

Le narcissse des Glénan et ses cousins ibériques

Sylvie MAGNANON, Frédéric BIORET,
Vincent BOULLET, Stéphane BUORD,
Henri et Michèle COUDERC, Marc GODEAU
et Jean-Yves MONNAT

Le narcissse des Glénan est-il vraiment unique au monde ? Cet article rassemble les principales conclusions d'une série d'études récentes portant sur les comparaisons d'ordre écologique, morphobiométrique, biologique et cyto-génétique entre les populations de narcissse des Glénan et celles de Galice et du nord du Portugal.

Considéré depuis plus d'un siècle par certains auteurs comme endémique de l'archipel des Glénan (Finistère, France), le narcissse des Glénan a également été assimilé par d'autres auteurs aux *Narcissus triandrus* du nord-ouest de la péninsule ibérique.

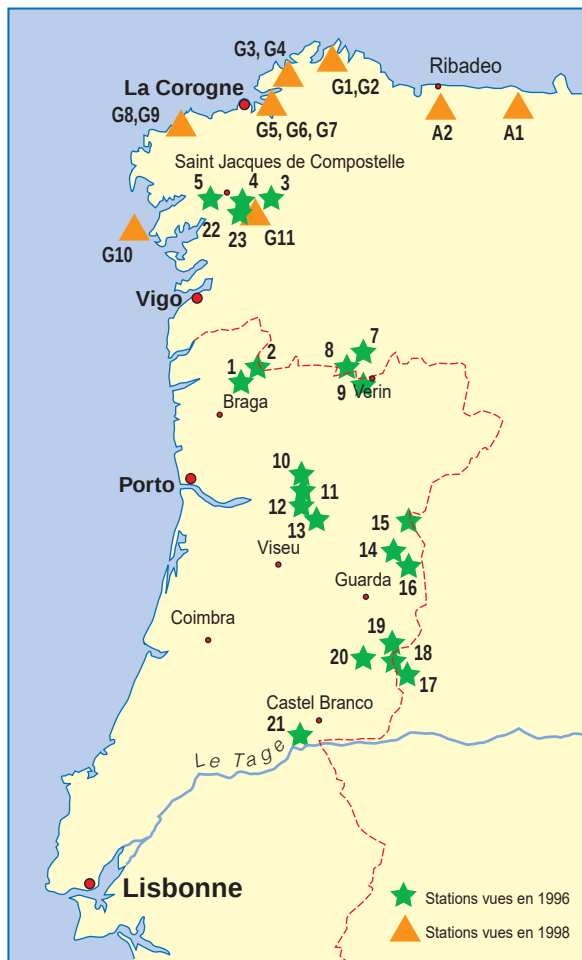
Si la littérature traitant des relations entre le narcissse des Glénan et les narcissses ibériques est particulièrement abondante, elle concerne souvent en priorité les aspects nomenclaturaux, en se référant généralement (hormis dans certains travaux anciens comme ceux de H. des Abbayes ou de A. Fernandes) à des études scientifiques partielles voire très approximatives. Ainsi, les analyses comparatives des narcissses bretons et ibériques ont jusqu'ici pris en compte des critères morphologiques souvent très variables. Peu d'analyses génétiques ont été effectuées. Aucune comparaison d'ordre écologique, biologique, phytosociologique n'a été faite.

Une équipe pluridisciplinaire à l'ouvrage

En outre, jamais aucune équipe scientifique pluridisciplinaire n'avait encore, jusqu'à 1996, abordé le sujet par une étude systématique et comparative des narcissses français et ibériques dans leurs stations

respectives, selon des principes d'observation et de mesures identiques. C'est à l'initiative de la réserve naturelle qui a notamment recherché les moyens auprès du Ministère chargé de l'environnement et du Conseil général du Finistère, afin d'examiner le degré d'affinité entre le narcissse des Glénan et les narcissses de la péninsule ibérique, qu'une équipe française associant les Conservatoires Botaniques Nationaux de Brest et de Bailleul ainsi que les Universités de Bretagne Occidentale et de Nantes a effectué deux missions en Galice et au Portugal du 13 au 18 mars 1996, puis du 19 au 21 mars 1998, afin d'y étudier les narcissses du groupe *triandrus* sous les angles morphologiques, écologiques et phytosociologiques. Ces deux missions s'inscrivaient dans le cadre d'un programme de recherche sur la valeur taxonomique du narcissse des Glénan, programme engagé depuis 1984 par le Conservatoire Botanique National de Brest et la Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne, Bretagne Vivante-SEPNB. A cette équipe, et afin de compléter les études de terrain, ont été associés deux chercheurs du laboratoire de biologie végétale du Muséum National d'Histoire Naturelle chargés de préciser d'éventuelles différences concernant la biologie de la reproduction et la cytogénétique des narcissses ibériques et bretons.

Sont présentés ici, après un bilan des connaissances concernant les narcissses



bretons et ibériques du groupe *triandrus*, les principaux résultats et conclusions des travaux menés par cette équipe pluridisciplinaire.

Une identité difficile à établir

La nomenclature des *Narcissus* du groupe *triandrus* a toujours été très complexe et a fait l'objet de nombreuses polémiques, de la fin du XIX^{ème} au début du XX^{ème} siècle, tant pour la population des Glénan (découverte en 1803 par Bonnemaison) que pour celles de la péninsule ibérique. Ainsi, les discussions taxonomiques ont toujours été alimentées par la question du degré d'affinité entre les narcisses bretons et les narcisses ibériques.

Le tableau de la page 21 dresse un rapide bilan des différentes dénominations recueillies dans la littérature.

Répartition géographique

Certains auteurs, comme E. Gadeceau ou A. Chevallier au début du XX^{ème} siècle, remarquant une grande similitude entre les narcisses bretons et ibériques, ont pensé que le narciss des Glénan venait s'ajouter à la série d'espèces lusitaniennes présentes de manière disjointe dans le Massif armoricain, telles *Erica lusitanica*, *Eryngium viviparum*, *Lithodora prostrata*, *Cistus hirsutus*...

Plus tard, A. Barra Lazarro et G. Lopez-Gonzalez, se ralliant à A. Fernandes, ont considéré que la distinction entre le narciss des Glénan et les narcisses ibériques existait bien, mais que le narciss des Glénan n'était qu'une variété à fleurs plus grandes du *Narcissus triandrus* du nord-ouest de l'Espagne. Si l'on s'en tient à la conception de *Flora europaea* (D.A. Webb), le narciss des Glénan est aujourd'hui considéré comme une endémique armoricaine.

En ce qui concerne les narcisses ibériques, Fernandes a mis en évidence, en 1951,



En haut, stations de narcissus gr. triandrus visitées en 1996 et en 1998 (Galice et Portugal) ; en bas carte de la Péninsule ibérique, montrant la répartition de *N. triandrus* var. *concolor* (Haw.) Baker et *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker. (d'après Fernandes)

Narcisse des Glénan	Narcisses ibériques
Successivement nommé : <i>Queltia capax</i> (Salisb.), <i>Narcissus capax</i> (Roemer & Schultes), <i>Assaracus capax</i> (Haworth), <i>Ganymedes capax</i> (Herbert), <i>Ajax capax</i> (Roemer), puis <i>Narcissus calathinus</i> L. , <i>Narcissus reflexus</i> Brot. (décrit dans les environs de Porto), <i>Narcissus reflexus</i> Lois. (en considérant que la plante des Glénan ne s'assimile pas tout à fait à celle du Portugal), <i>Narcissus triandrus</i> (Baker), <i>Narcissus reflexus</i> race <i>Loiseleurii</i>, <i>Narcissus reflexus</i> subsp. <i>capax</i>, <i>Narcissus reflexus</i> race <i>pulchellus</i> (ces trois derniers taxons ayant été reconnus par Rouy aux Iles Glénan), <i>Narcissus loiseleurii</i> Rouy.	Différents narcisses proches du narciss des Glénan ont été décrits en péninsule ibérique : • Description dans la région de Porto par Brotero de <i>Narcissus reflexus</i> Brot (synonyme pour certains auteurs de <i>Narcissus calathinus</i> L.), • Baker (1886) considère que <i>N. concolor</i>, <i>N. pallidulus</i>, <i>N. pulchellus</i>, <i>N. nutans</i> et <i>N. cernuus</i> ne correspondent en réalité qu'à une seule espèce : <i>Narcissus triandrus</i> L.. • Plus tard, A. Fernandes, retient 4 variétés de <i>Narcissus triandrus</i> ibériques : • <i>Narcissus triandrus</i> L. var <i>concolor</i> (Haw.) Bak. (incl. <i>N. pallidulus</i> Grlls.) • <i>Narcissus triandrus</i> L. var. <i>pulchellus</i> (Salisb.) Bak. • <i>Narcissus triandrus</i> L. var. <i>cernuus</i> (Salisb.) Bak. (syn : <i>Narcissus reflexus</i> Brot.) • <i>Narcissus triandrus</i> L. var. <i>albus</i> (Haw.) Bak.
• En 1980, dans <i>Flora europaea</i>, Webb retenait le nom de <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>capax</i>. • La position la plus récente est celle de Barra Lazaro et de Lopez Gonzalez qui, reprenant les études de Fernandes, pensent dès 1982 que le nom valide du Narcisse des Glénan est <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>triandrus</i> var. <i>loiseleurii</i> (Rouy) Fernandes.	Dans <i>Flora europaea</i>, D.A. Webb ne retient plus que 2 sous-espèces de <i>Narcissus triandrus</i> : • <i>N. triandrus</i> subsp. <i>pallidulus</i> (Graells) D.A. Webb (inclus <i>N. triandrus</i> L. var <i>concolor</i> (Haw) Bak.) • <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>triandrus</i> (inclus les var. <i>cernuus</i> (Salisb.) Bak. et <i>pulchellus</i> (Salisb.) Bak.)

Comparaison taxonomique entre narciss des Glénan et narcisses ibériques.

Répartition du narciss des Glénan	Répartition des narcisses ibériques du groupe <i>triandrus</i>
<i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>triandrus</i> var. <i>loiseleurii</i> (= <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>capax</i>) : Archipel des Glénan (France) Endémique armoricaine (d'après Webb)	• <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>pallidulus</i> (inclus <i>Narcissus triandrus</i> var. <i>concolor</i>) : Centre et Sud du Portugal, Centre, Sud et Est de l'Espagne • <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>triandrus</i> (inclus <i>Narcissus triandrus</i> var. <i>cernuus</i> et <i>N.t.</i> var. <i>pulchellus</i>) : Nord de l'Espagne et du Portugal. (d'après Fernandes et Webb)

Répartition géographique des narcisses.

deux aires de répartition très distinctes pour *Narcissus triandrus* var. *concolor* et pour *Narcissus triandrus* var. *cernuus*, le premier croissant dans le sud et le centre de la péninsule ibérique, le second occupant la région située à peu près au nord du parallèle de Madrid.

En 1980, dans *Flora europaea*, D.A. Webb donne les mêmes limites aux aires de répartition des taxons qu'il nomme *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* (Portugal, Centre, Sud et Est de l'Espagne) et *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* (Nord de l'Espagne et du Portugal).

Ses milieux naturels

C'est en 1924 que Chevalier essaya de décrire pour la première fois la nature du groupement à narcisses des Glénan, en citant ses principales espèces caractéristiques : *Narcissus triandrus* subsp. *capax*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Brachypodium pinnatum*. Il note un certain nombre d'espèces prairiales (*Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium repens*, *Vicia lathyroides*, *Allium vineale*...) et remarque, en certains endroits, le passage du groupement à *Narcissus triandrus* L. à la lande (avec çà et là *Pteris aquilina* ou *Cytisus scoparius*) ou à la dune herbeuse avec *Carex arenaria*. Depuis, avec les travaux de Bioret et al. (1988), l'écologie, la composition floristique ainsi que la dynamique du groupement ont été précisées.

En ce qui concerne la péninsule ibérique, il semble, d'après la bibliographie consultée qu'aucune étude écologique et phytosociologique particulière aux *Narcissus triandrus* n'ait été publiée à ce jour. Cependant quelques informations ponctuelles existent dans les travaux phytosociologiques et floristiques espagnols ou portugais. Ces indications doivent souvent être interprétées avec prudence au niveau infraspécifique : distinction des sous-espèces absente ou obscure, détermination incertaine des populations.

Caractéristiques morphologiques et génétiques

C'est des Abbayes qui, en 1935-1936, a étudié le plus en détail les caractères morphologiques du narciss des Glénan en remettant parfois en cause la validité de

certains critères considérés alors comme déterminants depuis près d'un siècle.

Les narcisses ibériques ont quant à eux fait l'objet de nombreuses analyses morphologiques de la part de J. Henriques (1887), puis de A. Fernandes. Ces analyses ont montré notamment l'existence de très nombreux intermédiaires entre les individus pouvant être rattachés à la sous-espèce *triandrus* et ceux nommés *N. triandrus* subsp. *pallidulus* (Graells) D.A. Webb.

L'essentiel des travaux d'ordre cytogénétique menés avant 1990 sur le narciss des Glénan sont dus à des Abbayes qui a montré que le Narcisse des Glénan possède $2n = 14$ chromosomes dont 8 longs et 6 courts. Ces données ont été confirmées en 1949 par A. Fernandes. C'est à ce dernier que l'on doit les principales recherches de cytogénétique menées sur les narcisses ibériques du groupe *triandrus* grâce à l'étude du nombre et de la structure des chromosomes observés dans les cellules de méristèmes radiculaires et d'anthers. L'auteur étudie du matériel provenant de taxons alors nommés *Narcissus triandrus* L., *Narcissus reflexus* Brot., *Narcissus pallidulus* Graells, *Narcissus triandrus* L. var. *albus*. Avec les moyens techniques de l'époque, il confirme les conclusions de H. des Abbayes : le nombre et la structure



Narcissus triandrus subsp. *triandrus*, Galice 1996.

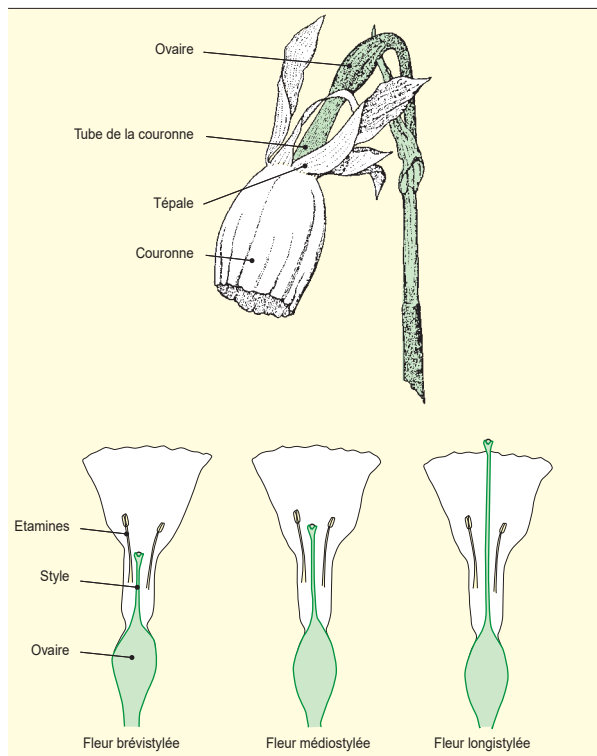
des chromosomes des narcisses espagnols et portugais étudiés auraient les mêmes caractéristiques que ceux des Narcisses des Glénan.

Les cousins sous la loupe des savants

Une analyse comparative des narcisses ibériques et du narcisse des Glénan a pu être entreprise grâce à des missions effectuées d'une part en mars 1996 (Galice et Portugal), en collaboration avec les Professeurs Jesus Izco, de l'Université de Santiago de Compostella, Galice, et Carlos Pinto-Gomes, de l'Université de Evora, Portugal, et d'autre part en mars 1998 (Galice uniquement). Lors de ces deux missions ont été récoltées des données biométriques et écologiques sur différentes populations des deux sous-espèces de *Narcissus triandrus* présentes en péninsule ibérique, à savoir *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* et *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus*. Des spécimens vivants de ces taxons ont été collectés en vue de leur étude en laboratoire et d'un examen comparatif avec les narcisses des Iles Glénan. En effet, l'objectif de cette étude pluridisciplinaire est d'obtenir un faisceau d'informations de nature multiple, afin d'évaluer le degré d'originalité du narcisse des Glénan.

La démarche générale du programme repose sur une analyse comparative et pluridisciplinaire des populations armoricaines et ibériques, analyse établie à chaque fois selon une méthodologie identique et par les mêmes personnes, et prenant en compte, *in-situ*, l'étude de la morphologie florale (notamment par des mesures biométriques), de l'écologie, de la phytosociologie et de la chorologie. Les populations françaises sont localisées dans l'archipel des Glénan : Saint-Nicolas des Glénan, Ilots du Veau et de la Tombe, et les populations ibériques prospectées se situent dans une zone géographique comprise entre le nord-ouest de l'Espagne (environs de Santiago di Compostella) et le centre du Portugal (bords du Tage aux environs de Vila Real et Vila Velha de Rodao), et une zone restreinte au nord-ouest de la Galice.

Des prélèvements de matériel (bulbes, graines...) permettent par ailleurs de compléter les observations effectuées *in-situ*, grâce à la culture comparée d'individus de différentes provenances. Ces prélèvements permettent également de



Les éléments de morphologie florale du narcisse...

disposer de matériel destiné à des analyses de laboratoire (études de micro-morphologie, de biologie de la reproduction, et de cytogénétique).

Dans l'*archipel des Glénan*, des relevés phytosociologiques sont effectués régulièrement depuis 1986 selon la méthode sigmatiste ainsi que des relevés concernant les principaux paramètres du milieu (Bioret *et al.* 1988, Bioret 1999). Les stations visitées dans la *péninsule ibérique*, ont quant à elles fait l'objet de relevés phytosociologiques ou, à défaut, de relevés floristiques. Les indications concernant les principales caractéristiques stationnelles (exposition, pente, nature du substrat...) ont été notées. A chaque fois que cela était possible, une photo de la station a été prise. Pour chaque station visitée, il a été établi une fiche descriptive rassemblant les principales caractéristiques du milieu et des populations de narcisse présentes.

Aux Glénan comme en Espagne et au Portugal, des mesures biométriques ont été réalisées. Si le nombre d'individus analysés varie selon les stations (plus de 100

aux Glénan où l'on observe une population dense et de 24 à 48 individus par station dans les populations ibériques), les caractères mesurés sont, en revanche, les mêmes dans toutes les stations :

- nature de la styli (fleur longi-, brévi-, ou médio-stylée)
- nombre de fleurs par tige
- longueur des pièces florales (couronne, tépales, tube du périgone)

Les données biométriques recueillies (27 lots provenant des Glénan, de Galice et du Portugal) ont fait l'objet d'une analyse statistique par J.-Y. Monnat avec la collaboration d'E. Cam (Université de Bretagne Occidentale).

M. Godeau a réalisé une analyse comparative (en microscopie électronique à balayage) des grains de pollen du narcisse des Glénan et des *Narcissus* du groupe *triandrus* ibériques (sur la base de fleurs récoltées en 1996 dans les environs de Santander). Les caractéristiques de l'ornementation de l'exine ainsi que les dimensions des grains de pollen ont été analysées.

Cet aspect de la biologie des narcisses, visant à préciser certaines caractéristiques et éventuelles différences liées à leur mode de reproduction, n'avait encore jamais fait l'objet d'investigations. Ce paramètre important permet pourtant de mieux comprendre les stratégies de reproduction élaborées par les végétaux, garantissant leur maintien *in situ*.

Cette étude, réalisée par le laboratoire de biologie végétale du Muséum d'Histoire Naturelle, a porté particulièrement sur l'examen comparatif des biologies florales (auto ou interfertilité des sujets) et des viabilités polliniques (composition du pollen : taille et fertilité des grains) propres à chaque population de narcisses étudiée.

Suite aux premiers résultats obtenus par des Abbayes puis Fernandez, il a semblé pertinent d'engager de nouvelles investigations cytogénétiques sur le matériel végétal recueilli en Galice et aux Glénan (St Nicolas), afin d'étudier (et de comparer) grâce à des techniques plus modernes un certain nombre de paramètres morphologiques et structuraux, en particulier la taille et le degré de symétrie des chromosomes, ainsi que la présence de satellites sur certaines paires de chromosomes.

Le matériel végétal utilisé pour les études de biologie de la reproduction et de cytogénétique réalisées au laboratoire de biologie végétale du Muséum National d'Histoire Naturelle se compose d'une vingtaine d'individus de *Narcissus triandrus* subsp. *capax* provenant des collections vivantes du Conservatoire botanique national de Brest, et d'une cinquantaine de sujets de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* prélevés sur le terrain en Galice lors de la mission de 1998. Ces derniers représentent un échantillon significatif recueilli dans une dizaine de stations différentes, à raison de 4 à 6 individus par station. Ce nombre limité d'individus étudiés est néanmoins suffisant pour permettre l'acquisition d'informations qualitatives précises. Afin d'en faciliter la comparaison, toutes les plantes (bretonnes et galiciennes) ont été placées en conditions homogènes de culture en jardin expérimental.

Différents, mais si proches

Les résultats sont présentés sous différentes rubriques : habitats, morphologie, micromorphologie et génétique, biologie de la reproduction.

• Habitats

Les populations de *Narcissus triandrus* de Galice et du Portugal présentent une gamme relativement étendue d'habitats dont les logiques floristiques, structurales, bioclimatiques, phytogéographiques, écologiques et plus globalement phytosociologiques sont étroitement associées à la variabilité morphologique et taxonomique de *Narcissus triandrus*.

Au sein de la réserve naturelle des Glénan, le narcisse se développe dans des groupements de pelouses arrière-dunaires, sur un sol sablo-humifère et dans des conditions d'abri. Sur les quelques îlots situés à l'extérieur de la réserve naturelle, il est présent dans des pelouses aérohalines plus exposées.

Le groupement à narcisse des Glénan, caractérisé par *Narcissus triandrus* subsp. *capax* et *Brachypodium pinnatum*, est considéré comme un ourlet préforestier

Les narcisses et leurs sites : de haut en bas, *Narcissus triandrus* subsp. *capax*, les Glénan ; *N. triandrus triandrus*, Galice ; "Type intermédiaire", NE du Portugal ; *N. triandrus pallidulus*, vallée du Tage. (Photos : F. Bioret).



Habitat du narcisse des Glénan	Habitat des narcisses ibériques
• Pelouse haute se développant en arrière-dune sur substrat sablo-humifère au pH proche de 6. • Espèces caractéristiques : <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>capax</i> et <i>Brachypodium pinnatum</i>. • Espèces compagnes : • espèces prairiales : <i>Dactylis glomerata</i>, <i>Ranunculus bulbosus</i>, <i>Holcus lanatus</i>, <i>Vicia sativa</i>... • espèces préforestières: <i>Hyacinthoides non-scripta</i>, <i>Rubia perigrina</i>, <i>Ranunculus ficaria</i>, <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Rubus</i> gr. <i>fruticosus</i>. (d'après Bioret et al, 1988)	<i>Narcissus triandrus</i> L. est cité comme compagne dans différentes végétations d'Espagne occidentale (Asturies, Galice, Castilla-Léon) : <i>Querco-Fagetea</i>, <i>Cytisetea scopario-striati</i>, <i>Melampyro pratensis-Holcetea mollis</i>, <i>Festuco-Brometea</i>. • La variété <i>cernuus</i> est notée comme caractéristique d'alliance du "Quercion occidentale" [= <i>Quercion robori-pyrenaeae</i>] par Braun-Blanquet et al. (1956). Il est probable que cette mention concerne à la fois la sous-espèce <i>triandrus</i> et le type "intermédiaire". • La sous-espèce <i>pallidulus</i> semble avoir, notamment dans le bassin du Guadiana, son optimum dans les clairières thérophytiques (<i>Helianthemion guttati</i>) des cistaies ladanifères à Genêt hirsute (<i>Genisto hirsutae-Cistetum ladaniferi</i>) dans lesquelles elle transgresse facilement ; elle est encore présente dans les tauzaies luso-estrémaduriennes claires de l'Arbuto <i>unedonis-Quercetum pyrenaeae</i>. (d'après Rivas Goday, 1964)

Les milieux de vie des narcisses, d'après la bibliographie.

(relevant du *Conopodio majoris-Teucrion scorodoniae*) en raison notamment de la présence constante de différentes espèces forestières (*Hyacinthoides non-scripta*, *Rubia peregrina*, *Ranunculus ficaria*, *Pteridium aquilinum* et *Rubus* gr. *fruticosus*). Quelques prairiales comme *Lotus corniculatus*, *Luzula campestris*, *Dactylis glomerata*, *Ranunculus bulbosus*, *Holcus lanatus*, ou *Vicia sativa* sont par ailleurs associées à ces espèces forestières.

Les populations de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* sont étroitement associées à la série du chêne pédonculé (*Rusco aculeati-Quercetum roboris*). Cette série est propre au bioclimat atlantique de l'ouest de la péninsule ibérique et, par conséquent, *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* ne pénètre pas en région méditerranéenne.

Par sa taille assez importante, cette sous-espèce semble bien adaptée aux conditions de développement en ourlet préforestier. L'optimum structural des populations semble en effet se situer au niveau des ourlets herbacés acidophiles ibéroatlantiques du *Linarion triornitho-*

phorae, à des altitudes basses (80 m env.). On trouve également un développement important de ces populations dans tous les processus de dynamisation ou de redynamisation des plantes d'ourlet comme l'exploitation extensive des prairies en situation ombragée, la cicatrization arbutive des boisements après incendie ou coupe forestière, le pastoralisme ou la fréquentation humaine en sous-bois. Cette capacité d'apparition et de développement rapide des populations de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* suppose une latence souterraine prolongée des bulbes et une levée de dormance végétative rapide suite au rétablissement de conditions plus héliophiles.

Par ailleurs, il a été observé, dans la région occidentale de Galice, une population de *Narcissus triandrus* située dans un contexte écologique tout à fait différent : cette population, localisée dans la péninsule de Santa Eugenia, à La Curota (voir carte des stations visitées, station G10) ne s'observe plus au sein de groupements forestiers ou pré-forestiers, mais au sein de pelouses oligotrophes pionnières sur arènes granitiques. Cette population de *Narcissus tri-*

narcisse des Glénan		narcisses ibériques	
subsp. <i>capax</i>	subsp. <i>triandrus</i>	"intermédiaire"	subsp. <i>pallidulus</i>
Glénan	Nord Galice	Nord Portugal	Sud Portugal
Bioclimat océanique Domaine franco-atlantique Domaine ibéro-atlantique		Bioclimat méso-méditerranéen Domaine continental	
Ambiance forestières ou pré-forestières Série du chêne pédonculé		Pelouses rases et ouvertes Série du chêne pédonculé du chêne tauzin et du chêne liège Série du chêne à feuilles rondes du chêne tauzin et du chêne liège	
Pelouse haute se développant en arrière-dune sur substrat sablo-humifère caractérisé par la présence d'espèces préforestières (Jacinthe, garance, ficaire, fougère aigle, ronce,...) <i>Ourlet préforestier en ambiance maritime, sans "structuration verticale"</i>		Ourlets herbacés des bois incendiés ou de coupes forestières, prairies ombragées, clairières des sous-bois. <i>Ourlet préforestier avec "structuration verticale"</i>	<i>Pelouses d'annuelles ou de vivaces (communautés pionnières)</i>
Se maintient dans des végétations relativement fermées, avec des espèces forestières <i>peu sensible à la concurrence végétale</i>		Se développe dans des communautés végétales ouvertes, avec des espèces pionnières <i>très sensible à la concurrence végétale</i>	

Analyse comparative des habitats.

andrus semble par ailleurs présenter des caractéristiques morphologiques un peu différentes (tépales beaucoup plus courts en moyenne que ceux des autres *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus*).

Narcissus triandrus subsp. *pallidulus* est étroitement associé à la zone méditerranéenne. On le rencontre dans les séries du Chêne à feuilles rondes (*Genisto hystrix-Quercetum rotundifoliae* P. Silva 1970), du Chêne tauzin (*Arbutus unedonis-Quercetum pyrenaicae* Rivas-Martínez 1987), et du Chêne liège (*Sanguisorbo hybridae-Quercetum suberis* Rivas Goday 1959 nom. mut. Rivas-Martínez, M. Lousa, T.E. Díaz, Fernández González et J.C. Costa 1990).

Les populations de ce narcisse constituent des communautés pionnières au sein de pelouses plus ou moins ouvertes associées à l'*Helianthemion guttati*. En outre, *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* semble aussi très à l'aise dans les complexes structuraux post-forestiers après incendie ou dans les trouées des pré-bois de cicatrisation.

Contrairement à *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus*, la sous-espèce *pallidulus* paraît très vite éliminée par la concurrence herbacée ou verticale.

Plus au nord, (stations 1, 2, 7, 8, 9 – voir carte des stations visitées), on rencontre des populations de type "intermédiaire"

entre *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* et *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* qui, tout en se rapprochant par leurs caractéristiques morphologiques, de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus*, s'en distinguent nettement par leur écologie puisqu'elles ne se développent plus en contexte forestier ou pré-forestier mais dans des pelouses sur dalles ou corniches granitiques (notamment du *Sedion pyrenaici*, *Sedo albi-Scleranthetia perennis*).

Comme la sous-espèce *pallidulus*, le type "intermédiaire" paraît très sensible à la concurrence végétale mais il montre également, comme la sous-espèce *triandrus*, une forte capacité d'apparition et de développement rapide après éclaircie et rajeunissement du tapis végétal, notamment après incendie.

• Morphologie

L'analyse des moyennes effectuées sur les 27 lots de données (27 échantillons provenant de Galice, du Portugal et des Glénan) a permis de mettre en évidence une variation géographique de type clinal du nord-est du Portugal aux Glénan, les données bretonnes étant très discriminées en raison de leur éloignement géographique.

Parmi les critères analysés, seules la longueur de la couronne, la longueur des tépales et la stylie semblent être signifi-

	Caractéristiques morphologiques du narcissé des Glénan	Caractéristiques morphologiques des narcissés ibériques
Couleur des fleurs	<i>D'après H. des Abbayes :</i> jaune très pâle à blanc jaunâtre ou blanc verdâtre.	<i>D'après A Fernandes :</i> - <i>Narcissus triandrus</i> var. <i>concolor</i> : jaune - <i>Narcissus triandrus</i> var. <i>cernuus</i> : jaune soufre ou pâle
Taille des fleurs	<i>D'après H. des Abbayes :</i> Longueur moyenne du tube = 14 mm, de la couronne = 26 mm <i>D'après D.A. Webb :</i> Longueur moyenne de la couronne = 10 à 25 mm.	- <i>Narcissus triandrus</i> var. <i>concolor</i> : Longueur moyenne du tube = 10-16 mm, de la couronne = 5-10 mm. - <i>Narcissus triandrus</i> var. <i>cernuus</i> : Longueur moyenne du tube = 12-19 mm, de la couronne = 5- 19 mm. <i>D'après D.A. Webb :</i> - <i>Narcissus triandrus</i> subsp. <i>triandrus</i> Longueur moyenne de la couronne = 10 à 15 mm.
Nombre de fleurs par hampe	<i>D'après H. des Abbayes :</i> En général 1 mais les cas à 2(3) fleurs ne sont pas rares (près de 20 % d'individus biflores)	<i>D'après A Fernandes :</i> Critère non déterminant.
Style	<i>D'après A. Fernandes et H. des Abbayes :</i> existence de 2 types floraux, l'un <i>brachystylé</i> (= <i>brévistylé</i>), à style inclus dans le tube plus court que les étamines disposées en 2 verticilles de taille inégale, l'autre <i>dolychostylé</i> (= <i>longistylé</i>) à style plus long que le verticille supérieur des étamines, le verticille inférieur des étamines étant inclus dans le tube Rq : dans les fleurs <i>dolychostylées</i> , il arrive parfois que le style dépasse nettement la couronne, ce qui était, avant les travaux de des Abbayes, considéré comme un critère exclusif des <i>Narcissés ibériques</i> .	<i>D'après A. Fernandes :</i> La style des narcissés ibériques est considérée comme trimorphe : existence de fleurs <i>brachystylées</i> , <i>dolychostylées</i> , et <i>médiostylées</i> .
Micro morphologie des grains de pollen	<i>D'après les études réalisées en microscopie électronique à balayage par M. Godeau, (1996)</i> - Grains de pollen de type monocolpé avec une exine à ornementation réticulée. A noter également un pollen de dimensions légèrement moindres dans les fleurs <i>brévistylées</i> que dans les fleurs <i>longistylées</i> .	Pas de travaux réalisés avant les missions effectuées en Galice en 1996 et 1998 (voir " résultats obtenus ")

Comparaison morphologique des narcissés, d'après la bibliographie.

catives pour caractériser les différents groupes géographiques de populations. Par contre, le nombre de fleurs par inflorescence et la longueur du tube du péricône ne constituent pas des critères pertinents de différenciation.

En analysant les valeurs moyennes de la longueur de la couronne, on peut identifier 3 groupes d'échantillons, correspondants :

- aux populations présentes au Portugal, caractérisées par des couronnes dont la longueur varie entre 7 et 13,8 mm. Ces populations correspondent à *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* et au type "intermédiaire". Il faut remarquer cependant qu'au sein de ce groupe, certains lots présentent des longueurs moyennes de couronne plus proches de 13,8 que de 7 mm. Ces lots correspondent à des populations situées au centre et au nord du Portugal et dont les individus avaient été nommés sur le terrain comme appartenant à un type "intermédiaire" entre *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* et *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus*, en raison notamment de la couleur plus pâle de leurs fleurs par rapport aux populations du sud du Portugal, dont les fleurs étaient nettement plus jaunes.
- aux populations présentes en Galice, caractérisées par des longueurs de couronnes variant entre 11,4 et 16,1 mm. Ces populations correspondent à *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus*.
- aux populations des Glénan, marquées par de grandes couronnes, dont la longueur varie entre 19,3 et 21,3 mm.

Par ailleurs, les populations du Portugal sont les seules chez qui ont été rencontrés trois types de style (longistylie, brévistylie et médiostylie). Les populations de Galice ne montrent jamais de fleurs

médiostylées, ce qui les rapproche des populations des Glénan qui ne présentent également que deux types de style (longistylie et brévistylie).

Enfin, on observe un gradient de couleur entre les populations bretonnes (fleurs d'un jaune très pâle à un blanc jaunâtre) et les populations portugaises (fleurs d'un jaune vif).

Il apparaît donc assez clairement que, d'un point de vue morphométrique, le narcissé des Glénan se distingue très nettement du *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* du nord-est du Portugal. En revanche, il est proche de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* de Galice mais il s'en distingue cependant par des longueurs moyennes de la couronne et des tépales plus grandes.

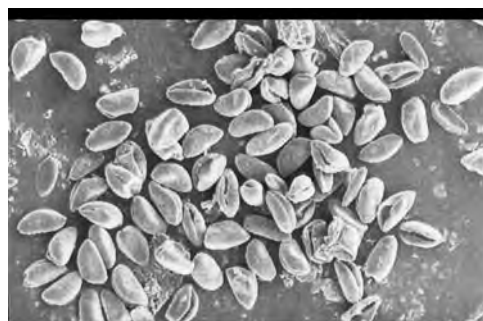
• Micromorphologie et génétique

Les grains de pollen des narcisses ibériques et des Glénan sont de type monocolpé à exine réticulée (photos). Leur longueur varie de 40 µ pour les fleurs brévistylées, à 45-50 µ pour les fleurs longistylées. Au microscope électronique à balayage, la micromorphologie de l'exine paraît très homogène. Toutefois certains grains de pollen présentent des sortes d'invaginations de forme plus ou moins étoilée et en nombre variable. Mais ces caractères ne sont pas constants à l'intérieur d'une même population et ne peuvent donc pas être utilisés comme microcaractères différentiels.

Sur la base des analyses réalisées, la micromorphologie du pollen ne semble donc pas permettre de différencier les taxons analysés.

	narcisse des Glénan	narcisses ibériques		
	subsp. <i>capax</i>	subsp. <i>triandrus</i>	"intermédiaire"	subsp. <i>pallidulus</i>
Couleurs des fleurs	jaune très pâle à blanc jaunâtre ou blanc verdâtre	jaune pâle à blanc jaunâtre (donné jaune soufre ou jaune pâle par A. Fernandez)	jaune pâle	jaune vif
Longueur moyenne de la couronne	moyenne = 20,45 mm (minimum observé = 19,33 mm (maximum observé = 21,36 mm	moyenne = 14,01 mm (minimum observé = 11,41 mm (maximum observé = 16,16 mm	moyenne = 11,53 mm (minimum observé = 9,36 mm (maximum observé = 13,82 mm	moyenne = 9,36 mm (minimum observé = 7 mm (maximum observé = 11,02 mm
types de style	Fleurs brévistylées + fleurs longistylées		Fleur brévistylées + fleurs longistylées + fleurs médiostylées	

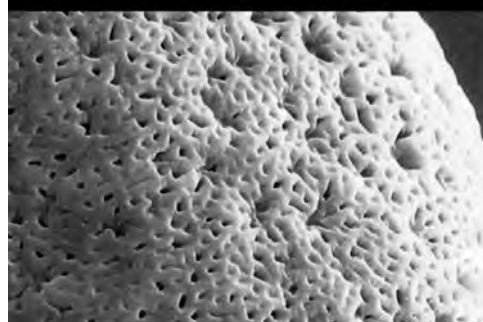
Analyse comparative des caractères morphologiques.



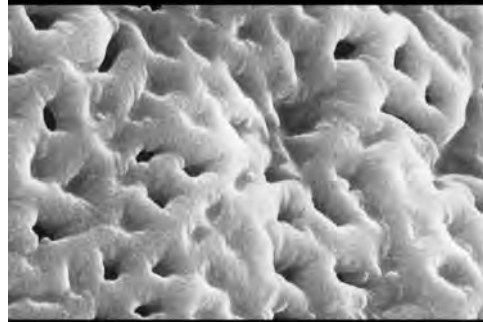
000007 7KV 100µm F1 L01 X300 16mm



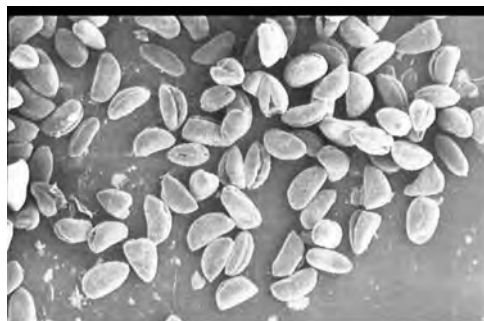
000001 7KV 10µm F1 L01 X2,700 16mm



000002 7KV 1µm F1 L01 X10,000 16mm



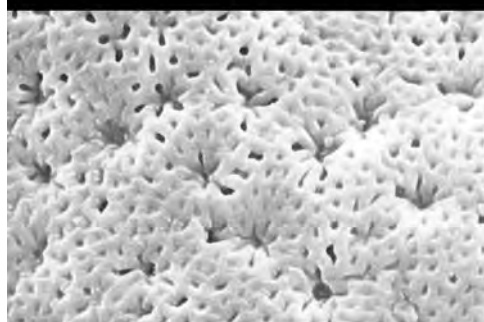
000003 7KV 1µm F1 L01 X30,000 17mm



000010 7KV 100µm F1 L01 X300 16mm



000011 7KV 10µm F1 L01 X2,300 16mm



000012 7KV 1µm F1 L01 X10,000 16mm



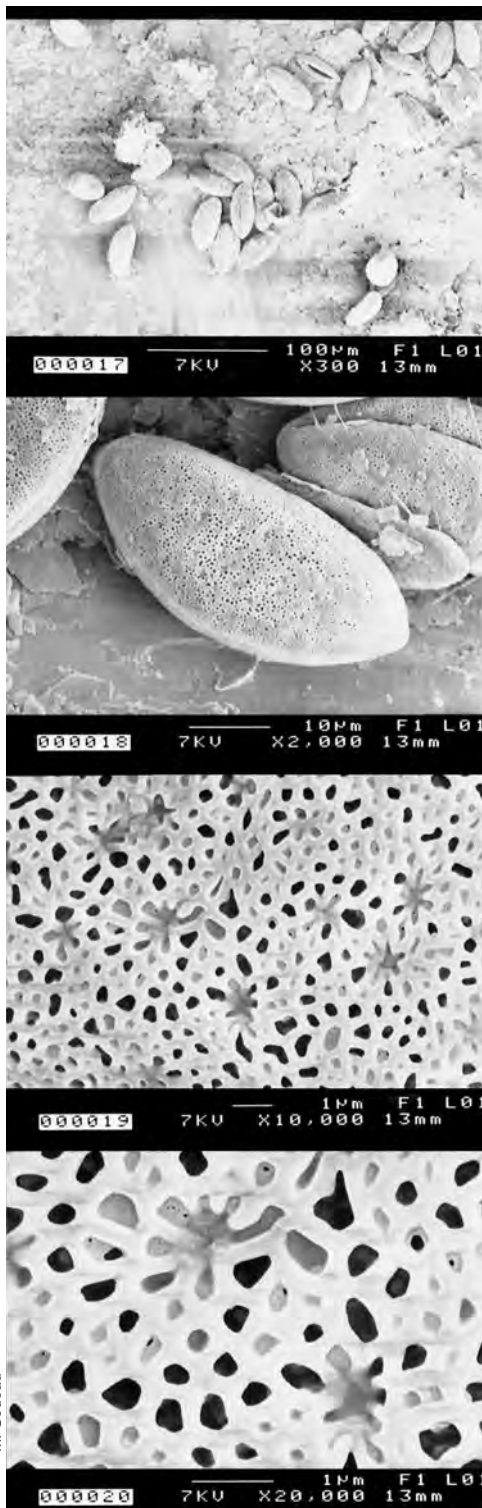
000013 7KV 1µm F1 L01 X30,000 16mm

M. Godeau

M. Godeau

Pollen de Narcissus triandrus subsp. capax à fleurs longistylées (Glénan).

Pollen de Narcissus triandrus subsp. capax à fleurs brévistylées (Glénan).



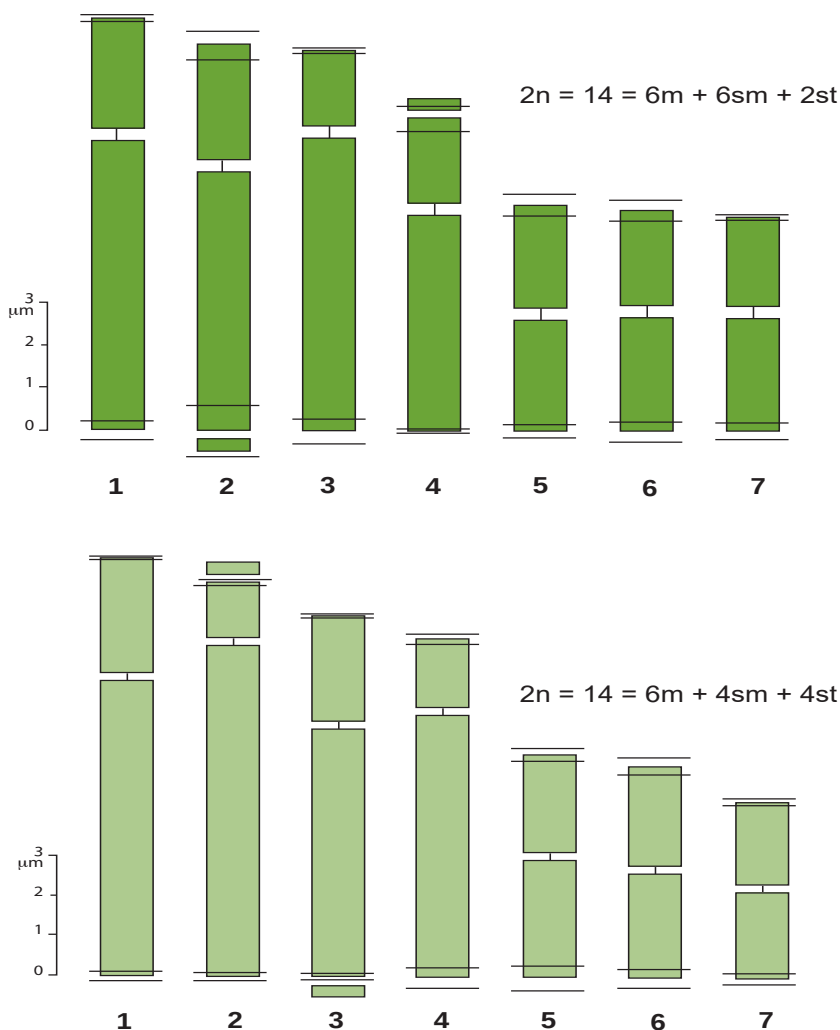
Pollen de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* à fleurs longistylées (Galice).

Le but de l'approche cytogénétique est d'étudier les caractéristiques des chromosomes (nombre, morphométrie) des individus disponibles des stations de Galice et des Glénan et d'approfondir, au moyen de techniques inconnues voici un demi siècle, les travaux précédemment menés par des Abbayes et Fernandes. Menée en deux temps, cette étude consiste tout d'abord à préciser leur nombre chromosomique puis, dans un second temps, à réaliser l'analyse cytogénétique comparée des spécimens des Glénan et de Galice.

Les résultats des comptages chromosomiques obtenus à partir de "squashes" (écrasements) de méristèmes racinaires, prétraités à la colchicine, fixés à l'alcool acétique et colorés au Feulgen, montrent que pour chacun des 20 spécimens étudiés provenant des Glénan, le nombre chromosomique est invariablement de $2n=14$ chromosomes. Concernant les narcisses galiciens (subsp. *triandrus* et type "intermédiaire"), le dénombrement livre des résultats identiques ($2n=14$) chez 13 individus étudiés appartenant à 9 stations différentes. Notons cependant le cas particulier du spécimen de la station du nord de Matio, dont le nombre de chromosomes ($2n=14, 15, 16, 17$ et 18) varie à l'intérieur d'un même méristème. Il s'agit là d'un individu mosaïque dont les cellules présentent des génomes différents, caractéristique peu fréquente, mais qui peut être propagée par multiplication végétative.

Les nombres chromosomiques observés chez les narcisses des Glénan et de Galice sont donc les mêmes ($2n=14$), concordant avec les résultats des investigations antérieures.

L'analyse morphométrique des chromosomes effectuée grâce à ces résultats préliminaires suit une méthode plus moderne appliquée pour la première fois au genre *Narcissus*. Pour ce faire, les photomicrographies des plaques métaphasiques sélectionnées à partir de plusieurs dizaines de "squashes" sont analysées au moyen du logiciel "Caryolab" destiné à la cytogénétique végétale (reconnaissance automatique des chromosomes homologues après numérisation de leurs caractéristiques morphométriques et structurales telles les longueurs de bras, la présence de satellites, etc...). Les idiogrammes modélisés ainsi obtenus permettent d'effectuer une série de comparaisons plus précises et plus fiables des cytotypes (types de garniture chromosomique) étudiés.



Idiogrammes. En haut : narcisses des Glénan ; en bas : narcisses du groupe triandrus de Galice (Buord S.).

L'idiogramme du narcisses des Glénan (voir figure ci-dessus) obtenu à partir de cinq plaques métaphasiques montre ainsi plusieurs caractéristiques : les 7 paires de chromosomes de la garniture se répartissent en deux lots distincts :

- un lot A de 8 chromosomes de grande taille ($10\mu\text{m}$), nettement asymétriques et dont deux paires sont porteuses de satellites situés soit sur le bras long (paire n°2) - caractère peu fréquent sur les chromosomes végétaux, soit sur le bras court (paire n°4).
- un lot B de 6 chromosomes symétriques et homogènes, de taille environ deux fois réduite.

Les caractéristiques du lot A témoignent de probables restructurations et remaniements chromosomiques. On sait, en particulier depuis Stebbins (1950), que de telles restructurations chromosomiques (délétions, inversions, translocations, etc...) sont à l'origine de la transformation des caryotypes symétriques et homogènes dits primitifs, en caryotypes asymétriques et hétérogènes considérés comme évolués.

Au sein du même caryotype, on a donc un lot de 8 chromosomes de type évolué, juxtaposé à un lot de 6 chromosomes de type primitif. La présence de deux ensembles aussi dissemblables est évi-



***Narcissus triandrus pallidulus*, Portugal.**

demment à relier à l'histoire évolutive de ce taxon (possibilité d'hybridation de taxons de cytotypes différents, par exemple).

Mais notons surtout ici que la réalisation d'un idiogramme obtenu à partir des plaques métaphasiques exploitables de sujets de Galice (voir figure ci-contre) a permis de révéler, par comparaison avec l'idiogramme précédent, quelques différences significatives entre les deux cytotypes. Ainsi il apparaît notamment que les caractéristiques de certaines paires de chromosomes ($n^{\circ}2$, 3, 4 et 7) sont propres à chaque cytotype. Notons, par exemple, que la paire $n^{\circ}4$ portant un satellite sur le bras court chez le narcisse des Glénan est sans équivalent chez les narcisses galiciens, dont seuls les chromosomes de la paire $n^{\circ}2$ (beaucoup plus longue) possèdent un tel caractère. Outre ces aspects structuraux, l'observation des paires $n^{\circ}7$ permet de juger de leurs différences morphométriques significatives (sensiblement plus grande chez les bretons).

En conclusion, cette analyse chromosomique comparée révèle donc de nouvelles spécificités propres au narcisse des Glénan.

• Biologie de la reproduction

Afin d'étudier leur biologie florale, les individus de Galice et des Glénan ont été isolés sous cloche de tulle pour éviter tout apport de pollen extérieur (vent, insectes...). Dans ce cas, tous les narcisses pollinisés par leur autopollen ont, sans exception, montré qu'ils étaient autoféconds (fécondité élevée et homogène). De plus, lorsqu'après castration (élimination des étamines immatures) ces mêmes sujets isolés sont pollinisés manuellement par du pollen d'un autre individu de la même station, la formation ultérieure de graines matures montrent que l'interfécondation est également possible.

L'autogamie et l'allogamie coexistent chez les narcisses bretons et galiciens, ceux-ci présentent donc des biologies florales similaires.

Au plan de la viabilité pollinique, l'étude et la comparaison du pollen (taille et fertilité des grains) des sujets des Glénan et de Galice ont été réalisées au moyen du test biochimique d'Alexander, lequel permet de colorer différemment les grains fertiles et infertiles (souvent vides de matériel génétique).

L'analyse des résultats obtenus révèle des taux de viabilité pollinique très élevés chez les individus des Glénan (de 93.8 à 96.4% - chiffres obtenus à partir de l'observation de 6415 grains de pollen -) ; de plus ces taux sont constants et homogènes d'un sujet à l'autre.

Concernant les narcisses des stations galiciennes étudiées, les résultats observés sont sensiblement différents. En effet, les pourcentages de grains de pollen viables sont généralement inférieurs pour la majorité des individus étudiés (moyenne de 85.9%, sur 25 812 grains observés) ; cela implique que les taux de grains de pollen infertiles (10.5% en moyenne) sont quant à eux plus élevés que chez les individus des Glénan (4.5%). De plus, une forte variabilité du taux de pollen viable a pu être constatée entre les différentes populations galiciennes étudiées (85.2% pour la station d'Artigeira-est, 96.8% pour celle de la vallée du Rio Lambre), ainsi qu'à l'intérieur d'une même population, c'est-à-dire entre les individus qui la composent (de 66.4 à 98.9% selon les cas pour la station de Puente Roal).

L'étude de ces aspects spécifiques de la biologie de la reproduction révèlent donc la remarquable homogénéité des caractéristiques polliniques des différents individus composant la population bretonne,

tandis que celles de Galice présentent des résultats inter et intrapopulationnels beaucoup plus hétérogènes.

Le narciss des Glénan, une plante bien originale

Il apparaît assez clairement que, autant au plan morphométrique qu'écologique, le narciss des Glénan se distingue très nettement de *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* du nord-est du Portugal. En revanche, le narciss des Glénan est, par de nombreux aspects, très proche de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* de Galice. Ils présentent en effet plusieurs caractéristiques communes.

Au plan écologique, il s'agit dans les deux cas de taxons dont l'optimum d'abondance se situe dans des pelouses ou prairies "ourliées", c'est-à-dire caractéristiques des lisières forestières. Le fait d'associer l'habitat du narciss des Glénan à un ourlet forestier peut surprendre lorsque l'on connaît les lieux, fortement marqués par une ambiance maritime. Cependant, le groupement à narciss des Glénan est caractérisé par de nombreuses espèces forestières. Les populations de Galice et celles des Glénan possèdent par ailleurs certaines espèces en commun (*Pteridium aquilinum*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Rumex acetosa*, *Ranunculus ficaria* subsp. *ficaria*) et sont les unes et les autres caractérisées par la combinaison floristique structurante *Brachypodium pinnatum*/*Pteridium aquilinum*.

Au plan morphobiométrique, les narcisses de Galice et des Glénan présentent aussi plusieurs points communs. La sous-espèce *triandrus* et la sous-espèce *capax* partagent une architecture commune relativement forte, comparés aux populations de la sous-espèce *pallidulus* ou de type "intermédiaire" (taille plus importante chez les sous-espèces *triandrus* et *capax*, fleurs blanchâtres à jaunâtre et non jaunes comme chez la sous-espèce *pallidulus*). En Galice comme aux Glénan, les narcisses du groupe *triandrus* présentent par ailleurs des grains de pollen dont la structure et les types d'ornementation sont proches (aucune distinction entre les populations nord-ibériques et françaises n'a pu être mise en évidence sur la base de ces critères). En outre, les fleurs de *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* et celles de *Narcissus triandrus* subsp. *capax* ont en commun l'existence de fleurs



F. Blioret

***Narcissus triandrus pallidulus* en fleur dans un sous-bois récemment incendié.**



Narcisses et ficaires à Saint-Nicolas des Glénan.

présentant 2 types de style, alors que les fleurs de *Narcissus triandrus* subsp. *palidulus* montrent 3 types de style.

De plus, l'étude de leur biologie de la reproduction a permis d'établir qu'autogamie et allogamie coexistent chez les narcisses bretons et galiciens, lesquels présentent donc des biologies florales similaires.

Du point de vue cytogénétique, les dénombrements chromosomiques réalisés confirment également la présence constante d'un même nombre de chromosomes ($2n=14$) chez l'ensemble des individus étudiés (sauf un !), concordant ainsi avec les résultats des investigations antérieures.

Mais, au-delà des points communs qui ont pu être mis en évidence entre les populations des Glénan et du nord de la Galice, quelques nouveaux éléments d'observation permettent de considérer que le narcisse des Glénan présente des caractéristiques qui lui sont propres.

Au plan floristique et écologique, et malgré les nombreuses similitudes qui ont été montrées entre les habitats galiciens et bretons, on observe un certain nombre de différences floristiques qui, d'une part, tiennent au contexte biogéographique (ibéro-atlantique asturio-galicien pour la subsp. *triandrus*, franco-atlantique pour la subsp.

capax) et d'autre part ont une signification plutôt contextuelle : ambiance maritime fortement influencée par les végétations littorales pour les Glénan, ambiance préforestière impliquant un complexe structural vertical et la présence de sciaphytes forestières pour les narcisses du nord de la Galice. Il faut aussi noter que plusieurs espèces habituelles des ourlets acidophiles sud-armoricains présentes en Galice (*Teucrium scorodonia*, *Holcus mollis*, *Arenaria montana*, *Conopodium majus*) manquent aux Glénan.

Au plan morphobiométrique, les mesures réalisées ont permis de montrer que le narcisse des Glénan se distingue de son homologue ibérique, *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus* par des longueurs moyennes de la couronne et des tépales plus grandes (longueur de couronne comprise entre 19,3 et 21,3 mm. pour le premier, et entre 11, 4 et 16,1 mm. pour le second).

Au plan de la viabilité pollinique, l'homogénéité des caractéristiques du pollen constatée chez les individus de la population bretonne (taux de viabilité très élevé et constant) contraste avec l'hétérogénéité observée au sein des populations galiciennes (taux de viabilité inférieur, très variable d'une population à l'autre, voire d'un individu à l'autre). Cette observation concernant cet aspect particulier de la bio-

logie de la reproduction constitue également un caractère distinctif remarquable. En effet, l'homogénéité pollinique et le taux de fertilité très élevé de la population bretonne peuvent être dus à son origine unique et relativement récente qui n'a pas encore permis à la population de se différencier. En revanche, l'hétérogénéité des populations galiciennes peut résulter d'une origine plus ancienne et génétiquement plus complexe faisant intervenir plusieurs génotypes suffisamment distants pour expliquer les hétérogénéités polliniques lors des croisements.

Enfin, les analyses morphométrique et structurale comparées des chromosomes des populations étudiées ont permis de révéler les particularismes notables du cytotype du narcisse des Glénans, au point de pouvoir le distinguer de celui de ses cousins galiciens.

A la lumière de ces investigations pluridisciplinaires, menées tant sur le terrain qu'au laboratoire, le croisement des nouveaux résultats obtenus à l'issue de l'analyse des paramètres floristiques, écologiques, morphobiométriques, biologiques et cytogénétiques met en évidence un fort degré de rapprochement entre *Narcissus triandrus* subsp. *capax* et *Narcissus triandrus* subsp. *triandrus*, ce qui laisse à penser que ces deux taxons ont probablement des origines communes.

Cependant, et compte tenu de son éloignement géographique avec les autres populations de *Narcissus triandrus*, le narcisse des Glénans a développé des caractéristiques originales qui le distinguent des taxons ibériques affines.

Il est donc aujourd'hui possible de confirmer la forte valeur patrimoniale du narcisse des Glénans et de maintenir son statut de "taxon endémique des Glénans". ■

Remerciements

Ce travail scientifique et les missions de terrain nécessaires ont été soutenus par le financement du Ministère chargé de l'environnement et par le Conseil général du Finistère.

Les auteurs remercient très sincèrement Jesus Izco (Université de Santiago di Compostella) et Carlos Pinto-Gomes (Université d'Evora) pour les précieuses informations sur le terrain et les renseignements qu'ils nous ont aimablement communiqués et qui ont considérablement facilité ces travaux.

Bibliographie

BARRA A., LOPEZ-GONZALEZ G. 1981 – Notas sueltas sobre el género *Narcissus* en Espana. *An. Jard. Bot. Madrid*, 39, 1 : 67 – 78.

BARRA A., LOPEZ-GONZALEZ G. 1984 – Datos cariologicos sobre el género *Narcissus* L. *An. Jard. Bot. Madrid*, 40, 2 : 369 – 377.

BARRA LAZARO A., LOPEZ-GONZALEZ G. 1995 – Nota nomenclatural sobre *Narcissus capax* Salisb. (Amaryllidaceae). *An. Jard. Bot. Madrid*, 53, 1 : 136 – 138.

BIORET F. 1989 - Contribution à l'étude de la flore et de la végétation de quelques îles et archipels ouest et sud armoricains Thèse de doctorat, Université de Nantes, 480 p.

BIORET F. & MALENGREAU D. 1989 - Le Narcisse des Glénans, de la protection à la gestion, *Penn ar Bed*, 132 : 199-207.

BIORET F. & MALENGREAU D. 1989 - Gestion de flore menacée en RN - L'exemple de Saint-Nicolas des Glénans, Colloque "Plantes sauvages menacées de France", Bilan et protection, Brest, octobre 1987 : 297-311.

CHEVALIER A. 1924. - Une excursion aux îles Glénans. *Bull. Soc. Bot. de France*, 71 (5-6) : 523-546.

CHEVALIER A. 1924 -La plante la plus rare de la flore française : le Narcisse des Glénans. *La Nature*, 18 octobre 1924 : 246-248.

DES ABBAYES H. 1935 - Contribution à l'étude du Narcisse des îles Glénans (Finistère). *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 1, n° 12 : 116-124.

DES ABBAYES H. 1936 - Contribution à l'étude du Narcisse des îles Glénans (Finistère). II. Morphologie des chromosomes somatiques. Livre Jub. dédié au prof. L. Daniel : 413-419.

FERNANDES A. 1975 – L'évolution chez le genre *Narcissus* L. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 32 (2) : 843 – 872.

FERNANDES A. 1951 – Sur la phylogénie des espèces du genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Brot.*, 25 2è série, 113 – 194.

GADECEAU E. 1906 - Observations sur le Narcisse des îles Glénans (Finistère). *Bull. Soc. Bot. de France*, 53 : 343-351

GADECEAU E. 1908 - Le Narcisse des îles Glénans. Réponses aux critiques de M.-G. Rouy. *Bull. Soc. Bot. de France*, 50 : 440-442.

GODEAU M. 1985 – Contribution à la connaissance du micro-endémisme de la flore du Massif Armoricaïn. Recherches sur la valeur systématique de quelques taxons. Thèse de Doctorat, Université de Nantes, 1 vol., 355p.

ROUY M.-G. 1908 - Notices bibliographiques (suite) - Un peu de bibliographie III. *Bull. Soc. Bot. de France*, 55 : 148-154.

ROUY M.-G. 1908 - Notices floristiques (suite). Le Narcisse des îles Glénans. *Bull. Soc. Bot. de France*, 55 : 528-532.

WEBB D. A. 1980, *Narcissus* L., in *Flora europaea*, V : 78 – 84.