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 méditerranéesn occidental

Autor: Guittonneau, Guy-Georges

Kapitel: 2: Les résultats expérimentaux

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: 09.12.2025

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

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.*

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

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

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

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

($4n = 80$); *E. cicutarium* ($4n = 80$); *E. cazorlanum (sub-E. daucoides)* ($4n = 160$). Puis, (Guittonneau 1966a) nous l'avons signalée pour trois autres espèces: *E. sublyratum* ($4n = 40$); *E. mouretii (sub-E. tordylioides)* ($4n = 40$); *E. primulaceum* ($4n = 40$). 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 polyploïdie 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 (2*x*), Aut.

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

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

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

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

c x 01a	*E. arborescens* (2*x*), Aut.	= 0
c x 02b	*E. guttatum* (2*x*), Aut.	= 0

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

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

2.2.1.02. Les essais d'hybridations dans le groupe reichardii (x = 10)

08. E. maritimum (2*x*), Aut.

a x 09a	*E. sanguischristi* (2*x*), Aut.	= 0
a x 10a	*E. reichardii* (2*x*), All.	= 0
a x 11a	*E. corsicum* (2*x*), All.	= 0

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

a x 08d	*E. maritimum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 12a	*E. oreophilum* (2*x*), Aut.	= 0

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

a x 11d	*E. corsicum* (2*x*), All.	= 0
a x 08d	*E. maritimum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 09a	*E. sanguischristi* (2*x*), Aut.	= 0

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

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

a x 21a	*E. garamantum* (2*x*), Aut.	= F1 f. (2*x*), Aut.
a x 09a	*E. sanguischristi* (2*x*), Aut.	= 0
a x 10a	*E. reichardii* (2*x*), Aut.	= 0

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

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

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

Hybride diploïde (2*n* = 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 (2*x*), Aut.

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

h x 31a	*E. trifolium* (2*x*), All.	= 0+++
h x 21a	*E. garamantum* (2*x*), Aut.	= 0
b x 24d	*E. botrys* (4*x*), Aut.	= 0
d x 61e	*E. salzmannii* (2*x*), Aut.	= 0

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

Allotriploïde (2*n* = 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 rostres 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 (2*n* = 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 rostres 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 (2*n* = 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 rostres 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 (2*x*), Aut.

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

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

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

a x 14d	*E. chium* (2*x*), Aut.	= F1 st. (4*x*)

= *E.* x *keichium* Guittonneau & Le Houérou, Bull. Soc. Bot. France 115: 596. 1968.

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

e x 20h	*E. malacoides* (4*x*), Aut.	= F1 st. (4*x*)
a x 20c	*E. malacoides* (4*x*), Aut.	= F1 st. (4*x*)
b x 16a	*E. laciniatum* (2*x*), Aut.	= F1 st. (3*x*)
a x 15b	*E. pulverulentum* (2*x*), Aut.	= 0
e x 14h	*E. chium* (2*x*), 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 églandulée (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 apertures.

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* x *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 rostres de 25-30 mm.

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

h x 19a	*E. neuradifolium* (4*x*), Aut.	= F1 st. (4*x*) [in 19]
e x 14d	*E. chium* (2*x*), Aut.	= 0+
l x 57c	*E. cicutarium* (4*x*), Aut.	= 0
e x 61e	*E. salzmannii* (2*x*), Aut.	= 0

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

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

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

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

a x 24e	*E. botrys* (4*x*), Aut.	= F1 f. (4*x*), Aut.
a x 22a	*E. gruinum* (4*x* = 36), Aut.	= 0
a x 38a	*E. ciconium* (2*x* = 18), Aut.	= 0
a x 57c	*E. cicutarium* (4*x*), Aut.	= 0

F1. *E. brachycarpum* x *botrys* (= *E. botrys* x *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'introgression serait très forte si elle n'était pas limitée par l'autofécondation et par des conditions écologiques différentes des populations naturelles.

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

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

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

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

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

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

a x 26b	*E. nervulosum* (2*x*), All.	= 0++
a x 27b	*E. munbyanum* (2*x*), All.	= 0

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

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

b x 31b	*E. trifolium* (2*x*), All.	= 0
b x 32a	*E. boissieri* (2*x*), All.	= 0

F1. *E. nervulosum* x *crenatum*

Allodiploïde (2*n* = 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 (2*x*), All.

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

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

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

2.2.1.06. Les essais d'hybridations dans le groupe asplenioides (x = 10)

31. E. trifolium (2*x*), All.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Allodiploïde (2*n* = 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 (2*x*), Aut.

g x 39a	*E. alpinum* (2*x*), All.	= 2 types de F1 st. (2*x*)
a x 39a	*E. alpinum* (2*x*), All.	= 2 types de F1 st. (2*x*)
a x 22a	*E. gruinum* (4*x*), Aut.	= 0
a x 23a	*E. brachycarpum* (4*x* = 40), Aut.	= 0
a x 24c	*E. botrys* (4*x* = 40), Aut.	= 0
a x 32a	*E. boissieri* (2*x* = 20), All.	= 0
a x 43a	*E. foetidum* (2*x* = 20), All.	= 0
a x 71a	*E. manescavi* (4*x* = 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 2*n* = 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 rostres 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* x *alpinum.* De très nombreux essais en utilisant l'*E. alpinum* comme parent femelle se sont soldés par des échecs.

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

a x 38a	*E. ciconium* (2*x*), Aut.	= 0
a x 38g	*E. ciconium* (2*x*), Aut.	= 0
a x 22a	*E. gruinum* (4*x*), Aut.	= 0
a x 42a	*E. glandulosum* (2*x* = 20), All.	= 0
a x 47a	*E. rodiei* (2*x* = 20), All.	= 0

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

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

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

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

Allodiploïde (2*n* = 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* x *cheilanthifolium* (Veleta) (*E. cheilanthifolium* x *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* x *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 (2*x*), All.

c x 41a	*E. cheilanthifolium* (2*x*), All.	= F1 f. (2*x*), All.
c x 40a	*E. heteradenum* (2*x*), All.	= 0
c x 42a	*E. glandulosum* (2*x*), All.	= 0
c x 45a	*E. foetidum* (2*x*), All.	= 0
a x 45a	*E. foetidum* (2*x*), All.	= 0

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

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

F1. *E. glandulosum* x *cheilanthifolium* (*E. cheilanthifolium* x *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 déja été réalisé par Sundermann (1906) en utilisant l'*E. cheilanthifolium* comme parent femelle.

F1. *E. glandulosum* x *foetidum* (= *E. foetidum* x *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* x *rupestre* (*E. rupestre* x *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.* x *kolbianum* comme résultant de l'*E. supracanum* x *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 x 41a	*E. cheilanthifolium* ($2x$), All.	= F1 f. ($2x$), All.
a x 41b	*E. cheilanthifolium* ($2x$), All.	= F1 f. ($2x$), All.
a x 42a	*E. glandulosum* ($2x$), All.	= F1 f. ($2x$), All. [in 42]
a x 44a	*E. rupestre* ($2x$), All.	= F1 f. ($2x$), All.
a x 45a	*E. celtibericum* ($2x$), All.	= F1 f. ($2x$), All.

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

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

Allodiploïde (2*n* = 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 (2*n* = 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 (2*n* = 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	*E. celtibericum* ($2x$), All.	= F1 f. ($2x$), All.
a x 41c	*E. cheilanthifolium* ($2x$), All.	= 0
a x 42a	*E. glandulosum* ($2x$), All.	= 0
a x 43a	*E. foetidum* ($2x$), 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 (2*x*), All.

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

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 (2*x*), All.

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

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

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

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

Allodiploïde (2*n* = 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 (2*n* = 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 (2*x*), Aut.

a x 52f	*E. aethiopicum* (4*x*), Aut.	= F1 st. (3*x*)
a x 52d	*E. aethiopicum* (4*x*), Aut.	= F1 st. (3*x*)
b x 59a	*E. praecox* (6*x*), Aut.	= 0
b x 61c	*E. salzmannii* (2*x*), Aut.	= 0

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

Allotriploïde (2*n* = 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 (2*x*), Aut.

a x 50a	*E. cicutarium* (2*x*), Aut.	= 0
a x 51b	*E. microphyllum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 53g	*E. moschatum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 53l	*E. moschatum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 56b	*E. primulaceum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 61a	*E. salzmannii* (2*x*), Aut.	= 0
a x 15a	*E. pulverulentum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 16d	*E. laciniatum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 31a	*E. trifolium* (2*x*), 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 (4*x*), Aut.

f x 48a	*E. lebelii* (2*x*), Aut.	= 0
f x 48b	*E. lebelii* (2*x*), Aut.	= 0
f x 57d	*E. cicutarium* (4*x*), Aut.	= 0
d x 61c	*E. salzmannii* (2*x*), Aut.	= 0

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

g x 61c	*E. salzmannii* (2*x*), Aut.	= 0++
g x 49a	*E. sublyratum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 57c	*E. cicutarium* (4*x*), Aut.	= 0
a x 14h	*E. chium* (2*x*), Aut.	= 0
a x 24a	*E. botrys* (4*x*), Aut.	= 0

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

a x 55b	*E. stellatum* (2*x*), Aut.	= F1 f. (2*x*), Aut.
a x 66a	*E. sebaceum* (2*x*), All.	= F1 f. (2*x*), All.

a x 67a	*E. mouretii* (2*x*), All.	= F1 f. (2*x*), All.
a x 56b	*E. primulaceum* (2*x*), 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 *sebaceum* (= *E. sebaceum* x *touchyanum*)

Allodiploïde ($2n = 20$) fertile. Faciès général sur le type *E. sebaceum:* 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 (2*x*), Aut.

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

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

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

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

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

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

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 *cicutarium* = 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* Guittonneau & 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. salzmannii (2*x*), Aut.

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

L'*E. salzmannii* 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. salzmannii* 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. salzmannii* est un taxon bien individualisé.

2.2.1.10. Les essais d'hybridations dans le groupe acaule (x = 10)

64. E. acaule (4*x*), Aut.

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

a x 69a	*E. carvifolium* (2*x*), All.	= F1 st. (2*x*)
a x 74a	*E. daucoides* (6*x*), All.	= 0+++
a x 68a	*E. rupicola* (2*x*), All.	= 0
a x 66a	*E. sebaceum* (2*x*), 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 pennatipartites 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* (2*x*), All.

a x 67a	*E. mouretii* (2*x*), All.	= F1 f. (2*x*), All.
a x 54a	*E. touchyanum* (2*x*), Aut.	= F1 f. (2*x*), All. [in 54]
a x 65a	*E. masguindali* (2*x*), All.	= 0
a x 74a	*E. daucoides* (6*x*), 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 F2, 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'introgression dans ce groupe.

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

a x 66a	*E. sebaceum* (2*x*), All.	= F1 f. (2*x*), All.
a x 54a	*E. touchyanum* (2*x*), Aut.	= 0
a x 54b	*E. touchyanum* (2*x*), 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 (2*x*), All.

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

a x 70a	*E. castellanum* (4*x*), All.	= F1 st. (5*x*)
a x 70c	*E. castellanum* (6*x*), All.	= 0++

a x 68a	*E. rupicola* (2*x*), All.	= 0++
a x 71a	*E. manescavi* (4*x*), All.	= 0++
a x 65a	*E. masguindali* (2*x*), All.	= 0
a x 66a	*E. sebaceum* (2*x*), All.	= 0
a x 74a	*E. daucoides* (6*x*), All.	= 0
a x 02a	*E. guttatum* (2*x*), 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 (4*x*), All.

a x 71a	*E. manescavi* (4*x*), All.	= F1 f. (4*x*), All.
a x 69a	*E. carvifolium* (2*x*), 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 (4*x*), All.

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

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

F1. *E. paui* x *cazorlanum* (*E. cazorlanum* x *paui* = 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. paui* 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. paui* et l' *E. cazorlanum.*

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

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

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

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

Hybride heptaploïde (2*n* = 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 (2*n* = 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 rostres très rares.

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

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

CONSERVATOIRE BOTANIQUE
VILLE DE GENÈVE

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.

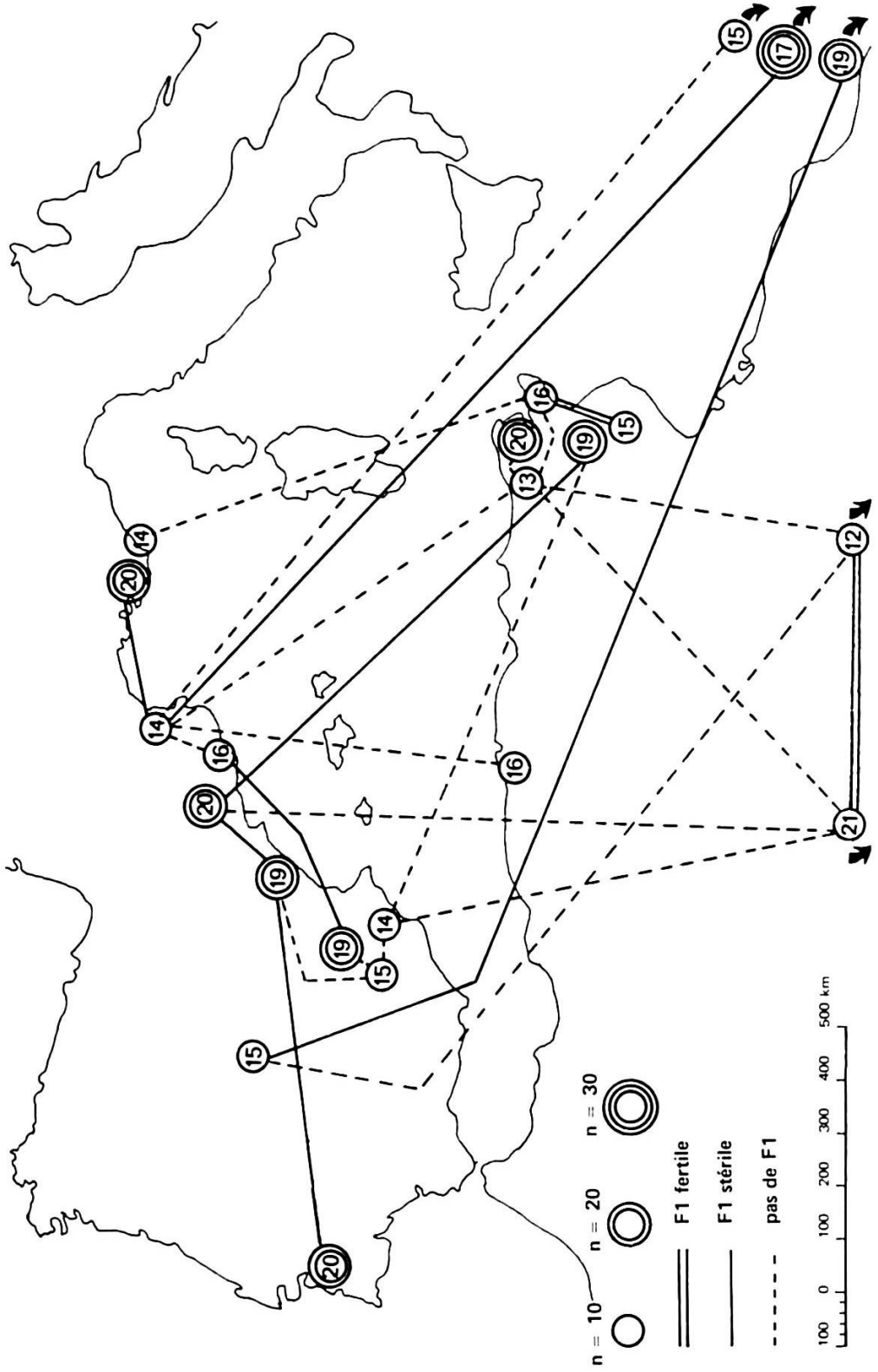

Fig. 1. – Hybridations entre les taxons du groupe *malacoides*: *12. E. oreophilum; 13. E. alnifolium; 14. E. chium; 15. E. pulverulentum; 16. E. laciniatum; 17. E. keithii; 19. E. neuradifolium; 20. E. garamantum.*

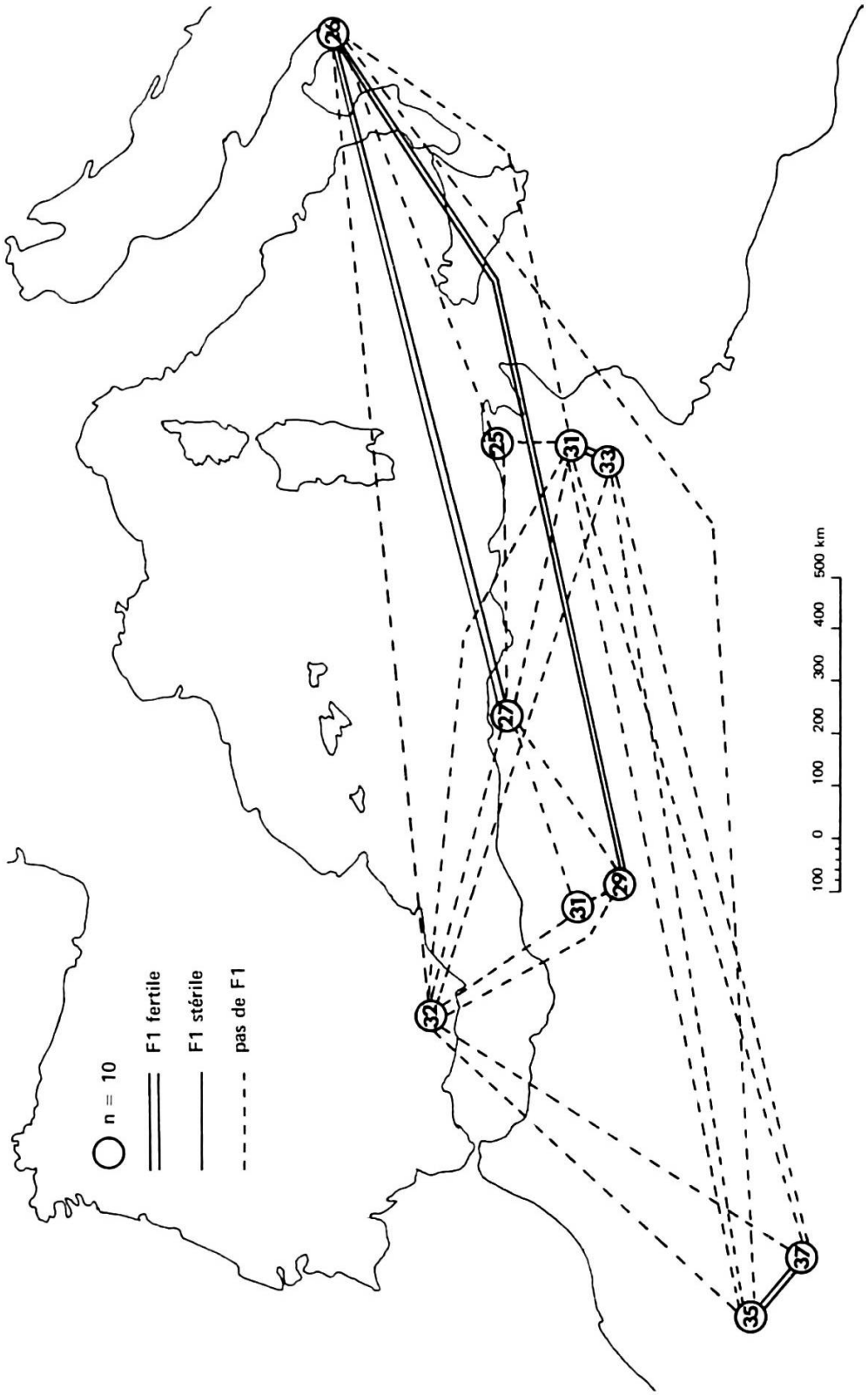

Fig. 2. — Hybridations entre les taxons du groupe *munbyanum* et *asplenioides*: 25. *E. populifolium*; 26. *E. nervulosum*; 27. *E. munbyanum*; 29. *E. crenatum*; 31. *E. trifolium*; 32. *E. boissieri*; 33. *E. asplenioides*; 35. *E. atlanticum*; 37. *E. cossonii*.

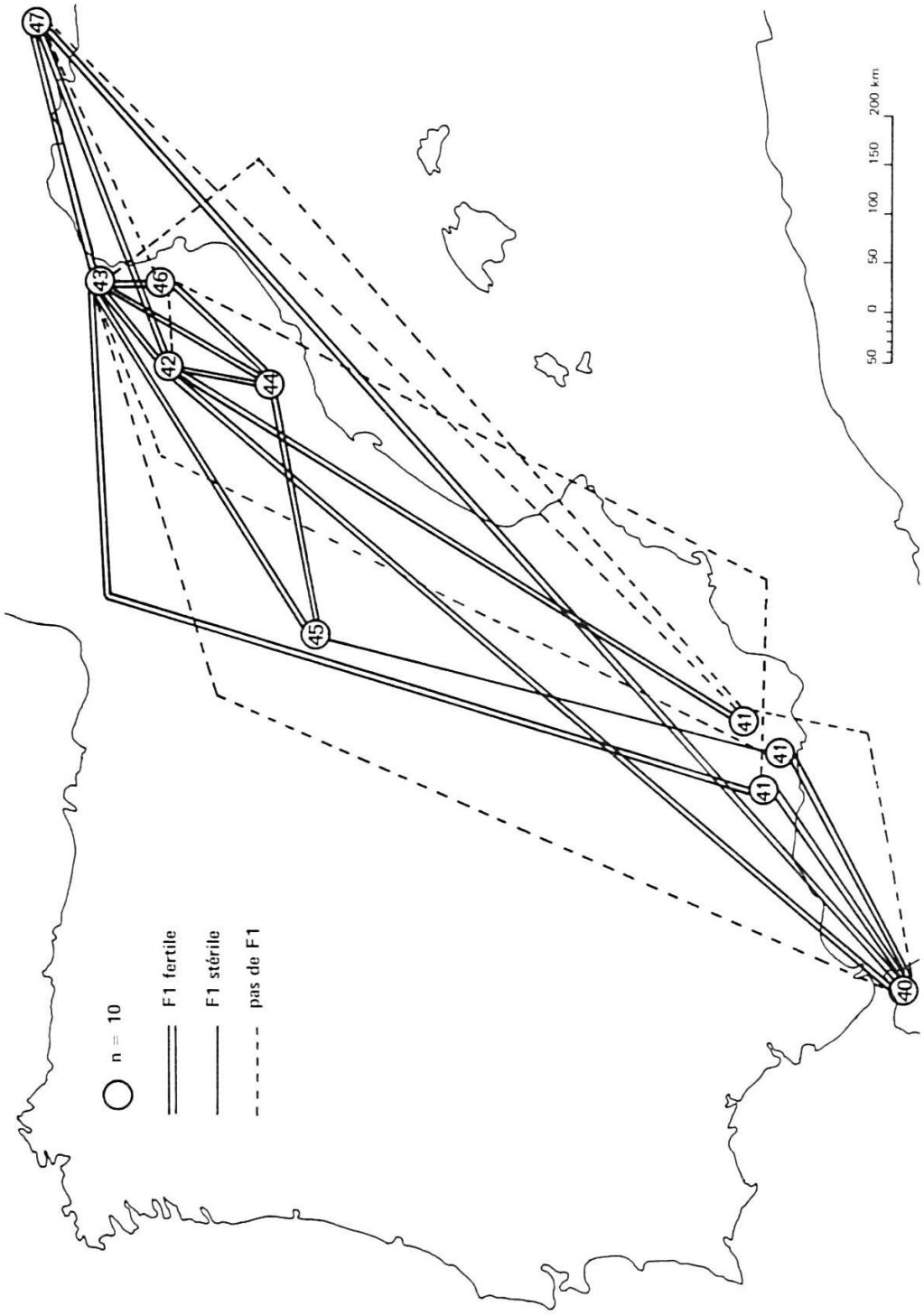

Fig. 3. – Hybridations entre les taxons du groupe *foetidum*: *40. E. heteradenum; 41. E. cheilanthifolium; 42. E. glandulosum, 43. E. foetidum; 44. E. rupestre; 45. E. celtibericum; 46. E. crispum; 47. E. rodiei.*

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±5μ avec des diamètres compris entre 55μ et 65μ; tandis que les fleurs hermaphrodites ont un pollen de:

72±8μ (au mois de juin) avec une variation de 58μ à 87μ (25% de ces grains ont de 58μ à 65μ);

70±9μ (au mois d'octobre) avec une variation de 57μ à 97μ (38% de ces grains ont de 57μ à 65μ).

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. cheilanthifolium* 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 gênes au cours des recombinaisons (la pollinisation est toujours croisée

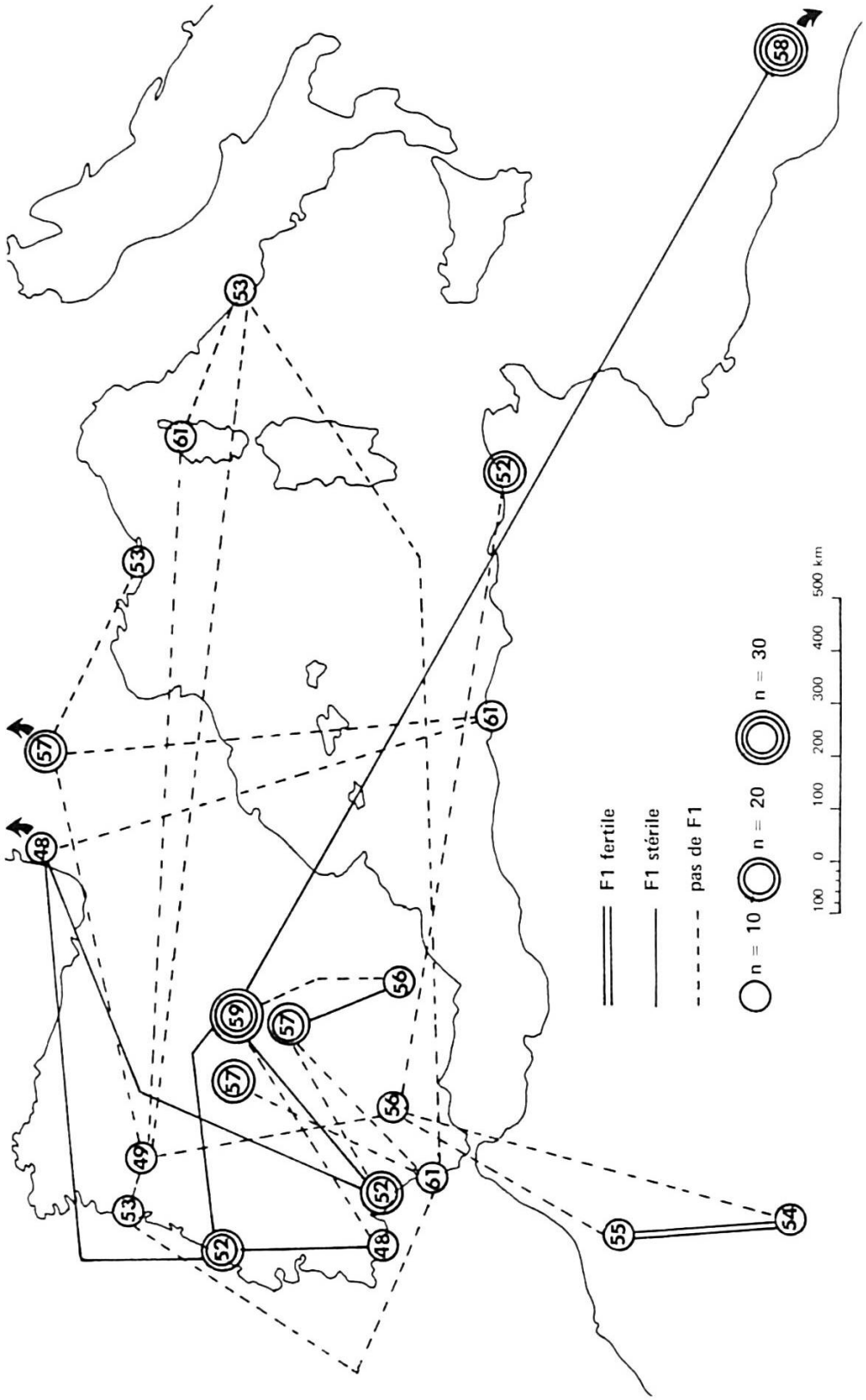

Fig. 4. – Hybridations entre les taxons du groupe *cicutarium*: 48. *E. lebelii*; 49. *E. sublyratum*; 52. *E. aethiopicum*; 53. *E. moschatum*; 54. *E. touchyanum*; 55. *E. stellatum*; 56. *E. primulaceum*; 57. *E. cicutarium*; 58. *E. tocranum*; 59. *E. praecox*; 61. *E. salzmannii*.

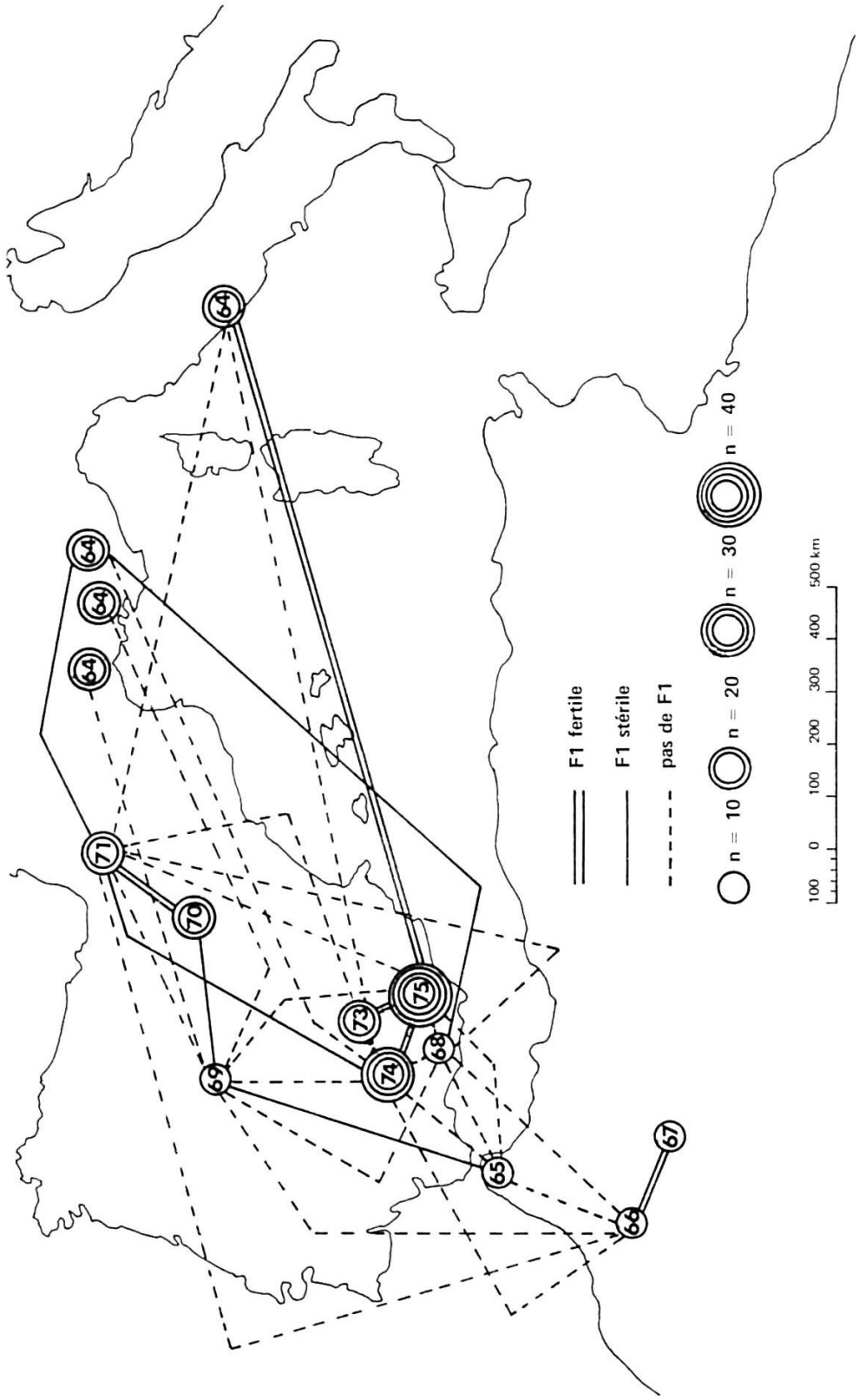

Fig. 5. – Hybridations entre les taxons du groupe *acaule*: *64. E. acaule*; *65. E. masguindali*; *66. E. sebaceum*; *67. E. mouretii*; *68. E. rupicola*; *69. E. carvifolium*; *70. E. castellanum*; *71. E. manescavi*; *73. E. pauii*; *74. E. daucoides*; *75. E. cazorlanum*.

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. salzmannii*; 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. daucoides* ($2n = 60$) 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)*.