

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 44 (1989)
Heft: 1

Artikel: Contribution à l'étude biosystématique du *Plantago atrata* Hoppe
Autor: Cartier, Delphine
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879614>

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: 24.04.2026

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

Contribution à l'étude biosystématique du *Plantago atrata* Hoppe

DELPHINE CARTIER

RÉSUMÉ

CARTIER, D. (1989). Contribution à l'étude biosystématique du *Plantago atrata* Hoppe. *Candollea* 44: 249-256. En français, résumés français et anglais.

Le *P. atrata* Hoppe s.l. constitue une espèce eurasiatique très largement répandue. Il présente un complexe polyploïde formé de 3 races chromosomiques se répartissant ainsi: subsp. *atrata*: $2x = 12$ et $4x = 24$; subsp. *fuscescens*: $6x = 36$; subsp. *saxatilis* et subsp. *spadicea*: $2x = 12$ et $4x = 24$ chromosomes. Le caryogramme et l'idiogramme du subsp. *atrata* récolté en France ont été réalisés. En outre, on a pu noter quelques différences avec ceux observés sur des plantes provenant des Dinarides centrales et du Nord de l'Iran ce qui prouverait une légère différenciation entre ces diverses populations. Les populations ayant un même nombre chromosomique ou des nombres différents ne montrent pas de barrière stricte de stérilité puisque des échanges géniques sont encore possibles. Le subsp. *fuscescens* est considéré d'après son nombre chromosomique élevé, son aire de distribution réduite, comme un apoenémique.

ABSTRACT

CARTIER, D. (1989). Contribution to a biosystematic study of *Plantago atrata* Hoppe. *Candollea* 44: 249-256. In French, French and English abstracts.

P. atrata Hoppe s.l. is an eurasiatic species very greatly spread. It shows a polyploid complex composed of three chromosomic races: subsp. *atrata*: $2x = 12$ and $4x = 24$; subsp. *fuscescens*: $6x = 36$; subsp. *saxatilis* and subsp. *spadicea*: $2x = 12$ and $4x = 24$ chromosomes. The caryogram and the idiogram of the subsp. *atrata* collected in France were carried out. Moreover, some differences were observed on plants from central Dinarides and the North of Iran. This proves a little differentiation between these various populations. Populations with the same or different chromosomes number do not show reproductive barrier because genic exchanges are possible. The subsp. *fuscescens* with its high chromosome number, its little area of distribution, is considered like an apoenemic.

Dans la section *Oreades* Decne du genre *Plantago* le *P. atrata* Hoppe = *P. montana* Lam. constitue une espèce eurasiatique largement répandue de l'étage montagnard à subalpin. Son aire de répartition s'étend des Alpes aux chaînes de l'Iran en passant vers le Nord par les massifs du Jura, des Sudètes, des Tatras, des Carpathes et vers le Sud par les massifs de l'Apennin, les chaînes de la péninsule balkanique et du Caucase.

Dans la monographie des Plantaginacées, PILGER (1937) distingue chez le *P. atrata*, quatre sous-espèces dont deux européennes et deux autres asiatiques.

A partir de données de la cytotaxonomie et de la cytogénétique, il sera tenté de retracer la phylogénie de ces quatre taxons.

Répartition géographique des quatre taxons

Le subsp. *atrata* Pilger nova comb. = *P. atrata* Hoppe s. st. est répandu dans toutes les chaînes européennes citées précédemment. En outre, WILLKOMM & LANGE (1870) dans le Prodrôme



Fig. 1. — Répartition géographique des différentes races chromosomiques du *P. atrata* s.l. Un point peut représenter plusieurs populations.
Populations 2x comptées par l'auteur (○); par d'autres auteurs (●). Populations 4x comptées par l'auteur (□); par d'autres auteurs (■). Populations 6x comptées par l'auteur (△).

de la Flore d'Espagne le signalent dans les Pyrénées catalanes et aragonaises mais on peut se demander s'il ne s'agit pas là, d'une confusion avec une espèce voisine, le *P. monosperma* Pourr.

Le subsp. *fuscescens* (Jord.) Pilger possède une aire relativement réduite au Sud des Alpes occidentales, c'est-à-dire dans les Alpes-Maritimes, l'Est des Hautes-Alpes, les Alpes de Haute Provence, les Alpes ligures et judikariques.

Le subsp. *saxatilis* (Marsh. Bieb.) Pilger, est largement distribué dans les montagnes du Caucase, de Ciscaucasie et de Transcaucasie jusqu'aux chaînes du Nord de l'Iran.

Le subsp. *spadicea* (Wallr.) Pilger présente une partie de son aire de distribution sympatrique avec le taxon précédent mais elle s'étend au Kurdistan, au Luristan et au Sud de l'Iran.

D'après PATZAK & RECHINGER (1965) in *Flora iranica*, cette sous-espèce se rencontrerait aussi à l'Ouest du Pakistan.

Résultats caryologiques

Le complexe du *P. atrata* comporte 3 races chromosomiques: $2n = 2x = 12$, $2n = 4x = 24$ et $2n = 6x = 36$ chromosomes.

D'après tous les résultats obtenus soit dans la bibliographie soit par nous-même (fig. 1 et tab. 1) on peut noter que les diploïdes comme les tétraploïdes se rencontrent à la fois en Europe et en Asie.

En Europe, les diploïdes sont présents essentiellement dans toutes les Alpes (13 stations) bien que les comptages manquent dans la partie orientale de la chaîne. Ils sont absents des massifs européens du Nord de l'aire alors qu'on les retrouve de temps en temps dans la partie sud, comme dans les Dinarides centrales (2 stations: massifs de Bjelasnica et de Maglic); en Macédoine yougoslave et en Bulgarie ils sont en mélange avec des tétraploïdes dans deux stations.

Cependant, CZAPSKA-DZIEKANOWSKA (1964) en comparant la taille des cellules stomatiques et celle des grains de pollen sur des échantillons provenant d'une station des Sudètes dont le nombre chromosomique est inconnu, avec celles obtenues sur des tétraploïdes des Tatras et des

2n = 12	Suisse Suisse (Alpes)	Brienzer Rothern Bourg Saint-Pierre, 1600 m Oberengadine, Alv, 2500 m	LARSEN, 1954 CARTIER, 1973 CARTIER, non publié	
	Italie Italie (Alpes)	Col du Grand Saint-Bernard, 2500 m Monte Baldo, 1600 m	RAHN, 1966 CARTIER, 1973	
	France France (Alpes)	Alpes de Haute-Savoie Vercors, Isère, 1950 m Col de Lus-la-Croix Haute, Isère, 1600 m Pic de Gleize, Hautes-Alpes, 1900 m Bessans, Savoie, 1800 m Val d'Isère, Savoie, 2200 m Col de Balme, Haute-Savoie, 2100 m	GADELLA & KLIPHUIS, 1970 CARTIER, 1963, 1973 CARTIER, 1973 CARTIER, 1973 CARTIER, 1973 CARTIER, 1973 CARTIER, non publié	
	Yougoslavie	Macédoine, Monte Jakupica, 2100 m Macédoine, Monte Galicica, 1800 m Massif de Bjelasnica, Bosnie, 1650 m Massif de Maglic, Prijedor, Bosnie, 1700 m	SOPOVA & RIZOVA, 1973 SOPOVA & RIZOVA, 1973 CARTIER, non publié CARTIER, non publié	
	URSS	Azerbaïdjan, Chemahka, 1700 m	CARTIER, 1973	
	Bulgarie	Sinanica, Mont Pirin	KOZUHAROV & PETROVA, 1974	
	Iran	Massif de l'Elbourz, Mont Ghatoun Barga, 2700 m	LESSANI & CHARIAT-PANAHI, 1979	
	2n = 24 + 0-1B-2B	URSS	Région alpine du Caucase central Géorgie, chaîne du Caucase, Kasbeki, 2400 m; Bakouriani, 2100 m Arménie, bords du Lac Sevan, 2100 m; Mont Aragatz, 2300 m Daghestan, entre Vedem et And; Arménie, région d'Abovianck, Djraber; Géorgie, près de Kasbeki, vallée du Terek	SOKOLOVSKAIA & STRELKOVA, 1948 CARTIER, 1973 CARTIER, 1973
		Pologne	Monts Tatra Monts Polske Tatry	ZEMCKOVA, 1977 CZAPSKA, 1959, 1964 HOLUB, MESICEK & JAVURKOVA, 1971
		Tchécoslovaquie	Slovaquie, Cervené Vrchy Moravie, Mont Hruby Jesanik	HOLUB, MESICEK & JAVURKOVA, 1971
		Yougoslavie	Macédoine, Monte Jakupica, 2200 m Macédoine, Monte Bistra, 1600 m	SOPOVA & RIZOVA, 1973 CARTIER, non publié
		Bulgarie	Sinanica, Mont Pirin	KOZUHAROV & PETROVA, 1974
Italie		Abruzzes, Massif Pizzo di Sivo, 2000 m	CARTIER, 1982	
Roumanie		Sinaia, Monte bucegi, env. du refuge de Babele, 2100 m	CARTIER, non publié	
Iran		Kandevan, 2500 m	CARTIER, non publié	
2n = 36		France (Alpes)	Queyras, Hautes-Alpes, 1700 m Massif de l'Aution, Alpes-Maritimes, 1800 m; Bas du Mont Viso, Hautes-Alpes, 2000 m	CARTIER, 1963-1965 CARTIER, 1973
		Italie (Alpes)	Environs du Col de Nava, 1300 m Monte Gray, Alpes de Ligurie, 1900 m	CARTIER, 1973 CARTIER, non publié

Tableau 1. — Données bibliographiques concernant les nombres chromosomiques du *P. atrata* s.l. provenant de populations naturelles connues

diploïdes des Alpes françaises, émet l'hypothèse qu'il s'agirait plutôt de plantes diploïdes. Ce serait la seule localité où des diploïdes se rencontreraient au Nord de l'aire.

En Asie, on trouve assez rarement les diploïdes. On peut supposer que les comptages n'y sont peut-être pas assez nombreux.

Les deux stations connues jusqu'à maintenant sont celles mentionnées dans le massif de l'Elbourz à 2700 m (vallée de Lâr) par LESSANI & CHARIAT-PANAHI (1979) et par nous-même (1973) en Azerbaïdjan soviétique à Chemahka aux environs de 1700 m (tab. 1).

Du point de vue taxonomique, les populations européennes se rapportent au subsp. *atrata* tandis que celles d'Asie au subsp. *saxatilis*.

Les tétraploïdes se rencontrent eux aussi tant en Europe qu'en Asie.

En Europe, ils sont toujours absents des Alpes mais occupent toutes les chaînes qui gravitent autour de celles-ci à savoir les Tatras (4 stations), les Carpathes (1 station), l'Apennin (1 station), la Macédoine yougoslave (3 stations) et la Bulgarie (1 station) (tab. 1).

Toutes les populations étudiées ont été rapportées au subsp. *atrata*. En Asie, les tétraploïdes sont connus dans toute la chaîne du Caucase s'étendant dans les républiques d'Arménie, de Géorgie et du Daghestan. Enfin, dans le massif de l'Elbourz, dans une station du Kandevan en Iran nous avons compté aussi 24 chromosomes (tab. 1).

Dans cette partie de l'aire de distribution de l'espèce, les échantillons doivent appartenir soit au subsp. *saxatilis* soit au subsp. *spadicea*. Le plus souvent, on indique seulement qu'il s'agit de *P. atrata* s.l. En ce qui concerne les échantillons étudiés par le présent auteur, ceux-ci se rapportent au subsp. *saxatilis*.

La race hexaploïde possède une aire cantonnée aux Alpes méridionales franco-italiennes (5 stations). Elle correspond au subsp. *fuscescens* (tab. 1).

En résumé, les nombres chromosomiques se répartissent ainsi:

subsp. <i>atrata</i> : 2x-4x	
subsp. <i>fuscescens</i> : 6x	
subsp. <i>saxatilis</i>	} 2x-4x
subsp. <i>spadicea</i>	

Le caryogramme et l'idiogramme du *P. atrata* ont été effectués sur des échantillons provenant du Vercors dans les Préalpes (fig. 2, 2A, 3; tab. 2). D'après ces figures on note, par ordre de décroissance, 4 paires chromosomiques métacentriques dont la plus petite est satellifère, puis une paire submétacentrique satellifère et, enfin une paire subtélocentrique.

La formule chromosomique est (par ordre de grandeur décroissante des chromosomes) la suivante:

$$2n = 2x = 8 \text{ m (dont 2 sat.)} + 2 \text{ sm-sat.} + 2 \text{ st}$$

Il faut noter que ce schéma n'est pas toujours constant d'un individu à l'autre. Il arrive que des translocations se manifestent et l'on observe alors des paires non homologues.

Dans le massif de Bjelasnica (Dinarides centrales), *P. atrata* semble montrer un idiogramme légèrement différent, marquant ainsi une différenciation par rapport à la population française étudiée. Les 4 premières paires chromosomiques sont de type métacentrique mais sans satellite. Par contre, les deux dernières paires (sm et m) sont satellifères. La grande différence entre les caryotypes des plantes du Vercors et celles de Bjelasnica porte sur la dernière paire qui est dans le premier cas subtélocentrique et dans le second métacentrique et satellifère. Des translocations peuvent être observées dans des individus différents ainsi que dans des cellules d'un même méristème radicaire. Ceci a empêché de tracer un idiogramme sûr et de donner la formule chromosomique.

Une coloration différentielle au Giemsa mettrait sans doute en évidence les zones fragiles des chromosomes sujets à translocations.

Il n'a pas été possible de tracer l'idiogramme du *P. saxatilis* diploïde, le matériel disponible n'étant pas suffisant. Cependant les quelques observations effectuées sur du matériel iranien

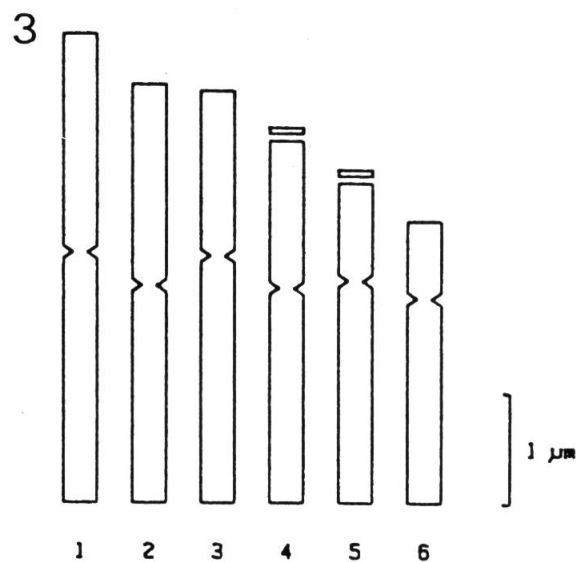
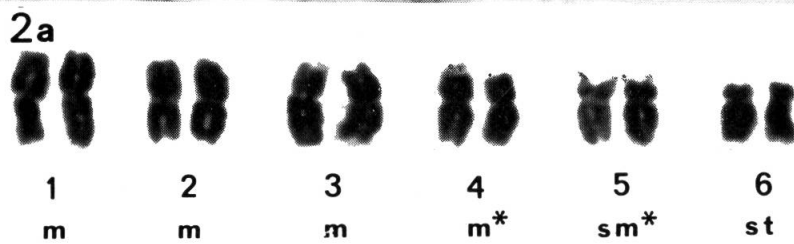
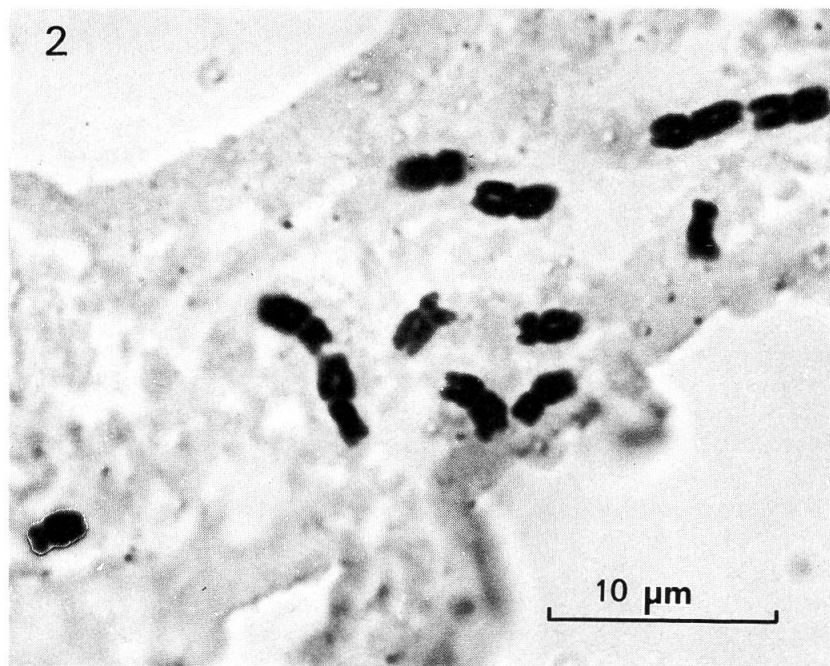


Fig. 2 et 2a. — Plaque métaphasique du *P. atrata* des Préalpes du Vercors et caryogramme correspondant. Les astérisques indiquent les paires chromosomiques satellifères.

Fig. 3. — Idiogramme du *P. atrata* des Préalpes du Vercors.

Paire N°	Longueur du bras long	Longueur du bras court	Longueurs		Rapport BL/BC	Indice centro-métrique	Type chromosomique
			totale	relative			
1	2.18 (0.118)	1.98 (0.045)	4.16	211.02	1.10	47.50	m
2	1.93 (0.076)	1.76 (0.056)	3.69	187.39	1.09	47.75	m
3	2.21 (0.132)	1.41 (0.046)	3.62	183.68	1.57	39.06	m
4	1.85 (0.084)	1.24 (0.039)	3.09	156.88	1.48	40.27	m-sat
5	1.98 (0.096)	0.79 (0.042)	2.77	140.75	2.55	28.49	sm-sat
6	1.78 (0.080)	0.59 (0.053)	2.37	120.28	3.09	24.91	st

Tableau 2. — Données morphométriques en μm des chromosomes du *P. atrata* 2x du Vercors, l'erreur standard est entre parenthèses.

permettent de penser que les chromosomes présentent les mêmes caractéristiques que ceux de la population étudiée des Dinarides ce qui pourrait éventuellement suggérer leur plus grande parenté.

Quant aux taxons tétraploïdes une étude précise n'a pas encore été entreprise. En 1973, nous avons publié que le subsp. *saxatilis* 4x du Caucase arménien montrait deux paires de chromosomes satellifères, une paire submétacentrique et une paire métacentrique. C'est justement ce qui a été trouvé chez le cytotype 2x asiatique. Chez le subsp. *spadicea* 4x également du Caucase arménien, les deux paires chromosomiques satellifères décélées sont l'une métacentrique, l'autre métacentrique à constriction secondaire. Il conviendrait de multiplier les observations pour préciser davantage le caryotype de ces taxons. Toutefois, on peut se demander s'il n'existe pas d'autres chromosomes satellifères et de quel type sont-ils? Ces renseignements aideraient à mieux connaître la nature de la polyploïdie dans ce complexe.

Origine des différents taxons

Des croisements expérimentaux ont été réalisés entre les différents taxons (CARTIER, 1973) pour tenter d'établir les liens existant entre eux.

Rappelons ici que tous les croisements effectués entre taxons à nombre de chromosomes identiques (soit 2x soit 4x) ont fourni des graines à un taux égal à celui obtenu en fécondations libres. Ces graines germent en donnant une F1 dont tous les individus sont fertiles et dont la méiose est tout à fait régulière. Tous ces résultats sont en faveur d'une grande parenté entre les différents taxons.

Les croisements réalisés entre taxons à nombre de chromosomes différents ont pour la plupart échoué. Cependant, des essais effectués entre le subsp. *saxatilis* tétraploïde et le subsp. *fuscescens* hexaploïde ont permis d'obtenir deux hybrides pentaploïdes.

De cette expérimentation, on peut conclure qu'il existe une barrière de stérilité entre taxons à nombre chromosomique différent mais cette barrière n'est pas stricte et ceci renforce l'idée de la parenté des divers génomes.

Actuellement les taxons diploïdes ne subsistent qu'aux deux extrémités de l'aire de distribution ainsi que dans quelques massifs au sud de celle-ci (Dinarides centrales et Mont Pirin en Bulgarie).

D'après CZAPSKA-DZIEKANOWSKA (1964), *P. atrata* est considéré comme une espèce d'origine alpine. Elle aurait migré vers l'Est en atteignant les différents massifs satellites des Alpes où elle n'aurait pas trouvé les conditions nécessaires à sa survie (sauf peut-être dans les Sudètes où *P. atrata* est signalé comme rare) mais le doublement du nombre de chromosomes, en relation avec les bouleversements géologiques du quaternaire, aurait permis l'installation des tétraploïdes ainsi formés.

On peut penser qu'un processus identique s'est passé en Asie à savoir la possibilité d'un passage des diploïdes asiatiques vers les Balkans ce qui laisse supposer un second centre ou peut-être un centre primaire de différenciation. Une microspéciation entre 2x occidentaux et orientaux a peut-être consisté en mutations géniques, en changements structuraux peu prononcés dans ce cas, puisque les idiogrammes ne semblent pas présenter beaucoup de différences.

La différenciation morphologique entre 2x et 4x est faible.

Les tétraploïdes européens et asiatiques seraient-ils d'origine allo ou autopolyploïde? Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble difficile de répondre à cette question. Comme il l'a été signalé plus haut, une étude fine des caryogrammes par exemple, pourrait aider à trouver une réponse. Le déroulement de leur méiose étant tout à fait régulier on peut se demander s'il s'agit d'autopolyploïdes complètement diploïdisés ou bien d'allopolyplloïdes. Cette dernière hypothèse n'est pas très satisfaisante car les génomes des diverses populations ne semblent pas très différents, donc la formation de polyvalents devrait être encore possible.

En ce qui concerne le subsp. *fuscescens* à $2n = 6x = 36$ chromosomes, dont l'aire de répartition est assez limitée, on peut supposer qu'à la faveur de brassages de flores, il serait issu d'un croisement entre un individu tétraploïde de l'Apennin par exemple et un diploïde des Alpes. L'hybride triploïde obtenu aurait ensuite doublé son stock chromosomique pour former un taxon hexaploïde fertile.

Du fait de son aire de répartition réduite, de son haut niveau de polyploïdie, il est probablement d'origine récente et représente un endémique des Alpes franco-italiennes méridionales. Comme il a pris naissance dans une région déterminée, par polyploïdisation à partir de taxons $2x$ et $4x$ (c'est-à-dire à nombre chromosomique inférieur au sien) très largement répandus dans les contrées voisines, il s'agit donc d'un apoendémique selon la terminologie de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961).

Ainsi, *P. atrata* s.l. présente un complexe polyploïde très largement répandu sur le continent eurasiatique.

Les différentes populations d'un même niveau de ploïdie montrent une différenciation morphologique et parfois caryologique qui n'empêche pas la possibilité de croisements entre elles.

Quant à celles de niveau de ploïdie différent, les barrières de stérilité ne sont pas encore complètement formées puisque des échanges géniques sont possibles. On peut donc dire que le complexe du *P. atrata* s.l. comporte d'une part des taxons très anciens (reliques diploïdes) et d'autre part des taxons polyploïdes beaucoup plus récents en voie d'extension.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLAISE, S. & D. CARTIER (1982). Notes caryologiques à propos de quelques espèces récoltées dans l'Apennin central. *Inf. Bot. Ital.* 14: 221-224.
- CARTIER, D. (1963). Etude caryologique des différentes sous-espèces du *Plantago atrata* Hoppe. *C. R. Acad. Sci. Paris* 256: 2900-2902.
- CARTIER, D. (1965). Caryologie des Plantains de la Section Oreades Decne. *C.R. Acad. Sci. Paris* 261: 4475-4478.
- CARTIER, D. (1973). Etude biosystématique de quelques espèces du genre *Plantago* (Tourn.) L. IV. La Section Oreades Decne. *Rev. Gén. Bot.* 80: 129-149.
- CZAPSKA, D. (1959). Cytological and morphological studies in *Plantago media* L. and others species of the genus *Plantago*. *Acta Soc. Bot. Polon.* 28: 129-142.
- CZAPSKA-DZIEKANOWSKA, D. (1964). Cytotaxonomic studies in *Plantago atrata* Hoppe var. *carpatica* Pilger. *Acta Biol. Cracoviensia, ser. Bot. Polon.* 7: 163-170.
- FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1961). Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 71: 384-408.
- GADELLA, TH. W. J. & E. KLIPHUIS (1970). Chromosome studies in some flowering plants collected in the French Alps (Haute-Savoie). *Rev. Gen. Bot.* 77: 487-497.
- HOLUB, J., J. MESICEK & V. JAVURKOVA (1971). Annotated chromosome counts of Czechoslovak plants (16-30) (Materials for Flora CSSR-2). *Folia Geobot. Phytotax., Praha* 6: 179-214.
- KOZUHAROV, S. I. & A. V. PETROVA (1974). IOPB chromosome number reports XLIV. *Taxon* 23: 373-380.
- LARSEN, K. (1954). Chromosome numbers of some European flowering plants. *Bot. Tidsskr.* 50: 163-184.
- LESSANI, H. & SANEI CHARIAT-PANAHI (1979). IOPB chromosome number reports LXV. *Taxon* 28: 635-636.
- PATZAK, A. & K. H. RECHINGER (1965). Plantaginaceae. In: *Flora iranica*: 8-9.
- PILGER, R. (1937). Plantaginaceae. In: *Das Pflanzenreich Regni Vegetabilis Conspectus, Leipzig* 269: 1-466.
- RAHN, K. (1966). IOPB chromosome number reports VI. *Taxon* 15: 117-128.
- SOPOVA, M. & M. RIZOVA (1973). Chromosome number and Karyotype study in nine species of *Plantago*. *Privodno-Mat. Fak. Univ. Skopje, God. Zlov., Biol. Yugosl.* 38: 237-251.
- SOKOLOVSKAIA, A. P. & O. STRELKOVA (1948). Répartition géographique des polyploïdes. III. Etude de la Flore alpine du Caucase central (en russe). *Lettres Sav. Inst. Péd. Herzen* 66: 195-216.

WILLKOMM, M. & J. LANGE (1870). *Prodromus Florae Hispanica*. Stuttgartiae 2: 349-361.

ZEMCKOVA, E. A. (1977). Karyological studies of some species of *Plantago* L. (Plantaginaceae). *Bot. Zurn. SSSR* 62: 1301-1305 (en russe).