

**Zeitschrift:** Boissiera : mémoires de botanique systématique  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 20 (1972)

**Artikel:** Contribution à l'étude biosystématique du genre Erodium L'Hér. dans le bassin méditerranéen occidental  
**Autor:** Guittonneau, Guy-Georges  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-895681>

### **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:** 10.12.2025

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



# boissiera

A stylized botanical illustration in yellow and white on a black background. It features a large, irregular yellow shape resembling a cell or microorganism. Inside this shape are several white, elongated, scroll-like structures and a central white circle with a black outline. The yellow shape has several small black dots along its perimeter.

Volume **20**

**Mémoires des Conservatoire  
et Jardin botaniques  
de la Ville de Genève**



## AVIS AUX AUTEURS

“Boissiera” publie des articles scientifiques originaux, en langue française, anglaise ou allemande, traitant de systématique, morphologie, chorologie et écologie végétale ainsi que d’autres sujets étroitement liés à la phytotaxonomie.

Les travaux présentés sont jugés par un conseil de rédaction et, le cas échéant, par un expert spécialement désigné. L’avis de ces instances (anonymes) et la suite à donner seront communiqués à l’auteur.

Les auteurs sont priés de discuter au préalable, avec la rédaction, de tous les problèmes particuliers que pose la publication de leur travail, spécialement en ce qui concerne la présentation des graphiques, tableaux et illustrations de tout genre.

D’une façon générale, les conseils du “Guide for the preparation of scientific papers for publication” (UNESCO SC/MD/5, Paris 1968) méritent d’être suivis.

Ne sont acceptés que des manuscrits proprement dactylographiés (à l’exclusion de doubles au carbone) sur du papier blanc solide, avec grande marge et double espacement (4 crans). Les auteurs sont instamment priés de ne rien souligner sauf éventuellement, d’un trait droit, les noms latins de taxons qui apparaissent dans le texte et les synonymies.

Pour la présentation et la disposition du texte, surtout des citations de tout genre et de la bibliographie, il est vivement recommandé de suivre le modèle des fascicules précédents de cette revue, à partir du volume 14. En particulier, les abréviations des titres de périodiques se conformeront au modèle du “Botanico-Periodicum-Huntianum” (Pittsburgh 1968). Pour la citation d’herbiers, on adoptera les sigles de l’“Index herbariorum” (Regnum Veg. 31). Les clefs de détermination “en escalier” (indented keys) sont à éviter. La publication de tableaux et graphiques dépliant est à exclure.

L’application stricte des dispositions du “Code international de la nomenclature botanique” est de rigueur.

Les dessins au trait et les graphiques seront exécutés à l’encre de chine et numérotés au crayon. Les textes explicatifs devraient être relégués, dans la mesure du possible, dans les légendes. Les chiffres et lettres de renvoi seront tracés au chablon. Il est recommandé d’associer à chaque figure le dessin d’un étalon métrique. L’assemblage des figures et leur disposition dans le texte sont du ressort de la rédaction.

Les illustrations tramées (photographies p. ex.) sont assemblées en hors-texte à la fin du volume, ce dont on tiendra compte dans la numérotation. On veillera à ce que le cadrage des figures permette une utilisation rationnelle des pages: les surnuméraires, ainsi que celles de qualité insuffisante, seront en effet éliminées. La reproduction en hors-texte exigeant des frais supplémentaires, une contribution pécuniaire de l’auteur peut être exigée.

Les légendes des illustrations, aussi concises que possible, seront regroupées sur une feuille séparée. Toute indication chiffrée ou verbale de l’agrandissement ou de la réduction est à exclure.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part gratuits. Les exemplaires supplémentaires seront facturés au prix coûtant. Leur nombre doit être mentionné, à l’endroit prévu, sur les épreuves.

Couverture: *Boissiera bromoides* Hochst. & Steud.

Diagramme floral de M. H. M. Burdet  
Maquette et réalisation de Mlle S. Wikström



volume **boissiera**  
**20**

**Mémoires  
des Conservatoire et Jardin botaniques  
de la Ville de Genève**





Direction et édition:  
Professeur Jacques Miège

Rédaction:  
Marc-André Thiébaud

Réalisation:  
Robert Meuwly  
avec la collaboration de  
M<sup>me</sup> A. Pernin

Toute correspondance doit être adressée à:  
Conservatoire botanique  
Rédaction "Boissiera"  
Route de Lausanne 192  
CH-1202 Genève

Imprimerie du Journal de Genève



volume **boissiera**  
**20**

Contribution  
à l'étude biosystématique  
du genre *Erodium* L'Hér.  
dans le bassin méditerranéen  
occidental

GUY-GEORGES GUITTONNEAU



## SOMMAIRE

Introduction . . . . .	9
1. Généralités . . . . .	11
1.1. Les données de la taxonomie . . . . .	11
1.2. L'analyse historique . . . . .	13
1.3. Le matériel et les techniques . . . . .	20
1.4. Les principaux caractères morphologiques . . . . .	21
2. Les résultats expérimentaux . . . . .	28
2.1. Les données caryologiques . . . . .	28
2.1.1. La caryosystématique . . . . .	28
2.1.2. Les figures polysomatiques . . . . .	29
2.2. La taxonomie expérimentale . . . . .	33
2.2.1. Les essais d'hybridation . . . . .	34
2.2.2. Considérations générales sur les essais d'hybridations . . . . .	62
3. La subdivision du genre <i>Erodium</i> . . . . .	70
3.1. <i>Erodium</i> subgen. <i>Plumosa</i> . . . . .	70
3.2. <i>Erodium</i> subgen. <i>Barbata</i> . . . . .	73
3.2.1. <i>E. sect. Malacoidea</i> . . . . .	74
3.2.1.1. <i>E. subsect. Chamaedryoidea</i> . . . . .	74
3.2.1.2. <i>E. subsect. Malacoidea</i> . . . . .	76
3.2.1.2.1. Série de l' <i>E. malacoides</i> . . . . .	76
3.2.1.2.2. Série de l' <i>E. botrys</i> . . . . .	85
3.2.1.2.3. Série de l' <i>E. trifolium</i> . . . . .	87
3.2.1.2.4. Série de l' <i>E. asplenoides</i> . . . . .	90
3.2.2. <i>E. sect. Absinthioidea</i> . . . . .	93
3.2.2.1. <i>E. subsect. Absinthioidea</i> . . . . .	93
3.2.2.2. <i>E. subsect. Petraea</i> . . . . .	93
3.2.3. <i>E. sect. Cicutaria</i> . . . . .	99
3.2.3.1. <i>E. subsect. Cicutaria</i> . . . . .	99
3.2.3.2. <i>E. subsect. Romana</i> . . . . .	114
4. L'évolution du genre <i>Erodium</i> . . . . .	119
4.1. Interprétations des résultats expérimentaux . . . . .	119
4.1.1. Sur la caryologie . . . . .	119
4.1.2. Sur la taxonomie expérimentale . . . . .	119
4.2. Interprétations de l'évolution du genre . . . . .	124
4.2.1. Origine des nombres de base . . . . .	124
4.2.2. Les données de la géobotanique . . . . .	130
Conclusions générales . . . . .	132
Appendice: localisations géographiques des populations récoltées . . . . .	135
Références bibliographiques . . . . .	143
Index . . . . .	149

## INTRODUCTION

En vue d'une meilleure compréhension des êtres vivants, les biosystématiciens analysent les populations végétales dans leurs milieux naturels et en culture expérimentale afin de délimiter des unités systématiques en fonction des liens de parenté et des variations phénotypiques.

Cette étude dynamique semble s'opposer à celles des systématiciens. En fait, les modèles de ces derniers correspondent à des états de développement des populations et en tant que tels, représentent une base pour les études biosystématiques.

Les biosystématiciens ne s'appuient pas uniquement sur des données expérimentales mais tiennent compte de l'ensemble des connaissances résultant de nombreuses méthodes. La biosystématique est alors une science de synthèse coordonnant les unités systématiques définies, tout d'abord, d'une façon plus ou moins empirique.

Dans le genre *Erodium*, de grandes variations dans tous les caractères morphologiques ont incité les systématiciens à décrire un nombre important de taxons. Mais ces seuls caractères ne donnent aucune information sur l'origine et la filiation des espèces, sur l'amplitude des variations phénotypiques dues au génotype ou au milieu, etc.

Ainsi, nous essayerons, tout d'abord, de faire la synthèse des données qui étaient à notre disposition, de comparer l'importance des caractères morphologiques et de résumer les techniques et méthodes utilisées. Ensuite, nous exposerons nos recherches sur la caryologie et la taxonomie expérimentale.

Enfin, nous tenterons de faire la synthèse de nos connaissances sur la subdivision et l'évolution du genre. Nous pensons donc présenter une étude très générale qui servira de base à nos études ultérieures.

Ce travail a été effectué à la Faculté des sciences d'Orléans (U.E.R. sciences exactes et naturelles) et avant d'exposer nos résultats, nous tenons à exprimer notre profonde gratitude aux personnes qui nous ont aidé.

M. le professeur Guinochet a suivi le développement de nos recherches. Sa sollicitude et ses précieux conseils ont toujours été de grands encouragements. La présidence de notre jury qu'il a bien voulu assurer est un grand honneur pour nous. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre très haute considération.

M. le professeur Gorenflot a bien voulu être le rapporteur de ce travail et il nous a fait bénéficier de sa bienveillance et de ses nombreux conseils; M. le professeur Demarly et M. le professeur Heywood (University of Reading) nous ont grandement obligé en participant à notre jury. Nous leur en sommes très reconnaissant.

Nos remerciements vont à tous ceux qui nous ont fait parvenir du matériel vivant pour nos recherches. Davis, University of Edinburgh; Le Houérou, expert à la F.A.O.; Mathez et Peltier, Institut scientifique chérifien; Quézel et Zaffran, Université de Marseille Saint-Jérôme; De Vilmorin, Université de Paris XI.



Nous voulons remercier les conservateurs et leurs collaborateurs qui nous ont facilité la consultation des herbiers d'Alger (AL et hb Faurel), de Genève (G et G-DC), de Lyon (LY et hb Jordan), de Madrid (MA), de Marseille (hb Zaffran), de Montpellier (MPU), d'Orléans (hb Joly), d'Orsay (hb Guinochet et De Vil-morin), de Paris (P), de Porto (PO), de Rabat (RAB), de Toulon et de Tunis (hb Le Houérou, hb Schoenenberger).

Notre reconnaissance va également à M. Bénardeau qui s'est chargé de l'entretien de nos cultures expérimentales et à tous ceux qui de près ou de loin ont facilité notre travail.

Quatre de nos missions ont été subventionnées par le C.N.R.S.: deux en Espagne et au Portugal, une en Tunisie et Sicile et une en Corse.

M. le professeur Miège a bien voulu accepter de publier ce travail dans la revue *Boissiera*, lui assurant ainsi une diffusion internationale; qu'il en soit très sincèrement remercié.

## 1. GÉNÉRALITÉS

### 1.1. Les données de la taxonomie

Chaque nouvelle méthode taxonomique a comme corollaire, la création de toute une série de termes scientifiques. Bien que cette méthode, prise isolément, précise des points particuliers très importants, dans l'ensemble, elle est probablement plus défectueuse que les anciennes réunies. Par exemple, la caryologie, basée sur les nombres chromosomiques, peut circonscrire la valeur taxonomique des populations groupées dans une même espèce, de même que la comparaison des caryogrammes peut donner des informations sur des espèces à même nombre chromosomique; mais il serait vain de vouloir établir une classification des genres, familles, etc., sur ces données. Notre conception est différente, il ne peut y avoir une systématique morphologique, cytologique, génétique ou même uniquement biochimique.

L'utilisation des données, résultant de la comparaison des exsiccata et des nombreuses descriptions, nécessite un travail souvent fastidieux. Cependant, la réglementation actuelle bien qu'imparfaite, doit être appliquée pour éviter toutes les subjectivités. Les résultats acquis, s'ils paraissent parfois très faibles, permettent d'éliminer les interprétations douteuses.

La classification est basée depuis les travaux de C. Linné, essentiellement sur les caractères sexuels. Linné est surtout connu pour l'adoption de la désignation binominale des espèces qui a simplifié énormément la nomenclature touffue du début du XVIII<sup>e</sup> siècle. Mais son idée intuitive de subdiviser le règne végétal en fonction du nombre d'étamines, est d'une portée bien plus considérable: auparavant, les plantes étaient groupées en fonction de leur intérêt pour l'homme et Linné a établi la première classification indépendante de l'homme, d'où son universalité. Celles qui ont suivi n'ont eu pour but que d'améliorer la méthode, mais elle n'a jamais été réformée dans son esprit. De plus, Linné a ébauché la subordination des caractères, notion qui a été considérablement développée par la suite. Depuis, les critiques ont montré la nécessité de s'appuyer non sur un seul mais un ensemble de caractères dont le nombre s'accroît en fonction des nouvelles découvertes. Guinochet (1965: 247) le précise:

“La taxonomie n'est pas, contrairement à une idée trop répandue, un simple inventaire descriptif clos d'objets donnés d'avance: c'est une science très vivante qui s'efforce, à chaque instant, de s'améliorer et même de se rectifier en fonction des connaissances nouvellement acquises, dont elles constituent par conséquent, l'un des exposés synthétiques possibles. Mais les ambitions du taxonomiste vont plus loin car il souhaite établir ses classifications en tenant compte

non seulement du maximum de caractères, mais encore des relations de parentés réelles, c'est-à-dire de la phylogénie."

L'évolution des espèces représente à l'heure actuelle l'orientation dominante retenue par les systématiciens. Mais souvenons-nous alors de la théorie de l'espace à quatre dimensions dont la théorie euclidienne n'est qu'un cas particulier, pour penser qu'il est fort possible d'admettre plusieurs directions dont la phylogénie représenterait non la seule, mais l'hypothèse la plus fertile en développements. La caryosystématique et la génétique établissent les preuves de cette phylogénie au niveau de l'espèce et rarement au niveau du genre; mais au-dessus, les hypothèses reposent uniquement sur les caractères morphologiques, physiologiques et biochimiques.

Selon les méthodes utilisées, la conception traditionaliste améliore sans réformer et l'évolutionniste réforme sans résoudre pour autant le problème de la taxonomie. Ainsi, la seconde conduit à l'établissement d'une nouvelle hiérarchisation. Par exemple, les généticiens ont créé les termes "hologamodèmes" et "coenogamodèmes" en se basant uniquement sur les hybridations: ces termes définis sur un seul concept, ne peuvent correspondre exactement à l'espèce, aux sections ou au genre. Mais si l'on essaye d'appliquer les données génétiques pour préciser le concept subjectif que nous avons de telle ou telle espèce, l'objectivité scientifique progresse. Les synthèses des différentes méthodes doivent être faites, sinon nous allons vers un cloisonnement rigoureux et étanche qui séparerait les morphologistes des généticiens ou des physiologistes et les isolerait des autres sciences.

Aussi, avons-nous utilisé de nombreuses méthodes pour analyser la taxonomie du genre *Erodium*: morphologie comparée, caryologie, écologie, génétique.

Nous nous sommes penchés tout d'abord sur la nomenclature. En effet, tous les concepts biologiques étant plus ou moins abstraits, il est essentiel de préciser les conventions utilisées. Or il existe actuellement un Code international de nomenclature (Lanjouw & al. 1966) qui, s'il n'est pas idéal et même s'il subit des modifications ultérieures, peut servir de base aux taxonomistes. Il est bien évident que si chaque taxonomiste se fait une idée personnelle d'un taxon, s'il estime qu'il doit être nommé ainsi pour telle ou telle raison et même s'il s'agit d'une habitude séculaire, en extrapolant, nous arriverions à un nombre infiniment grand de binômes pour un même taxon, ce qui ne serait guère un procédé scientifique. De plus, aucune synthèse ne serait possible entre tous les travaux.

Dans la nomenclature, la notion de priorité n'est pas toujours admise soit par principe, soit par omission. Dans la plupart des cas, le même taxon est désigné sous plusieurs binômes et parfois le même binôme est appliqué à des taxons différents. Beaucoup de raisons en sont la cause. De tout temps les scientifiques, et plus particulièrement les taxonomistes, ont décrit les espèces qu'ils considéraient comme nouvelles et cette passion se retrouve chez les biologistes qui, bien qu'antinomenclaturistes, décrivent pourtant des écodèmes, des cytotypes ou des génodèmes. Mais quelquefois, les taxonomistes ne connaissent pas tous les travaux concernant l'espèce considérée, ou celle-ci a été mal décrite, ou pour d'autres raisons (rang différent, pays éloigné, etc.), ils la décrivent à nouveau. Dans le genre *Erodium*, nous aurions pu nous contenter des binômes généralement admis par tel ou tel taxonomiste; mais notre position aurait été orientée, non impartiale, et les découvertes scientifiques, si petites soient-elles sortent toujours

du cadre des us et coutumes. Il est donc nécessaire de synthétiser toutes les données concernant la même unité taxonomique.

La bibliographie montre qu'une certaine marge d'erreur existe dans tous les travaux taxonomiques et que cette marge diminue lorsque l'auteur a des connaissances de plus en plus vastes sur le groupe végétal considéré. Nos études auraient été moins diversifiées si nous ne nous étions intéressé qu'à une seule espèce, l'absence de vues générales sur le genre nous aurait conduit à des erreurs plus grandes. Mais il est probable, sinon certain, que nos conclusions auraient été différentes si nous avions traité l'ensemble de la famille des Géraniacées. Notre limite a été imposée pour des raisons matérielles. Il est impossible de récolter, d'analyser, d'hybrider, etc., toutes les espèces d'une famille importante. Même dans notre domaine où nous avons plus de 70 espèces, près de 5000 essais d'hybridations auraient dû être tentés pour avoir des résultats rigoureusement mathématiques. Il y aura donc un choix plus ou moins intentionnel des combinaisons; néanmoins, elles permettent d'extrapoler les données fragmentaires obtenues. Par ailleurs, si des travaux similaires étaient réalisés sur les autres genres des Géraniacées, une synthèse plus générale pourrait être élaborée.

La taxonomie nous permettra de définir un certain nombre d'espèces dans le sens le plus synthétique possible et qui sera conforme dans la plupart des cas, à celui énoncé par Guinochet (1955: 123): "Tel qu'on le comprend habituellement, le concept d'espèce repose sur la notion de solution de continuité morphologique pour les taxonomistes classiques, sur celle d'isolement sexuel pour les biosystématiciens et généticiens, ce qui revient généralement au même, car l'isolement sexuel est corrélatif de différenciations génotypiques et par voie de conséquence phénotypiques ... On peut alors dire qu'une espèce est un ensemble — pouvant être réduit à l'unité — de populations normalement isolées sexuellement d'une manière complète des autres, mais non entre elles. A l'intérieur des espèces, les unités subordonnées — sous espèces, variétés, etc. — correspondent à des ensembles relativement plus ou moins incomplètement isolés."

Nous n'avons pu définir les associations végétales auxquelles appartiennent les populations récoltées. Sur un domaine vaste, il aurait fallu connaître l'ensemble de ces associations et par suite, reconnaître toute la flore du bassin méditerranéen. C'est une lacune de notre travail; néanmoins, les références des associations connues seront données. Dans un contexte très général, les espèces endémiques entrent souvent parmi les caractéristiques tandis que les espèces collectives se retrouvent toujours parmi les compagnes. Or notre travail, en précisant les caractères taxonomiques de ces dernières espèces, permettra de les utiliser dorénavant d'une façon plus judicieuse.

## 1.2. L'analyse historique du genre *Erodium*

### *La période pré-linnéenne*

Le genre *Erodium* a été décrit en 1789; auparavant ses espèces étaient incluses dans le genre *Geranium*. Les premières descriptions imprimées apparaissent à la fin du XVI<sup>e</sup> siècle: *Geranium malacoides* L'Obel (1581) et *G. supinum*



(= *E. cicutarium*) Dodoens (1583). Ensuite, Bauhin (1623) reconnaît quatre espèces: "*Geranium folio althaeae*" (= *E. malacoides*), "*G. acu longissima*" (= *E. gruinum*), "*G. cicutae folio minus & supinum*" (= *E. cicutarium*) et "*G. cicutae folio moschatum*" (= *E. moschatum*). Puis Parkinson (1640), mentionne le *G. foetidum*. Enfin, six espèces qui furent ignorées par la suite dans les travaux de Linné, ont été décrites par Boccone (1697): p. 93, t. 82: "*G. cicutae folio, erectum, Romanum*" (= *E. alpinum*); p. 93, t. 83: "*G. chrysanthemi cretici folio Neapolitanum*" (= *E. ciconium*); p. 109, t. 89: "*G. malacoides supinum, lato, rotundo, crasso, rugoso, integro folio, acu brevissime, carinense*" (= *E. alnifolium*); p. 145, t. 109: "*G. supinum, Botrys folio, acu sursum spectante*" (= *E. botrys*); p. 160, t. 128: "*G. supinum, rotundo batrachioides crasso tomentoso, radice rusescente, longius radicata*" (= *E. nervulosum*) et p. 160, t. 128: "*G. aestivum minimum, supinum alpinum chamaedryoides, floro albo variegato*" (= *E. maritimum*). De nombreux auteurs (Cavanillès, L'Héritier, Willdenow, Brumhard, etc.) ont adopté cette dernière diagnose pour une espèce des Baléares, subacaule et à fleurs moyennes, que l'on doit rapporter maintenant à l'*E. reichardii*. Pour en être convaincu, il suffit d'analyser la description de Boccone (l.c.: 160): "*E. Pianta supina, e minore pui d'ogn'alta specie di Geranio: produce le sue foglie simili al Chamaedrys, e piccole, come l'Alsine foliis Tissaginis Lnb, Jc. Il fiore è bianco variegato; e trovasi la state alta mezza spanna alla montagna di S. Michele in Corsica. Alle volte imita le foglie del Alchimilla minima montana Fab. Col.*", autrement dit, les feuilles sont semblables à celles du *Teucrium chamaedrys* mais plus petites,... et la plante imite l'*Alchimilla arvensis*. Par ailleurs, et nous y reviendrons plus loin, l'espèce des Baléares semble être absente de Corse, tandis que l'*E. maritimum* est assez fréquent en montagne. Pour toutes ces raisons, nous rapportons à cette dernière espèce la description de Boccone dont l'ambiguïté reposait sur l'interprétation de la seule diagnose.

### *La période linnéenne (1753-1788)*

Linné (1753) dans la première édition du *Species plantarum*, regroupe les espèces du genre *Erodium* dans la section "*staminibus quinque fertilibus*" du *Geranium* et ne retient que trois espèces: *G. cicutarium* (avec le var. *moschatum*), *G. malacoides* et *G. gruinum*. A la suite d'une erreur, le *G. glaucophyllum* est classé dans la section "*staminibus 7-fertilibus*".

Peu après, Juslen (1755) décrit le *G. ciconium* dans une thèse académique, la "*Centuria I plantarum*", présidée par Linné. Comme nous le rappelle Stearn (1957: 51-64), jusqu'en 1852, les académies suédoises avaient des procédures à caractère médiéval: l'étudiant soutenait en débat public une "*thesis for which the professor was primarily or entirely responsible*"; ce vieux système avait pour but de juger l'éloquence de l'étudiant et sa connaissance de la langue latine, sans tenir compte du contenu et de l'originalité de la thèse. Linné avait d'ailleurs regroupé ces thèses dans ses *Amoenitates Academicæ* (1759) et par la suite, il ne donna que les références de ces dernières. Ce point de vue vient d'être confirmé par Stearn (l.c.) qui, après avoir rappelé que l'attribution d'un nom à un auteur est une convention, conclut: "*and for convenience, as well as for historical reasons, the names first published in the Linnean dissertations, in the original theses no less than in the amended Amoenitates academicae versions, should*

be attributed to Linnaeus and to him alone". Stearn veut mettre un point final à la tendance qui se généralise depuis le début de XX<sup>e</sup> siècle et qui tend à réattribuer la paternité de certaines espèces linnéennes aux auteurs des thèses originales. En particulier Rothmaler (1940) redonne la priorité à Juslen, Torner, Nathhorst, etc., et pour les Géraniacées, il a établi les synonymies suivantes:

P. 71: "*Geranium ciconium* Jusl. = *Erodium ciconium* (Jusl.) Ait.

*G. versicolor* Jusl. = *G. striatum* L.

*G. dissectum* Jusl. = *G. dissectum* L.

P. 77: *G. foetidum* Nath. = *E. foetidum* (Nath.) Rothm."

Nous ne pouvons admettre sans réserves la paternité totale donnée à Linné et pourtant il est difficile de les attribuer uniquement à ses élèves. Néanmoins, ceux-ci ayant soutenu une thèse en public, même s'ils ont été guidés, même s'ils n'avaient pas de responsabilités sur le fond du sujet, ont participé à la désignation des espèces par de nombreuses initiatives personnelles que Linné a parfois réfutées par la suite. Comme exemple, citons le cas du *Geranium foetidum* de Nathhorst (1756) qui a été transformé avec insistance, en variété du *Geranium cicutarium* par Linné dans le *Systema naturae* (1759): "*β Geranium foetidum* Lob. Magn. mihi varietas radice perenne nata." Linné a gardé cette opinion jusqu'en 1773 où Gouan eut l'autorisation de la transformer en *Geranium petraeum*. De tout ceci, il résulte que nous devons tenir compte des raisons historiques, comme le pense Stearn, et des personnalités, comme le pense Rothmaler. En conséquence, l'adjonction de l'abréviation de l'élève à celle du nom du maître permet de satisfaire les uns et les autres; cela aurait également l'avantage de clarifier beaucoup de situations ambiguës, tout en respectant la règle de la priorité. Nous avons ainsi:

*Geranium versicolor* L. & Jusl., Cent. I Pl.: 21. 1755.

= *G. striatum* L., Syst. nat. 2: 1143 et Amoen. Acad. IV: 282. 1759.

*Erodium ciconium* (L. & Jusl.) L'Hér. ≡ *G. ciconium* L. & Jusl., Cent. I Pl.: 21. 1755.

*Erodium foetidum* (L. & Nath.) L'Hér., Géraniol.: 3. 1802 ≡ *G. foetidum* L. &

Nath., Flora monsp.: 21. 1756. Diagnose in Magnol, Bot. Monsp.: 109. 1676.

= *G. petraeum* Gouan, Illust. et observ. bot.: 45. 1773.

= *E. petraeum* (Gouan) Willd., Sp. Pl. 3/1: 626. 1800.

En 1759, trois ouvrages importants pour la nomenclature du genre *Erodium* sont publiés: le *Systema naturae* de Linné, le *Specimen botanicum* de Geraniis de Burmann (daté du 17 août) et les *Amoenitates Academicae* IV de Linné (datées de novembre). Becherer (1928) pense que le premier est sorti en juin 1759. Nous pouvons, par comparaison, confirmer qu'il est bien antérieur au *Specimen* de Burmann; ce dernier cite des références du *Systema naturae*, exemples: p. 39: "*Geranium scabrum* ... Linné Syst. nat. 2: 1142." p. 48: "*Geranium hirtum* ... L. Syst. nat. 2: 1142."

Nous adoptons alors la synonymie de Becherer (l.c.): *E. acaule* (L.) Bech. & Thell. [= *E. romanum* (Burm.) L'Hér.]. Burmann, en plus, décrit un *G. hirtum* dont la diagnose est identique à celle du *G. incarnatum* L. du *Systema naturae*.

Estimait-il que l'espèce linnéenne était mal nommée? Cependant, il s'agit bien de la même espèce. Or, dans la nomenclature actuelle, le *G. incarnatum* L. a été transféré dans le genre *Erodium* et le *G. hirtum* Burm. dans le genre *Pelargonium*. Deux espèces de genres différents, ne peuvent avoir la même diagnose. Bien que non spécialiste du genre *Pelargonium*, il nous semble que le *P. hirtum* (Burm.) Jacq. devrait être rapporté au *P. tenuifolium* L'Hér. (1792) qui jusqu'ici était cité en synonymie du *P. hirtum*.

Ainsi, en 1759, le nombre des espèces d'*Erodium* (*sub-Geranio*) passe de 4 dans le *Species Plantarum*, à 9 dans le *Systema naturae*, et à 11 dans le *Specimen de Burmann*. Ensuite de 1760 à 1780, nous n'avons que très peu de travaux sur ce genre. Nous avons déjà cité le *G. petraeum* de Gouan (1773). En 1775, Niebuhr publie à titres posthume, la *Flora aegyptiaco-arabica* de Forskål, avec deux espèces: *G. hirtum* et *G. triangulare*. Ce dernier binôme sera considéré ultérieurement par Muschler (1912) comme synonyme de l'*E. laciniatum* et selon la règle de priorité, il forme la combinaison: *E. triangulare* (Forsk.) Muschl. Mais Christiansen (1922) a montré qu'il s'agit d'un nomen dubium: l'herbier de Forskål ne contient pas de *G. triangulare* et un *E. laciniatum* est étiqueté *G. maritimum*. En l'absence d'échantillon, il est difficile de trancher cette question, d'autant plus que la diagnose succincte de Forskål peut s'appliquer à plusieurs espèces comme l'*E. gruinum* ou l'*E. arborescens*. Nous conserverons donc le binôme *E. laciniatum* (Cav.) Willd.

En 1780, une espèce des Baléares est appelée *G. reichardii* par Murray et sera décrite à nouveau sous les noms de *G. chamaedryoides* par Cavanilles (1787) et de *G. parvulum* par Scopoli (1786). De Candolle (1824) redonne la priorité à Murray, mais cette espèce est souvent dénommée à tort, *E. chamaedryoides*.

En 1787, soit moins de 10 ans après la mort de Linné, paraît la deuxième monographie sur le genre *Geranium* et, en deux ans, le nombre d'espèces que l'on rapportera au genre *Erodium* va passer de 14 à 25 après la *Quarta dissertatio* (1787) et la *Quinta dissertatio* (1788) de Cavanilles. La première sera reprise par Lamarck dans l'*Encyclopédie méthodique*, antidatée 1786: le *Journal de Paris* (1788: 467) annonce la mise en vente pour le 14 avril 1788. Lamarck y ajoute les descriptions du *G. aethiopicum* et du *G. glandulosum*. Cavanilles reprend ces deux espèces dans la *Mantissa II* de sa *Quinta dissertatio* et transforme le *G. aethiopicum* en *G. bipinnatum*, ce qui sera par la suite une source de confusion, la même diagnose étant attribuée à deux espèces différentes (Guittonneau 1963a).

### *La genèse du genre Erodium (1789-1860)*

Le genre *Geranium*, au sens linnéen, était devenu très vaste. Cavanilles répartissait ses 134 espèces en trois groupes basés sur le nombre de fleurs par inflorescence (une, deux ou plusieurs). Cette classification était peu pratique. C'est à la même époque que L'Héritier eut l'idée d'élever au rang de genre les trois sections du *Geranium* de Linné. Ainsi naquirent le genre *Erodium* à cinq étamines et le genre *Pelargonium* à sept étamines: le genre *Geranium* fut limité aux espèces ayant dix étamines. Cette scission parut tout d'abord dans l'*Hortus Kewensis* de Aiton & Dryander en 1789. Pour Buser in Burnat (1896: 23 en note infrapaginale), l'*Hortus Kewensis* serait paru en 1788. Mais Britten & Woodward (1905) citent la lettre du 12 avril 1789 où L'Héritier donne la description du genre *Erodium* et la liste des espèces qui ont été publiées dans le tome 2. Stafleu (1963) reprenant

ces éléments, confirme la date de publication ("août-sept. 1789") pour les trois tomes de l'Hortus Kewensis.

La transformation du genre *Geranium* ne fut pas admise par les botanistes contemporains de L'Héritier. Tout d'abord, elle arrivait un an après les monographies de Cavanilles qui avaient été certifiées par l'Académie royale des sciences de Paris; ensuite et surtout, L'Héritier, avec son esprit très linnéen, avait changé de nombreux noms spécifiques. Il semble que ce grand botaniste ait eu un esprit sectaire très poussé: seules les espèces linnéennes et les siennes étaient considérées comme valables. De plus, il avait antidaté ses ouvrages et Cavanilles s'en émut dans le Journal de Paris du 20 février 1789: "M. L'Héritier vient de publier le 5<sup>e</sup> fascicule de ses plantes nouvelles, il le date de 1785. La plus grande partie des planches qu'il donne comme nouvelles avaient été décrites et figurées dans mon ouvrage intitulé *Dissertationes botanicae*. Je n'y ai point cité M. L'Héritier, puisqu'il était impossible de le faire avant que son cinquième fascicule parût. J'en fais l'observation afin qu'on ne m'accuse pas d'être plagiaire. Je ne me plains point de ce que M. L'Héritier ne me cite pas en parlant de mes plantes, ni de ce qu'il a changé les noms spécifiques pour leur donner un air de nouveauté, ce qui augmente les difficultés de la botanique, mais je réclame seulement mes droits; et comme il annonce une monographie de *Geranium*, je crois pouvoir rappeler ici que j'en ai publié 134 espèces et 52 planches, etc.". Dans sa réponse du 4 mars, L'Héritier confirme l'antidate et les nouvelles descriptions: "En commençant mes *Stirpes novae*, j'ai promis quatre fascicules par année. Mon séjour en Angleterre a interrompu mes livraisons; mais la besogne n'a pas moins été faite et disposée, et j'espère m'acquitter peu à peu ... Je n'ai point cité les *Sida* de M. Cavanilles, parce que sa dissertation ne m'a pas paru digne de l'être, etc.". Ce débat nous permet de montrer (Guittonneau 1963b) que la *Geraniologia* de L'Héritier n'était pas encore publiée au début de 1789 et qu'elle était bien postérieure aux dissertations de Cavanilles. La même année, mais quelques mois auparavant, Stafleu (1963) en se basant sur la correspondance manuscrite de L'Héritier, avait précisé la date exacte (avril 1792) de la mise en vente des planches de la *Geraniologia*; n'en ayant pas encore eu connaissance, nous étions arrivé à prouver qu'elle n'était pas antérieure à 1790. L'Héritier, dans sa réponse à Cavanilles, avait annoncé 200 espèces de *Geranium*, mais en raison des critiques de ce dernier et du climat politique (n'oublions pas que cela se passait au moment de la Révolution française!), il ne fit paraître que les 44 planches antidatées 1787-1788, sans le texte. Une partie seulement de ce texte avait été publiée dans l'Hortus Kewensis d'Aiton (1789); mais le texte de la *Geraniologia* est considéré de nos jours comme inédit. D'après Stafleu (l.c.), les planches ont été réimprimées en 1813 par Garnery; le texte aurait été donné ou vendu par Garnery à De Candolle et les épreuves d'un *Compendium Geraniologium* (64 pages) sont actuellement au Conservatoire botanique de Genève. Ces dernières n'ont jamais été effectivement publiées, bien qu'il en existe trois exemplaires des pages 1-48 et un seul des pages 49-64. Stafleu précise cependant que ces épreuves ont été communiquées à Banks et peut-être à d'autres botanistes. Mais seules les pages sur le genre *Erodium* ont été divulguées; ainsi, Dryander (1797) mentionne dans le catalogue de la bibliothèque de Banks: "*Erodium* — Est prima plagula *Geraniologiae* brevioris, in qua continentur differentiae specificaе synonyma et loci natales 26 specierum *Erodii*, cum observationibus quibusdam". D'après Britten & Woodward (1905), cet extrait n'a pu être retrouvé au British Museum. Au cours de nos recherches bibliographiques, nous avons



retrouvé deux nouveaux exemplaires du texte relatif au seul genre *Erodium* (Guittonneau 1967b). L'un complet et relié aux 44 planches en couleurs d'une *Geraniologia*, a été racheté le 10 mars 1847 par la Bibliothèque nationale de Paris; l'autre, incomplet (il manque les pages 1 à 4) est déposé au Laboratoire de phanérogamie du Muséum. Celui de la Bibliothèque nationale est le seul ayant des planches surcolorées et il ne peut provenir que de la bibliothèque personnelle de L'Héritier. Après l'assassinat de ce dernier en 1800, sa bibliothèque fut vendue en totalité le 10 mai 1802 au libraire Merigot. Selon le catalogue de Deburc (1802), les travaux de L'Héritier étaient regroupés sous les numéros 911 à 913 et la *Geraniologia* y était au moins en trois exemplaires. L'exemplaire du Muséum doit provenir de la même bibliothèque: le texte est relié aux seules planches (I à VI) de la *Geraniologia*. Or les 44 planches avaient été vendues en une seule livraison, c'est-à-dire que seul L'Héritier avait la possibilité de composer les planches avec le texte pour sa bibliothèque.

En définitive, il apparaît qu'avant 1797, L'Héritier avait adressé le texte imprimé sur le genre *Erodium* à Banks et peut-être à d'autres botanistes ou bibliophiles, mais qu'il ne l'a pas mis en vente. Cependant, selon l'art. 29 du Code International de Nomenclature, par la vente à titre posthume de sa bibliothèque, le texte sur le genre *Erodium* a été effectivement publié le 10 mai 1802. Il en résulte les validations suivantes:

*Erodium foetidum* (L. & Nath.) L'Hér., *Geraniol.*: 3. 1802.  
= *E. petraeum* (Gouan) Willd., *Sp. Pl.* 3/1: 626. 1800.

*E. populifolium* L'Hér., *Geraniol.*: 10. 1802.  
= *E. pachyrhizum* Coss. & Dur., *Bull. Soc. Bot. France* 9: 432. 1862.

*E. nervulosum* L'Hér., *Geraniol.*: 10. 1802.  
= *E. gussonii* Ten., *Syn. nov. Plant.*: 54. 1819.

Si, de nos jours, l'opinion populaire appelle encore *Geranium* les espèces du *Pelargonium*, les botanistes de la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle continuèrent bien souvent à utiliser la nomenclature linnéenne; entre autres Lapeyrouse (1795) et Desfontaines (1798) n'admettent pas le genre *Erodium*.

Néanmoins, le XIX<sup>e</sup> siècle consacre les travaux de L'Héritier: en 1800, Willdenow adopte le genre *Erodium* dans son *Species Plantarum*. Après cette publication, il n'y aura plus que Poiret (1811) qui continuera à utiliser la conception linnéenne du genre *Geranium*. Enfin, De Candolle (1824), dans son *Prodromus*, réhabilite complètement L'Héritier en citant ses espèces qu'il pense inédites et en adoptant sa subdivision en deux sections. Après 1824, il y eut un renversement de tendance qui aboutit à une exagération: les auteurs se référant à la notice biographique de L'Héritier par Cuvier (1802), ont admis que la *Geraniologia* avait été mise en vente en 1787-1788, c'est-à-dire avant la *Quinta dissertatio* de Cavanilles datée de 1788. C'est pourquoi l'*E. glandulosum* (Cav.) Willd. a été transformé en *E. macradenum* L'Hér. par Grenier & Godron (1848) dans leur *Flore de France*.

En dehors de toute polémique et en fonction des dates effectives des publications, nous avons précisé la nomenclature (Guittonneau 1963b, 1967b). Si L'Héritier a eu tort d'ignorer ou même d'essayer de s'approprier des résultats de Cavanilles,

cela correspondait à une divergence de sa conception de la nomenclature: l'épithète spécifique dans l'esprit linnéen et dans son esprit, devait correspondre à la meilleure dénomination.

### *La subdivision du genre Erodium (1867-1912)*

Les descriptions de plus en plus nombreuses ont incité les botanistes à établir des subdivisions. Boissier fut le premier auteur à avoir une vue d'ensemble du genre. D'Espagne, il a décrit plusieurs espèces des régions alpines et subalpines, avant de parcourir le Moyen-Orient. Il était désormais en possession d'un échantillonnage des espèces du bassin méditerranéen, domaine où se sont différenciées plus de 80% des espèces présentement connues. Ainsi, dans sa *Flora orientalis* (1867: 884-885), il définit deux sections (*Barbata* et *Plumosa*) basées sur l'arête du fruit, elles-même divisées en tenant compte de la pérennité des espèces. La forme des feuilles, d'abord prise en considération par L'Héritier (1802), n'intervient qu'au troisième degré.

Willkomm & Lange (1880: 532), n'ayant à classer que les espèces de la péninsule Ibérique (25) et n'ayant que des plantes appartenant à la sect. *Barbata* Boiss., fondèrent leurs subdivisions, d'abord sur le port puis sur les découpures des feuilles en reléguant parfois au troisième degré la pérennité.

Battandier (1888: 121-128) pour classer 26 espèces d'Algérie, revient à la morphologie foliaire pour délimiter trois sections: *Cicutaria*, *Gruinalia* et *Malacoidea*.

Rouy in Rouy & Foucaud (1897: 100-123) ayant reconnu 13 espèces pour la France, les répartit en deux sections basées sur les divisions foliaires: *Pinnatisecta* et *Lobata*.

Enfin, Brumhard (1905) considérant l'ensemble des espèces, reprend la classification de Boissier, complétée par celles de Willkomm & Lange, Battandier et Rouy. Cette subdivision est admise par Knuth (1912: 224); elle marque un énorme progrès sur les précédentes car chaque sous-section est définie par plusieurs caractères. Brumhard distingue ainsi deux sections (*Plumosa* et *Barbata*) d'importance très inégales, la seconde étant répartie sur dix sous-sections: *Incarinata*, *Guttata*, *Pelargoniflora*, *Malacoidea*, *Chamaedryoidea*, *Gruina*, *Absinthioidea*, *Petraea*, *Cicutaria* et *Romana*.

### *La période actuelle (1913-1970)*

La classification de Brumhard est utilisée par la plupart des taxonomistes actuels, parfois avec des réserves. Si elle a marqué une nette évolution dans la systématique, elle n'est pas à l'abri de toutes critiques. Nous y avons apporté (Guittonneau 1966a, 1967b) quelques modifications et dans la troisième partie de notre exposé, nous présenterons l'état actuel de la question.

Pour cela, nous avons entrepris une révision biosystématique limitée au bassin méditerranéen occidental au sens large (France, Espagne, Portugal, Maroc, Algérie, Tunisie et Italie) avec quelques incursions en Libye et au Tibesti. Ultérieurement, nous pensons étendre nos études au bassin méditerranéen oriental afin d'avoir une connaissance complète du genre *Erodium*.

### 1.3. Le matériel et les techniques

Notre travail a été réalisé sur des populations dont l'origine était bien connue: pour cela nous avons récolté du matériel dans les localités naturelles. C'est ainsi que nous avons effectué quatre missions en Espagne, une au Portugal, en Tunisie, en Sicile, en Corse et deux en Italie. Par ailleurs, nous avons bénéficié du concours de nombreux botanistes qui nous ont adressé des fruits ou des boutures de plusieurs populations.

#### *Récolte et culture des populations*

Les espèces vivaces se bouturent très facilement à condition de leur faire subir un habillage très poussé. Pour cela, sur le lieu de récolte, il faut enlever le maximum de feuilles en ne laissant que les jeunes feuilles des bourgeons et ne pas oublier d'ôter les vieilles stipules qui adhèrent aux souches, empêchant le contact direct de la bouture avec le sol. De plus il faut supprimer toutes les inflorescences, même les plus jeunes, et à fortiori les fruits en cours de développement. Ces boutures ainsi préparées et emballées sous sachet plastique, peuvent se conserver plus d'une semaine et supportent très bien l'expédition jusqu'au lieu de repiquage. A l'arrivée elles sont placées en pots dans un mélange de terre et de sable; les pots sont mis dans un endroit ombragé et arrosés régulièrement pendant une quinzaine de jours. A l'aide de cette technique, il est possible d'avoir plus de 80% de reprise. Pour avoir un bon échantillonnage, à chaque prélèvement, il faut préparer dix ou vingt boutures à partir de plantes différentes selon l'importance de la population.

Les espèces annuelles se bouturent moins facilement, par contre il est possible de les transplanter après habillage, surtout des parties aériennes, et nous avons obtenu couramment 50% de réussite. La récolte des fruits mûrs complète dans la mesure du possible les boutures. Enfin, la mise en herbier de témoins de chaque population récoltée, permet le contrôle et l'analyse du matériel en laboratoire.

La germination est grandement accélérée par le décorticage de la paroi du méricarpe, par la scarification des téguments de la graine et, après une demi-journée d'humidification, par l'enlèvement de ces téguments. Ainsi, il est possible d'avoir des plantules en deux ou trois jours sur papier filtre en boîtes de Pétri maintenues à 26°C.

La culture des espèces méditerranéennes au jardin expérimental de la Source (Orléans, France) ne nous a pas posé de grands problèmes. Il faut cependant protéger les espèces vivaces en hiver. Souvent, un simple tunnel de forçage en plastique peut assurer cette protection; néanmoins, les espèces les plus fragiles sont conservées sous chassis chauffés à 8°C.

#### *Techniques caryologiques*

Les premières fixations ont été faites sur les racines des germinations. Mais, bien souvent, les chromosomes sont très regroupés et se chevauchent fréquemment.

Afin d'avoir des plaques mitotiques à chromosomes plus dispersés, nous fixons maintenant les racines sur les plantes cultivées en pots. Après repiquage et au bout d'un à deux mois selon les espèces et les conditions climatiques, les racines apparaissent sur le pourtour du pot et il suffit de le retourner pour les récolter.

La fixation des racines et des boutons floraux a été effectuée dans le mélange alcool-acétique ou dans le liquide de Carnoy. Le matériel fixé peut être conservé pendant plusieurs mois en le plaçant au congélateur.

Après avoir utilisé les techniques d'inclusion et de coupes colorées au violet cristal ou au Feulgen, nous sommes venus très rapidement à l'utilisation des méthodes rapides par coloration en masse suivie d'écrasements (squashes) entre lames et lamelles. L'orcéine de La Cour nous a donné les meilleurs résultats, surtout dans sa version améliorée: l'orcéine lacto-propionique de Dyer (1963). Cette dernière solution ne se déshydrate pas et permet une observation différée de 24 à 48 heures sans avoir à luter les préparations. Ces dernières lutées au "glyceel" de Gurr's, se conservent bien au congélateur.

### *Les hybridations*

Les inflorescences ont une floraison échelonnée: une ou deux, rarement trois fleurs sont en anthèse chaque jour. De plus, la castration des fleurs trop jeunes entrave le développement normal du gynécée, de sorte qu'il est difficile de préparer plus de quatre à six fleurs par inflorescence pour les hybridations. Le nombre de fleurs émasculées ne sera pas chiffré dans nos résultats expérimentaux. En plus des caractères génétiques, des conditions climatiques défavorables limitent ou inhibent la fécondation; des caractères physiologiques peuvent également intervenir, les espèces vivaces se croisent plus facilement à partir de la deuxième année de transplantation. Les chiffres n'auraient donc aucune valeur comparative. Les essais de croisements négatifs ont été répétés dans le temps, souvent sur plusieurs années et ils portent sur la pollinisation de plus de vingt fleurs.

Les inflorescences émasculées sont isolées sous sachet cellophane et la pollinisation est répétée sur plusieurs jours au moment où les stigmates sont réceptifs. Le développement des fruits se fait sous le sachet jusqu'à maturité complète afin d'éviter la dissémination des méricarpes au moment de la déhiscence de la capsule.

## 1.4. Les principaux caractères morphologiques

### *Plantes annuelles – plantes vivaces*

Il règne une certaine confusion dans l'application de ces deux termes. Par exemple, dans les flores, l'*E. cicutarium* est donné comme espèce annuelle, bisannuelle et même vivace. Cela résulte d'une observation faite à un moment donné qui ne tient pas compte de la biologie de l'espèce. Ainsi, les premières germinations apparaissant dès l'automne, persistent sous forme de rosettes pendant l'hiver et



se développent au printemps. Ces plantes ayant un cycle végétatif sur deux années civiles sont alors considérées comme bisannuelles. Il n'en est rien: d'une part, ces plantes disparaîtront avant la fin de l'été et le développement complet est inférieur à un an; d'autre part, la plante meurt épuisée lorsqu'elle a assuré un certain nombre de fructifications. En définitive, la différence entre plantes annuelles et plantes vivaces est probablement un problème physiologique encore mal connu. Nous n'en connaissons que les conséquences: les plantes annuelles ne survivent pas à la fructification comme les plantes vivaces. Mais il est possible de les maintenir en végétation par boutures successives pendant plusieurs années.

### *Plantes subacaules – plantes caulescentes*

La germination est épigée, les feuilles sont opposées et la ramification est sympodiale: l'inflorescence correspond au bourgeon terminal et l'anisophyllie entraîne un développement très inégal des deux bourgeons axillaires, dont l'un est la continuation de la tige principale.

Parmi certaines espèces vivaces, les tiges épicotylées trapues et à croissance très lente, portent des rosettes de feuilles et des inflorescences à leurs extrémités. Ces espèces qualifiées "acaules" sont considérées bien souvent comme des hémicryptophytes. En fait, il est plus logique de les interpréter comme "subacaules" et de les classer parmi les chamaephytes comme toutes les plantes en coussinets. Exemples: *E. boissieri*, *E. daucoïdes*, *E. reichardii*, etc.

Chez d'autres espèces, les axes courts émettent des tiges annuelles bien développées, ce sont également des chamaephytes. Exemples: *E. corsicum*, *E. crenatum*, *E. nervulosum*, etc.

### *Les feuilles*

Les limbes foliaires ont des incisions plus ou moins profondes et la terminologie doit être précisée. Nous essayerons de respecter les définitions suivantes:

- feuilles simples (pl. I), avec la nouvelle terminologie S.A.<sup>1</sup>;
- feuilles composées pennées (pl. III), dans le cas où des folioles sont rattachées au rachis par des pétioles parfois nuls.

Ainsi, les feuilles lobulées (pl. II), comme dans la sect. *Absinthioidea*, ne sont pas composées: ce sont des feuilles simples à limbe pennatiséqué et lobulé.

De plus, sur une même plante, les incisions foliaires ne sont pas toutes identiques: les feuilles cotylédonnaires et basales sont moins découpées que les caulinaires. Et même, dans l'*E. acaule*, les cotylédons sont trilobés et les premières feuilles sont parfois à limbe simple tandis que les suivantes deviennent composées-

<sup>1</sup> L'abréviation S.A. suivie d'un numéro renvoie aux formes définies par: "Systematics Association Committee for descriptive biological terminology" II. Terminology of simple symmetrical plane shapes (chart 1). Taxon, 11(5), 145-156. 1 pl. h.-t., 1962.

pennées. Ce développement hétéroblastique n'est pas particulier au genre *Erodium*: Gorenflot (1959, 1964, etc.) a montré son importance dans les populations du genre *Plantago*. En effet, les découpures du limbe sont sous la dépendance en plus des caractères spécifiques, des conditions écologiques, et, en cultures expérimentales ou sur le terrain, nous avons observé de nombreuses écomorphoses foliaires. Elles sont à l'origine de descriptions de nombreux taxons considérés comme espèces nouvelles. L'observation en herbier ne peut donner une vue complète de la variabilité d'une espèce. C'est ainsi que l'*E. asplenioides* décrit par Desfontaines (1798) sur des plantes juvéniles, a été redécrit ultérieurement par Cosson (1892) sous le nom d'*E. choulettianum*. De même, par la simple observation des exsiccata, il était possible de rapporter à l'*E. asplenioides* une espèce de la Sierra Nevada; la culture comparative nous a permis de mettre en évidence des caractères morphologiques et génétiques et de séparer cette dernière espèce de l'*E. asplenioides* (Guittonneau 1966d).

### *Les inflorescences*

L'inflorescence du genre *Erodium* est considérée fréquemment comme une ombelle. Cependant, Eichler (1878: 295) l'a interprétée comme une cyme unipare scorpioïde contractée. Il suffit d'observer la floraison, surtout dans les espèces à fleurs nombreuses (*E. manescavi*, *E. mouretii*, *E. munbyanum*, etc.) pour confirmer l'exactitude de cette dernière conception: elles sont disposées sur deux rangs et la floraison est très échelonnée, comme dans une cyme scorpioïde normale. Sur certaines anomalies, il est possible de voir cette inflorescence plus ou moins étalée. Cela a été confirmé expérimentalement par Moinet-Simon (1964) sur le *Pelargonium zonale* dont l'inflorescence résulte d'une condensation d'un ensemble de cymes bipares et unipares. Le cas limite dans notre genre, est celui de l'*E. reichardii* où l'inflorescence est réduite à une seule fleur, les bractées du pédoncule floral ayant ainsi valeur de préfeuilles. Certaines espèces, comme l'*E. botrys*, l'*E. aethiopicum*, l'*E. praecox*, etc., présentent souvent au début de la floraison des inflorescences biflores, homologues de celles du genre *Geranium*, mais le nombre de fleurs augmente dès que la plante prend un certain développement. Ce caractère de nombre de fleurs par hampe florale est mentionné dans de nombreuses descriptions; en fait, il n'a qu'une importance relative. Il est seulement possible d'utiliser trois grandes divisions: moins de cinq fleurs par cyme, de cinq à dix et plus de dix; et encore y-a-t-il de nombreuses exceptions, les inflorescences étant moins fournies au début et en fin de végétation.

### *Les fleurs*

La fleur du genre *Erodium* est classiquement interprétée comme actinomorphe. En réalité, une légère tendance à la zygomorphie s'observe dans la corolle (les deux pétales supérieurs sont plus courts et plus larges) et les nectaires n'ont pas tous le même développement. Par contre, l'androcée et la gynécée sont en général actinomorphes.

### *Le calice*

La variation en plus de la forme, s'observe sur le nombre des nervures des sépales. Ceux-ci ont, selon les espèces, soit trois et cinq nervures, soit cinq et sept avec quelques types intermédiaires. La longueur des mucrons donnent une information complémentaire.

### *La corolle*

Les pétales sont parfois maculés ou ponctués à leur base par la condensation des anthocyanes. En général, les macules ne s'observent que sur les deux pétales supérieurs (pl. IV, 26, 31, 35, 37); cependant, quelques espèces comme l'*E. arborescens* et l'*E. guttatum* (pl. IV, 01, 02) ont leurs cinq pétales guttés.

Les pétales sont rarement plus courts que les sépales et manquent parfois dans l'*E. maritimum*. La culture des populations corses nous a permis de comprendre ce phénomène: les fleurs ne sont apétales qu'au tout début de la floraison, mais ensuite ces pieds "apétales" donnent des corolles bien développées. Ainsi, le var. *apetala* Rouy n'est qu'un état végétatif de l'*E. maritimum*. Un grand nombre d'espèces ont des pétales compris entre une et deux fois la longueur des sépales. Quelques-unes (*E. arborescens*, *E. stellatum*, etc.) ont des pétales supérieurs à deux fois la longueur des sépales. La coloration est à noter au moment de la récolte; en effet, au cours de la déshydratation, les pétales roses deviennent bleus.

### *Les nectaires*

Ils sont quelquefois très développés et inégaux, d'où les épithètes *glandulosum*, *macradenum*, ou *heteradenum* attribués à certaines espèces. Leur coloration varie du jaune au noir selon les taxons.

### *Les staminodes*

En plus de leur forme, la présence ou l'absence de pilosité reste constante pour chaque espèce. Par exemple, les staminodes de l'*E. guttatum* sont bordés de longs cils et sont dits "ciliés", ceux "hirsutes" de l'*E. asplenioides* présentent une petite touffe basale sur la face externe; ceux de l'*E. alpinum* sont ciliés et hirsutes et enfin ceux de l'*E. alnifolium* sont absolument glabres.

### *Les filets des étamines*

La base des filets est souvent élargie. L'*E. carvifolium*, l'*E. moschatum*, l'*E. rodiei*, etc., présentent même deux petites dents latérales dont la position est bien déterminée sur le filet. Comme les staminodes, les filets sont glabres, hirsutes ou (et) ciliés.

*Le pollen*

Les grains de pollen ont une forme subsphérique ou elliptique: triporés (3 apertures) comme dans le genre *Geranium*, ils possèdent une grande fixité dans l'ornementation. L'exine présente des crêtes plus ou moins denses selon les espèces. Les plus grandes variations se manifestent par la taille. Nous donnerons quelques dimensions correspondant au plus grand diamètre, effectuées sur une moyenne statistique de 50 mesures. Cependant, il faut prendre quelques précautions: au début et en fin de végétation les dimensions sont plus grandes, des écarts de 15 à 30% pouvant être constatés. Ce phénomène de la variation de la taille du pollen au cours de la végétation a déjà été signalé par Van Campo-Duplan (1954) et nous nous demandons s'il n'existe par une relation entre ce gigantisme du pollen et la faible fertilité des premières fleurs. De plus, en culture expérimentale, la taille du pollen est supérieure à celle observée dans les localités naturelles, la variation, indépendante de la dessiccation, peut atteindre 15%. Compte tenu de ces remarques, la dimension des grains de pollen est un bon caractère spécifique complémentaire.

Quant à la coloration, elle peut varier d'une population à l'autre. Ces variations ont souvent été interprétées comme des types variétaux différents.

*La pollinisation*

Lorsque les stigmates sont réceptifs au moment de la déhiscence des anthères comme pour l'*E. ciconium*, l'*E. chium*, l'*E. malacoides*, etc., l'autopollinisation est fréquente. Mais pour la majorité des espèces vivaces, les stigmates ne sont réceptifs qu'une journée après la déhiscence des anthères et la pollinisation croisée est obligatoire. Dans ce cas, elle est essentiellement entomophile; Hering (1927) a même décrit un diptère, l'*Agromyza erodii* qui pollinise l'*E. laciniatum* des Canaries. Dans nos cultures, les fleurs sont surtout visitées par les abeilles.

*Le diagramme floral*

Le calice est à préfloraison quinconciale avec deux sépales recouvrants, deux recouverts et un mi-recouvrant, mi-recouvert. L'orientation du diagramme s'obtient en plaçant vers le haut le sépale recouvrant situé entre les deux sépales recouverts. L'enroulement peut être soit dextroverse soit sinistroverse.

La corolle est d'après Reiche (in Engler 1931) à estivation quinconciale, mais alors, l'enroulement est inverse de celui du calice. Elle est aussi très souvent imbriquée (un pétale recouvrant, trois mi-recouvrants mi-recouverts et un recouvert) et l'enroulement a alors le même sens que celui du calice. Il est possible de trouver quelques corolles à estivation cochléaire. Cette variation réside dans le développement de la corolle: primitivement, les pétales ne sont ni recouvrants ni recouverts, c'est un caractère secondaire et il est très facile de passer d'un type à l'autre. Les deux pétales maculés situés entre le sépale recouvrant et les deux sépales recouverts, sont disposés vers le haut du diagramme. Ils correspondent aux pétales 1-4, 2-5 ou 2-3 dans l'estivation quinconciale, tandis qu'ils correspondent aux pétales 1-2 dans l'estivation imbriquée: celle-ci apparaît comme plus logique.

Les nectaires ont probablement la valeur de pièces florales, sinon il faut considérer l'androcée comme obdiplostémone.

Le gynécée a été interprété tout d'abord comme formé de cinq carpelles; mais en examinant la position des faisceaux libéro-ligneux, Saunders (1931: 115, fig. 19) a pu montrer qu'il est en réalité formé de deux verticilles pentacarpellaires dont seul le cycle externe est fertile. Les carpelles stériles forment la plus grande partie de la région styloïde persistant après la déhiscence des fruits. Les deux ovules sont superposés et non côte à côte comme sur le diagramme de Saunders (l.c.); ainsi, le carpelle fertile est l'homologue d'un follicule réduit à deux ovules. Enfin, ces derniers sont anatropes épitropes descendants: raphé situé contre le placenta et orifice micropylaire orienté vers le haut.

### *Le fruit*

Il a été interprété comme une capsule, parfois comme des akènes ou plus récemment, comme des méricarpes ou des schizocarpes. Pour Saunders (1937: 37) le fruit est un schizocarpe déhiscent par déchirement de la portion libre des carpelles fertiles. Plus loin (p. 71) elle ajoute que les valves du fruit se détachent si près de la portion basale qu'elles entraînent la graine et que l'arête se tord et se courbe en se desséchant. Nous pouvons l'interpréter d'une façon différente: après déhiscence paraplacentaire, les valves se resserrent et emprisonnent secondairement la ou les graines. Nous avons donc une capsule, comme dans le genre *Geranium*, mais les graines sont retenues au lieu d'être éjectées. En général un seul ovule (le plus près des stigmates) est fécondé, la graine étant disséminée avec la partie déhiscente de la capsule, tandis que l'ovule avorté reste sur la partie non déhiscente. Les deux ovules sont parfois fécondés: c'est le cas pour la grande majorité des fruits de l'*E. gruinum*, mais cela ne semble avoir été signalé que par Hegi (1924: 1718, fig. 1652). Nous l'avons également observé dans l'*E. boissieri* et l'*E. crispum*, mais sur une infime partie des fruits.

Une partie du carpelle fertile est disséminée avec la ou les graines: c'est donc un "méricarpe" et ceci au sens étymologique. Ce méricarpe n'a pas la même valeur que ceux des Ombellifères où ils se forment par schizocarpie, c'est-à-dire par division (en deux) du fruit. Dans le genre *Erodium*, les méricarpes résultent d'une déhiscence paraplacentaire de la capsule suivie, par dessiccation, de la fermeture de la valve libérée.

La capsule présente une autre particularité bien connue: les styles s'allongent après la fécondation en une colonne ou rostre. Au moment de la déhiscence, une partie des styles des carpelles fertiles se détache et forme une sorte de bec. Comme les divergences sont nombreuses sur l'appellation de ces proliférations styloïdes, nous tenons à préciser que nous appellerons "rostre" (ou rostrum) l'ensemble de la colonne surmontant la capsule et "arête" la partie déhiscente du style qui prolonge chaque méricarpe. Dans le genre *Erodium*, l'arête s'enroule en hélice tandis qu'elle est en spirale dans le genre *Geranium*.

Pour la classification, les auteurs ont utilisé et utilisent toujours les caractères du rostre et plus encore de l'arête. Celle-ci porte sur sa face interne des poils qui sont en réalité des fibres. Par dessiccation de la face externe de l'arête qui fonctionne comme des assises mécaniques, les fibres se hérissent sur le pourtour de l'hélice: nombreuses, soyeuses dans le sous-genre *Plumosa* (fruits anémochores),



raides, clairsemées dans le sous-genre *Barbata* (fruits zoochores). La taille des méricarpes sans l'arête varie de 2-3 mm (*E. maritimum*) à 12-13 mm (*E. gruinum*). Le sommet du méricarpe présente deux dépressions opposées, appelées "fovéoles" ou cavités fovéolaires. Elles sont parfois coupées transversalement par un ou plusieurs plis qui délimitent des sillons transversaux ou sillons infrafovéolaires. Par exemple (fig. 8), l'*E. alnifolium* n'a pas de sillon infrafovéolaire, l'*E. gruinum* en a un et l'*E. botrys* en a deux. Dans la terminologie française, il existe une ambiguïté sur le sens des mots pli et sillon. Pour nous, le sillon est toujours une dépression et le pli une saillie. Ainsi (fig. 14), l'*E. acaule* et l'*E. masguindali* ont un pli et un sillon, l'*E. manescavi* n'a qu'un pli et l'*E. rupicola* n'a ni pli ni sillon. Même lorsque le sillon est obsolète comme dans l'*E. keithii* (fig. 7, 17), sa coloration est la même que pour la fovéole, c'est-à-dire plus claire que la paroi du méricarpe située au-dessous. Dans le sous-genre *Plumosa* les fovéoles sont peu marquées, peu profondes et en plus des sillons infrafovéolaires, elles présentent une striation longitudinale caractéristique de ce groupe (fig. 6, 01-07). La fovéole et les sillons sont quelquefois glanduleux à poils soit aciculaires, soit, le plus souvent, capités. Ces derniers sont subsessiles à pédicelles extrêmement courts comme dans l'*E. moschatum* (fig. 12, 53) ou longuement pédicellés comme dans l'*E. ciconium* (fig. 10, 38). Enfin la cavité fovéolaire est gaufrée dans l'*E. gruinum* (fig. 8, 22).

Lorsque le méricarpe se réhydrate, l'arête en se déroulant fonctionne comme une vrille et enfonce le fruit dans le sol: les bords internes du méricarpe s'entrouvrent et libèrent la graine. Celle-ci ne germera que si les conditions d'humidité et de température sont favorables.

## 2. LES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

### 2.1. Les données caryologiques

#### 2.1.1. La caryosystématique

Les premières données caryologiques ont été établies par Heitz (1926) sur l'*E. cicutarium* avec  $n = 18(-19)$ . Ce nombre approximatif ne fut jamais confirmé par la suite; cependant Christiansen (in Gauger 1937) mentionne  $2n = 36?$  pour le var. *immaculatum*. Gauger (l.c.) est d'ailleurs le premier auteur à entreprendre une étude sur l'ensemble de la famille des Géraniacées et, en particulier, il établit les nombres chromosomiques de dix espèces du genre *Erodium* cultivées dans les jardins de Kiel et de Schleswig-Holstein. En dehors de deux nombres douteux cités avec point d'interrogation, les autres sont parfaitement exacts, tout au moins pour les six que nous avons pu vérifier: *E. reichardii* (sub-*E. chamaedryoides*) à  $2n = 20$  chromosomes; *E. cheilanthifolium* ( $2n = 20$ ); *E. ciconium* ( $2n = 18$ ); *E. cicutarium* ( $2n = 40$ ); *E. glandulosum* (sub-*E. macradenum*) à  $2n = 20$ ; *E. moschatum* ( $2n = 20$ ); *E. rupestre* (sub-*E. supracanum*) à  $2n = 20$ . La même année, Negodi (1937) donne  $n = 9$  pour l'*E. corsicum*, nombre qui ne sera jamais confirmé.

Warburg (1938) traite de l'importance de la caryologie dans l'étude de la taxonomie et de la phylogénie des Géraniales. Cette étude porte sur dix-neuf espèces du genre *Erodium*, provenant de jardins botaniques sauf pour quelques populations de l'*E. cicutarium* récoltées sur les côtes d'Angleterre. La caryologie lui a montré que ces dernières étaient hétérogènes puisque deux d'entre elles sont à  $2n = 20$ , tandis que les autres sont à  $2n = 40$ . Parmi les espèces contrôlées, nous avons relevé quatre erreurs. L'une est due à une mauvaise préparation pour l'*E. ciconium*, qui est cité à  $2n = 20$  alors qu'il présente seulement dix-huit chromosomes comme l'avait constaté Hegi (in Gauger l.c.). Une autre est due certainement à une erreur de détermination, Warburg donne  $n = 20$  pour l'*E. chium* alors qu'il est à  $n = 10$ ; il est possible que l'auteur ait analysé une population de l'*E. neuradifolium* qui était parfois incluse dans l'*E. chium*. L'*E. cheilanthifolium* est indiqué à  $n = 20$ ,  $2n = 40$ , alors que toutes les populations espagnoles étudiées sont à  $n = 10$  et  $2n = 20$ : il s'agit peut-être d'une population ne provenant pas d'Espagne, ou bien elle résulte d'une autopolyploïdisation dans les jardins botaniques. Enfin, l'*E. gruinum* est donné à  $2n = 40$ ; comme pour l'*E. ciconium*, ce nombre est dû probablement à l'interprétation de la préparation: les chromosomes sont longs et souvent imbriqués les uns aux autres à la métaphase et des portions peuvent être prises pour des chromosomes. Par contre, nous avons pu confirmer les nombres de six espèces: *E. glaucophyllum* ( $2n = 20$ ); *E. trifolium* (sub-*E. hymenodes*) à  $2n = 20$ ; *E. malacoides* ( $2n = 40$ ); *E. corsicum* ( $n = 10$ ); *E. foetidum* (sub-*E.*

*petraeum*) à  $2n = 20$ ; *E. manescavi* ( $2n = 40$ ). Ceci en plus des nombres déjà établis par Gauger (*E. reichardii*, *E. cicutarium* et *E. moschatum*).

Andreas (1946) montre que les populations de l'*E. cicutarium* à  $2n = 20$  in Warburg, sont à rapporter à une autre espèce, l'*E. glutinosum*, espèce qui donne un hybride stérile avec l'*E. cicutarium*: l'*E. anaristatum* Andr. à  $2n = 30$ .

Heiser & Whitaker (1948) mentionnent le nombre chromosomique de l'*E. botrys* ( $2n = 40$ ). Rottgardt (1956) trouve pour le var. *immaculatum* de l'*E. cicutarium*, les nombres haploïdes de  $n = 18, 24, 27, (? 28)$ , qui n'ont pu être confirmés ultérieurement, ils apparaissent comme douteux et imputables à de mauvaises préparations; cependant Podlech & Dieterle (1969) ont trouvé encore  $2n = 36$  pour deux populations d'Afghanistan. Baker (in Darlington & Wylie 1955) établit le nombre  $2n = 40$  pour l'*E. brachycarpum* (*sub-E. obtusiplicatum*). Contandriopoulos (1957) confirme les résultats de Warburg pour l'*E. corsicum* et l'*E. reichardii*.

Carolyn (1958) précise les nombres chromosomiques de trois espèces australiennes dont les deux sous-espèces de l'*E. cygnorum* sont hexaploïdes à  $2n = 60$ . Larsen (1958) contrôle 34 populations du genre *Erodium* dont 26 de l'*E. cicutarium* sont à  $2n = 40$ ; la caryologie lui permet de décrire une nouvelle espèce hexaploïde l'*E. danicum* à  $2n = 60$  et il établit les nombres de l'*E. maritimum* ( $2n = 20$ ) et de l'*E. hirtum* var. *maroccanum* ( $2n = 20$ ). Enfin, Larsen (1960) trouve des figures polysomatiques dans l'*E. chium* (20-40-80) pour  $2n = 40$ .

Nous avons publié nos résultats caryologiques dans quatre notes (Guittonneau 1964, 1965b, 1966a et 1967a) avec 42 nombres chromosomiques nouveaux. Récemment, en collaboration avec Le Houérou (1968), deux espèces hexaploïdes ont été mises en évidence: *E. tocranum* et *E. keithii* à  $2n = 60$ . Avec Mathez (1969), l'*E. atlanticum* et l'*E. cossonii* ont été dénombrés à  $2n = 20$ . Enfin, neuf nombres chromosomiques sont inédits: *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum* ( $2n = 20$ ); *E. gruinum* ( $2n = 36$ ); *E. hirtum* var. *glabriusculum* ( $2n = 20$ ); *E. lebelii* subsp. *maruccii* ( $2n = 40$ ); *E. malacoides* subsp. *brevirostre* ( $2n = 20$ ); *E. oreophilum* ( $2n = 20$ ); *E. praecox* ( $2n = 60$ ); *E. stellatum* ( $2n = 20$ ); *E. touchyanum* ( $2n = 20$ ).

Les deux nombres de base  $x = 9$  et  $10$ , déjà observés, ont été confirmés.

Tous les résultats présentement connus pour les espèces du bassin méditerranéen occidental sont résumés dans le tableau 1. Les espèces classées par ordre alphabétique portent la même numérotation que dans la troisième partie de ce mémoire.

### 2.1.2. Les figures polysomatiques

Au cours de nos prospections caryologiques, nous cherchions les mitoses dans la région subméristématique radiculaire, région où les cellules sont légèrement plus grandes et surtout où les chromosomes en métaphase sont très étalés. C'est ainsi que notre attention fut attirée par la présence de plaques polyploïdes à la limite de la zone méristématique et de la zone en voie de différenciation. Ayant déjà étudié ce phénomène (Guittonneau 1961) sur les racines de *Cucumis sativus* L., nous avons essayé d'en déterminer la fréquence parmi les espèces du genre *Erodium*.

C'est ainsi que nous fûmes conduit à mentionner et à interpréter la polysomatie dans sept espèces (Guittonneau 1965a): *E. ciconium* ( $4n = 36$ ); *E. chium* ( $4n = 40$ ); *E. moschatum* ( $4n = 40$ ); *E. laciniatum* ( $4n = 40$ ); *E. malacoides*

Espèces	n	2n	Localités, origines	Références
64. <i>E. acaule</i> . . . . .		40	F (a, b, c); I (d, e) <sup>1</sup>	Guittonneau 1966
52. <i>E. aethiopicum</i> (= <i>E. bipinnatum</i> ) . . . . .		40	P (c, d); MA (a); TN (b)	Guittonneau 1965, 1967
13. <i>E. alnifolium</i> . . . . .		20	TN (a); I (b)	Guittonneau 1967
39. <i>E. alpinum</i> (fig. 15) . . . . .	09	18	I (a)	Guittonneau 1966, 1967
01. <i>E. arborescens</i> . . . . .	10	20	TN (a)	Guittonneau 1964, 1967
33. <i>E. asplenioides</i> . . . . .		20	TN (a, b, c)	Guittonneau 1967
35. <i>E. atlanticum</i> . . . . .	10	20	Ma (a)	Guittonneau & Mathez 1969
32. <i>E. boissieri</i> (= <i>E. asplenioides</i> ) . . . . .	10	20	E (a)	Guittonneau 1965
24. <i>E. botrys</i> . . . . .		40	Californie	Heiser & Whitaker 1948
		40	P (a); E (b); TN (e); DZ (d); F (f, i)	Guittonneau 1965, 1967 & inéd.
23. <i>E. brachycarpum</i> (= <i>E. obtusiplicatum</i> ) . . . . .		40	Californie	Baker in Darlington & Wylie 1955
		40	E (a); MA (b)	Guittonneau 1966 & inéd.
69. <i>E. carvifolium</i> (fig. 15) . . . . .	10	20	E (a)	Guittonneau 1965 & inéd.
70. <i>E. castellanum</i> . . . . .	20	40	E (a)	Guittonneau 1967 & inéd.
		60	E (c)	Guittonneau inéd.
75. <i>E. cazorlanum</i> (= <i>E. daucooides</i> p.p.) . . . . .	40	80	E (a, b)	Guittonneau 1965, 1967 & inéd.
45. <i>E. celtibericum</i> . . . . .		20	E (a)	Guittonneau 1967
41. <i>E. cheilanthifolium</i> . . . . .	20			Warburg 1938
		40		Larsen 1960
14. <i>E. chium</i> . . . . .	10	20	E (a, b, c)	Guittonneau 1965 & inéd.
— var. <i>chium</i> . . . . .	20			Warburg 1938
— var. <i>murcicum</i> . . . . .	10	20	F (a, b)	Guittonneau 1964 & inéd.
38. <i>E. ciconium</i> . . . . .	10	20	F (d, e); E (f, h, i)	Guittonneau 1964 & inéd.
		18		Gauger 1937
		20		Warburg 1938
50. <i>E. cicutarium</i> subsp. <i>ontigolanum</i> . . . . .	09	18	F (a, b); E (c); TN (f, g)	Guittonneau 1964, 1965, 1967
57. <i>E. cicutarium</i> . . . . .		20	E (a)	Guittonneau inéd.
		40		Gauger 1937, Warburg 1938, Löve 1943, Andreas 1947, Larsen 1958
60. — subsp. <i>dunense</i> . . . . .		40	F (a, b, c); E (d, e, f)	Guittonneau 1965 & inéd.
62. — var. <i>arenarium</i> . . . . .		40	F (a)	Guittonneau 1965 & inéd.
11. <i>E. corsicum</i> . . . . .		20	F (a)	Guittonneau 1966
		20		Warburg 1938
		20	F	Contandriopoulos 1957
	10	20	F (a, b, c, d)	Guittonneau inéd.
37. <i>E. cossonii</i> (fig. 15) . . . . .	10	20	MA (a)	Guittonneau & Mathez 1969
29. <i>E. crenatum</i> . . . . .		20	DZ (a); MA (b)	Guittonneau 1964 & inéd.
46. <i>E. crispum</i> . . . . .		20	F (a)	Guittonneau 1964

63.	<i>E. danicum</i> . . . . .	60	DK	Larsen 1958
74.	<i>E. daucoides</i> . . . . .	60	E (a)	Guittonneau 1966
43.	<i>E. foetidum</i> (= <i>E. petraeum</i> ) . . . . .	10	F (a)	Warburg 1938
		10	DZ (a)	Guittonneau inéd.
21.	<i>E. garamantum</i> . . . . .	20		Guittonneau 1966
42.	<i>E. glandulosum</i> (= <i>E. macradenum</i> ) . . . . .	20		Gauger 1937
		10	F (a); AND (b)	Guittonneau 1966 & inéd.
03.	<i>E. glaucophyllum</i> . . . . .	20		Warburg 1938
		10	TN (a, b, c, d)	Guittonneau 1967
22.	<i>E. gruinum</i> . . . . .	40		Warburg 1938
		36	LIB	Guittonneau inéd.
02.	<i>E. guttatum</i> . . . . .	20	DZ (a); MA (b)	Guittonneau 1964 & inéd.
40.	<i>E. heteradenum</i> . . . . .	20	MA (a, b)	Guittonneau 1965, 1966
05.	<i>E. hirtum</i> . . . . .	10	TN (a); LIB (b)	Guittonneau 1967 & inéd.
06.	— var. <i>maroccanum</i> . . . . .	20	MA	Larsen 1958
		20	MA (a)	Guittonneau 1966
07.	— var. <i>glabriusculum</i> . . . . .	20	LIB (a)	Guittonneau inéd.
17.	<i>E. keithii</i> . . . . .	60	LIB (a)	Guittonneau & Le Houérou 1968
16.	<i>E. laciniatum</i> (= <i>E. triangulare</i> ) . . . . .	20	E (a, b, c, d, e) DZ (f); TN (g, h, i, j, k, l)	Guittonneau 1964, 1965, 1967 & inéd.
48.	<i>E. lebelii</i> (= <i>E. glutinosum</i> ) . . . . .	20	NL; GB	Warburg 1938, Andreas 1947, Larsen 1958
	— subsp. <i>lebelii</i> . . . . .	20	F (a); P (b)	Guittonneau 1965, 1966
	— subsp. <i>maruccii</i> . . . . .	40	F (c)	Guittonneau inéd.
20.	<i>E. malacoides</i> . . . . .	40		Warburg 1938
	— subsp. <i>malacoides</i> . . . . .	40	F (a, b, e, f, g); E (h, i) l (d, p); P (c); TN (m, n, o)	Guittonneau 1965, 1967 & inéd.
	— subsp. <i>brevirostre</i> . . . . .	20	MA (q)	Guittonneau inéd.
71.	<i>E. manescavi</i> . . . . .	40		Warburg 1938
		40	F (a)	Guittonneau 1966
08.	<i>E. maritimum</i> . . . . .	20		Larsen 1958
		20	F (a, b, c, d)	Guittonneau inéd.

<sup>1</sup> Abréviations: DK = Danemark; DZ = Algérie; E = Espagne; GB = Grande-Bretagne; I = Italie; LIB = Libye; MA = Maroc; NL = Hollande; P = Portugal; TN = Tunisie. Les lettres minuscules (a, b, c, etc.) permettent de connaître les localités géographiques des populations contrôlées en se reportant à l'appendice (p. 135), en tenant compte du numéro affecté à l'espèce considérée.

Tableau 1. — Nombres chromosomiques du genre *Erodium*.



Espèces	n	2n	Localités, origines	Références
65. <i>E. masquindali</i> . . . . .		20	MA (a)	Guitonneau 1965
51. <i>E. microphyllum</i> . . . . .	10	20	TN (a, b)	Guitonneau 1967
53. <i>E. moschatum</i> . . . . .	10	20	F (a, b, c); E (d, e, f); P (g, h); TN (i, j); I (k, l, m)	Gauger 1937, Warburg 1938 Guitonneau 1965, 1967 & inéd.
67. <i>E. mouretii</i> (= <i>E. tordylioides</i> ) . . . . .		20	MA (a)	Guitonneau 1966
27. <i>E. munbyanum</i> . . . . .	10	20	DZ (a)	Guitonneau 1964, 1966
26. <i>E. nervulosum</i> . . . . .		20	I (a, b)	Guitonneau 1967
19. <i>E. neuradifolium</i> (= <i>E. ribifolium</i> ) . . . . .		40	E (a, b, c, d); TN (e, f, g, h); LIB (i)	Guitonneau 1965, 1967 & inéd.
12. <i>E. oreophilum</i> . . . . .	10	20	Tibesti (a)	Guitonneau inéd.
73. <i>E. pau</i> (= <i>E. daucooides</i> p.p.) . . . . .	20	40	E (a)	Guitonneau 1967 & inéd.
25. <i>E. populifolium</i> . . . . .		20	TN (a)	Guitonneau 1967
59. <i>E. praecox</i> . . . . .		60	E (a)	Guitonneau inéd.
56. <i>E. primulaceum</i> . . . . .	10	20	E (a, b, c, d); MA (e, f)	Guitonneau 1966 & inéd.
15. <i>E. pulverulentum</i> . . . . .		20	E (a, b); MA (c); TN (d, e); LIB (f)	Guitonneau 1966, 1967 & inéd.
10. <i>E. reichardii</i> (= <i>E. chamaedryoides</i> ) . . . . .		20	E	Warburg 1938
		20	E (a, b)	Contandriopoulos 1962
47. <i>E. rodiei</i> . . . . .	10	20	F (a)	Guitonneau 1967
44. <i>E. rupestre</i> (= <i>E. supracanum</i> ) (fig. 15) . . . . .		20		Guitonneau 1964
		20		Gauger 1937
68. <i>E. rupicola</i> . . . . .	10	20	E (a)	Guitonneau 1965 & inéd.
61. <i>E. salzmännii</i> (= <i>E. jacquinianum</i> ) . . . . .	10	20	E (a)	Guitonneau 1965
		20	F (a); E (b, c); MA (d); DZ (e)	Guitonneau 1964, 1965 & inéd.
09. <i>E. sanguischristi</i> . . . . .		20	E (a)	Guitonneau 1966
66. <i>E. sebaceum</i> (= <i>E. vieillardii</i> ) . . . . .		20	MA (a)	Guitonneau 1965
55. <i>E. stellatum</i> . . . . .	10	20	MA (a, b)	Guitonneau inéd.
49. <i>E. sublyratum</i> . . . . .	10	20	P (a)	Guitonneau 1966 & inéd.
58. <i>E. tocranum</i> . . . . .		60	LIB (a)	Guitonneau & Le Houérou 1968
54. <i>E. touchyanum</i> . . . . .	10	20	MA (a, b)	Guitonneau inéd.
31. <i>E. trifolium</i> . . . . .		20		Warburg 1938
	10	20	DZ (a); TN (b, c, d)	Guitonneau 1967

Tableau 1. — Nombres chromosomiques du genre *Erodium* (fin).

( $4n = 80$ ); *E. cicutarium* ( $4n = 80$ ); *E. cazorlanum* (*sub-E. daucoïdes*) ( $4n = 160$ ). Puis, (Guittonneau 1966a) nous l'avons signalée pour trois autres espèces: *E. sublyratum* ( $4n = 40$ ); *E. mouretii* (*sub-E. tordylioides*) ( $4n = 40$ ); *E. primulaeum* ( $4n = 40$ ). Plus récemment, (inédit) nous avons vu des figures polysomatiques dans l'*E. atlanticum* ( $4n = 40$ ), l'*E. oreophilum* ( $4n = 40$ ) et l'*E. tocranum* ( $4n = 120$ ). Cette liste n'est pas limitative, sans doute serait-il possible de mettre en évidence la polysomatie chez la plupart des espèces.

Les figures polyploïdes ont fait l'objet de nombreuses études. Selon les buts recherchés par les auteurs, nous avons pu distinguer trois grandes périodes (Guittonneau 1961). D'abord, la découverte de la polyploïdie somatique ne représente que des anomalies de la mitose normale (Stomps 1910; Litardière 1923; Langlet 1927; etc.). Ensuite celle des inductions mitotiques à partir du moment où il a été possible d'obtenir un grand nombre de figures polyploïdes par action des substances mitoclasiques (Blaskelee & Avery 1937; Simonet & Guinochet 1939; Mangenot 1941; etc.). Durant ces deux périodes les auteurs ont pensé, et c'est logique, que cette polyploïdie permettait d'expliquer l'origine de certains taxons dont le nombre chromosomique est un multiple de celui d'un taxon donné. Enfin, pendant la dernière période et souvent parallèlement à la précédente, des chercheurs (Huskins & Steinitz 1948; D'Amato 1952; etc.) ont pensé qu'il pouvait y avoir une relation entre la polyploïdie et la différenciation cellulaire et que les substances mitoclasiques ne faisaient que remettre en mitose des cellules en voie de différenciation déjà polyploïdisées. Bien qu'il n'ait pas été entièrement prouvé que la polyploïdisation était la cause et non la conséquence de certaines différenciations cellulaires, ces derniers auteurs ont émis l'hypothèse qu'il existait un rapport entre cette polyploïdie et la différenciation.

Pour D'Amato (1964), la polyploïdisation des tissus ou endopolyploïdie résulte soit de l'endoreduplication de l'ADN pendant l'interphase, soit de l'endomitose de Geitler (1939). Il est probable que les deux phénomènes se produisent successivement.

Si l'interprétation est encore hypothétique, il nous est possible cependant d'émettre quelques conclusions de l'étude des figures polysomatiques. Tout d'abord leur présence n'est pas liée à un nombre chromosomique de base bien déterminé puisque nous avons des exemples pour cinq caryotypes différents. Ensuite, la facilité d'observation de la polysomatie est un caractère générique et nous la trouvons aussi bien chez les espèces annuelles que vivaces ou les espèces caulescentes ou subacaules. Enfin, dans un contexte plus général, la polysomatie augmente le nombre cellulaire sans changer la valence des noyaux, tandis que l'endoreduplication et l'endomitose augmentent la valence du noyau sans changer le nombre des cellules. La polysomatie correspondrait alors à un arrêt de la différenciation cellulaire au profit de la division pendant les périodes très favorables à croissance rapide.

## 2.2. La taxonomie expérimentale

Afin d'essayer d'établir les rapports qui existent entre les taxons, nous avons effectué plus de 350 tentatives d'hybridations différentes, sans compter les croi-

sements entre les populations appartenant à un même taxon. En général, ces derniers ne seront pas mentionnés pour alléger la présentation des résultats.

Les taxons sont répartis en dix groupes morphologiques. Le parent femelle est toujours indiqué en premier. Les espèces sont précédées de leur numéro en chiffres arabes suivi d'une lettre minuscule correspondant à la localisation de la population utilisée (voir appendice p. 135); elles sont suivies du niveau de la ploïdie et d'une précision sur leur biologie florale:

"Aut." pour les autogames;

"All." pour les allogames.

Les autogames sont, naturellement, à fleurs autofécondées. Les allogames, à fleurs protandres, ne sont pas obligatoires: la fécondation est assurée soit par du pollen d'une autre fleur d'un même individu et le résultat est proche de l'autogamie, soit par du pollen d'un autre individu de la même population.

Les résultats des pollinisations artificielles sont schématisés de la façon suivante:

pas de F1:     0            = le pistil se dessèche.  
                  0+          = le pistil subit un début de carpogamie sans fécondation.  
                  0++        = fruits à graines dont l'embryon est réduit et mort.  
                  0+++      = graines obtenues mais ne germant pas.  
                  0++++     = plantules léthales.

F1 obtenue: F1 st.    = hybride stérile.  
                  F1 sf.    = hybride subfertile (= partiellement fertile).  
                  F1 f.    = hybride fertile.

Le résultat indiqué correspond au niveau maximum réalisé, c'est-à-dire qu'une tentative de croisement ayant donné des plantules léthales, présente parfois des graines abortives.

Dans chaque groupe, nos résultats ont été ensuite représentés sur des diagrammes comparables à ceux de Snyder (1950) et de Gajewski (1959), mais pour faciliter les interprétations, nous avons localisé sur la carte géographique les populations intervenant dans les croisements (fig. 1-5, p. 63 et suiv.).

### 2.2.1. Les essais d'hybridations

#### 2.2.1.01. Les essais d'hybridations dans le groupe *arborescens* ( $x = 10$ )

##### 01. *Erodium arborescens* (2x), Aut.

a x 03c	<i>E. glaucophyllum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 06a	<i>E. hirtum</i> var. <i>maroccanum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
a x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0

02. *E. guttatum* (2x), Aut.

a x 06a	<i>E. hirtum</i> var. <i>maroccanum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0
a x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
b x 01a	<i>E. arborescens</i> (2x), Aut.	= 0
b x 03c	<i>E. glaucophyllum</i> (2x), Aut.	= 0

03. *E. glaucophyllum* (2x), Aut.

c x 01a	<i>E. arborescens</i> (2x), Aut.	= 0
c x 02b	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0

06. *E. hirtum* var. *maroccanum* (2x), Aut.

a x 01a	<i>E. arborescens</i> (2x), Aut.	= 0
a x 02a	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 05b	<i>E. hirtum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 07a	<i>E. hirtum</i> var. <i>glabriusculum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 16b	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0
a x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
a x 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= 0
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0

2.2.1.02. Les essais d'hybridations dans le groupe *reichardii* (x = 10)08. *E. maritimum* (2x), Aut.

a x 09a	<i>E. sanguischristi</i> (2x), Aut.	= 0
a x 10a	<i>E. reichardii</i> (2x), All.	= 0
a x 11a	<i>E. corsicum</i> (2x), All.	= 0

09. *E. sanguischristi* (2x), Aut.

a x 08d	<i>E. maritimum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 12a	<i>E. oreophilum</i> (2x), Aut.	= 0

10. *E. reichardii* (2x), All.

a x 11d	<i>E. corsicum</i> (2x), All.	= 0
a x 08d	<i>E. maritimum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 09a	<i>E. sanguischristi</i> (2x), Aut.	= 0

## 2.2.1.03. Les essais d'hybridations dans le groupe malacoides (x = 10)

12. *E. oreophilum* (2x), Aut.

a x 21a	<i>E. garamantum</i> (2x), Aut.	= F1 f. (2x), Aut.
a x 09a	<i>E. sanguischristi</i> (2x), Aut.	= 0
a x 10a	<i>E. reichardii</i> (2x), Aut.	= 0

13. *E. alnifolium* (2x), Aut.

a x 31b	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= F1 st. (2x)
a x 12a	<i>E. oreophilum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 14d	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0
a x 20m	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= 0
a x 21a	<i>E. garamantum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
a x 33c	<i>E. asplenioides</i> (2x), All.	= 0
a x 35a	<i>E. atlanticum</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. alnifolium* x *trifolium* (*E. trifolium* x *alnifolium* = 0++)

Hybride diploïde (2n = 20) totalement stérile. Vivace comme l'*E. trifolium*, à longues tiges rampantes et annuelles. Stipules membraneuses ovales-triangulaires et faiblement ciliées. Feuilles entières à trilobées, à limbe légèrement hirsute et à pétiole intermédiaire entre les parents. Hampes à 5-7 fleurs. Bractées soudées à la base par 2 ou 3, ciliées et hirsutes. Sépales à poils glanduleux longuement pédicellés et à mucron intermédiaire (1 mm), cilié. Pétales sur le type *E. trifolium* (deux pétales supérieurs maculés) mais plus petits. Staminodes et filets des étamines hirsutes. Anthères jaunes stériles. Stigmates digités, rougeâtres. Ebauches de rostres de 10-20 mm.

Méioses à 10 bivalents avec des répartitions très inégales aboutissant à la formation de micropollen. Les croisements en retour se sont soldés par des échecs.

14. *E. chium* (2x), Aut.

d x 20f	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= F1 st. (3x)
d x 15f	<i>E. pulverulentum</i> (2x), Aut.	= F1 st. (2x)
h x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), Aut.	= F1 st. (2x)



h x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0+++
h x 21a	<i>E. garamantum</i> (2x), Aut.	= 0
b x 24d	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
d x 61e	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. chium* x *malacoides* (*E. malacoides* x *chium* = 0++)

Allotriploïde ( $2n = 30$ ) stérile. Annuel et caulescent. Stipules ovales non mucronées et faiblement ciliées. Feuilles entières à trilobées, à poils glanduleux capités. Hampes à 3-6 fleurs. Bractées ovales, libres, ciliées et légèrement hirsutes. Fleurs sur le type *E. malacoides*, mais à sépales plus longuement mucronés et à staminodes ciliés et hirsutes. Anthères jaunes stériles. Ebauches de capsules à rostrés de 10-20 mm et à petit sillon infrafovéolaire.

Méioses présentant 10 à 12 monovalents à la métaphase I.

Les croisements en retour se sont soldés par des échecs.

F1. *E. chium* x *pulverulentum* (*E. pulverulentum* x *chium* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) stérile. Annuel et caulescent. Stipules membraneuses, ovales et acuminées, faiblement ciliées. Feuilles supérieures pennatiséquées. Hampes à 3-6 fleurs. Bractées libres, ovales, faiblement mucronées et ciliées. Pétales à onglet cilié. Staminodes ciliés comme dans l'*E. chium* et légèrement hirsutes. Ebauches de capsules à rostrés de 20-30 mm, sans sillon infrafovéolaire.

Méioses présentant de 2 à 10 monovalents à la métaphase I.

F1. *E. chium* x *boissieri* (*E. boissieri* x *chium* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) stérile. Pérennant comme l'*E. boissieri*, caulescent comme l'*E. chium*. Stipules marcescentes, triangulaires et faiblement ciliées. Feuilles 3-5-lobées sur le type *E. boissieri* mais avec un limbe plus large, marbré ou non comme dans le parent mâle. Hampes à 2-4 fleurs. Bractées libres, ovales, légèrement mucronées et ciliées. Pétales à onglet cilié, maculé comme dans l'*E. boissieri*. Staminodes faiblement ciliés comme dans l'*E. chium* et densément hirsutes. Ebauches de capsules avec des rostrés de 20-40 mm, rougeâtres, sans graines.

Méioses présentant 2 à 10 monovalents à la métaphase I.

Les croisements en retour ont toujours été négatifs.

15. *E. pulverulentum* (2x), Aut.

a x 19i	<i>E. neuradifolium</i> (4x), Aut.	= F1 st. (3x)
a x 14h	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0
a x 12a	<i>E. oreophilum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 09a	<i>E. sanguischristi</i> (2x), Aut.	= 0
a x 49a	<i>E. sublyratum</i> (2x), Aut.	= 0
b x 14h	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. pulverulentum* x *neuradifolium* (*E. neuradifolium* x *pulverulentum* = 0).

Allotriploïde ( $2n = 30$ ) stérile. Annuel et caulescent. Stipules ovales aiguës et finement ciliées. Feuilles intermédiaires mais jamais laciniées, celles de la base étant profondément trilobées. Staminodes et filets des étamines glabres et étroitement ovales. Ebauches de capsules à rostres de 20-30 mm dont les méricarpes présentent un petit sillon sous la fovéole comme dans l'*E. neuradifolium*.

16. *E. laciniatum* (2x), Aut.

h x 15d	<i>E. pulverulentum</i> (2x), Aut.	= F1 f. (2x), Aut.
h x 26b	<i>E. nervulosum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
h x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
h x 13a	<i>E. alnifolium</i> (2x), Aut.	= 0
h x 14a	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0
f x 14d	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0
h x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0
b x 24b	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
b x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
b x 06a	<i>E. hirtum</i> var. <i>maroccanum</i> (2x), Aut.	= 0

17. *E. keithii* (6x), Aut.

a x 14d	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= F1 st. (4x)
	= <i>E. x keichium</i> Guittonneau & Le Houérou, Bull. Soc. Bot. France 115: 596. 1968.	

19. *E. neuradifolium* (4x), Aut.

e x 20h	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= F1 st. (4x)
a x 20c	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= F1 st. (4x)
b x 16a	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= F1 st. (3x)
a x 15b	<i>E. pulverulentum</i> (2x), Aut.	= 0
e x 14h	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. neuradifolium* x *malacoides* (= *E. malacoides* x *neuradifolium*)

Allotétraploïde ( $2n = 40$ ) stérile. Annuel et caulescent. Stipules ovales triangulaires. Feuilles intermédiaires faiblement glanduleuses. Hampes à 7-10 fleurs. Bractées libres ciliées et hirsutes, ovales et mutiques. Sépales mucronés (1 mm). Staminodes et filets glabres. Ebauches de capsules présentant un rostre de 15-20 mm et une fovéole é glandulée (comme dans l'*E. neuradifolium*) avec un petit sillon infrafovéolaire.

Méioses à nombreux monovalents (10-12), avec répartitions inégales parfois en six pôles et aboutissant à la formation de micropollen à 4-5 ou 6 ouvertures.

Quelquefois, la mitose hétérotypique est escamotée et la cellule mère donne naissance à deux spores géantes et polyploïdes à  $n = 40$ . Les ponts anaphasiques sont aussi très fréquents au cours de la métaphase I.

F1. *E. neuradifolium* × *laciniatum*

Allotriploïde ( $2n = 30$ ) stérile. Annuel et caulescent. Feuilles sur le type *E. laciniatum*, les supérieures étant pennatiséquées mais à dents aiguës. Stipules étroitement ovales, marcescentes. Bractées soudées à la base et glabres. Staminodes glabres, filets des étamines faiblement hirsutes. Ebauches de capsules à rostrés de 25-30 mm.

20. *E. malacoides* (4x), Aut.

h × 19a	<i>E. neuradifolium</i> (4x), Aut.	= F1 st. (4x) [in 19]
e × 14d	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0+
l × 57c	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
e × 61e	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0

21. *E. garamantum* (2x), Aut.

a × 12a	<i>E. oreophilum</i> (2x), Aut.	= F1 f. (2x), Aut.
a × 14h	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0
a × 20h	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= 0
a × 29b	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0
a × 37a	<i>E. cossonii</i> (2x), All.	= 0

2.2.1.04. Les essais d'hybridations dans le groupe *botrys* ( $x = 10$ )

23. *E. brachycarpum* (4x), Aut.

a × 24e	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= F1 f. (4x), Aut.
a × 22a	<i>E. gruinum</i> ( $4x = 36$ ), Aut.	= 0
a × 38a	<i>E. ciconium</i> ( $2x = 18$ ), Aut.	= 0
a × 57c	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0

F1. *E. brachycarpum* × *botrys* (= *E. botrys* × *brachycarpum*)

Allotétraploïde ( $2n = 40$ ) fertile. Phénotype intermédiaire sans caractères dominants. Annuel et caulescent. Feuilles plus incisées que dans l'*E. botrys*. Fleurs moins intensément violacées que dans l'*E. brachycarpum*. Staminodes glabres, filets des étamines étroitement ovales et hirsutes. Rostres de 90 à 100 mm.

Méricarpes à fovéole pourvue d'un sillon infrafovéolaire très net et de l'ébauche d'un second; cependant il n'y a pas de collerette comme dans l'*E. botrys* et le bord externe de la fovéole porte quelques poils, mais moins que dans l'*E. brachycarpum*.

A la F2, en plus des types parentaux, de nombreux phénotypes fertiles à caractères intermédiaires apparaissent: l'introggression serait très forte si elle n'était pas limitée par l'autofécondation et par des conditions écologiques différentes des populations naturelles.

24. *E. botrys* (4x), Aut.

c x 23a	<i>E. brachycarpum</i> (4x), Aut.	= F1 f. (4x), Aut. [in 23]
b x 22a	<i>E. gruinum</i> (4x = 36), Aut.	= 0
b x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0
b x 16a	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0
b x 16b	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0
b x 20e	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= 0
b x 57g	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
b x 57h	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
b x 52f	<i>E. aethiopicum</i> (4x), Aut.	= 0
b x 64c	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
b x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
b x 02a	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0

22. *E. gruinum* (4x = 36), Aut.

a x 24c	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
a x 23a	<i>E. brachycarpum</i> (4x), Aut.	= 0
a x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0
a x 39a	<i>E. alpinum</i> (2x = 18), All.	= 0

2.2.1.05. Les essais d'hybridations dans le groupe *munbyanum* (x = 10)

25. *E. populifolium* (2x), All.

a x 26b	<i>E. nervulosum</i> (2x), All.	= 0++
a x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0

26. *E. nervulosum* (2x), All.

b x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
b x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
b x 25a	<i>E. populifolium</i> (2x), All.	= 0+
b x 35a	<i>E. atlanticum</i> (2x), All.	= 0+

b x 31b	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
b x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. nervulosum* x *crenatum*

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) partiellement fertile. Pérennant et caulescent à tiges rampantes. Stipules ovales marcescentes et très finement ciliées. Feuilles 3-5-partites à dents obtuses. Hampes à 5-10 fleurs, 5-6 fois plus grandes que les feuilles correspondantes. Bractées 5-6, ovales et soudées à la base, membraneuses à nervure verte et devenant marcescentes. Sépales à 3-5-7 nervures, mucronés (1.5 mm). Pétales ovales, les deux supérieurs maculés, les macules ressemblent à celles de l'*E. crenatum*, mais les taches sont plus nombreuses (3 ou 4 par pétale). Nectaires verts ou vert-brunâtre. Staminodes glabres; filets à épaulement ou bidentés, hirsutes. Pollen orangé, rare. Rostres de 50 à 60 mm.

A la F2, les types parentaux réapparaissent.

27. *E. munbyanum* (2x), All.

b x 26b	<i>E. nervulosum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
b x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0++++
b x 16f	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0+
b x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
b x 01a	<i>E. arborescens</i> (2x), Aut.	= 0
b x 02a	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0

29. *E. crenatum* (2x), All.

a x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0++++
a x 16b	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
a x 02a	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 06a	<i>E. hirtum</i> var. <i>maroccanum</i> (2x), Aut.	= 0

2.2.1.06. Les essais d'hybridations dans le groupe *asplenioides* ( $x = 10$ )31. *E. trifolium* (2x), All.

b x 33b	<i>E. asplenioides</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
b x 13a	<i>E. alnifolium</i> (2x), Aut.	= 0++
b x 35a	<i>E. atlanticum</i> (2x), All.	= 0+
b x 26b	<i>E. nervulosum</i> (2x), All.	= 0+
b x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0+
b x 25a	<i>E. populifolium</i> (2x), All.	= 0



b x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0
b x 37a	<i>E. cossonii</i> (2x), All.	= 0
a x 24d	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
a x 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= 0
a x 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= 0
a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= 0
a x 49a	<i>E. sublyratum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0

F1. *E. trifolium* x *asplenioides* (= *E. asplenioides* x *trifolium*)

Allodiploïde fertile. Caulescent comme l'*E. trifolium*. Feuilles sur le type *E. asplenioides* mais moins découpées, glanduleuses à longs poils capités comme dans l'*E. trifolium*. Stipules membraneuses devenant brunâtres, adnées sur le quart inférieur. Hampes et pédoncules floraux fortement glanduleux. Bractées faiblement ciliées, scarieuses. Sépales à mucron obsolète. Pétales = 2S, roses, les deux supérieurs maculés comme dans l'*E. trifolium*. Rostres de 30 à 35 mm; méricarpes à fovéoles glanduleuses et sans sillon infrafovéolaire.

A la F2 par disjonction des caractères, les types parentaux réapparaissent.

32. *E. boissieri* (2x), All.

a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 33c	<i>E. asplenioides</i> (2x), All.	= 0
a x 35a	<i>E. atlanticum</i> (2x), All.	= 0
a x 27b	<i>E. munbyanum</i> (2x), All.	= 0
a x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0
a x 01a	<i>E. arborescens</i> (2x), Aut.	= 0
a x 02a	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 06a	<i>E. hirtum</i> var. <i>maroccanum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 12a	<i>E. oreophilum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 15a	<i>E. pulverulentum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 24d	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
a x 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= 0
a x 46a	<i>E. crispum</i> (2x), All.	= 0
a x 64c	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
a x 65a	<i>E. masguindali</i> (2x), All.	= 0
a x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0

33. *E. asplenioides* (2x), All.

a x 31b	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 31]
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0+++
a x 35a	<i>E. atlanticum</i> (2x), All.	= 0++
a x 37a	<i>E. cossonii</i> (2x), All.	= 0

Avant nos travaux, l'*E. boissieri* était inclus dans l'*E. asplenioides*. En culture comparative de nombreux caractères morphologiques les différencient et nous avons séparé les deux espèces (Guittonneau 1966d); la taxonomie expérimentale confirme cette distinction.

35. *E. atlanticum* (2x), All.

a x 37a	<i>E. cossonii</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 37]
a x 31b	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0+
a x 33a	<i>E. asplenioides</i> (2x), All.	= 0

37. *E. cossonii* (2x), All.

a x 35a	<i>E. atlanticum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0+
a x 31c	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. cossonii* x *atlanticum* (= *E. atlanticum* x *cossonii*)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Faciès intermédiaire entre les parents. Stipules à peine adnées, ovales et longuement acuminées, ciliées et hirsutes. Feuilles moins hirsutes que dans l'*E. cossonii*. Hampes à 5-8 fleurs. Bractées ciliées et hirsutes, marcescentes. Fleurs sans caractères dominants. Rostres 25-30 mm; méricarpes sans sillon infrafovéolaire comme dans l'*E. atlanticum* ou à sillon peu marqué.

2.2.1.07. Les essais d'hybridations dans le groupe *ciconium* ( $x = 9$ )

38. *E. ciconium* (2x), Aut.

g x 39a	<i>E. alpinum</i> (2x), All.	= 2 types de F1 st. (2x)
a x 39a	<i>E. alpinum</i> (2x), All.	= 2 types de F1 st. (2x)
a x 22a	<i>E. gruinum</i> (4x), Aut.	= 0
a x 23a	<i>E. brachycarpum</i> (4x = 40), Aut.	= 0
a x 24c	<i>E. botrys</i> (4x = 40), Aut.	= 0
a x 32a	<i>E. boissieri</i> (2x = 20), All.	= 0
a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x = 20), All.	= 0
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x = 40), All.	= 0

F1. *E. ciconium* x *alpinum* (*E. alpinum* x *ciconium* = 0)

Les résultats de ces croisements ont donné naissance à deux types de F1 stériles diploïdes à  $2n = 18$ : l'une bien développée à grandes fleurs ayant des

pistils mais sans anthères et l'autre, plus rabougrie à fleurs atrophiées ou à fleurs très rares.

a) Hampes florales 10-30 cm, pédoncules et fleurs bien développés. Sépales grands (12 mm y compris le mucron de 3 mm). Pétales violets comme dans l'*E. ciconium* mais plus grands (15 mm). Staminodes ciliés. Filets des étamines bidentés comme dans l'*E. alpinum*, ciliés et hirsutes, mais sans anthères (= staminodes). Stigmates grands et rosés. Développement apomictique des fruits sans formation de graines avec des rostrés très grands de 60 à 100 mm.

Les croisements en retour se sont soldés par des échecs; comme pour les fleurs non fécondées, les capsules se développent mais les ovules avortent.

b) Hampes florales réduites (2-8 cm). Pédoncules floraux nuls: les fleurs restent agglomérées. Sépales petits, 3-4 mm. Ebauches des pétales, staminodes, étamines (filets avec des anthères vides) et du gynécée. Il n'y a pas ou peu d'anthèse et l'inflorescence se dessèche. Au bout d'un certain développement, l'ensemble donne un aspect très rabougri à toute la plante.

Les deux F1 sont vivaces et ne sont réalisables que dans le sens *E. ciconium* × *alpinum*. De très nombreux essais en utilisant l'*E. alpinum* comme parent femelle se sont soldés par des échecs.

### 39. *E. alpinum* (2x), All.

a × 38a	<i>E. ciconium</i> (2x), Aut.	= 0
a × 38g	<i>E. ciconium</i> (2x), Aut.	= 0
a × 22a	<i>E. gruinum</i> (4x), Aut.	= 0
a × 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x = 20), All.	= 0
a × 47a	<i>E. rodiei</i> (2x = 20), All.	= 0

### 2.2.1.08. Les essais d'hybridations dans le groupe *foetidum* (x = 10)

### 40. *E. heteradenum* (2x), All.

a × 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 41a	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 sf. (2x), All.
a × 41b	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 sf. (2x), All.
a × 47a	<i>E. rodiei</i> (2x), All.	= 0
a × 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. heteradenum* × *glandulosum* (= *E. glandulosum* × *heteradenum*)

Allodiploïde (2n = 20) fertile. Pérennant et subacaule. Tiges rouge-brunâtre. Stipules adnées sur moins de la moitié de leur longueur, ovales et finement

ciliées. Feuilles sur le type *E. heteradenum* à lobules 1-5 dentés. Pétales intermédiaires. Staminodes et filets des étamines étroitement ovales et glabres. Rostres de 30 à 35 mm.

Méioses normales à  $n = 10$ .

F1. *E. heteradenum* × *cheilanthifolium* (Veleta) (*E. cheilanthifolium* × *heteradenum* = 0)

Allodiploïde partiellement fertile. Subacaule et pérennant. Plante sans poils glanduleux capités comme dans l'*E. cheilanthifolium*. Stipules adnées sur le tiers inférieur, marcescentes étroites et très finement ciliées. Feuilles à lobules étroitement ovales et à 1-5 lobes. Bractées libres, hirsutes et ciliées. Pétales supérieurs fortement maculés. Staminodes et filets des étamines glabres. Rostres de 25 à 30 mm; méricarpes à fovéole très glanduleuse à poils capités longuement pédicellés.

F1. *E. heteradenum* × *cheilanthifolium* (La Silleta)

Diffère du précédent par la présence de poils glanduleux capités sur les hampes, pédoncules et sépales et par le rostre plus grand, de 30 à 35 mm.

Ces deux derniers croisements nous montrent que les populations de l'*E. cheilanthifolium* ne sont pas absolument semblables. Une étude de leurs variations s'avère indispensable et nous espérons pouvoir l'entreprendre ultérieurement.

#### 41. *E. cheilanthifolium* (2x), All.

c × 41a	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
c × 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= 0
c × 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= 0
c × 45a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= 0
a × 45a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= 0

#### 42. *E. glandulosum* (2x), All.

a × 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 40]
a × 41c	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 44a	<i>E. rupestre</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 46a	<i>E. crispum</i> (2x), All.	= 0
a × 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0
a × 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0
a × 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0
a × 74a	<i>E. daucoïdes</i> (6x), All.	= 0

F1. *E. glandulosum* × *cheilanthifolium* (*E. cheilanthifolium* × *glandulosum* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Pérennant et subacaule. Stipules ovales, adnées sur moins de la moitié, ciliées et faiblement hirsutes. Feuilles sur le type *E. glandulosum* à lobules 1-5 dentés. Bractées libres, étroitement ovales, hirsutes et ciliées. Pétales roses, les deux supérieurs maculés sur leur demi-longueur. Staminodes et filets glabres. Rostres de 25 à 30 mm.

Méioses à  $n = 10$ , présentant des anaphases I non synchronisées.

Cet hybride avait déjà été réalisé par Sundermann (1906) en utilisant l'*E. cheilanthifolium* comme parent femelle.

F1. *E. glandulosum* × *foetidum* (= *E. foetidum* × *glandulosum*)

Allodiploïde fertile. Pérennant et subacaule. Tiges rouge-brunâtre. Stipules adnées sur plus de la moitié de leur longueur. Feuilles se rapprochant du type *E. foetidum*. Bractées libres, ciliées et hirsutes, à nervure verte. Pétales rose-pâle à nervures violacées, les deux supérieurs présentant des macules. Rostres de 25 à 30 mm.

A la F2, les types parentaux réapparaissent avec de nombreuses plantes intermédiaires: les caractères sont indépendants.

F1. *E. glandulosum* × *rupestre* (*E. rupestre* × *glandulosum* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur un peu plus de la moitié, finement ciliées. Feuilles sur le type *E. rupestre* à canescence plus faible. Bractées libres, étroites, ciliées et légèrement hirsutes. Pétales roses, les supérieurs maculés. Staminodes glabres, filets des étamines hirsutes. Rostres de 22 à 28 mm.

Méioses présentant quelquefois deux monovalents et un non-synchronisme dans l'ascension polaire des chromosomes à la métaphase I.

Sundermann (1906) a décrit l'*E. × kolbianum* comme résultant de l'*E. supracanum* × *macradenum* en utilisant des populations de jardins botaniques. Nous n'avons pu réaliser l'hybridation dans le sens indiqué par Sundermann; d'autre part, il le donne comme stérile. Il semble donc que ce caractère résulte d'une observation hâtive: au début de la végétation les premières inflorescences sont stériles, puis elles deviennent fertiles.

A la F2, il y a disjonction avec apparition de types intermédiaires comme dans l'hybride précédent.

43. *E. foetidum* (2x), All.

a × 41a	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 41b	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 42]
a × 44a	<i>E. rupestre</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a × 45a	<i>E. celtibericum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.



a x 46a	<i>E. crispum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 47a	<i>E. rodiei</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= 0
a x 41c	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 29a	<i>E. crenatum</i> (2x), All.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0
a x 74a	<i>E. daucoïdes</i> (6x), All.	= 0
a x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0

F1. *E. foetidum* x *cheilanthifolium* (Veleta) (*E. cheilanthifolium* x *foetidum* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile et qui n'a pu être réalisé qu'en prenant l'*E. foetidum* comme parent femelle. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur la demi-longueur ou un peu moins, ciliées. Feuilles intermédiaires entre les types parentaux, moins crépues que dans l'*E. cheilanthifolium*, à poils hérissés aciculaires appliqués. Pétales = 2S, les deux supérieurs maculés de noir, mais les taches sont plus petites que dans l'*E. cheilanthifolium*. Sépales à peine mucronés. Nectaires verts. Staminodes et filets des étamines glabres. Rostres rougeâtres de 20 à 25 mm; fovéoles à petites glandes capitées et hirsutes sur le côté externe. Hampes souvent rougeâtres à 4-5 fleurs, bractées libres, ciliées et hirsutes, blanches à nervure verte.

A la F2, les types parentaux réapparaissent.

F1. *E. foetidum* x *cheilanthifolium* (Silleta)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile qui diffère du précédent par les pétales plus petits (= 1.5 S), les deux supérieurs ne sont pas maculés mais les nervures sont plus intensément colorées en rouge; les sépales sont plus longuement mucronés (1 mm). Ce croisement n'a été possible qu'en utilisant l'*E. foetidum* comme parent femelle.

F1. *E. foetidum* x *rupestre* (*E. rupestre* x *foetidum* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ), partiellement fertile et qui n'a pu être réalisé qu'en utilisant l'*E. foetidum* comme parent femelle. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur plus de la demi-longueur, glabres ou peu ciliées, blanchâtres devenant marcescentes. Feuilles du type *E. rupestre* mais moins velues sur la face supérieure. Bractées libres ou peu soudées entre elles, ciliées et hirsutes. Pétales blanc-rosé sur le type *E. rupestre*. Rostres de 15-20 mm.

Méioses présentant parfois à la première anaphase, des ponts anaphasiques ou des répartitions numériques (11-9) inégales.

F1. *E. foetidum* x *celtibericum* (= *E. celtibericum* x *foetidum*)

Allodiploïde fertile. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur plus de la demi-longueur, triangulaires et ciliées. Feuilles sur le type *E. foetidum* à divisions ultimes dans un plan et non dressées-hérissées. Hampes à 4-5 fleurs, bractées étroitement ovales, ciliées et hirsutes, blanches à nervure verte. Sépales glanduleux à glandes capitées. Pétales blanc-rosé à nervures rouges, les deux supérieurs faiblement maculés. Nectaires verts. Rostres de 18 à 22 mm; méricarpes à fovéoles peu glanduleuses densément hirsutes sur le bord externe.

Les types parentaux réapparaissent à la F2.

F1. *E. foetidum* x *crispum* (= *E. crispum* x *foetidum*)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) à port intermédiaire. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur plus de la moitié de leur longueur, blanc-verdâtre devenant brunâtre, ciliées. Feuilles velues à face supérieure blanchâtre, lobules entiers ou à 1-2 dents. Hampes à 4-7 fleurs. Bractées libres, étroites, velues et ciliées. Pétales intermédiaires, les deux supérieurs parfois légèrement maculés, plus pâles et à nervures plus atténuées que dans l'*E. foetidum*. Capsules à rostres de 20-25 mm; méricarpes à fovéoles plus carénées que l'*E. foetidum*.

A la F2, par ségrégation les types parentaux réapparaissent avec la formation de toute une série d'intermédiaires montrant que les caractères ne sont pas dominants et liés entre eux.

F1. *E. foetidum* x *rodiei* (= *E. rodiei* x *foetidum*)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Vivace et subacaule. Stipules adnées sur plus de la moitié, étroites et glabres. Feuilles sur le type *E. rodiei* mais à lobules 1-3-séqués. Bractées libres ou à peine soudées à la base, hirsutes mais non ciliées, avec un mucron de 2-3 mm. Sépales à 3-5-7 nervures. Pétales non maculés du type *E. rodiei* mais à onglet moins hirsute. Etamines à filets hirsutes, souvent bidentés; staminodes glabres. Rostres de 25 à 30 mm; méricarpes à fovéoles peu glanduleuses, arête à 5-6 tours de spire.

A la F2, les types parentaux réapparaissent.

44. *E. rupestre* (2x), All.

a x 45a	<i>E. celtibericum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 41c	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= 0
a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. rupestre* x *celtibericum* (= *E. celtibericum* x *rupestre*)

Allodiploïde. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur moins de leur demi-longueur. Feuilles à lobes ultimes plus ou moins dans un plan, à poils appliqués

non glanduleux mais non canescents comme dans l'*E. rupestre*. Fleurs à pétales blancs à nervures violacées. Rostres de 18 à 20 mm.

A la F2, les types parentaux réapparaissent.

45. *E. celtibericum* (2x), All.

a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 43]
a x 44a	<i>E. rupestre</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 44]
a x 41a	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= F1 st. (2x)

F1. *E. celtibericum* x *cheilanthifolium*

Allodiploïde, stérile (observé sur deux années de culture). Subacaule et pérennant. Stipules adnées sur la moitié, ciliées et hirsutes. Feuilles à lobes ultimes dressés et hérissés de poils aciculaires. Hampes, pédoncules floraux et sépales sans poils glanduleux capités. Pétales blancs à nervures rouges, les deux supérieurs à macules intermédiaires entre celles des parents. Nectaires subsphériques et verts. Staminodes glabres; filets des étamines bidentés et glabres. Rostres de 20 à 25 mm.

46. *E. crispum* (2x), All.

a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 43]
a x 44a	<i>E. rupestre</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 41b	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= 0++
a x 47a	<i>E. rodiei</i> (2x), All.	= 0
a x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0

F1. *E. crispum* x *rupestre* (*E. rupestre* x *crispum* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur la moitié de leur longueur. Feuilles à lobules entiers ou bifides. Bractées libres, ciliées et hirsutes. Pétales blanc-rosé et à nervures violacées, les deux supérieurs très légèrement maculés comme dans l'*E. rupestre*. Rostres courts, 20-25 mm.

Ce croisement n'a pu être réalisé qu'en utilisant l'*E. crispum* comme parent femelle.

47. *E. rodiei* (2x), All.

a x 40a	<i>E. heteradenum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All. [in 43]

a x 46a	<i>E. crispum</i> (2x), All.	= 0++++
a x 41c	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0
a x 06a	<i>E. hirtum</i> var. <i>maroccanum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0
a x 39a	<i>E. alpinum</i> (2x = 18), All.	= 0

F1. *E. rodiei* x *heteradenum* (*E. heteradenum* x *rodiei* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur moins de la demi longueur, ovales et finement ciliées. Bractées libres, ovales et glabrescentes. Fleurs sur le type *E. rodiei*, à pétales plus pâles et à nervures violacées. Staminodes glabres, filets des étamines hirsutes. Rostres de 40 à 45 mm.

Ce croisement n'a pu être réalisé qu'en utilisant l'*E. rodiei* comme parent femelle.

F1. *E. rodiei* x *glandulosum*

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Pérennant et subacaule. Stipules adnées sur moins de la demi longueur. Feuilles sur le type *E. rodiei* mais à lobules moins linéaires. Bractées libres, étroites, mucronées (2 mm), ciliées et hirsutes. Pétales sur le type *E. rodiei* bien que les supérieurs soient légèrement maculés. Filets des étamines et des staminodes hirsutes. Capsules à rostres de 30-40 mm.

Méioses assez régulières mais la présence de ponts anaphasiques a été observée plusieurs fois.

2.2.1.09. Les essais d'hybridations dans le groupe *cicutarium* ( $x = 10$ )

48. *E. lebelii* (2x), Aut.

a x 52f	<i>E. aethiopicum</i> (4x), Aut.	= F1 st. (3x)
a x 52d	<i>E. aethiopicum</i> (4x), Aut.	= F1 st. (3x)
b x 59a	<i>E. praecox</i> (6x), Aut.	= 0
b x 61c	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. lebelii* x *aethiopicum* (*E. aethiopicum* x *lebelii* = 0)

Allotriploïde ( $2n = 30$ ) stérile qui n'a pu être réalisé jusqu'ici qu'en utilisant l'*E. lebelii* comme parent femelle. Annuel et caulescent. Port intermédiaire entre les parents. Stipules et bractées ciliées. Pilosité générale à poils aciculaires (non capités) comme dans l'*E. aethiopicum*. Pétales non maculés à onglets ciliés. Filets des étamines de longueur inégale et à anthères stériles. Ebauches de rostres sans formation de graines.

Méioses présentant 5 à 10 monovalents à la première métaphase.

Cet hybride pourrait se former dans les localités naturelles où les deux taxons sont proches (côtes de l'Atlantique) mais la stérilité pollinique entraîne son élimination.

Hybride précédemment connu: *E. anaristatum* Andreas (1946), ( $2n = 30$ ).

Hybride naturel triploïde des dunes de Hollande, qui résulte probablement du croisement: *E. lebelii* x *E. cicutarium* subsp. *dunense*. Par doublement chromosomique, il a donné l'*E. danicum* ( $2n = 60$ ) (cf. Larsen 1958).

#### 49. *E. sublyratum* (2x), Aut.

a x 50a	<i>E. cicutarium</i> (2x), Aut.	= 0
a x 51b	<i>E. microphyllum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 53g	<i>E. moschatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 53l	<i>E. moschatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 56b	<i>E. primulaceum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 61a	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0
a x 15a	<i>E. pulverulentum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 16d	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0

Ce taxon diploïde est génétiquement isolé des taxons voisins. Sampaio (1912) avait comparé son espèce à l'*E. laciniatum*, nos croisements permettent de montrer que ces deux taxons sont en réalité fort éloignés.

#### 52. *E. aethiopicum* (4x), Aut.

f x 48a	<i>E. lebelii</i> (2x), Aut.	= 0
f x 48b	<i>E. lebelii</i> (2x), Aut.	= 0
f x 57d	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
d x 61c	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0

#### 53. *E. moschatum* (2x), Aut.

g x 61c	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0++
g x 49a	<i>E. sublyratum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 57c	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
a x 14h	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0
a x 24a	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0

#### 54. *E. touchyanum* (2x), Aut.

a x 55b	<i>E. stellatum</i> (2x), Aut.	= F1 f. (2x), Aut.
a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.



a x 67a	<i>E. mouretii</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 56b	<i>E. primulaceum</i> (2x), Aut.	= 0++

F1. *E. touchyanum* x *stellatum* (= *E. stellatum* x *touchyanum*)

Allodiploïde fertile. Annuel et à port intermédiaire entre les parents. Folioles 1-2-pennatiséquées. Glandulosité générale plus faible que dans l'*E. touchyanum*. Sépales mucronés et peu glanduleux. Pétales tous maculés à la base. Stigmates violacés. Rostres de 40 à 60 mm; méricarpes à arête intermédiaire, plus fibreuse que dans l'*E. stellatum* et de couleur jaune.

A la F2, par ségrégation, les lignées parentales réapparaissent avec de nombreux intermédiaires: certains sont comparables à la F1 d'autres présentent des arêtes brunes avec des fibres intermédiaires, certains n'ont que deux pétales maculés et quelques pieds ne sont pas viables.

En plus des intermédiaires, nous avons observé l'apparition d'un mutant à la F2, dont les fruits ressemblent à ceux de l'*E. stellatum* (méricarpes à arêtes brunâtres portant des fibres de longueur inégale) mais dont les fleurs sont beaucoup plus petites et à pétales non maculés. Or, une variété décrite par Maire (1923): l'*E. cicutarium* subsp. *primulaceum* var. *atlanticum* du sud du Maroc, ressemble à notre mutant. Il est possible qu'elle résulte d'une hybridation entre l'*E. touchyanum* et l'*E. stellatum* dans laquelle seraient apparus des mutants qui se sont stabilisés par la suite; l'aire géographique de cette variété est en effet comprise entre les aires des parents.

Dans nos essais expérimentaux, nous avons obtenu un mutant sur 53 plantes en F2. Ce mutant a donné une F3 à pétales également concolores et, dans les conditions naturelles, peut-être aurait-il pu se maintenir.

F1. *E. touchyanum* x *sebacum* (= *E. sebacum* x *touchyanum*)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) fertile. Faciès général sur le type *E. sebacum*: vivace et non annuel, caulescent à tiges peu développées (2-10 cm), folioles pennatiséquées; mais les fleurs sont plus petites. Hampes, pédoncules, sépales fortement glanduleux à glandes capitées. Deux pétales supérieurs fortement maculés, les trois inférieurs peu ou pas maculés. Rostres 35-45 mm. Méricarpes à arêtes sur le type *E. touchyanum*.

A la F2, des types intermédiaires apparaissent.

Il n'existe pas de barrière d'isolement entre ce taxon annuel et un taxon vivace et les phénomènes d'introgression sont limités par des aires de répartition différentes des taxons.

F1. *E. touchyanum* x *mouretii* (*E. mouretii* x *touchyanum* = 0)

Allodiploïde fertile. Faciès de l'*E. mouretii*: vivace, folioles pennatifides, grandes fleurs. Sépales mucronés, hirsutes, peu ou pas glanduleux. Cinq pétales maculés. Rostres 45-60 mm; méricarpes plus gros que dans l'*E. touchyanum* et l'arête est sur le type *E. mouretii*.

Les types parentaux réapparaissent à la F2.

Cette hybridation confirme la précédente mais elle n'a pu être réalisée qu'en utilisant le taxon annuel comme parent femelle.

55. *E. stellatum* (2x), Aut.

b x 54b	<i>E. touchyanum</i> (2x), Aut.	= F1 f. (2x), Aut. [in 54]
a x 49a	<i>E. sublyratum</i> (2x), Aut.	= 0

56. *E. primulaceum* (2x), Aut.

c x 52e	<i>E. aethiopicum</i> (4x), Aut.	= 0++
c x 49a	<i>E. sublyratum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 54b	<i>E. touchyanum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 55b	<i>E. stellatum</i> (2x), Aut.	= 0

57. *E. cicutarium* (4x), Aut.

b x 64a	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= F1 f. (4x), Aut.
b x 64b	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= F1 f. (4x), Aut.
g x 56c	<i>E. primulaceum</i> (2x), Aut.	= F1 st. (3x)
c x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= F1 st. (4x)
c x 49a	<i>E. sublyratum</i> (2x), Aut.	= 0+
c x 53a	<i>E. moschatum</i> (2x), Aut.	= 0+
d x 61c	<i>E. salzmännii</i> (2x), Aut.	= 0+
c x 14d	<i>E. chium</i> (2x), Aut.	= 0+
h x 16b	<i>E. laciniatum</i> (2x), Aut.	= 0+
c x 20e	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= 0+
h x 24d	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
h x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0

F1. *E. cicutarium* x *acaule* (= *E. acaule* x *cutarium*)

Allotétraploïde fertile. Annuel et caulescent à tiges sur le type *E. cicutarium*. Plante glanduleuse à poils capités. Stipules triangulaires et ciliées. Bractées soudées à la base, lancéolées, mucronulées et ciliées. Fleurs plus petites que dans l'*E. acaule*. Rostres 35-42 mm; méricarpes à 8-10 tours de spires.

A la F2, les types parentaux réapparaissent avec de nombreux intermédiaires.

Nous ne pouvons assimiler notre hybride à celui décrit par Brumhard (1906) entre l'*E. cicutarium* et l'*E. acaule* (*sub-E. romanum*). Il semble que cet auteur ait assimilé les formes de l'*E. acaule* à tiges légèrement développées qui correspondent à des populations en végétation exubérante: dans nos cultures expérimentales, ce taxon développe toujours des tiges courtes et trapues; ce qui nous montre qu'il n'est subacaule que sous certaines conditions écologiques.

F1. *E. cicutarium* x *primulaceum*

Allotriploïde ( $2n = 30$ ) stérile. Annuel et caulescent. Glanduleux à glandes capitées dans les parties supérieures. Hampes à 5-8 fleurs. Pétales non maculés comme dans l'*E. cicutarium*, à onglet densément hirsute. Nectaires noirâtres. Staminodes glabres, filets des étamines hirsutes. Micropollen jaune ou orangé. Stigmates rouges. Ebauches de capsules à rostres de 20-30 mm.

F1. *E. cicutarium* x *manescavi* (*E. manescavi* x *cutarium* = 0)

Allotétraploïde stérile. Vivace et subacaule. Faciès de l'*E. manescavi* mais à port plus restreint. Stipules grandes ovales aiguës et légèrement ciliées. Bractées soudées membraneuses et ciliées comme dans l'*E. cicutarium*. Pétales supérieurs maculés; onglets à longs cils. Staminodes étroitement ovales et glabres. Filets des étamines bidentés et hirsutes. Ebauches de rostres (20-30 mm) sans formation de graines.

Méioses à 7-8 monovalents à la métaphase I.

Cet hybride n'a pu être réalisé qu'en utilisant l'*E. cicutarium* comme parent femelle.

58. *E. tocranum* (6x), Aut.

a x 59a      *E. praecox* (6x), Aut.      = F1 st. (6x)  
               = *E. x toccox* Guittouneau & Le Houérou, Bull. Soc. Bot. France,  
               115: 597. 1968.

La stérilité de cet hybride nous incite à penser que ces deux taxons hexaploïdes ont une origine différente. Des hybridations ultérieures essaieront de préciser leurs rapports phylogéniques.

59. *E. praecox* (6x), Aut.

a x 52f      *E. aethiopicum* (4x), Aut.      = F1 st. (5x)  
 a x 56c      *E. primulaceum* (2x), Aut.      = 0+  
 a x 15a      *E. pulverulentum* (2x), Aut.      = 0

F1. *E. praecox* x *aethiopicum*

Allopentaploïde ( $2n = 50$ ) stérile. Annuel et caulescent. Plante glanduleuse à glandes capitées parsemées de poils aciculaires. Feuilles sur le type *E. praecox*. Tiges développées et dressées comme dans l'*E. aethiopicum*. Ebauches de rostres sans formation de graines.

Méioses présentant de 2 à 10 monovalents à la métaphase I, avec des répartitions inégales et formation de micropollen.

61. *E. salzmännii* (2x), Aut.

b x 57h	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0++
e x 57c	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
e x 48a	<i>E. lebelii</i> (2x), Aut.	= 0
c x 53g	<i>E. moschatum</i> (2x), Aut.	= 0
c x 53l	<i>E. moschatum</i> (2x), Aut.	= 0
c x 54b	<i>E. touchyanum</i> (2x), Aut.	= 0
c x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0
c x 24a	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0
c x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0

L'*E. salzmännii* s'est montré jusqu'à présent, interstérile avec les taxons voisins: depuis plus de 5 ans, nos croisements se sont soldés par des échecs et ce taxon semble bien isolé sexuellement des taxons de l'*E. cicutarium* s.l. Cependant, Brumhard (1906), décrit un hybride réalisé dans les jardins botaniques de Berlin, de Breslau et d'Iena, entre l'*E. cicutarium* et l'*E. jacquinianum*; ce dernier ayant été récolté dans la région de Malaga. C'est pour cette raison probablement, que Thellung (1912) identifie ensuite cet hybride avec l'*E. salzmännii* qui avait été récolté pour la première fois à Malaga par Salzmann sous le nom d'*E. viscosum*. Nos croisements au contraire permettent de montrer que l'*E. salzmännii* est un taxon bien individualisé.

2.2.1.10. Les essais d'hybridations dans le groupe *acaule* (x = 10)64. *E. acaule* (4x), Aut.

a x 57a	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= F1 f. (4x), Aut. [in 57]
d x 75a	<i>E. cazorlanum</i> (8x), All.	= F1 sf. (6x), All.
c x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= F1 st. (3x)
c x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= F1 st. (4x)
c x 20b	<i>E. malacoides</i> (4x), Aut.	= F1 st. (4x)
c x 09a	<i>E. sanguischristi</i> (2x), Aut.	= 0+++
a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0++
b x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0++
a x 24d	<i>E. botrys</i> (4x), Aut.	= 0++
a x 48a	<i>E. lebelii</i> (2x), Aut.	= 0
a x 38a	<i>E. ciconium</i> (2x = 18), Aut.	= 0
c x 32b	<i>E. boissieri</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. acaule* x *cazorlanum* (*E. cazorlanum* x *acaule* = 0)

Hybride hexaploïde. Vivace et subacaule. Stipules libres deltoïdes, légèrement ciliées mais non hirsutes. Feuilles à 8-12 paires de folioles sur le type *E. cazorlanum* (folioles pennatipartites à dents larges et ovales). Hampes florales glanduleuses, plus longues que les feuilles; bractées libres, membraneuses à nervure verte, ciliées

et non glanduleuses, ovales et mutiques. Sépales internes à marge membraneuse rose et ciliée. Pétales rose-rouge, les deux supérieurs maculés comme dans l'*E. cazorlanum*, deux fois plus grands que les sépales. Staminodes lancéolés et glabres. Filets des étamines plus ou moins bidentés et glabres. Méricarpes partiellement fertiles du type *E. cazorlanum* sans sillon infrafovéolaire et à fovéole glanduleuse à poils capités. Rostres de 30-40 mm à arête marginale.

Méioses à  $n = 30$ , le plus souvent régulières ou ne présentant que 1 à 6 monovalents.

F1. *E. acaule* × *rupicola* (*E. rupicola* × *acaule* = 0)

Allotriploïde ( $2n = 30$ ) stérile. Vivace et subacaule. Plante velue comme l'*E. rupicola* à poils pluricellulaires aciculaires. Stipules marcescentes, libres, étroitement ovales. Folioles pennatipartites et à dents aiguës. Hampes florales plus grandes que les feuilles; bractées membraneuses, libres, ciliées et légèrement mucronées (1 mm). Sépales hirsutes, blanchâtres, mucronulés (0.5 mm). Pétales une ou deux fois plus grands que les sépales. Staminodes lancéolés et glabres. Filets des étamines ± bidentés et hirsutes sur le côté dorsal. Fruits abortifs à rostrés très courts.

Méioses ne présentant que quelques bivalents, l'ensemble des chromosomes se répartissant au hasard sans appariement préalable.

Cet hybride n'a pu être réalisé qu'en utilisant l'*E. acaule* comme parent femelle.

F1. *E. acaule* × *manescavi* (*E. manescavi* × *acaule* = 0)

Allotétraploïde stérile. Vivace et subacaule. Stipules étroitement ovales et légèrement ciliées. Feuilles à folioles souvent opposées, à dents aiguës. Hampes plus longues que les feuilles; bractées soudées sur plus de la moitié, finement ciliées, blanches avec une nervure verte. Sépales densément hirsutes, mucronés (1.5 mm). Pétales = 2S, les supérieurs maculés à la base comme dans l'*E. manescavi*. Staminodes étroitement ovales et glabres. Filets des étamines larges souvent bidentés, hirsutes et plus courts que le style.

Méioses abortives sans appariements.

Hybride qui n'a pu être réalisé qu'en utilisant l'*E. acaule* comme parent femelle.

F1. *E. acaule* × *malacoides* (*E. malacoides* × *acaule* = 0)

Allotétraploïde ( $2n = 40$ ) stérile. Seul hybride réalisé entre un taxon à feuilles composées pennées et un à feuilles simples. Vivace et caulescent à tiges pouvant atteindre 15-20 cm. Stipules libres, membraneuses, ovales et ciliées. Feuilles à 3-5 folioles, le terminal étant 3-5-partite. Hampes plus courtes que les feuilles correspondantes. Bractées membraneuses, libres, ciliées et hirsutes, oblongues et mutiques. Sépales mucronés (1 mm) hirsutes, à 3-5 nervures anastomosées. Pétales rouges. Staminodes glabres. Filets étroitement ovales et hirsutes. Pollen très irrégulier et stérile, résultant de méioses sans appariements avec répartitions au hasard



(micropollen). Dans certains cas, la méiose paraît escamotée, avec formation de microspores polyploïdes à  $n = 40$  chromosomes.

Cet hybride abortif, peu vigoureux n'a pas fleuri la première année de culture contrairement à tous les autres hybrides réalisés: il a fleuri pendant la deuxième et troisième année et il est disparu au cours du troisième hiver.

Cette expérience portant sur douze croisements, a donné trois plantules dont une seule est arrivée à se maintenir. Elle nous indique qu'il existe probablement une parenté éloignée entre les taxons à feuilles composées pennées et à feuilles simples. Elle n'a pu être réalisée qu'en utilisant l'*E. acaule* comme parent femelle.

65. *E. masguindali* (2x), All.

a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= F1 st. (2x)
a x 74a	<i>E. daucoïdes</i> (6x), All.	= 0+++
a x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0
a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. masguindali* x *carvifolium* (*E. carvifolium* x *masguindali* = 0)

Allodiploïde ( $2n = 20$ ) stérile. Pérennant et subacaule. Stipules libres, deltoïdes, grandes (1.5 cm), membraneuses et à peine ciliées. Feuilles composées pennées à 10-15 paires de folioles pennatifides et glabrescentes. Hampes florales égales ou plus grandes que les feuilles, à 9-17 fleurs; bractées soudées sur plus de la moitié de leur longueur, membraneuses à nervure verte, ciliées et faiblement hirsutes. Sépales à 3-5 nervures, mucronés (1 mm). Pétales supérieurs = 2S, maculés, à taches plus petites que dans l'*E. carvifolium*, rouges, densément glanduleux à l'onglet. Nectaires noirs. Staminodes étroits, bifides à l'extrémité, glabres. Filets des étamines élargis à la base et hirsutes. Anthères stériles. Ebauches de capsules sans formation de graines.

Les croisements en retour ont toujours été négatifs.

66. *E. sebaceum* (2x), All.

a x 67a	<i>E. mouretii</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 54a	<i>E. touchyanum</i> (2x), Aut.	= F1 f. (2x), All. [in 54]
a x 65a	<i>E. masguindali</i> (2x), All.	= 0
a x 74a	<i>E. daucoïdes</i> (6x), All.	= 0

F1. *E. sebaceum* x *mouretii*

Allodiploïde fertile. Subacaule et pérennant. Stipules libres, grandes (2 cm), ovales, membraneuses avec une nervure verte et ciliées à l'extrémité. Feuilles sur le type *E. mouretii*, mais plus petites, à 6-8 paires de folioles souvent elles-mêmes 3-5 foliolulées. Hampes plus longues que les feuilles, à nombreuses fleurs (8-15); bractées soudées en trois ou quatre lames membraneuses et à nervures vertes,

ciliées. Pétales = 2S, de taille intermédiaire entre les parents, à onglets ciliés, tous maculés, mais principalement les deux supérieurs. Nectaires noirs. Staminodes hirsutes et ciliés à la base. Filets des étamines bidentés et légèrement hirsutes. Rostres 40-45 mm.

A la F<sub>2</sub>, par ségrégation et recombinaison des caractères, les types parentaux réapparaissent avec de nombreux types intermédiaires tous fertiles. Ces deux taxons morphologiquement différents sont génétiquement très proches. Leurs aires de répartition se recoupant, il est donc possible qu'ils soient parfois introgressés. Il semble même que les formes intermédiaires aient été décrites parfois comme des taxons différents (Wilczek 1925). L'analyse de la variation dans les populations naturelles du Maroc fournirait certainement des éléments sur l'importance de l'introggression dans ce groupe.

67. *E. mouretii* (2x), All.

a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= F1 f. (2x), All.
a x 54a	<i>E. touchyanum</i> (2x), Aut.	= 0
a x 54b	<i>E. touchyanum</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. mouretii* x *sebaceum*

Cet hybride n'est pas identique au précédent: le port est plus exubérant et il se rapproche plus du type *E. mouretii*. Les caractères de ce dernier apparaissent comme dominants par rapports à ceux du type *E. sebaceum*. Il est possible que d'autres phénomènes interviennent et la matroclinie peut jouer un rôle dans la réalisation des hybrides. D'autres croisements sont à réaliser afin de confirmer ou non ces hypothèses.

68. *E. rupicola* (2x), All.

a x 65a	<i>E. masguindali</i> (2x), All.	= 0
a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= 0
a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 64c	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
a x 75a	<i>E. cazorlanum</i> (8x), All.	= 0
a x 57h	<i>E. cicutarium</i> (4x), Aut.	= 0
a x 41b	<i>E. cheilanthifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 43a	<i>E. foetidum</i> (2x), All.	= 0
a x 31a	<i>E. trifolium</i> (2x), All.	= 0

L'*E. rupicola* est isolé sexuellement des taxons voisins et nous n'avons pu réaliser d'hybrides en l'utilisant comme parent femelle.

69. *E. carvifolium* (2x), All.

a x 70a	<i>E. castellanum</i> (4x), All.	= F1 st. (5x)
a x 70c	<i>E. castellanum</i> (6x), All.	= 0++

a x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0++
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0++
a x 65a	<i>E. masguindali</i> (2x), All.	= 0
a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= 0
a x 74a	<i>E. daucoïdes</i> (6x), All.	= 0
a x 02a	<i>E. guttatum</i> (2x), Aut.	= 0

F1. *E. carvifolium* x *castellanum* (*E. castellanum* x *carvifolium* = 0++)

Allopentaploïde ( $2n = 50$ ) obtenu en croisant un taxon diploïde à  $n = 10$  et un taxon normalement à  $n = 20$ . Les dénombrements chromosomiques sur les méristèmes radiculaires ont révélé que cet hybride n'était pas à  $2n = 30$  comme il était possible de le prévoir, mais à  $2n = 50$ . Il ne peut provenir que de la fécondation d'un ovule à macrospore normale ( $n = 10$ ) de l'*E. carvifolium* par un grain de pollen provenant d'une microspore non réduite ( $2n = 40$ ) de l'*E. castellanum*. Cette combinaison entraîne la stérilité de l'hybride.

Cet hybride par sa morphologie se rapproche de l'*E. castellanum* mais il est à glandulosité plus faible et à port plus exubérant. En fait il semble proche d'une petite population de la Sierra Urbion, récoltée dans la pinède en montant au Pico de Urbion vers 1440 m d'altitude: cette dernière est hexaploïde ( $2n = 60$ ) et ne donne des graines qu'en faible quantité. Elle peut être interprétée comme le résultat de la fécondation de l'oosphère de l'*E. castellanum* par un gamète mâle non réduit du même taxon (20+40). Son interprétation nous posait un problème: elle aurait pu provenir du doublement chromosomique d'un hybride triploïde entre l'*E. carvifolium* et l'*E. castellanum*. Mais cette probabilité est très faible: ces deux espèces sont distantes de 250 km (Sierra Gredos-Sierra Urbion) et pour le moment, nous ne connaissons pas de stations intermédiaires. La première interprétation semble plus logique. Nous allons entreprendre de nouveaux croisements et observer les méioses de tous ces cytotypes afin d'essayer d'élucider ce problème.

70. *E. castellanum* (4x), All.

a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= F1 f. (4x), All.
a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0++

F1. *E. castellanum* x *manescavi* (= *E. manescavi* x *castellanum*)

Allotétraploïde fertile. Pérennant et subacaule. Plante puissante à développement supérieur à celui de l'*E. manescavi*. Stipules grandes (2.5-3 cm) blanchâtres devenant brunâtres, finement ciliées à l'extrémité. Feuilles grandes (50-60 cm) à folioles espacées pennatipartites à pennatiséquées. Hampes florales (60-80 cm) à 12-18 fleurs; bractées vertes sur le type *E. manescavi* mais plus petites (moins de 1 cm). Fleurs grandes (3-4 cm de diamètre). Sépales glanduleux et mucronés (2-3 mm). Pétales = 2S, les supérieurs maculés sur leur demi-longueur, les trois inférieurs ± maculés comme dans l'*E. castellanum*. Nectaires noirs. Staminodes et

filets des étamines hirsutes. Rostres 45-50 mm, méricarpes à fovéole églandulée et bordée inférieurement par un petit pli comme dans l'*E. manescavi*.

A la F2, par ségrégation et par recombinaison des caractères, les types parentaux et des intermédiaires apparaissent.

71. *E. manescavi* (4x), All.

a x 70a	<i>E. castellanum</i> (4x), All.	= F1 f. (4x), All. [in 70]
a x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0+
a x 74a	<i>E. daucoides</i> (6x), All.	= 0
a x 73a	<i>E. pau</i> i (4x), All.	= 0
a x 75a	<i>E. cazorlanum</i> (6x), All.	= 0
a x 64d	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= 0

L'*E. manescavi* utilisé comme parent femelle ne s'hybride qu'avec l'*E. castellanum*.

L'*E. hybridum* Sund. (= *E. manescavi* x *daucoides*) décrit par Sundermann (1906) n'a pu être recréé malgré nos très nombreuses tentatives, répétées sur plusieurs années. Nous n'avons pu réaliser que le croisement inverse (voir in *E. daucoides*).

73. *E. pau*i (4x), All.

a x 75b	<i>E. cazorlanum</i> (8x), All.	= F1 sf. (6x), All.
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= 0++
a x 64d	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
a x 74a	<i>E. daucoides</i> (6x), All.	= 0

F1. *E. pau*i x *cazorlanum* (*E. cazorlanum* x *pau*i = 0++)

Allohexaploïde ( $2n = 60$ ) partiellement fertile et intermédiaire entre les parents. Hampes à 4-6 fleurs; bractées blanches à nervure verte, ovales, hirsutes et ciliées. Sépales glanduleux à glandes capitées. Pétales supérieurs à onglet plus long que dans l'*E. pau*i et à limbe très largement ovale maculé sur plus de la moitié de sa longueur. Staminodes glabres. Filets des étamines faiblement hirsutes. Pollen de taille irrégulière. Rostres de 25 à 30 mm.

Cet hybride est différent de l'*E. daucoides* hexaploïde de la Sierra Nevada, les folioles sont moins longues et à dents très obtuses, les pétales sont plus courts et beaucoup plus large. Ce dernier taxon ne provient donc pas de l'hybridation entre l'*E. pau*i et l'*E. cazorlanum*.

74. *E. daucoides* (6x), All.

a x 75a	<i>E. cazorlanum</i> (8x), All.	= F1 f. (7x), All.
a x 71a	<i>E. manescavi</i> (4x), All.	= F1 st. (5x)

a x 73a	<i>E. paui</i> (4x), All.	= 0++
a x 65a	<i>E. masguindali</i> (2x), All.	= 0+
a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0+
a x 66a	<i>E. sebaceum</i> (2x), All.	= 0
a x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0
a x 64c	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
a x 42a	<i>E. glandulosum</i> (2x), All.	= 0

F1. *E. daucoides* x *cazorlanum* (*E. cazorlanum* x *daucoides* = 0)

Hybride heptaploïde ( $2n = 70$ ) fertile. Faciès de l'*E. cazorlanum*. Pérennant et subacaule. Stipules à peine adnées, étroitement ovales, membraneuses à nervure verte et très finement ciliées. Feuilles à folioles entières à pennatipartites. Hampes florales plus longues que les feuilles, pauciflores (3-6); bractées soudées à leur base. Pétales ovales à onglet très net. Nectaires verts. Staminodes étroitement ovales et glabres. Filets des étamines finement hirsutes.

Méioses normales et régulières à trente-cinq bivalents, ce qui lui assure une bonne fertilité et le maintien au cours des générations ultérieures. Cet hybride pourrait se rencontrer dans la nature si les populations étaient dans des localités voisines, or l'éloignement de plus de 90 km entre les stations les plus proches de ces deux taxons empêche tout croisement entre elles.

F1. *E. daucoides* x *manescavi* (*E. manescavi* x *daucoides* = 0)

Hybride pentaploïde ( $2n = 50$ ) stérile. Pérennant et subacaule. Stipules adnées à la base, grandes (12-15 mm), étroitement ovales, blanches à nervure verte devenant brunâtres et très finement ciliées. Feuilles sur le type *E. daucoides*, à 13-15 folioles à grosses dents obtuses. Hampes florales très longues, deux à trois fois la longueur des feuilles, à 5-10 fleurs; bractées soudées en deux ou trois lames, à nervures très vertes, ciliées et hirsutes. Fleurs sur le type *E. daucoides*. Sépales glanduleux, mucronés (1.5 mm). Pétales = 2S, les deux supérieurs maculés, à onglet net (2 mm) portant de grosses papilles glanduleuses. Nectaires noirs. Staminodes très étroits, glabres. Filets des étamines à épaulements, hirsutes, atteignant la longueur du style. Anthères stériles. Ebauches de rostrès très rares.

75. *E. cazorlanum* (8x), All.

a x 73a	<i>E. paui</i> (4x), All.	= 0++
a x 74a	<i>E. daucoides</i> (6x), All.	= 0
a x 64c	<i>E. acaule</i> (4x), Aut.	= 0
a x 69a	<i>E. carvifolium</i> (2x), All.	= 0
a x 68a	<i>E. rupicola</i> (2x), All.	= 0
a x 65a	<i>E. masguindali</i> (2x), All.	= 0

Nous n'avons pu obtenir d'hybrides avec ce taxon octoploïde utilisé comme parent femelle; il est probable cependant que des croisements restent dans le



domaine du possible et nous allons en entreprendre de nouvelles séries afin d'essayer de confirmer cette hypothèse.

### 2.2.2. Considérations générales sur les essais d'hybridations

Les taxons du groupe *arborescens* classés dans la section *Plumosa* du genre *Erodium* par Boissier (1867) et par Brumhard (1905), sont des interstériles absolus. Ils apparaissent comme des taxons sexuellement fortement isolés. Même dans l'*E. hirtum*, nous n'avons pu jusqu'à présent, obtenir d'hybrides entre l'*E. hirtum* glabre du Maroc (var. *maroccanum*) et l'*E. hirtum* hirsute de Lybie ou de Tunisie. De plus, ces deux derniers taxons sont interstériles avec l'*E. hirtum* var. *glabriusculum* de Libye. Ces variétés pourraient donc être considérées comme des espèces différentes.

Les taxons du groupe *reichardii* sont également interstériles et par conséquent, génétiquement bien isolés actuellement.

Les taxons du groupe *malacoides* (fig. 1) sont génétiquement bien individualisés: lorsque les croisements sont possibles, les hybrides obtenus sont stériles. Ainsi, en plus des caractères morphologiques, la taxonomie expérimentale permet de séparer l'*E. alnifolium* de l'*E. chium* et de l'*E. malacoides*; l'*E. neuradifolium* est isolé de l'*E. malacoides*, même chose pour l'*E. garamantum*. Seuls l'*E. laciniatum* et l'*E. pulverulentum* peuvent donner des hybrides en partie fertile; l'étude de la variation de ces deux taxons sera entreprise ultérieurement.

Dans le groupe *botrys*, l'*E. brachycarpum* et l'*E. botrys* sont génétiquement très proches et les croisements faciles à réaliser. Dans la nature, l'*E. brachycarpum*, tant au Maroc qu'en Espagne, est beaucoup plus localisé et lié au substrat gréseux; tandis que l'*E. botrys* est psammophile mais sur un substrat plus ou moins marécageux. En conséquence, les croisements naturels ne sont guère possibles. Par contre, selon Wagnon & Biswell (1943), les deux espèces introduites en Californie sont souvent en mélange; ces auteurs ne semblent pas avoir observé d'intermédiaires. Il est probable que l'autopollinisation (les anthères s'ouvrent au-dessus des stigmates réceptifs de la fleur) limite les possibilités d'hybridation.

Dans le groupe *munbyanum* (fig. 2), l'*E. crenatum* et l'*E. munbyanum* sont deux taxons génétiquement isolés bien qu'assez voisins au point de vue morphologique. En fait, ils sont plus proches de l'*E. nervulosum* avec lequel il est possible d'obtenir des hybrides fertiles.

Dans le groupe *asplenioides* (fig. 2), l'*E. trifolium* et l'*E. asplenioides* sont des taxons génétiquement voisins bien que morphologiquement forts distincts. Sur la dorsale tunisienne, ils se rencontrent dans les mêmes localités mais dans des biotopes bien différents: l'*E. trifolium* colonise les fentes des falaises abruptes, tandis que l'*E. asplenioides* est localisé dans les lapiaz au-dessus et (ou) en-dessous de la falaise. Sur le terrain, nous n'avons pas observé d'hybrides naturels: les facteurs édaphiques et microclimatiques semblent restreindre cette possibilité, mais il n'en demeure pas moins qu'une certaine introgression pourrait se produire. L'hybride obtenu entre l'*E. cossonii* et l'*E. atlanticum*, taxons qui étaient avant nos travaux confondus dans la même espèce, montre qu'ils ont une filiation assez proche, mais des caractères morphologiques permettent de les séparer. Dans l'ensemble, les autres taxons de ce groupe sont interstériles.

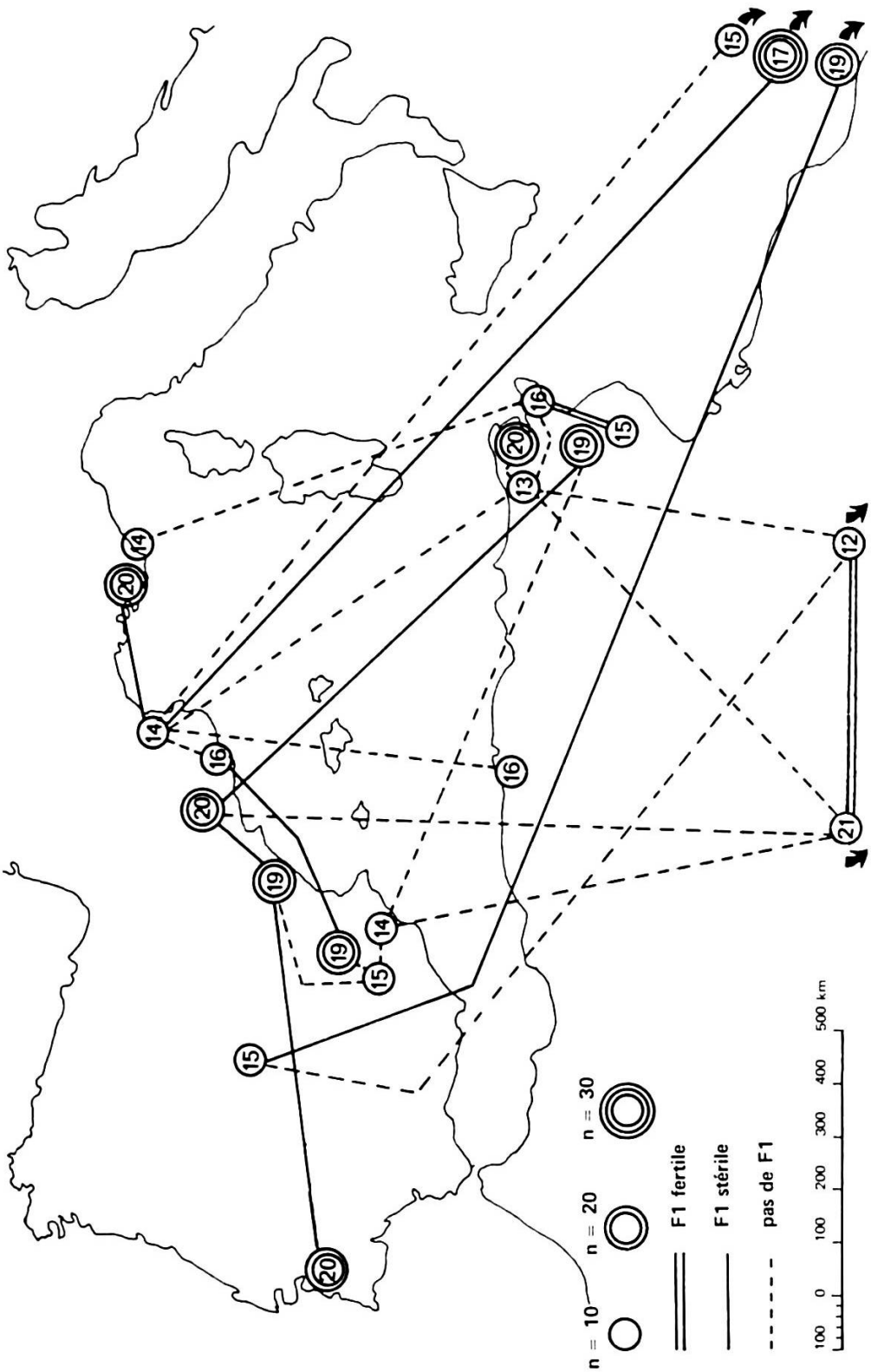


Fig. 1. — Hybridations entre les taxons du groupe *malacoides*: 12. *E. oreophilum*; 13. *E. alnifolium*; 14. *E. chium*; 15. *E. puberulentum*; 16. *E. laciniatum*; 17. *E. keithii*; 19. *E. neuradifolium*; 20. *E. garmanianum*.

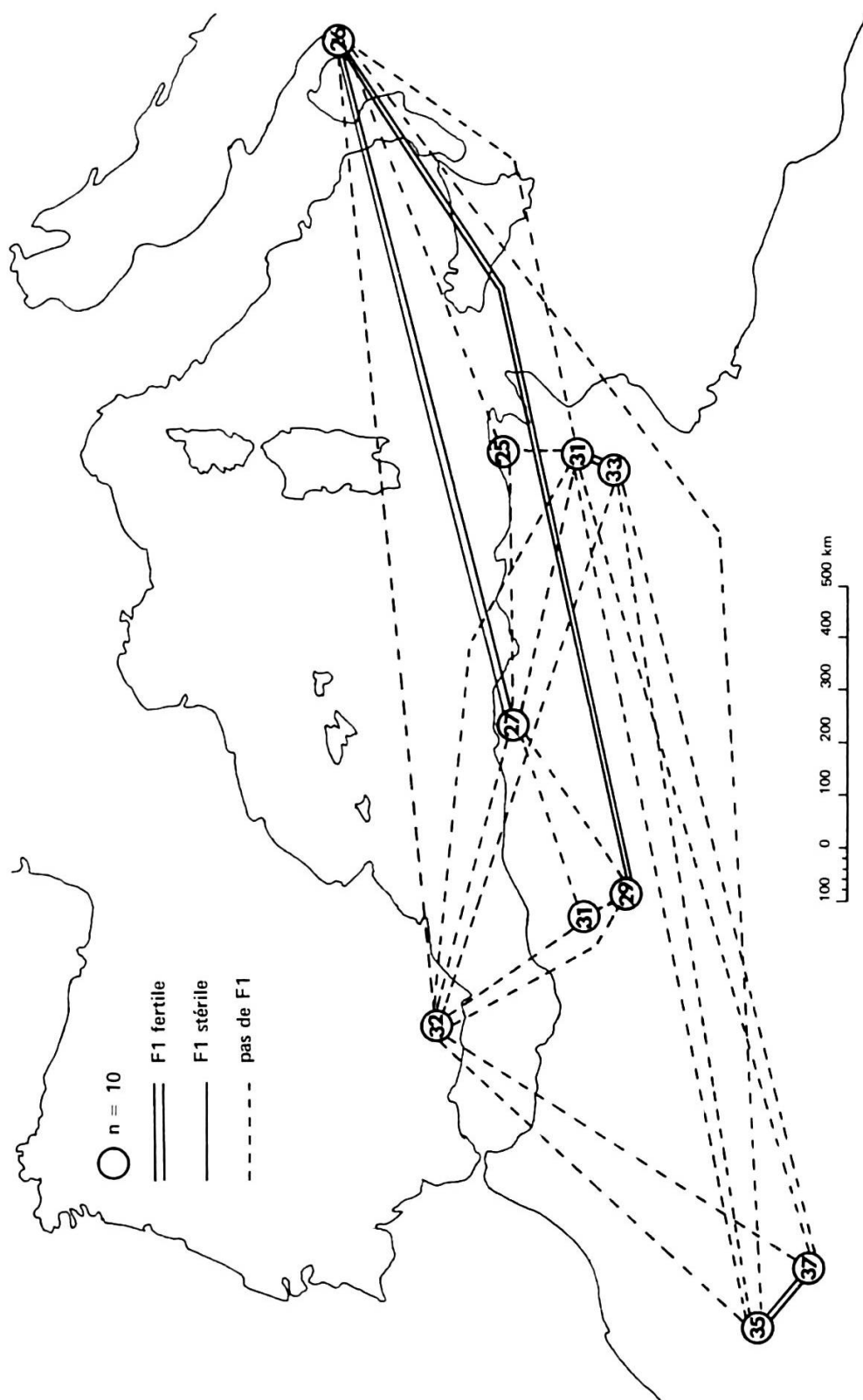


Fig. 2. — Hybridations entre les taxons du groupe *munbyanum* et *asplenioides*: 25. *E. populifolium*; 26. *E. nervulosum*; 27. *E. munbyanum*; 29. *E. crenatum*; 31. *E. trifolium*; 32. *E. boissieri*; 33. *E. asplenioides*; 35. *E. atlanticum*; 37. *E. cossonii*.

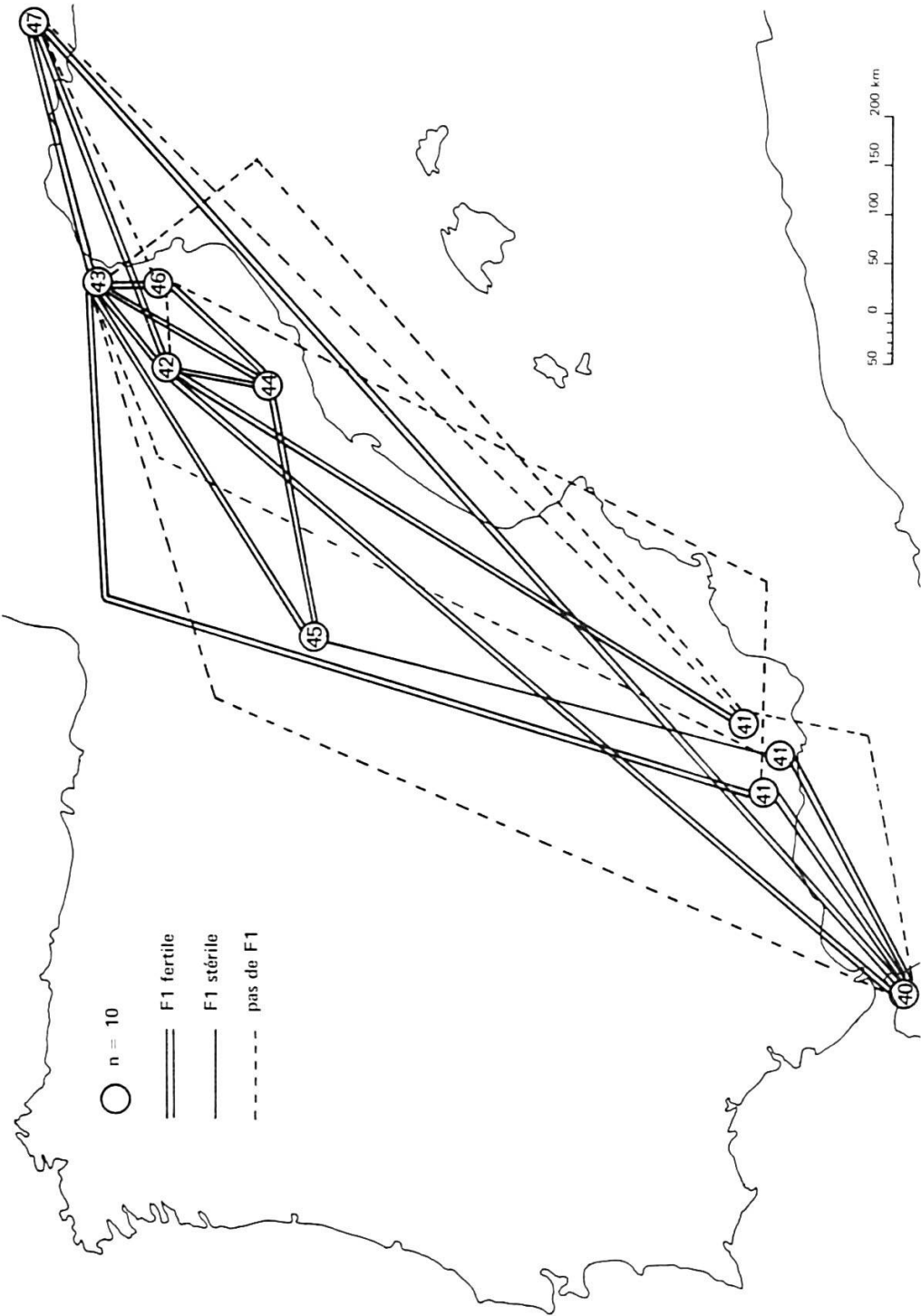


Fig. 3. — Hybridations entre les taxons du groupe *foetidum*: 40. *E. heteradenum*; 41. *E. cheilanthifolium*; 42. *E. glandulosum*, 43. *E. foetidum*; 44. *E. rupestre*; 45. *E. celtibericum*; 46. *E. crispum*; 47. *E. rodiei*.

Dans le groupe *ciconium*, les deux taxons du bassin méditerranéen occidental sont diploïdes et nous ne pouvons avoir un aperçu général de ce groupe qui est surtout développé au Moyen-Orient avec de nombreux taxons dioïques et polyploïdes. Cependant, deux F1 distinctes ont été obtenues entre l'*E. ciconium* et l'*E. alpinum* en utilisant le premier comme parent femelle. L'*E. ciconium* est un taxon hermaphrodite autopollinisé tandis que l'*E. alpinum* est androdioïque et à pollinisation croisée. Nous pourrions penser tout d'abord à un croisement en retour mais les deux F1 sont stériles, ou à des phénomènes de matroclinie mais les croisements devraient être réalisables dans les deux sens. Les phénomènes d'incompatibilité des *Oenothera* (Linder 1954) ne peuvent donner une interprétation suffisante, puisque les deux F1 obtenues ne sont réalisables qu'en utilisant l'*E. ciconium* comme parent femelle. Sans avoir la prétention de résoudre ce phénomène, nous pouvons cependant citer des observations sur les dimensions des diamètres des grains de pollen de l'*E. alpinum*. Les fleurs mâles ont un pollen de  $61 \pm 5 \mu$  avec des diamètres compris entre  $55 \mu$  et  $65 \mu$ ; tandis que les fleurs hermaphrodites ont un pollen de:

$72 \pm 8 \mu$  (au mois de juin) avec une variation de  $58 \mu$  à  $87 \mu$   
(25% de ces grains ont de  $58 \mu$  à  $65 \mu$ );

$70 \pm 9 \mu$  (au mois d'octobre) avec une variation de  $57 \mu$  à  $97 \mu$   
(38% de ces grains ont de  $57 \mu$  à  $65 \mu$ ).

De ceci, il est possible de constater que la taille des grains de pollen pourrait correspondre à un sexe bien déterminé. Le pollen des fleurs mâles présente une variation homogène tandis que celui des fleurs hermaphrodites présente 2 sommets dans la variation: les petits grains donneraient encore des fleurs uniquement mâles et le gros pollen engendrerait les fleurs hermaphrodites. Le pourcentage des grains de pollen du "type mâle" est variable au cours de l'année, comme l'indiquent nos mesures bien que la moyenne générale reste pratiquement inchangée. Nous allons entreprendre de nouveaux croisements pour essayer de savoir s'il existe un rapport entre les deux types de F1, dont l'une est plus féminisée que l'autre, et la nature du pollen utilisé.

Le groupe *foetidum* (fig. 3) est sexuellement le moins isolé. De nombreux hybrides ont été réalisés et d'autres encore pourront l'être. De plus, ces hybrides sont fertiles et donnent naissance à des générations ultérieures (F2, F3, etc.) avec ségrégation et recombinaison aléatoire des caractères, si bien qu'en plus des types parentaux, apparaît toute une série d'intermédiaires. Cependant, il ne nous a pas été possible de réaliser un croisement entre: l'*E. rupestre* et l'*E. foetidum*; l'*E. cheilanthesifolium* et l'*E. foetidum*; l'*E. rupestre* et l'*E. crispum*, etc., alors que les croisements inverses ont donné des F1 fertiles. Ici, il est probable que des phénomènes d'incompatibilité limitent les recombinaisons. Néanmoins, il en résulte que la plupart des taxons pourraient s'introgresser si leurs aires de répartition se chevauchaient. Or, actuellement, tous ces taxons forment des populations de petites dimensions occupant des aires géographiques très restreintes et isolées les unes des autres. Les différences morphologiques observées entre elles, ne correspondent pas à un isolement sexuel et nous sommes conduit à penser qu'elles se sont formées par dérive génétique: la petitesse des populations et leur isolement ont éliminé certains gènes au cours des recombinaisons (la pollinisation est toujours croisée

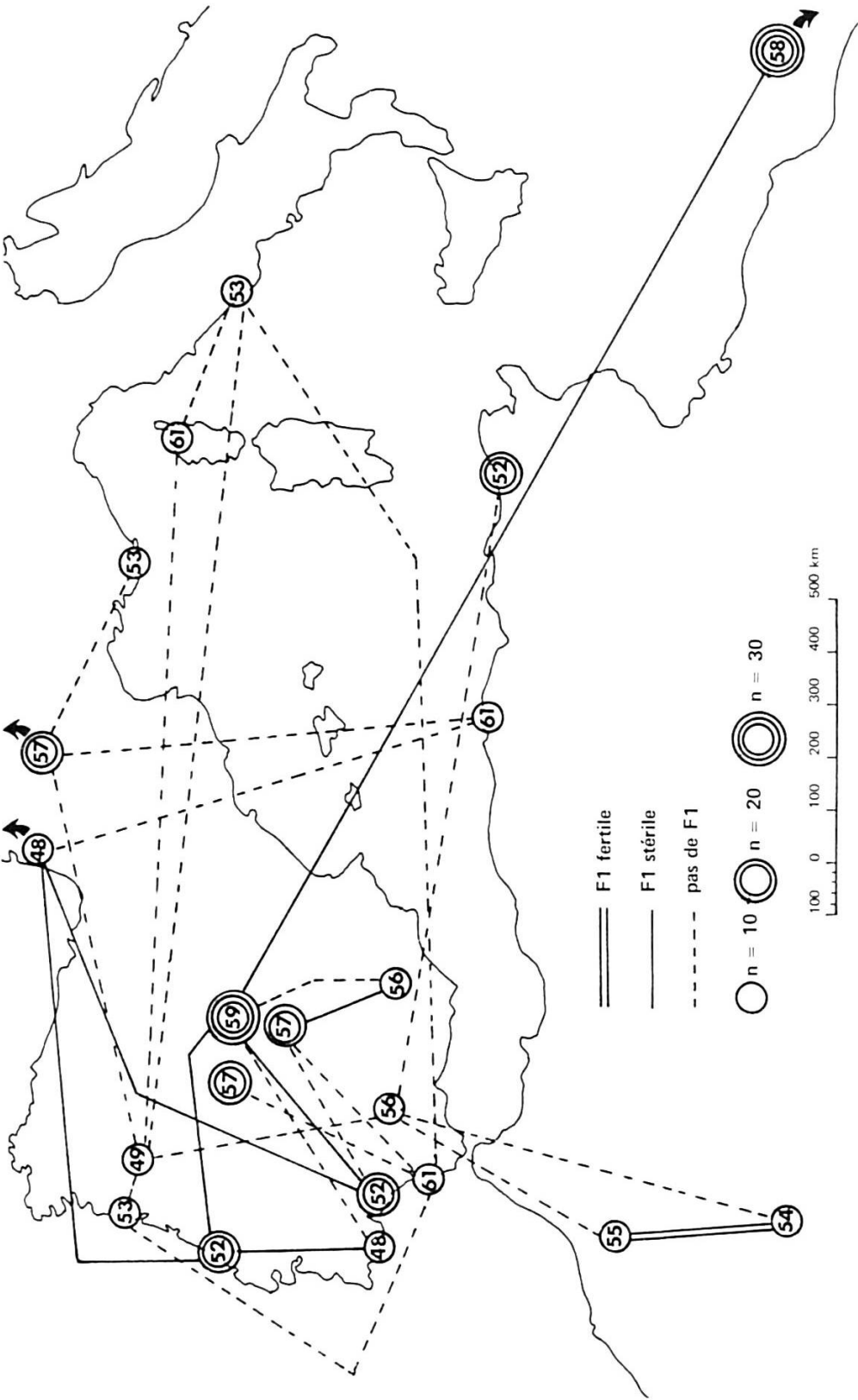


Fig. 4. — Hybridations entre les taxons du groupe *cicutarium*: 48. *E. lebelii*; 49. *E. sublyratum*; 52. *E. aethiopicum*; 53. *E. moschatum*; 54. *E. touchyanum*; 55. *E. stellatum*; 56. *E. primulaeum*; 57. *E. cicutarium*; 58. *E. tocranum*; 59. *E. praecox*; 61. *E. salzmännii*.



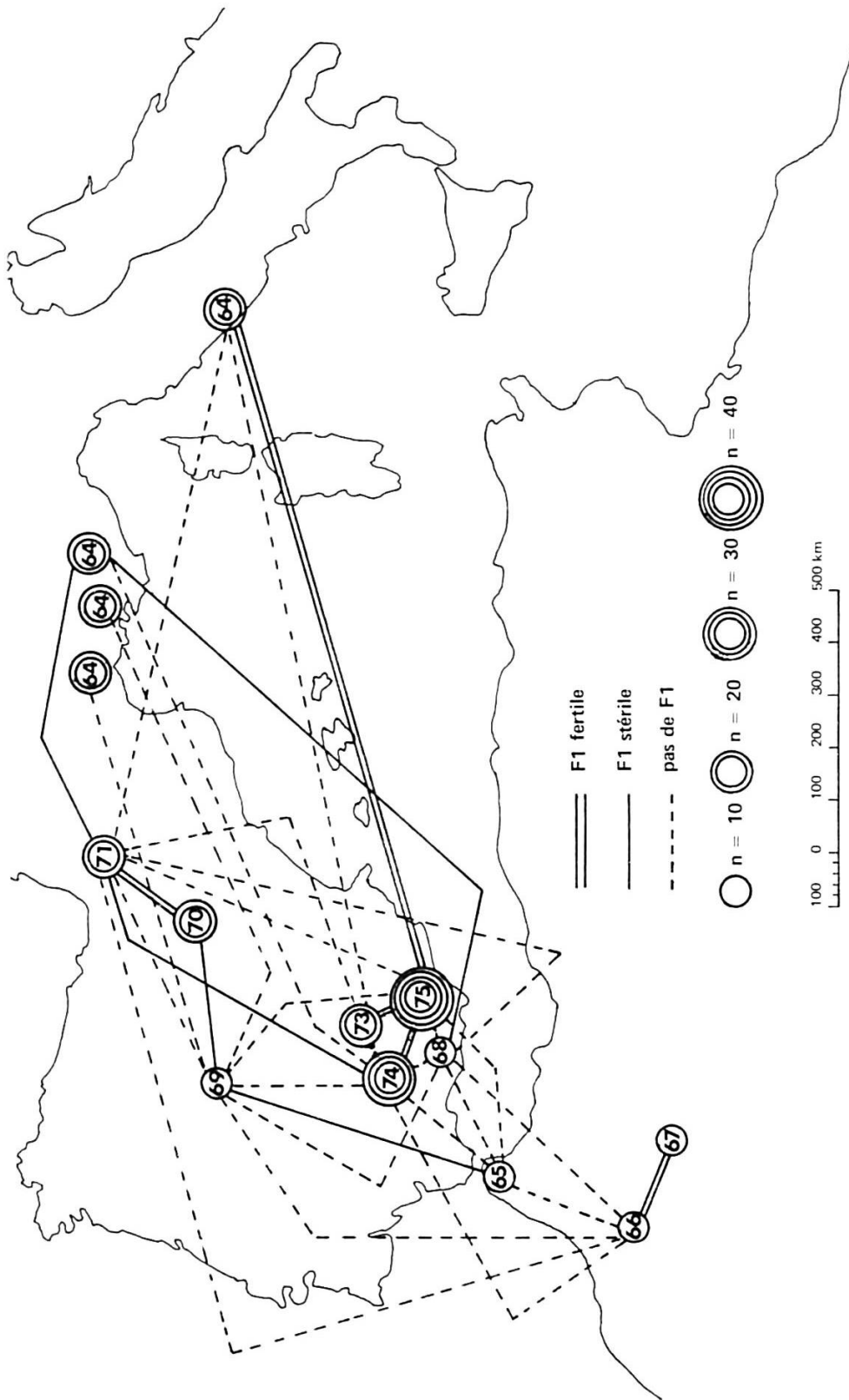


Fig. 5. — Hybridations entre les taxons du groupe *acaule*: 64. *E. acaule*; 65. *E. masguindali*; 66. *E. sebaccum*; 67. *E. mouretii*; 68. *E. rupicola*; 69. *E. carvifolium*; 70. *E. castellanum*; 71. *E. manescavi*; 73. *E. pau*; 74. *E. daucooides*; 75. *E. cazorlanum*.

dans ce groupe, les stigmates n'étant réceptifs qu'un jour après la déhiscence des anthères). Mais au point de vue génétique, ce sont des éco-espèces à différenciation progressive (Valentine 1962).

Dans le groupe *cicutarium* (fig. 4), les taxons sont interstériles dans leur quasi-totalité. L'*E. sublyratum*, l'*E. aethiopicum*, l'*E. salzmännii*, l'*E. moschatum* et l'*E. primulaceum* n'ont donné aucune F1 lorsqu'ils étaient utilisés comme parents femelles et même trois d'entre eux n'ont pu entrer dans aucune combinaison. Il en résulte une spéciation assez grande et les hybrides naturels qui pourraient se former, du fait de leur stérilité, sont éliminés par sélection naturelle. Néanmoins, les hybrides peuvent se maintenir si leur fertilité est acquise par doublement du nombre chromosomique à la suite de méioses non réduites. Plusieurs taxons de ce groupe, de nature hexaploïde, ont probablement cette origine auto-allopolyploïde. L'interstérilité dans ce groupe conteste le fait généralement admis par la plupart des systématiciens selon lequel les hybridations sont très fréquentes. Cependant, la fertilité du croisement entre l'*E. touchyanum* et l'*E. stellatum* nous permet de penser qu'il existe une certaine introgression à la limite des deux aires de répartition. C'est en effet ce qu'on observe au Maroc occidental où de très nombreuses formes ont été décrites et qui ne constituent probablement que des intermédiaires entre ces deux taxons. Nous nous proposons au cours d'une future mission au Maroc, d'essayer d'analyser l'ampleur de la variation due à l'introgression. De même, il sera nécessaire d'entreprendre l'étude de la variation dans les populations de l'*E. cicutarium* s.s., c'est-à-dire entre tous les taxons tétraploïdes interfertiles dont certains représentent des formes jordaniennes. La dissémination par l'homme et les animaux des méricarpes zoochores a certainement favorisé l'introgression.

Dans le groupe *acaule* (fig. 5), comparons tout d'abord les taxons diploïdes: seuls les *E. sebaceum* et *E. mouretii* sont génétiquement très proches et donnent des hybrides fertiles; ils sont même capables de polliniser ou de recevoir du pollen de taxons annuels (*E. touchyanum*) en donnant des F1 fertiles. Les autres taxons diploïdes sont interstériles. Parmi les taxons tétraploïdes, l'*E. acaule* peut recevoir du pollen de 3 taxons de ce groupe (*E. rupicola*, *E. manescavi*, *E. cazorlanum*) d'un taxon du groupe *cicutarium* (*E. cicutarium*) et du groupe *malacoides* (*E. malacoides*). Ces hybrides, sauf pour l'avant-dernier, ne sont réalisables qu'en utilisant l'*E. acaule* comme parent femelle. L'obtention d'une F1 fertile entre l'*E. manescavi* et l'*E. castellanum* nous indique que ces deux taxons sont génétiquement très proches, et il est probable que le premier résulte d'une dérive génétique dans une petite population du second, isolée géographiquement par les Pyrénées. Les taxons hexa- et octoploïdes sont interfertiles et confirment la règle générale selon laquelle la fertilité augmente avec le degré de la polyploïdie (Ehrendorfer 1962; Durand 1963; etc.), lorsque les taxons ont une origine commune. Enfin, l'obtention d'un hybride pentaploïde ( $2n = 50$ ) à partir de l'*E. carvifolium* ( $n = 10$ ) et de l'*E. castellanum* ( $n = 20$ ) nous a permis de supposer que le gamète mâle n'était pas réduit ( $10+40$ ) et qu'une population naturelle de l'*E. castellanum*, de nature hexaploïde, pourrait provenir de la fécondation d'une oosphère normale avec un gamète mâle non réduit ( $20+40$ ). C'est probablement par le même phénomène que s'est formé l'*E. daucoïdes* ( $2n = 60$ ) de la Sierra Nevada à partir d'un taxon tétraploïde: il est en effet différent de l'hybride hexaploïde expérimental réalisé entre un taxon tétraploïde (*E. paui*) et octoploïde (*E. cazorlanum*).

### 3. LA SUBDIVISION DU GENRE ERODIUM L'HÉR.

**Erodium** L'Hér. ex Aiton 1789, Hort. Kew. 2: 414.

Fruit: capsule rostrée libérant 5 méricarpes à maturité. Méricarpes alternisépales, indéhiscents et pourvus de 2 dépressions apicales (les fovéoles).

Androcée: 5 staminodes alternisépales et 5 étamines oppositisépales.

Inflorescence: cyme scorpioïde contractée (= fausse ombelle).

Fleurs: légèrement zygomorphes (en apparence actinomorphes).

#### *Clé des sous-genres*

Face interne de l'arête à fibres soyeuses (= fruits anémochores). Fovéoles striées longitudinalement (fig. 6). Plantules dressées. Feuilles crassulescentes (pl. Ia)

*E. subgen. Plumosa*

Face interne de l'arête à fibres rigides (= fruits zoochores). Fovéoles non striées longitudinalement. Feuilles molles peu cutinisées . . . . . *E. subgen. Barbata*

**3.1. Erodium subgen. Plumosa** (Boiss.) Guittonneau, **stat. nov.** ≡ Sect. *Plumosa* Boiss., Fl. Or. 1: 885. 1867 (fig. 6, pl. Ia).

- |     |  |                             |
|-----|--|-----------------------------|
| 1a. | Feuilles entières ou trilobées . . . . .   | 2                           |
| 1b. | Feuilles pennatiséquées, au moins les supérieures . . . . .  | 4                           |
| 2a. | Staminodes densément ciliés. Fleurs grandes (corolle supérieure à 2.5 cm de diamètre). Pétales fortement guttés. Feuilles à sinus pétioleaire très ouvert. Rostres robustes . . . . .  | 3                           |
| 2b. | Staminodes glabres. Fleurs moyennes (inférieures à 2 cm de diamètre). Pétales concolores, roses à nervures violacées. Feuilles à sinus pétioleaire étroit. Rostres grêles . . . . .  | 03. <i>E. glaucophyllum</i> |
| 3a. | Arête longuement soyeuse sur toute sa longueur. Méricarpes bruns, présentant 2 petits sillons infrafovéolaires. Bractées brunâtres, grandes, ovales et finement hirsutes. Corolle supérieure à 3 cm de diamètre à pétales obovales rose-rouge (pl. IV) . . . . .   | 01. <i>E. arborescens</i>   |
| 3b. | Soies inégales, très courtes à l'extrémité de l'arête. Méricarpes jaunes présentant des alvéoles brunes portant les poils; un seul sillon transversal infrafovéolaire. Bractées verdâtres, étroitement ovales, acuminées et ciliées. Corolle 2.5-3 cm de diamètre à pétales cordiformes et violacés (pl. IV) . . . . . | 02. <i>E. guttatum</i>      |

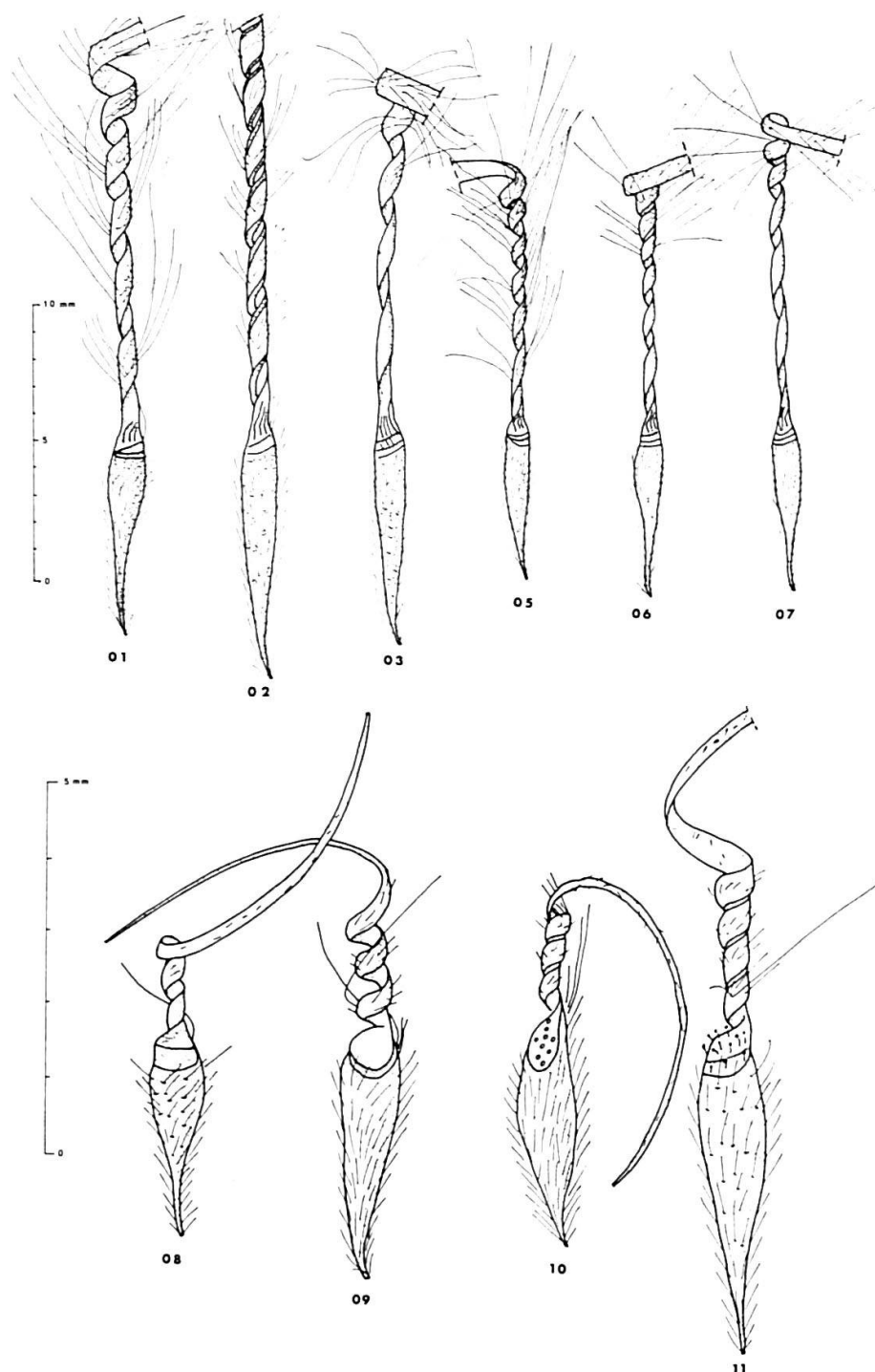


Fig. 6. — Haut: méricarpes du sous-genre *Plumosa*: 01. *E. arborescens*; 02. *E. guttatum*; 03. *E. glaucophyllum*; 05. *E. hirtum*; 06. *E. hirtum* var. *maroccanum*; 07. *E. hirtum* var. *glabriusculum*.

Bas: méricarpes de la sous-section *Chamaedryoidea*: 08. *E. maritimum*; 09. *E. sanguischristi*; 10. *E. reichardii*; 11. *E. corsicum*. (Pour faciliter les comparaisons dans les figures 6 à 14, les méricarpes sont orientés de la même façon, le contour externe de la capsule est à gauche et la zone de déhiscence est toujours à droite.)

- 4a. Feuilles hirsutes ou glanduleuses. Arête des méricarpes soyeuse dès la base . . . . . 5
- 4b. Feuilles glabrescentes sauf sur la face supérieure du pétiole. Arête dépourvue de soies sur les premiers tours de spire . . . . . 6
- 5a. Feuilles glandulo-visqueuses. Soies de l'arête de longueur très inégales, très courtes à l'extrémité. Corolle de 3 cm de diamètre  
04. *E. jahandiezianum*
- 5b. Feuilles canescentes mais non glanduleuses. Arête à longues soies (1 cm). Corolle de 2 cm de diamètre. Racines portant des renflements sphériques (réserves amylières) . . . . . 05. *E. hirtum*
- 6a. Feuilles inférieures pennatiséquées (pl. I, 06). Corolle 2.5 cm de diamètre  
06. *E. hirtum* var. *maroccanum*
- 6b. Feuilles inférieures 3-5-partites. Corolle de plus de 3 cm de diamètre  
07. *E. hirtum* var. *glabriusculum*

01. *Erodium arborescens* (Desf.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 638. 1800  $\equiv$  *Geranium arborescens* Desf., Fl. atl. 2: 110. 1798 (Typus: hb. Desf., P).  
= *E. hussonii* Boiss., Diagn. Pl. Or. Nov. 8: 119. 1849.

*Habitat*: gypsophyte du centre sud de la Tunisie; xérophyte des sols rocaillieux de l'extrême sud tunisien, de la Libye (Le Houérou 1969), et de l'Égypte. Autogame à  $2n = 20$ . Vivace frutescent.

02. *Erodium guttatum* (Desf.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 636. 1800  $\equiv$  *Geranium guttatum* Desf., Fl. Atl. 2: 113, tab. 169. 1798 (Typus: hb. Desf., P).  
= *G. malopoides* Desf., id., 112. 1798.

*Habitat*: rocaillies et éboulis calcaires de l'Afrique du nord, rare en Espagne (Yunquera). Autogame à  $2n = 20$ . Vivace.

Un exsiccatum en mauvais état de cette espèce a été interprété comme *E. bryoniifolium* Boiss. par Maire ("Sahara central, Tassili des Adjers"). En réalité l'*E. arabicum* Decaisne (1835) (= *E. bryoniifolium*) n'a été récolté que dans la région orientale du bassin méditerranéen.

Knuth (1912) a classé cette espèce dans la sect. *Barbata* subsect. *Guttata*. Mais l'arête plumeuse des méricarpes et la fovéole striée longitudinalement, les plantules dressées et non étalées en rosettes et les feuilles crassulescentes, nous ont incité à l'inclure dans le sous-genre *Plumosa*, comme l'avaient fait précédemment Bonnet & Barratte (1896) et Ozenda (1958).

03. *Erodium glaucophyllum* (L.) L'Hér., in Ait., Hort. Kew. 2, 416. 1789  $\equiv$  *Geranium glaucophyllum* L., Sp. Pl. 2: 679. 1753.

*Habitat*: gypsophyte du centre sud tunisien, psammophyte des dépressions non salées des régions sahariennes de l'Afrique du nord, de l'Égypte, etc. Autogame à  $2n = 20$ . Vivace.

Cette espèce est considérée tantôt comme annuelle tantôt comme vivace. En fait elle est vivace, mais dans certaines conditions écologiques limites dans les zones sahariennes, la plante ne supporte pas la sécheresse et elle semble être annuelle. Cependant, dès sa première année, les racines accumulent des réserves amylières sous forme de tubérosités fusiformes comme les plantes vivaces.

04. *Erodium jahandiezianum* Emberger, Maire & Weiller, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 22: 283. 1931 (Typus: hb. Afr., P).

*Habitat*: endémique de l'anti-atlas marocain (Irherm, Aït Abdallah, vers 1600-1800 m) sur éboulis siliceux dans les touffes de *Carthamus fruticosus*. Vivace.

05. *Erodium hirtum* (Forskål) Willd., Sp. Pl. 3/1: 632. 1800  $\equiv$  *Geranium hirtum* Forskål, Fl. Aegypt.-Arab., Descript.: 123. 1775.

Fleurs à pétales concolores et obovales. Staminodes ciliés. Bractées scarieuses étroitement ovales et ciliées.

*Habitat*: régions steppiques de l'Algérie à la Syrie. Ile de Chypre (*sub-E. crassifolium*  $\beta$  *salinarium*, hb G-DC). Trouvé récemment dans l'île de Crète (Segelberg 1966). Vivace autogame à  $2n = 20$ .

06. *Erodium hirtum* var. *maroccanum* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 14: 135. 1923 (Typus: hb Maire, MPU).

*Habitat*: endémique du littoral du Maroc, dans les pelouses calcaires, sablonno-pierreuses du Haha et de la province de Tarfaya (cf. Mathez). Vivace autogame à  $2n = 20$ .

07. *E. hirtum* var. *glabriusculum* Boiss.  $\equiv$  *E. tuberosum* var. *glabriusculum* Boiss., Diagn. Pl. Or. Nov. 8: 119. 1849.

*Habitat*: terra rossa dans les zones sahariennes: sahara espagnol, Libye, Egypte. Vivace autogame à  $2n = 20$ .

*Interprétation*: cette variété est bien différente de l'*E. hirtum* par ses feuilles et par ses fleurs; elle a probablement rang d'espèce, mais nous envisageons d'étudier le sous-genre *Plumosa* au Moyen-Orient avant d'en prendre la décision.

3.2. *Erodium* subgen. **Barbata** (Boiss.) Guittonneau, stat. nov. (= Sect. *Barbata* Boiss., Fl. Or. 1: 884. 1867).

#### Clé des subdivisions

- 1a. Feuilles simples, entières ou plus ou moins divisées et parfois à rachis lobulé (pl. Ib, IIa, IIb) . . . . . 2



1b.	Feuilles composées pennées, à folioles distinctes et à rachis nu (pl. III) Sect. <i>Cicutaria</i>	8
2a.	Feuilles pennatiséquées et à rachis lobulé (pl. II) . . . Sect. <i>Absinthioidea</i>	7
2b.	Feuilles entières à pennatiséquées mais non lobulées (pl. Ib) Sect. <i>Malacoidea</i>	3
3a.	Rostres 5-15 mm. Feuilles à limbe petit (inférieur à 2 cm de longueur) subsect. <i>Chamaedryoidea</i> (p. 74)	
3b.	Rostres supérieurs à 15 mm. Feuilles à limbe supérieur à 2 sur 1.5 cm subsect. <i>Malacoidea</i>	4
4a.	Plantes annuelles. Pétales concolores . . . . .	5
4b.	Plantes pérennantes. Pétales supérieurs en général guttés . . . . .	6
5a.	Rostres 15-60 mm. Méricarpes inférieurs à 6 mm série de l' <i>E. malacoides</i> (p. 76)	
5b.	Rostres supérieurs à 65 mm. Méricarpes supérieurs à 7 mm série de l' <i>E. botrys</i> (p. 85)	
6a.	Caulescentes . . . . . série de l' <i>E. trifolium</i> (p. 87)	
6b.	Subacaules . . . . . série de l' <i>E. asplenioides</i> (p. 90)	
7a.	Caulescentes. Pétales concolores. Méricarpes supérieurs à 10 mm subsect. <i>Absinthioidea</i> (p. 93)	
7b.	Subacaules. Pétales supérieurs souvent guttés. Méricarpes inférieurs ou égaux à 10 mm . . . . . subsect. <i>Petraea</i> (p. 93)	
8a.	Caulescentes et annuelles. Fleurs petites ou moyennes (pétales compris entre S et 2S) . . . . . subsect. <i>Cicutaria</i> (p. 99)	
8b.	Subacaules, pérennantes rarement annuelles. Fleurs grandes (pétales égaux ou supérieurs à 2S) . . . . . subsect. <i>Romana</i> (p. 114)	

### 3.2.1. *Erodium* sect. *Malacoidea* Willk. & Lange, Prod. Fl. Hisp. 3: 538. 1880.

#### 3.2.1.1. *Erodium* subsect. *Chamaedryoidea* Brumh., Mon. Übers. Erod.: 46. 1905 (fig. 6).

1a.	Plantes annuelles. Fovéoles églanulées. Méricarpes pourvus d'un sillon infrafovéolaire. Caulescentes. Bractées ovales, aiguës et ciliées . . . . .	2
1b.	Plantes pérennantes. Fovéoles glanduleuses . . . . .	3
2a.	Sillon infrafovéolaire et fovéole très profonds. Pétales blancs à nervures rouges, nuls égaux ou légèrement supérieurs aux sépales. Inflorescences 1-3-flores. Staminodes glabres . . . . . 08. <i>E. maritimum</i>	
2b.	Sillon infrafovéolaire très étroit. Pétales = à 2S, rouges. Inflorescences 3-5-flores. Staminodes ciliés . . . . . 09. <i>E. sanguischristi</i>	

- 3a. Subacaules. Méricarpes sans sillon infrafovéolaire, fovéoles à glandes capitées subsessiles. Inflorescence 1-flore. Pétales blancs à 3 nervures rouges. Nectaires bifides. Filets des étamines glabres. Feuilles très petites, largement ovales, et cordées à la base . . . . . 10. *E. reichardii*
- 3b. Caulescentes à tiges annuelles de 10-20 cm, grêles. Méricarpes présentant un sillon peu marqué, fovéoles à glandes capitées pédicellées. Inflorescences 2-3-flores. Pétales rosés. Nectaires entiers. Filets des étamines hirsutes. Feuilles à limbe ovale . . . . . 11. *E. corsicum*

08. *Erodium maritimum* (L.) L'Hér., in Aiton, Hort. Kew. 2: 416. 1789  $\equiv$  *Geranium maritimum* L., Sp. Pl.: 951. 1764, non Burm. f., Spec. Ger.: 46. 1759!

*Habitat*: pelouses rocailleuses ou sablonneuses du littoral siliceux atlantique (de l'Ecosse à Noirmoutier) et méditerranéen: Toscane, littoral et montagnes des îles cyrno-sardes. Annuelle autogame à  $2n = 20$ .

*Interprétations*: cette espèce présente les plus petits méricarpes du genre *Erodium*: 2 à 3 mm. La corolle est parfois absente, surtout en début de végétation et le var. *apetala* Rouy (1897) n'a aucune valeur systématique. Nous n'avons pas vu de différences notables entre les populations des montagnes corses et celle des îles Sanguinaires: le var. *bocconi* Viv. n'a probablement aucune valeur.

La répartition géographique de l'*E. maritimum* a été cartographiée par Contandriopoulos (1962). Elle avait été précisée auparavant par Litardière (1935: 23): "L'aire atlantique comprend les côtes W. et S. de l'Angleterre — depuis le S. de l'Ecosse, — celles d'Irlande, les îles anglo-normandes, les côtes de Picardie, de Normandie (Manche), de Bretagne — des Côtes-du-Nord au Morbihan (dans ce dernier département la plante se retrouve en une localité éloignée d'environ 50 km. de la mer, à Josselin), — l'île de Noirmoutier et l'îlot du Pillier en Vendée; un avant poste existe en Galice, près la Guardia, un autre à Ténérife (Bufadero). L'aire méditerranéenne occidentale comprend les environs de Cadix — où la plante n'a pas été revue récemment, — le littoral de l'Aude (îles de la Planasse, des Oullous, de Ste Lucie, rochers de Conilhac), la Corse, l'île de la Maddalena et la Sardaigne, l'archipel toscan (îles de Capraja, Gorgona, Elbe, Giannutri), la Toscane (Selva Pisana et Orbetello), les environs d'Ostie, l'île Ponza, l'île Marettimo dans l'archipel des Egades, l'île Djamour au N.-E. du cap Bon".

A cette répartition, nous ferons deux petites remarques. Les stations de l'Aude nous semblent douteuses et proviennent probablement d'une confusion avec l'*E. chium* var. *murcicum* qui a souvent été interprété comme *E. maritimum*. Ensuite, l'île de Djamour (ou de Zembra) est située à la pointe NW, du cap Bon.

La station de l'île Zembra a fait l'objet d'une étude phytosociologique par Pottier-Alapetite (1954). L'*E. maritimum* est localisé sur la plage sud, dans le faciès sablonneux de l'association *Staticeto-lotetum Allionii*, appartenant à l'alliance méditerranéenne du *Crithmo-Staticion*.

09. *Erodium sanguischristi* Sennen, Ann. Soc. Linn. Lyon 72: 12. 1926 (Typus: "Catalogne: Ametla, garrigues, 1917.10.IV" Sennen n° 2997, hb Bonaparte, LY).

*Habitat*: endémique des garrigues du littoral de Tarragone sur sol alluvial des bas-fonds, caractéristique de l'association à *Scilla obtusifolia* et *E. sanguischristi* Braun-Blanquet (1935) du Rosmarino-Ericion. Annuelle autogame à  $2n = 20$ .

10. *Erodium reichardii* (Murr.) DC., Prodr. Syst. 1: 649. 1824  $\equiv$  *Geranium reichardii* Murray, Commentat. gotting. 3: 11. 1780 in Syst. Vegetab., edit. 14: 618. 1784. = *E. chamaedryoides* (Cav.) L'Hér., in Aiton, Hort. Kew. 2: 416. 1789; *G. parvulum* Scopoli, Fl. Insubr. 1: 8. 1786; *G. chamaedryoides* Cav., Diss. 4: 197, tab. 76, fig. 2. 1787.

*Habitat*: selon De Bolos & Molinier (1958), cette espèce endémique se développe dans les associations des rochers calcaires des îles Baléares et est caractéristique du Sibthorpieto-Arenarietum balearicae, sous-association à *Selaginella denticulata* des basses régions (Sa Calobra, Maçanella). Vivace allogame à  $2n = 20$ .

La présence de l'*E. reichardii* en Corse est plus que douteuse. Il n'y a pas été retrouvé depuis plus d'un siècle. Nous avons montré dans l'analyse historique (p. 14) que le *G. chamaedryoides* de Boccone (1697) ne correspond pas à l'*E. reichardii* mais à l'*E. maritimum*, contrairement à ce que pensent beaucoup d'auteurs. Nous nous demandons même si les quelques exsiccata douteux cités de Corse ne proviennent pas d'un mélange avec les récoltes des Baléares.

11. *Erodium corsicum* Léman, in DC., Fl. Fr. 4: 842. 1805.  
= *E. malopoides* var. *corsicum* DC., Prodr. Syst. 1: 648. 1824.

*Habitat*: endémique cyrno-sarde sur les rochers granitiques entre Calvi et Ajaccio et sur les rochers calcaires vers Bonifacio et au nord de la Sardaigne. Vivace allogame à  $2n = 20$ .

### 3.2.1.2. *Erodium* subsect. *Malacoidea* Brumh., Mon. Übers. Erod.: 42. 1905.

#### 3.2.1.2.1. Série de l'*E. malacoides* (fig. 7, 8) (plantes annuelles, rostres 15-60 mm, pétales concolores)

- |     |   |   |
|-----|---|---|
| 1a. | Méricarpes pourvus d'un pli ou d'un sillon infrafovéolaire (sous-série de l' <i>E. malacoides</i> ) . . . . .                     | 6 |
| 1b. | Méricarpes sans sillon et sans pli. Fovéoles églanulées (sous-série de l' <i>E. chium</i> ) . . . . .                             | 2 |
| 2a. | Rostres 30-60(-70) mm. Arête à nombreuses spires, à spires basales très étirées et sans fibres . . . . .                          | 4 |
| 2b. | Rostres 15-20 mm. Arête à 4-6 tours de spire, à spires basales serrées et fibreuses. Feuilles entières à trilobées . . . . .      | 3 |
| 3a. | Méricarpes à fovéoles petites et suborbiculaires. Tiges courtes (0-15 cm). Feuilles étroitement ovales. Sépales à mucron obsolète |   |

12. *E. oreophilum*

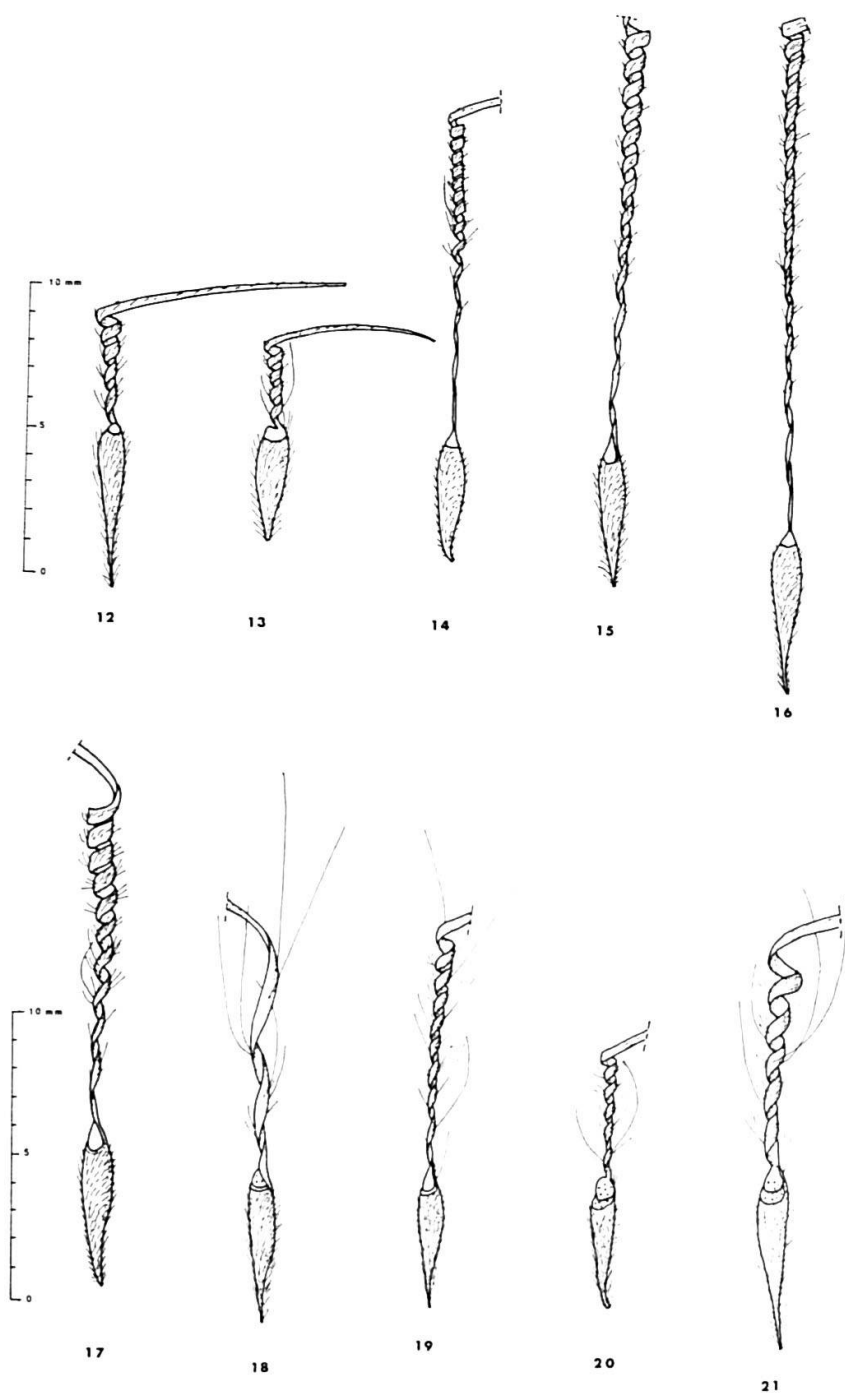


Fig. 7. — Méricarpes de la série de l'*E. malacoides*: 12. *E. oreophilum*; 13. *E. alnifolium*; 14. *E. chium*; 15. *E. pulverulentum*; 16. *E. laciniatum*; 17. *E. keithii*; 18. *E. meynieri*; 19. *E. neuradifolium*; 20. *E. malacoides*; 21. *E. garamantum*.

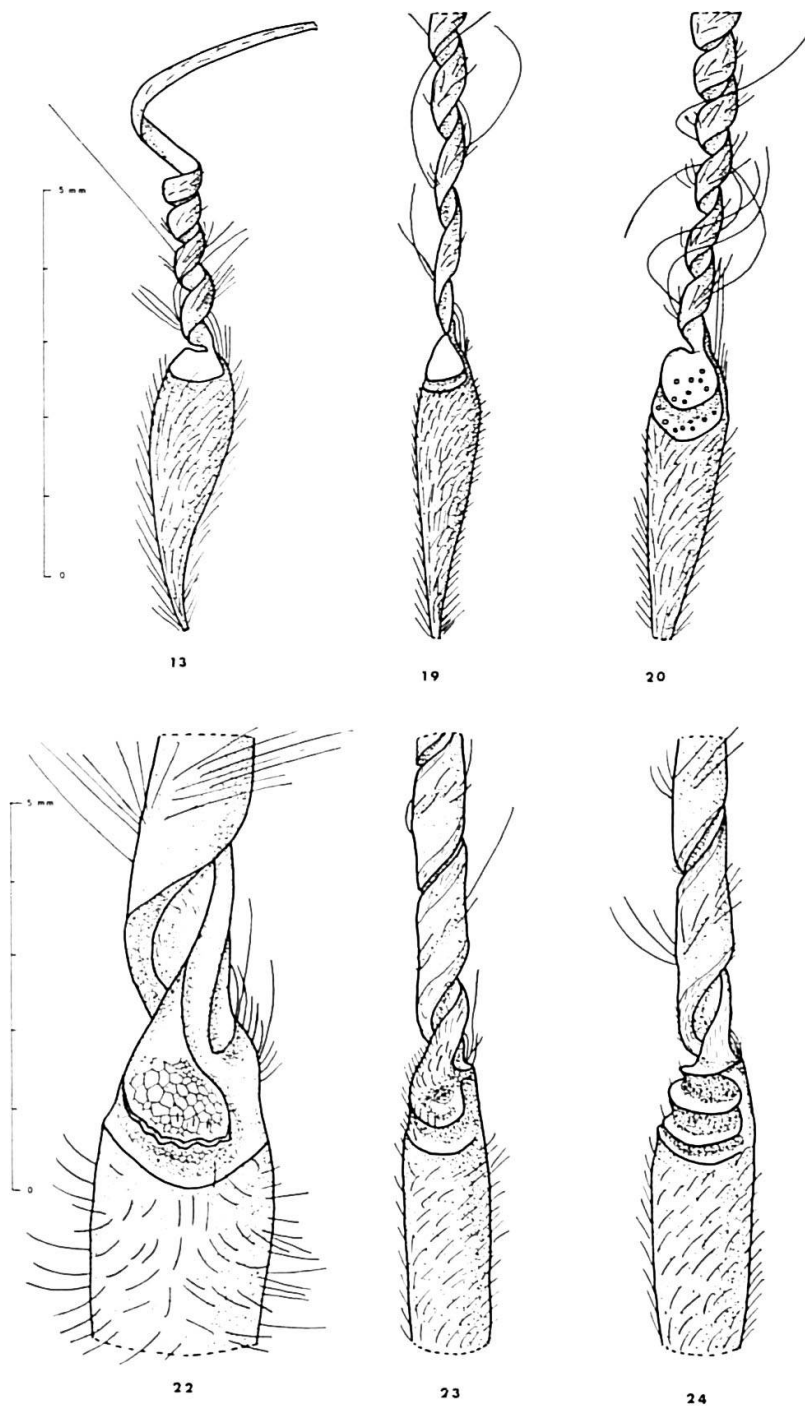


Fig. 8. — Méricarpes de la sous-section *Malacoidea*:  
Haut: série de l'*E. malacoides*: 13. *E. alnifolium*; 19. *E. neuradifolium*; 20. *E. malacoides*.  
Bas: série de l'*E. botrys* (régions fovéolaires): 22. *E. guinum*; 23. *E. brachycarpum*; 24. *E. botrys*.

- 3b. Méricarpes à arête marginale et à grandes fovéoles profondes et quadrangulaires. Tiges bien développées. Feuilles très largement ovales. Sépales mucronés, à mucron (1-2 mm) prolongé par de longs cils  
13. *E. alnifolium*
- 4a. Staminodes glabres. Bractées (2-4) assez grandes (5-8 mm) . . . . . 5
- 4b. Staminodes ciliés. Bractées (5-6), petites (2-3 mm) . . . . . 14. *E. chium*
- 5a. Rostres 35-40 mm. 2-4 bractées, libres, aiguës et ciliées. Feuilles supérieures pennatipartites . . . . . 15. *E. pulverulentum*
- 5b. Rostres 50-60(-70) mm. Bractées grandes (6-8 mm), soudées en 2 lames scarieuses obtuses et glabres . . . . . 16. *E. laciniatum*
- 6a. Fovéole pourvue d'un sillon et d'un pli infrafovéolaires. Rostres 15-40 mm . . . . . 7
- 6b. Fovéole sans sillon, bordée seulement par un pli. Rostre 40-50 mm. Feuilles entières à tripartites. Bractées ciliées . . . . . 17. *E. keithii*
- 7a. Sillon infrafovéolaire large (supérieur à la moitié de la fovéole). Feuilles 3-5-lobées . . . . . 9
- 7b. Sillon infrafovéolaire étroit (inférieur à la moitié de la fovéole). Feuilles supérieures pennatiséquées. Rostres 30-40 mm . . . . . 8
- 8a. Fovéoles glanduleuses. Arêtes à 3-6 tours de spire . . . . . 18. *E. meynieri*
- 8b. Fovéoles églandulées. Arête à 8-10 tours de spire . . . . . 19. *E. neuradifolium*
- 9a. Rostres 15-28 mm. Méricarpes 3.5-5 mm à fovéoles glanduleuses, rarement églandulées. Pétales rouges . . . . . 20. *E. malacoides*
- 9b. Rostres 25-40 mm. Méricarpes 6-7 mm à fovéoles glanduleuses. Pétales rose-pâle à onglet rouge . . . . . 21. *E. garamantum*

12. *Erodium oreophilum* Quézel, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 48: 89. 1957 & in Mém. Inst. Rech. Sahar. 4: 148, tab. 7. 1958.

= *E. malacoides* subsp. *garamantum* var. *tibesticum* f. *nanum* De Miré & Quézel, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 50: 131. 1960 (nomen nudum).

*Interprétations:* nous avons cultivé la population des "tufs volcaniques" du Tous-sidé à partir des fruits récoltés par Quézel. Cette espèce conserve son nanisme en culture et les tiges atteignent rarement 10-15 cm. Par son port, elle se rapproche de la sous-section *Chamaedryoidea* et plus particulièrement de l'*E. sanguischristi*, mais elle en diffère par les rostres plus longs, par l'absence du sillon infrafovéolaire et par les feuilles plus grandes.

Nous avons été amené à comparer cette population à l'*E. oreophilum* décrit à partir d'une population de l'Emi Koussi. N'ayant pas retrouvé pour l'instant le type de cette espèce, mais ayant constaté de grandes similitudes entre sa description et la population du Toussidé, nous pensons que les deux ne représentent qu'une seule et même espèce. Le caractère "acaule" attribué par Quézel (l.c.) à



cette espèce est certainement d'origine stationnel et son nanisme extrême est probablement dû aux conditions limites dans lesquelles elle a été récoltée. L'*E. oreophilum* est donc, dans l'état actuel de nos connaissances, une espèce endémique des sommets du Tibesti entre 3000 et 3300 m d'altitude et caractéristique de l'association à *Eragrostis kohorica* et *E. oreophilum* Quézel (1965). C'est une annuelle autogame à  $2n = 20$ .

13. *Erodium alnifolium* Gussone, Fl. Sic. Prodr. 2: 307. 1828.

= *G. crassifolium* Cav., Diss. 4: 219, tab. 90, fig. 1. 1787; non *E. crassifolium* L'Hér. in Aiton, Hort. Kew. 2: 414. 1789; *E. albiflorum* Moris, Fl. Sard. 1: 350. 1837; *E. malacoides* var. *crassifolium* (Cav.) Brumh., Mon. Übers. Erod.: 45. 1905 et Knuth, Pflanz. 4/129: 247. 1912.

*Habitat*: espèce annuelle, autogame à  $2n = 20$  qui demande des conditions écologiques assez strictes: elle se rencontre sur les sols tirsifiés (argiles noires plus ou moins décalcifiées, saturées d'eau en hiver et très sèches en été) du climat méditerranéen subhumide. Elle est bien connue en Sicile, Sardaigne et Italie jusqu'à la région de Pise d'une part, en Algérie dans la plaine de la Mitidja, des Issers, d'Annaba (ex-Bône), etc., d'autre part. Elle a été signalée au Maroc dans le Jb. Zerhoun près de Moulay-Idriss (coll. Sauvage). Dernièrement, (Guittonneau 1967a), nous l'avons mise en évidence en Tunisie où cette espèce est considérée comme une compagne de l'association à *Centaurea schouwii*, *Hedysarum coronarium* et *Oenanthe globulosa* par Gounot (1958) *sub-E. malacoides*.

Cette espèce a été signalée comme adventice en France, entre Nice et Villefranche (coll. Dunal), à Serviez-en-Val dans l'Aude (coll. Gautier), à Orléans (*sub-E. althaeoides*, hb Joly) et à Vendôme (hb Bonaparte). Jusqu'à présent, elle n'a pas été trouvée en Corse, mais il est possible qu'elle y existe étant donné sa répartition algéro-tuniso-silico-sardo-italienne.

Enfin, l'*E. alnifolium* a été trouvé en Israël par Eig (1932) à Samaria entre Kabbara et Benjamamina. Cette station de la méditerranée orientale pose un problème: elle est fortement éloignée de l'aire optima et il est possible qu'elle résulte d'une introduction par les agrumes (d'Algérie en Israël?). Sinon, cette espèce aurait une aire beaucoup plus vaste et il devrait être possible de la retrouver en Yougoslavie, en Grèce, en Turquie et peut-être en Egypte.

14. *Erodium chium* (L.) Willd., Phytogr. 1: 10. 1794  $\equiv$  *Geranium chium* L., Syst. Nat. 2: 1143. 1759.

Espèce annuelle, autogame à  $2n = 20$ , où 2 variétés peuvent être mise en évidence:

$\alpha$  var. *chium*: feuilles supérieures trilobées. Nectaires brunâtres. Stigmates rose-chair.

$\beta$  var. *murcicum* (Cav.) Rouy in Willk., Suppl. Prodr. Fl. Hisp.: 266. 1893  $\equiv$  *Geranium murcicum* Cav., Diss. 5: 272, tab. 126, fig. 1. 1788.

= *E. littoreum* Léman, in Lam. & DC., Fl. Fr. 4: 843. 1805.

Feuilles supérieures tripartites à triséquées. Nectaires verts. Staminodes atteignant la longueur du style. Stigmates jaunes.

*Interprétation:* l'*E. littoreum* a souvent été considéré comme distinct de l'*E. chium*. Les auteurs se basent d'une part sur la pérennité et d'autre part sur les staminodes glabres. Dans certaines populations, et principalement sur sables, la racine devient plus grosse, durcit en herbier et cela laisserait supposer que cette espèce soit pérennante; de plus, des rejets naissant de la base lorsque la plante est broutée, accentuent cette hypothèse. En fait, il n'en est rien: nous cultivons depuis plusieurs années une population de Port-la-Nouvelle qui ne survit pas à la fructification et qui doit être ressemée tous les ans. De même, en herbier, il est difficile de distinguer les cils des staminodes; en effet, ceux-ci sont ciliés à la base et glabres à l'extrémité et dans les fleurs la base des staminodes est souvent cachée par les sépales.

L'*E. littoreum* correspond à l'*E. murcicum* et les deux binômes sont synonymes. Les différences existant entre les populations de l'*E. chium* et celles de l'*E. murcicum* se maintiennent en culture, mais elles se croisent très facilement et leurs descendances sont fertiles, de telle sorte que nous les interprétons comme variétés et non comme sous-espèces comme l'ont fait dernièrement Webb & Chater (1968) sous le nom d'*E. chium* subsp. *littoreum*.

L'*E. chium* est une espèce qui se rencontre çà et là dans tout le bassin méditerranéen et principalement dans les zones rudéralisées ou en bordure des voies de communication.

15. *Erodium pulverulentum* (Cav.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 632. 1800  $\equiv$  *Geranium pulverulentum* Cav., Diss. 5: 272, tab. 125, fig. 1. 1788 (Typus: "Ontigola, Aranjuez" hb Cavanilles, MA).

Cette espèce annuelle, autogame, à  $2n = 20$  est voisine de l'*E. laciniatum* et il est possible de les réunir en une seule espèce. Néanmoins, elles ont des conditions écologiques bien différentes: l'*E. pulverulentum* correspond à une adaptation beaucoup plus aride. Par contre il n'existe pas de différences entre l'*E. pulverulentum* (Cav.) & (Desf.): ce sont des écomorphoses; le type foliaire est très variable et sous la dépendance de l'écologie. Il y a de très grosses différences entre les formes hivernales et celles du début de l'été.

*Habitat:* zones arides du climat méditerranéen: Espagne (Aranjuez, Jativa, Carthagène, etc.), Maroc (Marrakech, Dadès, etc.). Algérie du Sud, Tunisie au sud de Mahdia, Libye, etc.

16. *Erodium laciniatum* (Cav.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 633. 1800  $\equiv$  *Geranium laciniatum* Cav., Diss. 4: 228, tab. 113, fig. 3. 1787 (Typus: "in mauritania" hb Cavanilles, MA).

= *E. involucratum* Kunze, Flora 29: 740. 1846; *E. soluntinum* Tod., Ind. Sem. Hort. Bot. Panorm.: 36. 1868; *E. triangulare* (Forsk.) Muschl., Fl. Egypt. 1: 558. 1912 (nomen dubium).

Espèce annuelle, autogame, à  $2n = 20$ , diffère de l'*E. pulverulentum* par le rostre plus long et surtout par les bractées soudées en deux ou trois lames obtuses et

non ciliées. Elle est très polymorphe pour les découpures du limbe foliaire qui résultent bien souvent d'écomorphoses. C'est probablement une espèce dont la variation serait à analyser.

*Habitat*: dunes fixées du littoral méditerranéen.

17. *Erodium keithii* Guittonneau & Le Houérou, Bull. Soc. Bot. France 115: 591. 1968 (Typus: "rochers calcaires nummulitiques au-dessus d'Appolonia vers Cyrène. Le Houérou 26046401" hb. Afr., P).

Espèce annuelle, autogame, hexaploïde ( $2n = 60$ ). Une étude comparative (tableau 2) permet de la différencier facilement des espèces voisines.

*Habitat*: sols humifères plus ou moins rendzinoïdes dans les vallées encaissées ou dans les diaclases du Karst de la Libye.

18. *Erodium meynieri* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 20: 177. 1929 (Typus: "in montibus Atakor-n-Ahaggar: in lapidosis vulcanicis prope Tigendaoui, 2000-2100 m" Maire, Iter Sahar. n° 389, 13 mars 1928; hb Afr., P).

*Habitat*: Sahara dans les éboulis volcaniques des monts du Hoggar entre 1900 et 2100 m. Maroc, dans les arganiaies du versant nord de l'Anti-Atlas, entre 1000 et 1600 m.

19. *Erodium neuradifolium* Delile, in Godron, Fl. Juv.: 17. 1853 (Typus: "Port Juvénal 1827" Touchy, MPU).  
= *E. aegyptiacum* Boiss., Diagn. Pl. Or. Nov. Sér. 2/3: 111. 1854 (antidaté 1853); *E. angulatum* Pomel, Nouv. Mat. Fl. Atl.: 341. 1874; *E. aragonense* Losc. ex Willk., Illustr. Fl. Hisp., 2: 127, tab. 105. 1886-92; *E. malacoides* var. *ribifolium* Brumh., Mon. Übers. Erod.: 45. 1905; *E. subtrilobum* sensu Vierhapper, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 69: 140. 1919, non Jordan 1852; *E. ribifolium* sensu Guitt., Bull. Soc. Bot. France 112: 27. 1965, non Jacquin 1793.

Espèce annuelle, autogame, à  $2n = 40$ . Son interstérilité avec l'*E. malacoides* et l'*E. chium* complète les caractères morphologiques (voir tableau 2) et permet de l'interpréter comme une espèce et non comme une sous-espèce ou une variété de ces dernières. Les différences morphologiques avaient été bien vues par Eig (1932) *sub-E. aegyptiacum*.

Nous avons rapporté cette espèce à l'*E. ribifolium* Jacq., mais Schönbeck-Temesy (1970: 51) vient de montrer que le type de Jacquin est en fait un *E. chium*, comme l'avait déjà précisé Vierhapper (1919: 145). De plus la priorité entre l'*E. neuradifolium* et l'*E. aegyptiacum* semble maintenant résolue: Thellung (1912: 275) a retrouvé la facture de la Flora Juvenalis datée de septembre 1853, tandis que Stafleu (1967: 42) donne "Janv.-Augt. 1854" pour les diagnoses de Boissier.

*Habitat*: l'*E. neuradifolium* a une aire de répartition très vaste. C'est une espèce méditerranéo-saharo-indienne. Elle se développe principalement sur les sols calcaires de l'étage méditerranéen aride supérieur (Le Houérou 1962). En Espagne, signalée que du Bas-Aragon, elle se rencontre dans toutes les régions littorales et sublit-

Caractères	13. <i>E. alnifolium</i>	14. <i>E. chium</i>	17. <i>E. keithii</i>	19. <i>E. neuradifolium</i>	20. <i>E. malacoides</i>
Nombre chromosomique	20	20	60	40	40
Rostre (mm)	16-20	30-35	40-50	30-40	18-28
Arête					
nombre de spires	4-6	8-10	9-14	8-11	6-8
deux premières spires	serrées fibreuses	très étirées glabres	assez serrées fibreuses	serrées fibreuses	très serrées fibreuses
Méricarpes (mm)	4-4.5	4-4.5	5-5.5	4.5-5	4.5-5*
Fovéole	glabre	glabre	glabre	glabre	glanduleuse*
Sillon infrafovéolaire	0	0	obsolette	étroit	très large
Nectaires	verts	verts	brunâtres	verts	brunâtres
Staminodes	glabres	ciliés	glabres	glabres	glabres
Filets des étamines	hirsutes	hirsutes	glabres	glabres	hirsutes
Pollen ( $\mu$ )	45 $\pm$ 3	51 $\pm$ 5	54 $\pm$ 5	61 $\pm$ 7	56 $\pm$ 5

\*Sauf dans le var. *laevifoveolata* Maire & Weiller.

Tableau 2. — Comparaison des caractères morphologiques et caryologiques de l'*E. keithii* avec les espèces voisines.

Caractères	31. <i>E. trifolium</i>	33. <i>E. asplenioides</i>	32. <i>E. boissieri</i>	35. <i>E. atlanticum</i>	37. <i>E. cossonii</i>
Rostres (mm)	25-30	30-40	50-70	22-30	25-35
Méricarpes (mm)	6-7	6-7	7-8	5-6	5-6
Sillon infrafovéolaire	0	0	0	0	1
Fovéole	glanduleuse	glanduleuse	églandulée	glanduleuse	glanduleuse
Sépales (mucron) (mm)	0.5	0.5	1.5-2	0.5	1
Pétales	non recouvrants	recouvrants	recouvrants	recouvrants	non recouvrants
Couleur	blanc-rosé à nervures pourpres	rose	rose-violacé	rose vif	rose pâle
Macules sur	2 P.	2 P.	5 P.	2 P.	2 P.
Nectaires	vert-jaunâtre	vert-jaunâtre	violet-noir	vert-jaunâtre	vert-jaunâtre
Tige	caulescente	subcaule	subcaule	subcaule	subcaule
Feuilles	3-lobées à 3-séquées	3-lobées à pinnatiséquées	3-lobées à 3-séquées	3-lobées	3-lobées
Stipules	finement ciliées et hirsutes	à peine ciliées	densément ciliées et hirsutes à poils courts	longuement ciliées et hirsutes	longuement ciliées et hirsutes

Tableau 3. — Comparaison des caractères morphologiques de l'*E. trifolium* avec ceux de la série de l'*E. asplenioides*.

torales de l'Espagne orientale au sud de Tarragona. Aux Canaries, elle a souvent été confondue avec l'*E. malacoides*, exemple: "Grande Canarie, Layraya ad viam, Pitard n° 1286, 1906" in hb Cosson et "Santa Cruz, ad vias, I, 1906, Pitard" in hb Bonaparte. Au Maroc, elle est fréquente dans les zones semi-arides (Marrakech, etc.) En Algérie, elle était connue sous le nom d'*E. angulatum* (Perrégaux) mais elle doit avoir une aire plus vaste en Oranie et au sud de l'Atlas tellien. En Tunisie, rapportée à l'*E. malacoides* var. *neuradifolium* (Del.) Maire pour la région des Matmatas, elle se retrouve jusque dans la région de Kairouan. Plus à l'est, elle a été signalée en Libye, en Egypte, dans le désert de Négueb, etc., jusqu'au Pakistan.

20. *Erodium malacoides* (L.) L'Hér. in Aiton, Hort. Kew. 2: 415. 1789. (excl. var.  $\beta$ )  $\equiv$  *Geranium malacoides* L., Sp. Pl.: 680. 1753.

A. Subsp. *malacoides*

Rostres 18-28 mm, méricarpes 4-5 mm.  $2n = 40$ .

Répandue dans tout le bassin méditerranéen. Il est possible d'y distinguer plusieurs variétés:

$\alpha$  var. *malacoides*: rostres 25-28 mm, arêtes à 6-7 tours de spire.

$\beta$  var. *althaeoides* (Jord.) Rouy, Fl. Fr. 4: 118. 1897  $\equiv$  *E. althaeoides* Jord., Pugillus: 41. 1852.

= *E. subtrilobum* Jord., id., 42. 1852; *E. floribundum* Batt., Bull. Soc. Bot. France 30: 265. 1883.

Rostres 20-24 mm, arêtes à 4-5 tours de spire (Chenopodiето-Oxalidetum, Braun-Blanquet 1967).

L'*E. subtrilobum* ne représente certainement qu'un état stationnel et les incisions foliaires sont sous la dépendance des facteurs climatiques. Dans l'herbier Jordan, l'*E. subtrilobum* du Cannet est identique à l'*E. althaeoides* de la Ciotat, par ailleurs l'*E. subtrilobum* du Jardin des plantes de Paris 1810, ex *Geranium malacoides* est en fait un *E. chium* qui, lui, présente des feuilles basales profondément lobées. L'*E. floribundum* est également une forme du var. *althaeoides* dont il a les mêmes fruits tout en différant essentiellement par les deux pétales supérieurs légèrement maculés.

B. Subsp. **brevirostre** (Maire & Samuels.) Guittonneau, **comb. nova**  $\equiv$  *E. malacoides* subsp. *subtrilobum* var. *glanduliferum* f. *brevirostre* Maire & Samuelson, Arkiv für Bot. 29: 24. 1939.

Rostres 15-18 mm; méricarpes 3.5-4 mm.  $2n = 20$  chromosomes.

*Habitat*: Maroc: dans les déclivités steppiques du Msoun entre Taza et Oujda (Samuelson, n° 7587) et en bordure des cultures dans le Haouz près d'Attaouia (Peltier, colleg.).

Cette sous-espèce que nous venons de mettre en évidence est particulièrement intéressante pour la filiation de l'*E. malacoides*. Jusqu'à maintenant, toutes les populations de cette espèce étaient de nature tétraploïde et il est possible de con-



sidérer le subsp. *brevirostre* diploïde, comme plus ancien. Ceci nous confirme que le Maroc est à envisager comme une des régions, avec le Sahara, où se seraient différenciées beaucoup d'espèces du genre *Erodium*.

L'aire de répartition de cette sous-espèce n'est certainement pas limitée au Maroc, et on devrait la retrouver dans les régions sahariennes. Cette hypothèse ne repose pour l'instant que sur un fruit immature trouvé en mélange avec l'*E. garamantum* récolté dans la région de Tamanrasset et nous essaierons de la confirmer ultérieurement.

**21. *Erodium garamantum* (Maire) Guittonneau, comb. nova  $\equiv$  *E. malacoides* subsp. *subtrilobum* var. *garamantum* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 20: 177. 1929.**

Espèce annuelle, autogame, à  $2n = 20$ .

*Habitat*: sables sahariens (Tamanrasset, Hoggar) et au Maroc (Anti-Atlas).

*Interprétations*: cette espèce apparaît comme voisine de l'*E. meynieri* et les deux se retrouvent dans les mêmes stations au Hoggar, et dans l'Anti-Atlas. N'ayant pas l'*E. meynieri* en culture, nous ne pouvons pas encore reconnaître le degré de parenté entre les deux espèces. L'*E. garamantum* en diffère par les feuilles tripartites et non pennatiséquées; considéré comme variété de l'*E. malacoides*, nous avons dû l'en séparer à la suite de son interstérilité totale et de la présence de nombreux caractères morphologiques différents.

**3.2.1.2.2. Série de l'*E. botrys* (annuelles à rostres supérieurs à 65 mm) (fig. 8, p. 78).**

- 1a. Méricarpes de 7-10 mm sur 1-1.2 mm, ne renfermant qu'une seule graine. Fovéoles lisses (sous-série de l'*E. botrys*) ..... 2
- 1b. Méricarpes très gros (12-14 mm sur 2.5 mm) contenant en général 2 graines. Fovéoles gaufrées. Rostres 70-110 mm. Feuilles supérieures triséquées. Méricarpes pourvus d'un sillon infrafovéolaire. Pétales bleu-violet ..... 22. *E. gruinum*
- 2a. Rostres 65-90 mm. Méricarpes 7-8 mm ne présentant qu'un seul sillon infrafovéolaire; fovéoles non surmontées d'une collerette et portant quelques poils aciculaires. Cotylédons trilobés. Feuilles supérieures pennatiséquées. Pétales violacés ..... 23. *E. brachycarpum*
- 2b. Rostres 90-120 mm. Méricarpes 9-10 mm pourvus de 2 ou 3 sillons infrafovéolaires; fovéoles surmontées d'une collerette. Cotylédons à bords crénelés. Feuilles supérieures pennatifides. Pétales roses ..... 24. *E. botrys*

**22. *Erodium gruinum* (L.) L'Hér. in Aiton, Hort. Kew. 2: 415. 1789  $\equiv$  *Geranium gruinum* L., Sp. Pl.: 680. 1753.**

Thérophyte autogame tétraploïde ( $2n = 36$ ) sur sols sablonneux des régions sublittorales de la méditerranée orientale (Libye, Crète, etc.) et de la Sicile. Absente en Afrique du nord.



23. *Erodium brachycarpum* (Godr.) Thell., Bot. Soc. Cl. British Isl. Rep. 5: 17. 1917  $\equiv$  *E. botrys* var. *brachycarpum* Godron, Fl. Juv.: 16. 1853 (Typus: "Port Juvénal 1829", Touchy, MPU).  
 = *E. setosum* Pöppig (G), nomen nudum; *Paillotia canariensis* Gandoger, Fl. Eur. 5: 181. 1855, (LY) nom. inval.; *E. botrys* f. *montanum* Brumh., Feddes Repert. 2: 118. 1906; *E. botrys* var. *obtusiplicatum* Maire, Weiller & Wilczek, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 26: 1935 (hb Maire, MPU); *E. obtusiplicatum* (Maire, Weiller & Wilczek) Howell, Lefl. West. Bot. 5: 67. 1947.

*Habitat*: thérophyte autogame tétraploïde ( $2n = 40$ ) sur sols squelettiques (en général sur grès rouges) entre 500 et 1500 m du bassin méditerranéen. Espagne: Belmez, (Cordoue) Rouquès 1869, sub *E. botrys* in hb Afr. (P); entre Almagro et Moral de la Calatrava (Cuidad Real), Guittonneau 1965, Maroc: entre Oued-Zeem et Ezzhiliga, Maire, sub *E. botrys* var. *obtusiplicatum* (hb Maire, MPU); Moulay bou Aza, Mathez 1966 et sur tout le plateau central marocain. Iles Canaries: la Mercedès (Ténériffe), Husnot n° 616, 1866 (LY), sub *E. botrys*; Riscos de la Rinana et El Pinar (Hierro), Pitard n°s 477 et 780 (hb Afr., P), sub *E. botrys*. Algérie: sommet de l'Atlas de Blida et Ouarsenis, Battandier 1878 et 1902, sub *E. botrys* (hb Maire, MPU et Guittonneau 1966c).

*Interprétations*: cette espèce n'est pas isolée génétiquement de l'*E. botrys*, mais ses caractères morphologiques distincts et son écologie différente nous ont amené à la considérer comme espèce.

Avant nos travaux, elle était considérée comme endémique du plateau marocain, maintenant c'est une espèce du bassin méditerranéen. Nous l'avions pensé (Guittonneau 1966b) après avoir vu les exsiccata "n° 2091. *E. botrys* Smyrne, Graece, Const. Aucher-Eloy 1837" (hb Asie, P) où sur quatre échantillons, trois appartiennent à l'*E. brachycarpum*. Nous venons d'en avoir la certitude tout dernièrement: Davis nous a adressé des fruits sub *E. botrys*: "Turkey, adana de Balice: Haruniye, 450 m. Davis 26803, 1957". C'est donc une espèce à rechercher dans tout le bassin méditerranéen.

La découverte de l'*E. brachycarpum* en Espagne, nous a permis (Guittonneau 1966b) de préciser l'origine de son introduction au Chili. Howell (1947) avait pensé qu'elle s'était faite à partir de la région méditerranéenne et probablement de l'Afrique du Nord. Il nous est facile de penser que les fruits zoochores ont été introduits au cours des échanges commerciaux entre l'Espagne et le Chili. De là, elle a été transportée en Californie où selon Wagnon & Biswell (1944), l'*E. brachycarpum* est en mélange avec l'*E. botrys*, ce que nous n'avons jamais observé sur le vieux continent. Enfin, selon Carolin (1967), cette espèce a été introduite et s'est naturalisée en Australie (N.S. Wales, Queensland, Victoria et Sud Australie). Elle est actuellement réintroduite en Europe par les laines: elle est citée comme adventice de Belgique par Lawalrée (1964), et en Angleterre par Gilbert (1968).

24. *Erodium botrys* (Cav.) Bertol., Amoen. Ital.: 35. 1819  $\equiv$  *Geranium botrys* Cav., Diss. 4: 218, tab. 90, fig. 2. 1787 (Typus: hb Cavanilles, MA).

*Habitat*: thérophyte autogame tétraploïde ( $2n = 40$ ) des terrains sablonneux ou marécageux de tout le bassin méditerranéen. Rare en France, où elle est canto-

née dans la région d'Hyères; par contre, en Corse elle est très commune en bordure des voies de communication.

Au point de vue écologique, McCown & Williams (1968) ont montré qu'en Californie, l'*E. botrys* s'accroît plus en association avec le *Bromus mollis*, lorsque les populations de cette dernière espèce sont lâches et lorsque les sols sont pauvres en soufre (sous forme de sulfates). En milieu riche en soufre, le *Bromus mollis* peut éliminer complètement l'*E. botrys*.

### 3.2.1.2.3. Série de l'*E. trifolium* (vivaces, caulescentes à pétales supérieurs maculés) (fig. 9).

- |     |   |                            |
|-----|---|----------------------------|
| 1a. | Méricarpes sans sillon infrafovéolaire. Racines non tubéreuses . . . . .  | 2                          |
| 1b. | Méricarpes pourvu d'un sillon infrafovéolaire à fovéoles é glandulées. Racines tubéreuses. Feuilles ovales et peu divisées. Pétales rose-pâle peu ou pas guttés. Rostres 50-70 mm. Méricarpes 9-10 mm; arête à 5-8 tours de spire . . . . . | 25. <i>E. populifolium</i> |
| 2a. | Rostres supérieurs à 40 mm. Fovéoles peu ou pas glanduleuses. Plantes hispides peu ou pas glanduleuses. Bractées scarieuses . . . . .   | 3                          |
| 2b. | Rostres 20-30 mm. Fovéoles glanduleuses. Plantes hirsutes et très glanduleuses. Bractées membraneuses. Sépales à mucron obsolète (pl. IV)   | 31. <i>E. trifolium</i>    |
| 3a. | Bractées inflorescentielles obtuses, soudées en 2 lames glabres. Sépales à 3-5-7 nervures et à mucron supérieur à 2 mm . . . . .  | 4                          |
| 3b. | Bractées aiguës peu ou pas soudées. Sépales 3-5 nerviés, mucron 1-2 mm. Rostres 40-60 mm . . . . .  | 6                          |
| 4a. | Rostres 50-70 mm. Méricarpes 6-7 mm . . . . .   | 5                          |
| 4b. | Rostres 80-120 mm. Méricarpes 10-13 mm. Pétales blanc-rosé, très étroitement obovales (= 3S), corolle de 4 à 5 cm de diamètre   | 28. <i>E. medeense</i>     |
| 5a. | Feuilles supérieures entières à tripartites (pl. Ib). Pétales obovales, les supérieurs à plusieurs macules roses (pl. VI). Pollen jaune. Méricarpes présentant parfois une lunule . . . . .   | 26. <i>E. nervulosum</i>   |
| 5b. | Feuilles supérieures pennatiséquées. Pétales étroitement obovales, les deux supérieurs portant seulement 2 macules. Pollen rouge-orangé   | 27. <i>E. munbyanum</i>    |
| 6a. | Feuilles cordées à la base, les supérieures peu divisées. Bractées soudées à la base et glabres. Arête des méricarpes à 13-15 tours de spire  | 29. <i>E. crenatum</i>     |
| 6b. | Feuilles à contour triangulaire, les supérieures pennatiséquées et laciniées. Bractées libres et finement hirsutes. Arête des méricarpes à 8-10 tours de spire . . . . .  | 30. <i>E. hesperium</i>    |

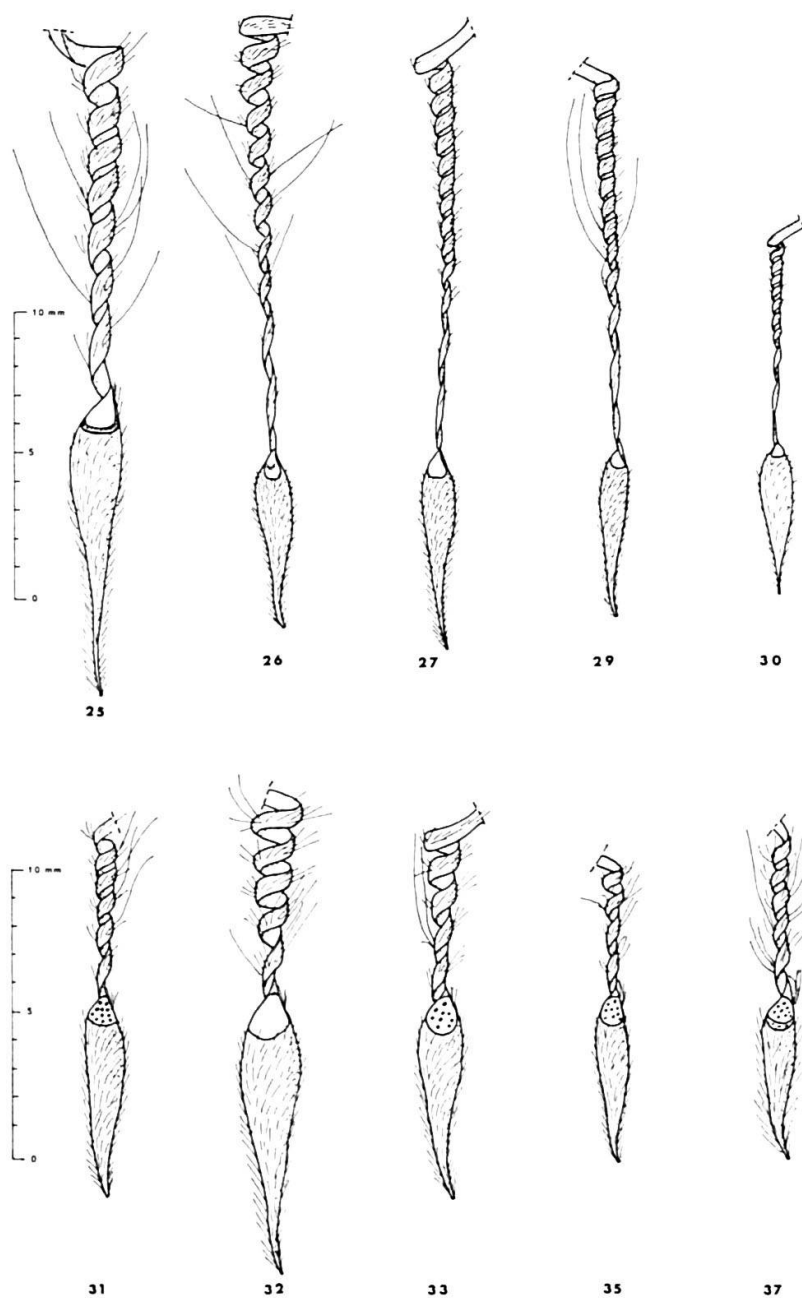


Fig. 9. — Méricarpes de la sous-section *Malacoidea* (suite):  
 Série de l'*E. trifolium*: 25. *E. populifolium*; 26. *E. nervulosum*; 27. *E. munbyanum*; 29. *E. crenatum*; 30. *E. hesperium*; 31. *E. trifolium*.  
 Série de l'*E. asplenioides*: 32. *E. boissieri*; 33. *E. asplenioides*; 35. *E. atlanticum*; 37. *E. cossonii*.

25. *Erodium populifolium* L'Hér., Geraniol.: 10. 1802 et Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 114: 43. 1967 (Typus ou isotypus: "*Geranium malacoides* Linn., hb Poiret", hb Afr., P).

= *E. pachyrhizum* Coss. & Dur., Bull. Soc. Bot. France 9: 432. 1862.

L'Héritier (l.c.) avait constaté que cette espèce était différente de l'*E. malacoides* et de l'*E. chium* par les grandes stipules et par les staminodes hirsutes.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique des dunes littorales et sublittorales de l'Algérie orientale et du nord de la Tunisie.

26. *Erodium nervulosum* L'Hér., Geraniol.: 10. 1802 et Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 114: 44. 1967; DC., Prodr. 1: 648. 1824, non Presl, Fl. Sic.: 211. 1826 nec Guss., Fl. Sic. Prodr. 2: 308. 1828.

= *E. gussonii* Ten., Syn. Nov. Plant.: 54. 1819.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique de l'Italie méridionale sur sables et rocaillies calcaires.

27. *Erodium munbyanum* Boiss., in Munby, Bull. Soc. Bot. France 2: 283. 1855.  
= *E. geifolium* Munby, Fl. Alg.: 71. 1847, non Desf. 1798; *E. mauritanicum* Coss. & Dur., Ann. Sc. Nat. 4/1: 22. 1853, nomen nudum et Bull. Soc. Bot. France 2: 309. 1855.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des dunes fixées du littoral algéro-marocain.

28. *Erodium medeense* Battandier, Bull. Soc. France 30: 264. 1883 (Typus: "A Nador de Médea, mai 1883" Battandier, hb Afr., P).

*Habitat*: chamaephyte endémique sur sables miocènes près de Médea et de Ben Chicao (Algérie).

29. *Erodium crenatum* Pomel, Nouv. Mat. Fl. Atl. 2: 341. 1874 (Typus: "O. Ghar Rouban, forêt d'Asfour" Pomel, hb Maire, MPU).

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des Hauts plateaux oranais (Algérie) et du Moyen-Atlas (Maroc), dans les sables calcaires, entre 800 et 1200 m d'altitude.

30. *Erodium hesperium* (Maire) Lindberg, Act. Soc. Sci. Fenn. ser. B/1: 93. 1932  $\equiv$  *E. laciniatum* var. *hesperium* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 14: 135. 1923 (Typus: "Dunes maritimes à Mogador" Maire, MPU).

*Habitat*: chamaephyte endémique des dunes de la région sud-ouest du Maroc, d'Essaouira à Agadir.

31. *Erodium trifolium* (Cav.) Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 110: 244. 1963  $\equiv$  *Geranium trifolium* Cav., Diss. 4: 223, tab. 97, fig. 3. 1787.  
 = *E. trilobatum* Jacq., Collect. 4: 200. 1790; *E. hymenodes* L'Hér., Geraniol.: tab. 4. 1792; *Geranium geifolium* Desf., Fl. Atl. 2: 108. 1798.

Par les fruits, l'*E. trifolium* (tableau 3, p. 83) est proche de l'*E. asplenioides* et de l'*E. atlanticum*; mais il en diffère par les tiges annuelles bien développées et par la corolle à pétales très inégaux. Selon la coloration des pétales, il est possible de distinguer deux variétés:

$\alpha$  var. *trifolium*, à pétales blanc-rosé.

$\beta$  var. *montanum* (Coss. & Dur.) Guittonneau, **comb. nova**  $\equiv$  *Erodium montanum* Coss. & Dur., Bull. Soc. Bot. France 3: 737. 1856; à pétales pourpre-violacé.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des groupements rupicoles entre 900 et 1200 m d'altitude, depuis le Dj. Zaghouan (Tunisie) jusqu'aux Beni-Snassen (Maroc). Deux stations abyssales se retrouvent cependant sur le littoral algérien: au grand rocher du Bainem et au cap Tenès. Le var. *montanum* est localisé plus au sud entre 1600 et 2000 m d'altitude: Dj. Toumour (Batna), Dj. Mahmel, Khenchela, etc.

L'*E. trifolium* (sub-*E. hymenodes*) ne semble avoir été cité (Guinochet 1954) pour le moment, que dans l'association à *Campanula mollis* L. var. *tlemcenensis* et *Teucrium buxifolium* var. *albidum* des rochers escarpés des cascades d'El Ourit près de Tlemcen, ainsi que dans une association des rochers en surplomb et des abris sous roche: *Sarcocapnos crassifolia* et *Erodium tordylioides*.

#### 3.2.1.2.4. Série de l'*E. asplenioides* (vivaces et subcaules) (fig. 9).

- |     |   |                            |
|-----|---|----------------------------|
| 1a. | Méricarpes sans sillon infrafovéolaire . . . . .  | 2                          |
| 1b. | Méricarpes présentant un sillon infrafovéolaire, à fovéoles glanduleuses. Stipules légèrement adnées (sur $1/5$ ). Pétales inégaux, obovales, (pl. IV), rose-pâle, les deux supérieurs guttés de macules pourpres. Rostres 25-32 mm . . . . . | 37. <i>E. cossonii</i>     |
| 2a. | Rostres 20-40 mm. Méricarpes 5-6 mm, fovéoles glanduleuses à glandes capitées . . . . .   | 3                          |
| 2b. | Rostres 50-70 mm. Méricarpes 7-8 mm, fovéoles présentant seulement quelques poils aciculaires. Pétales violacés tous guttés. Nectaires violet noir. Stipules triangulaires. Sépales mucronés (1.5-2 mm)                                       |                            |
|     |   | 32. <i>E. boissieri</i>    |
| 3a. | Feuilles supérieures entières à trilobées. Rostres 20-30 mm (sous-série de l' <i>E. atlanticum</i> ) . . . . .  | 4                          |
| 3b. | Feuilles supérieures pennatiséquées (pl. Ib). Rostres 30-40 mm. Pétales 5-nerviés subégaux . . . . .  | 33. <i>E. asplenioides</i> |
| 4a. | Pétales 5-nerviés, ovales, subégaux et recouvrants. Chevelu de fibres (3-8 cm) sur la souche entre les vieilles stipules . . . . .  | 5                          |

- 4b. Pétales trinerviés étroitement obovales subégaux 34. *E. battandieranum*
- 5a. Stipules libres. Plante à pilosité dense à longs poils aciculaires (1-2 mm) et hérissés . . . . . 35. *E. atlanticum*
- 5b. Stipules adnées jusqu'au quart inférieur. Pilosité plus faible à poils aciculaires moins grands (1 mm environ) . . . . . 36. *E. guinochetianum*

32. *Erodium boissieri* Coss., Bull. Soc. Bot. France 20: 244. 1873 et Guittonneau id. 113: 523. 1966.

= *E. asplenioides* Boiss., non (Desf.) Willd!

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) fixant les éboulis calcaires de la Sierra Nevada: Trevenque, Los Aloyos, Cortihuela, Tesoro, Huenes entre 1100 et 2000 m d'altitude, essentiellement dans l'association à *Convolvulus nitidus* et *Andryala aghardii*.

*Interprétations*: la culture comparative de l'*E. boissieri* d'Espagne et de l'*E. asplenioides* de Tunisie, nous a permis de montrer leurs différences (Guittonneau 1966d) et de les séparer; par ailleurs les deux espèces sont complètement interstériles ce qui confirme les données morphologiques.

L'*E. boissieri* se présente sous deux formes déjà signalées par Boissier (1845: 123) qui se maintiennent en culture et que l'on pourrait considérer comme des variétés: l'une est à feuilles vertes non maculées, l'autre à feuilles maculées de brun le long des nervures.

33. *Erodium asplenioides* (Desf.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 635. 1800  $\equiv$  *Geranium asplenioides* Desf., Fl. Atl. 2: 109, tab. 168. 1798 (Typus: hb Desf., P).

= *E. muticum* L'Hér., Geraniol.: 8. 1802; *E. asplenioides* var. *juliani* Batt., Bull. Soc. Bot. France. 33: 477. 1886; *E. choulettianum* Coss. in Batt., Fl. Alg., Dicot.: 125. 1888 et Coss., Illust. Fl. Atl. 2: 16, tab. 105. 1892.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des lapiaz et éboulis calcaires de l'Algérie orientale (Dj. Oum settas, Mcid el Aicha, Dj. Taya, etc.) et de la dorsale tunisienne (Dj. Bargou, La Kessera, Kalaat el Harrat, Souk el Djema, Kef Saadi) entre 1000 et 1200 m.

*Interprétations*: En suivant le développement de cette espèce en culture comparative, nous avons pu montrer (Guittonneau 1966d) que la description de Desfontaines correspondait au premier stade de développement de la plante, au moment où les feuilles sont simplement triséquées, et que le stade estival aux feuilles pennatiséquées correspond à la description de l'*E. choulettianum*, qui tombe ainsi en synonymie de l'*E. asplenioides*.

34. *Erodium battandieranum* Rouy, Le Naturaliste 2/11: 15. 1897.

= *E. baboranum* Batt., nomen nudum (Exsic. Reverchon, hb Maire, MPU, hb Afr., P); *E. asplenioides* Coss., non (Desf.) Willd. (Exsic. Cosson, hb Afr., P).



*Habitat*: chamaephyte endémique des rochers calcaires de la petite Kabylie (Algérie): Dj. Marouf, Dj. Babor et Tabbabor, gorges du Chabet el Akra.

35. *Erodium atlanticum* Coss. & Bal., Bull. Soc. Bot. France 20: 243. 1873. (Typus: hb Afr., P).

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des falaises calcaires des Seksaoua au-dessus d'Imi-n-Tanoute (Maroc) de 1000 à 1300 m d'altitude.

Dernièrement (Guittonneau & Mathez 1969) les conditions stationnelles ont pu être précisées par Mathez pour la localité du Jb. Ourgouz: l'*E. atlanticum* est localisé dans les fissures et sur les vires de petites falaises calcaires particulièrement ombragées vers 1100 m d'altitude avec la végétation suivante:

*Andrachne maroccana* Ball  
*Asplenium ceterach* L.  
*Gallium bourgeanum* Coss.  
 — — var. *maroccanum* Ball  
*Satureja battandieri* Briq.

*Sedum modestum* Ball  
*Teucrium collinum* Coss.  
 — *rupestre* Coss.  
 — — var. *rupestre*, etc.

36. *Erodium guinochetianum* Guittonneau, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 53: 73. 1963 (paru en 1966) (Typus: hb Maire, MPU).

*Habitat*: endémique de la région de Tiaret (Algérie).

*Interprétations*: nous avons décrit cette espèce à une époque où l'*E. atlanticum* était considéré comme une espèce à méricarpes présentant un sillon infrafovéolaire; actuellement, l'*E. atlanticum* est bien limité aux populations dépourvues de sillon infrafovéolaire, de telle sorte que l'*E. guinochetianum* apparaît comme très proche de l'*E. atlanticum*. Nous n'avons pas encore l'*E. guinochetianum* en culture et nous espérons le récolter dans un proche avenir afin de préciser les rapports qui existent entre les deux espèces.

37. *Erodium cossonii* Guittonneau & Mathez, Bull. Sci. Phys. Nat. Maroc 48: 38. 1869 (Typus: "Djebel Aziwel Aït Adouyouz Maroc" Ibrahim 1883, hb Afr., P).  
 = *E. atlanticum* auct., non Cosson.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des rochers schisteux du revers septentrional du Haut-Atlas (Maroc) entre 1800 et 2600 m d'altitude, depuis le Jbel Tichka jusqu'à la haute vallée de l'Oued Ourika.

Cette espèce se développe dans un groupement bien différent de celui de l'*E. atlanticum*. Quézel (1957) décrit l'*E. cossonii* (*sub-E. atlanticum*) comme caractéristique d'un groupement spécial aux rochers schisteux du Haut-Atlas central et occidental: le Campanuletum embergeri, association qui prospère dans les vallées du versant nord entre 1800 et 2500 m d'altitude et qui comporte deux autres espèces endémiques: *Campanula embergeri* subsp. *typica*; *Leucanthemum depressum*, et d'autres caractéristiques de ces groupements telles que: *Calamentha atlan-*

*tica*, *Hypochoeris leontodontoides*, *Centranthus angustifolius* subsp. *maroccanus*, etc. Selon Quézel (l.c.: 89) cette association est difficile à "rapprocher de tout autre groupement atlasique; elle représente une entité, floristiquement assez mal individualisée, mais toutefois endémique du Grand-Atlas siliceux et plus particulièrement de la région des Seksaouas". La répartition de l'*E. cossonii* semble être liée à cette association.

**3.2.2. *Erodium* sect. *Absinthioidea* (Brumh.) Guittonneau, stat. nov.  $\equiv$  subsect. *Absinthioidea* et *Petraea* Brumh., Mon. Übers. Erod.: 48 et 50. 1905 et Knuth, Pflanz. 4/129: 259, 266. 1912.**

**3.2.2.1. *Erodium* subsect. *Absinthioidea* Brumh. (fig. 10 et pl. IIa) (plantes caulescentes à pétales concolores et à méricarpes supérieurs à 10 mm).**

1a. Plantes annuelles. Rostres 60-100 mm. Méricarpes sans sillon infrafovéolaire à fovéoles densément glanduleuses (poils capités longuement pédicellés). Pétales violets. Staminodes ciliés mais non hirsutes  
38. *E. ciconium*

1b. Plantes pérennantes par la souche et à tiges annuelles. Rostres 40-50 mm. Méricarpes sans sillon infrafovéolaire à fovéoles faiblement glanduleuses. Pétales rouges. Staminodes hirsutes et ciliés. Androdioïque  
39. *E. alpinum*

38. *Erodium ciconium* (L. & Jusl.) L'Hér. in Aiton, Hort. Kew. 2: 414. 1789  $\equiv$  *Geranium ciconium* L. & Jusl., Cent. I Plant.: 21. 1755.

= *G. ciconium* L., Syst. nat. 2: 1143 et Amoenit. Acad. 4: 282. 1789; *G. viscosum* Mill., Dict. 3: 448. 1768; *E. viscosum* (Miller) Steud., Nom. Bot.: 315. 1821; *E. sennenii* Bianor, Buttl. Inst. Cat. hist. nat. 17: 135. 1917.

*Habitat*: thérophyte autogame diploïde ( $2n = 18$ ) des groupements de l'Hordeion Br. Bl.: terrains vagues, chemins, etc., de toute la région méditerranéenne mais rare en Corse.

39. *Erodium alpinum* (Burm. f.) L'Hér., Geraniol.: tab. 3. 1792  $\equiv$  *Geranium alpinum* Burm. f., Geraniol.: 30. 1759 (excl. var.  $\alpha$ ).  
= *E. apenninum* Ten., Syll.: 35. 1835.

*Habitat*: chamaephyte allogame androdioïque et à  $2n = 18$ , endémique des Abruzzes et des Marche (Italie centrale): lieux herbeux entre 1200 et 2000 m d'altitude.

**3.2.2.2. *Erodium* subsect. *Petraea* Brumh., Mon. Übers. Erod.: 50. 1905 et Knuth, Pflanz. 4/129: 266, 1912 (plantes subacaules, méricarpes inférieurs ou égaux à 10 mm) (fig. 10, pl. IIb).**

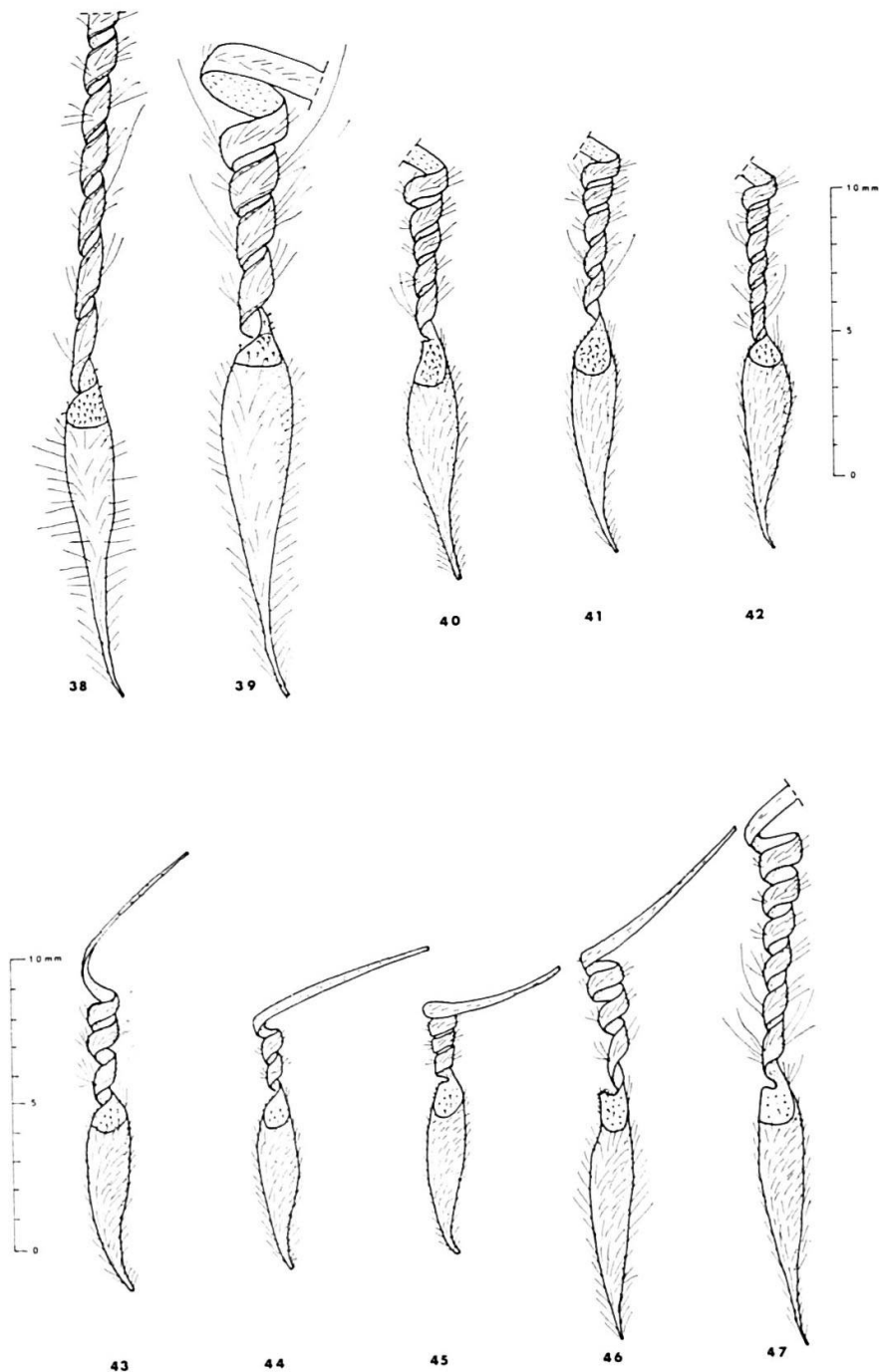


Fig. 10. — Méricarpes de la section *Absinthioidea*:  
 Sous-section *Absinthioidea*: 38. *E. ciconium*; 39. *E. alpinum*.  
 Sous-section *Petraea*: 40. *E. heteradenum*; 41. *E. cheilanthifolium*; 42. *E. glandulosum*; 43. *E. foetidum*; 44. *E. rupestre*; 45. *E. celtibericum*; 46. *E. crispum*; 47. *E. rodiei*.

- 1a. Stipules adnées sur la moitié ou plus de leur longueur, triangulaires ou largement triangulaires. Pétales subégaux, peu ou pas guttés (série de l'*E. foetidum*) . . . . . 4
- 1b. Stipules triangulaires ou étroitement triangulaires adnées sur moins du tiers de leur longueur. Pétales supérieurs inégaux et fortement guttés (série de l'*E. glandulosum*) . . . . . 2
- 2a. Rostres 25-30 mm. Méricarpes 6-7 mm à fovéoles suborbiculaires et densément ciliées sur le bord externe . . . . . 3
- 2b. Rostres 35-42 mm. Méricarpes 8-9 mm à fovéoles quadrangulaires (et même légèrement auriculées) profondes et à bord externe peu cilié. Pétales blancs à nervures pourpres, les 2 supérieurs maculés de pourpre. Lobules des feuilles plurilobés. Cotylédons à une ou deux incisions  
40. *E. heteradenum*
- 3a. Pétales blancs à nervures violacées. Folioles hérissées-dressées à poils rayonnants non glanduleux. Cotylédons trilobés 41. *E. cheilanthifolium*
- 3b. Pétales inférieurs roses, les supérieurs violacés. Folioles vertes glabrescentes ou peu hirsutes, situées dans le plan du limbe. Cotylédons entiers. . . . . 42. *E. glandulosum*
- 4a. Méricarpes 7-10 mm à fovéoles auriculées. Fleurs à pétales supérieurs à 15 mm (corolle de 2.5-3 cm de diamètre) et à nervures concolores . . . . . 7
- 4b. Méricarpes 5-6 mm à fovéoles subcirculaires et à bord externe cilié. Fleurs à pétales inférieurs à 14 mm (corolle de 1-2 cm de diamètre) et à nervures violacées. Rostres 18-25 mm . . . . . 5
- 5a. Pétales blancs, les supérieurs légèrement guttés . . . . . 6
- 5b. Pétales roses. Folioles à divisions ultimes dans le plan du limbe et à poils glanduleux . . . . . 43. *E. foetidum*
- 6a. Folioles à divisions ultimes dans le même plan que le limbe, à face supérieure canescente-soyeuse (poils aciculaires appliqués)  
44. *E. rupestre*
- 6b. Folioles à divisions ultimes hérissées-dressées et à poils hirsutes-glanduleux . . . . . 45. *E. celtibericum*
- 7a. Rostres 15-25 mm. Fovéoles ciliées sur le bord externe. Feuilles à divisions ultimes ovales, glanduleuses. Cotylédons entiers. Inflorescence à 2-6 fleurs. Pétales rose-pâle . . . . . 46. *E. crispum*
- 7b. Rostres 30-45 mm. Fovéoles non ciliées sur le bord externe. Feuilles à divisions ultimes linéaires et glabrescentes. Cotylédons trilobés. Inflorescence à 8-15 fleurs. Pétales rouges . . . . . 47. *E. rodiei*

40. *Erodium heteradenum* (Pau & Font-Quer) Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 112: 28. 1965  $\equiv$  *E. macradenum* var. *heteradenum* Pau & Font-Quer, Cavanillesia 4: 91. 1931.

= *E. petraeum* Ball, Journ. Linn. Soc. 16: 384. 1878, non (Gouan) Willd! *E. cheilanthifolium* var. *vieillardii* (Benoist) P. et F.-Q., non *E. vieillardii* Benoist! *E. cheilanthifolium* var. *fontqueri* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 22: 37. 1931.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique du nord du Maroc (Bou-Zeitoune, Gorgoues) dans les fissures des calcaires entre 800 et 1200 m d'altitude.

41. *Erodium cheilanthifolium* Boiss., Elench. Pl. Nov.: 27. 1838 (Typus: G).

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) des rochers schisteux ou calcaires entre 1500 et 3000 m d'altitude du sud de l'Espagne, caractéristique de l'association à *Sideritis glacialis* et *Arenaria pungens* du Xéro-Acanthion, Quézel (1953).

*Interprétations*: c'est une espèce très controversée. Créée par Boissier, elle est d'abord mise en synonymie de l'*E. trichomanifolium* par lui-même (1839-1845) et plus tard (1867) il en donne des caractères distinctifs: plante pubescente non glanduleuse, feuilles à contour ovale-oblong, pétales supérieurs maculés. Ensuite, Pau (1922) la ramène à titre de variété de l'*E. trichomanifolium* et Heywood (1954) en fait une sous-espèce. Cependant, Rivas Goday (1946) la considère comme espèce vicariante. Davis & Roberts (1955) pensent que l'*E. trichomanifolium* est une espèce libanaise, différente de l'*E. cheilanthifolium*, qui appartiendrait à la subsect. *Absinthioidea* en raison de sa dioecie; nous n'avons pas cette espèce en culture mais les exsiccata de l'herbier d'Asie du Muséum de Paris sont caulescents et confirment l'hypothèse de ces derniers auteurs. Néanmoins, le contrôle caryologique et la culture comparative s'avèrent nécessaire.

Enfin, dernièrement, Webb & Chater (1967, 1968) donnent cette espèce en synonymie de l'*E. petraeum* subsp. *crispum* (Lapeyr.) Rouy! Nous ne comprenons pas comment ces auteurs ont pu arriver à cette conclusion. Cette sous-espèce diffère en effet par les feuilles, les fleurs et les fruits et quel que soit le rang taxonomique qu'on lui donne, elle ne peut être réunie dans la même unité.

Le problème de l'espèce se pose dans cette sous-section: tous les taxons se croisent et peuvent s'hybrider ou presque; c'est-à-dire que génétiquement, il est possible de ne constituer qu'une seule et grande espèce, l'*E. foetidum*, dans laquelle toutes les autres unités pourraient être considérées comme des sous-espèces ou des variétés. Mais il en est de même pour l'*E. rodiei* et pour l'*E. rupestre* que Webb & Chater (l.c.) sortent de l'*E. foetidum*. Nous nous sommes trouvé devant le problème suivant: ou bien admettre le point de vue de Webb & Chater, mais en ne faisant qu'une seule espèce, ou bien considérer les différents taxons comme des espèces en voie de différenciation, c'est-à-dire morphologiquement distinctes mais génétiquement non isolées. Pour le moment, nous préférons adopter ce dernier point de vue.

Les populations de l'*E. cheilanthifolium* ne sont d'ailleurs pas homogènes et elles apparaissent comme isolées géographiquement les unes des autres. Nous avons tout d'abord les populations du Picacho de la Veleta et de la Sierra Tejeda, sur rocaillies schisteuses au-dessus de 2900 m d'altitude qui représentent le type de l'espèce: les pétales supérieurs sont maculés sur plus de la moitié de leur longueur, les pétioles et les hampes sont rougeâtres, les lobules des feuilles présen-

tent une ou deux dents. Dans la Sierra Segura, au-dessus de Campocebas, sur calcaires entre 1500 et 1800 m d'altitude, une autre population présente des pétales moins maculés, des lobules pluridentés, et en culture son développement est plus important. Enfin, nous avons une troisième population du sommet de la Silleta de Padul, des fissures des rochers à 1550 m d'altitude: les pétales supérieurs sont simplement ponctués au niveau des nervures et il semble qu'il faille rapprocher cette forme de l'*E. valentinum* Boiss. et Reuter de la région de Valence et d'Alicante; mais nous ne l'avons pas encore en culture et préférons réserver notre point de vue.

De même, il est probable que les populations de l'*E. cheilanthifolium* de l'Afrique du Nord (Jbel Ayachi, Tizi-Tarhzeft, Dj. Antar rapportées à l'*E. antariense* Rouy; Lalla Khredidja dans les Djurjura, Dj. Mahmel dans les Aurès) doivent être cultivées comparativement avant de pouvoir délimiter les unités taxonomiques; les exsiccata se ressemblent, mais ils sont rarement complets. Nous pensons entreprendre leur révision ultérieurement.

42. *Erodium glandulosum* (Cav.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 628. 1800 et Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 110: 244. 1963  $\equiv$  *Geranium glandulosum* Cav., in Lam. Encycl. Méth. Bot. 2: 665. 1788 (Typus: MA).  
 = *E. macradenum* L'Hérit., Geraniol. tab. 1. 1792; *G. radicum* Lapeyr., Fig. Fl. Pyr. 1: 1, tab. 1. 1795, excl. syn. var.  $\gamma$ ; *E. graveolens* Lapeyr., Hist. Abr. Fl. Pyr.: 390. 1813; *E. lucidum* Lapeyr., id.: 390. 1813; *E. urbionicum* Senn. & Pau, Bull. Acad. Inter. Géogr. bot., 15<sup>e</sup> année, 3<sup>e</sup> série, 206: 74. 1906; *E. petraeum* subsp. *glandulosum* (Cav.) Bonnier, Fl. compl. Fr. 2: 88. 1913; *E. petraeum* subsp. *lucidum* (Lapeyr.) Webb & Chater, Feddes Repert. 74: 17. 1967.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ), endémique pyrénéo-cantabrique depuis les Pyrénées-Orientales (vallée de Llo, Font de Comps, Puig de l'Escoutou) jusqu'à la limite des Asturies et du Léon (Pto de San Isidro, entre Carmenes et Piedrafita, Pto Vantana, Torrestio, Pto de Somiedo, cf. Dupont 1956) en passant par Andorre (sud de Canillo), le Pic Cessiré, de Néouvielle, la vallée d'Ossoules près de Gavarnie, etc., le Pulpito de la Rioja et de Cellorigo (Burgos), etc.

Espèce considérée comme caractéristique de l'association à *E. glandulosum* (sub-*E. macradenum*) et *Arenaria conimbricensis* de l'Alliance du Thero-brachypodion par Bolos & Vayreda (1950).

*Interprétations*: nous avons montré (Guittonneau 1963b) que ce taxon devait être rapporté à l'*E. glandulosum*, la description de Cavanilles ayant la priorité sur celle de L'Héritier. En outre, Webb & Chater (1967, 1968) considèrent l'*E. lucidum* comme un taxon différent de l'*E. glandulosum*. Cela remonte probablement à la description de Lapeyrouse (1813) qui lui donne des pétales concolores. Nous nous demandons si ce caractère est bien exact: l'*E. lucidum* semble n'être qu'une forme glabrescente de l'*E. glandulosum*.

43. *Erodium foetidum* (L. & Nath.) L'Hér., Geraniol.: 3. 1802 stat. nov.  $\equiv$  *Geranium foetidum* L. & Nath., Fl. Monsp.: 21. 1756 et Magnol, Bot. Monsp.: 109. 1676 (Typus: hb Magnol, MPU).



= *G. cicutarium*  $\beta$  *G. foetidum* L., Syst. nat. 2: 1143. 1759; *G. petraeum* Gouan, Illustr. et Observ. bot.: 45. 1773; *E. petraeum* (Gouan) Willd., Sp. Pl. 3/1: 626. 1800; *E. foetidum* (Nath.) Rothm.; Feddes Repert. 49: 77. 1940.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) dans l'Asplenion-glandulosi de la région méditerranéenne de la France, caractéristique du Diantheto-lavateretum maritimae des rochers calcaires et marnocalcaires du Narbonnais et du Hieracietum stelligeri qui occupe les fentes des rochers calcaires de la bordure cévenole entre 400 et 600 m d'altitude (Braun-Blanquet 1952).

44. *Erodium rupestre* (Pourret) Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 110: 244. 1963  $\equiv$  *Geranium rupestre* Pourret in Cav., Diss. 4: 225, tab. 90, fig. 3. 1787 (Typus: MA).

= *E. supracanum* L'Hér., Geraniol.: tab. 2. 1792 et 4. 1802.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique du massif de Montserrat à l'ouest de Barcelone (Espagne), sur les poudingues à une altitude voisine de 1000 m.

45. *Erodium celtibericum* Pau, Not. Bot. 8: 19. 1892.

= *E. cheilanthifolium*  $\beta$  *cavanillesii* Willk., Suppl. Prodr. Fl. Hisp.: 265. 1893; *E. cheilanthifolium* p.p.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique du centre est de l'Espagne (Javalambre, Peñacolos, etc.) dans les fissures des calcaires entre 1500 et 2000 m d'altitude.

46. *Erodium crispum* Lapeyr., Hist. Abr. Fl. Pyr.: 390. 1813.

= *E. petraeum* var. *crispum* (Lap.) DC, Prodr. syst. 1: 645. 1824; *E. petraeum* subsp. *crispum* (Lap.) Rouy, Fl. Fr. 4: 101. 1897.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique des basses montagnes des Pyrénées-Orientales (France): chapelle de Cases de Pène, Grau de Padern, Tour de Tautavel, Castelnou, etc., et du nord-est de l'Espagne: Las Corbera (Gerona), dans les fissures et éboulis calcaires entre 200 et 600 m d'altitude.

*Interprétations*: Lapeyrouse (l.c.) indique dans sa diagnose: "2 pétales à veines rameuses ponctuées de noir dessus et dessous". A la suite de cela, beaucoup d'auteurs ont pensé que l'*E. crispum* était une espèce à pétales guttés (Webb & Chater 1968: 202), ce qui est parfaitement inexact: les pétales supérieurs présentent seulement le long des nervures des petits points d'anthocyane rougeâtres, visibles, seulement à la loupe.

Par contre, il y a tout de même quelques imprécisions dans cette diagnose: "odeur faible", or c'est l'espèce la plus odorante du groupe *foetidum*, et comme station, Lapeyrouse donne "au-dessus de la Font de Comps": mais Baudière & Cauwet (1968) viennent de montrer que l'*E. crispum* n'y existe pas, par contre, c'est une des stations les plus orientales de l'*E. glandulosum*.

Enfin, signalons deux petits caractères que l'on peut observer à l'état frais sur l'*E. crispum*: les pétales, bien qu'obovales, ne se recouvrent pas à la fin de l'anthèse, ils sont même réfractés (la corolle de l'*E. foetidum* est presque deux fois moins grande, en forme d'entonnoir et les pétales sont toujours recouvrants); ensuite, les pédoncules, les hampes et les pétioles sont très fragiles, se cassant d'une façon très nette et très facilement, ce qui indique l'absence de fibres sclérifiées dans les tissus de soutien.

47. *Erodium rodiei* (Br.-Bl.) Poirion, Riviera Scient. 50: 13. 1963 et Feddes Repert. 74: 14. 1967  $\equiv$  *E. petraeum* subsp. *rodiei* Br.-Bl., Bull. Soc. Bot. France 80: 827. 1933.

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique des préalpes de Grasse (Alpes-Maritimes) dans les Théro-brachypodietalia. L'unique station a été bien délimitée par Poirion (1963): "...elle comprend en entier le chaînon qui rattache le massif de Caussols à la vallée de la Sagne par une crête de 4 kilomètres de long, nommée Roca-Dura ou encore montagne de la Faye. La dolomie dure et le marbre qui la forment sont à l'origine du premier de ces noms. L'*Erodium* se trouve entre 900 et 1100 mètres, uniquement à l'adret et descend un peu plus bas à l'ouest, dans la direction de Ponadieu. Il se trouve franchement saxatile dans les falaises qui dominent la rivière."

L'isolement de cette espèce est probablement la cause principale de sa différenciation. Elle a pu être disséminée au moment où les Pyrénées et les Alpes-Maritimes formaient le système Pyrénéo-provençal. C'est une schizoendémique au sens de Favarger & Contandriopoulos (1961).

3.2.3. *Erodium* sect. *Cicutaria* (Willk. & Lange) Batt., in Batt. & Trabut, Fl. Algér.: 121. 1888.

3.2.3.1. *Erodium* subsect. *Cicutaria* Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hisp. 3: 536. 1880 (plantes annuelles, caulescentes et à petites fleurs) (fig. 11-12).

- |     |  |                          |
|-----|--|--------------------------|
| 1a. | Méricarpes pourvus d'un sillon infrafovéolaire . . . . .   | 6                        |
| 1b. | Méricarpes sans sillon infrafovéolaire; fovéoles non glanduleuses (série de l' <i>E. aethiopicum</i> ) . . . . . | 2                        |
| 2a. | Feuilles à folioles pennatiséquées . . . . .   | 5                        |
| 2b. | Folioles dentées à pennatipartites. Pétales blancs ou rosés . . . . .  | 3                        |
| 3a. | Rostres 25-35 mm. Arête à 7-9 tours de spire . . . . .   | 4                        |
| 3b. | Rostres 18-24 mm. Arête à 4-6 tours de spire. Fovéoles petites et peu profondes . . . . .                        | 48. <i>E. lebelii</i>    |
| 4a. | Folioles peu nombreuses (3-9), glanduleuses à glandes capitées. Nectaires verdâtres. Pollen orangé . . . . .     | 49. <i>E. sublyratum</i> |

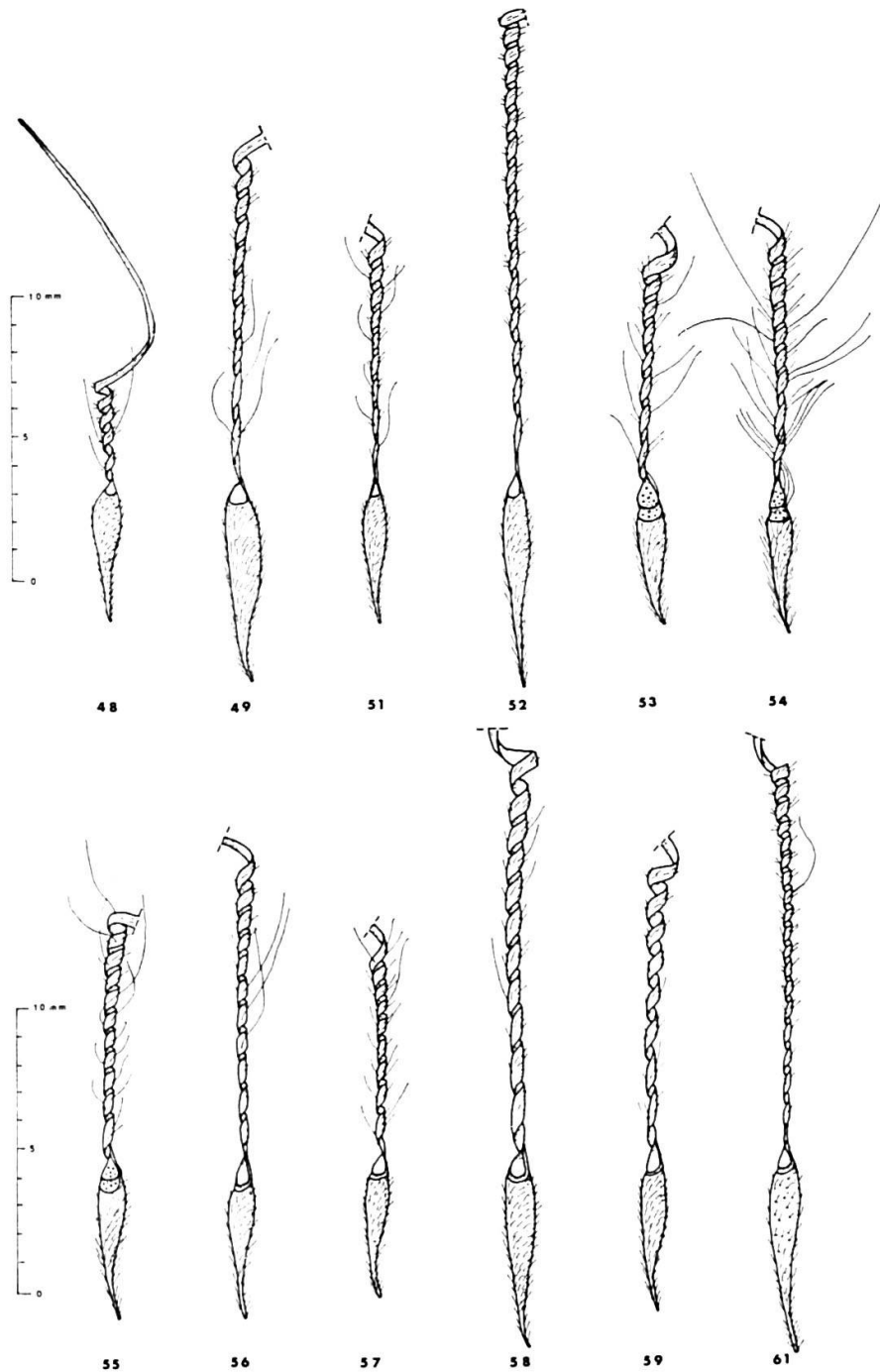


Fig. 11. — Méricarpes de la sous-section *Cicutaria*:

48. *E. lebelii*; 49. *E. sublyratum*; 51. *E. microphyllum*; 52. *E. aethiopicum* subsp. *aethiopicum*;  
 53. *E. moschatum*; 54. *E. touchyanum*; 55. *E. stellatum*; 56. *E. primulaceum*; 57. *E. cicutarium*;  
 58. *E. tocranum*; 59. *E. praecox*; 61. *E. salzmännii*.

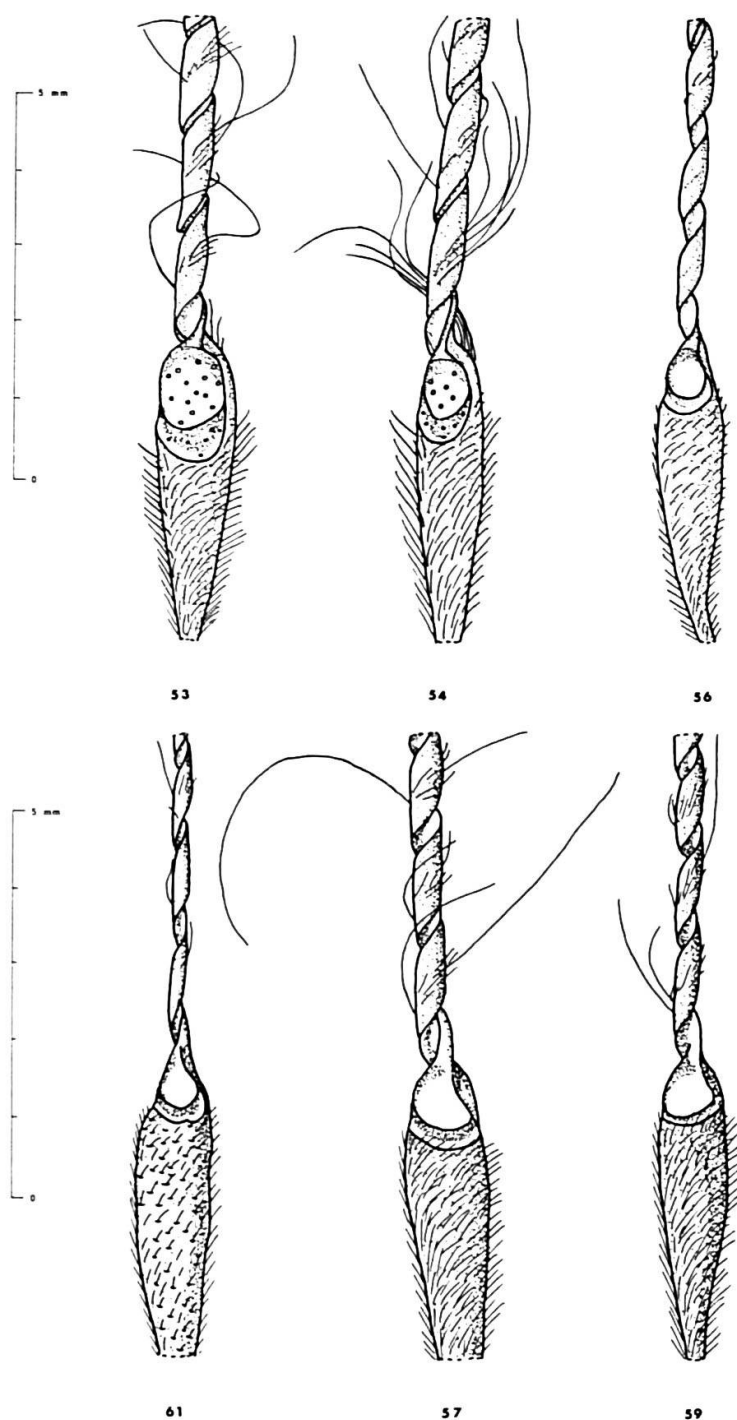


Fig. 12. — Méricarpes (régions fovéolaires) de la sous-section *Cicutaria*:  
 53. *E. moschatum*; 54. *E. touchyanum*; 56. *E. primulaceum*; 57. *E. cicutarium*; 59. *E. praecox*;  
 61. *E. salzmännii*.

- 4b. Folioles à plus de 9 folioles, non glanduleuses. Nectaires noirâtres. Pollen jaune. Fovéole profonde bordée par un petit pli  
     50. *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum*
- 5a. Rostres 25-30 mm. Pétales blancs ou à peine rosés 51. *E. microphyllum*
- 5b. Rostres 30-55 mm. Pétales roses ou rouges . . . . . 52. *E. aethiopicum*
- 6a. Fovéoles non glanduleuses. Sillon infrafovéolaire inférieur ou égal à la demi-hauteur de la fovéole (série de l'*E. cicutarium*) . . . . . 9
- 6b. Fovéoles glanduleuses. Sillon large, supérieur à la moitié de la fovéole (série de l'*E. moschatum*) . . . . . 7
- 7a. Feuilles à folioles pennatiséquées. Pétales guttés et grands (atteignant 2S) . . . . . 8
- 7b. Folioles peu divisées. Pétales concolores, petits et rose-violacé  
     53. *E. moschatum*
- 8a. Cinq pétales guttés à macules hexagonales. Longues fibres enchevêtrées dès la base de l'arête. Cotylédons pennatiséqués . . . 54. *E. touchyanum*
- 8b. Deux pétales guttés à macules arrondies. Fibres de l'arête de longueur inégale. Cotylédons trilobés . . . . . 55. *E. stellatum*
- 9a. Feuilles à folioles 1-2-pennatiséquées . . . . . 14
- 9b. Folioles entières à pennatipartites . . . . . 10
- 10a. Sillon infrafovéolaire étroit, inférieur à la moitié de la fovéole . . . . . 12
- 10b. Sillon égal à la moitié de la fovéole. Rostres 25-40 mm . . . . . 11
- 11a. Base de l'arête sans fibres. Pétales obovales, les deux supérieurs plurimaculés . . . . . 56. *E. primulaceum*
- 11b. Base de l'arête fibreuse. Pétales étroitement obovales, concolores (ou quelquefois bimaculés = var. *pimpinellifolium*) . . . . . 57. *E. cicutarium*
- 12a. Rostres 22-40 mm . . . . . 13
- 12b. Rostres 40-60 mm. Méricarpes 5-6 mm. Pétales roses concolores et étroitement obovales . . . . . 58. *E. tocranum*
- 13a. Rostres 30-40 mm. Méricarpes 4-5 mm. Pétales supérieurs parfois bimaculés, rouges, obovales . . . . . 59. *E. praecox*
- 13b. Rostres 22-28 mm. Méricarpes 5-6 mm. Pétales à peine rosés, concolores . . . . . 60. *E. cicutarium* subsp. *dunense*
- 14a. Rostres 25-35 mm. Sillon infrafovéolaire étroit. Paroi des méricarpes à lunules concolores. Arête à 5-8 tours de spire. Folioles pennatiséquées. Cotylédons trilobés . . . . . 15
- 14b. Rostres 40-70 mm. Sillon égal à la moitié de la fovéole. Paroi des méricarpes à lunules noires sur fond orangé. Arête à 10-15 tours, les premiers étant presque sans fibres. Feuilles à folioles 2-pennatiséquées. Cotylédons pennatiséqués . . . . . 61. *E. salzmännii*

- 15a. Plantes hirsutes à poils aciculaires. Floraison vernale. Inflorescences 2-4-(6) fleurs ..... 62. *E. cicutarium* var. *arenarium*
- 15b. Plantes à tiges et pétioles très glanduleux. Floraison automnale. Inflorescences 5-6 fleurs ..... 63. *E. danicum*

48. *Erodium lebelii* Jordan, Pugill. Pl. Nov.: 48. 1852, stat. nov. (Typus: "sables de la manche, juin-juillet 1849" Lebel in hb Jord., LY-Facult. Libres).

= *E. cicutarium* var. b. *E. albidum* Picard, Mém. Soc. Agr. Comm. Sc. Arts Boulogne-sur-mer 1: 111. 1837; *E. cicutarium* var. *glandulosum* Bosch, Prodr. Fl. Baet. 1: 55. 1850; *E. glutinosum* Dumort., Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 4: 345. 1865; *E. jacquinianum* var. (?) *sabulicola* Lange, Pugill.: 327. 1865; *E. sabulicola* Lange in Willk. et Lange, Prodr. Fl. Hisp. 3: 537. 1880; *E. bipinnatum* auct. p.p.! *E. neglectum* Baker & Salmon, Journ. bot. 58: 124. 1920.

Petits fruits: rostrés 18-24 mm, arête à 4-6 tours de spire, fovéole petite et peu profonde, églândulée et sans sillon infrafovéolaire. Cotylédons trilobés. Tiges ne dépassant guère 25 cm. Folioles sessiles, ovales, plus ou moins pennatifides à lobes obtus, glanduleuses (agglutinant du sable pendant la saison sèche). Inflorescences pauciflores (1-5). Pétales rouges (= var. *euglutinosum* Andreas), rosés ou blancs (= var. *albidum* Picard). Deux sous-espèces:

a) subsp. *lebelii*:  $2n = 20$  et poils glanduleux capités.

b) subsp. *maruccii* (Parl.) Guittonneau, **comb. nova**  $\equiv$  *E. maruccii* Parlatores, Fl. Ital. 5: 208. 1872, à  $2n = 40$  et à poils glanduleux aciculaires.

*Habitat*: thérophyte psammophile des dunes du littoral. Le subsp. *lebelii* s'étend du sud du Portugal jusqu'aux dunes de Hollande (Andreas 1946), d'Allemagne (Rothmaler 1962), du sud-est de l'Angleterre et jusqu'à l'ouest de l'Ecosse (Morton 1959); dans le Boulonnais, il se localise dans le Tortuleto-Phleetum arenariae des dunes fixées (Lévêque & Gorenflot 1969). Le subsp. *maruccii* est limité pour le moment, au nord du bassin méditerranéen occidental: île d'Elbe, Corse (plage du Pero), Malaga.

*Interprétations*: l'*E. lebelii*, du fait de son interstérilité avec les espèces affines et de ses caractères morphologiques particuliers, est une espèce bien définie. Par contre, sa nomenclature est assez complexe: elle a fait l'objet de très nombreuses descriptions et avant nos travaux, elle était connue généralement sous le binôme d'*E. glutinosum*. Mais avant la description de Dumortier (1865), elle a été rapportée dès 1837 à un var. *albidum* de l'*E. cicutarium* par Picard (1837). Jordan lui-même, (ex. Billot 1855) a proposé aussi le binôme d'*E. sabulicolum* (nomen nudum). En fait, la diagnose de l'*E. lebelii* ne correspond qu'aux formes présentant des pétales roses ou blancs ("petalis albidis leviter roseo"); nous avons élargi le concept restreint que Jordan a donné à cette espèce en réunissant toutes les populations qui présentent des pétales soit rouges, soit roses ou blancs, populations qui sont souvent en mélange et que l'on peut considérer comme des micromorphes ou des variétés.

En Corse, nous avons récolté sur les sables non fixés de la plage du Pero près de Cargèse, une population qui ressemblait à l'*E. lebelii* sauf par sa pilosité et



l'analyse caryologique a montré qu'elle était tétraploïde ( $2n = 40$ ) et non diploïde: nous la considérons comme sous-espèce distincte. Nous l'avons identifiée à l'*E. marcuccii* Parl. A cette sous-espèce, il faut aussi rapporter l'*E. hirtum* sensu Boissier (1839-1845) qui a été à l'origine des erreurs d'interprétations de l'*E. jacquianum* (voir in *E. salzmannii*).

Enfin, l'*E. lebelii* est donné comme une espèce bisannuelle par Jordan (l.c.), c'est évidemment une erreur d'interprétation: certaines plantules apparaissent après les pluies d'automne et passent l'hiver sous forme de rosettes et fleurissent très tôt dès le mois de mars ou d'avril. Mais ces plantes ne persistent pas, comme nous l'avons constaté en culture expérimentale, après la fructification elles meurent. Elles se développent sur deux années légales, mais leur cycle végétatif ne dépasse jamais un an. Andréas (1946) considère aussi cette espèce, pour les mêmes raisons, comme bisannuelles. En fait, c'est bien une espèce annuelle.

49. *Erodium sublyratum* Sampaio, Ann. Acad. Polyt. Porto 7: 2. 1912.

Rostres 25-35 mm. Fovéoles églanulées et sans sillon infrafovéolaire: arête à 7-9 tours de spire. Feuilles composées à folioles peu nombreuses 3-5(-7). Pétales blanc-rosé. Pollen orangé. Staminodes glabres. Filets des étamines hirsutes.  $2n = 20$ .

*Habitat*: thérophyte endémique du nord du Portugal dans les subéraies au-dessus de Foz-Tua (Bragança).

*Interprétations*: l'*E. sublyratum* est une espèce génétiquement bien isolée et morphologiquement distincte des espèces voisines. Elle a le port de l'*E. moschatum*, mais elle en diffère par l'absence de sillon infrafovéolaire et par les fovéoles non glanduleuses. Sampaio (l.c.) l'a comparée à l'*E. laciniatum*, mais elle en diffère principalement par les feuilles non simples qui deviennent toujours composées. C'est une espèce à rechercher dans les régions voisines de celle où elle a été mise en évidence.

50. *Erodium cicutarium* subsp. *ontigolanum* Guittonneau, subsp. nova.

Rostrum 24-28 mm. Mericarpia 4-4.5 mm longa; foveola inferne plica parvula (haud sulco infrafoveolario) praedita. Petala rosea pallida. Pollen minus quam in *E. cicutario*,  $45 \pm 3\mu$  diam. Numerus chromosomatum  $2n = 20$ .

Typus: pelouses sablonneuses près de la lagune d'Ontigola (Aranjuez, Espagne), Guittonneau 65041102 (hb gén., P).

Diffère de l'*E. cicutarium* subsp. *cutarium* ( $4n = 40$ ) de la même station par ses fruits à rostres plus petits (24-28 mm et non 30-35 mm) et à méricarpes un peu plus courts (4-4.5 mm au lieu de 4.5-5 mm) dépourvus de sillon infrafovéolaire, bordés seulement d'un pli; ses pétales roses très pâle (et non rouge) et son pollen plus petit ( $45 \pm 3\mu$  et non  $58 \pm 5\mu$  de diamètre); enfin c'est un cytotype diploïde à  $2n = 20$ .

Cette nouvelle sous-espèce diploïde qui se rencontre parmi les populations tétraploïdes (*E. cicutarium* subsp. *cutarium*) et hexaploïde (*E. praecox*) nous permet d'entrevoir la filiation de ces dernières et des travaux complémentaires essaieront de la préciser. La lagune d'Ontigola est l'une des rares stations, la seule connue actuellement, où les polyploïdes n'ont pas éliminé les lignées parentales présumées.

51. *Erodium microphyllum* Pomel, Nouv. Mat. Fl. Atl. 2: 339. 1874, **stat. nov.**  
(Typus: "Sables sahariens: Arbaouat ksar et Maïa" Pomel, hb Maire, MPU).  
= *E. cicutarium* p.p.

Fruits à rostres de 25-30 mm; fovéoles églanulées et sans sillon infrafovéolaire mais avec un petit pli; arête à 7-9 tours de spire. Folioles pennatiséquées. Pétales blancs ou à peine rosés. Staminodes glabres, filets des étamines hirsutes, pollen jaune. Stigmates à peine rosés.  $2n = 20$ .

*Habitat*: sables steppiques ou subsahariens. Algérie: Dj. Amour (Aflou), Laghouat, Ghardaia. Tunisie: Dj. Chambi, Thelepte.

*Interprétations*: cette espèce est diploïde dans les populations du sud tunisien. Nous n'avons pas pu contrôler les populations algériennes et il sera nécessaire de le faire, mais les caractères morphologiques cités ci-dessus permettent d'émettre l'hypothèse de leur diploïdie. Plus au nord il est possible que ces populations deviennent tétraploïdes: une population du sommet du Dj. Bargou à  $2n = 40$ , diffère de l'*E. microphyllum* par les méricarpes plus gros, les pétales rouges et une pilosité plus dense.

52. *Erodium aethiopicum* (Lam.) Brumh. & Thell. in Thell., Fl. Adv. Montp.: 352. 1912; quoad comb. tantum, excl. specim. citat. & syn. *E. jacquiniano*; errore "(Lam) Guittonneau", Bull. Soc. Bot. France 110: 48. 1963  $\equiv$  *Geranium aethiopicum* Lam. Encycl. Meth. Bot. 2: 662, 14 avril 1788 (antidaté 1786) (Typus: "dans les sables aux environs de la Calle, échantillon appartenant à M. l'abbé Poiret" ex hb Moquin-Tandon, hb Afr., P).  
= *Geranium bipinnatum* Cav., Dissert. 5: 273, tab. 126, 26 juillet 1788; *G. numidicum* Poiret, Voy. Barb. 2: 201. 1789; *G. cicutarium* A. *bipinnatum* Desf., Fl. Atl. 2: 106. 1798; *Erodium bipinnatum* (Cav.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 628. 1800; *E. cicutarium*  $\beta$  *bipinnatum* DC., Prodr. syst. 1: 647. 1824; *E. cicutarium* f. *E. bipinnatum* Rouy, Fl. Fr. 4: 110. 1897 (excl. var. *maruccii* et *sabulicola*); *E. cicutarium* subsp. *bipinnatum* (Cav.) Tourlet, Cat. Pl. Indre et Loire: 103. 1908, et Webb & Chater, Fl. Europ. 2: 203. 1968 (excl. syn. *E. staphylinum* et *E. sabulicola*).

Méricarpes dépourvus de sillon infrafovéolaire à lunules concolores peu visibles et à fovéoles églanulées peu profondes. Folioles pennatiséquées à lobes ultimes souvent obtus. Inflorescences pauciflores (2-6). Sépales couverts de poils blancs subulés et à mucron court. Pétales rose-rouge.  $2n = 40$ . Deux sous-espèces:

- a) subsp. *aethiopicum*: rostres 40-55 mm, arête à 12-16 tours de spire.  
b) subsp. *pilosum* (Thuill.) Guittonneau, **comb. nova**  $\equiv$  *G. pilosum* Thuill., Fl. env. Paris: 346. 1799, rostres plus courts: 30-35 mm, arêtes à 8-10 tours de spire.

*Habitat*: thérophyte psammophile des dunes fixées (clairières des pinèdes). Le subsp. *aethiopicum* est localisé sur le littoral nord-africain (Forêt de la Mamora, Maroc; près de Tabarka, Tunisie; et à la Calle, Algérie). Le subsp. *pilosum* est localisé sur la côte atlantique entre le sud de l'Espagne et la Bretagne: Espagne, Punta Umbria; Portugal, Leiria et Viano de Castello; Vendée, L'Aiguillon. Il a été

introduit dans les régions de l'intérieur: forêt de Fontainebleau (Thuillier); à Maisse (S. et O.) *sub-E. lucidum* Luizet; près d'Arando de Duero (Burgos), etc.

*Interprétations:* l'interstérilité de ce taxon et les caractères morphologiques nous ont amené à le considérer comme une espèce distincte de l'*E. cicutarium*.

La validation de l'*E. aethiopicum* a fait l'objet de plusieurs mises au point de notre part (Guittonneau 1963a, 1963b, 1965b, 1966a). Nous avons pu établir que la description du *G. aethiopicum* était identique à celle du *G. bipinnatum* Cav. et que cette dernière avait été publiée quelques mois après. Avant nos travaux, ces deux diagnoses servaient de basionymes à deux espèces différentes: l'*E. bipinnatum* et l'*E. aethiopicum*.

En se basant sur la petitesse des fruits donnée par Cavanilles, Sauvage (1961) a été amené à décrire l'*E. bipinnatum* var. *huguetii* de la forêt de la Mamora qui est semblable à la population de Tabarka (mis à part une très légère différence dans la coloration des pétales). Sauvage a très bien observé la forme hivernale très réduite qui n'évolue guère pendant les années sèches et qui est alors comparable au type de Lamarck.

L'*E. aethiopicum* de la côte de la péninsule ibérique et de la France présente des rostres beaucoup plus courts (30-35 mm) que ceux des populations nord-africaines (40-55 mm) et c'est probablement pour cette raison que les systématiciens ont assimilé les premières à la description de Cavanilles. Ne pouvant conserver l'*E. bipinnatum* en raison de sa synonymie, nous les rapportons au subsp. *pilosum* (Thuillier) en y incluant l'*E. lucidum* de Luizet qui n'est qu'une forme glabrescente et peut-être stationnelle. Certaines populations, comme celle des clairières des pinèdes près d'Arando de Duero (Burgos) bien qu'elles présentent des cotylédons à quatre lobes et non trois, peuvent être également incorporés dans cette sous-espèce. Cette population espagnole avait été interprétée par Boissier & Reuter (1852) comme *E. jacquinianum*.

53. *Erodium moschatum* (L.) L'Hér. in Aiton, Hort. Kew. 2: 414. 1789  $\equiv$  *Geranium moschatum* L., Syst. Nat. 2: 1143. 1759.

Rostres 25-40 mm; méricarpes avec un sillon infrafovéolaire très large et glanduleux à glandes capitées sessiles, arête à 5-8 tours de spire. Plante très glanduleuse; folioles peu divisées. Pétales concolores, roses. Filets des étamines bidentés au quart inférieur. Cotylédons pennatiséqués.  $2n = 20$ .

*Habitat:* CC. Thérophyte argilophile et rudérale de toute la région méditerranéenne où elle exclut en général l'*E. cicutarium* s.l.

*Interprétations:* l'*E. moschatum* est un taxon isolé génétiquement des espèces voisines. Ses variations morphologiques sont faibles, une forme *cicutarioides* Litard. (1935) est certainement une écomorphose qui ne représente qu'un état au cours de la végétation en fonction des conditions écologiques.

54. *Erodium touchyanum* Delile in Godron, Fl. Juv.: 15. 1853, **stat. nov.** (Typus: "juin 1839, Del." hb gen., MPU).

= *E. praecox* auct. p.p.; *E. muliebre* Durieu in Battandier, Fl. Alg. 2: 128. 1888, nomen nudum; *E. redolens* Durieu, id., nomen nudum; *E. moschatum* subsp.

*deserti* Eig, Beih. z. Bot. Central. 50: 232, 1932; *E. deserti* (Eig) Eig, Palest. Journ. Bot. Ser. 1/3: 311. 1939.

Rostres 35-45 mm, méricarpes présentant un sillon infrafovéolaire très large, sillon et fovéole glanduleux à glandes subsessiles; arête jaune portant dès la base de longues fibres enchevêtrées et à 8-10 tours de spire. Cinq pétales maculés, principalement les deux supérieurs, macules violacées à contour hexagonal. Cotylédons pennatiséqués, folioles dentées à pennatiséquées. Sépales à nervures anastomosées. Staminodes hirsutes et ciliés. Filets des étamines bidentés au quart inférieur et hirsutes. Pollen orangé ( $57 \pm 2\mu$ ).  $2n = 20$ .

*Habitat*: thérophyte des régions saharo-sindiennes du Maroc à l'Irak. Maroc: vallée du Dadès (Zaffran), Tizi-n-Tiniffit (Mathez). Algérie Dj. Aïssa près d'Aïn Sefra, Bou-Saada (Durieu de Maisonneuve) *sub-E. muliebre*. Libye: *sub-E. praecox*, Maire & Weiller n° 1688, échantillon en mauvais état. Syrie: hb Bonaparte, *sub-E. cicutarium* Muschler. Israël: Negueb, désert de Judée, Basse vallée du Jourdain. Jordanie, *sub-E. deserti* Eig. Irak: "désert 35 km W of Rutba, 800 m, Rechinger 9914, 1957" *sub-E. deserti*. Iran: "Djaroun, Bibi Nour, 1000 m et Lar. Mansourabad 900 m, Pasquier" selon Dubuis & Faurel (1964) *sub-E. praecox*.

*Interprétations*: reconnu par Delile, l'*E. touchyanum* a souvent été confondu avec l'*E. stellatum*, surtout dans l'herbier Godron où les deux espèces sont représentées sur la même planche: lorsque les conditions écologiques sont favorables, la plante prend un port plus exubérant et les fleurs en particulier sont beaucoup plus grandes que ne l'indique Godron (l.c.) dans la diagnose et il a eu tendance alors à les interpréter comme *E. stellatum*.

Durieu De Maisonneuve a récolté cette espèce dans la région de Bou-Saada (Algérie) mais il ne l'a jamais décrite; il l'avait d'abord dénommée *E. muliebre* ("E. effeminé") en raison du parfum que dégagent les fleurs, puis *E. redolens*, très musqué, ajoute-t-il. Les fruits des exsiccata nous ont permis de l'identifier avec les populations marocaines que nous avons en culture.

Cette espèce a été redécrite par Eig (l.c.) sous le nom d'*E. deserti*. Nous avons pu l'identifier à l'*E. touchyanum* par les fruits récoltés par Rechinger que nous a adressés Davis: les longues fibres de l'arête, les cotylédons pennatiséqués et la fovéole avec un sillon glanduleux sont des caractères qui permettent de reconnaître immédiatement l'*E. touchyanum*.

**55. *Erodium stellatum*** Delile, Ind. Sem. Hort. Monsp. 1838: 6, tab., 1839, **stat. nov.** (Typus: "P. J., mai 1827, Touchy" hb gen., MPU).

= *E. ambiguum* Pomel, Nouv. Mat. Fl. Atl. 2: 338. 1874; *E. cicutarium* subsp. *bicolor* Murb., Contr. conn. Fl. Maroc. 2: 3. 1923; *E. praecox* var. *bicolor* (Murb.) Maire, Cat. Pl. Maroc 2: 443. 1932.

Fruits à rostres de 30-45 mm; méricarpes à sillon infrafovéolaire et fovéoles glanduleux, arête brune pourvue de quelques fibres de longueur inégale et à 8-10 tours de spire. Cotylédons triséqués; folioles 2-3 pennatiséquées. Pétales = 2-3S, les supérieurs guttés sur près de la moitié de leur longueur et à macules à contour arrondi. Staminodes ciliés et hirsutes; filets des étamines bidentés, pollen orangé ( $64 \pm 3\mu$ ).  $2n = 20$ .



*Habitat*: thérophyte algéro-marocaine, essentiellement sur le plateau marocain. Elle semble limitée au sud par le Haut-Atlas, à l'est elle atteint la partie occidentale de l'Algérie (Gharouban). Son aire est probablement plus étendue; elle est à rechercher au Moyen-Orient. Elle est souvent confondue soit avec l'*E. cicutarium* soit avec l'*E. primulaceum*.

*Interprétations*: cette espèce est génétiquement très proche de l'*E. touchyanum* puisque nous avons pu obtenir des hybrides fertiles. Mais les caractères morphologiques et écologiques nous ont incité à les séparer. L'interfertilité met en évidence de nombreuses formes intermédiaires au cours de la F<sub>2</sub>, formes que l'on observe dans la nature et qui correspondent à un degré plus ou moins grand d'introggression entre les deux espèces à la limite des aires de répartitions. L'étude de l'importance de cette introggression reste à faire. Mais, d'ores et déjà, le var. *transatlanticum* Maire de la région du Sous et des Haha, apparaît comme semblable à un mutant à pétales concolores obtenu en F<sub>2</sub> et qui possède les arêtes du type *stellatum*.

56. *Erodium primulaceum* Welw. in Lange, Ind. Sem. Hort. Haun. 1855 ex Linnaea 28: 359. 1856 (Typus: "propre Oligiponem IV.1851. n° 85 Welwitch" hb gen., P).

= *E. maculatum* Salz., nomen nudum, in Presl, Bot. Bemerk.: 26. 1844; non *E. atomarium* Del. ex Godr., Fl. Juv.: 15. 1853; *E. praecox* auct. p.p., non (Cav.) Willd.; *E. cicutarium* var. *maculatum* (Salzm.) Ball, nomen nudum, Journ. Linn. Soc. 16: 385. 1878; *E. primulaceum* (Welw.) Lange, excl. var.  $\beta$  p.p., in Willk. & Lange, Prod. Fl. Hisp. 3: 536. 1880; *E. praecox* var. *jahandiezii* Maire, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 20: 18. 1929.

Rostres 25-25 mm. Méricarpes à fovéoles et sillon infrafovéolaire non glanduleux, arête dépourvue de fibres sur les deux ou trois premiers tours de spire, paroi du méricarpe à lunules concolores. Cotylédons trilobés. Folioles dentées à pennatifidées. Sépales à nervures non anastomosées. Deux pétales supérieurs plurimaculés. Staminodes glabres; filets des étamines bidentés au tiers inférieur et hirsutes, pollen jaune ( $66 \pm 5\mu$ ). Stigmates violacés.  $2n = 20$ .

*Habitat*: thérophyte des sols argileux et argilo-calcaires de l'Andalousie et du nord du Maroc. La Sierra Segura constitue l'une de ses limites orientales. A l'ouest, elle atteint le Portugal et remonte plus vers le nord: Sierra Estrella et Figueira de Castello Rodrigo. Au Maroc, elle ne dépasse guère vers le sud, la région de Rabat et de Taza. C'est donc une espèce argilophile des régions intérieures de la partie la plus occidentale du bassin méditerranéen.

*Interprétations*: l'*E. primulaceum* est une espèce génétiquement isolée des espèces voisines: *E. praecox*, *E. cicutarium*, *E. aethiopicum*, *E. stellatum*, etc., et les caractères morphologiques nous ont permis de l'élever au rang d'espèce.

Delile est certainement le premier à avoir récolté cette espèce et il la dénomma *E. atomarium* (cf. hb Godron in hb général Montpellier: "p.j. avril 1827"), mais elle ne fut décrite qu'en 1853 par Godron (l.c.). Entre temps, Salzmann la récolte dans la région de Tanger et propose le binôme d'*E. maculatum* sans le décrire. Par ailleurs, à Montpellier, à partir de 1841, certains exsiccata de l'*E. touchyanum* sont dénommés *E. atomarium* (ex.: "H.M. 1841 ex portu juvenalis" in hb général Muséum Paris, *sub-E. cicutarium*) et ce sont ces derniers qui ont servi de base

pour la description de Godron, comme le montre les caractères de “foveis geminis glandulosis”, “cotylédones pinnatifidae” et “Folia... pinnatisecta, segmentis ovalibus pinnatifidis, lobulis inciso-dentatis”. En conséquence, nous ne pouvons retenir l'*E. atomarium* qui est en fait un “nomen confusum”. C'est la raison pour laquelle nous donnons la priorité à Welwitch.

L'*E. primulaceum* a un développement qui est fonction de l'écologie et du sol. En plaine, dans les sols argileux profonds, il prend un développement assez grand avec de nombreuses tiges à port étalé. En altitude, il se rencontre principalement dans les petites dépressions des sols calcaires ou dolomitiques, son développement alors se limite bien souvent à une seule tige dressée. Cet état stationnel a été décrit comme variété (*E. cicutarium*  $\beta$  *pusillum* Kunze, Flora 29: 746. 1846; *E. primulaceum*  $\beta$  *pumillum* Willk. & Lange, l.c.) qui n'a aucune valeur systématique.

Presl (l.c.), Willkomm & Lange (l.c.), Pau (1921), Maire (l.c.), ainsi que tous les botanistes nord-africains contemporains ont assimilé l'*E. primulaceum* à l'*E. praecox* (Cav.) Willd. Le premier constate que l'*E. maculatum* n'est que l'*E. cicutarium*  $\alpha$  *praecox* (*G. praecox* Cav.). Les seconds incluent le *G. praecox* dans leur variété *pumillum* et le troisième ne fit que redonner la priorité au taxon de Cavanilles. Nous avons déjà montré que nous étions en présence de deux espèces différentes (Guittonneau 1966a). En plus des caractères morphologiques, le nombre chromosomique est très différent: l'*E. primulaceum* est diploïde tandis que l'*E. praecox* est hexaploïde. Enfin leur interstérilité nous conduit à penser que leur parenté est assez éloignée.

57. *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér., in Aiton, Hort. Kew. 2: 414. 1789  $\equiv$  *Geranium cicutarium* L., Sp. Pl. 2: 680. 1753.

= *G. chaerophyllum* Cav., Diss. 4: 226, tab. 95, fig. 1. 1787; *G. pimpinellifolium* Wither., Bot. arrang. 2: 724. 1787; *E. pimpinellifolium* (Wither.) Sibthorp., Fl. oxon.: 211. 1794; *E. chaerophyllum* (Cav.) Steud., Nom. Bot.: 314. 1821. non (Cav.) Cosson, Notes crit. 2: 32. 1849! etc.

Dans cette espèce, nous regroupons toutes les populations de nature tétraploïde et qui présentent un sillon infrafovéolaire; fovéole et sillon étant églandulés. Bien que nous ayons sorti de nombreuses espèces groupées sous ce binôme, il n'en reste pas moins que notre *E. cicutarium* sensu stricto doit recouvrir encore plusieurs espèces. La diversité morphologique est assez grande et les unités sont soumises à l'introggression, et sans étude de la variation dans les différentes populations, il nous est impossible de séparer d'une façon précise les éléments de cette grande espèce.

58. *Erodium tocranum* Guittonneau & Le Houérou, Bull. Soc. Bot. France 115: 596. 1968 (Typus: “Cyrenaïque, sommet de la falaise entre Tocra et Barce (Aguba el Bakkor), dans un champ de blé à 100 m en arrière de la falaise. Le Houérou 23046406.” hb Afr., P).

Rostres 40-60 mm; méricarpes de 5-6 mm à fovéole glabre et présentant un sillon étroit. Pétales concolores, roses. Staminodes et filets des étamines glabres, pollen jaune ( $52 \pm 5\mu$ ). Stigmates vert-jaunâtre.  $2n = 60$ .



*Habitat*: thérophYTE connue actuellement que d'un seul relevé, d'une association dérivant de l'association à *Quercus calliprinos* et *Arbutus Pavarii*, sur sol limoneux rouge (terra rossa), peu profond (30-100 cm) reposant sur le karst.

L'*E. tocranum* doit être beaucoup plus répandu en Libye, il a pu être disséminé par les semences ou par les troupeaux. C'est donc une espèce à rechercher avant de délimiter son aire.

*Interprétations*: l'*E. tocranum* a probablement une origine hybridogène relativement récente entre un taxon diploïde et un autre tétraploïde, la fertilité étant assurée par le doublement du nombre chromosomique. Actuellement, une seule espèce hexaploïde est connue dans ce groupe: l'*E. danicum* (Larsen 1958), nous en avons mis une autre en évidence en Espagne: l'*E. praecox*; cette liste n'est pas exhaustive et par les prospections systématiques, il serait possible d'en découvrir d'autres. Ces hexaploïdes ont des origines différentes comme nous le prouve l'hybride stérile réalisé entre l'*E. tocranum* et l'*E. praecox*; il n'est donc pas possible de les réunir dans la même espèce.

59. *Erodium praecox* (Cav.) Willd., Sp. Pl. 3/1: 631. 1800, **stat. nov.**  $\equiv$  *Geranium praecox* Cav., Diss. 5: 272, tab. 126, fig. 2. 1788 (Typus: "Aranjuez, mar de Ontigola, Cavanillès", hb Cavanilles, MA).  
= *E. cicutarium*  $\alpha$  *praecox* DC., Prodr. 1: 646. 1824.

Rostres 30-40 mm; méricarpes 4-5 mm à sillon infrafovéolaire étroit et à arête fibreuse dès la base. Tiges courtes (0-10 cm). Pétales = 2S, rouges, obovales et souvent bimaculés sur les pétales supérieurs. Staminodes glabres, filets des étamines hirsutes. Stigmates pourpres.  $2n = 60$ .

*Habitat*: thérophYTE hexaploïde limitée en l'état actuel de nos connaissances aux dunes autour de la lagune d'Ontigola près d'Aranjuez.

*Interprétations*: nous avons interprété ce taxon tout d'abord comme une variété de l'*E. praecox*, de nature tétraploïde (Guittonneau 1966a). A cette époque, nous cherchions à différencier l'*E. praecox* de l'*E. primulaceum* et de l'*E. stellatum*, que la plupart des systématiciens contemporains regroupaient dans la même espèce. Nous avons récolté de nombreux échantillons. Certains comptages nous avaient donné 60 chromosomes, mais n'ayant pas d'excellentes plaques métaphasiques, nous avons pensé à un début de polysomatie. Par la suite, de nouvelles vérifications nous ont permis de mettre en évidence ces plaques hexaploïdes. Parmi les plantes à grands pétales, il semble qu'il y en ait à 40 et 60 chromosomes. Dans la même localité, des populations à pétales petits et à peine rosés se sont révélées de nature diploïde ( $n^o$  50). Autrement dit dans la même localité, nous avons des populations à  $2n = 20, 40$  et  $60$ . Les premières sont probablement à l'origine de l'*E. praecox* par hybridation suivie d'un doublement chromosomique. Cette espèce hexaploïde décrite il y a près de deux siècles, se maintient donc avec les parents présumés. Nous allons entreprendre de nouvelles expériences afin de préciser l'origine exacte de ce taxon, et nous espérons retourner sur le terrain afin de comparer les interactions entre les différents cytotypes.

60. *Erodium cicutarium* subsp. *dunense* Andreas, Nederl. Kruidk. Arch. 54: 198. 1947.  
= *E. ballii* Jord., Pug. Pl. Nov.: 43. 1852.

Rostres 22-28 mm, méricarpes 5-6 mm à fovéoles églanulées et bordées inférieurement par un petit sillon, arête fibreuse à 5-8 tours de spire.  $2n = 40$ .

*Habitat*: thérophyte des dunes de l'Atlantique, des Landes (France) jusqu'au Danemark et à l'Ecosse.

*Interprétations*: nous avons récolté cette sous-espèce au Nez-de-Jobourg (Manche) et la caryologie nous a permis de découvrir des figures polysomatiques (Guittonneau 1965a): mais nous l'avons simplement rapportée à l'*E. cicutarium*. Depuis nous nous sommes rendus compte que cette population correspondait au subsp. *dunense* d'Andreas et plus récemment à l'*E. ballii* de Jordan. Ultérieurement, nous essaierons de préciser son rang taxonomique. Elle semble remplacer l'*E. aethiopicum* subsp. *pilosum* dans les dunes de l'Atlantique nord.

61. *Erodium salzmännii* Delile, Ind. Sem. Hort. Monsp. 1838: 6. 1839 (Typus: hort. monsp., mai 1839" Godron, hb gen., MPU).

= *E. hirtum* Jacq., Eclog. 1: 85, tab. 58 & access. 1, 1811; non (Forsk.) Willd! *E. cicutarium*  $\gamma$  *hirtum* Moris, Fl. Sardoia, 1: 342. 1837; *E. jacquinianum* F. M. & A. Lall., Ind. sem. Hort. Petrop., suppl., déc. 1843 in Linnea 18: 209. 1844; *E. viscosum* Salzm. in Presl, Bot. Bemerk.: 26. 1844, nomen nudum; *E. staphylinum* Bertol., Fl. Ital. 7: 185. 1847, excl. syn  $\beta$ ; *E. tenuisectum* Gren. & Godr. Fl. Fr. 1: 311. 1848; *E. chaerophyllum* Coss., Notes pl. crit. Esp. 2: 32. 1849, non Cav.! *E. malacitanum* Amo, Fl. Fanérog. Iber. 6: 65. 1878; *E. aethiopicum* (Lam.) Brumh. & Thell., Mém. Soc. Sc. Nat. & Math. Cherbourg 38: 352. 1912; non *Geranium aethiopicum* Lam., quoad speciminis tantum; *E. cicutarium* subsp. *aethiopicum* (Lam.) R. Litard., Prodr. Fl. Corse 2/2: 1935; *E. cicutarium* subsp. *jacquinianum* (F. & al.) Briquet in Webb & Chater, Fl. Europ. 2: 203. 1968; *E. salzmännii* Del., in Guittonneau, Bull. Soc. bot. France 115: 565. 1968.

Rostres 40-70 mm, méricarpes à fovéoles églanulées et à sillon infrafovéolaire, arête à 10-15 tours de spire dont les premiers sont dépourvus de fibres. Péricarpe des méricarpes portant des lunules noires sur fond orangé. Plante glanduleuse surtout aux extrémités. Port souvent érigé. Cotylédons pennatiséqués. Folioles 2-3-pennatiséquées. Pétales concolores, blancs ou rosés, dépassant peu le calice. Staminodes légèrement hirsutes, filets des étamines hirsutes et souvent bidentés, pollen jaune ( $56 \pm 3\mu$ ).  $2n = 20$ .

*Habitat*: thérophyte psammophile des régions littorales ou sublittorales du bassin méditerranéen. Elle se présente sous forme de populations assez denses mais éloignées les unes des autres. Sa limite orientale se situe actuellement aux îles cyrno-sarde; néanmoins, elle pourrait s'étendre beaucoup plus à l'est: un exsiccatum a été récolté en Egypte par Desvaux (*sub-E. hirtum*) le 19 mars 1907 (hb Bonaparte, LY). Dernièrement (Guittonneau 1968), nous avons pu reporter sa limite occidentale aux îles Canaries (Lanzarote).

Son importance phytosociologique dans les associations des dunes fixées, semble avoir été sous-estimée et jusqu'à présent, elle a été considérée (*sub-E. aethiopicum*) comme compagne de l'association à *Lotus creticus* et *Echium confusum* par Chevassut (1956).

*Interprétations*: les caractères morphologiques, caryologiques, génétiques et écologiques de certaines populations rapportées à l'*E. cicutarium* s.l., nous ont amené

à les considérer comme une espèce: l'*E. salzmannii*. Nous sommes arrivés à cette conclusion en comparant plusieurs populations en culture et en examinant les exsiccata. Sa nomenclature était d'une complexité extrême et au cours de nos travaux, nous avons été amené à changer son nom. Elle était connue auparavant sous le binôme d'*E. aethiopicum* et nous l'avions rapportée tout d'abord à l'*E. jacquinianum* (Guittonneau 1963a, 1963b) puis à l'*E. salzmannii* (Guittonneau 1968).

62. *Erodium cicutarium* var. *arenarium* (Jord.) Rouy, Fl. Fr. 4: 110. 1897  $\equiv$  *E. arenarium* Jord., Pug. Pl. Nov.: 44. 1852.

*Habitat*: thérophYTE tétraploïde ( $2n = 40$ ) des dunes du littoral et régions sublittorales du nord de la méditerranée, depuis Argelès (Pyrénées-Orientales) jusqu'au delta du Rhône et à la région d'Hyères; Corse et probablement Italie.

63. *Erodium danicum* Larsen, Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 23: 14. 1958.

*Habitat*: thérophYTE hexaploïde ( $2n = 60$ ) des dunes du Danemark: Fredeikshavn, N. Jutland; Vaalse Vesterskov, Falster; Vesterø, Sigvej, Laesø (Larsen).

3.2.3.2. *Erodium* subsect. **Romana** Brumh., Mon. Übers. Erod.: 56. 1905 et Knuth, Pflanz. 4/129: 284. 1912 (fig. 13, 14; pl. III, VI).

- |     |   |                           |
|-----|---|---------------------------|
| 1a. | Méricarpes sans sillon infrafovéolaire ou avec seulement une ébauche de pli . . . . .   | 5                         |
| 1b. | Méricarpes présentant un sillon infrafovéolaire égal à la demi-fovéole . . . . .  | 2                         |
| 2a. | Fovéoles glanduleuses. Pétales maculés (série de l' <i>E. sebaceum</i> ) . . . . .  | 4                         |
| 2b. | Fovéoles é glandulées. Pétales concolores (série de l' <i>E. acaule</i> ) . . . . .   | 3                         |
| 3a. | Folioles dentées à pennatifides. Port étalé en rosettes. Bractées soudées et hirsutes. Rostres 35-40 mm; méricarpes 5-6 mm, arête à 7-8 tours de spire . . . . .    | 64. <i>E. acaule</i>      |
| 3b. | Folioles pennatiséquées. Port érigé dressé. Bractées libres et glabres. Rostres 30-35 mm; méricarpes 7-8 mm, arête à 5-6 tours de spire. Racine tubéreuse . . . . . | 65. <i>E. masguindali</i> |
| 4a. | Rostres 30-40 mm. Tiges sub-nulles. Folioles pennatiséquées. Pétales étroitement obovales, les deux supérieurs guttés de brun-rouge . . . . .                       | 66. <i>E. sebaceum</i>    |
| 4b. | Rostres 45-60 mm. Tiges (0-20 cm). Folioles dentées à pennatiséquées. Pétales grands obovales, tous guttés à macules plus grandes sur les deux supérieurs . . . . . | 67. <i>E. mouretii</i>    |
| 5a. | Fovéoles glanduleuses. Plantes des rochers calcaires . . . . .  | 9                         |
| 5b. | Fovéoles é glandulées. Plantes des rochers siliceux . . . . .   | 6                         |

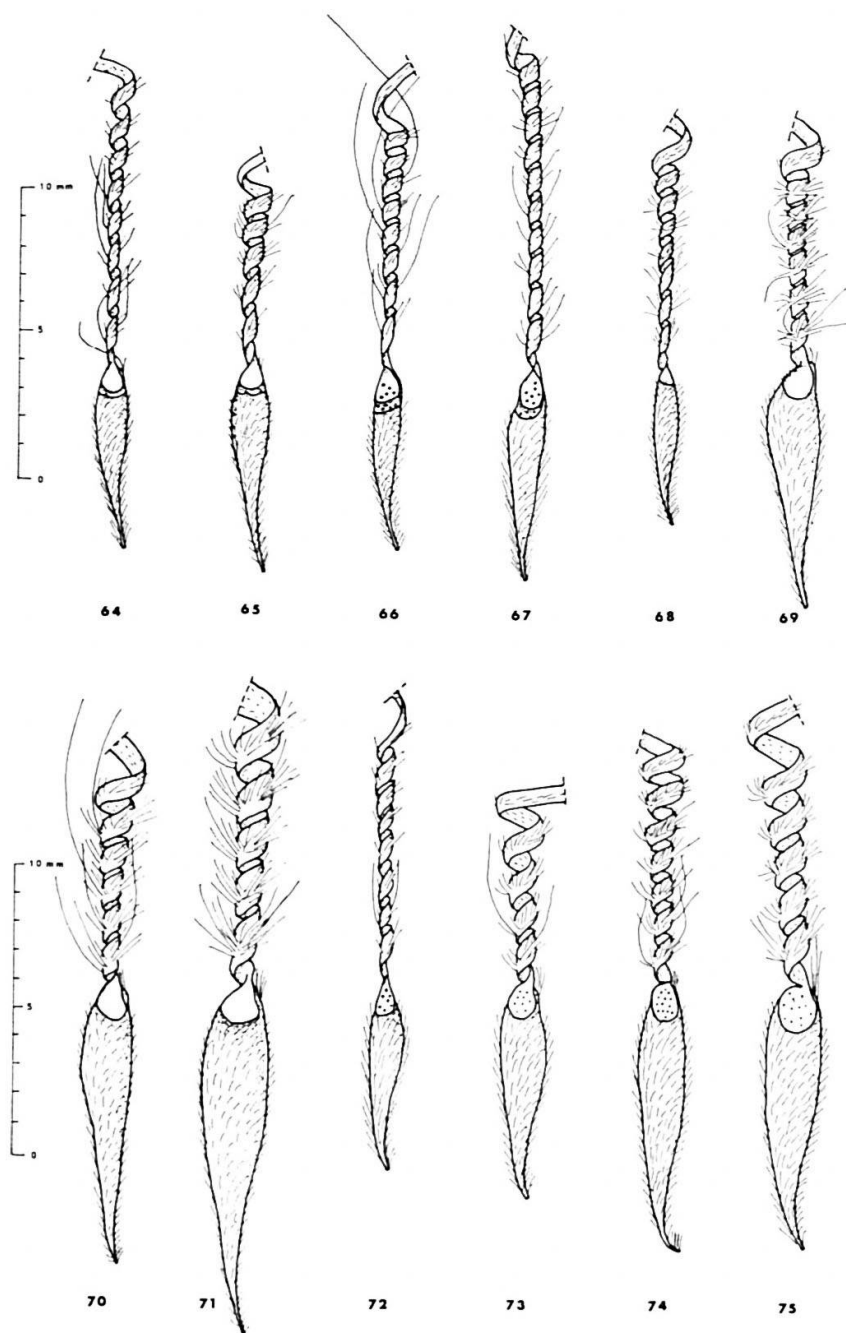


Fig. 13. — Méricarpes de la sous-section *Romana*:  
 64. *E. acaule*; 65. *E. masguindali*; 66. *E. sebaceum*; 67. *E. mouretii*; 68. *E. rupicola*; 69. *E. carvifolium*; 70. *E. castellanum*; 71. *E. manescavi*; 72. *E. tordylioides*; 73. *E. paui*; 74. *E. daucoides*; 75. *E. cazorlanum*.

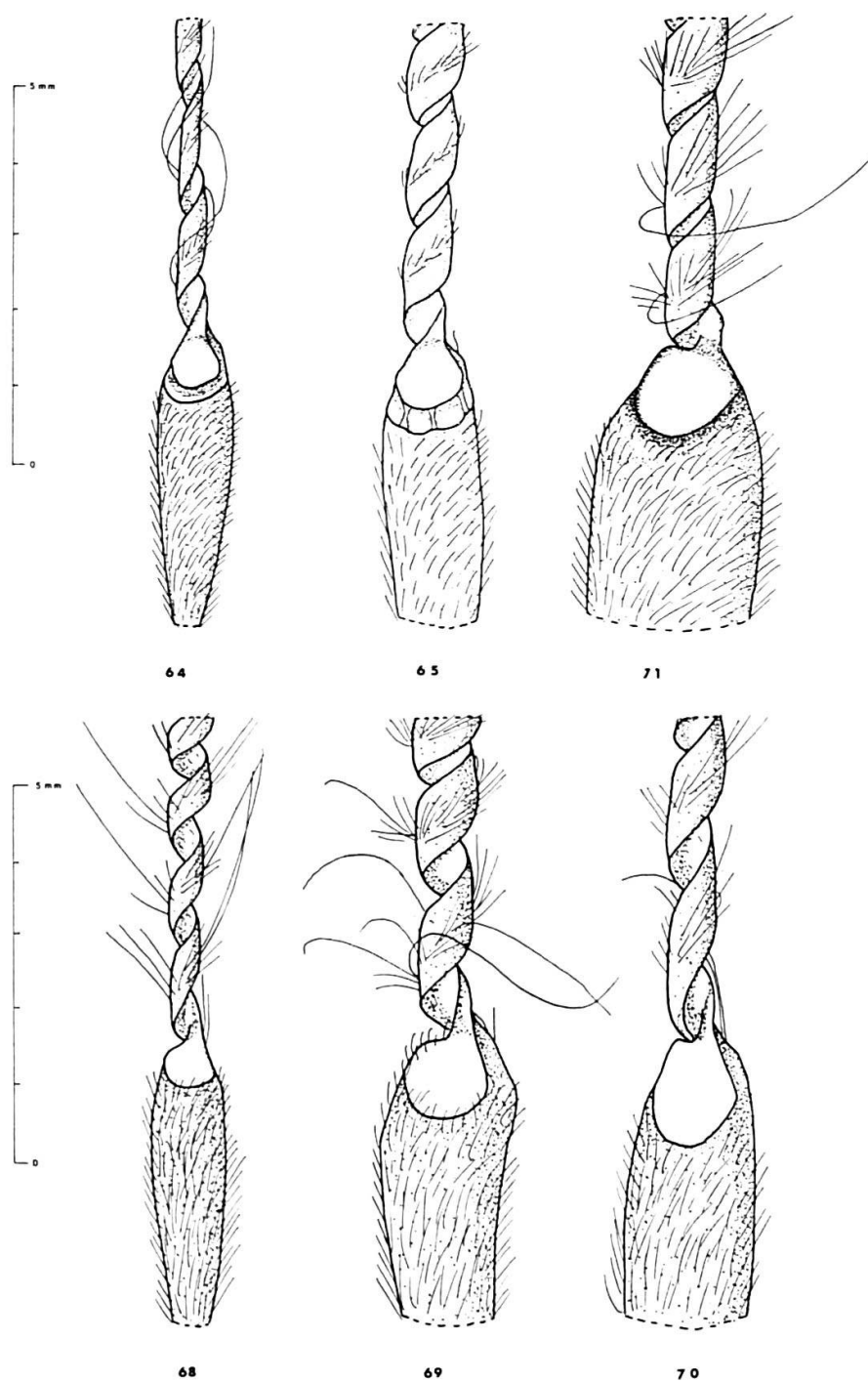


Fig. 14. — Méricarpes (régions fovéolaires) de la sous-section *Romana*:  
 64. *E. acaule*; 65. *E. masguindali*; 68. *E. rupicola*; 69. *E. carvifolium*; 70. *E. castellanum*;  
 71. *E. manescavi*.

- 6a. Rostres supérieurs à 30 mm. Méricarpes 8-12 mm. Pétales rouges, les deux supérieurs fortement maculés (série de l'*E. carvifolium*) . . . . . 7
- 6b. Rostres 25-30 mm. Pétales blanc-rosé, les deux supérieurs ponctués de noir au niveau des nervures. Méricarpes 5-6 mm à petites fovéoles. Plante très glanduleuse et à forte odeur de musc . . . . . 68. *E. rupicola*
- 7a. Rostres 40-60 mm. Bractées grandes soudées en deux lames. Folioles à incisions peu profondes . . . . . 8
- 7b. Rostres 30-40 mm. Bractées petites (3-4 mm) soudées seulement à la base. Folioles découpées en lanières étroites. Méricarpes 8-10 mm à fovéoles circulaires et ciliées sur le bord externe . . . 69. *E. carvifolium*
- 8a. Rostres 40-50 mm. Méricarpes 8-10 mm à fovéoles prolongées extérieurement par une crête glabre. Bractées vertes (5-6 mm)  
70. *E. castellanum*
- 8b. Rostres 40-60 mm. Méricarpes 10-12 mm, fovéoles bordées inférieurement par un petit pli. Bractées très grandes (10-15 mm), vertes  
71. *E. manescavi*
- 9a. Folioles petites (1-1.5 cm) à divisions obtuses. Pétales blancs ou à peine rosés, les deux supérieurs guttés à macules réticulées. Arête à 4-5 tours de spire (série de l'*E. daucoïdes*) . . . . . 10
- Folioles grandes, à divisions aiguës. Pétales roses, maculés. Méricarpes 5-6 mm, arête à 7-8 tours de spire . . . . . 72. *E. tordylioides*
- 10a. Folioles plus ou moins divisées . . . . . 11
- 10b. Folioles très entières . . . . . 76. *E. astragaloides*
- 11a. Méricarpes 7-9 mm . . . . . 12
- 11b. Méricarpes 5-6 mm. Rostres 25-30 mm. Folioles obovales. Pétales largement obovales . . . . . 73. *E. paui*
- 12a. Méricarpes 7-8 mm. Rostres 25-30 mm. Folioles et pétales étroitement obovales . . . . . 74. *E. daucoïdes*
- 12b. Méricarpes 8-9 mm. Rostres 30-40 mm. Feuilles et pétales obovales  
75. *E. cazorlanum*

64. *Erodium acaule* (L.) Becherer & Thell., Feddes Repert. 25: 215. 1928  $\equiv$  *Geranium acaule* L., Syst. Nat. 2: 1143. 1759 (juin).  
= *E. romanum* (Burm. f.) L'Hér., in Aiton, Hort. Kew. 2: 414. 1789  $\equiv$  *Geranium romanum* Burm. f., Spec. Geran.: 30. 1759 (août).

*Habitat*: lieux herbeux et bords des chemins de la région méditerranéenne. Caractéristique du Brachypodion phoenicoidis. Annuelle (vivace?) autogame tétraploïde ( $2n = 40$ ). Espèce très proche de l'*E. cicutarium* elle en diffère par ses tiges robustes et très courtes (0-10 cm), ses pétales grands obovales et ses rostres plus longs (30-40 mm). En culture expérimentale, elle se comporte comme une thérophyte.



65. *Erodium masguindali* Pau, Cavanillesia 2: 88. 1929.  
= *E. romanum* Ball., Journ. Linn. Soc. Lond. 16: 386. 1878, non (Burm. f.) L'Hér.

*Habitat*: hémicryptophyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique du Maroc septentrional: connue actuellement que des fentes des lapiaz du Jbel Dersa (altitude: 500 m) au nord de Tétouan. A rechercher dans le Rif.

66. *Erodium sebaceum* Delile, Ind. Sem. Hort. Monsp. 1838: 6 tab. 1839, et Yeo, Bailey, 83. 1970.  
= *E. vieillardii* Benoist, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 27: 111. 1921.

*Habitat*: hémicryptophyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique du plateau central marocain (Oulmès) et du Moyen Atlas (Azrou, Aguelmane Azigza) sur arènes granitiques, basaltes ou schistes.

*Interprétations*: la planche en couleurs de Delile et les nombreux exsiccata de l'herbier Godron, bien qu'incomplets, nous ont permis d'établir la synonymie entre l'*E. sebaceum* et l'*E. vieillardii*. Jusqu'à présent, le binôme de Delile était considéré comme un hybride hypothétique entre l'*E. cicutarium* et l'*E. romanum* par Thellung (1912: 357). Mais la fovéole glanduleuse et les pétales guttés de brun-rouge éliminent d'emblée cette hypothèse. Cette espèce fut introduite à Port Juvénal par les laines importées du Maroc au siècle dernier.

67. *Erodium mouretii* Pitard, Expl. Sc. Maroc. 1: 23. 1913, stat. nov.  
= *E. tordylioides* auct. maroc.: non (Desf.) L'Hér.!

*Habitat*: hémicryptophyte ou chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) du Maroc: fentes des rochers quartzitiques des Sokhrat du plateau marocain.

*Interprétations*: cette espèce est voisine de la précédente et elle n'en constitue peut-être qu'une sous-espèce. Les deux s'hybrident facilement et il est probable qu'il y ait des phénomènes d'introgression entre elles. Nos croisements ont montré que les deux étaient également proches de l'*E. touchyanum*.

L'*E. mouretii* a été assimilé à l'*E. tordylioides*. N'ayant pas cette dernière espèce en culture, nous n'avons pu les comparer. Mais les caractères morphologiques du fruit nous ont incité à les séparer: l'*E. tordylioides* ne possède pas le sillon infrafovéolaire très large de l'*E. mouretii*, il n'a qu'un simple pli sous la fovéole.

68. *Erodium rupicola* Boiss., Voy. Bot. Midi Esp. 2: 724. 1845 (Typus: G).

*Habitat*: annuelle ou bisannuelle allogame et diploïde ( $2n = 20$ ). Endémique de la région schisteuse de la Sierra Nevada (Espagne) entre le Vacarès et l'Alcazaba, dans les fissures des rochers verticaux entre 2000 et 2500 m d'altitude. Espèce caractéristique de l'association à *Centranthus angustifolius* subsp. *nevadensis* et *Sedum brevifolium*, appartenant à l'alliance Androsacion Vandellii. Cette association, selon Quézel (1953: 12), "prospère sur les rochers siliceux à toute

exposition à l'étage des xérophytes épineux et ça et là, sur les rochers exposés au midi de l'étage culminant".

69. *Erodium carvifolium* Boiss. & Reuter, Diagn. Pl. Nov. Hisp.: 9. 1842 (Typus: G).

*Habitat*: chamaephyte allogame diploïde ( $2n = 20$ ) endémique des clairières des pinèdes de la Sierra de Gredos (Espagne), vers 1350 m d'altitude.

70. *E. castellanum* (Pau) Guittonneau, **comb. nova**  $\equiv$  *E. romanum* var. *castellanum* Pau, Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. 206: 75. 1906; *E. carvifolium* subsp. *castellanum* (Pau) Guittonneau, Bull. Soc. Bot. France 114: 39. 1967.

*Habitat*: chamaephyte allogame tétraploïde ( $2n = 40$ ) ou hexaploïde ( $2n = 60$ ) endémique des pelouses sur schistes de la Sierra Urbion, Sierra del Moncayo, etc. (Espagne), entre 1400 et 1800 m d'altitude.

*Interprétations*: l'*E. castellanum* est génétiquement isolé de l'*E. carvifolium*, nous sommes amené à rectifier notre point de vue sur le rang taxonomique de ces populations tétraploïdes. Les caractères morphologiques appuient également cette hypothèse. Plus récemment, nous avons trouvé une forme hexaploïde ( $2n = 60$ ) dans la pinède de la face sud de la Sierra Urbion. Ce cytotype est actuellement à l'étude.

71. *Erodium manescavi* Cosson, Ann. Sci. Nat. Ser. 3/7: 205. 1847.  
= *E. longipes* Bubani, Fl. Pyr. 3: 321. 1901.

*Habitat*: chamaephyte allogame tétraploïde ( $2n = 40$ ) endémique des vallées de la face nord des Pyrénées-Occidentales entre Lourdes (vallée de Bathurguère) à Sainte-Engrâce dans les gorges d'Ujarre (cf. Vivant) et principalement dans la vallée d'Ossau, prairies de Bielle, col d'Arriule, Pic de Merdanson et Saint-Pé-de-Bigorre.

72. *Erodium tordylioides* (Desf.) L'Hér., Geraniol: 6. 1802  $\equiv$  *Geranium tordylioides* Desf., Fl. Atl. 2: 107. 1798 (Typus: G-DC).

*Habitat*: endémique algéro-marocaine des rochers calcaires, caractéristique de l'association à *Sarcocapnos crassifolia* et *E. tordylioides* des rochers en surplomb et dans les abris sous roche: Guertoufa (près de Tiaret), Djebel Beguirat (près de Bedeau), gorges d'El-Ourit (près de Tlemcen), Djebel Zalagh (près de Fès), Sefrou, etc., entre 900 et 1200 m d'altitude.

Selon Battandier (1914), la population de Guertoufa donne des tiges annuelles tandis que celle d'El Ourit est toujours subacaule.

Montserrat et Villar ont découvert en 1971 une nouvelle espèce: l'*E. gausenianum*, encore inédite, en Espagne au-dessus d'Ayerbe (Huesca) à 760 m d'altitude. Elle est vicariante de l'*E. tordylioides* et apporte une information biogéographique complémentaire sur les disjonctions ibéro-nord-africaines.

73. *Erodium pau* Sennen, Bol. Soc. Iber. Ci. Nat. 26: 83. 1927 (Typus: "Burgos: Pico de Union, crêtes des rochers 1100 m. 1918.16.VI. Leg. Hno Elias" Sennen n° 3341, hb Bonaparte, LY).

*Habitat*: chamaephyte allogame tétraploïde ( $2n = 40$ ) rupicole entre 1400 et 1800 m d'altitude, du centre nord et sud de l'Espagne: Sierra en Tobalina, Pico Humión (Burgos), Peña Redonda (Teruel) Padron de Bienservida près de Riopar (Albacète), Yelmo de Segura (Jaen).

*Interprétations*: Laínz (1969 et 1970) vient de montrer que Sennen a transformé le Pico de Union en Sierra de Urbion et il a retrouvé cette espèce dans la zone culminale du Pico Humión, au-dessus de Cubilla, à 1400 m et non à 1100 m d'altitude.

Nous avons rapporté à l'*E. pau* la population tétraploïde de l'*E. daucoïdes* s.l., récoltée au sommet du Yelmo de Segura et dont les caractères semblent correspondre à la diagnose de Sennen. Cependant, il est bien évident que le contrôle caryologique de la population type s'impose pour confirmer notre point de vue. La population du "sommet du Padron de Bien Servida près Riopar, 26 juin 1850, Bourgeau" (in hb gen., P) appartient probablement à ce cytotype.

74. *Erodium daucoïdes* Boiss., Elenchus: 28. 1838 (Typus: G).

*Habitat*: chamaephyte allogame hexaploïde ( $2n = 60$ ) endémique des rochers calcaires de la Sierra Nevada (Espagne): Dornajo, Matasverdes, etc., vers 2000 m.

75. *Erodium cazorlanum* Heywood, Bull. Brit. Mus. Bot. 1: 116. 1954 (Typus: BM., non vidi).  
= *E. daucoïdes* Boiss. p.p.

*Habitat*: chamaephyte allogame octoploïde ( $2n = 80$ ) endémique des rochers et éboulis calcaires du centre sud de l'Espagne: Sierra de Cazorla et de Segura, entre 1600 et 2000 m d'altitude.

76. *Erodium astragaloides* Boiss. & Reuter, Pugill. Pl. Nov.: 130. 1852 (Typus: G).  
= *E. camposianum* Cosson (nomen nudum).

*Habitat*: endémique du sud de l'Espagne: Sierra Nevada (Los Aloyos, Cortihuela) et Sierra de Loja. Non revu récemment.

## 4. L'ÉVOLUTION DU GENRE ERODIUM

### 4.1. Interprétations des résultats expérimentaux

#### 4.1.1. Sur la caryologie

La caryologie nous a permis de mettre en évidence six espèces collectives:

- l'*E. chium* présente 20 (= *E. chium*) et 60 chromosomes (= *E. keithii*);
- l'*E. malacoides* a 20 (= subsp. *brevirostre*) et 40 chromosomes (= subsp. *malacoides*);
- l'*E. cicutarium* possède 20 (= *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum*), 40 (= *E. cicutarium* s.s.) et 60 chromosomes (= *E. tocranum*);
- l'*E. microphyllum* a 20 (Sud Tunisien) et 40 chromosomes (Dj. Bargou);
- l'*E. carvifolium* présente 20 (= *E. carvifolium*), 40 (= *E. castellanum*) et 60 chromosomes (= *E. castellanum*, pinède Sierra Urbion);
- enfin, l'*E. daucoïdes* possède 40 (= *E. pauï*), 60 (= *E. daucoïdes*) et 80 chromosomes (= *E. cazorlanum*).

Les taxons du bassin méditerranéen occidental se répartissent actuellement en 47 diploïdes, 11 tétraploïdes, 6 hexaploïdes et un octoploïde. A l'aide de résultats partiels portant sur 9 diploïdes et 8 tétraploïdes, Warburg (1938: 193) avait conclu que le genre *Erodium* était d'origine récente: "The occurrence of hybridity in the genus affords additional evidence for its comparatively recent origin. It suggests further that hybridity may have played a part in the origin of the tetraploid species". Nos résultats ne permettent pas de confirmer l'hypothèse de Warburg, car actuellement seulement 27% des taxons sont polyploïdes.

#### 4.1.2. Sur la taxonomie expérimentale

Nous allons représenter les hybrides obtenus en fonction de la di- ou polyploïdie des parents, avec les conventions suivantes:



Hybrides fertiles



Hybrides stériles

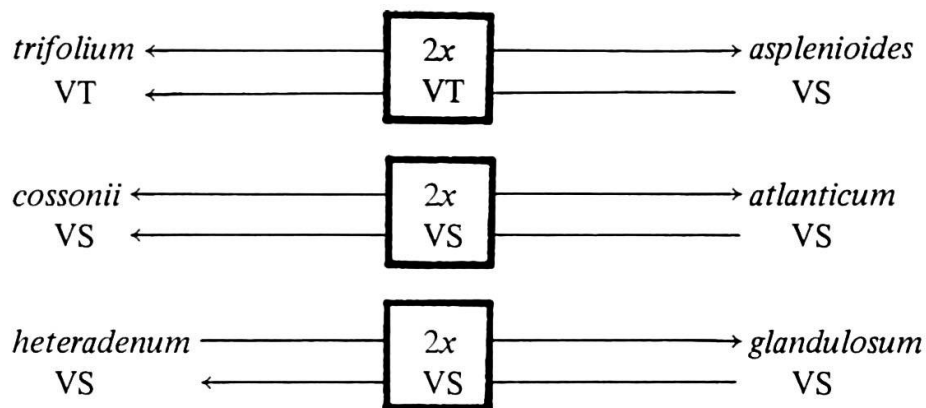
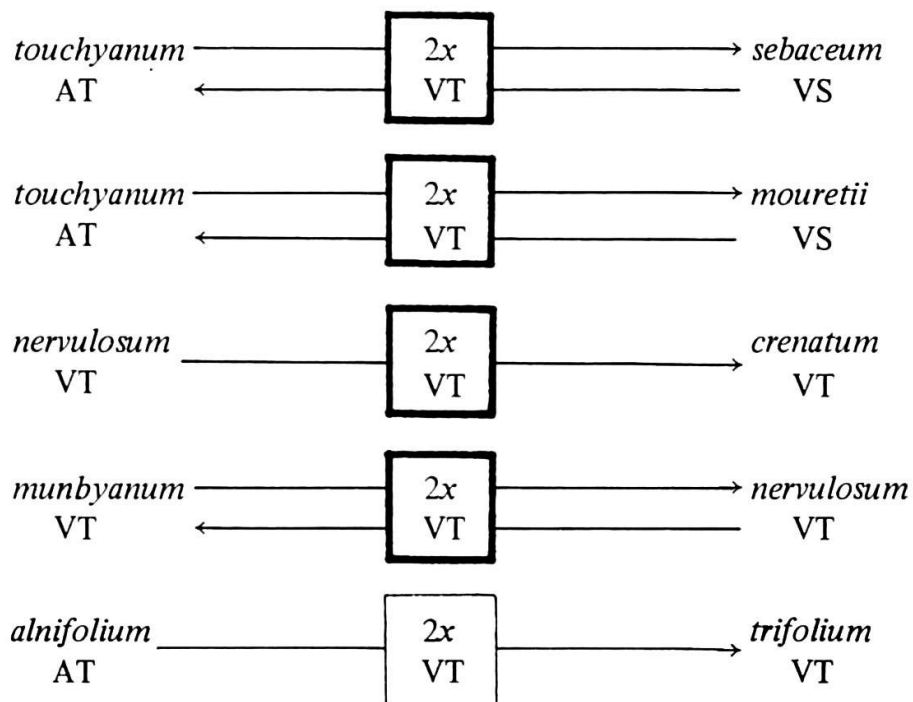
A      taxon annuel

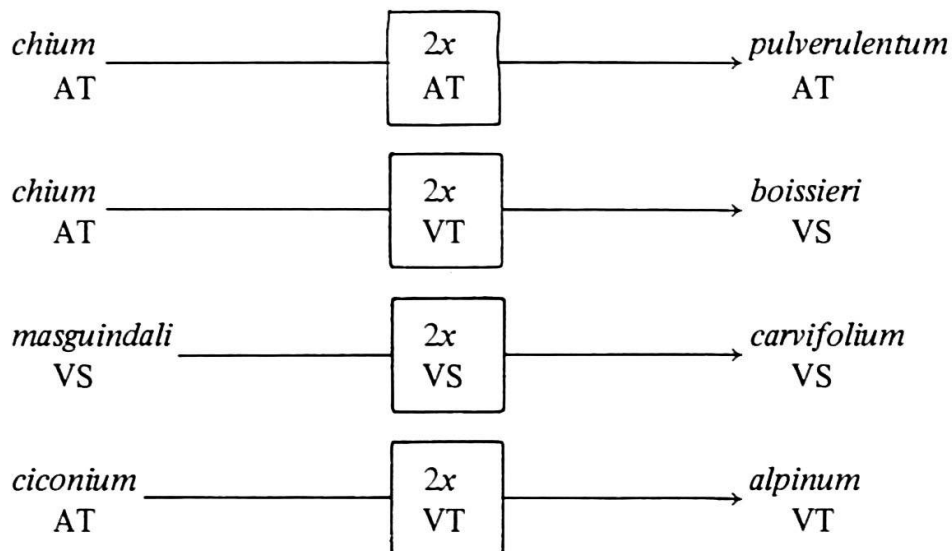
V      taxon vivace (pérennant)

T      taxon à tiges annuelles bien développées

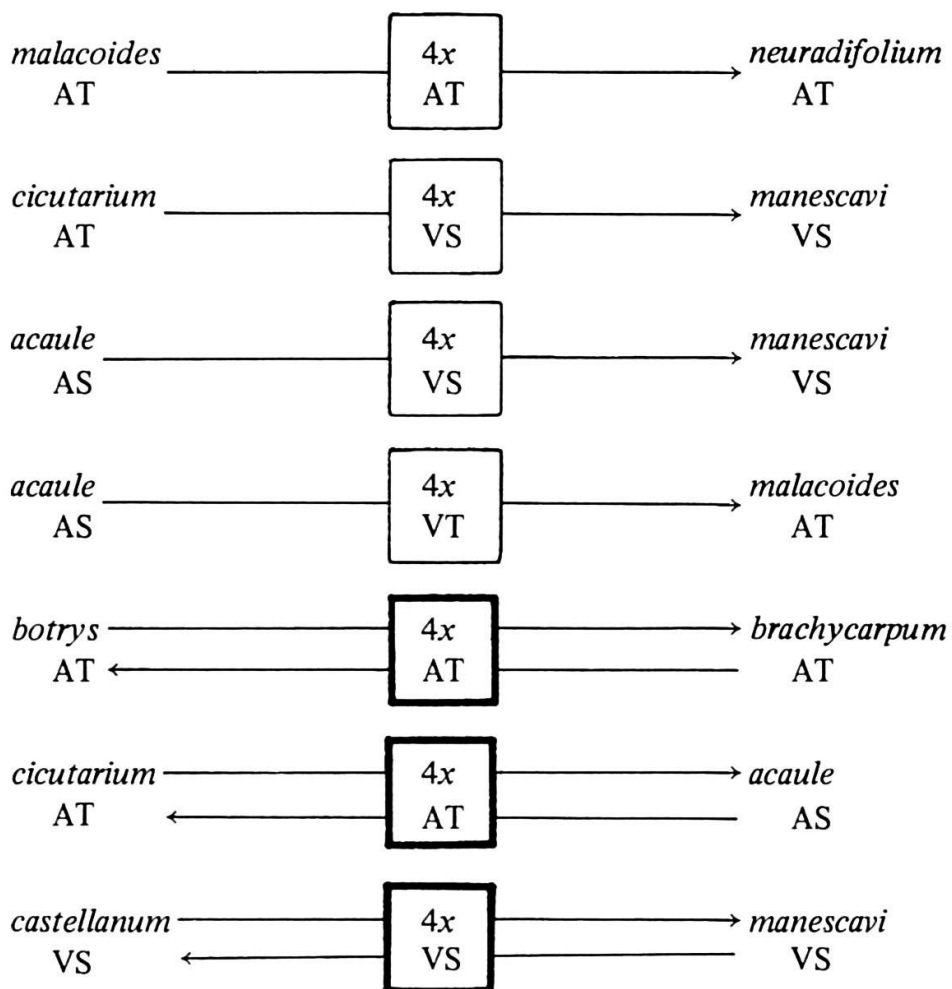
S      taxon subacaule

→      la pointe de la flèche indique le parent mâle

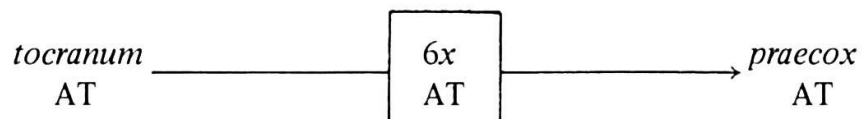
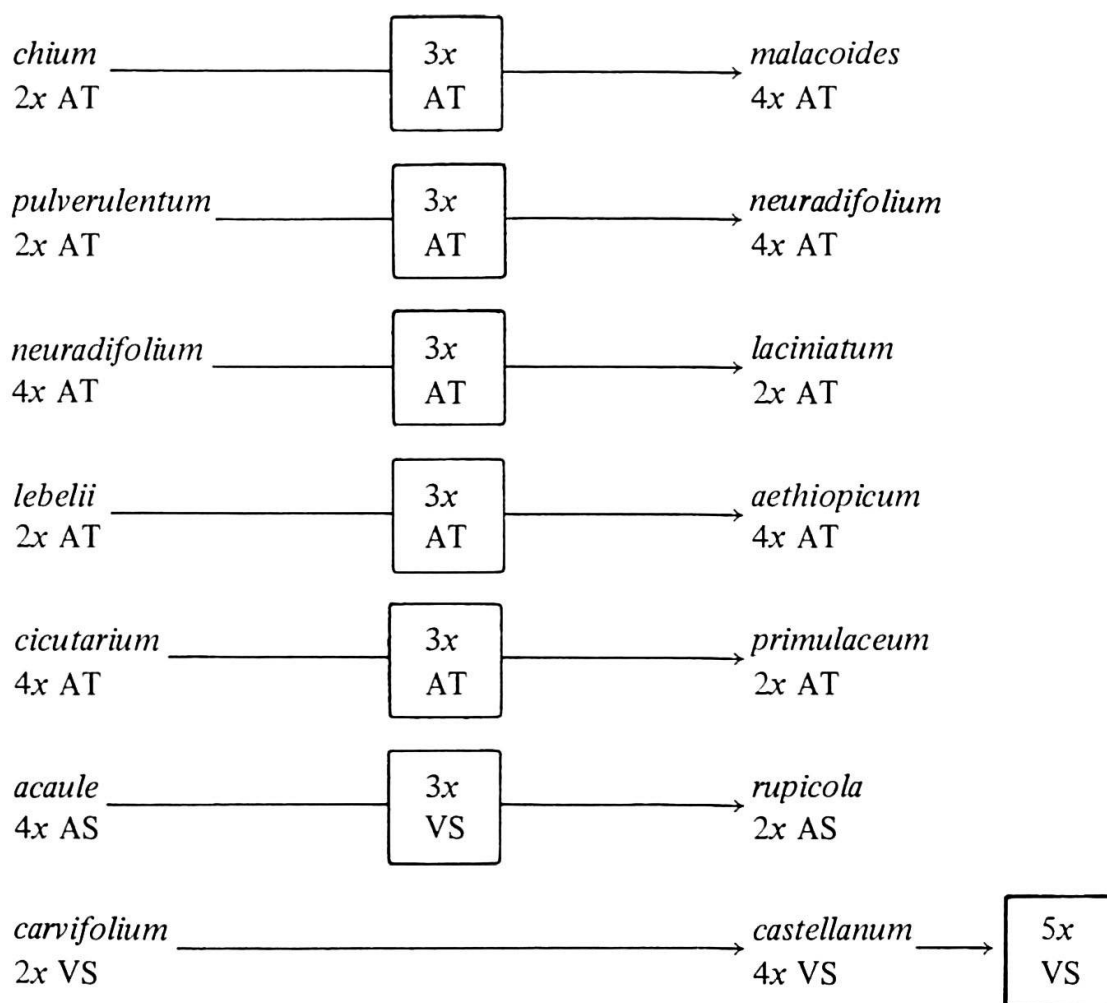
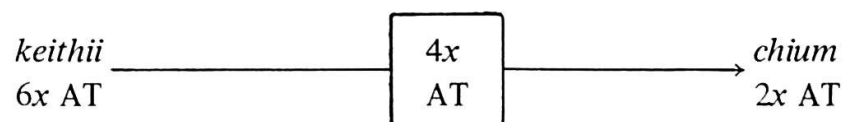
*Hybrides réalisés entre taxons à 2x*(id. pour 17 autres hybrides du groupe *foetidum*)



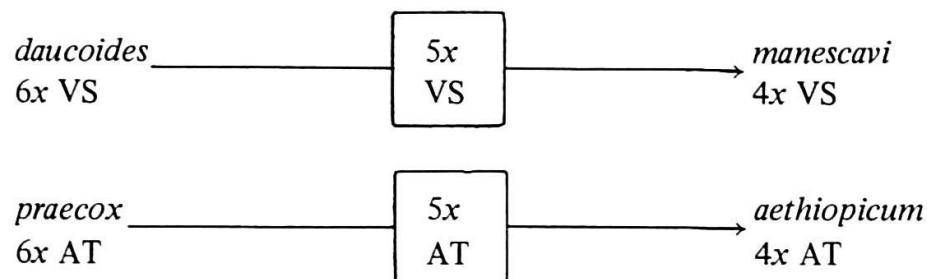
*Hybrides réalisés entre taxons à 4x*



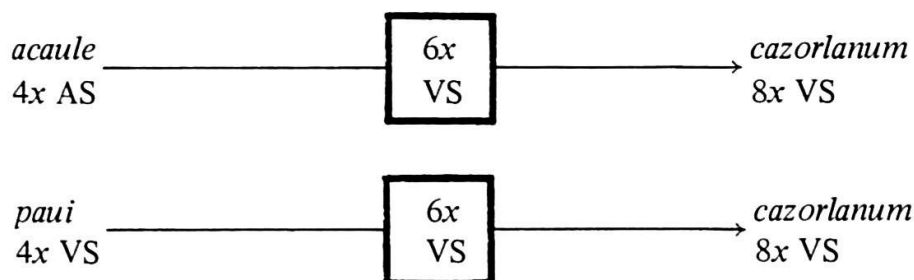


*Hybrides réalisés entre taxons à 6x**Hybrides réalisés entre taxons à 2x et 4x**Hybrides réalisés entre taxons à 2x et 6x*

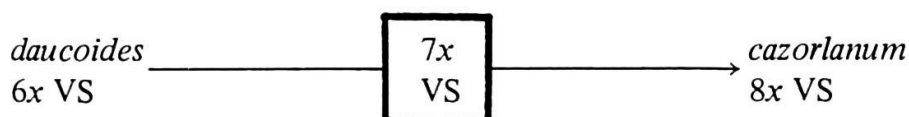
*Hybrides réalisés entre taxons à 4x et 6x*



*Hybrides réalisés entre taxons à 4x et 8x*



*Hybrides réalisés entre taxons à 6x et 8x*



*Les caractères généraux des hybrides*

Les hybrides fertiles sont en général réalisables dans les deux sens sauf pour quelques taxons du groupe *foetidum* (*E. rupestre*, *E. cheilanthifolium*) où des phénomènes d'incompatibilité doivent intervenir. Les hybrides stériles résultent de la réunion de chromosomes non homologues et pour se maintenir, ils devraient doubler leur nombre chromosomique.

D'autres faits ont pu être constatés:

- dans six hybrides réalisés entre des taxons annuels et vivaces, seul le pollen du taxon pérennant peut féconder le taxon annuel et l'hybride obtenu est tou-

jours vivace: *alnifolium* × *trifolium*, *chium* × *boissieri*, *ciconium* × *alpinum*, *cicutarium* × *manescavi*, *acaule* × *manescavi* et *acaule* × *cazorlanum*;

- deux hybrides obtenus entre des taxons annuels: *acaule* × *malacoides* et *acaule* × *rupicola* sont vivaces, tandis que les hybrides obtenus à partir de taxons pérennants sont toujours pérennants. De plus, la caulescence l'emporte en général sur la subacaulie lorsque les deux sont en opposition.

Ces expériences devraient être entreprises dans d'autres genres avant de pouvoir généraliser ces données. Néanmoins, cela ne semble pas être un cas particulier au genre *Erodium*: deux hybrides dans le genre *Geranium* sont repris par Knuth (1912) et le premier parent est annuel (p. 219: "*Geranium molle* × *pyrenaicum* = *G. luganense* Chenevard" et p. 220: "*Geranium pusillum* × *pyrenaicum* = *G. hybridum* Hausskn."). Ensuite, Gorenflot (1961) a réalisé des hybrides triploïdes vivaces en croisant le *Plantago coronopus* subsp. *commutata* (annuel à  $2n = 20$ ) par le subsp. *eu-coronopus* (vivace à  $2n = 10$ ), le croisement inverse n'ayant pas donné d'hybrides.

Le caractère annuel-vivace est probablement sous la dépendance de plusieurs gènes; ceux-ci ne sont certainement pas simplement juxtaposés, les deux états de ce caractère n'apparaissant pas dans les croisements entre taxons annuels et vivaces. Le phénotype obtenu résulte peut-être alors de l'interaction de deux génotypes à gènes complémentaires.

## 4.2. Interprétations de l'évolution du genre

### 4.2.1. Origine des nombres de base

Deux nombres de base seulement ont été mis en évidence: 9 et 10, ce dernier étant de beaucoup le plus fréquent et le plus largement répandu. Warburg (1938: 192) pense que le premier dérive du second: "...the chromosomes number  $n = 10$  in the genus probably originated from primitive Geranioid type with  $n = 7$  by reduplication of chromosomes... The number 9 in subsection *Absinthioidea* must be regarded as derived from this number by loss of a chromosome, as the subsection is morphologically advanced in being dioecious and geographically restricted, but not otherwise greatly different morphologically from the rest of the genus". Cet auteur faisant dériver les genres *Erodium* et *Geranium* du même type, il nous paraît indispensable de rappeler comment Warburg (l.c.: 154) interprète l'évolution du genre *Geranium* et des Géraniales dans leur ensemble:

- tous les taxons du genre *Geranium* dériveraient d'une souche unique sauf pour le *G. anemonifolium*, tandis que les espèces annuelles représenteraient des lignées bien à part pouvant avoir plusieurs origines;

- pour l'évolution des Géraniales, Warburg, (l.c.: 208) propose deux hypothèses. Dans la première, les Limnanthacées et les Basalminacées n'ont aucune relation avec les autres familles, Engler (1931) les plaçant d'ailleurs dans les Sapindales. Dans la seconde, il pense qu'il existe une direction évolutive par les Basalminacées, des Limnanthacées vers les autres familles, avec augmentation du nombre des chiasmata et des chromosomes. Mais les Limnanthacées ne représentent à l'heure actuelle qu'une petite famille de l'Amérique du Nord où tous les taxons sont annuels. De plus, une remarque peut être formulée pour la famille des Oxalidacées. Le nombre de base 7 provenant d'un *Limnanthes* à  $x = 5$ , revient ensuite à 5. Le genre *Oxalis* à  $x = 5$  ne pourrait-il pas être considéré comme une base d'une lignée différente de celle des *Limnanthes*?

Mais la filiation du genre *Erodium* à partir d'un type géranoïde à  $n = 7$  peut être mise en doute. S'il y a eu réduplication de certains chromosomes, pour  $n = 10$  nous en aurions trois homologues de trois autres du génome  $n = 7$ . A la méiose, nous devrions avoir alors trois quadrivalents. Or les méioses des diploïdes (fig. 15, 37, 44 et 69) ne présentent que dix bivalents n'ayant en général qu'une seule liaison. Pour les taxons à  $n = 9$ , les méioses sont également à neuf bivalents. En plus dans l'*E. alpinum* (fig. 15, 39) à fleurs mâles, nous avons observé une liaison terminale entre un chromosome long et un court à la diacinèse: ils ne sont pas entièrement homologues mais cette liaison complémentaire assure cependant la régularité de la méiose.

Si l'on exclut une hypothétique évolution des chromosomes rédupliques, il est plus logique de penser que les dix chromosomes proviennent de la réunion de deux génomes à  $n = 5$  à la suite d'un croisement allopoloïde suivi d'un doublement chromosomique. Les chromosomes sont courts et de forme peu variable dans le genre *Erodium* mais il est possible de reconnaître des chromosomes qui se ressemblent et qui pourraient provenir de la réunion de deux génomes ayant évolué différemment. Il faudrait d'ailleurs avoir inventorié tous les taxons du genre pour affirmer que ce nombre théorique  $n = 5$  n'a jamais existé ou n'existe plus actuellement.

Dans le même ordre d'idées, nous pourrions obtenir  $n = 9$  par l'addition d'un génome normal à  $n = 5$  et d'un génome à  $n = 4$  ( $5-1$ ) provenant d'une anomalie méiotique. Des anomalies méiotiques avec perte ou gain d'un chromosome sont relativement fréquentes, mais les gamètes appauvris sont généralement aberrants. Par exemple la réunion de deux gamètes à  $n = 9$  ( $10-1$ ) ne pourrait donner des taxons vigoureux tel que celui de l'*E. ciconium* (à  $n = 9$ ), mais ils pourraient être à l'origine de taxons à  $n = 18$ .

Les mitoses somatiques présentent parfois des mosaïques chromosomiques. Au cours de nos dénombrements, nous avons observé quelques cellules à  $2n = 19$  (*E. guttatum*) et à  $2n = 21$  (*E. glaucophyllum*) sur des taxons à  $2n = 20$ . Ces phénomènes sont parfois plus importants et Gorenflot (1968) a constaté que la variation, au lieu d'être au niveau des taxons, se situe à celui de l'individu et il émet l'hypothèse que "l'individu mosaïque à la même valeur qu'une population d'individus". Les nombres de base actuels ne sont donc pas insécables et ils pourraient provenir de la juxtaposition d'éléments différents. La résultante des combinaisons aléatoires correspondrait alors à l'évolution parallèle des caryotypes de Favarger (1962, 1967). Les directions évolutives se sont formées par allopoloïdie et les mutations (ou translocations) géniques ou chromosomiques ont dû contribuer ensuite à l'étalement de la spéciation.

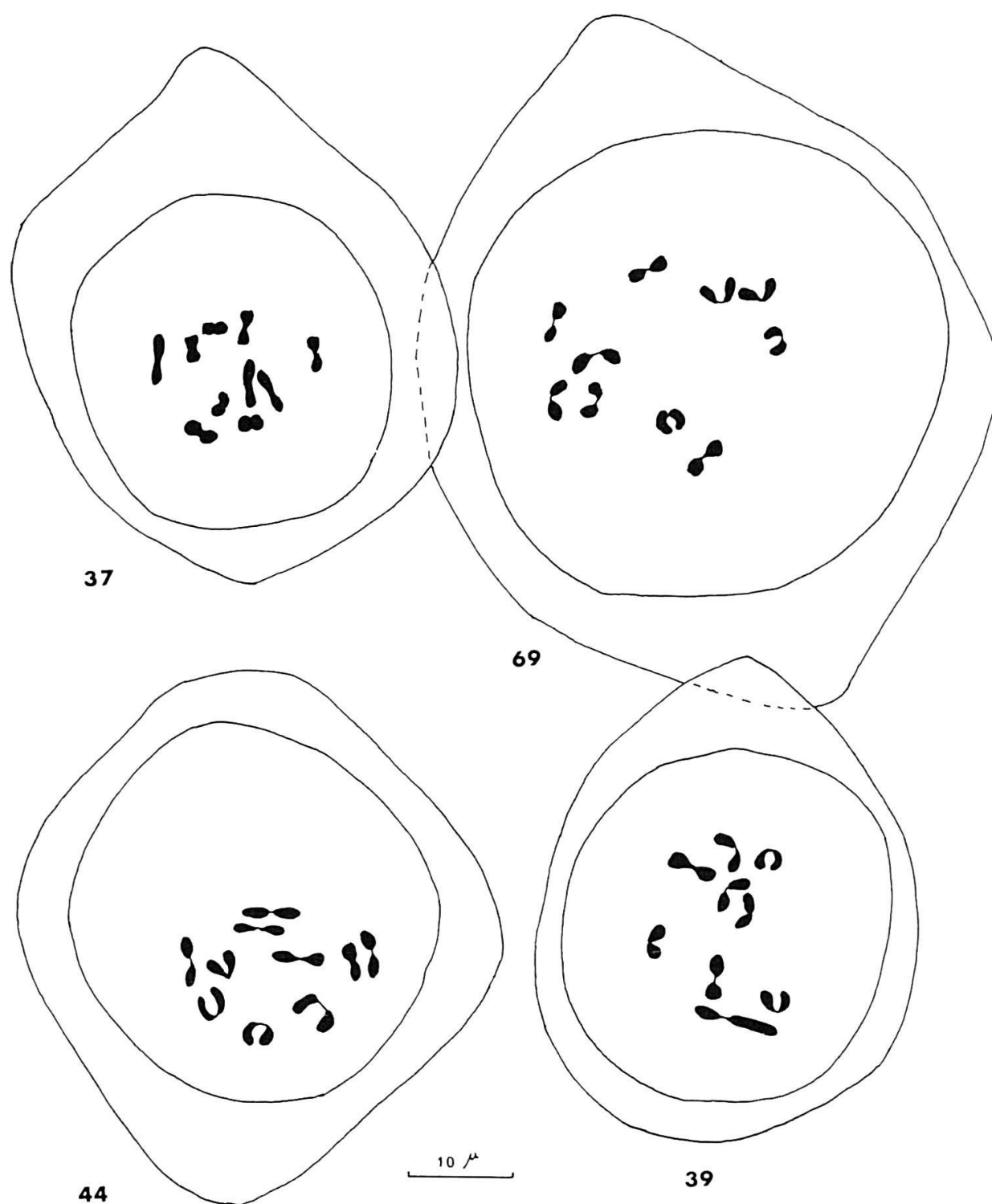


Fig. 15. — Méioses polliniques (en diacinèse) de quatre espèces diploïdes:  
 37. *E. cossonii* (subsect. *Malacoidea*): 10 bivalents; 39. *E. alpinum* (subsect. *Absinthioidea*):  
 9 bivalents; 44. *E. rupestre* (subsect. *Petraea*): 10 bivalents; 69. *E. carvifolium* (subsect.  
*Romana*): 10 bivalents.

*Diagramme général de l'évolution du genre Erodium* (fig. 16)

En fonction des nombres chromosomiques haploïdes, il est possible de donner une interprétation de l'évolution du genre *Erodium*. Les hybrides stériles obtenus entre deux taxons à génomes différents ne peuvent se maintenir que s'ils doublent leur nombre chromosomique afin d'avoir des liaisons complémentaires à la méiose; c'est-à-dire que chaque niveau fertile peut être considéré comme une addition de deux génomes non homologues. Leur filiation est alors représentée par deux flèches qui précisent les lignées parentales. Le niveau  $n = 20$  peut être réalisé par l'association de deux génomes à  $n = 10$ . Le niveau  $n = 30$  peut provenir soit de la réunion de deux taxons à  $n = 10$  et  $20$ , soit de la fécondation d'un gamète réduit ( $n$ ) avec un gamète non réduit ( $2n$ ) d'un taxon à  $n = 20$ ; cette double possibilité étant expérimentalement réalisable.

Par déduction, il est possible de retrouver deux génomes différents dans le niveau  $n = 10$ . L'ancêtre ou les ancêtres des taxons du genre avaient probablement des génomes à base théorique  $n = 5$ . Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de les situer soit dans le genre *Erodium* comme nous le précisons avec des points d'interrogation, soit à partir d'un type géranioïde. D'ores et déjà, les différences morphologiques et génétiques entre les taxons du sous-genre *Plumosa* et du sous-genre *Barbata* sont trop grandes pour que ces deux groupes puissent dériver d'un seul type.

Il est intéressant de constater que chaque filiation présente des taxons vivaces et annuels. Dans le domaine du bassin méditerranéen occidental, les taxons du sous-genre *Plumosa* sont tous vivaces, mais des annuels existent au Moyen-Orient et en Amérique. Cependant, nous ne pouvons préciser actuellement si au niveau  $n = 5$ , les taxons étaient annuels ou vivaces.

*Diagramme de l'évolution de la section Cicutaria*

En fonction des nombres chromosomiques haploïdes, quelques taxons de la section *Cicutaria* sont représentés sur la figure 17. L'*E. praecox* à  $n = 30$  des dunes d'Ontigola se trouvant à proximité des populations de l'*E. cicutarium* à  $n = 10$  et  $n = 20$ , résulte probablement de l'hybridation de ces deux populations et d'un doublement chromosomique. Pour la petite population de l'*E. castellanum* à  $n = 30$  de la pinède de la Sierra Urbion, il est possible qu'elle provienne de l'*E. castellanum* à  $2n = 40$ , par la fusion d'un gamète réduit avec un gamète non réduit: cette hypothèse nous est suggérée par l'hybride *E. carvifolium*  $\times$  *castellanum* qui est à  $2n = 50$  ( $10+40$ ) et non à  $2n = 30$  ( $10+20$ ). Par contre, nous n'avons pu élucider l'origine de l'*E. daucoïdes* à  $n = 30$ : ou bien il provient de l'*E. paui* ( $n = 20$ ) par la réunion d'un gamète normal avec un gamète non réduit ( $20+40$ ), ou bien il dérive d'un croisement entre l'*E. paui* et d'un autre taxon à  $n = 10$  qui n'a pas encore été mis en évidence, l'hybride ( $20+10$ ) ayant subi ensuite un doublement de son nombre chromosomique. Il est donc possible de prévoir deux hypothèses pour l'origine de ce taxon, nos recherches ultérieures essaieront de résoudre ce problème.

Les représentations schématiques de nos essais d'hybridations dans les groupes *cicutarium* et *acaule* (fig. 4, 5, p. 67, 68) permettent de déduire des notions sur l'origine géographique des taxons. Les diploïdes sont situés essentiellement sur le pourtour



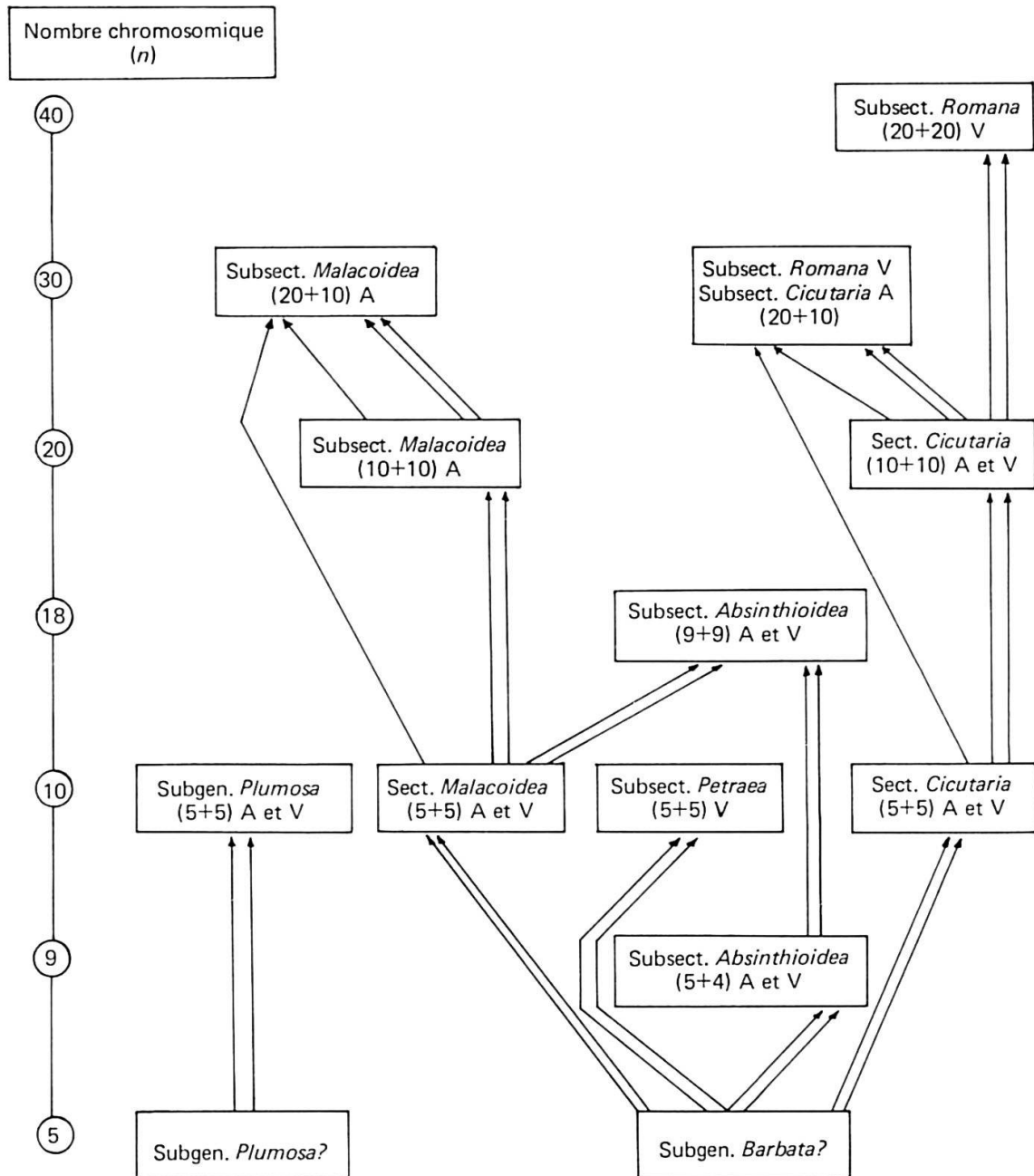


Fig. 16. – Diagramme général de l'évolution du genre *Erodium* (A = taxons annuels; V = taxons vivaces).

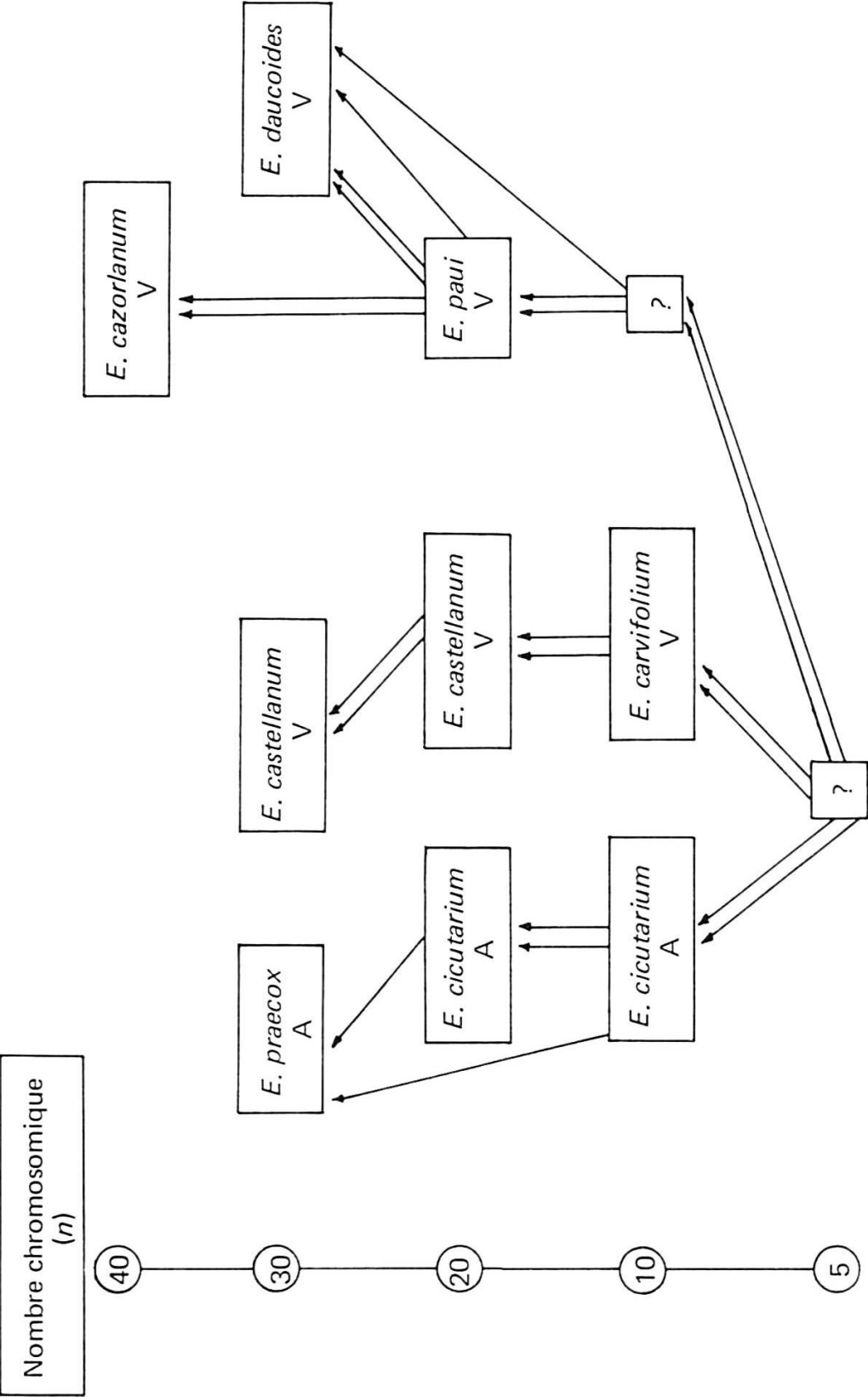


Fig. 17. — Diagramme de l'évolution de quelques espèces de la Sect. *Cicutaria* (A = taxon annuel; V = taxon vivace).

du bassin méditerranéen et les polyploïdes au centre des territoires. Nous sommes loin de l'interprétation de Löve & Löve (1943) pour qui la polyploïdisation était fonction de la latitude; il faut tenir compte aussi de la configuration des régions étudiées.

De plus, le groupe *acaule* peut être englobé au centre de celui du *cicutarium*: ces deux groupes formant la section *Cicutaria* ont donc très certainement une filiation commune. Cette section est ainsi bien distincte des sections *Malacoidea* et *Absinthioidea*.

#### 4.2.2. Les données de la géobotanique

L'endémisme corrélatif de l'isolement sexuel et (ou) géographique, est très important dans le genre. Les espèces endémiques n'ont pas toutes la même origine et en utilisant la classification de Favarger & Contandriopoulos (1961), il est possible de distinguer:

- des schizoendémiques qui “résultent de la différenciation lente et progressive d'un taxon primitif dans les diverses parties de son aire”. Ce sont les plus nombreux et ils représentent la majeure partie des taxons des séries de l'*E. trifolium* (*E. munbyanum*, *E. nervulosum*, etc.), de l'*E. asplenoides* (*E. atlanticum*, *E. cossonii*, etc.), des sous-sections *Petraea* (*E. rupestre*, *E. heteradenum*, etc.) et *Chamaedryoidea* (*E. corsicum*, *E. sanguischristi*, etc.). Cependant, tous ces taxons sont certainement d'âges très différents: par exemple, les endémiques de la sous-section *Petraea* ne sont pas encore isolés sexuellement tandis que ceux de la sous-section *Chamaedryoidea* le sont complètement et ces derniers sont en voie de devenir des paléoendémiques;
- des patroendémiques qui “sont restés diploïdes (et partant primitifs) dans un territoire alors que dans les contrées voisines ils ont donné naissance à des taxons correspondants polyploïdes”. C'est le cas pour l'*E. carvifolium* et l'*E. paui*;
- des apoendémiques qui sont des “formes végétales ayant pris naissance dans une région déterminée par polyploïdisation à partir d'un taxon plus largement répandu dans les contrées avoisinantes”, tels que: *E. keithii*, *E. tocranum*, *E. castellanum*, *E. manescavi*, *E. daucoïdes* et *E. cazorlanum*.

Les taxons diploïdes à aire de répartition plus vaste ont probablement un rôle plus important que les endémiques dans la recherche des origines du genre. De très nombreuses espèces se retrouvent dans tout le bassin méditerranéen: *E. laciniatum*, *E. chium*, *E. salzmännii*, *E. moschatum*, *E. ciconium*, etc. Dans les zones steppiques à sahariennes, des taxons diploïdes du sous-genre *Barbata* (*E. touchyanum*, *E. garamantum*, *E. meynieri*, etc.) sont très largement répandus; dans ces mêmes régions nous avons tous les taxons du sous-genre *Plumosa* qui sont morphologiquement et génétiquement très isolés, ainsi qu'une espèce d'un genre voisin: le *Mansonia nivea*. Il est possible alors de penser que les zones steppiques de l'Afrique septentrionale et du Moyen-Orient représentent un des premiers centres de spéciation du genre *Erodium* qui remonte très certainement aux périodes prédésertiques. Les territoires très isolés comme la péninsule Ibérique, l'Italie, l'Afrique du Nord et

probablement la Grèce, la Turquie, etc., constituent autant de centres de spéciation secondaires qui sont à l'origine des espèces endémiques actuelles.

L'étude des taxons de la Méditerranée orientale s'avère indispensable pour compléter nos informations sur les origines et la spéciation du genre *Erodium*; en effet, dans cette zone se localisent de très nombreuses espèces et plus particulièrement les taxons de la sous-section *Absinthioidea* dont les nombres chromosomiques et les rapports génétiques sont en grande partie inconnus.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude biosystématique du genre *Erodium* a été entreprise dans un contexte très général. Les données de la taxonomie classique, l'analyse historique du genre et l'importance des caractères morphologiques ont d'abord été précisées. Ensuite, les 76 espèces dénombrées dans le bassin méditerranéen occidental, ont été coordonnées en faisant appel à de nombreuses disciplines de la botanique: caryologie, taxonomie expérimentale ainsi qu'à des données morphologiques, biogéographiques et phytosociologiques connues ou résultant des observations sur le terrain et en culture expérimentale. L'ensemble permet enfin, d'ébaucher l'évolution de ce genre.

Le concept d'espèce repose dans la majorité des cas, sur un ensemble de populations morphologiquement similaires et non isolées sexuellement entre elles. Ce concept biologique étant plus ou moins abstrait, il est indispensable de préciser les conventions utilisées: les recherches bibliographiques et l'examen de nombreux exsiccata ont permis d'établir plusieurs synonymies.

L'analyse historique du genre montre qu'onze espèces étaient bien connues avant le *Species Plantarum* de Linné (1753). Le genre *Erodium* décrit par L'Héritier en 1789, ne fut admis par la plupart des botanistes qu'au début du XIX<sup>e</sup> siècle. De nombreuses descriptions spécifiques ont incité les auteurs à proposer plusieurs subdivisions et depuis la monographie de Knuth (1912), le genre comprenait deux sections, la seconde elle-même subdivisée en dix sous-sections.

Les recherches entreprises reposent sur l'étude de plus de deux cents populations dont les origines sont bien connues. De nombreuses observations morphologiques ont pu être faites: en particulier, les fruits sont des capsules libérant des méricarpes par déhiscence paraplacentaire. L'importance taxonomique des méricarpes a été soulignée: dissémination anémophile (sous-genre *Plumosa*) ou zoochore (sous-genre *Barbata*), fovéoles de forme spécifique, nombre de sillons infrafovéolaires, etc. Enfin, le développement hétéroblastique des feuilles chez certaines espèces avaient entraîné plusieurs descriptions qui ne correspondent qu'à un certain stade de végétation.

Les dénombrements chromosomiques portent sur cinquante-quatre espèces, sous-espèces et variétés, parmi lesquelles:

- trente neuf sont diploïdes: *E. alnifolium*, *E. arborescens*, *E. asplenioides*, *E. atlanticum*, *E. boissieri*, *E. carvifolium*, *E. celtibericum*, *E. cheilanthifolium*, *E. chium* var. *chium* et var. *murcicum*, *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum*, *E. cossonii*, *E. crenatum*, *E. crispum*, *E. garamantum*, *E. guttatum*, *E. heteradenum*, *E. hirtum* et var. *glabriusculum*, *E. laciniatum*, *E. malacoides* subsp. *brevirostre*, *E. masguindali*, *E. microphyllum*, *E. mouretii*, *E. munbyanum*, *E. nervulosum*, *E. oreophilum*, *E. populifolium*, *E. primulaceum*, *E. pulverulentum*, *E. rodiei*, *E. rupicola*, *E. salzmännii*, *E. sanguischristi*, *E. sebaceum*, *E. stellatum*, *E. sublyratum* et *E. touchyanum* à  $2n = 20$ ; *E. alpinum* à  $2n = 18$ ;

- neuf sont tétraploïdes: *E. acaule*, *E. aethiopicum* subsp. *aethiopicum* et subsp. *pilosum*, *E. castellanum*, *E. cicutarium* var. *arenarium*, *E. lebelii* subsp. *marcuccii*, *E. neuradifolium*, *E. paui* à  $2n = 40$ ; *E. gruinum* à  $2n = 36$ ;
- cinq sont hexaploïdes: *E. castellanum* (Sierra Urbion), *E. keithii*, *E. praecox*, *E. tocranum* et *E. daucoïdes* à  $2n = 60$ ;
- enfin, une seule s'est révélée octoploïde: l'*E. cazorlanum* à  $2n = 80$ .

Quinze nombres précédemment connus ont pu être vérifiés: *E. botrys*, *E. brachycarpum*, *E. ciconium*, *E. cicutarium*, *E. corsicum*, *E. foetidum*, *E. glandulosum*, *E. glaucophyllum*, *E. hirtum* var. *maroccanum*, *E. lebelii*, *E. manescavi*, *E. maritimum*, *E. moschatum*, *E. rupestre* et *E. trifolium*. Pour quatre espèces, nous avons trouvé des nombres différents de ceux donnés par Warburg (1938): *E. cheilanthesifolium*, *E. chium*, *E. ciconium* et *E. gruinum*.

En plus des observations caryologiques, des plaques polysomatiques à  $4n$  ( $= 36, 40, 80, 120$  et  $160$  chromosomes) ont été mises en évidence dans les méristèmes radiculaires de dix espèces.

Cinquante hybrides dont vingt-deux complètement stériles et vingt-huit partiellement fertiles ou fertiles ont été réalisés au cours de plus de trois cent cinquante essais de croisements différents.

Les groupes *arborescens* et *reichardii* ont des taxons totalement interstériles. Dans le groupe *ciconium*, l'hybride *E. ciconium*  $\times$  *alpinum* n'est réalisable qu'en utilisant l'*E. ciconium* comme parent femelle et a donné deux phénotypes différents liés probablement à la nature du parent mâle: l'*E. alpinum* est androdioïque avec des grains de pollen de taille différente.

Les taxons du groupe *foetidum* sont presque tous interfertiles et laissent à penser que la spéciation s'est faite par dérive génétique: les populations de petites dimensions sont isolées géographiquement.

Dans le groupe *malacoides*, les taxons sont par contre bien isolés sexuellement. Cependant, une filiation a pu être établie avec des taxons pérennants des groupes *munbyanum* et *asplenioides*. L'*E. botrys* est proche de l'*E. brachycarpum* mais tous les deux sont fort éloignés de l'*E. gruinum*.

Les taxons du groupe *munbyanum* sont pour la plupart bien isolés. Dans le groupe *asplenioides*, l'*E. cossonii* est interfertile avec l'*E. atlanticum* et l'*E. trifolium* avec l'*E. asplenioides*.

De nombreux taxons du groupe *cutarium* sont génétiquement bien isolés: *E. moschatum*, *E. salzmännii*, *E. sublyratum*, etc., mais l'*E. touchyanum* et l'*E. stellatum* sont plus ou moins introgressés et ont des rapports avec des taxons pérennants: *E. sebaceum* et *E. mouretii*. L'*E. cicutarium* et l'*E. acaule* sont également génétiquement très proches.

Enfin, dans le groupe *acaule*, l'*E. carvifolium* est interstérile avec l'*E. castellanum*, mais l'*E. manescavi* est interfertile avec ce dernier et peut-être n'en est-il qu'un vicariant. Un hybride subléthal a été obtenu entre l'*E. acaule* et l'*E. malacoides*, c'est-à-dire entre un taxon à feuilles composées pennées et un taxon à feuilles simples, ce qui tend à prouver que ces deux groupes ont une filiation ancienne.



Le genre *Erodium* est subdivisé en deux sous-genres dont le second comprend trois sections et quatre sous-sections. Les clés de détermination sont à plusieurs usages. Les espèces affines sont regroupées en "série" ou en "sous-série" correspondant alors aux grandes espèces facilement discernables. Néanmoins, pour tout travail de précision, les caractères morphologiques permettent de mettre en évidence des unités plus concises. Les nombres chromosomiques, les indications phytosociologiques, les aires de répartition, etc., sont autant d'informations complémentaires qui peuvent suppléer les caractères morphologiques invisibles au moment de l'observation.

Une nouvelle sous-espèce est proposée: *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum*; six nouvelles combinaisons sont établies: *E. aethiopicum* subsp. *pilosum*, *E. castellanum*, *E. garamantum*, *E. lebelii* subsp. *marcuccii*, *E. malacoides* subsp. *brevirostre*, *E. trifolium* var. *montanum* et onze nouveaux statuts sont adoptés: *E. cazorlanum* (= *E. daucoides* p.p.), *E. celtibericum* (= *E. cheilanthifolium* p.p.), *E. crispum* (= *E. petraeum* p.p.), *E. foetidum* (= *E. petraeum* p.p.), *E. lebelii* (= *E. glutinosum*), *E. microphyllum* (= *E. cicutarium* p.p.), *E. mouretii* (= *E. tordylioides* p.p.), *E. praecox* (= *E. cicutarium* p.p.), *E. sebaceum* (= *E. vieillardii*), *E. stellatum* (= *E. praecox* p.p.), et *E. touchyanum* (= *E. praecox* p.p.)

Des considérations générales ont été émises sur l'évolution du genre *Erodium*. Les nombres de base observés, 9 et 10, pourraient provenir d'un nombre encore hypothétique à  $n = 5$ .

Plusieurs hybrides vivaces réalisés entre des taxons annuels et vivaces, mettent en évidence que seuls les annuels peuvent être fécondés par les vivaces et il n'a pas été possible d'obtenir des taxons annuels à partir de vivaces. Cependant, les pérennants et les annuels ne sont pas indépendants et se situent souvent sur les mêmes directions évolutives.

Au point de vue géobotanique, de nombreux taxons schizoendémiques indiquent une grande stabilité génétique et une origine relativement ancienne du genre. Les zones steppiques de l'Afrique septentrionale et du Moyen-Orient constituent un carrefour où sont représentés tous les groupes du genre et en particulier le sous-genre *Plumosa* génétiquement très stable; ces zones représenteraient alors un des premiers centres de différenciation du genre. Les territoires géographiquement isolés comme l'Espagne, l'Italie, la Grèce, la Turquie et l'Afrique du Nord constituent autant de centres de spéciation secondaires qui sont à l'origine des espèces endémiques actuelles.

Les résultats obtenus, sur un genre considéré comme bien connu, mettent en évidence de nombreux problèmes biologiques dont certains restent encore en suspens. Cette étude biosystématique doit être étendue au secteur oriental du bassin méditerranéen afin d'avoir une connaissance générale du genre. Cependant, ces travaux en analysant la variation intragénérique dans un domaine assez vaste, permettent de circonscrire des unités systématiques ou espèces, dont les collectives pourront faire ensuite l'objet d'études plus analytiques. Si les espèces se sont imposées de tout temps, leurs désignations et leurs limites ou contenus sont souvent discutés. En effet, leurs concepts d'abord subjectifs, se précisent à chaque acquisition scientifique nouvelle et tendent à devenir synthétiques. Les espèces se révèlent ainsi comme des ensembles qu'il est possible de subordonner en vue d'interpréter leur phylogénie et de coordonner les phénomènes biologiques.

## APPENDICE

### Localisations géographiques des populations récoltées (liste numérique des espèces)

01. *E. arborescens*. a) Tunisie: sur croûte gypseuse, à 15 km au nord de Maharrès, au sud-ouest de Sfax, *Le Houérou*, mai 1962 et *Guitt.* 66041807.
02. *E. guttatum*. a) Algérie: au bord de la route N 7, à Ain-Fezza près de Tlemcen, *Guitt.* 63050501. b) Maroc: Ksar es Souk, 29.4.1966, *Mathez*.
03. *E. glaucophyllum*. a) Tunisie: sur sol gypseux, à 12 km au sud du carrefour d'Agareb, à l'ouest de Sfax, *Guitt.* 66041806; b) Matmata nouvelle (Bordj Toual), *Guitt.* 66041810; c) mise en défens de l'Od Gabès, *Guitt.* 66041901; d) dans une steppe à *Artemisia herba-alba*, à 49 km au nord-est de Sfax, sur sol caillouteux gypseux, *Guitt.* 66041902.
05. *E. hirtum*. a) Tunisie: sur marnes gypseuses dans une steppe à alfa, à 2 km du barrage de l'O. Nebaana, Kairouan, avec l'*E. ciconium*, *Guitt.* 66041508. b) Libye: *Le Houérou* 21036707.
06. *E. hirtum* var. *maroccanum*. a) Maroc: région de Tiguert, littoral des Haha. A partir de graines récoltées par Mathez, sur des plantes en culture à l'I.S.C. de Rabat.
07. *E. hirtum* var. *glabriusculum*. a) Libye: *Le Houérou* 2003652-3.
08. *E. maritimum*. a) Corse: pelouses caillouteuses au col de la Vizzavona, à 1160 m d'altitude, *Guitt.* 67051204; b) entre le col de Sorba et Ghisoni, à 1100 m d'altitude, dans les clairières de la pinède, *Guitt.* 67051203; c) alluvions sablonneuses du Fango, près du pont, *Guitt.* 67050804; d) Iles Sanguinaires, autour du Sémaphore, *Guitt.* 67051207.
09. *E. sanguischristi*. a) Espagne: entre Ametlla del Mar et Hospitalet, Tarragone, dans les dépressions limoneuses noires de la lande, *Guitt.* 65041708.
10. *E. reichardii*. a) Iles Baléares, Majorque: Gorg Blau, sur talus rocheux humides, 27.5.1966, *De Vilmorin*; b) au Cap Formentor, route du phare, à l'entrée ouest du tunnel, sur rochers humides, 30.5.1966, *De Vilmorin*.
11. *E. corsicum*. a) Corse: sur rochers granitiques à l'est de Calvi, dans la zone des embruns, *Guitt.* 67050801; b) tour de Galeria, *Guitt.* 67050802; c) rochers granitiques de la tour de Porto, *Guitt.* 67050807; d) vallon calcaire au sud du bâtiment de la marine près du Portusato, Bonifacio, *Guitt.* 67050903.
12. *E. oreophilum*. a) Tibesti: sur tufs volcaniques près des fumerolles du Tousidé, *Quézel* 1956.

13. *E. alnifolium*. a) Tunisie: sur sols tirsifiés (argiles noires plus ou moins décalcifiées saturées d'eau en hiver et très sèches en été) dans les dépressions incultes entre Bèjà et Dj. el Abiod, *Guitt.* 66040803; b) à 3 km à l'ouest de Tamara, au nord du Dj. el Abiod, *Guitt.* 66041603. c) Sicile: sur les mêmes sols, en bordure d'un chemin à 7 km au sud d'Alcamo, *Guitt.* 66042202.
14. *E. chium*:
  - $\alpha$  var. *chium*. a) France: près de Hyères, *Vivant*, 1968. b) Algérie: zone rudérale de Pérrégaux, *Guitt.* 62040401. c) Espagne: Segorbe, zone rudérale, *Guitt.* 65041705.
  - $\beta$  var. *murcicum*. d) France: en bordure d'un marais salant à Port-la-Nouvelle, Aude, *Guitt.* 63040603. e) Corse: forteresse de Calvi, *Guitt.* 67050712. f) Espagne: Cadaquès, décombres autour du village, *Guitt.* 64052204; g) Castelldefels, en bordure des rues, *Guitt.* 65041801; h) colline de Jativa, *Guitt.* 64052702; i) près de Vejer de la Frontera, dans une haie de figuier de barbarie, *Guitt.* 64061204.
15. *E. pulverulentum*. a) Espagne: dunes sablonneuses autour de la lagune d'Ontigola, *Guitt.* 65041103; b) col au sud de Jativa, avec *E. neuradifolium*, *Guitt.* 64052701. c) Maroc: gorges du Dadès, fruits récoltés par Zaffran. d) Tunisie: sur sables, au Bled Chbika, à 22 km à l'ouest de Kairouan, *Guitt.* 66041503; e) à 9 km au nord de Matmata, sur sol limoneux gypseux, *Guitt.* 66041811. f) Libye: *Le Houérou* 19056304.
16. *E. laciniatum*. a) Espagne: sur sables près de la plage de Castelldefels; *Guitt.* 64052303; b) en bordure d'une pinède de Puerto Réal, *Guitt.* 64061202; c) talus en bordure de la route près d'Alcala de Guadaira, *Guitt.* 64061002; d) dans les clairières des pinèdes, des dunes de la Punta Umbria, *Guitt.* 65041301; e) dunes de l'Albufera de Valencia, *Guitt.* 66042501. f) Algérie: forêt de Sidi-Ferruch. g) Tunisie: sur dunes à la Soukra près de Tunis dans un terrain militaire, *Guitt.* 66040703; h) sur dunes fixées au Carrefour Sidi-Rais-Korbous, Cap Bon, *Guitt.* 66041001; i) dunes d'Oued el Abid, *Guitt.* 66041003; j) au sud de Menzel Temine, Cap Bon, *Guitt.* 65041005; k) sur terrain sablonneux à Akouda, au nord de Sousse, *Guitt.* 66041802; l) à 3 km au sud de Bekalta, au nord de Mahdia, *Guitt.* 66041904.
17. *E. keithii*. a) Libye: rochers calcaires nummulitiques au-dessus d'Appolonia vers Cyrène, *Le Houérou* 26046401.
19. *E. neuradifolium*. a) Espagne: zone rudérale de Ametla del Mar, Tarragone, *Guitt.* 64052503; b) col au sud de Jativa, avec l'*E. pulverulentum*, *Guitt.* 64052701; c) bord de la route près d'Orihuela, Murcie, *Guitt.* 65041504; d) à Puerto Lumbreras, *Guitt.* 65041503 et entre Velez Rubio et Puerto Lumbreras, *Guitt.* 65041501. e) Tunisie: Fondouk el Aouareb sur argiles entre les rochers calcaires, à 32 km au sud-ouest de Kairouan, *Guitt.* 66041405; f) sur colline aride calcaire entre Kairouan et Oumseltia, *Guitt.* 66041505; g) ruines romaines d'El Djem, *Guitt.* 66041803; h) sur une banquettes de rétention, sol limoneux gypseux, au nord de Matmata, avec l'*E. pulverulentum*, *Guitt.* 66041812. i) Libye: *Le Houérou* 29066304.
20. *E. malacoides*:
  - A) subsp. *malacoides*,  $\alpha$  var. *malacoides*. a) France: en bordure de la route entre Toulon et Hyères, *Guitt.* 67050501; b) près de la Chapelle

- aux Grecs à Ajaccio, *Guitt.* 67051205. c) Portugal: en bordure de la route près de Santiago de Cacem, *Guitt.* 64060603. d) Italie: en bordure de la route au nord de Nardo (Lecce) avec *E. cicutarium* et *E. moschatum*, *Guitt.* 66042403.  $\beta$  var. *althaeoides*. e) France: chemin de la chapelle, à la Case de Pène, Pyrénées-Orientales, *Guitt.* 63040604; f) presqu'île de Giens, *Guitt.* 63041001. g) Corse: zone rudérale de Bastia, *Guitt.* 67050702, etc. h) Espagne: en bordure des cultures, sous des oliviers à Esperraguera à 41 km à l'ouest de Barcelone, *Guitt.* 64062401; i) en bordure d'un marais près de Rosas, Gerona, *Guitt.* 64052302; j) au km 20 de la RN 234, au nord de Valence, *Guitt.* 65041703, avec l'*E. chium*; k) près d'Osuna, Séville, *Guitt.* 65041305. l) Algérie: au pied des ruines de Mansourah près de Tlemcen, *Guitt.* 62040301. m) Tunisie: station de l'INRAT à El Ariana près de Tunis, *Guitt.* 66041502; n) dans les cultures irriguées sur sol limoneux près du marabout de Sidi Abdella à 19 km de Kairouan, *Guitt.* 66041502; o) sur marnes au pied du Dj. Bireno, près de Thala, *Guitt.* 66041306, etc. p) Sicile: en bordure d'un chemin près de Carini, Alcamo, *Guitt.* 66042102.
- B) subsp. *brevirostre*. q) Maroc: Haouz: Attaouia, en bordure de la segua Bouhoulia, près de la ferme Saint-Fernand, *Peltier colleg.* 1969.
21. *E. garamantum*. a) Algérie: sables désertiques autour de Tamanrasset, avril 1961, *Zaffran*.
  22. *E. gruinum*. a) Libye: environs de Ben-Ghasi, *Le Houérou* 130361.
  23. *E. brachycarpum*. a) Espagne: entre Moral de Calatrava et Almagro à 32 km à l'est de Ciudad Real, sur terrain squelettique gréseux, altitude 700 m, *Guitt.* 65041108. b) Maroc: plateau central, piste d'Ezzhiliga à Moulay Bou Azza en bordure de l'Oued el Hamed, au nord d'El Khechacheb, 7.3.1966, *Mathez* 3412.
  24. *E. botrys*. a) Portugal: talus de la route en bordure du marais à 2 km au nord-est de Caminha, *Guitt.* 64060203. b) Espagne: marécage à *Cyperus bufonius*, à 8 km à l'est de Fuentes, Salamanca, *Guitt.* 64060101; c) au carrefour de la RN 6 et du C 600, à 44 km à l'ouest de Madrid, *Guitt.* 65041003. d) Algérie: forêt des Zarifets, au nord de Tlemcen, *Guitt.* 63041201. e) Tunisie: au carrefour de la route du Cap Serrat et de la piste du Djebel Semaa, sur pelouse sablonneuse et marécageuse, *Guitt.* 66041601. f) Corse: en bordure de la route Saint-Florent-Ile Rousse, à 7.5 km de Saint-Florent, *Guitt.* 67050708; g) alluvions sablonneuses du Fango, *Guitt.* 67050806; h) en bordure de la route de l'aérodrome d'Ajaccio, *Guitt.* 67050901; i) en bordure de la route N 198, au sud de Porto Vecchio, *Guitt.* 67051003; j) au col de la Serra, à 800 m, *Guitt.* 67051201.
  25. *E. populifolium*. a) Tunisie: sur sol sablonneux dans une chênaie à chêne-liège, près de la maison forestière du Dj. Semaa, à l'ouest de Bizerte, *Guitt.* 66041602.
  26. *E. nervulosum*. a) Italie: sur talus sablonneux à 2 km au sud de Galatina, Lecce, *Guitt.* 66042404; b) sur sables calcaires à 5 km au nord d'Otranto, *Guitt.* 66042405.

27. *E. munbyanum*. a) Algérie: bord de la route, près de Nouvion, Oran, *Guitt.* 59040301; b) sur sables près du retour de la Chasse, à l'est d'Alger, *Guitt.* 59022601.
29. *E. crenatum*. a) Algérie: Tlemcen, dans les pelouses sablonneuses près du barrage du Mefrouch, *Guitt.* 62040201. b) Maroc: Moyen-Atlas, Ifrane, bord de la route, 8.7.1963, *Mathez* 1044.
31. *E. trifolium*. a) Algérie: sur les ruines de la tour de la mosquée de Mansourah près de Tlemcen, *Guitt.* 62040301. b) Tunisie: sur falaises calcaires exposées à l'ouest au sommet du Dj. Bargou, à 1000 m d'altitude, *Guitt.* 66041203; c) La Kessera, sur rochers verticaux exposés au sud, à 1100 m d'altitude, *Guitt.* 66041207; d) au Kef Saadi, sur falaises exposées au nord, nord-ouest, *Guitt.* 66041302.
32. *E. boissieri*. a) Espagne: Sierra Nevada au Cerro de Trevenque, sur calcaires pulverulents, à 1600 m en exposition ouest, *Guitt.* 64062101; b) à 1800 m en exposition est, *Guitt.* 66080201.
33. *E. asplenoides*. a) Tunisie: Dj. Bargou, dans les dépressions karstiques du sommet, entre 1000 et 1200 m d'altitude et en exposition ouest, *Guitt.* 66041204; b) sur rocailles au pied du signal de la Kessera vers 1100 m d'altitude, en exposition ouest, *Guitt.* 66041206; e) au Kef Saadi, à 13 km au sud-ouest de Maktar, sur argiles de décalcification du Karst, à 1000 m d'altitude, exposition ouest et nord, au-dessus et en-dessous de la falaise, *Guitt.* 66041301.
35. *E. atlanticum*. a) Maroc: Seksaoua-Imi-n-Tanoute, versant nord du Dj. Ourgouz, 1100 m, fissures et petites vives ombragées, exposition nord, dans les rochers calcaires, 30.4.1967, *Mathez*.
37. *E. cossonii*. a) Maroc: Tizi-n-test, entre Marrakech et Taroudannt, sur le versant méridional sur rochers siliceux à environ 2000 m d'altitude, 13.5.1965, *Cauro*.
38. *E. ciconium*. a) France: près du Montrédon, Aude, *Guitt.* 63040703; b) près de Rians, Var, *Guitt.* 63060604. c) Espagne: Segorbe, en bordure de la route, *Guitt.* 65041704; d) en bordure de la route Madrid-Cordoba, à 102 km de Madrid, *Guitt.* 65041106. e) à 2 km au nord-ouest d'Albacète, *Guitt.* 64052703. f) Tunisie: vallée de la Medjerda, au carrefour des P3-C40, *Guitt.* 66040802; g) Dj. Chambi, au Hir Tella, à 1200 m d'altitude, dans une steppe à *Artemisia campestris*, *Guitt.* 66041304; h) olivette, route de Kairouan à Oumsseltia, à 11 km de Kairouan, *Guitt.* 66041501; i) sur marnes gypseuses dans une steppe à alfa, à 2 km au sud du barrage de Nebaana, avec l'*E. hirtum*, *Guitt.* 66041509.
39. *E. alpinum*. a) Italie: piano della cinquemiglia, dans les prairies entre Sulmona et Roccaraso, *Guitt.* 65072601.
40. *E. heteradenum*. a) Maroc: au sud de Tetouan, dans le Jb. Bou-Zeitoune, en exposition nord-est, à 1000 m d'altitude, *Guitt.* 64061401; b) au pic de Gorgoues, dans les fissures du sommet de la falaise, *Guitt.* 64061501.



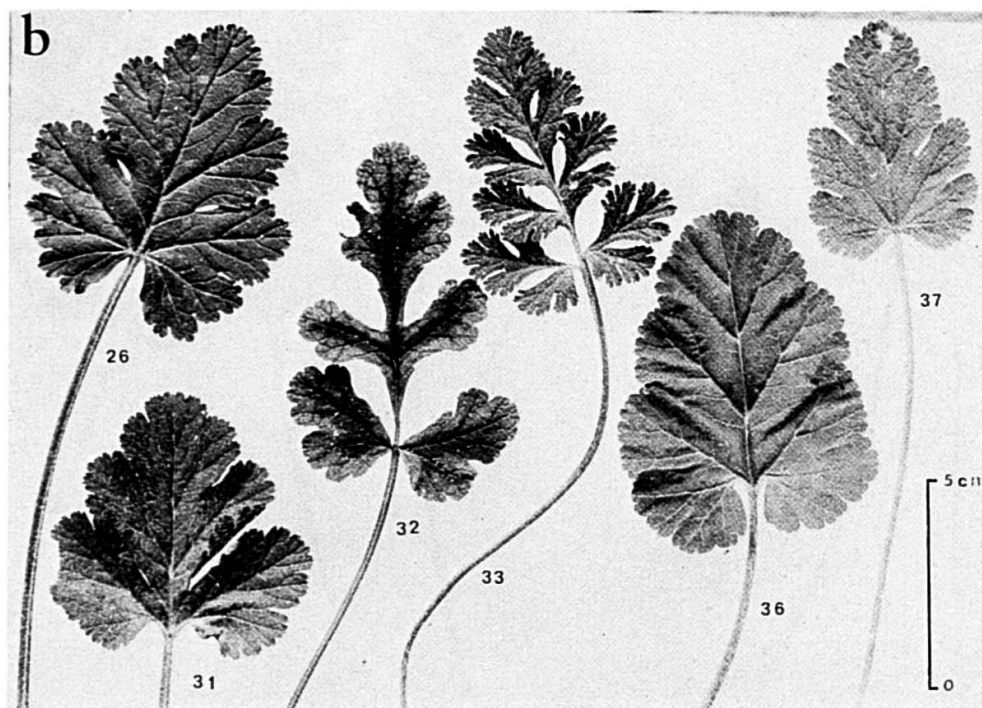
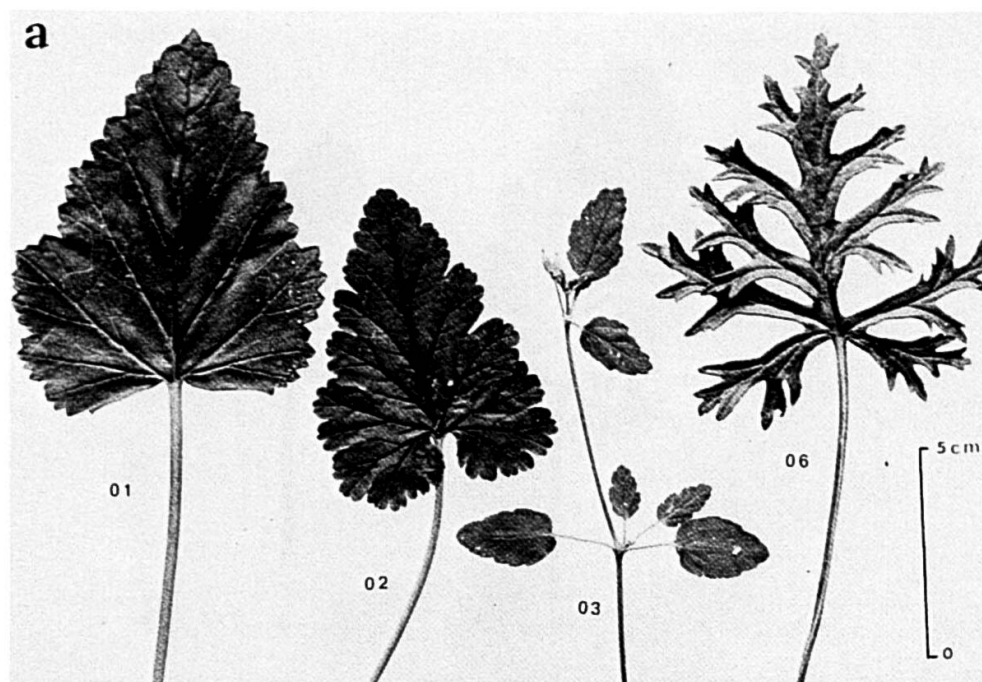
41. *E. cheilanthifolium*. a) Espagne: Sierra Nevada, sur le Corral du Piccacho de la Veleta, sur éboulis schisteux en exposition nord, à 3000 m d'altitude, *Guitt.* 64062001 et 66080103; b) Sierra Nevada, au Cerro de la Silleta de Padul, dans les fissures calcaires de la falaise du sommet, altitude 1550 m, *Guitt.* 64061901. c) Sierra Segura, au-dessus de Campocebas entre 1500 et 1800 m d'altitude, sur calcaires, *Guitt.* 64062403.
42. *E. glandulosum*. a) France: vallée de Llo, Pyrénées-Orientales, sur coulée de calcaires, à 1450 m d'altitude, exposition sud-sud-est, *Guitt.* 64070202. b) Andorre: à 3 km au sud de Canillo, sur schistes pourris, à 1450 m d'altitude en exposition est, au bord de la route, *Guitt.* 64070201.
43. *E. foetidum*. a) France: Pech Redon, montagne de la Clappe près de Narbonne, sur éboulis calcaires, *Guitt.* 63040702.
44. *E. rupestre*. a) Espagne: San Juan de Monserrat, Barcelone, sur poudingues en décomposition, à 1000 m d'altitude, *Guitt.* 64070101.
45. *E. celtibericum*. a) Espagne: Sierra de Javalambre, en exposition sud dans les dépressions du nord-ouest du sommet, vers 1850 m d'altitude, sur éboulis calcaires, *Guitt.* 66072701.
46. *E. crispum*. a) France: fissures et crête rocheuse calcaire au nord de la vieille chapelle de Case de Pène, Pyrénées-Orientales, en exposition sud, *Guitt.* 63040601 et 68083101.
47. *E. rodiei*. a) France: au Pas-de-la-Faye, au-dessus de Saint-Vallier, Alpes-Maritimes, *Guitt.* 63041101 et 63060204.
48. *E. lebelii*:  
 A) subsp. *lebelii*. a) France: sur dunes près de Jard-sur-Mer, Vendée, *Guitt.* 65070702. b) Portugal: Algarve, Praia du Faro, autour des habitations, *Guitt.* 64060701.  
 B) subsp. *maruccii*. c) Corse: plage du Pero, sur dunes non fixées, *Guitt.* 67050808.
49. *E. sublyratum*. a) Portugal: dans les clairières de la chênaie à chêne-liège au-dessus de Foz-Tua, Bragança, *Guitt.* 64060301.
50. *E. cicutarium* subsp. *ontigolanum*. a) Espagne: près de la lagune d'Ontigola, Aranjuez, *Guitt.* 65041102.
51. *E. microphyllum*. a) Tunisie: Dj. Chambi, Hir Tella, sur steppe à *Artemisia campestris*, avec l'*E. ciconium*, *Guitt.* 66041305; b) Kef en Naan, près de Thélepte, *Guitt.* 66041401.
52. *E. aethiopicum*:  
 A) subsp. *aethiopicum*. a) Maroc: forêt de la Mamora, au carrefour de la route de Meknès et de la tranchée A, 27.2.1965, *Mathez.* b) Tunisie: sur dunes fixées à 10 km à l'est de Tabarka, *Guitt.* 66040804.  
 B) subsp. *pilosum*. c) Portugal: ad vias sur sol sablonneux à 2 km au sud de Viana de Castello, *Guitt.* 64060202; d) clairière d'une pinède à Leiria, *Guitt.* 64060401. e) Espagne: clairière d'une pinède près d'Aranda de Burgos, *Guitt.* 65040902; f) Punta Umbria, dans la pinède, *Guitt.* 65041301.



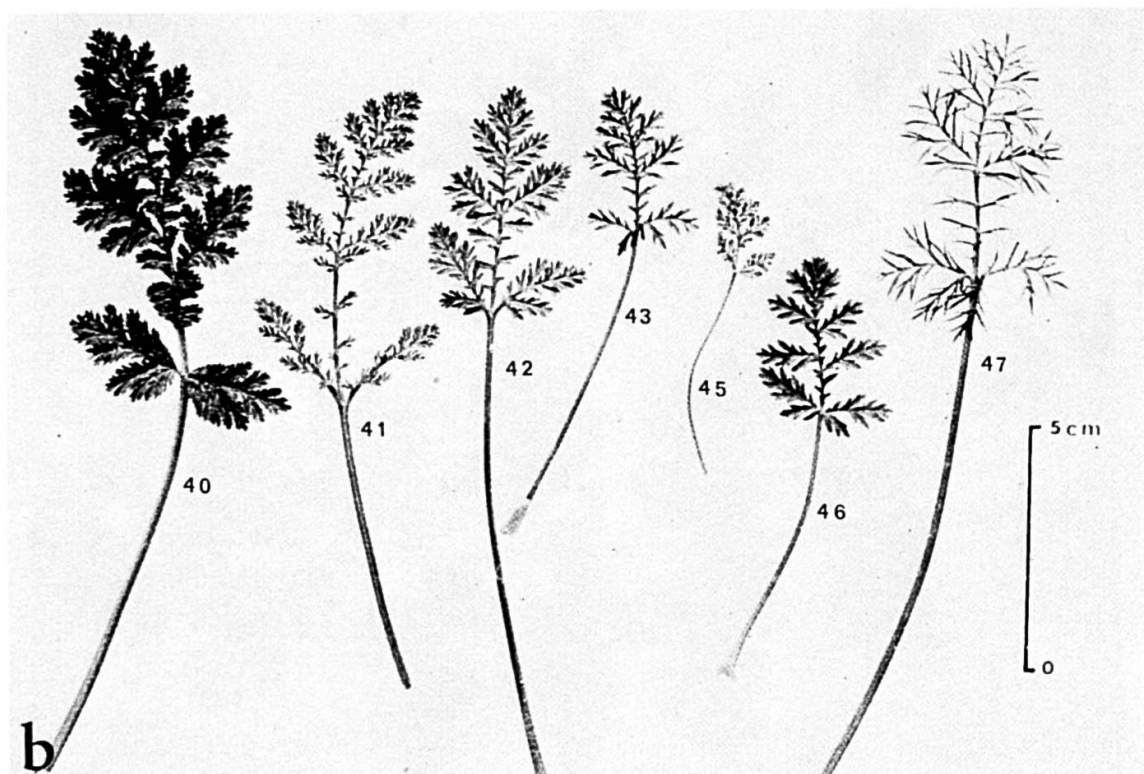
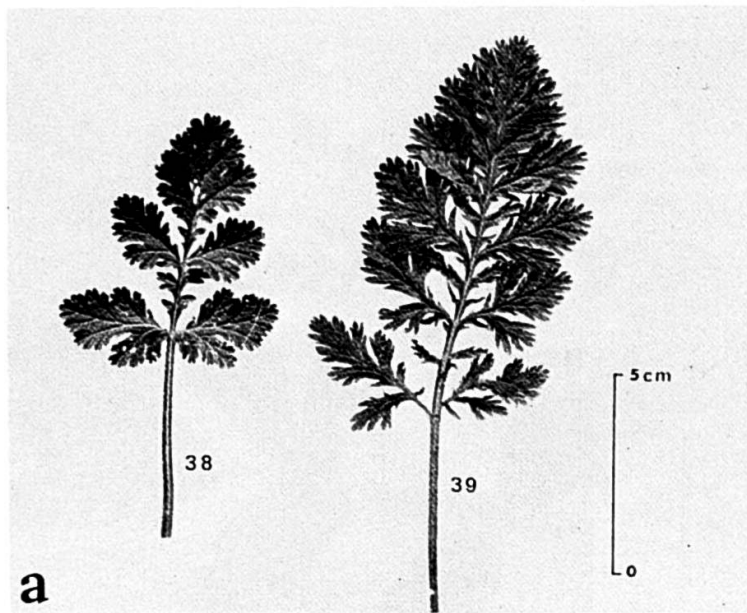
53. *E. moschatum*. a) France: presqu'île de Giens, avec l'*E. malacoides*, *Guitt.* 63041011. b) Corse: vallon du Fango, à 3 km à l'ouest de Bastia, *Guitt.* 67050701; c) Ermitage de la Trinité, près de Bonifacio, *Guitt.* 67051002. d) Espagne: col de Cadaquès, à 600 m, *Guitt.* 64052301; e) près d'un ruisseau à Belmez, Cordoue, *Guitt.* 64061102; f) dans une haie de Vejer de la Frontera, avec l'*E. chium*, *Guitt.* 64061205. g) Portugal: près de la plage de Matosinhos, Porto, *Guitt.* 64060201; h) au bord de la route à Santiago de Cacem, *Guitt.* 64060604. i) Tunisie: station de l'INRAT près d'El Ariana, *Guitt.* 66040701; j) en bordure de la route au sud-ouest de Menzel el Temine, Cap Bon, *Guitt.* 66041003. k) Sicile: en bordure d'un chemin à Carini près d'Alcamo, *Guitt.* 66042101. l) Italie: via Appia Antica, Rome, *Guitt.* 65072201; m) au nord de Nardo, Lecce, *Guitt.* 66042402; n) zone rudérale de Villa San Giovanni, *Guitt.* 66042301.
54. *E. touchyanum*. a) Maroc: vallée du Dadès, de Skoura à El-Kelaa, 25 km avant El-Kelaa, 17.4.1965, *Zaffran*; b) Tizi-n-Tinifift, 4.4.1966, *Mathez* 3540.
55. *E. stellatum*. a) Maroc: plateau central, Sibara, entre l'Oued Sidi Ali et la cote 481, 13.3.1965, *Mathez* 2388; b) gorges de Merchouch, route de Sidi Bet-tache à Romani, 14.4.1965, *Zaffran*.
56. *E. primulaceum*. a) Espagne: dans une asphodélaie sur terrain argileux, près d'Ecija à 80 km de Séville, *Guitt.* 65041202; b) en montant à El Torcal, près d'Antequera à 870 m d'altitude, *Guitt.* 65041401; c) près du col de la Sierra de Loja, à 1050 m d'altitude, dans les dépressions du karst, *Guitt.* 64062402; d) Sierra Segura, au-dessus de Campocebas, vers 1500-1800 m, *Guitt.* 65062603. e) Maroc: pelouse près de Sidi Kermine au sud de Tétouan dans le Jb. Bou-Zeitoune, *Guitt.* 64061402; f) Rif, sud-ouest entre Talem-bote et Tazoate, 14.3.1966, *Mathez* 3481.
57. *E. cicutarium*. a) France: La Teyre près Thuyets, Ardèche, sur granit porphyrique, *Guitt.* 63041201; b) à l'est de Lambesc près d'Aix-en-Provence, *Guitt.* 63040903; c) bord des chemins à Orléans-La Source, *Guitt.* 63051201. d) Espagne: Mostalès à 15 km à l'ouest de Madrid, *Guitt.* 64053101; e) près Talavera de la Reina, Tolède, *Guitt.* 64053102; f) à 2 km à l'ouest de Ciudad Rodrigo, *Guitt.* 64060101; g) près de la lagune d'Ontigola, Aranjuez, *Guitt.* 65041101; h) au bord de la route N 10 à 4 km au sud-ouest d'Avila, *Guitt.* 64053106. i) Tunisie: Cap Bon sur le plateau calcaire en bordure de l'Oued Chiba, *Guitt.* 66041006; f) Dj. Mansour, à 430 m d'altitude, en bordure de la route, *Guitt.* 66041201; k) Sicile: au sud d'Alcamo, sur alluvions sablonneuses en bordure d'une rivière, *Guitt.* 66042204; l) en bordure de la route à 56 km à l'ouest de Palerme, *Guitt.* 66042205. m) Italie: à 26 km au nord de Nardo, Lecce, *Guitt.* 66042401. n) Corse: en bordure de la route Murato-Rutali, avec *E. moschatum*, *Guitt.* 67050705; o) col Saint-Georges, 747 m d'altitude avec *E. botrys*, *Guitt.* 67050902; p) pelouse au bord de la RN 193 au sud de Ponte Leccia, avec *E. moschatum*, *Guitt.* 67051102.
58. *E. tocranum*. a) Libye: Cyrénaïque, sommet de la falaise entre Tocra et Barce (Aguba el Bakkor), dans un champ de blé, à 100 m en arrière de la falaise, *Le Houérou* 23046406.

59. *E. praecox*. a) Espagne: sur les formations sablonneuses près de la lagune d'Ontigola, Aranjuez, *Guitt.* 65041104.
60. *E. cicutarium* subsp. *dunense*. a) France: prairies au Nez-de-Jobourg, Manche, *Guitt.* 64073001.
61. *E. salzmännii*. a) France, Corse, dans les sables au sud de Saint-Florent, *Guitt.* 67050707. b) Espagne: dans les sables fixés et les clairières des pinèdes près de Puerto Santa Maria, au nord de Cadix, *Guitt.* 64061201; c) de Puerto Réal, *Guitt.* 64061203. d) Maroc: forêt de la Mamora, au carrefour de la route de Meknès et de la tranchée A, avec l'*E. aethiopicum*, 27.2.1965, graines récoltées par Mathez. e) Algérie: sur dunes fixées autour du marais de la Rassauta près de Fort de l'Eau, à l'est d'Alger, *Guitt.* 62042001.
62. *E. cicutarium* var. *arenarium*. a) France: sur sables, en bordure d'une vigne, au mas Trouchard, près d'Aigues-Mortes, Gard, *Guitt.* 65052501; b) dune littorale à 2 km à l'est de Salins d'Hyères, *Guitt.* 67050503. c) Corse: alluvions sablonneuses du Fango, près de Galeria, *Guitt.* 67050705; d) sur sables de la plage de Favone, *Guitt.* 67051005.
64. *E. acaule*. a) France: en bordure d'un chemin de Saint-Aunès, Hérault, *Guitt.* 63040901; b) lieux herbeux près de Saint-Rémy-en-Provence, *Guitt.* 63040902; c) lieux herbeux près de Gourdon, Alpes-Maritimes, *Guitt.* 63060201. d) Italie: Mont Palatin entre le palais d'Auguste et l'hippodrome, Rome, *Guitt.* 65072101; e) via Appia, Rome, *Guitt.* 65072202.
65. *E. masguindali*. a) Maroc: dans les dépressions argilocalcaires des lapiaz du Jb. Dersa, au nord de Tétouan, vers 500 m d'altitude, autour de la station relais-radio, *Guitt.* 64061301.
66. *E. sebaceum*. a) Maroc: plateau central, environs d'Oulmès, graines récoltées le 4.3.1964 par Mathez.
67. *E. mouretii*. a) Maroc: plateau central, région d'Azrou, sokhrate au pied du Jb. Bou Khedra, fruits récoltés par Mathez.
68. *E. rupicola*. a) Espagne: Sierra Nevada, dans les fissures des rochers schisteux du Prado de Vacarès, au-dessus de la Verada del Réal, exposition ouest, à 2100 m d'altitude, *Guitt.* 64062301.
69. *E. carvifolium*. a) Espagne: Sierra de Gredos au Puerto del Pico, dans les pelouses schisteuses, à 1360 m d'altitude, *Guitt.* 64053105.
70. *E. castellanum*. a) Espagne: Sierra Urbion, au nord du col de Santa Ines, dans les pelouses fixant les éboulis schisteux, à 1600 m d'altitude, *Guitt.* 66072602; b) dans les pelouses du col entre Montenegro et Viniegria de Arriba, *Guitt.* 67072905; c) en bordure du Camino forestal de Duriusculo au Pico de Urbion, dans la pinède, à 1440 m d'altitude, *Guitt.* 67072203.
71. *E. manescavi*. a) France: vallée d'Ossau, dans les prairies au-dessus de Bielle, Basses-Pyrénées, *Guitt.* 65080701.
73. *E. paui*. a) Espagne: au sommet du Yelmo de Segura (Jaen) dans les fissures du karst, à 1800 m d'altitude, *Guitt.* 66072902.

74. *E. daucooides*. a) Espagne: fissures de la crête rocheuse calcaire du Dornajo, Sierra Nevada, en exposition nord, à 2075 m, *Guitt.* 64062002.
75. *E. cazorlanum*. a) Espagne: Sierra Segura, au-dessus de Campocebas, à partir de 1800 m en exposition sud sur calcaires, *Guitt.* 64062502; b) Sierra Cazorla, au-dessus du parador, dans les rocailles calcaires vers 1500 m, *Guitt.* 66073101.



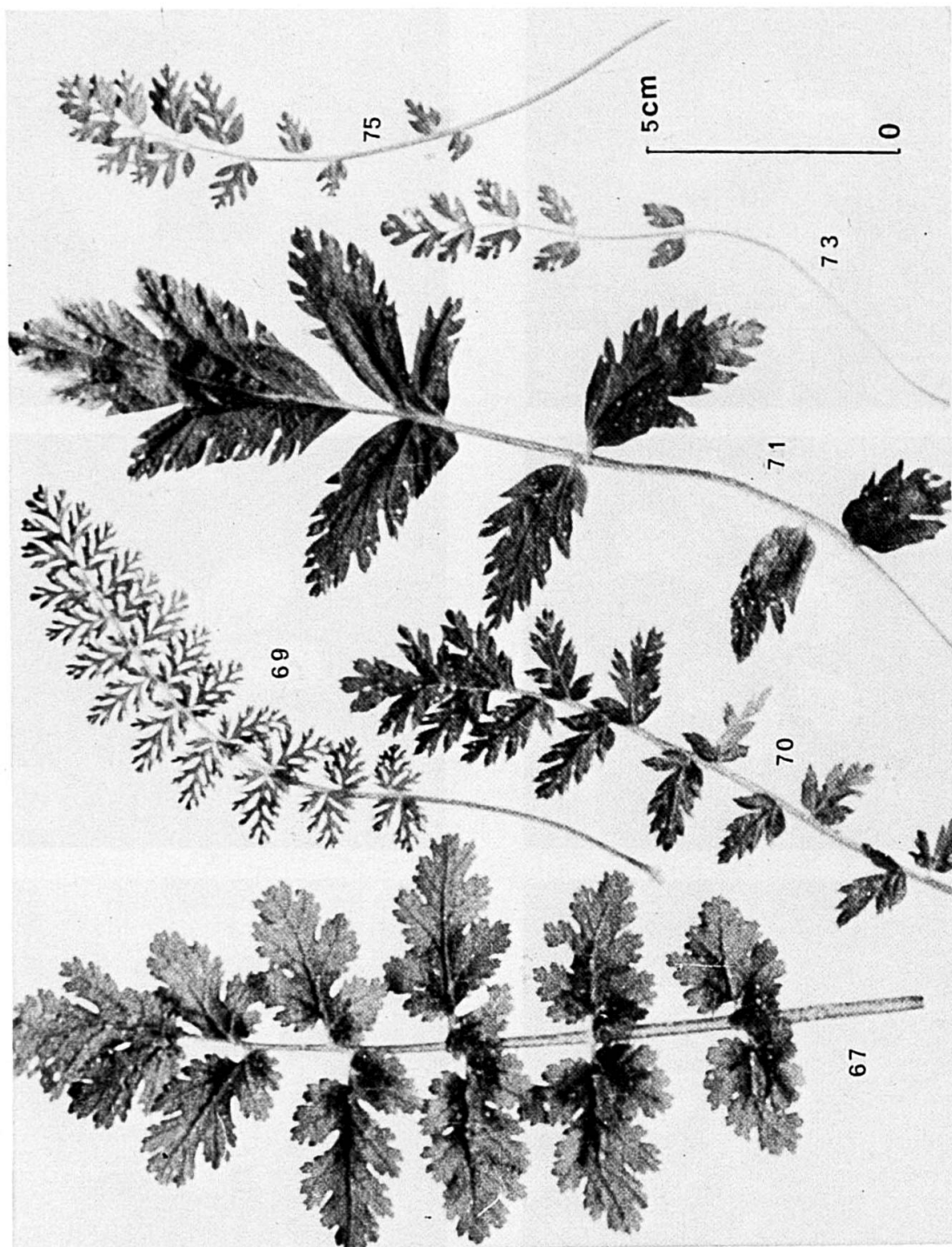
- a) la morphologie foliaire (sous-genre *Plumosa*):  
 01. *E. arborescens*; 02. *E. guttatum*; 03. *E. glaucophyllum*; 06. *E. hirtum* var. *maroccanum*  
 (en culture expérimentale).  
 b) la morphologie foliaire (Sect. *Malacoidea*):  
 26. *E. nervulosum*; 31. *E. trifolium*; 32. *E. boissieri*; 33. *E. asplenioides*; 36. *E. atlanticum*;  
 37. *E. cossonii* (en culture expérimentale).



a) la morphologie foliaire (subsect. *Absinthioidea*):  
38. *E. ciconium*; 39. *E. alpinum* (en culture expérimentale).

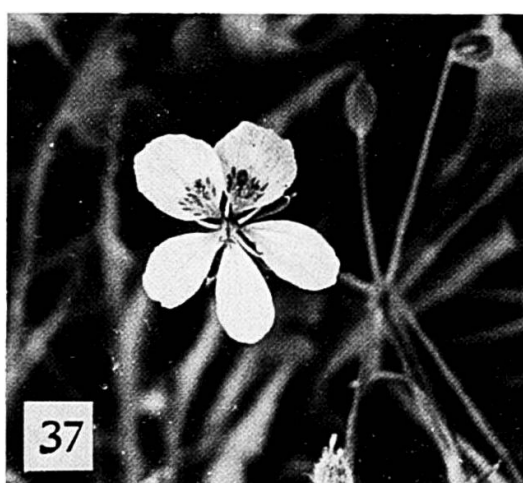
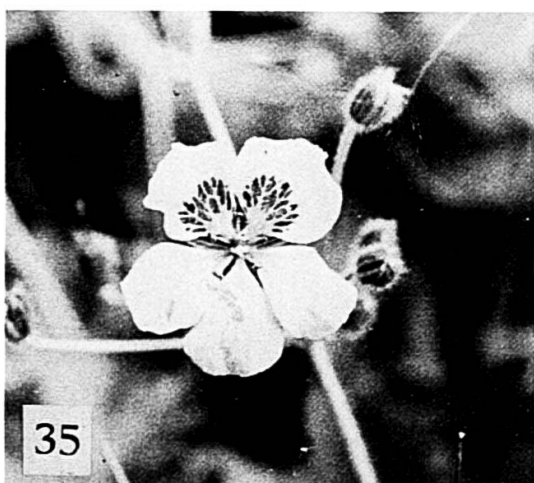
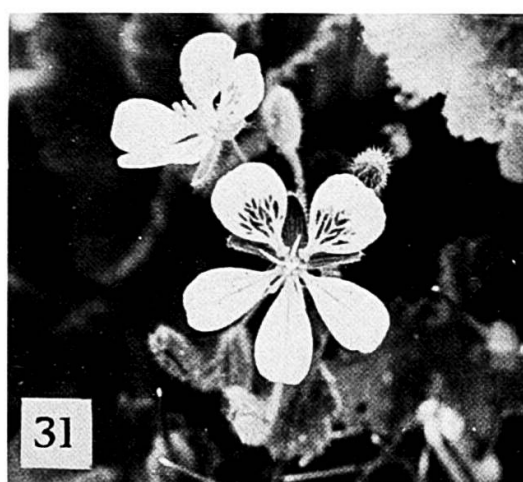
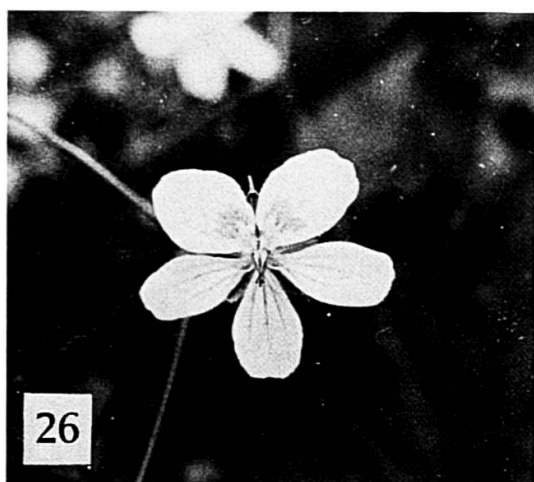
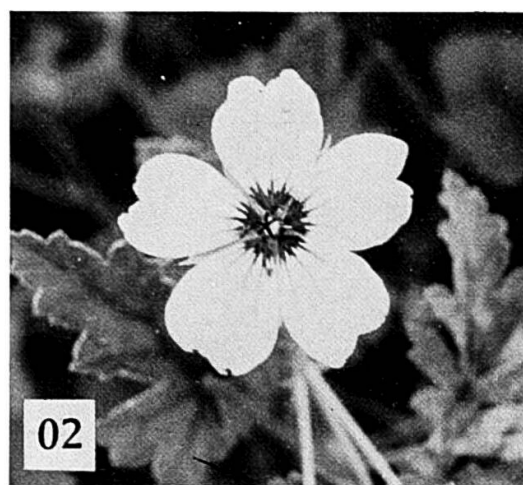
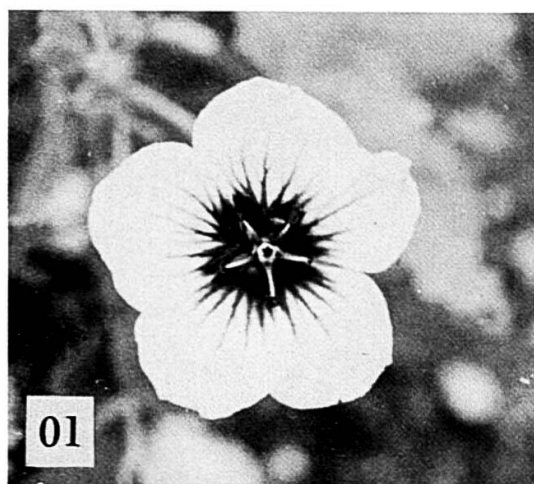
b) la morphologie foliaire (subsect. *Petraea*):  
40. *E. heteradenum*; 41. *E. cheilanthifolium*; 42. *E. glandulosum*; 43. *E. foetidum*; 45. *E. celtibericum*; 46. *E. crispum*; 47. *E. rodiei* (en culture expérimentale).



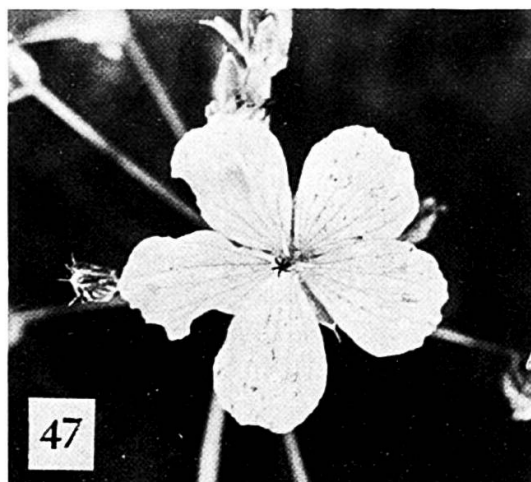
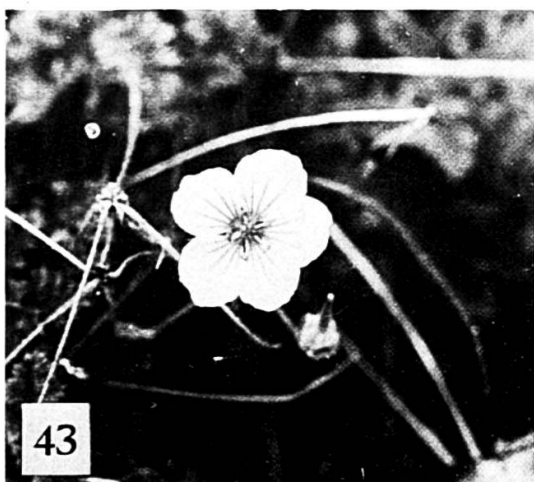
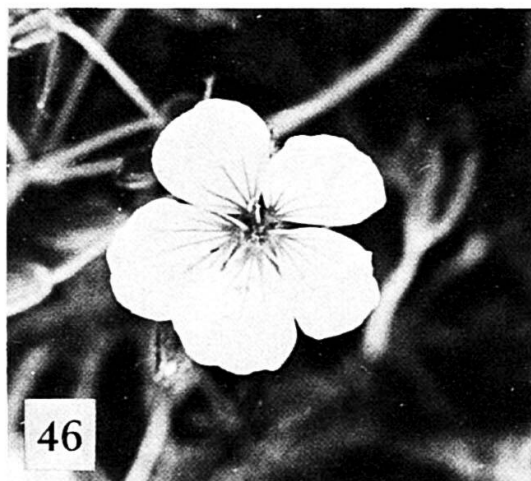
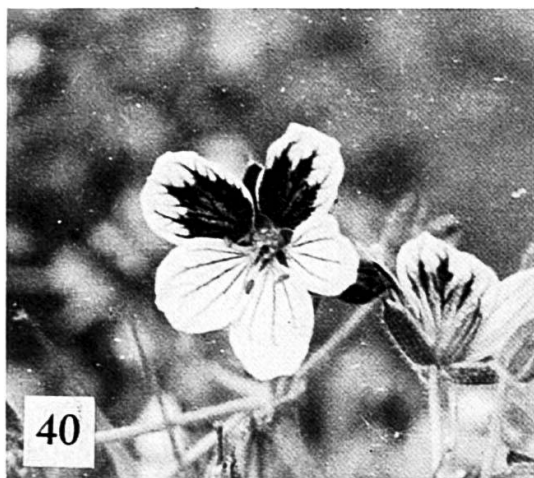


La morphologie foliaire (sect. *Cicutaria*):  
 67. *E. mouretii*; 69. *E. carvifolium*; 70. *E. castellanum*; 71. *E. manescavi*; 73. *E. paui*; 75. *E. cazorlanum* (en culture expérimentale).

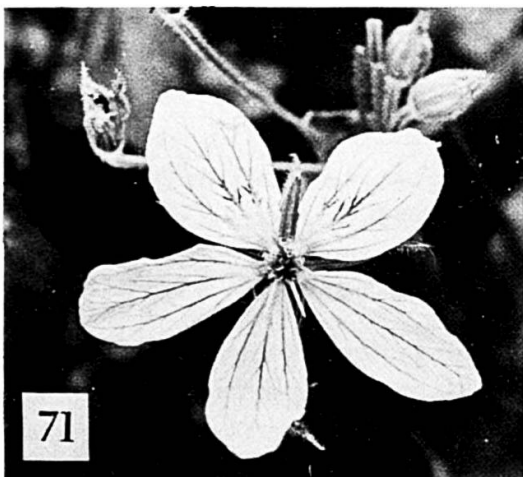
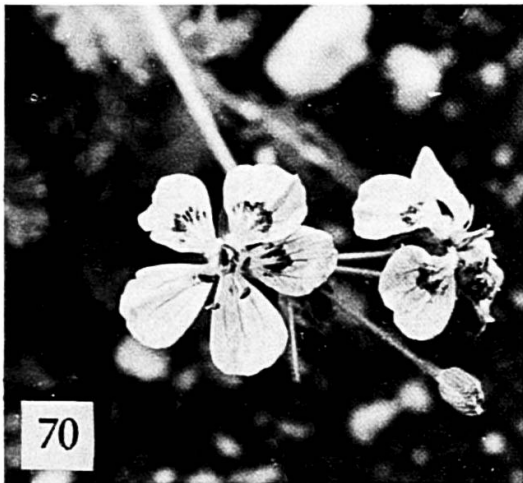
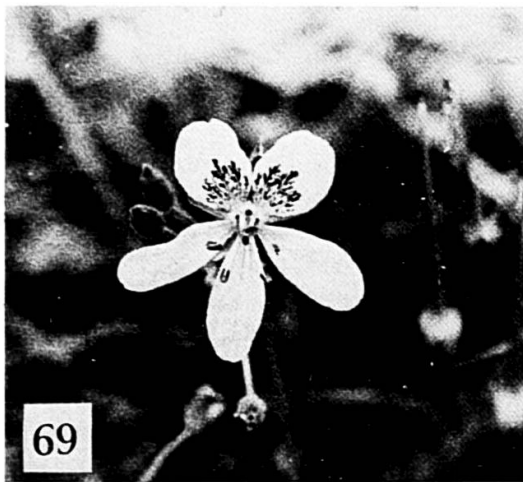




Comparaisons de quelques fleurs du genre *Erodium*:  
 sous-genre *Plumosa*: 01. *E. arborescens*, 02. *E. guttatum*; série de l'*E. trifolium*: 26. *E. nervulosum*; 31. *E. trifolium*; série de l'*E. asplenioides*: 35. *E. atlanticum*; 37. *E. cossonii* (en culture expérimentale, échelle 1/1).



Comparaisons de quelques fleurs de l'*Erodium* subsect. *Petraea*:  
 40. *E. heteradenum*; 42. *E. glandulosum*; 43. *E. foetidum*; 45. *E. celtibericum*; 46. *E. crispum*;  
 47. *E. rodiei* (en culture expérimentale, échelle 1/1).



Comparaisons de quelques fleurs de l'*Erodium* subsect. *Romana*:  
 69. *E. carvifolium*; 70. *E. castellanum*; 71. *E. manescavi*; 73. *E. pauianum*; 74. *E. daucoides*;  
 75. *E. cazorlanum* (en culture expérimentale, échelle 1/1).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aiton, W. (1789) *Hortus kewensis* 2: 414-416. London.
- Andreas, Ch. H. (1946) *De inheemsche Erodia van Nederland*. Gouda.
- (1947) De inheemsche Erodia van Nederland. *Ned. Kruidk. Arch.* 54: 138-229.
- Battandier, J. A. (1888) *Dicotylédones*. In Battandier & Trabut: *Flore de l'Algérie* 1: 121-128. Alger & Paris.
- (1914) Précisions sur quelques Erodium d'Algérie à propos de la monographie de M. Knuth dans le "Pflanzenreich". *Bull. Soc. Bot. France* 61: XXV-XXX.
- Baudière, A. & A. M. Cauwet (1968) Sur quelques plantes inédites, rares ou critiques de la flore des Pyrénées-Orientales et des Corbières audoises. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 19: 179-200.
- Bauhin, G. (1623) *Pinax theatri botanici*... Basiliae.
- Becherer, A. (1928) Combinationes novae vel neglectae. *Feddes Repert.* 25: 215-218.
- Bertolini, A. (1847) *Flora italica*, vol. 7. Bononiae.
- Blakeslee, A. F. & A. G. Avery (1937) Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine. *J. Heredity* 28: 393-411.
- Boccone, P. (1697) *Museo di piante rare della Sicilia, Malta, Corsica, Italia, Piemonte e Germania*. Venezia.
- Boissier, E. (1845) *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837*, vol. 2. Paris.
- (1867) *Flora orientalis*... vol. 1. Genève & Basel.
- & G. F. Reuter (1852) *Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis*. Genève.
- Bolòs, O. de & R. Molinier (1958) Recherches phytosociologiques dans l'île de Majorque. *Collect. Bot. (Barcelona)* 5: 699-865.
- Bolòs, A. de (1950) Vegetación de los comarcos Barcelonesas. *Inst. Esp. Est. Medit. Barcel.*
- Bonnet, E. & G. Barratte (1896) *Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie*. Paris.
- Braun-Blanquet, J. (1935) L'excursion de la Sigma en Catalogne. *Cavanillesia* 7: 89-110, 153-167.
- (1952) *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. C.N.R.S.
- Britten, J. & B. B. Woodward (1905) Bibliographical notes XXXV. L'Héritier's botanical works. *J. Bot.* 43: 266-273.
- Brumhard, Ph. (1905) Monographische Übersicht der Gattung Erodium. *Arbeiten Königl. Bot. Gart. Breslau* 1-59.
- (1906) Erodii generis novae varietates atque formae. *Feddes Repert.* 2: 116-119.
- Burmah, N. L. (1759) *Specimen botanicum de Geraniis*. Lugduni Batavorum.
- Burnat, E. (1896) *Flore des Alpes maritimes* 2: 21-24. Genève.
- Candolle, A. P. de (1824) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 1: 645-649. Paris.
- Carolin, R. C. (1958) The species of the genus Erodium L'Hér. endemic to Australia. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 83: 92-100.
- (1967) *Geraniaceae*. In K. Mair: Flora of New South Wales. *Contr. New South Wales Natl. Herb. Fl. Ser.* 102: 1-23.

- Cavanilles, A. J. (1784) *Quarta dissertatio botanica*. In: *Monodelphiae classis dissertationes decem*. Parisiis.
- (1788) *Quinta dissertatio botanica*. In: *Monodelphiae classis dissertationes decem*. Parisiis.
- Chevassut, G. (1956) Les groupements végétaux du marais de la Rassauta. *Ann. Inst. Agr. Alg.* 10/4: 1-96.
- Christensen, C. (1922) Index to Pehr Forsskål: Flora aegyptiaco-arabica 1775 with a revision of Herbarium Forsskålîi contained in the Botanical Museum of the University of Copenhagen. *Dansk. Bot. Ark.* 4/3: 1-54.
- Contandriopoulos, J. (1957) Nouvelle contribution à l'étude caryologique des endémiques de la Corse. *Bull. Soc. Bot. France* 104: 533-538.
- (1962) *Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines*. Thèse. Montpellier.
- Cosson, E. (1892) *Illustrationes florum atlanticae...* Vol. 2/5. Paris.
- Cuvier, G. (1802) *Notice historique sur Charles-Louis L'Héritier*. Paris.
- D'Amato, F. (1964) Nuclear changes and their relationships to histological differentiation. *Caryologia* 17/2: 317-325.
- Darlington, C. D. & A. P. Wylie (1955) *Chromosome atlas of flowering plants*, ed. 2. London.
- Davis, P. H. & J. Roberts (1955) Materials for a flora of Turkey. I. Geraniaceae. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 22: 9-27.
- Debure, G. (1802) *Catalogue des livres de la bibliothèque de feu C. L. L'Héritier de Brutelle*. Paris.
- Decaisne, J. (1935) Geraniaceae. In *Florula Sinaica*. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, ser. 2, 3: 285-286.
- Delile, A. (1839) *Index completens semina in horto botanico regio Monspelensi anno 1838 collecta*: 6.
- Desfontaines, R. (1798) *Flora atlantica* 2: 105-114. Paris.
- Dodoens, R. (1583) *Stirpium historiae pemptades sex sive libri XXX*. Antwerpiae.
- Dryander, J. (1797) *Catalogus bibliothecae historico-naturalis Josephi Banks*, vol. 3. Londini.
- Dubius, A. & L. Faurel (1964) Récoltes botaniques de R. Pasquier in Iran (1957). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 54: 85-132.
- Dumortier, B. C. (1865) Annales de la flore (1). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 4: 339-347.
- Dupont, P. & S. Dupont (1956) Additions à la flore du nord-ouest de l'Espagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 91: 313-334.
- Durand, B. (1963) Le complexe *Mercurialis annua* L. s.l. Une étude biosystématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, ser. 12, 4: 579-736.
- Dyer, A. F. (1963) The use of lacto-propionic orcein in rapid squash methods for chromosome preparations. *Stain Technol.* 38: 85-90.
- Ehrendorfer, F. (1962) Les mécanismes cytogénétiques de micro-évolution chez les Angiospermes. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 267-275.
- Eichler, A. W. (1878) *Blüthendiagramme construirt und erläutert*. 2: 295. Leipzig.
- Eig, A. (1932) Revision of the *Erodium* species of Palestine. *Beih. Bot. Centralbl.* 50/2: 226-240.
- Engler, A. (1931) Geraniales. In A. Engler & K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 19a. Engelmann, Leipzig.
- Favarger, C. (1962) L'évolution parallèle du caryotype. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 277-286.
- (1967) Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 42: 163-206.
- & J. Contandriopoulos (1961) Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- Forskål, P. (1775) *Flora aegyptiaco-arabica, sive descriptiones plantarum...* Niebuhr, Hauniae.



- Gajewski, W. (1959) Evolution in the genus Geum. *Evolution* 13: 378-388.
- Gauger, W. (1937) Ergebnisse einer zytologischen Untersuchung der Familie der Geraniaceae. I. *Planta* 26: 529-531.
- Geitler, L. (1939) Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. *Chromosoma* 1: 1-22.
- Gilbert, J. L. (1968) Some of nature's wimbles. *Gard. Chron.* 164: 18-19.
- Godron, D. A. (1853) *Florula juvenalis*. Montpellier.
- Gorenflot, R. (1959) Le polymorphisme de *Plantago coronopus* L., ses manifestations et ses causes. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 20: 237-500.
- (1961) Etude morphologique et cytologique de quelques allotriploïdes expérimentaux de *Plantago coronopus* L. *Bull. Soc. Bot. France* 108: 200-212.
  - (1964) Introgression, polymorphisme et taxonomie chez les plantaginacées. *Adansonia* 4: 393-417.
  - (1968) Chromosomes surnuméraires et mosaïques chez *Plantago coronopus* L. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 162: 17-21.
- Gouan, A. (1773) *Illustrationes et observationes botanicae...* Tiguri.
- Gounot, M. (1958) Contribution à l'étude des groupements végétaux messicoles et rudéraux de la Tunisie. *Ann. Serv. Bot. Tunisie* 31: 1-282.
- Grenier, Ch. & A. Godron (1847) *Flore de France* 1: 307-313. Paris.
- Guinochet, M. (1954) *Notices botaniques et itinéraires commentés à l'occasion du VIII<sup>e</sup> congrès international de botanique*. 1-2. Algérie. Paris-Nice.
- (1955) *Logique et dynamique du peuplement végétal...* Paris.
  - (1965) *Notations fondamentales de botanique générale*. Paris.
- Guittonneau, G. (1961) Observations sur la polysomatie, l'endopolyploïdie et la polyploïdie résultant de l'action du 2-4-D sur la racine du *Cucumis sativus* L. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 52: 125-152.
- (1963a) Nouvelles études taxinomiques sur l'*Erodium* (sub-Geranio) *Aethiopicum* Lamk. et l'*E. Jacquinianum* F. M. & A. Lall. *Bull. Soc. Bot. France* 110: 43-48.
  - (1963b) Nouvelles études taxinomiques sur les espèces d'*Erodium* du bassin méditerranéen occidental. II. *Ibid.* 110: 241-244.
  - (1964a) Contribution à l'étude caryologique du genre *Erodium* L'Hér. I. *Ibid.* 111: 1-4.
  - (1964b) Deux espèces du genre *Erodium* nouvelles pour l'Algérie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 53: 73-82. (1962).
  - (1965a) Note sur la découverte de la polysomatie dans le genre *Erodium* L'Hér. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 260: 5332-5335.
  - (1965b) Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Erodium* L'Hér. II. *Bull. Soc. Bot. France* 112: 25-32.
  - (1966a) Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Erodium* L'Hér. III. *Ibid.* 113: 3-11.
  - (1966b) Sur la répartition de l'*Erodium brachycarpum* (Godr.) Thell. [= *E. obtusiplicatum* (Maire, Weiller & Wilczek) Howell] dans le bassin méditerranéen. *Ibid.* 113: 66-68.
  - (1966c) Sur les interprétations de l'*Erodium asplenoides* (Desf.) Willd. *Ibid.* 113: 519-523.
  - (1967a) Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Erodium* L'Hér. IV. *Ibid.* 114: 32-42.
  - (1967b) Note sur le texte de la *Geraniologia* de L'Héritier. *Ibid.* 114: 42-45.
  - (1968) Sur la présence de l'*Erodium Salzmanni* Del. (= *E. tenuisectum* Gr. & G.) en Corse et aux Canaries. *Ibid.* 115: 565-571.



- Guittonneau, G. & H.-H. Le Houérou (1968) Deux nouvelles espèces du genre *Erodium* L'Hér. découvertes en Libye. *Ibid.* 115: 591-599.
- & J. Mathez (1969) Une espèce méconnue du Haut-Atlas marocain: *Erodium cossonii* sp. nov. *Bull. Sci. Phys. Nat. Maroc* 48: 37-50.
- Hegi, G. (1924) *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* 4: 1716-1725. München.
- Heiser, Ch. B. & Th. W. Whitaker (1948) Chromosome numbers, polyploidy, and growth habit in California weeds. *Amer. J. Bot.* 35: 179-186.
- Heitz, E. (1926) Der Nachweis der Chromosomen. *Z. Bot.* 18: 625-681.
- Hering, M. (1927) Die Mimenfauna der Canarischen Inseln. *Zool. Jahrb. Art. Syst. Ökol. Geogr. Tiere* 53: 405-486.
- Heywood, V. H. (1954) Notulae criticae ad Floram Hispaniae pertinentes, I. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 1: 81-122.
- Howell, J. Th. (1947) Further studies of the broad-leaf *Erodium*. *Leaf. W. Bot.* 5: 67-68.
- Huskins, C. L. & S. C. Steinitz (1948) The nucleus in differentiation and development, I., II. *J. Heredity* 39: 35-43, 67-77.
- Juslenius, A. D. (1755) *Centuria I. plantarum, quam... sub praesidio... C. Linnaei... Höjer, Upsaliae.*
- Knuth, R. (1912) *Geraniaceae*. In A. Engler: *Das Pflanzenreich* IV/129. Engelmann. Leipzig.
- Laínz, M., S. J. (1969) In floram Europaeam animadversiones. *Candollea* 24: 253-262.
- (1970) Aportaciones al conocimiento de la Flora cántabro-astur, IX. *Bol. Inst. Estud. Asturianos* 15: 3-45.
- Lamarck, J. B. (1786) *Encyclopédie méthodique. Botanique*, vol. 2, fasc. 1. Paris.
- Langlet, O. (1927) Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkerne im Wurzelmeristem. *Svensk. Bot. Tidskr.* 21: 397-422.
- Lanjouw, J. & al. (1966) Code international de la nomenclature botanique. *Regnum Veg.* vol. 46. Utrecht.
- Lapeyrouse, P. de (1813) *Histoire abrégée des plantes des Pyrénées...* Toulouse.
- Larsen, K. (1958) Cytological and experimental studies on the genus *Erodium* with the special references to the collective species *E. cicutarium* (L.) L'Hér. *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* 23: 1-25.
- (1960) Cytological and experimental studies on the flowering plants of the Canary Islands. *Biol. Skr.* 11/3: 1-60.
- Lawalrée, A. (1964) *Erodium* L'Hérit. ex Ait. In: *Flore générale de Belgique*, vol. 4. Bruxelles.
- Le Houérou, H.-N. (1962) Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. *Mém. Univ. Alger. Inst. Rech. Sahar.* 6/1-2.
- (1969) Quatrième contribution à la flore libyenne. *Bull. Soc. Bot. France* 116: 279-284.
- L'Héritier, C.-L. (1792-1802) *Geraniologia, seu Erodii, Pelargonii, Geranii, Monsoniae et Grieli historia iconibus illustrata*. Didot, Parisiis.
- Lévêque, M. & R. Gorenflot (1969) Prospections caryologiques dans la flore littorale du Boulonnais. *Bull. Soc. Bot. N. France* 22: 27-58.
- Linder, R. (1954) Etude génétique de mécanismes qui limitent la fertilité dans *Oenothera missouriensis* et *O. fruticosa*, *Ann. Biol. (Paris)* 30: 500-518.
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum* 2: 680. Holmiae.
- (1759) *Systema naturae...* ed. 10, 2: 1143. Holmiae.
- (1749-1769) *Amoenitates academicae...* Holmiae.
- Litardière, M. R. de (1923) Les anomalies de la caryocinèse somatique chez le *Spinacia oleracea* L. *Rev. Gén. Bot.* 35: 369-381.

- Litardière, M. R. de (1936) *Erodium L'Hérit.* In J. Briquet: *Prodrome de la flore corse* 2/2: 15-36. Paris.
- L'Obel, M. de (1581) *Plantarum seu stirpium icones*. Antwerpiae.
- Löve, A. & D. Löve (1943) The geographical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta Biol., sér. A*: 274-352.
- Maire, R. (1923) Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord, fasc. 6. *Bull. Soc. Hist. Afrique N.* 14: 118-159.
- Mangenot, G. (1941) Substances mitoclasiques et cellules végétales. Etat actuel de la question d'après les travaux publiés jusqu'à 1940. *Rev. Cytol. Cytophysiol. Vég.* 5: 169-264.
- McCown, R. L. & W. A. Williams (1968) Competition for nutrients and light between the annual grassland species *Bromus mollis* and *Erodium botrys*. *Ecology* 49: 981-990.
- Moinet-Simon, L. (1964) Considérations sur l'inflorescence du *Pelargonium zonale* Aiton. *Mém. Soc. Bot. France*: 125-134.
- Morton, J. K. (1959) The flora of Islay and Jura (v.s. 102). *Proc. Bot. Soc. British Isles (Suppl.)* 3/3: 1-59.
- Muschler, R. (1912) *A manual flora of Egypt*, vol. 1. Berlin.
- Nathorst, Th. E. (1756) *Flora monspeliensis, quam... praeside... Carolo Linnaeo... ad publicam ventilationem defert Theoph. Erdm. Nathorst... Höjer, Upsaliae*.
- Negodi, G. (1937) Gametogenesi e cariologia dell'"*Erodium corsicum*" Lem. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 44: 667-672.
- Ozenda, P. (1958) *Flore du Sahara septentrional et central*. Paris.
- Parkinson, J. (1640) *Theatrum botanicum...* London.
- Pau, C. (1921) Plantas del norte de Yebala (Marruecos). *Mem. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.* 12: 263-401.
- (1922) Nueva contribución al estudio de la flora de Granada. *Mem. Mus. Ci. Nat. Berceña, Ser. Bot.* 1: 1-74.
- Picard, C. (1837) Etude sur les Géraniées qui croissent spontanément dans les départements de la Somme et du Pas-de-Calais. *Mém. Soc. Agric. Comm. Sci. Arts Boulogne/mer, ser. 2*, 1: 94-138.
- Podlech, D. & A. Dieterle (1969) Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. *Candollea* 24: 185-243.
- Poiron, L. (1963) La végétation du Karst des Préalpes. *Rivière Sci.* 50: 1-22.
- Pottier-Alapetite, G. (1954) L'île de Zembra. Excursion phytosociologique. *Mém. Soc. Sci. Nat. Tunisie* 2: 35-44.
- Quézel, P. (1953) Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Mém. Soc. Bot.* 9: 1-77.
- (1957) *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Paris.
- (1965) *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie*. Stuttgart.
- Rivas Goday, S. (1946) Dos plantas cavanillesianas. *Anales Jard. Bot. Madrid* 6/2: 397-407.
- Rothmaler, W. (1941) Nomenklatorisches, meist aus dem westlichen Mittelmeergebiet. III. *Feddes Repert.* 50: 68-78.
- (1962) *Erodium glutinosum* Dum., neu für Deutschland. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem.* 9: 10-17.
- Rottgardt, K. (1956) Morphologische, cytologische und physiologische Untersuchungen von Ökotypen in Schleswig-Holstein. *Beitr. Biol. Pflanzen* 32: 225-278.
- Rouy, G. & J. Foucaud (1897) *Flore de France* 4: 98-123. Paris.
- Saunders, E. R. (1931) Illustrations of carpell polymorphism VII. *New Phytol.* 30: 80-118.

- Saunders, E. R. (1937) *Floral morphology: a new outlook, with special reference to the interpretation of the gynaecium*, vol. 1. Cambridge.
- Sauvage, Ch. (1961) Flore des subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, Sér. Gén.* 22: 1-252.
- Schönbeck-Temesy, E. (1970) *Geraniaceae*. In K. H. Rechinger: *Flora iranica*. Graz.
- Scopoli, G. A. (1786) *Deliciae florae et faunae insubricae...* 1: 8, tab. 3, Ticini.
- Segelberg, I. (1966) *Erodium hirtum* (Forsk.) Willd. in Crete. *Bot. Not.* 119: 373-375.
- Simonet, M. & N. Guinochet (1939) Sur l'apparition dans les tissus végétaux de cellules polyploïdes sous l'influence de vapeurs de paradichlorobenzène. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 130: 1057-1059.
- Snyder, L. A. (1950) Morphological variability and hybrid development in *Elymus glaucus*. *Amer. J. Bot.* 37: 628-636.
- Stafleu, F. A. (1963) Dates of botanical publications 1788-1792. *Taxon* 12: 43-87.
- (1967) Taxonomic literature. *Regnum Veg.*, vol. 52. Utrecht.
- Stearn, W. T. (1957) *An introduction to the Species Plantarum and cognate botanical works of Carl Linnaeus*. In C. Linnaeus: *Species plantarum, a fascimile of the first edition 1753*, 1: 51-64. Ray Society, London.
- Stomps, T. L. (1910) Kernteilung und Sinapsis bei *Spinacia oleracea*. *Biol. Zentralbl.* 31: 257-309.
- Südermann, F. (1906) Neue oder noch wenig bekannte Bastarde. *Allg. Bot. Z. Syst.* 12: 90-94.
- Thellung, A. (1912) La flore adventice de Montpellier. *Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg* 38: 348-359.
- Valentine, D. H. (1962) La taxonomie expérimentale: tendances actuelles. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 255-266.
- Van Campo-Duplan, M. (1954) Considérations générales sur les caractères des pollens et des spores et sur leur diagnose. *Bull. Soc. Bot. France* 101: 250-281.
- Vierhapper, F. (1919) Beiträge zur Kenntnis der Flora Griechenlands. II. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 69/3-6: 102-156.
- Wagnon, K. A. & M. M. Biswell (1943) Two types of broad-leaf *Erodium* in California. *Madroño* 7: 118-125.
- Warburg, E. F. (1938) Taxonomy and relationships in the Geraniales in the light of their cytology. *New Phytol.* 37: 130-159, 189-210.
- Webb, D. A. & A. O. Chater (1967) The *Erodium petraeum* complex. *Feddes Repert.* 74: 13-18.
- (1968) *Erodium L'Hér.* In T. G. Tutin & al.: *Flora europaea*, vol. 2. Cambridge.
- Wilczek, E. (1925) Sur les variations de l'*Erodium tordylioides*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique. N.* 16: 97-98.
- Willdenow, C. L. (1800) *Caroli a Linné Species plantarum...*, vol. 3/1: Nauk, Berolini.
- Willkomm, H. M. & J. M. Lange (1878) *Prodromus florae hispanicae...* 3: 531-541. Stuttgart.

# INDEX<sup>1</sup>

- Alchemilla arvensis* 14  
*Andrachne maroccana* 92  
*Andryala agardhii* 91  
*Arbutus pavarii* 110  
*Arenaria conimbricensis* 97  
– *pungens* 96  
*Artemisia campestris* 138, 139  
– *herba-alba* 135  
*Asplenium ceterach* 92  
  
*Bromus mollis* 87  
  
*Calamintha atlantica* 92  
*Campanula embergeri* subsp. *typica* 92  
– *mollis* var. *tlemcenensis* 90  
*Carthamus fruticosus* 73  
*Centaurea schouwii* 80  
*Centranthus angustifolius* subsp. *maroccanus* 93  
– – subsp. *nevadensis* 116  
*Convolvulus nitidus* 91  
*Cucumis sativus* 29  
*Cyperus bufonius* 137  
  
*Echium confusum* 111  
*Eragrostis kohorica* 80  
*Erodium* sect. *Absinthioidea* 22, 74, 93, 94, 126, 130, 131  
– subsect. *Absinthioidea* 19, 74, 93, 94, 96, 124, 126  
– subgen. *Barbata* 27, 70, 73, 127, 130, 132  
– sect. *Barbata* 19  
– subsect. *Chamaedryoidea* 19, 71, 74, 79, 130  
– sect. *Cicutaria* 19, 74, 99, 127, 129, 130  
– subsect. *Cicutaria* 19, 74, 99-101  
– subsect. *Gruina* 19  
– sect. *Gruinalia* 19  
– subsect. *Guttata* 19, 72  
– subsect. *Incarinata* 19  
– sect. *Lobata* 19  
– sect. *Malacoidea* 19, 74, 130  
– subsect. *Malacoidea* 19, 74, 76, 78, 88, 126  
  
*Erodium* subsect. *Pelargoniflora* 19  
– subsect. *Petraea* 19, 74, 93, 94, 126, 130  
– sect. *Pinnatisecta* 19  
– subgen. *Plumosa* 26, 27, 70-72, 127, 130, 132, 134  
– sect. *Plumosa* 19, 62, 70  
– subsect. *Romana* 19, 74, 112-114, 126  
– *acaule* (64) 15, 22, 27, 30, 40, 42, 53, 55-58, 60, 61, 68, 69, 112-115, 121-123, 133, 141  
– – x *cazorlanum* 55, 124  
– – x *cicutarium* 53  
– – x *malacoides* 56, 124  
– – x *manescavi* 56, 124  
– – x *rupicola* 56, 124  
– *aegyptiacum* 82  
– *aethiopicum* (52) 23, 30, 40, 50-54, 67, 69, 99, 102, 105, 106, 108, 111, 114, 122, 123, 139, 141  
– – subsp. *aethiopicum* 100, 105, 133, 139  
– – x *lebelii* 50  
– – subsp. *pilosum* 105, 106, 111, 133, 134, 139  
– *albidum* 103  
– *albiflorum* 80  
– *alnifolium* (13) 14, 24, 27, 30, 36, 38, 41, 62, 63, 77-80, 83, 120, 132, 136  
– – x *trifolium* 36, 124  
– *alpinum* (39) 14, 24, 30, 40, 43, 44, 50, 66, 93, 94, 121, 125, 126, 132, 133, 138  
– – x *ciconium* 43  
– *althaeoides* 80, 84  
– *ambiguum* 107  
– *anaristatum* 29, 51  
– *anemonifolium* 124  
– *angulatum* 82, 84  
– *antariense* 97  
– *apenninum* 93  
– *arabicum* 72  
– *aragonense* 82  
– *arborescens* (01) 16, 24, 30, 34, 35, 41, 42, 70-72, 132, 135  
– *arenarium* 114

<sup>1</sup> Le nombre entre parenthèses (en gras) suivant certaines espèces du genre *Erodium* correspond à celui attribué à cette même espèce tout au long de l'ouvrage.

*Erodium asplenoides* (33) 23, 24, 30,  
 36, 41-43, 62, 64, 74, 83, 88, 90,  
 91, 120, 130, 132, 133, 138  
 — — var. *juliani* 91  
 — — x *trifolium* 42  
 — *astragaloides* (76) 115, 118  
 — *atlanticum* (35) 29, 30, 33, 36,  
 40-43, 62, 64, 83, 88, 90-92, 120,  
 130, 132, 133, 138  
 — — x *cossonii* 43  
 — *atomarium* 108, 109  
 — *baborum* 91  
 — *ballii* 110, 111  
 — *battandierianum* (34) 91  
 — *bipinnatum* 30, 103, 105, 106  
 — — var. *huguetii* 106  
 — *boissieri* (32) 22, 26, 30, 34-38,  
 41-43, 55, 64, 83, 88, 90, 91,  
 121, 132, 138  
 — — x *chium* 37  
 — *botrys* (24) 14, 23, 27, 29, 30,  
 37-40, 42, 43, 51, 53, 55, 62, 74,  
 78, 85-87, 121, 133, 137, 140  
 — — x *brachycarpum* 39  
 — — var. *brachycarpum* 86  
 — — f. *montanum* 86  
 — — var. *obtusiplicatum* 86  
 — *brachycarpum* (23) 29, 30, 39, 40,  
 43, 62, 78, 85, 86, 121, 133, 137  
 — — x *botrys* 39  
 — *bryoniifolium* 72  
 — *camposianum* 118  
 — *carvifolium* (69) 24, 30, 45, 50,  
 55, 57-61, 68, 69, 113-115, 117,  
 119, 121, 122, 126, 130-133, 141  
 — — subsp. *castellanum* 117  
 — — x *castellanum* 59, 127  
 — — x *masguindali* 57  
 — *castellanum* (70) 30, 58, 59, 60,  
 68, 69, 113-115, 117, 119, 121,  
 122, 127, 130, 133, 134, 141  
 — — x *carvifolium* 59  
 — — x *manescavi* 59  
 — *cazorlanum* (75) 30, 33, 55, 56,  
 58, 60, 61, 68, 69, 113, 115, 118,  
 119, 123, 130, 133, 134, 142  
 — — x *acaule* 55  
 — — x *daucoides* 61  
 — — x *pau* 60  
 — *celtibericum* (45) 30, 46, 48, 49,  
 65, 94, 95, 98, 132, 134, 139  
 — — x *cheilanthifolium* 49  
 — — x *foetidum* 48  
 — — x *rupestre* 48  
 — *chaerophyllum* 109, 111  
 — *chamaedryoides* 16, 28, 32, 76  
 — *cheilanthifolium* (41) 28, 30, 44-  
 50, 58, 65, 66, 94-98, 123, 132-  
 134, 139  
 — —  $\beta$  *cavanillesii* 98  
 — — x *foetidum* 47

*Erodium cheilanthifolium* x *glandulosum*  
 46  
 — — x *heteradenium* 45  
 — — var. *fontqueri* 96  
 — — var. *vieillardii* 96  
 — *chium* (14) 25, 28-30, 36-39, 51,  
 53, 62, 63, 76-84, 89, 119, 121,  
 122, 130, 133, 136, 140  
 — — x *boissieri* 37, 124  
 — — var. *chium* 30, 80, 132, 136  
 — — subsp. *littoreum* 81  
 — — x *malacoides* 37  
 — — var. *murcicum* 30, 75, 80, 132,  
 136  
 — — x *pulverulentum* 37  
 — *choulettianum* 23, 91  
 — *ciconium* (38) 14, 15, 25-30, 39-  
 44, 47, 50, 53, 55, 66, 93, 94,  
 121, 125, 130, 133, 138, 139  
 — — x *alpinum* 43, 44, 124, 133  
 — *cicutarium* (57) 14, 21, 28-33, 39,  
 40, 51-55, 58, 67, 69, 100-111,  
 115, 116, 119, 121, 122, 127,  
 133, 134, 140  
 — — x *acaule* 53  
 — — subsp. *aethiopicum* 111  
 — — var. *arenarium* 30, 103, 112,  
 133, 141  
 — — subsp. *bicolor* 107  
 — — subsp. *bipinnatum* 105  
 — — var. *bipinnatum* 105  
 — — subsp. *cicutarium* 104  
 — — subsp. *dunense* 30, 51, 102,  
 110, 111, 141  
 — — var. *glandulosum* 103  
 — — var. *hirtum* 111  
 — — var. *immaculatum* 28, 29  
 — — subsp. *jacquinianum* 111  
 — — var. *maculatum* 108  
 — — x *manescavi* 54, 124  
 — — var. *maruccii* 105  
 — — subsp. *ontigolanum* 29, 30, 102,  
 104, 119, 132, 134, 139  
 — — var. *pimpinellifolium* 102  
 — — var. *praecox* 109  
 — — x *praecox* 110  
 — — x *primulaceum* 54  
 — — var. *pusillum* 109  
 — — var. *sabulicola* 105  
 — *corsicum* (11) 22, 28, 29, 30, 35,  
 36, 71, 75, 76, 130, 133, 135  
 — *cossonii* (37) 29, 30, 39, 42, 43,  
 62, 64, 83, 88, 90, 92, 93, 120,  
 126, 130, 132, 133, 138  
 — — x *atlanticum* 43  
 — *crassifolium* 80  
 — —  $\beta$  *salinarium* 73  
 — *crenatum* (29) 22, 30, 35, 38-42,  
 47, 62, 64, 87-89, 120, 132, 138

- Erodium crispum* (46) 26, 30, 42, 45,  
47, 49, 50, 65, 66, 94, 95, 98, 99,  
132, 134, 139  
– x *foetidum* 48  
– x *rupestre* 49  
– *cygnorum* 29  
– *danicum* (63) 29, 31, 51, 103, 110,  
112  
– *daucoides* (74) 22, 30, 31-33, 45,  
47, 57-61, 68, 69, 113, 115, 118,  
119, 123, 127, 130, 133, 134, 142  
– x *cazorlanum* 61  
– x *manescavi* 61  
– *deserti* 107  
– *floribundum* 84  
– *foetidum* (43) 15, 18, 28, 31, 42,  
43-49, 58, 65, 66, 94-99, 133,  
134, 139  
– x *celtibericum* 48  
– x *cheilanthifolium* 47  
– x *crispum* 48  
– x *glandulosum* 46  
– x *rodiei* 48  
– x *rupestre* 47  
– *garamantum* (21) 31, 36, 37, 39,  
62, 63, 77, 79, 85, 130, 132, 134,  
137  
– *gaussenianum* 117  
– *geifolium* 89  
– *glandulosum* (42) 18, 28, 31, 42,  
44-46, 48, 49, 61, 65, 94-98, 120,  
133, 139  
– x *cheilanthifolium* 46  
– x *foetidum* 46  
– x *heteradenum* 44  
– x *rupestre* 46  
– *glaucophyllum* (03) 28, 31, 34, 35,  
70-72, 125, 133, 135  
– *glutinosum* 29, 31, 103, 134  
– *graveolens* 97  
– *gruinum* (22) 14, 16, 26-31, 39,  
40, 43, 44, 78, 85, 133, 137  
– *guinochetianum* 91, 92  
– *gussonii* 18, 89  
– *guttatum* (02) 24, 31, 35, 40-42,  
59, 70-72, 125, 132, 135  
– *hesperium* (30) 87-89  
– *heteradenum* (40) 31, 35, 42, 44,  
45, 47, 49, 65, 94, 95, 120, 130,  
132, 138  
– x *cheilanthifolium* 45  
– x *glandulosum* 44  
– x *rodiei* 50  
– *hirtum* (05) 31, 35, 62, 71-73, 104,  
111, 132, 135, 138  
– var. *glabriusculum* 29, 31, 35,  
62, 71-73, 132, 135  
– var. *maroccanum* 29, 31, 34,  
35, 38, 41, 42, 50, 62, 71-73,  
133, 135  
– *hussoni* 72
- Erodium hybridum* 60  
– *hymenodes* 28, 90  
– *involucratum* 81  
– *jacquinianum* 32, 55, 104-106, 111,  
114  
– var. *sabulicola* 103  
– *jahandiezianum* (04) 72, 73  
– x *keichium* 38  
– *keithii* (17) 27, 29, 31, 38, 63, 77,  
79, 82, 83, 119, 122, 130, 133,  
136  
– x *kolbianum* 46  
– *laciniatum* (16) 16, 25, 29, 31, 35,  
38-41, 51, 53, 62, 63, 77, 79, 81,  
104, 122, 130, 132, 136  
– var. *hesperium* 89  
– *lebelii* (48) 31, 50, 51, 55, 67, 99,  
100, 103, 104, 122, 133, 134, 139  
– x *aethiopicum* 50  
– var. *albidum* 103  
– var. *euglutinosum* 103  
– subsp. *lebelii* 31, 103, 139,  
– subsp. *maruccii* 29, 31, 103,  
133, 134, 139  
– *littoreum* 80, 81  
– *longipes* 117  
– *lucidum* 97, 106  
– *macradenum* 18, 28, 31, 97  
– var. *heteradenum* 95  
– *maculatum* 108, 109  
– *malacitanum* 111  
– *malacoides* (20) 14, 25, 28-31, 36-  
40, 53, 55, 62, 69, 74-85, 89, 121,  
122, 133, 136, 140  
– x *acaule* 56  
– subsp. *brevirostre* 29, 31, 84,  
85, 119, 132, 134, 137  
– x *chium* 37  
– var. *crassifolium* 80  
– subsp. *garamantum* var. *tibesticum*  
f. *nanum* 79  
– subsp. *malacoides* 31, 84, 119,  
136  
– subsp. *malacoides* var. *althaeoides*  
84, 137  
– var. *malacoides* 84, 136  
– var. *neuradifolium* 84  
– x *neuradifolium* 38  
– var. *ribifolium* 82  
– subsp. *subtrilobum* var. *garaman-*  
*tum* 85  
– var. *glanduliferum* f. *breviros-*  
*tre* 84  
– *malopoides* var. *corsicum* 76  
– *manescavi* (71) 23, 27, 29, 31, 35,  
42, 43, 45, 47, 49, 50, 53-56, 59,  
60, 68, 69, 113-115, 117, 121,  
123, 130, 133, 141  
– x *acaule* 56  
– x *castellanum* 59



*Erodium manescavi* x *cicutarium* 54  
 - - x *daucoides* 60, 61  
 - *maruccii* 103, 104  
 - *maritimum* (08) 14, 24, 27, 29, 31, 35, 36, 71, 74-76, 133, 135  
 - - var. *apetala* 24, 75  
 - - var. *bocconi* 75  
 - *masguindali* (65) 27, 32, 42, 57-61, 68, 112-114, 116, 121, 132, 141  
 - - x *carvifolium* 57  
 - *mauritanicum* 89  
 - *medeense* (28) 87, 89  
 - *meynieri* (18) 77, 79, 82, 85, 130  
 - *microphyllum* (51) 32, 51, 100, 102, 105, 119, 132, 134, 139  
 - *moschatum* (53) 14, 24, 27-29, 32, 51, 53, 55, 67, 69, 100-104, 106, 130, 133, 140  
 - - f. *cicutarioides* 106  
 - - subsp. *deserti* 106  
 - *mouretii* (67) 23, 32, 33, 51, 52, 57, 58, 68, 69, 112, 113, 116, 120, 132-134, 141  
 - - x *sebaceum* 58  
 - - x *touchyanum* 52  
 - *muliebre* 106, 107  
 - *munbyanum* (27) 23, 32, 34, 35, 38, 40-42, 62, 64, 87-89, 120, 130, 132, 138  
 - *murcicum* 81  
 - *muticum* 91  
 - *neglectum* 103  
 - *nervulosum* (26) 14, 18, 22, 32, 38, 40, 41, 62, 64, 87-89, 120, 130, 132, 137  
 - - x *crenatum* 41  
 - *neuradifolium* (19) 28, 32, 37-39, 62, 63, 77-79, 82, 83, 121, 122, 133, 136  
 - - x *laciniatum* 39  
 - - x *malacoides* 38  
 - - x *pulverulentum* 38  
 - *obtusiplicatum* 29, 30, 86  
 - *oreophilum* 29, 32, 33, 35-39, 42, 63, 76-80, 132, 135  
 - *pachyrrhizum* 18, 89  
 - *pau* (73) 32, 60, 61, 68, 69, 113, 115, 117-119, 123, 127, 130, 133, 141  
 - - x *cazorlanum* 60  
 - *petraeum* 15, 18, 29, 31, 96, 98, 134  
 - - subsp. *crispum* 96, 98  
 - - var. *crispum* 98  
 - - subsp. *glandulosum* 97  
 - - subsp. *lucidum* 97  
 - - subsp. *rodiei* 99  
 - *pimpinellifolium* 109  
 - *populifolium* (25) 18, 32, 40, 41, 64, 87-89, 132, 137

*Erodium praecox* (59) 23, 29, 32, 50, 54, 67, 100-102, 104, 106-110, 122, 123, 127, 133, 134, 141  
 - - x *aethiopicum* 54  
 - - var. *bicolor* 107  
 - - var. *jahandiezii* 108  
 - *primulaceum* (56) 32, 33, 51-53, 54, 67, 69, 100-102, 108-110, 122, 132, 140  
 - - *β pumilum* 109  
 - *pulverulentum* (15) 32, 36-38, 42, 51, 54, 62, 63, 77, 79, 81, 121, 122, 132, 136  
 - - x *chium* 37  
 - - x *neuradifolium* 38  
 - *redolens* 106, 107  
 - *reichardii* (10) 22, 23, 28, 29, 32, 35, 36, 71, 75, 76, 135  
 - *ribifolium* 32, 82, 130  
 - *rodiei* (47) 24, 32, 44, 47-50, 65, 94-99, 132, 139  
 - - x *foetidum* 48  
 - - x *glandulosum* 50  
 - - x *heteradenium* 50  
 - *romanum* 15, 53, 115, 116  
 - - var. *castellanum* 117  
 - *rupestre* (44) 28, 32, 45-49, 65, 66, 94-98, 123, 126, 130, 133, 139  
 - - x *celtibericum* 48  
 - - x *crispum* 49  
 - - x *foetidum* 47  
 - - x *glandulosum* 46  
 - *rupicola* (68) 27, 32, 44, 45, 49, 55-61, 68, 69, 112-116, 122, 132, 141  
 - - x *acaule* 56  
 - *sabulicola* 103, 105  
 - *salzmännii* (61) 32, 37, 39, 50, 51, 53, 55, 67, 69, 100-102, 104, 111, 112, 130, 132, 133, 141  
 - *sanguischristi* (09) 32, 35-37, 55, 71, 74-76, 79, 130, 132, 135  
 - *sebaceum* (66) 32, 51, 52, 57-61, 68, 69, 112, 113, 116, 120, 132-134, 141  
 - - x *mouretii* 57  
 - - x *touchyanum* 52  
 - *sennenii* 93  
 - *setosum* 86  
 - *soluntinum* 81  
 - *staphylinum* 105, 111  
 - *stellatum* (55) 24, 29, 32, 51-53, 67, 69, 100, 102, 107-110, 132-134, 140  
 - - x *touchyanum* 52  
 - - var. *transatlanticum* 108  
 - *sublyratum* (49) 32, 33, 37, 42, 51, 53, 67, 69, 99, 100, 104, 132, 133, 139

*Erodium subtrilobum* 82, 84  
 – *supracanum* 28, 32, 98  
 – – *x macradenum* 46  
 – *tenuisectum* 111  
 – *x toccox* 54  
 – *tocranum* (58) 29, 32, 33, 54, 67, 100, 102, 109, 110, 119, 122, 130, 133, 140  
 – *tordylioides* (72) 32, 33, 90, 113, 115-117, 134  
 – *touchyanum* (54) 29, 32, 51-55, 57, 58, 67, 69, 100-102, 106-108, 116, 120, 130, 132-134, 140  
 – – *x mouretii* 52  
 – – *x sebaceum* 52  
 – – *x stellatum* 52  
 – *triangulare* 16, 31, 81  
 – *trichomanifolium* 96  
 – *trilobatum* 90  
 – *trifolium* (31) 28, 32, 34-37, 40-43, 47, 51, 58, 62, 64, 74, 83, 87-90, 120, 130, 133, 138  
 – – *x alnifolium* 36  
 – – *x asplenioides* 42  
 – – *var. montanum* 90, 134  
 – – *var. trifolium* 90  
 – *tuberosum var. glabriusculum* 73  
 – *urbionicum* 97  
 – *valentinum* 97  
 – *vieillardii* 32, 96, 116, 134  
 – *viscosum* 55, 93, 111

*Galium bourgeanum* 92  
 – – *var. maroccanum* 92  
*Geranium acaule* 115  
 – *aethiopicum* 16, 105, 106, 111  
 – *alpinum* 93  
 – *anemonifolium* 124  
 – *arborescens* 72  
 – *asplenioides* 91  
 – *bipinnatum* 16, 105, 106  
 – *botrys* 86  
 – *chamaedryoides* 16, 76  
 – *chaerophyllum* 109  
 – *chium* 80  
 – *ciconium* 14, 15, 19, 93  
 – *cicutarium* 14, 15, 98, 105, 109  
 – – *var. moschatum* 14  
 – *crassifolium* 80  
 – *dissectum* 15  
 – *foetidum* 14, 15, 97, 98  
 – *geifolium* 90  
 – *glandulosum* 16, 97  
 – *glaucophyllum* 14, 72  
 – *gruinum* 14, 85  
 – *guttatum* 72  
 – *hirtum* 15, 16, 73  
 – *hybridum* 124  
 – *incarnatum* 15, 16  
 – *laciniatum* 81

*Geranium luganense* 124  
 – *malacoides* 13, 14, 84, 89  
 – *malopoides* 72  
 – *maritimum* 16, 75,  
 – *molle x pyrenaicum* 124  
 – *moschatum* 106  
 – *murcicum* 80  
 – *numidicum* 105  
 – *parvulum* 16, 76  
 – *petraeum* 15, 16, 98  
 – *pilosum* 105  
 – *pimpinellifolium* 109  
 – *praecox* 109, 110  
 – *pulverulentum* 81  
 – *pusillum x pyrenaicum* 124  
 – *radicatum* 97  
 – *reichardii* 16, 76  
 – *romanum* 115  
 – *rupestre* 98  
 – *scabrum* 15  
 – *striatum* 15  
 – *supinum* 13  
 – *tordylioides* 117  
 – *triangulare* 16  
 – *trifolium* 90  
 – *versicolor* 15  
 – *viscosum* 93

*Hedysarum coronarium* 80  
*Hypochoeris leontodontoides* 93

*Leucanthemum depressum* 92  
*Limnanthes* 125  
*Lotus creticus* 111

*Monsonia nivea* 130

*Oenanthe globulosa* 80  
*Oenothera* 66  
*Oxalis* 125

*Paillotia canariensis* 86  
*Pelargonium* 16, 18  
 – *hirtum* 16  
 – *tenuifolium* 16  
 – *zonale* 23  
*Plantago* 23  
 – *coronopus* subsp. *commutata* 124  
 – – subsp. *eu-coronopus* 124

*Quercus calliprinos* 110

*Sarcocapnos crassifolia* 90, 117  
*Satureja battandieri* 92

Scilla obtusifolia	76
Sedum brevifolium	116
– modestum	92
Selaginella denticulata	76
Sida	17
Sideritis glacialis	96

Teucrium buxifolium var. albidum	90
– chamaedrys	14
– collinum	92
– rupestre	92
– – var. rupestre	92

*Ce volume est consacré à la thèse de M. Guy-Georges Guittonneau, le jury étant composé de Messieurs les Professeurs M. Guinochet, président, R. Gorenflot, Y. Demarly et V. H. Heywood.*

## Publications en vente au Conservatoire botanique de Genève

Les prix sont en francs suisses. En *italique* les prix réduits dont jouissent les libraires et instituts scientifiques. \* = stocks limités.

### *Bulletin de l'Herbier Boissier:*

Vol. 1, 2, 3*	75.—	<i>60.—</i>	
Vol. 4-7, épuisés			le volume

### *Mémoires de l'Herbier Boissier:*

fasc. 1, épuisé			
fasc. 2-22*	60.—	<i>50.—</i>	la série

### *Bulletin de l'Herbier Boissier, sér. 2:*

Vol. 1*, 2*, 3*, 4*, 5*, 6*, 7*, 8*	75.—	<i>60.—</i>	le volume
-------------------------------------	------	-------------	-----------

### *Annuaire du Conservatoire et du Jardin botaniques de Genève:*

Vol. 1*	30.—	22.—	
Vol. 2*, 18-19	35.—	27.—	le volume
Vol. 3*, 4*, 6, 9, 10, 11-12	35.—	25.—	le volume
Vol. 5, épuisé			
Vol. 7-8, 20, 21	70.—	55.—	le volume
Vol. 13-14, 15-16, 17	50.—	35.—	le volume

### *Candollea:*

Vol. 1-17, épuisés			
Vol. 18*, 19, 20	60.—	<i>50.—</i>	le volume
Vol. 21 (1-2), 22 (1-2), 23 (1-2), 24 (1-2), 25 (1-2), 26 (1-2), 27 (1-2)	120.— (60.—)	<i>100.— 50.—</i>	le volume le fascicule)

### *Boissiera:*

Vol. 1-4, 9, épuisés			
Vol. 5*	18.—	15.—	
Vol. 6*, 7*, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19	100.—	75.—	le volume

Ammann & Meylan, <i>Flore des mousses de la Suisse</i> (1918)	100.—	75.—	
---	-------	------	--

Autran & Durand, <i>Hortus Boissieranus</i> (1896)	8.—	6.—	
--	-----	-----	--

Barbey, <i>Epilobium genus</i> (1885)	70.—	50.—	
---------------------------------------	------	------	--

Barbey, <i>Florae Sardoae compendium</i> (1885)	70.—	50.—	
---	------	------	--

### *Boissier, Diagnose Plantarum Orientalis Novarum*

sér. 1, fasc. 2* (1843), 12 (1853) 13 (1854)	25.—	20.—	le fascicule
sér. 2, fasc. 3 (1856), 4 (1859), 5 (1856), 6 (1859)	25.—	20.—	le fascicule

Boissier, <i>Flora Orientalis</i> vol. 1*, 5*, 6	250.—	200.—	le volume
--	-------	-------	-----------

Boissier, <i>Icones Euphorbiarum</i> (1866)	250.—	200.—	
---	-------	-------	--

Boissier & Reuter, <i>Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis</i> (1852)	40.—	30.—	
---	------	------	--

Chenevard, <i>Catalogue des plantes vasculaires du Tessin</i> (1910)	45.—	30.—	
--	------	------	--

Crumière-Briquet, <i>Biographie J. Briquet, 1870-1931</i> (1935)	15.—	10.—	
--	------	------	--

Dansereau, <i>Monographie du genre Cistus</i> (1939)	35.—	25.—	
--	------	------	--

Hochreutiner, <i>Etudes sur les phanérogames aquatiques du Rhône et de Port Genève</i> (1896)	70.—	50.—	
---	------	------	--

Hochreutiner, <i>La philosophie d'un naturaliste</i> (1911)	60.—	40.—	
---	------	------	--

Micheli, <i>Le jardin du Crest, notes sur les végétaux cultivés en plein air au château du Crest près Genève</i> (1896)	20.—	15.—	
---	------	------	--

Stefani, Major & Barbey, <i>Karpathos</i> (1895)	35.—	25.—	
--	------	------	--

### *Stephani, Species Hepaticarum* (vol. 1-2 épuisés)

Vol. 3*, 4, 5, 6	200.—	150.—	le volume
------------------	-------	-------	-----------

Willis, <i>The birth and spread of plants</i> (1940)	70.—	50.—	
--	------	------	--

**Actes du VI<sup>e</sup> Symposium de Flora Europaea. En vente au prix de souscription (fr. 30.—) jusqu'à épuisement du stock.**



