

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
Kapitel: 1: Généralités
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: 24.01.2026

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

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^e 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^e 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 academicæ 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^e 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* (Bur.) 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^e 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^e 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^e 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.¹;
- 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-

¹ 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.