre *Bupleurum* doit être rapprochée du nombre haploïde impair  $n = 15$  que nous avons compté chez *Bupl. 3* (seule récolte de "*B. mairei*" que nous possédions à l'état frais). Ces 2 données laissent supposer pour le "*B. mairei*" une nature hybridogène entre 2 taxons ayant respectivement pour nombre de base 7 et 8.

Les grandes ressemblances morphologiques et anatomiques des exemplaires *Bupl. 1* et *Bupl. 2* de ce taxon respectivement avec les *B. oligactis* et *B. atlanticum* auraient pu laisser supposer, à la suite de Panelatti (1959: 62), qu'il fallait considérer ces 2 espèces comme des parents possibles. Or, si cette éventualité présentait, déjà pour cet auteur, une impossibilité de par l'absence du *B. oligactis* au Maroc,<sup>1</sup> il n'en est pas de même pour le *B. atlanticum* dont l'aire de répartition englobe la vallée du tizi n'Fedghat où se trouve localisé le "*B. mairei*". Il convient à ce propos de noter que des études anatomiques et phytochimiques d'une quarantaine d'échantillons de *B. atlanticum* ont permis de séparer chez cette espèce 2 taxons, subsp. *atlanticum* et subsp. *aiouense* (Cauwet & Carbonnier 1976) qui se distribuent très exactement de part et d'autre de la vallée orientée nord-sud qui mène au tizi n'Fedghat (cf. carte, fig. 14); de plus, les quelques échantillons que nous avons pu fixer suggèrent que le *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* a pour nombre de base  $x = 7$  et le subsp. *aiouense* a pour nombre de base  $x = 8$ . Ces populations (à l'exception d'une seule: la plus occidentale) sont toujours tétraploïdes (cf. Cauwet 1976, 1976a).

Compte tenu du fait que tous les essais de rapprochements entre le "*B. mairei*" et d'autres espèces marocaines ont montré que seule l'affinité avec le *B. atlanticum* méritait d'être retenue, il semble raisonnable de rechercher dans les sous-espèces *aiouense* et *atlanticum* du *B. atlanticum* les parents du "*B. mairei*".

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons entrepris l'étude comparative du *B. mairei* et des populations du *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* et subsp. *aiouense* les plus proches géographiquement du tizi n'Fedghat. Dans cette étude (voir tabl. 2), tous les caractères morphologiques, anatomiques et phytochimiques ont été conservés. Les variations observées chez le "*B. mairei*" étant supposées provenir de sa nature hybridogène, nous avons symbolisé les caractères variables par le signe  $\pm$  et les avons comptés, lors du calcul des  $S_M$ , pour une demi-unité.

---

<sup>1</sup> Le seul échantillon de *B. oligactis* cité jusqu'ici du Maroc étant justement *Bupl. 1* (type *B. mairei*) mal déterminé par Maire.

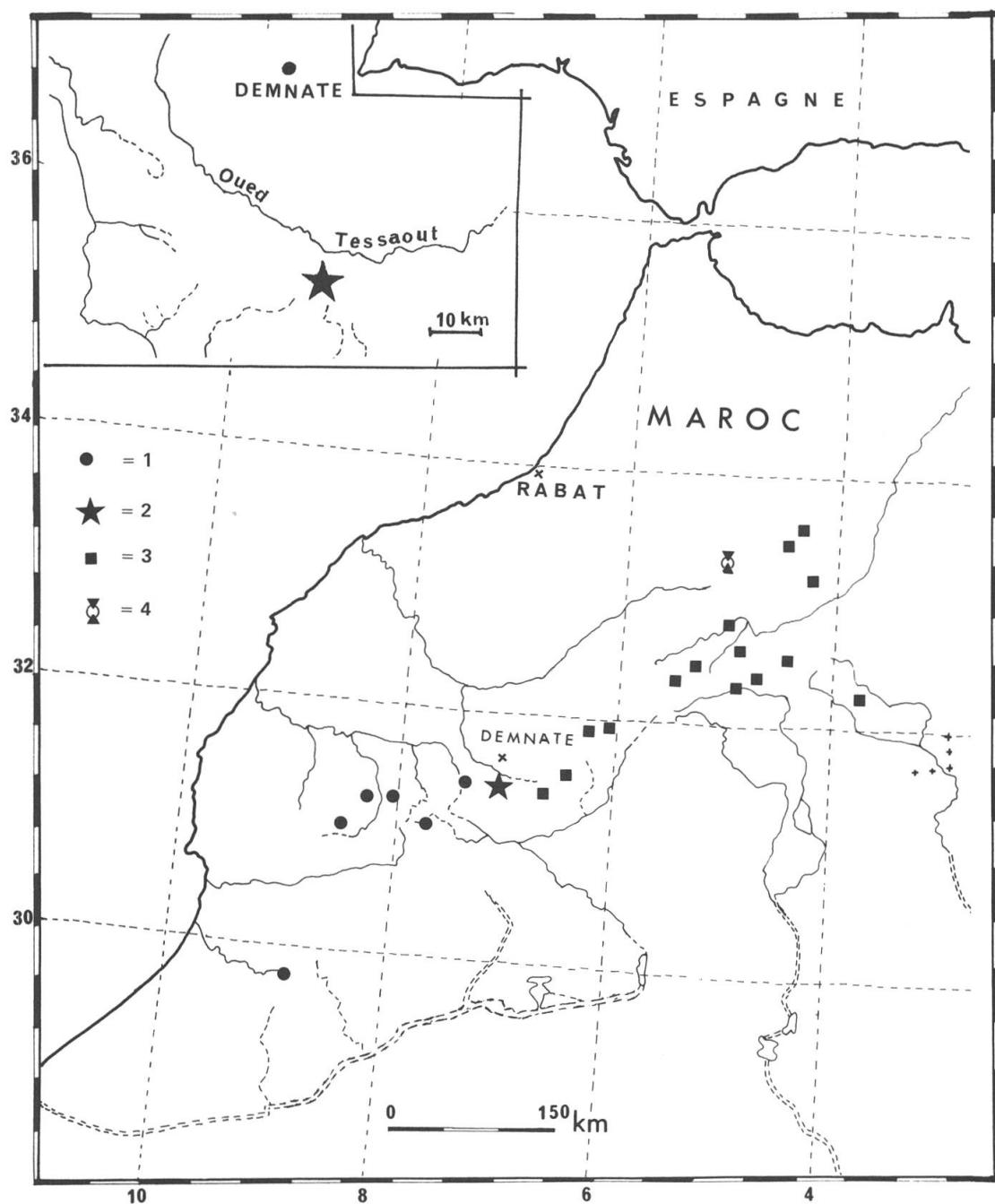


Fig. 14. — Répartition du *Bupleurum atlanticum* Murb. au Maroc. 1 = subsp. *atlanticum*, 2 = subsp. *mairei* (Panel & Vindt) Cauwet & Carbonnier, 3 = subsp. *aiouense* Cauwet. Pour information, le sigle 4 indique la localité du *B. mesatlanticum* correspondant à la récolte C. 72-50.

Il ressort de cette étude comparative que les caractères du "*B. mairei*" sont généralement intermédiaires entre ceux des *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* et subsp. *aiouense*. Il convient toutefois de distinguer plusieurs possibilités.

- Les caractères sont présents chez les 2 parents: en règle générale ceci entraîne la présence du caractère chez l'hybride présumé; toutefois, certains d'entre eux (n°s 8, 17, 25, 46, 49) peuvent varier d'un échantillon à l'autre du "*B. mairei*", ou même en être totalement absents (n°s 57, 60).
- Les caractères sont absents des 2 parents: en principe, ceci entraîne leur absence chez l'hybride. Toutefois le caractère n° 10 peut être observé dans certains individus du "*B. mairei*".
- Les caractères sont présents chez l'un des 2 parents: dans ce cas, chez l'hybride, le caractère est soit absent (n°s 53, 61, 65, 69, 71), soit présent seulement dans certains exemplaires (n° 12), soit encore présent dans toutes les populations (n°s 55, 58, 72).

L'absence de règles simples définissant la distribution des caractères en cas d'hybridation est un phénomène bien connu: de très nombreux travaux (voir p. ex. Dumitrescu & al. 1974) font état de l'existence de multiples combinaisons.

### Discussion

Ainsi les aires géographiques, les nombres chromosomiques et la répartition des caractères nous permettent d'envisager raisonnablement, que le "*B. mairei*" résulte de l'hybridation entre les *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* et subsp. *aiouense*. La nature de cette hybridation et l'époque où elle a pu se produire posent néanmoins un problème.

- Ou bien elle est ancienne et a eu lieu entre le diploïde du *B. atlanticum* subsp. *atlanticum* ( $x = 7, n = 7$ ) encore existant actuellement (Cauwet 1976a) et le diploïde du subsp. *aiouense* ( $x = 8, n = 8$ ) qui n'a pas été retrouvé. Le "*B. mairei*" actuel serait dès lors l'amphidiploïde résultant de cette combinaison.
- Ou bien elle est récente et s'est faite entre 2 taxons (*B. atlanticum* subsp. *atlanticum* et subsp. *aiouense*) préalablement tétraploïdisés; à notre avis, si l'hypothèse de l'hybridation doit être retenue, les positions géographiques respectives des 3 taxons concernés plaident fortement en faveur de cette deuxième possibilité. De même la variabilité de plusieurs caractères morphologiques et anatomiques que l'on observe entre les différents individus du "*B. mairei*" ainsi que l'existence de plaques mitotiques à  $2n = 30, 31$ , et 32 chromosomes argumentent en faveur d'un hybride récent non encore stabilisé.

L'origine du "*B. mairei*" peut toutefois être envisagée autrement. On peut en effet imaginer à partir du diploïde occidental à  $n = 7$  formation du tétraploïde à  $n = 14$  puis passage vers l'est à des populations ayant  $n = 15$  puis  $n = 16$  chromosomes (Cauwet & Carbonnier 1976). Cette hypothèse permet en outre d'expliquer l'existence du *B. atlanticum* subsp. *aiouense* à  $n = 16$ , sans avoir à postuler une forme diploïde ancestrale, inconnue à  $n = 8$ .

### Conclusions

Nous noterons tout d'abord que *Bupl. 1* et *Bupl. 2* ne pouvaient être déterminés correctement qu'au moyen d'études pluridisciplinaires. En effet, la morphologie des fruits et le port général des plantes avaient amené Maire à rattacher *Bupl. 1* au *B. oligactis* et *Bupl. 2* au *B. atlanticum*. Ces 2 types de caractères présentent effectivement de grandes différences entre *Bupl. 1* et *Bupl. 2*. Pourtant l'utilisation de 83 caractères a montré que ces 2 récoltes appartiennent au même taxon, "*B. mairei*", qui lui-même n'a pu être dégagé par Panelatti (1959) qu'au moyen de critères d'anatomie fine. En tout état de cause Maire, n'utilisant que des caractères morphologiques, ne pouvait donc pas aboutir à des déterminations exactes.

Par ailleurs, en ce qui concerne l'origine du "*B. mairei*", les présentes données expérimentales ne permettent pas de choisir entre les 2 hypothèses: hybride ou terme intermédiaire d'une série dysploïde. En effet, dans les 2 cas le *B. mairei* présenterait des caractères variables et intermédiaires entre ceux des deux sous-espèces du *B. atlanticum*, ainsi que nous l'avons observé. Pour donner une réponse définitive, il aurait fallu obtenir des hybrides expérimentaux ou établir et comparer des caryogrammes. Aucune de ces 2 techniques n'a été réalisable: d'un côté la transplantation d'individus vivants aussi bien lors de notre mission de 1969 que de celle de 1972 a toujours échoué; de l'autre, la petite taille des chromosomes ( $\leq 2 \mu\text{m}$ ) ne permet pas une étude suffisamment fine et précise de leur morphologie.

Quelle que soit l'origine du "*B. mairei*", hybride entre deux sous-espèces du *B. atlanticum* ou terme d'une série dysploïde de l'espèce collective *B. atlanticum*, il n'est pas possible de maintenir ce taxon au rang d'espèce. Nous proposons de le ramener au rang de sous-espèce: *B. atlanticum* subsp. *mairei* (Panel. & Vindt) Cauwet & Carbonnier, comb. nova ( $\equiv B. mairei$  Panel. & Vindt in Compt.-Rend. Séances Soc. Sci. Nat. Maroc 24: 192. 1959; holotypus: RAB; isotypus: MPU).

En tenant compte de nos propres observations, la diagnose de ce taxon, légèrement modifiée par rapport à l'originale, se présente désormais comme suit.

Planta perennis suffruticosa, tota glabra, basi ramosa. Caules erecti, ramosi, 20-50 cm longi, costis prominentibus verrucosis ornati. Folia inferiora linearia 2.5-9 cm longa, 2-4.5 mm lata, rigida, nervis 5-9 in facie inferiore prominulis, in acumen breve subito attenuata, marginibus cartilagineis verrucoso-scabrida; folia superiora conformia sed reducta. Umbellae radii 3-5 (rarius 6), tenues, inequales, 0.5-4.5 cm longi; involucri phylla 3-5 lanceolato-linearia, acuta, 1-4 mm longa. Umbellulae 2-8-florae; involucelli phylla lanceolata, 1 mm longa. Pedicelli fructiferi involucellum aequantes vel paulo superantes. Fructus maturi 3-4 mm longi. Vascula foliorum cum epidermis de faciei superioris sclerenchymate conjuncta. Mericarpiorum costae vittis praeditae aut destitutae.

### Remerciements

La récolte du *Bupleurum mairei* dans la vallée menant au tizi n'Fedghat, particulièrement difficile d'accès, nous a été grandement facilitée par M. El Khannoussi (ingénieur des eaux et forêts, chef de la subdivision de Demnate) et l'ensemble du personnel de son service. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de notre gratitude. Nous remercions MM. V. Plouvier (Muséum d'histoire naturelle de Paris)

et J. B. Harborne (Université de Reading) pour les échantillons de flavonoïdes qu'ils ont bien voulu nous donner. MM. les professeurs Sauvage (Institut de botanique de Montpellier) et Msougar (directeur de l'Institut scientifique chérifien de Rabat) ont mis à notre entière disposition les échantillons de l'herbier Maire. Qu'ils en soient respectueusement remerciés ainsi que MM. Granel de Solignac et Mathez qui n'ont jamais ménagé ni leur temps ni leur peine pour nous apporter une aide aussi compétente que dévouée et amicale.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bodalski, T. & Z. Burzanska (1970). Flavonoid compounds in *Aethusa cynapium* herb. *Acta Polon. Pharm.* 27/2: 149-154.
- Boissier, E. (1856). *Diagnoses plantarum novarum praesertim orientalium series secunda*, fasc. 2. Lipsiae.
- Cauwet, A. M. (1970). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. Thèse, Montpellier.
- (1976). Le genre *Bupleurum* dans la partie occidentale du bassin méditerranéen. In: La flore du bassin méditerranéen: essai de systématique synthétique. *Colloques internationaux du C.N.R.S.* 235: 67-89.
  - (1976a). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. IV. Espèces marocaines. *Bull. Soc. Bot. France* 122: 371-384.
  - & J. Carbonnier (1976). Etude biosystématique du complexe *Bupleurum atlanticum* Murb. emend. Cauwet et Carbonnier en Afrique du Nord; mise en évidence de nouvelles sous-espèces. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* (sous presse).
- Dijkonova, L. N. (1960). Extraction d'un glycoside de flavone des feuilles de *Bupleurum aureum* et son étude chimique [en russe]. *Aptecnoe Delo* 9/6: 12-15.
- Dumitrescu, M., M. Couderc-le-Vaillant & R. Gorenflo (1974). Preuve biochimiques de l'origine hybride du *Crupina intermedia* Briq. et Cavill. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 278: 863-865.
- Guyot, M. (1966). Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 244-273.
- Hegnauer, R. (1973). *Chemotaxonomie der Pflanzen* 6. Basel & Stuttgart.
- Litardière, E. de & R. Maire (1930). Contribution à l'étude de la flore du Maroc. Fasc. 2. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc* 26.
- Minaeva, V. G., T. A. Volhonskaja & A. G. Valutskaja (1965). Etude comparée de la composition en flavonoïdes de quelques espèces sibériennes de *Bupleurum* [en russe]. *Rasitel'n. Resursy* 1: 233-235.
- Murbeck, S. (1905). Contribution à la Flore du nord-ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie, deuxième série. *Acta Univ. Lund*, sect. 2, ser. 2, 1/4.
- Panelatti, J. (1959). Contribution à l'étude anatomique du genre *Bupleurum* L. au Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, Sér. Bot.* 15.
- & J. Vindt (1959). Un nouvel endémique marocain du Haut-Atlas. *Compt.-Rend. Séances Soc. Sci. Nat. Maroc* 24: 192-193.
- Plouvier, V. (1967a). Recherche d'hétérosides flavoniques chez quelques *Fraxinus*, *Tilia* et plantes diverses; nouvelles espèces à rhoïfolibe, linarine, diosmine, hespéridine, kaempféritrine. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 265: 1647-1650.
- (1967b). Sur un flavonoloside isolé du *Rhodotypus kerrioides* Sieb. et Zucc. (Rosacée). Présence de narcissine, linarine, diosmine dans diverses espèces. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 145-148.
- Pomel, A. (1874). *Nouveaux matériaux pour la flore Atlantique*. Paris.

Rabaté, M. J. (1930). Sur la présence de rutosides dans les tiges foliées du Bupleurum falcatum L. *Bull. Soc. Chim. Biol.* 12: 974-977.

Sobolevskaja, K. A., T. A. Volhonskaja & V. G. Minaeva (1967). Bupleurum de la Sibérie occidentale en tant que source de bioflavonoïdes [en russe]. In: *Polez. Rast. Prir. Flory Sib.*: 92-99. Novosibirsk.

Sokal, R. R. & P. H. A. Sneath (1963). *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco.

