

**Zeitschrift:** Boissiera : mémoires de botanique systématique  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 40 (1988)  
  
**Artikel:** Monographie du genre Sterigmostemum M. Bieb. (Cruciferae - Hesperideae)  
**Autor:** Jacquemonod, Fernand  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-895484>

### **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:** 21.01.2026

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

# boissiera

A stylized botanical illustration in yellow and white on a dark brown background. It features a large, irregular yellow outline that resembles a cell or a seed. Inside this outline, there are several smaller white and yellow shapes: a central white circle with a black outline and a small black dot, a yellow oval with a black outline, and several white, elongated, curved shapes that look like stylized leaves or petals. The overall design is minimalist and modern.

volume **40**



Mémoires  
de  
botanique systématique



## Consignes aux auteurs

La revue "Boissiera" publie des mémoires scientifiques originaux, en langue française, anglaise, allemande, espagnole, italienne ou latine, traitant de systématique, morphologie, chorologie et écologie végétales ainsi que d'autres sujets étroitement liés à la phytotaxonomie. Les manuscrits seront adressés anonymement au Directeur des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève.

Les travaux présentés "ne varietur" sont appréciés par le comité consultatif de rédaction et, le cas échéant, par un expert spécialement désigné. L'avis de ces instances et la décision de publier ou non seront communiqués à l'auteur.

Ne sont acceptés que des manuscrits proprement dactylographiés, en deux exemplaires si possible (dont la frappe originale, sur du papier blanc solide), avec grande marge et double espacement (4 crans). Les auteurs sont instamment priés de ne pas préjuger du traitement typographique final, et en particulier de ne rien souligner, sauf éventuellement, d'un trait droit, les noms latins des taxons à faire apparaître en caractères italiques dans le texte.

Les auteurs utilisant un traitement de texte correspondant à l'une des descriptions suivantes, sont invités à soumettre leurs travaux sur support magnétique, accompagné de deux tirages sur papier.

- Matériel DEC: Vax/VMS, cassette TK50 ou bande magnétique 9 pistes/1600 bpi, fichiers WPS+ (format DX).
- Matériel Autologic: APS-1000, disquette 8 pouces ou APS-500, cassette.
- Matériel Compugraphic: MCS Power View 10 (ou MCS 4, MCS 5, MCS 10, MCS 100), disquette 5.25 pouces, format MCS.
- Matériel IBM-PC ou compatible: MS-DOS, disquette 5.25 pouces/double face/double densité/360 Ko, format correspondant à l'un des traitements de texte suivants: DisplayWrite, Microsoft Word, PC Write, Visio3, WordPerfect, WordStar, WordStar 2000.

Pour d'autres cas, la description d'un format particulier utilisant les caractères du code ASCII 7-bits peut être obtenue sur demande.

Pour la présentation et la disposition du texte, surtout des citations de tout genre et de la bibliographie, il est vivement recommandé de suivre le modèle des volumes précédents de cette revue, à partir du volume 28. En

## Instruction to contributors

"Boissiera" publishes original scientific memoirs in French, English, German, Spanish, Italian or Latin on the systematics, morphology, chorology and ecology of plants and on subjects closely related to phytotaxonomy. Manuscripts should be addressed anonymously to the Director of the Conservatoire and Jardin botaniques in Geneva.

The papers submitted "ne varietur" are judged by an ad hoc editorial committee and, if necessary, by an expert specially appointed for this task. Their opinion and the editor's decision will be communicated to the authors.

Only clearly typed manuscripts are accepted (two copies, if possible, the original being on stout paper), with wide margins and double spacing (4 notches). Authors are earnestly requested not to anticipate final typographic treatment and, in particular, to avoid underlining anything except latin plant names to be rendered in italics.

Authors using word processors of one of the following types are invited to submit their papers on tapes or floppy disks. Two "print-out" are to be added.

- DEC hardware: Vax/VMS, TK50 tape or 9 tracks/1600 bpi magnetic tape, WPS+ document (DX format).
- Autologic hardware: APS-1000, 8" floppy disk or APS-500, tape.
- Compugraphic hardware: MCS Power View 10 (or MCS 4, MCS 5, MCS 10, MCS 100), 5.25" floppy disk, MCS format.
- IBM-PC or compatible: MS-DOS, 5.25" floppy disk/double side/double density/360 Kb, document typed through one of the following word processing programs: DisplayWrite, Microsoft Word, PC Write, Visio3, WordPerfect, WordStar, WordStar 2000.

A complete description of a particular exchange format using the 7-bits standard ASCII code may be obtained if necessary.

As regards the presentation and arrangement of the text, citations of all types and bibliographical references, it is recommended to follow the example of the previous issues of this journal (from volume 28 onwards). In particular, the abbreviations of the titles of periodicals must follow the lines of "Botanico — Periodicum — Huntianum" (Pittsburgh 1968). For the citation of herbaria, the abbreviations used in the "Index herbariorum"

→ [p. III]

Couverture: *Boissiera squarrosa* (Banks & Solander) Nevski

Diagramme floral de Hervé M. Burdet  
Maquette et réalisation de Saskia Wikström

# boissiera

volume **40**



# Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Directeur:

Rodolphe Spichiger

Rédacteur:

Hervé M. Burdet

Rédacteur-adjoint:

Patricia Geissler

Comité de lecture:

constitué avec la collaboration occasionnelle d'experts locaux et étrangers spécialement désignés

Réalisation technique:

Robert Meuwly, avec la collaboration de Myriam Delley

Imprimerie du Journal de Genève

Toute correspondance doit être adressée à:

Rédaction «Candollea-Boissiera»  
Conservatoire botanique  
Case postale 60  
CH-1292 Chambésy



# boissiera

CODEN: BOISB2 40 1-161 (1988)  
ISSN: 0373-2975

**volume** **40**  
Genève, 1988



Mémoires  
de  
botanique systématique

ISBN 2-8277-0056-5

Monographie  
du genre *Sterigmostemum* M. Bieb.

(Cruciferae — Hesperideae)

par

FERNAND JACQUEMOUD



# Table des matières

Introduction .....	9
Partie descriptive .....	10
La racine .....	10
La souche .....	10
L'indument .....	11
La feuille .....	28
Les stipules .....	30
La tige et les modes de ramification .....	31
L'inflorescence .....	31
Le pédoncule .....	31
Le calice .....	32
La corolle .....	33
Les étamines .....	36
Le pollen .....	36
Les nectaires .....	37
L'ovaire .....	37
La silique .....	37
La graine .....	41
Biologie florale .....	41
Données cytologiques .....	43
Conditions de vie et habitat .....	43
Distribution et aire .....	43
Partie systématique .....	48
Préambule .....	48
Moyens et méthodes .....	48
Clé analytique du genre <i>Sterigmostemum</i> .....	48
Description du genre <i>Sterigmostemum</i> .....	49
1. <i>Sterigmostemum caspicum</i> .....	50
2. <i>Sterigmostemum ramosissimum</i> .....	70
3. <i>Sterigmostemum incanum</i> .....	76
4. <i>Sterigmostemum sulphureum</i> .....	92
5. <i>Sterigmostemum acanthocarpum</i> .....	106
6. <i>Sterigmostemum longistylum</i> .....	115
7. <i>Sterigmostemum purpurascens</i> .....	122
Species excludendae vel minus notae .....	127
Partie générale .....	128
Historique .....	128
Les relations entre espèces .....	133
Hypothèses sur la genèse du genre <i>Sterigmostemum</i> .....	134
Définition du genre <i>Sterigmostemum</i> .....	140
Les affinités du genre <i>Sterigmostemum</i> et la position des genres <i>Anchonium</i> , <i>Oreoloma</i> et <i>Zerdana</i> dans les <i>Hesperideae-Matthioleae</i> .....	141
Le rôle de l'indument dans l'analyse phylogénétique .....	143
Proposition d'un schéma phylogénétique pour les genres du "groupe <i>Sterigmostemum</i> " .....	145
Conclusion .....	146
Remerciements .....	147
Summary .....	146
Références bibliographiques .....	150
Index des genres et espèces cités .....	159

## Introduction

Depuis la parution du premier volume de “Flora Orientalis” (BOISSIER, 1867), dans lequel figurait la totalité des espèces alors connues, le genre *Sterigmostemum* M. Bieb. n’a jamais fait l’objet d’un traitement taxonomique global et encore moins d’une révision. Qui plus est, la définition du genre est restée quasiment inchangée depuis sa description par MARSCHALL VON BIEBERSTEIN (1819). Le genre *Sterigmostemum* était donc aussi mal défini que la plupart de ses représentants étaient mal connus. Cet état de choses devait être encore souligné dans le volume de “Flora Iranica” consacré aux Crucifères (HEDGE & RECHINGER, 1968). Il s’avéra nécessaire d’englober dans cette étude, les genres *Anchonium* et *Zerdana*, considérés à tort ou à raison comme proches de *Sterigmostemum*.

Débrouiller les relations mal précisées liant *Sterigmostemum* à certaines espèces d’Asie centrale, récemment réunies dans le genre *Oreoloma* Botsch., nécessita également la prise en considération de ce dernier genre. L’étude de la position systématique de *Sterigmostemum* et des genres affins, envisagée surtout sous le rapport de la morphologie de l’indument, entraîna des investigations dans la totalité des genres composant les deux tribus des *Hesperideae* et des *Matthioleae*, investigations dont les conclusions seront sommairement exposées dans la partie générale. Cependant, précisons-le d’emblée, les liens unissant ces deux tribus paraissant des plus étroits, elle seront le plus souvent désignées comme un groupe (de genres) *Hesperideae-Matthioleae*.

## Partie descriptive

Les espèces du genre *Sterigmostemum* peuvent être réparties en quatre groupes, selon leur durée de vie et leur port:

- herbacées, annuelles “strictes“, parfois bisannuelles  
*S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens*
- herbacées, annuelles-bisannuelles, parfois pluriannuelles  
*S. sulphureum*, *S. incanum* (parfois pluriannuel)
- pérenne ..... *S. caspicum*
- suffrutescente, annuelle à pluriannuelle ..... *S. ramosissimum*

En dépit d'une notable variabilité dans l'habitus, les représentants des premier et troisième groupes font preuve de constance quant au type biologique. Dans le second groupe, au contraire, avec des formes annuelles, bisannuelles, voire pluriannuelles (“plantae pluriennes“) représentées à part presque égale, *S. incanum* manifeste une grande variabilité à cet égard. Dans cette espèce, la durée de vie peut changer sous l'effet de causes diverses, probablement d'ordre climatique, mais au rang desquelles des facteurs biotiques comme l'abroustissement (cf. fig. 45.) ne doivent pas être négligés. De tels changements ont pu conduire à des erreurs de détermination, dans la mesure où la stabilité de la longévité, comme son importance diagnostique, ont été surestimées. Or, en zone aride et dans des régions soumises, de surcroît, à une forte pression pastorale, la signification taxonomique de la durée de vie doit être envisagée avec prudence. Cependant, le regroupement des espèces tel qu'il vient d'être exposé, dépasse le côté purement pragmatique, et l'on verra qu'il se trouvera étayé par d'autres critères morphologiques, ainsi que par des considérations relevant de la chorologie et de l'écologie.

### La racine

Dans le cas des espèces annuelles, la racine est d'ordinaire simple, pivotante, subverticale, faiblement et graduellement épaissie dans la partie supérieure. Seules les ramifications terminales portent des radicelles, peu abondantes. Il arrive que la racine principale soit divisée en rameaux de diamètre équivalent. Parfois dauciforme, surtout sur les exemplaires de grande taille (en particulier, chez *S. incanum* et *S. sulphureum*), elle peut être pourvue, à sa partie supérieure, d'une assise subéreuse importante ou présenter dans cette zone un aspect fibreux. Bien qu'il soit difficile d'en juger dans tous les cas — il est trop mal représenté sur de nombreux exsiccata — l'appareil racinaire des espèces annuelles paraît modeste pour des plantes de zone aride. Des cas de parasitisme ont été relevés (insectes phytophages), surtout chez *S. sulphureum*, espèce peut-être plus particulièrement exposée en raison de son statut de ségétale préférentielle (voir sous *S. sulphureum*).

*S. caspicum*, espèce vivace, possède des racines plus développées et tortueuses. L'axe principal se divise en plusieurs branches d'égale importance, garnies de radicelles ou subdivisées à leur tour. La limite entre la souche et l'appareil racinaire n'est pas toujours clairement appréciable, en particulier sur les exemplaires à souche ramifiée et tortueuse, mi-aérienne, mi-enterrée, dont émanent des rejets stoloniformes. Seul l'examen anatomique — exclu dans les conditions de la présente étude — permettrait d'aboutir à des conclusions satisfaisantes. On ne dira rien ici de la racine chez *S. ramosissimum*, absente de la majeure partie des rares exsiccata de cette espèce.

### La souche

Il ne sera question de souche qu'à propos de plantes possédant une base ligneuse d'une certaine importance, indice probable, mais pas infaillible, d'une durée de vie pluriannuelle ou pérenne. En effet, la relation entre la nature ligneuse de la plante et la durée de celle-ci n'est pas rigoureuse: comme le soulignait DE CANDOLLE (1821: 176), les “crucifères herbacées ou demi-ligneuses prennent souvent après la floraison une consistance remarquablement plus dure qu'auparavant“, fait vérifié, entre autres exemples, chez *S. acanthocarpum* et *S. longistylum*.



Dans le cas des exemplaires pluriannuels, une légère lignification va souvent de pair avec une division de la base de la plante (cela vaut surtout pour *S. incanum*), mais la souche reste toujours modeste. C'est chez *S. caspicum* (cf. fig. 35a, 36, 37) que l'on observera les souches les plus importantes, par leur diamètre ou le nombre de leurs ramifications (jusqu'à 15 axes de deuxième ordre, eux-mêmes subdivisés). Les rameaux secondaires, d'ordinaire courts (2-3 cm), sont susceptibles de s'allonger, manifestant le pouvoir adaptatif de la plante face à l'instabilité du terrain; cette espèce affectionne, entre autres, les pentes caillouteuses ou argileuses, substrats que l'on peut imaginer, malgré l'aridité ambiante, en proie à une certaine mobilité. En d'autres termes, la souche comprend un sympodium de rameaux ("surculi") plus ou moins équivalents, donnant naissance à des souches de deuxième, voire de troisième ordre, d'où sont issues 1 à 3-4 tiges florifères caduques.

Chez *S. ramosissimum*, la souche — pour ce qui est des rares exemplaires où elle est représentée — est ramifiée ou monocaule, à l'image de ce qui a été observé chez *Anchonium billardieri* DC. (JACQUEMOUD, 1984: 717).

### L'indument

Composé avant tout de poils unicellulaires ramifiés (dendritiques), l'indument comprend également des poils fourchus (bi- ou trifurqués) et des poils simples allongés. Ces deux derniers types ont une localisation restreinte: apex foliaires et sommet des sépales, plus rarement sur les marges basales des feuilles. En outre, à l'exception de *S. caspicum*, l'indument comporte également des glandes pluricellulaires, variables en forme et en abondance. Quoique de densité inégale, l'indument est un point de diagnostic fondamental: si définir un type de trichomes propre au seul genre *Sterigmostemum* est malaisé, leur allure générale est homogène dans toutes les espèces, et les représentants d'autres genres possédant des trichomes — poils ou glandes —, d'apparence semblable, peuvent être facilement distingués par d'autres caractères.

#### LES POILS

Si aisée soit-elle lorsqu'il s'agit d'en saisir les caractères généraux, l'étude de l'indument se complique dès lors qu'on tente de classifier ses constituants. Les catégories établies ci-dessous peuvent être affinées, c'est certain, mais leur concordance apparente, même imparfaite, avec la classification de THEOBALD & al. (1979), autorise à s'en accommoder. On distinguera donc trois types de poils:

- *Poils dendritiques ramifiés*: les plus communs. Localisation: toutes les parties pubescentes de la plante.
- *Poils fourchus*: allongés (deux, parfois trois fois plus longs que les précédents), généralement bi- ou trifurqués. Localisation: sommet des sépales, les latéraux en particulier, apex foliaires.
- *Poils simples*: aussi allongés (parfois plus longs) que les précédents. Localisation: sommet des sépales, plus rares sur les apex foliaires.

Les poils visibles sur les marges basales des feuilles ont une nature hybride: ramifiés, ils se rapportent au premier type, mais la longueur de leurs branches les apparente au deuxième. Rappelons que ces poils, à quelque catégorie qu'ils appartiennent, sont tous *unicellulaires*, soulignons-le, car un examen rapide, même au moyen d'un microscope, peut laisser accroire le contraire: la superposition des images au point de divergence des rameaux peut créer l'illusion d'une paroi à la base de ceux-ci.

*Les poils ramifiés*. — Implantés sur toutes les parties pubescentes de la plante, les poils ramifiés se rattachent à un type de trichome répandu dans plusieurs genres des *Matthioleae* et des *Hesperideae* (sensu HEDGE & RECHINGER, 1967; BUŠ, 1939; TOWNSEND, 1980) pour nous limiter à ces deux tribus.

1. *Le type dendritique "arbusculé"*. Les poils de ce type composent l'essentiel de la pubescence et peuvent être (cas de *S. ramosissimum*) les seuls représentants du type dendritique. Leurs pédicelles, de section plus elliptique que circulaire, sont entourés de cellules épidermiques formant une

1 □

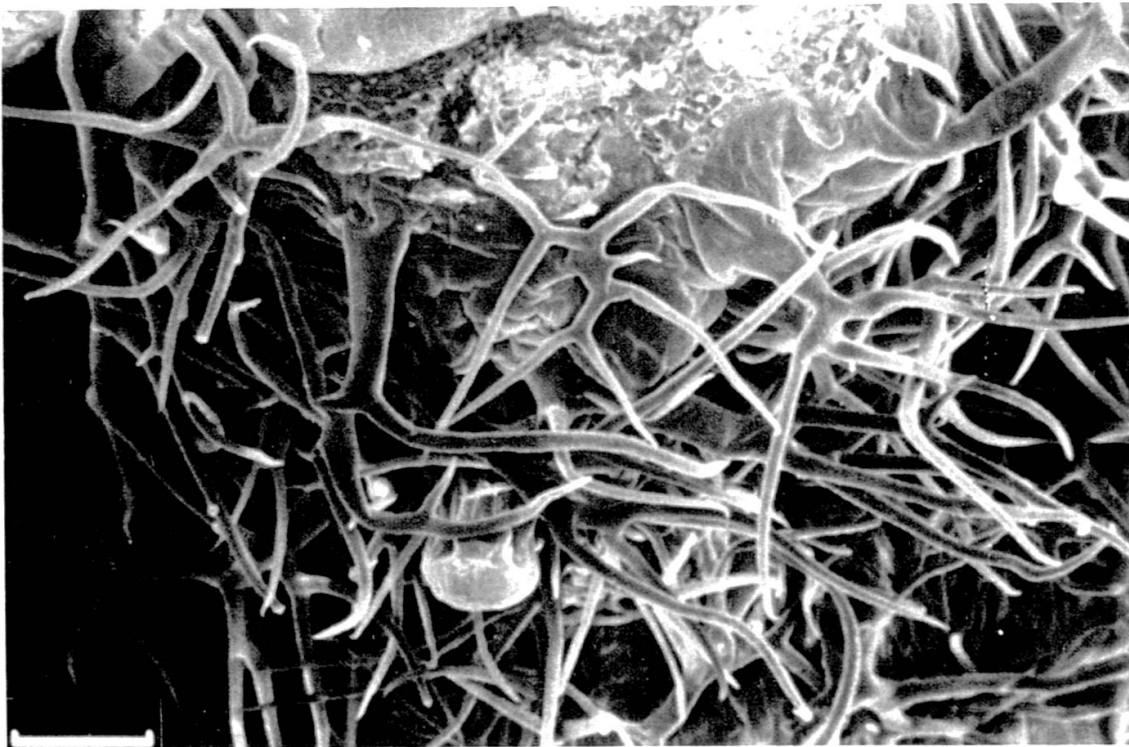


Fig. 1. — Poils arbusculés à rameaux allongés (segment distal d'un pédoncule, sous le torus — on distingue la cicatrice d'abscission d'un sépale). Noter la base "en socle" particulièrement développée de certains trichomes (*Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze, *Rechinger 46386* (G)). Echelle: 100 microns.

rosace, parfois légèrement proéminente, à la manière d'un socle (fig. 1). Les branches, plus ou moins abondantes et ramifiées, dressées-ascendantes et de longueur inégale, confèrent à l'ensemble l'allure d'un minuscule arbrisseau. En dépit de leur grandeur, les poils particuliers à la base des pétioles, déjà évoqués plus haut, seront rangés dans cette catégorie.

2. *Le type dendritique cervicorne* (All.: "geweihförmig"). Voisin du type précédent, le type "cervicorne" désigne des poils dont la ramification répond à une organisation plus rigide: les branches y sont moins nombreuses et, surtout, déployées dans un espace tendant à devenir un plan perpendiculaire à l'axe du pédicelle, en d'autres termes parallèle à la surface de l'épiderme. En outre, disposées sur un mode pédalé, les branches, observées en plan, déterminent une figure rappelant quelque peu la ramure d'un cerf (fig. 3-6). Les poils de cette sorte existent dans plusieurs genres de la tribu des *Hesperideae*, comme dans celle des *Matthioleae* (voir tableau 1): l'exemple de *Matthiola incana* R. Br. est souvent cité ou illustré (voir, par ex., HUMMEL & STAESCHE (1962: 212)). Dans le genre *Sterigmostemum*, les poils "cervicornes" sont visibles surtout sur les limbes des feuilles, les tiges et, pour certaines espèces, sur les siliques. Apparence et densité varient d'une espèce à l'autre, ou encore selon l'organe observé d'un même individu. Mais en général, à l'intérieur d'une espèce, les poils d'un organe déterminé ont un habitus et un mode d'implantation comparables. Ainsi, un limbe foliaire à trichomes fins et espacés suggérera *S. acanthocarpum* plutôt que *S. incanum*. L'alternance de poils à pédicelles de longueur différente peut aboutir à une "stratification" de la pubescence permettant une occupation maximale de l'espace disponible. On se gardera cependant de toute interprétation téléologique à ce sujet.

La géométrie des poils ramifiés, "arbusculés" ou "cervicornes", n'est pas fondée sur une symétrie rayonnante et il n'y a pas d'umbo; celui-ci peut apparaître, par malformation du trichome (coalescence des rameaux): le cas, limité à un seul trichome (!), a été relevé chez *S. acanthocarpum*.

*Les poils fourchus (pili furcati)* (fig. 7, 8). — Poils à divisions peu nombreuses (1-3), à branches très allongées et dressées, ils caractérisent surtout l'apex des sépales et, parfois, des feuilles. Ils sont plus rarement présents à la partie supérieure des pédoncules.

Fig. 2. — Poil ramifié dendritique de type "cervicorne"; la base en "socle" est également bien visible (*Matthiola chenopodiifolia* Fisch. & C. A. Meyer (Rechinger 50500 (G))). Echelle: 100 microns.

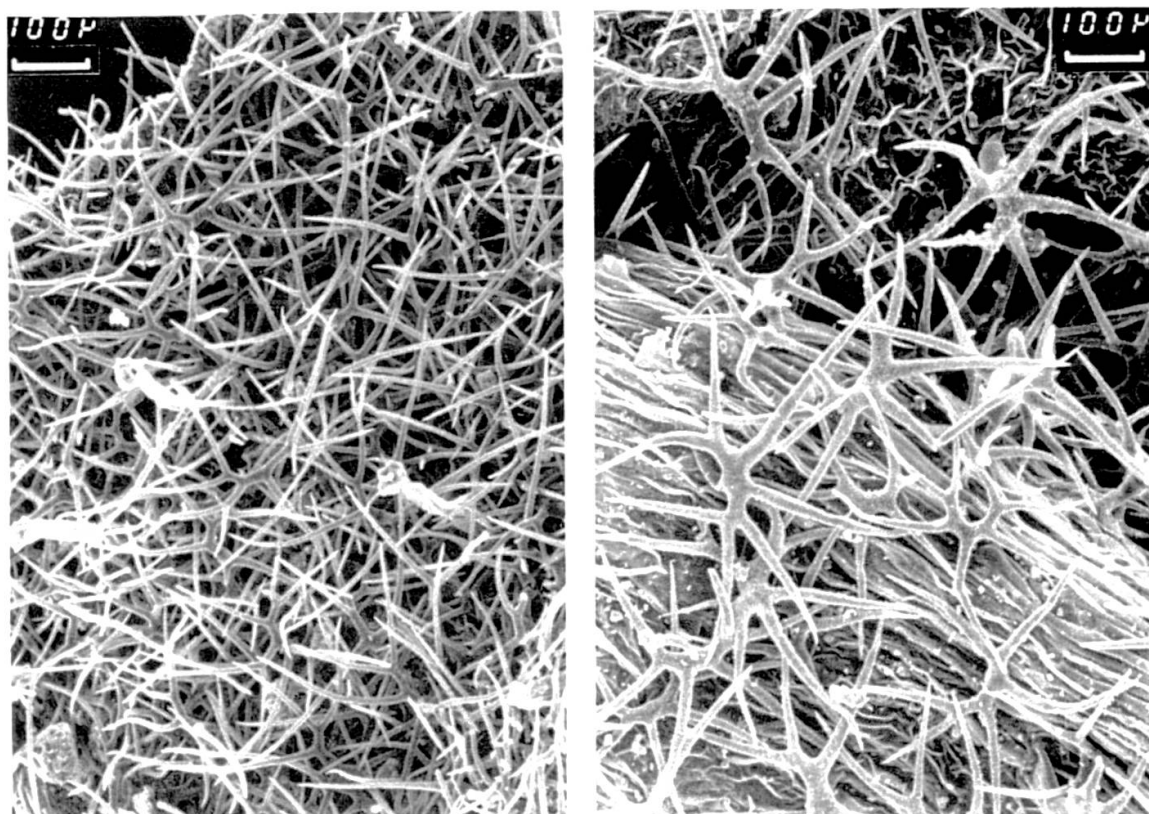
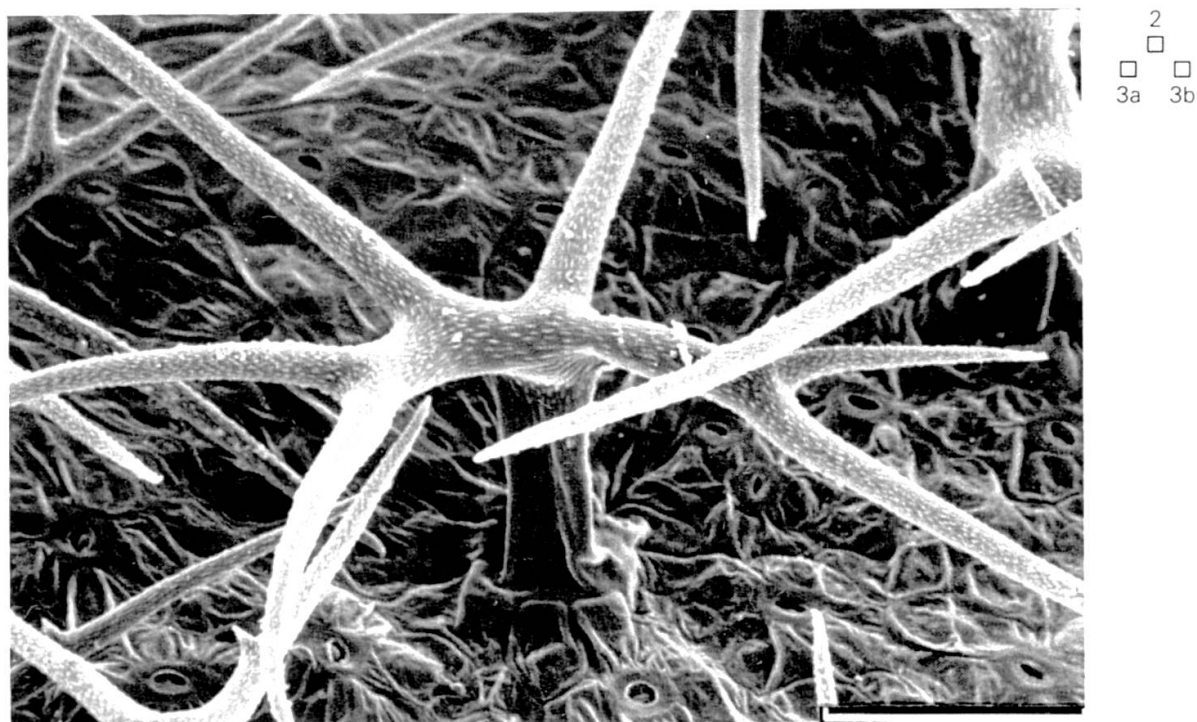


Fig. 3. — Chez *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (a) (Polak 1882, s.n. (G)), l'indument ne laisse que rarement apparaître l'épiderme foliaire, alors que *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze (b) (Pabot 8092 (G)), se distingue en général par un indument peu dense. Poils de type "cervicorne" dans les deux cas.



4b □ □ 4d

4a □ □ 4c

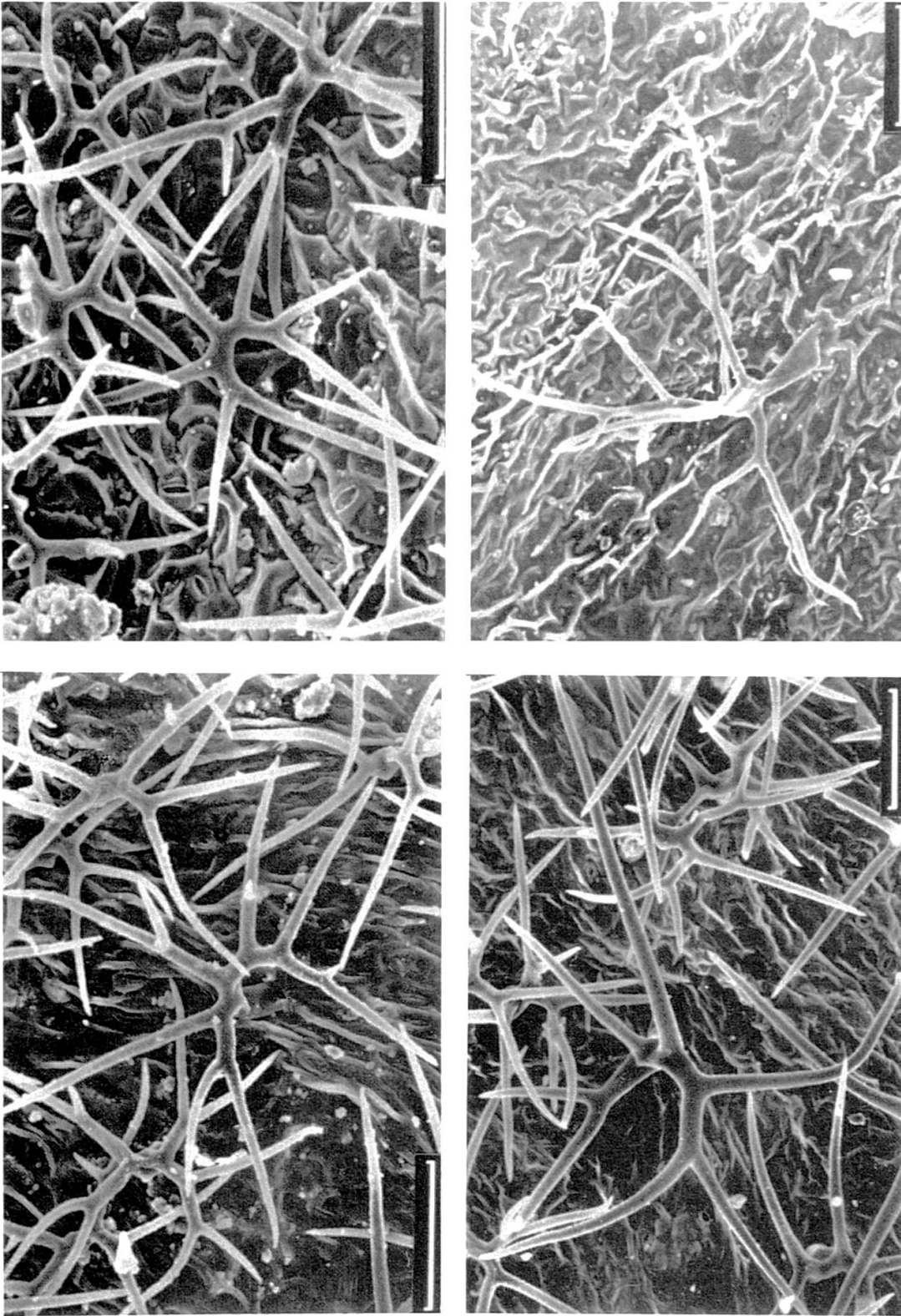
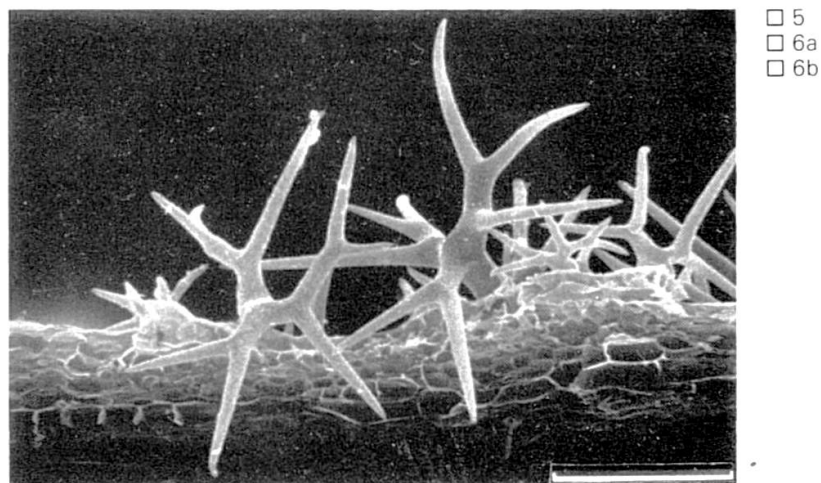


Fig. 4. — (a) *Sterigmatostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (Kotschy 130 (G-BOIS)), poils "cervicornes" (épiderme foliaire). (b) *Sterigmatostemum incanum* M. Bieb. (Alexeevko 12 654 (LE): poils "cervicornes" (épiderme foliaire). (c) *Sterigmatostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze (Rechinger 3140 (G)): poils de type cervicorne et poils arbusculés (épiderme foliaire). (d) *Sterigmatostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f. (Sintenis 1762 (G)): poil arbusculé. Echelle: 100 microns.

Fig. 5. — *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze (*Léonard 5793* (G)). Poils "cervicornes" à rameaux particulièrement épais (épiderme foliaire — comparer avec la fig. 4c). Echelle: 100 microns.



□ 5  
□ 6a  
□ 6b

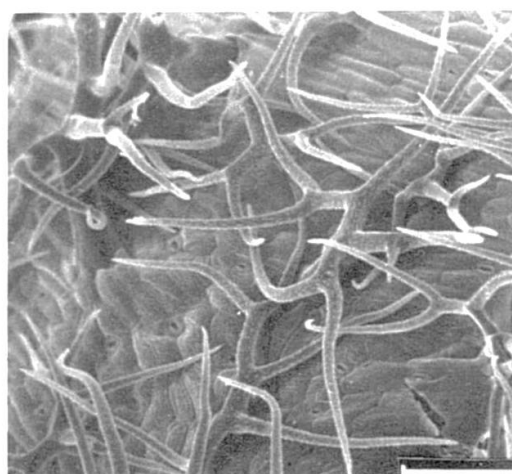
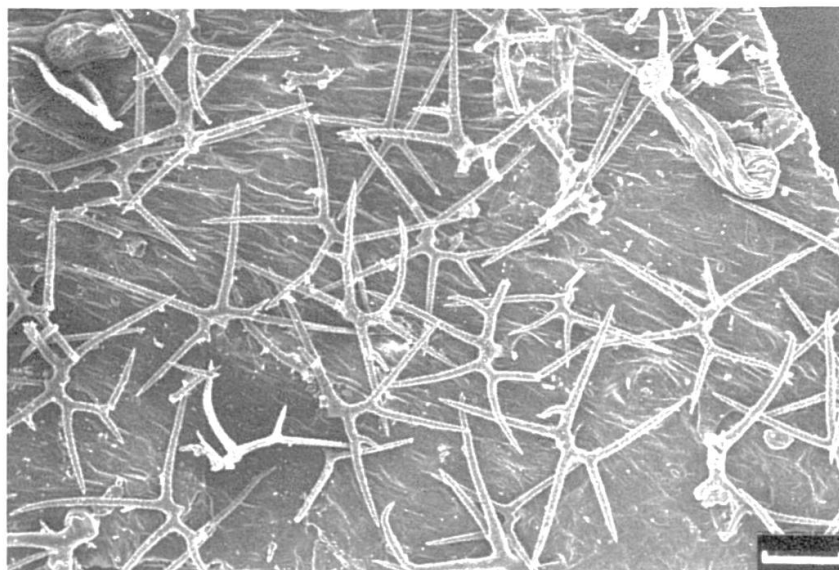


Fig. 6. — Le genre centre-asiatique *Oreoloma* Botsch. (a) appartient au groupe restreint des genres dont l'indument peut comporter des poils de type "cervicorne", analogues à ceux de *Sterigmostemum*, et des glandes pluricellulaires (voir texte). (a) *Oreoloma sulphureum* Botsch. (*Przewalski 1879*, s.n. (K)). (b) *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze (*Rechinger 46 386* (G)). Echelle: (a) 100 microns, (b) 10 microns.

Fig. 7. — Poils fourchus (parfois simples) de l'extrémité des sépales: souples et très allongés, ils se distinguent nettement des trichomes du type *Hesperis* (fig. 9). (a) *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (Polak, 1882, s.n. (G)). (b) *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (Blakelock 153 (G)). Echelle: (a) 100 microns, (b) 300 microns.

7a 7b  
 □ □  
 □  
 8

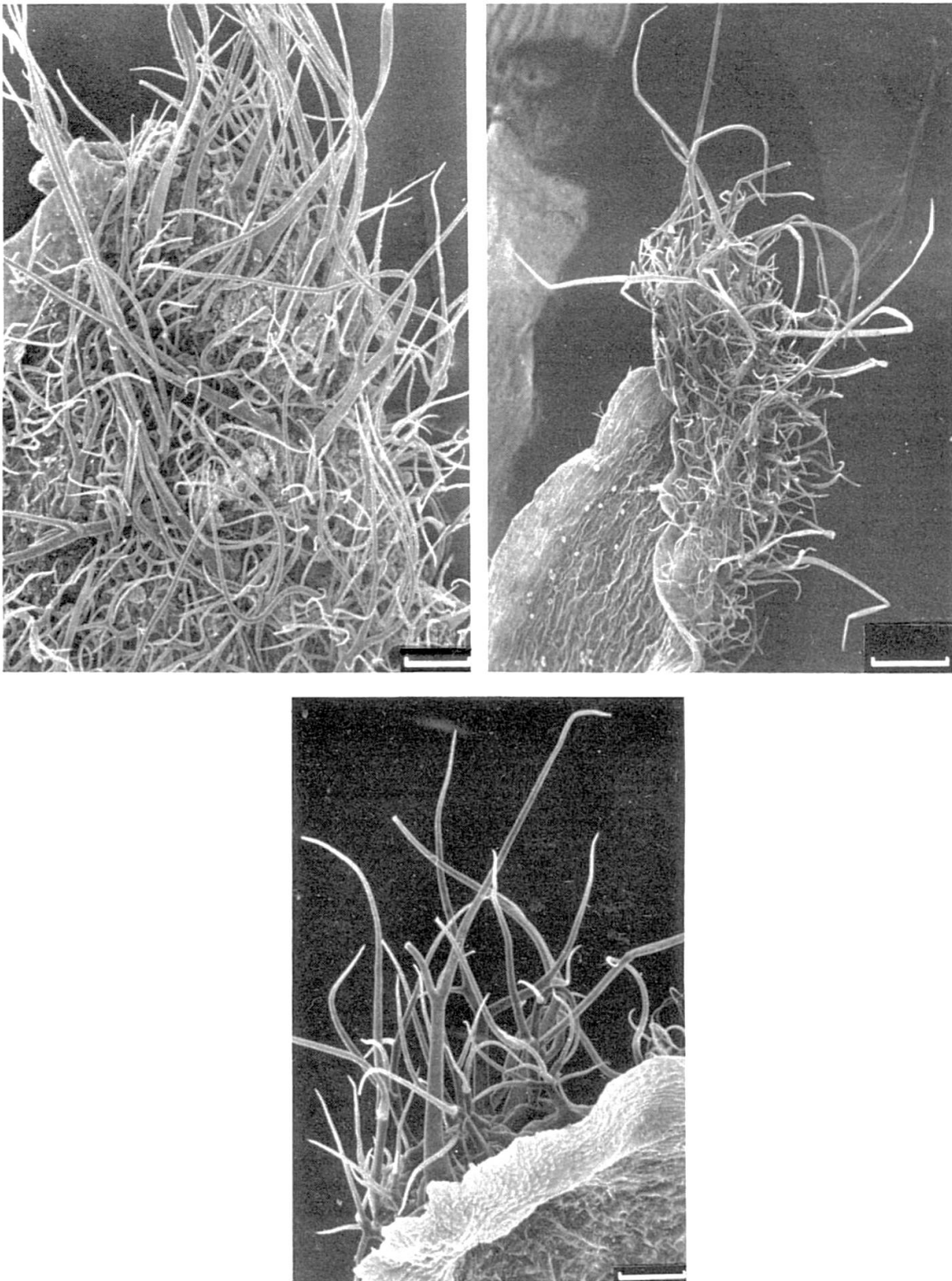


Fig. 8. — Poils du même type que dans la figure 7. Observer le capuchon apical et la marge scarieuse du sépale (*Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (Pabot 1580 (G))). Echelle: 100 microns.

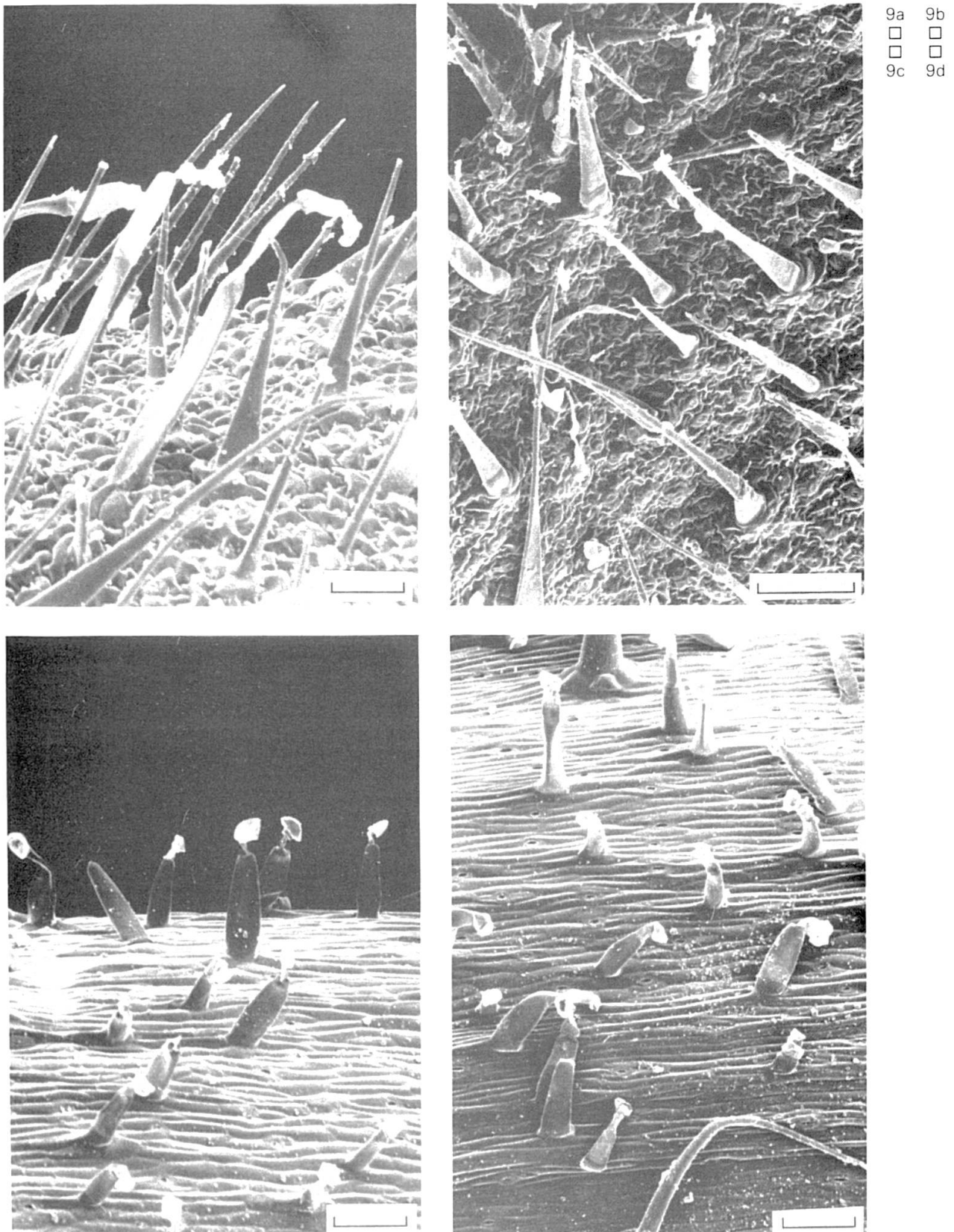


Fig. 9. — Trichomes du type "Hesperis": (a) poils et glandes (*Hesperis matronalis* L., épiderme foliaire (Borza 3058 (G)); (b) poils (on remarquera sa section elliptique) (même échantillon); (c) et (d) glandes tricellulaires (*Hesperis pendula* DC. — Bourgeau 27 (G)), épiderme caulinaire. Dans la partie supérieure de l'image (d) apparaît la base d'un poil entourée de sa rosette des cellules du "socle" (photos M. D. & F. J.). Echelle: 100 microns.



Fig. 10. — Ornementation des poils: (a) *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (*Aucher-Eloy 202* (G-BOIS), sépale). (b) *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze (*Rechinger 3140* (G), sépale). Echelle: 10 microns.

10a 10b  
 □ □  
 □ □  
 11a 11b

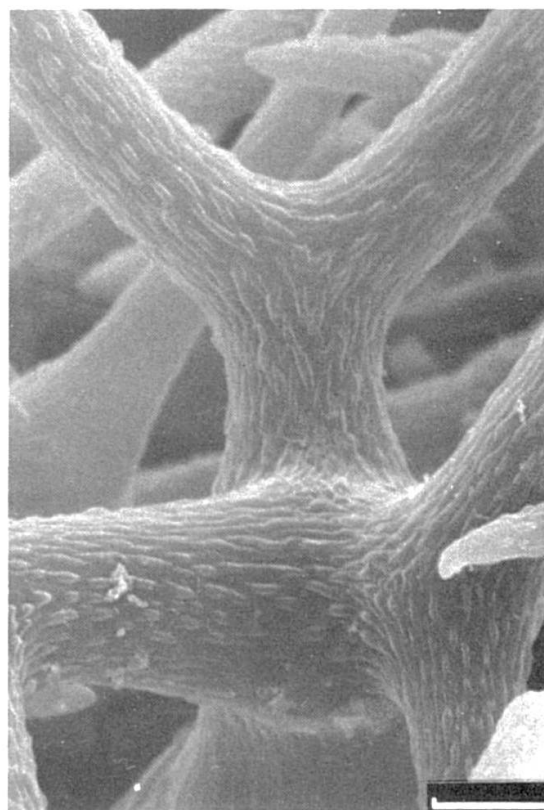
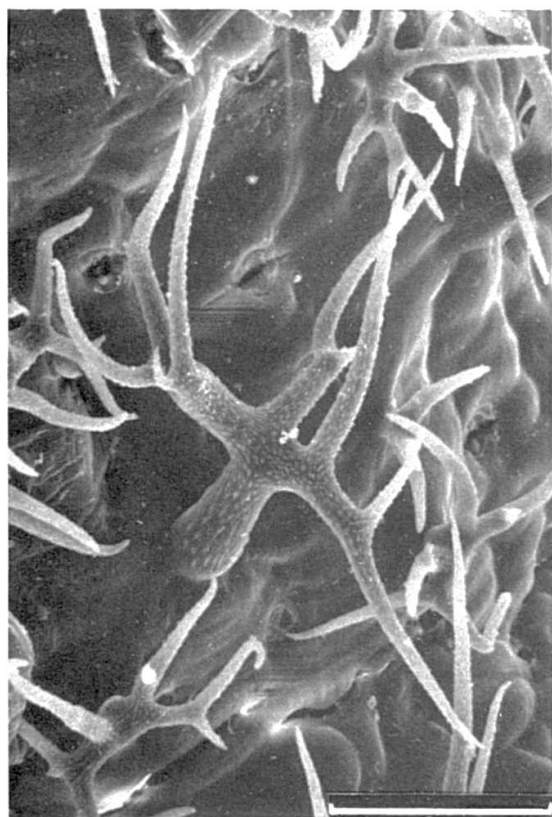
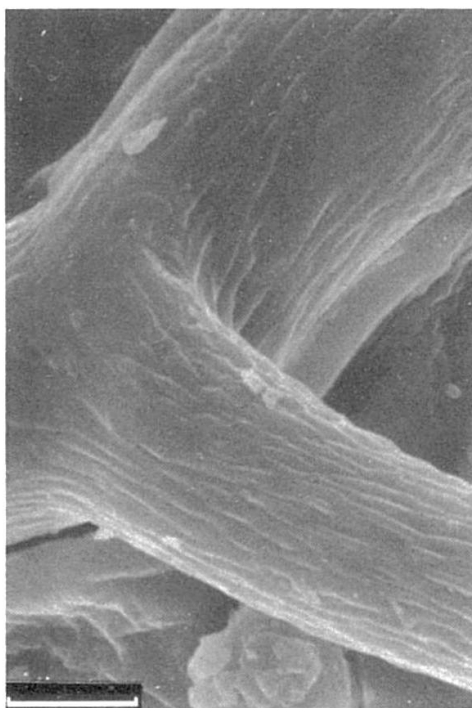
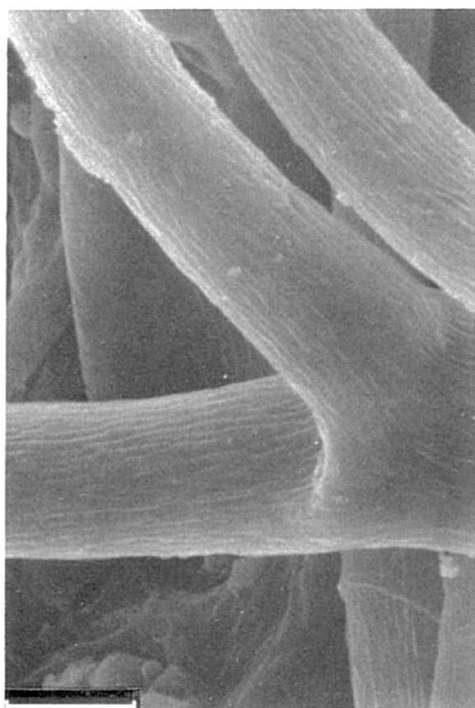


Fig. 11. — Ornementation consistante en pustules disposées en files torsadées, assez fréquente sur les trichomes de la silique. (a) *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (*Pabot 1580* (G)); (b) *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze (*Léonard 5793* (G)). Echelle: (a) 300 microns, (b) 10 microns.



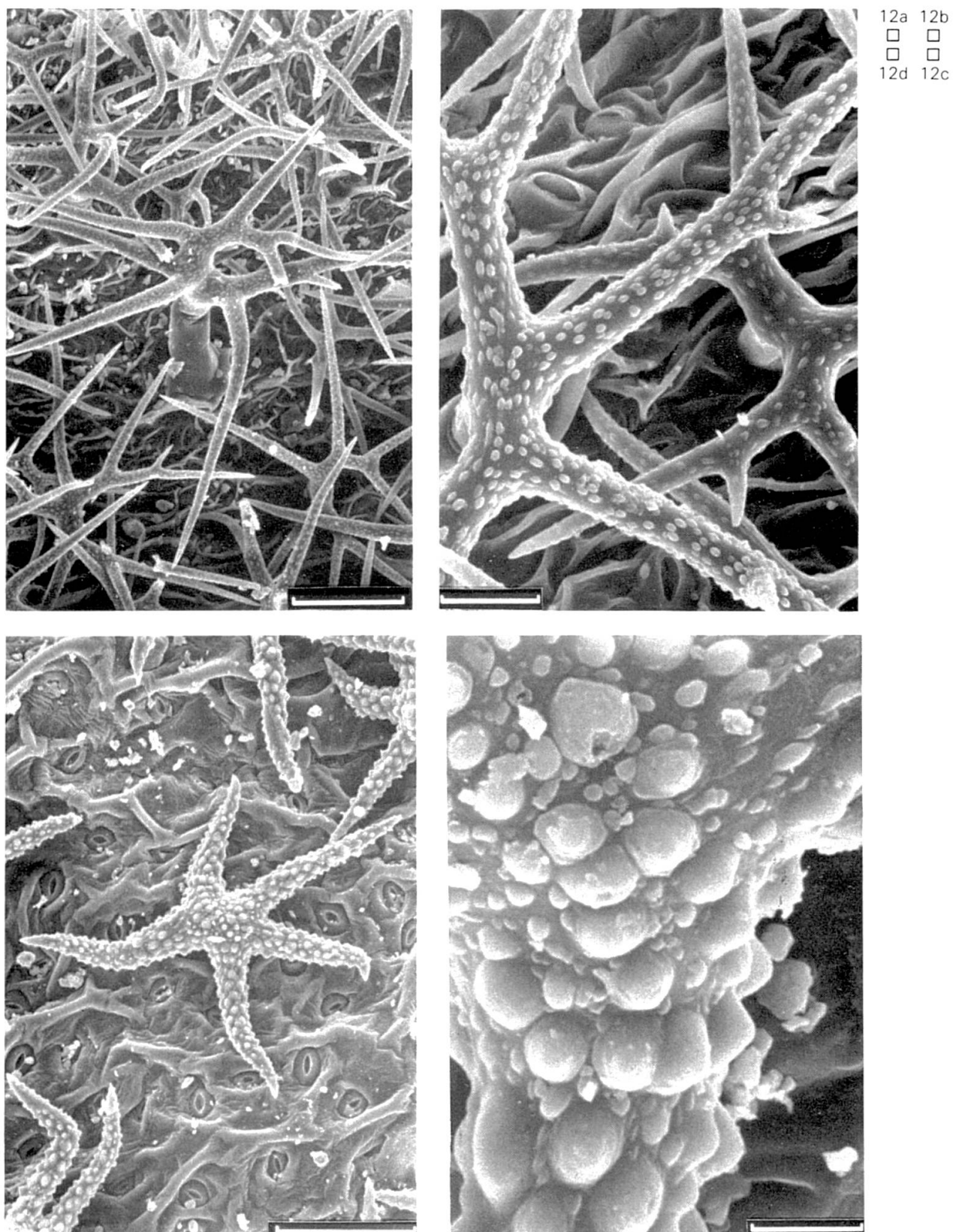


Fig. 12. — Pustules individualisées et très marquées, un type d'ornementation rare dans le genre *Sterigmostemum* (a, b) bien distincte de celle du type "*Erysimum*" (c, d). (a) *Sterigmostemum longistylum* (Boiss.) O. Kuntze (Rechinger 2879 (G)). (b) *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht (Račkovskaja & Safronova 33 (LE)); c, d) *Erysimum crassicaule* (Boiss.) Boiss. (Rechinger 2687 (G)). Echelle: (a) 100 microns; (b) 30 microns, (c) 100 microns, (d) 10 microns.

13a □  
13b □

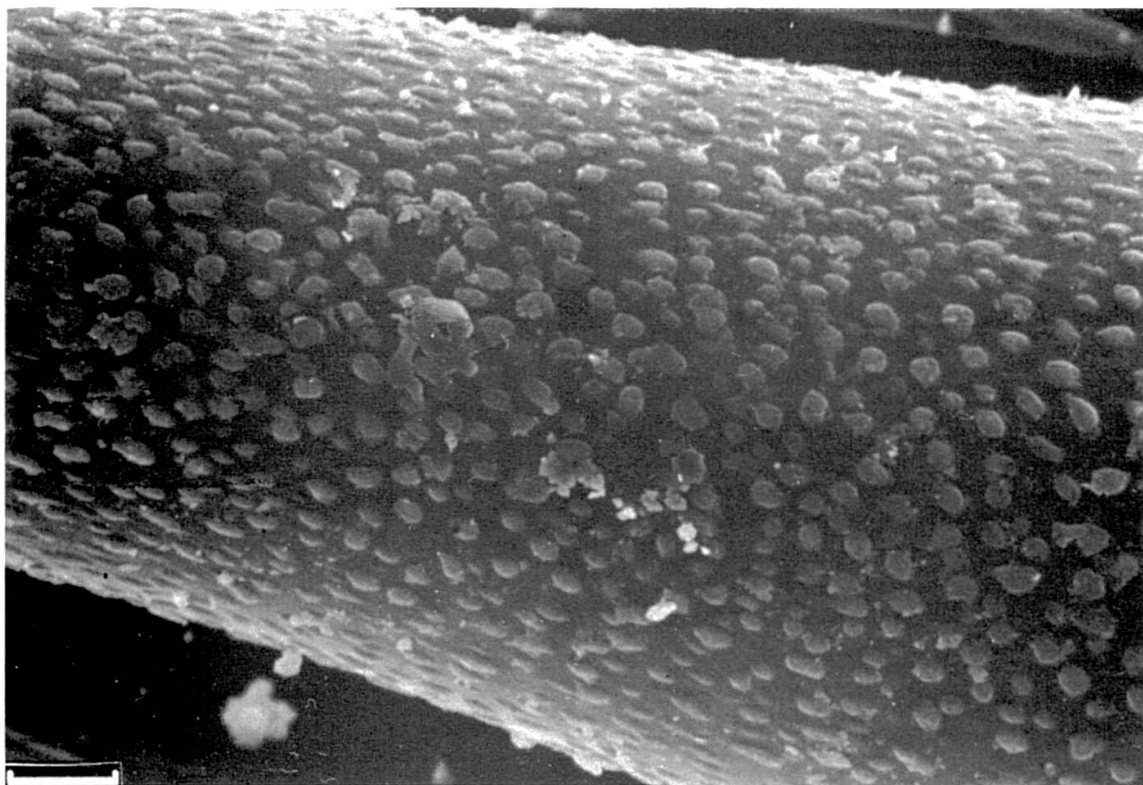
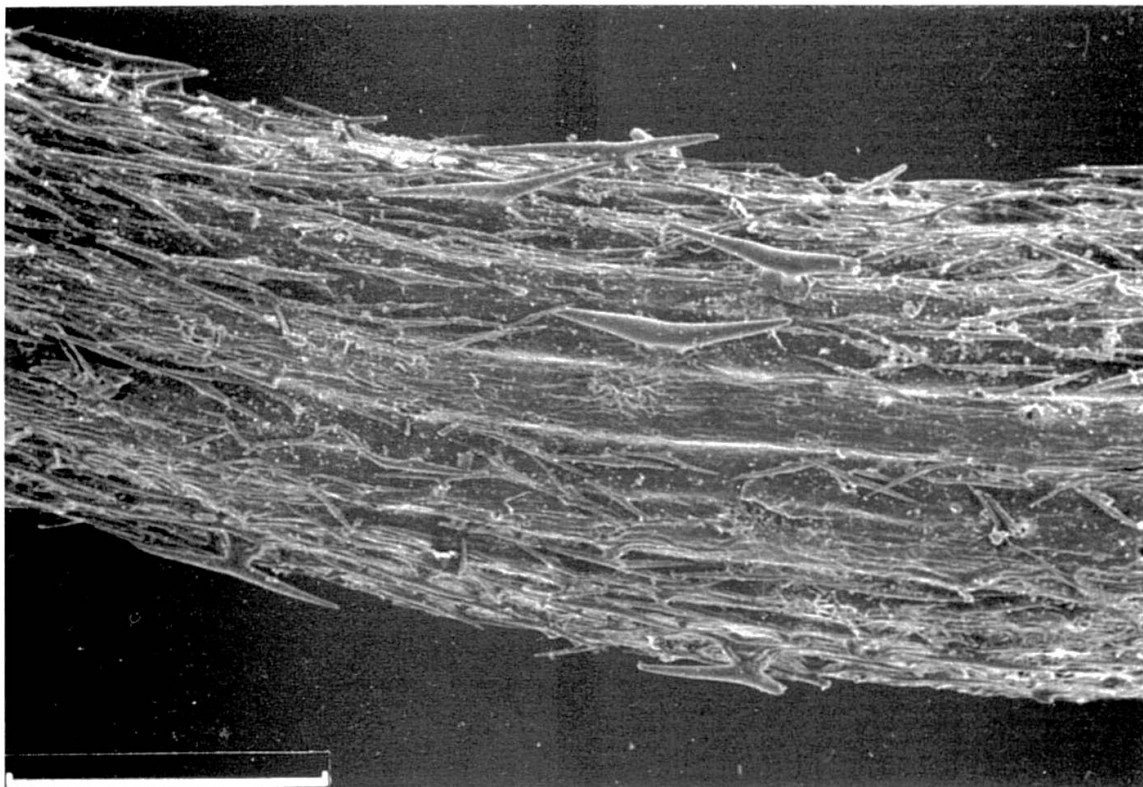
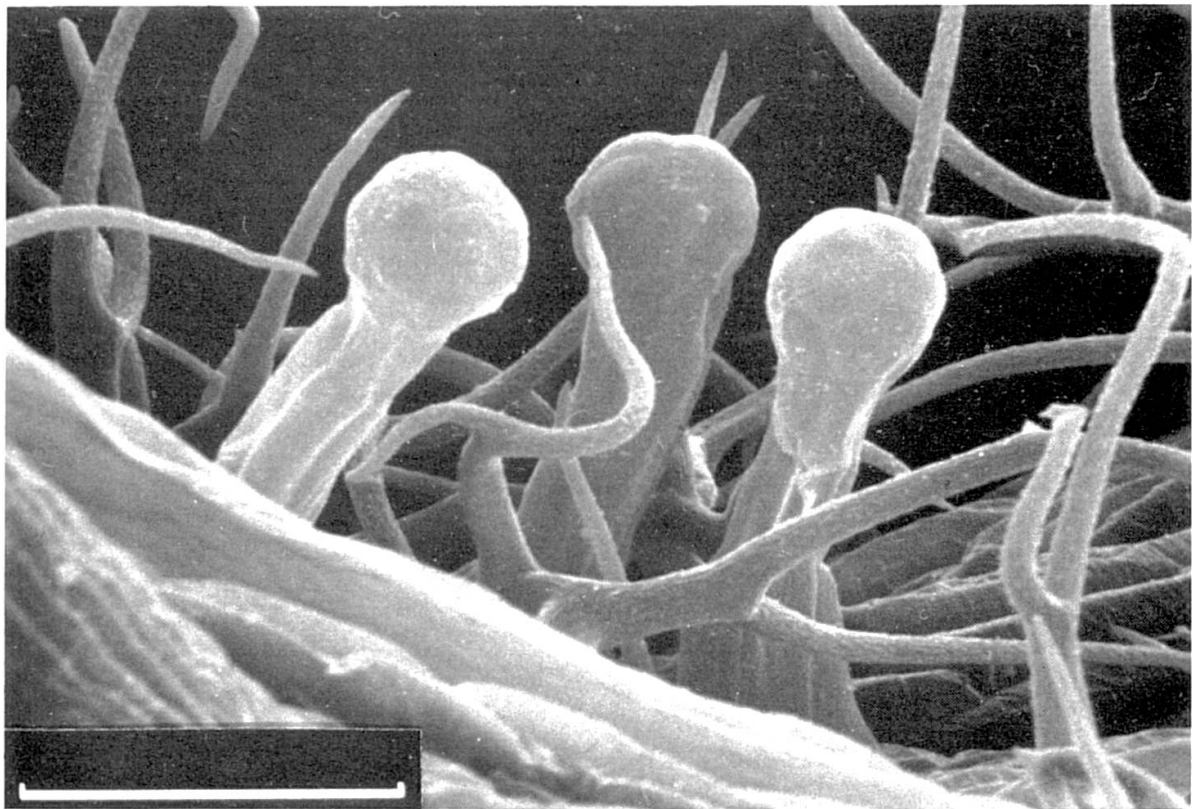


Fig. 13. — Les poils en “navette” (*pili bifidi*) du type “*Erysimum*” n'existent pas dans le genres du groupe *Sterigmostemum*. (a) segment de silique de *Cryptospora omissa* Botsch. (spécimen cultivé à G, provenance: Jardin Botanique de Taškent); (b) détail d'un trichome. Echelle: (a) 100 microns, (b) 10 microns.



□ 14a  
□ 14b

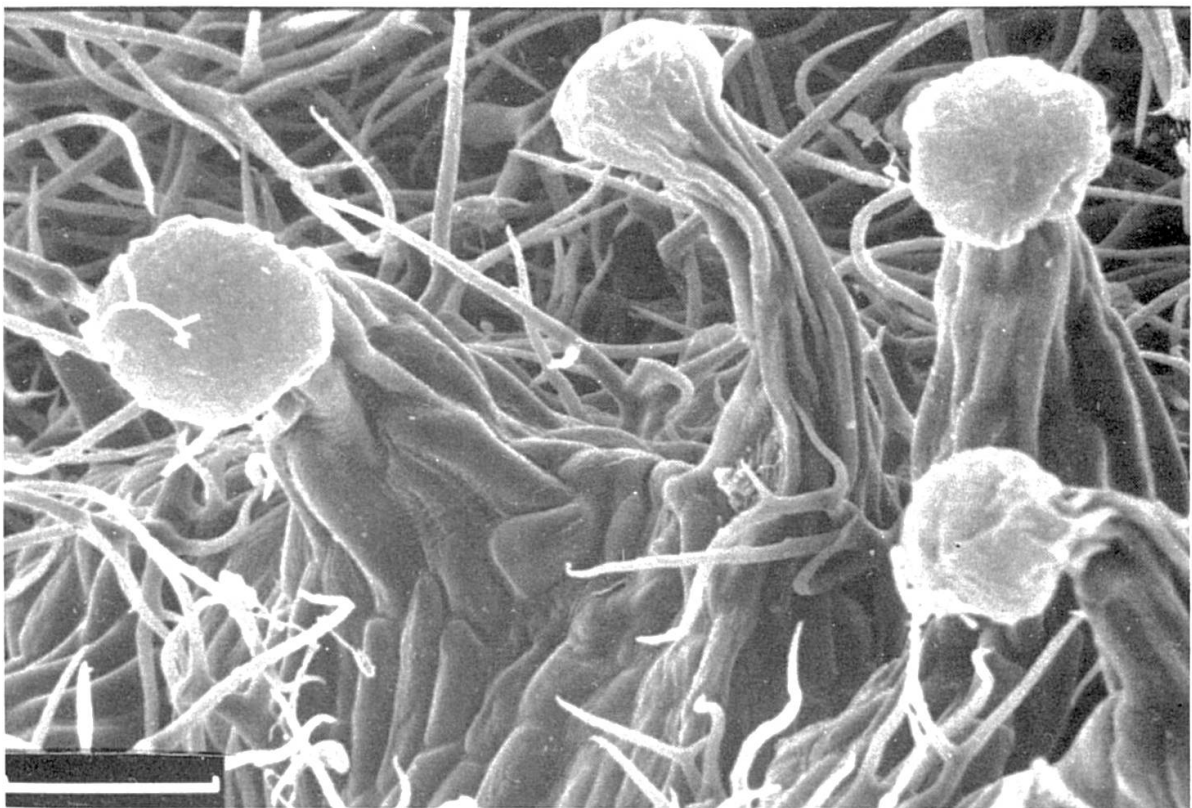


Fig. 14. — Glandes stipitées pluricellulaires. (a) *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (Pabot 1580 (G)); (b) *Sterigmostemum ramossissimum* (O. E. Schulz) Rech. f. (Sintenis 1762 (G)). Echelle: 100 microns.



15 □

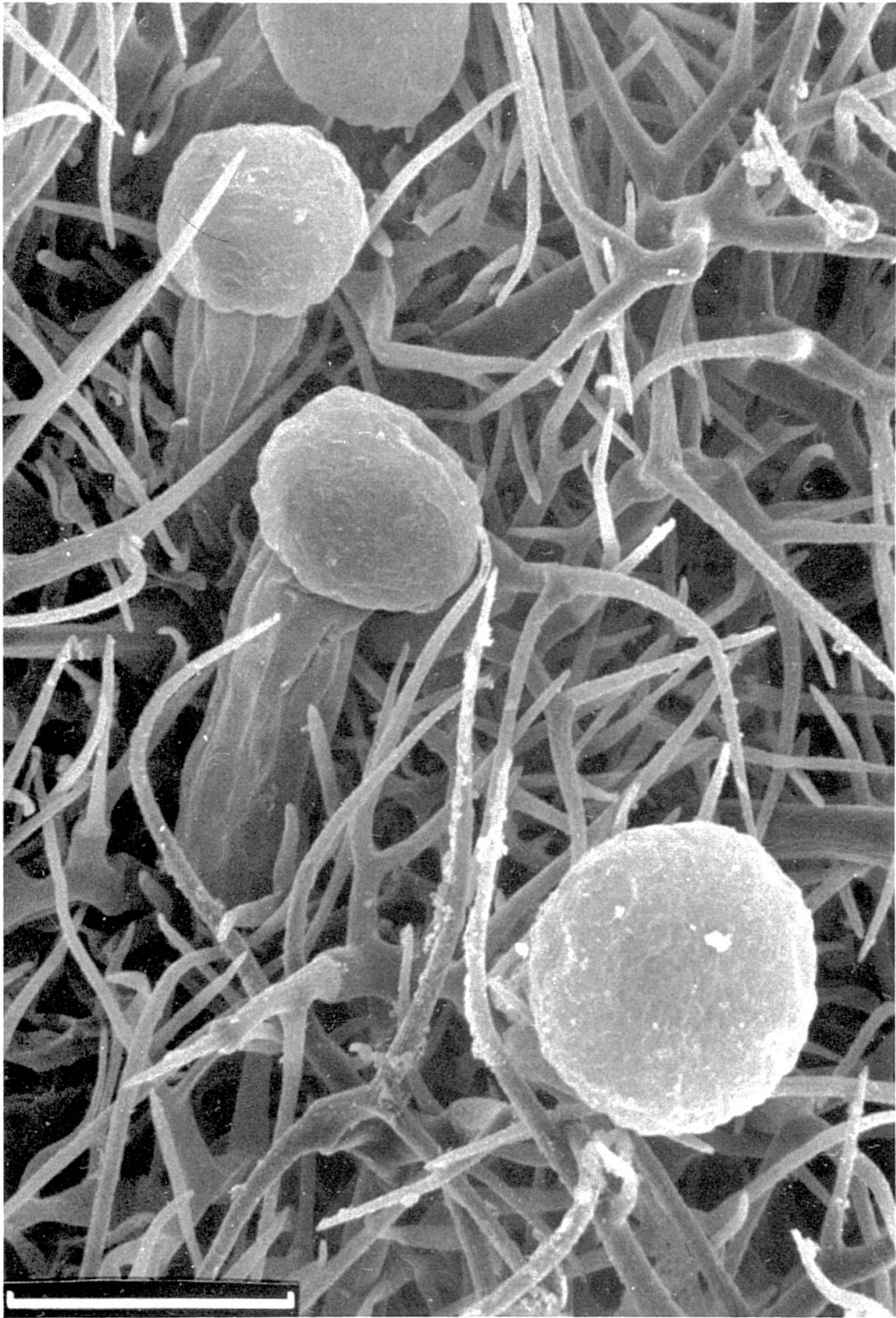
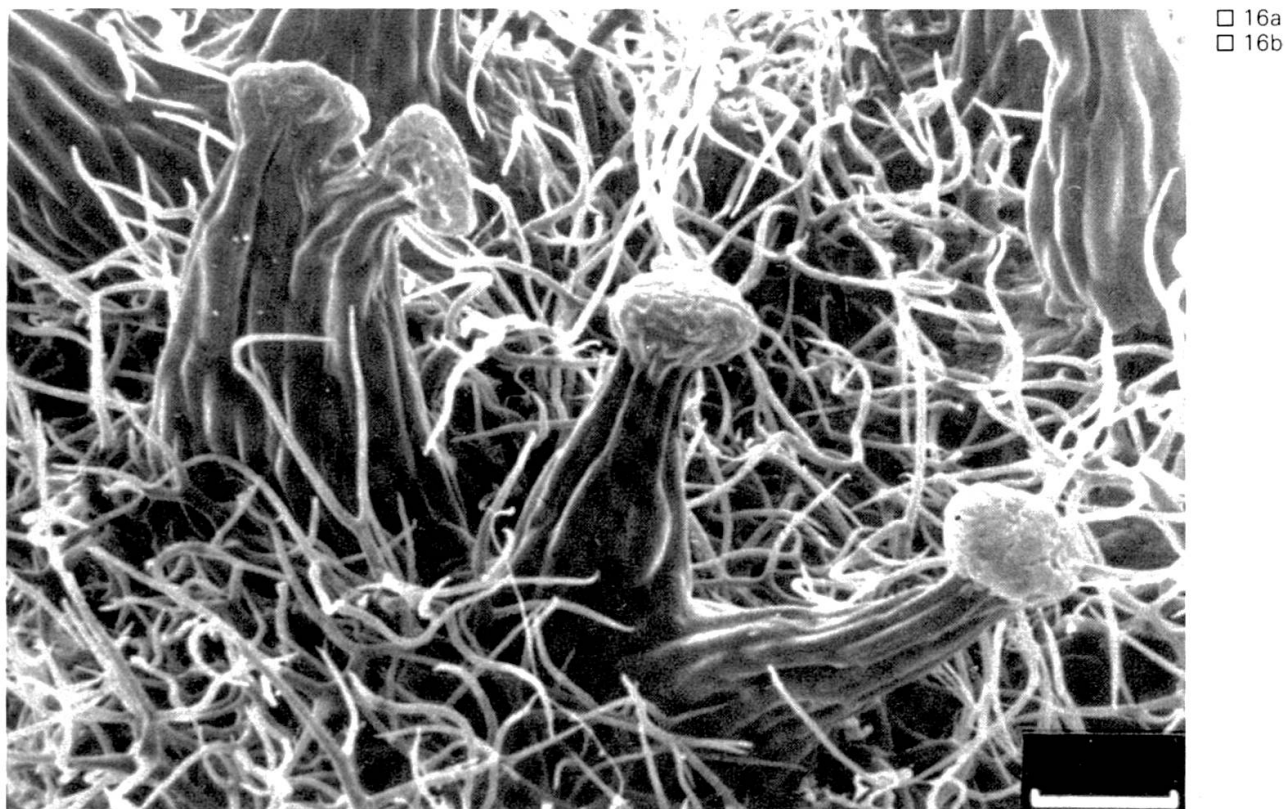


Fig. 15. — Glandes stipitées pluricellulaires (*Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f. — *Rechinger 5409* (G)).  
Echelle: 100 microns.



□ 16a  
□ 16b



Fig. 16. — Glandes stipitées pluricellulaires. (a) *Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f. (*Sintenis 1762* (G)); c'est sur les siliques de cette espèce (a) que ces glandes atteignent leurs plus grandes dimensions; elles sont parfois géminées, comme dans le genre *Anchonium*. (b) Coupe foliaire (même provenance et même échelle que (a)). Echelle: 100 microns.

□ 17a  
□ 17b

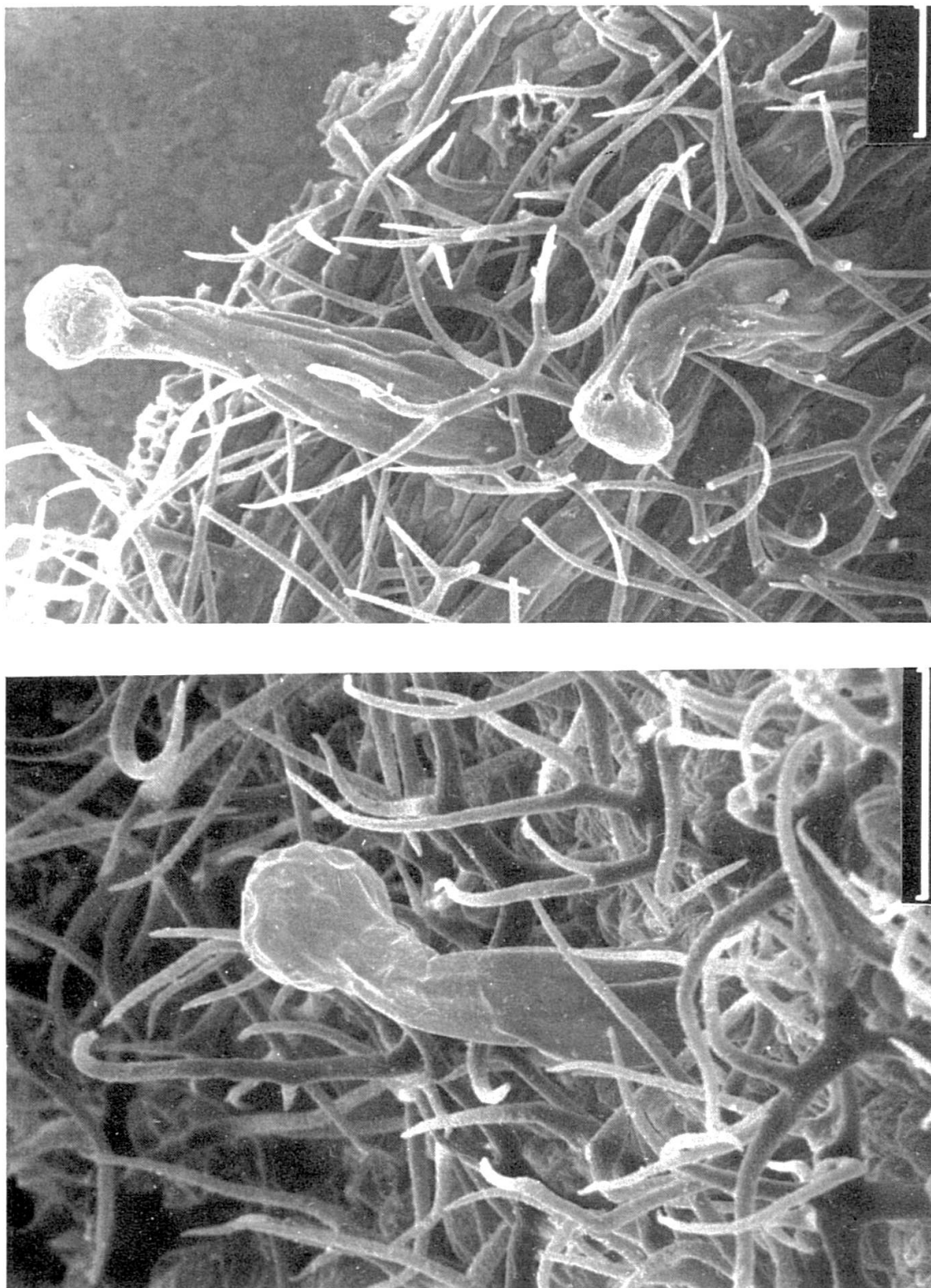
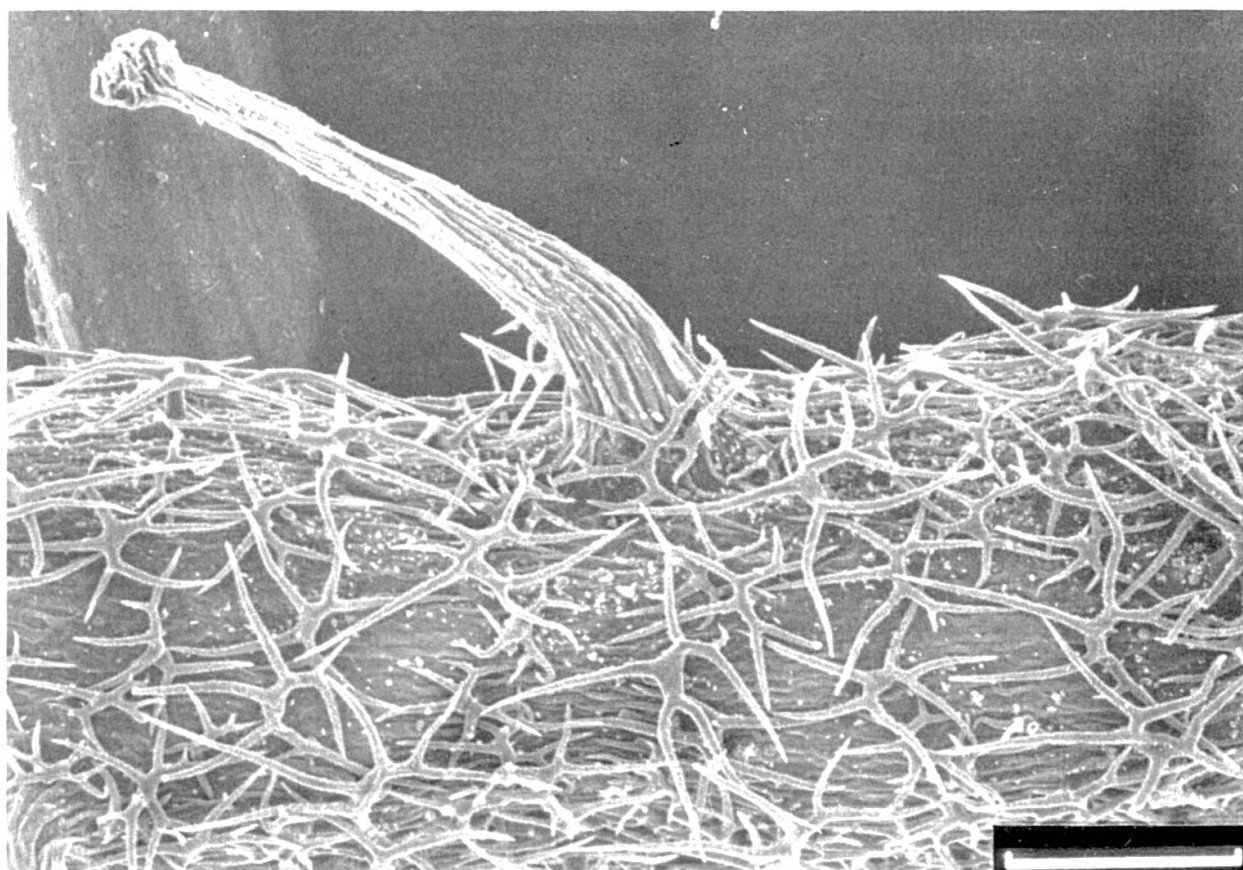


Fig. 17. — Glandes stipitées pluricellulaires. (a) *Sterigmatostemum incanum* M. Bieb. (*Pabot* 1580 (G), sépale); (b) *Oreoloma sulphureum* Botsch. (*Prizewalski* 1879, s.n. (K)), pédoncule (ces glandes sont semblables sur toutes les parties de la plante). Echelle: 100 microns.





□ 18a  
□ 18b

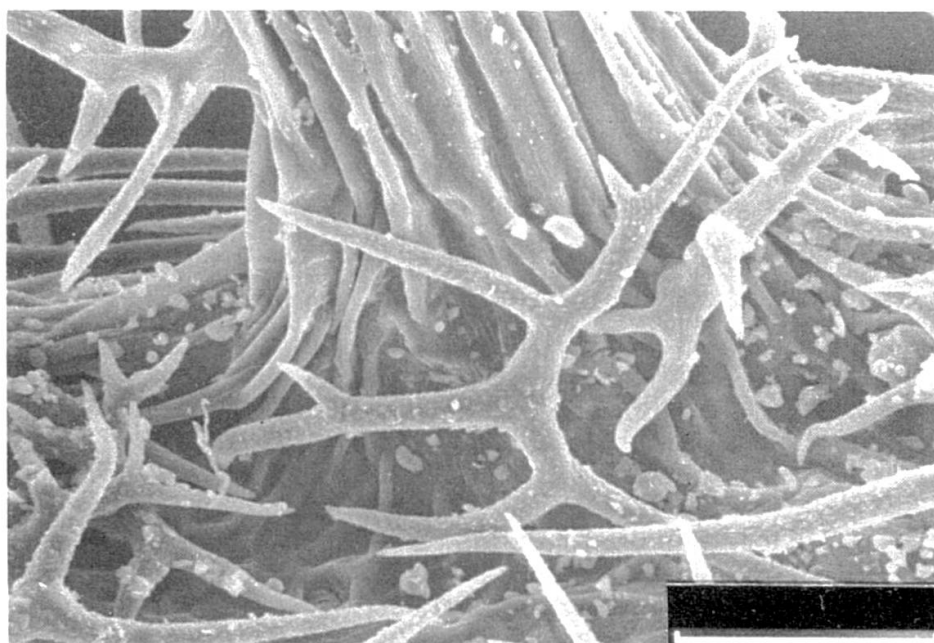


Fig. 18. — Soies glanduleuses "(setae glandulosae)" caractéristiques de la silique de *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze. (a) vue d'une soie, permettant également d'observer le caractère appliqué de la pubescence (poils de type "cervicorne" (*Pabot 8092* (G))); (b) base de même la soie (agrandie) portant des trichomes. Echelle: (a) 300 microns, (b) 100 microns.

*Les poils simples* (fig. 7b). — Aussi longs, si ce n'est plus longs que les précédents, les poils de ce type ont une localisation des plus restreintes: haut des sépales, en particulier, des latéraux, dont ils dépassent parfois longuement l'extrémité scarieuse. Quoique simples, ces trichomes sont fort différents des poils simples présents dans de nombreuses espèces du genre *Hesperis*. Ceux-ci, presque dépourvus d'ornementation, se distinguent aisément à leur apparence cristalline, leur raideur et leur extrémité acuminée (fig. 9).

Plusieurs cas de confusion avec des espèces du genre *Erysimum* L., en particulier *E. crassicaule* (Boiss.) Boiss. ont été relevés: on peut être catégorique à cet égard, les poils du "type *Erysimum*" (poils "en navette", pili bifidi, fig. 13), très reconnaissables à leur forme (ils peuvent parfois être étoilés, comme dans le cas de l'espèce citée), leur caractère adpressé et à leur ornementation, sont inconnus dans le genre *Sterigmostemum*.

#### L'ORNEMENTATION (FIG. 10-13)

Les cires superficielles de l'épiderme sont à l'origine de figures diverses, à variation intraspécifique, voire intra-individuelle. L'ornementation la plus fréquente est formée de pustules allongées, irrégulières, disposées en bandes longitudinales ou légèrement spiralées. Une variante de cette première figure, se présente sous forme de stries, parfois interrompues. De petites pustules circulaires, plus ou moins alignées et beaucoup plus modestes qu'elles ne le sont dans le genre *Erysimum* L. (sauf rares exceptions (fig. 12)), constituent la variante inverse, tandis que l'ornementation la plus simple consiste ...en une surface quasiment lisse. L'ornementation constituée de pustules semble être plus fréquente sur les poils des siliques, mais se rencontre également sur d'autres organes.

L'ornementation des trichomes, est en tous points comparable à celle observée dans les genres voisins *Anchonium* DC. (cf. JACQUEMOUD, 1984b: 722 et 726), *Zerdana* Boiss. et *Oreoloma* Botsch. Mais, au-delà, on retrouve des figures très semblables dans de nombreuses Crucifères. Aussi, sans signification taxonomique à l'intérieur du genre *Sterigmostemum*, l'ornementation des trichomes, considérée en elle-même, n'est pas d'un grand secours dans l'étude des relations intergénériques. Qui plus est, on observe des figures fort semblables dans des familles apparemment très éloignées des Crucifères, comme l'attestent les exemples de *Heeria argentea* (E. Mey.) O. Kuntze (*Anacardiaceae*) et *Garrya elliptica* Dougl. ex Lindl. (*Garryaceae*) illustrés dans METCALFE & CHALK (1979: Plate 3, B et G).

#### LES GLANDES (FIG. 14-19)

Trois types de glandes, toutes pluricellulaires, mais d'inégale fréquence, sont représentés dans le genre *Sterigmostemum*:

- glandes stipitées, les plus répandues;
- soies glanduleuses, propres aux siliques de *S. acanthocarpum*;
- glandes sessiles globuleuses, caractérisant *S. purpurascens*.

1. *Les glandes stipitées pluricellulaires (glandulae stipitatae pluricellulares)* (fig. 14, 15, 16, 17). Si l'on excepte *S. caspicum* et *S. purpurascens*, les représentants de toutes les espèces sont pourvus, à des degrés divers, de glandes de ce type. Le pédicelle, un cône allongé formé de plusieurs rangées de cellules, porte une tête subsphérique, également pluricellulaire, souvent déprimée au sommet (même après une longue période de réhydratation). Le pédicelle, de diamètre et longueur variables selon les individus et les espèces, est d'ordinaire brunâtre ou jaunâtre; la tête, souvent de teinte identique, est parfois beaucoup plus foncée. Il n'est pas rare d'observer des glandes géminées. Parfois abondantes sur la tige et les pédoncules — les feuilles en sont un peu moins pourvues —, les glandes stipitées sont rares sur le calice. Elles ne sont présentes sur les siliques que dans une seule espèce, *S. incanum*, à laquelle, précisons-le, nous avons rattaché les plantes anatoliennes recouvertes de glandes à pédicelle très fin distinguées sous le nom de *Sterigmostemum sulphureum* subsp. *glandulosum* Huber-Morath & Reese. Par ailleurs, chez *S. incanum*, la présence de glandes sur la silique n'est pas un caractère constant: de nombreux exemplaires ont des siliques non glanduleuses, et dans certains cas, l'absence de glandes touche toutes les parties de la plante.

Les glandes stipitées ne sont pas propres au seul genre *Sterigmostemum*; les genres affines *Anchonium* DC. et *Zerdana* Boiss. (*Hesp.*) (fig. 6a, 17b) en possèdent de semblables, parfois





Fig. 19. — Représentation schématique montrant le rapport entre les dimensions de la soie et le diamètre de la silique chez *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze. Echelle: 1 mm

également géminées (JACQUEMOUD, 1984b: 727 et 1985: 351), comme certaines espèces du genre *Oreoloma* Botsch. (*Hesp.*), où elles sont cependant plus grandes. On les retrouve aussi dans les genres *Cryptospora* Kar. & Kir. et *Iskandera* N. Busch (nous nous restreignons aux genres d'Eurasie et d'Afrique du Nord). Dans la tribu des *Matthioleae* les glandes stipitées de ce type sont, à notre connaissance, limitées à certaines espèces des genres *Matthiola* R. Br., *Parrya* R. Br., *Chorispora* R. Br. ex DC. et au genre monotypique *Microstigma* Trautv. (voir tableau 1). On reviendra sur ce caractère dans l'étude des affinités inter-génériques.

2. *Les soies glanduleuses des siliques de S. acanthocarpum (setae glandulosae)* (cf. fig. 18, 19). Elles représentent en fait une variante du type précédent, dont elles sont une exagération en longueur et en diamètre. Exclusives des siliques de *S. acanthocarpum*, elles n'apparaissent parfois que très tardivement, pouvant faire défaut dans certains cas, rares, il est vrai. Disposées de part et d'autre des marges valvaires, elles sont d'une longueur supérieure ou, au moins, égale au diamètre de la silique et constituent un excellent caractère spécifique. Il arrive que la base du pédicelle soit garnie de quelques poils ramifiés.

3. *Les glandes subsessiles semi-globuleuses de S. purpurascens (glandulae subsessiles semi-globosae)*. Distribuées principalement sur la tige, les pédoncules et les siliques, ces glandes ont un pied très court surmonté d'une tête semi-globuleuse, parfois cratériforme. Caractéristique remarquable de *S. purpurascens*, de telles glandes sont peu courantes chez les Crucifères: dans les tribus des *Hesperideae* et des *Matthioleae*, nous n'en avons observé de semblables que chez *Dontostemon dentatus* Ledebour (*Hesp.*). Elles rappellent un peu les glandes visibles dans le genre *Bunias* L.

#### VARIABILITÉ DE L'INDUMENT

Localisation, densité, caractère lâche ou appliqué, grosseur des poils, aspect plus ou moins hyalin ou cristallin, longueur du pédicelle, sont autant de facteurs qui interviennent dans l'expression d'une variabilité qui, sans être négligeable, n'atteint pas l'intensité relevée dans le genre voisin, *Anchonium* DC. La répartition des glandes est, en revanche, beaucoup plus capricieuse (*S. incanum*, *S. sulphureum*, p. ex.). Relevons, toutefois, un certain parallélisme, au sein d'une espèce déterminée, entre l'intensité de la pubescence et le degré de découpeure des feuilles. Des exemplaires de *S. sulphureum* récoltés par Pabot en Syrie (*Deyr Khabiyé*, *S. de Damas*, Pabot s.n., 9.4.1953 (G)) sont démonstratifs à cet égard: les plantes à feuilles larges sont beaucoup moins pubescentes que celles à feuilles très découpées qui proviennent de la même localité. Le fait est d'ailleurs commun à toutes les espèces et procède d'une adaptation xérophytique. L'on n'insistera pas sur l'illusion d'une pubescence plus dense chez les jeunes individus: avec l'accroissement des organes, la distance entre les poils — très tôt formés — augmente et diminue leur densité. L'apparition de poils à tout moment du développement de la plante n'est cependant pas exclue. Enfin, la conformation des poils est susceptible de se modifier dans certains taxa, au cours de l'ontogénie de la plante (STORK, 1972); il n'a pas été possible d'observer des plantules au cours de ce travail, mais nous n'avons pas noté

de différence sensible entre trichomes d'individus jeunes et âgés, hormis, peut-être, sur les feuilles des rosettes basales, où les trichomes peuvent présenter des déformations qui semblent plutôt tenir à des causes mécaniques ou à la dessiccation, ou encore un léger épaississement des rameaux.

#### LE RÔLE DE L'INDUMENT

Il n'apparaît pas qu'il y eût une relation entre la nature de la pubescence et la présence ou la multiplicité des glandes. Déceler un lien éventuel entre la position des glandes et celle des stomates n'a pas été possible non plus. Une telle correspondance a été relevée, en effet, par certains auteurs, parmi les mécanismes mis en œuvre en vue d'une adaptation xérophytique (BOKHARI & WENDELBO, 1985: 330). Un aspect adaptatif peut être invoqué pour éclairer la corrélation entre la pubescence et la diminution de la surface foliaire dont il a été question plus haut. Au demeurant, il est bien difficile de juger de l'importance physiologique de l'indument, de sa supposée fonction protectrice. Les avis à ce sujet sont d'ailleurs assez partagés (JOHNSON, 1975). Chez *S. incanum*, on observe une diminution de la glandulosité selon un gradient "grosso modo" Nord-Sud: en Transcaucasie existent des formes très et peu glanduleuses (celles-ci sont toutefois minoritaires), tandis qu'en Iran, les formes glanduleuses sont rares dès l'Azerbaïdjan et presque inexistantes plus au Sud. Il serait tentant de voir là une relation plus ou moins directe avec l'indice d'aridité. Plusieurs cas de variation écogéographique des trichomes ont été étudiés (LEVIN, 1973), mais leur déterminisme n'apparaît pas toujours simple. Il n'est pas sans intérêt de noter, enfin, que la seule espèce *toujours dépourvue* de glandes, *S. caspicum*, est la plus halophile.

#### SIGNIFICATION TAXONOMIQUE DE L'INDUMENT

Reconnaître les espèces à la seule nature de leurs trichomes n'est guère possible, à quelques exceptions près (*S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens* — et la méthode n'est pas infailible). L'indument mérite, en revanche, d'être retenu au rang des caractères génériques, non pas tant que ses constituants fussent particuliers au genre *Sterigmostemum*, mais bien plutôt parce qu'ils sont un facteur de son unité. L'indument matérialise également, entre autres caractères, les liens supposés entre *Sterigmostemum*, d'une part, et les genres *Anchonium* DC., *Zerdana* Boiss., ou encore *Oreoloma* Botsch. Sans parler des autres traits morphologiques qui rapprochent ces différents genres, on remarquera qu'ils sont seuls (avec le genre *Iskandera* N. Busch, dans la tribu des *Hesperideae*, à posséder des poils ramifiés et des glandes pluricellulaires. Parmi les *Matthioleae*, seules quelques espèces du genre *Matthiola* R. Br. offrent cette particularité: *M. damascena* Boiss., *M. dumulosa* Boiss. & Buhse, espèces du Proche-Orient; *M. livida* (Del.) DC., espèce nord-africaine. La nature de l'indument peut suggérer une parenté avec les genres *Matthiola* R. Br. et *Iskandera* N. Busch, tandis que les liens entre *Sterigmostemum* et *Hesperis* L., dont les trichomes sont bien différents (fig. 9), paraissent, sous ce rapport, beaucoup plus ténus. Quelques espèces (*H. bicuspidata* (Willd). Poir. [= *H. sintenisii* Hausskn.; *H. kotschyana* Fenzl], *H. pycnotricha* Borb. & Degen (Eur. SE), *H. armena* Boiss.), possèdent bien des poils ramifiés, mais sans beaucoup d'analogie avec ceux décrits plus haut. En d'autres termes, s'ils appartiennent à la même tribu que le genre *Hesperis* L., *Sterigmostemum* et les genres alliés se rapprochent davantage de *Matthiola* R. Br. par la nature de leur indument; cette constatation est révélatrice de l'aspect problématique de la distinction établie entre *Matthioleae* et *Hesperideae*.

#### La feuille

La variabilité de la feuille (cf. fig. 34 & 51) est telle, dans la plupart des espèces, qu'elle rend illusoire une description applicable au plan générique, et difficile l'appréciation de ses caractéristiques au plan de l'espèce. Il est tout de même certains types de feuille qui, sans y être exclusifs, prédominent au sein de telle ou telle espèce: larges limbes lyrés et roncins pour *S. sulphureum*; base longuement atténuée — comme étirée — en pétiole et limbe sinué denté ou peu découpé pour *S. acanthocarpum*; limbe pinnatifide à bords enroulés, sinus et segments arrondis chez *S. longistylum* (les rares feuilles très découpées chez *S. acanthocarpum* ont des segments et des sinus aigus). Le choix d'une forme représentative chez *S. incanum* est difficile, hormis sur les spécimens de petite taille, à feuilles extrêmement découpées, mais plus faciles à figurer qu'à décrire. Problème différent

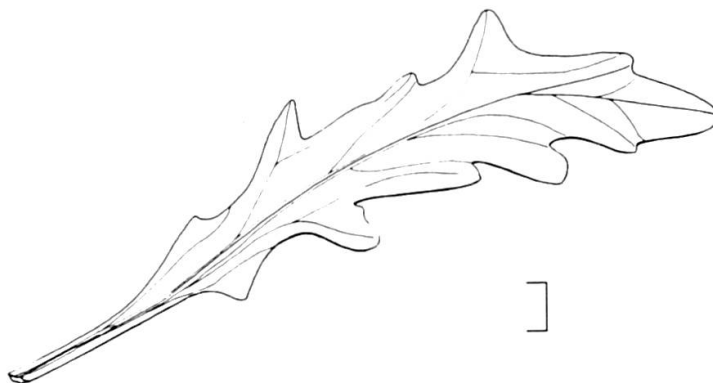


Fig. 20. — Représentation schématique d'un type de nervation très répandu chez *Sterigmostemum* (*Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze, *Léonard* 5329 (G), voir texte). Echelle: 1 cm.

chez *S. caspicum*, où le polymorphisme foliaire suit — grosso modo — des gradients géographiques (voir cette espèce). *S. ramosissimum* frappe par ses feuilles étroites, lancéolées, presque entières; les formes découpées y sont rares. *S. purpurascens* est reconnaissable ...à ses glandes particulières, plutôt qu'à la silhouette de ses feuilles.

Les *feuilles basales*, disposées en une rosette, parfois dense, sont les plus grandes, les plus découpées, le cas échéant, et les plus représentatives d'une espèce. Leur limbe, de forme générale obovale, peut être découpé à des degrés variables. D'ordinaire, la rosette est desséchée, voire détruite, à l'anthèse, sans laisser de vestiges importants, même sur les individus pérennes. Les *feuilles caulinaires*, habituellement insérées à l'aisselle d'un rameau ou d'un bourgeon, diffèrent peu des feuilles radicales. La diminution progressive de leur taille vers le haut de la tige s'accompagne d'une épuration de la forme du limbe, le plus souvent entier dans les feuilles supérieures. Dans certaines espèces (*S. acanthocarpum*, en particulier), le resserrement occasionnel des entre-nœuds condense les feuilles en fascicules dans la partie inférieure de la tige.

Il n'y a pas de véritable pétiole chez *Sterigmostemum*: feuilles radicales et caulinaires inférieures sont atténuées à la base, certes, plus ou moins longuement, mais sans solution de continuité entre le limbe et un pétiole sensu stricto. La formule "limbe atténué en pétiole à la base" est un compromis adopté par commodité dans la description latine. Le "pétiole", consiste donc en un faisceau de nervures bordé d'une étroite bande décurrente de limbe; sa section présente une forme "en gouttière", probablement dictée par des contraintes mécaniques (ce type de profil accroît la résistance), à moins qu'elle ne réponde à quelque autre aspect fonctionnel insoupçonné.

La *nervation* des feuilles découpées s'apparente, à première vue, au type penné-réticulé, mais sans lui correspondre exactement, car la nervure principale est flanquée de nervures collatérales qui n'en divergent que dans la moitié ou le tiers supérieurs du limbe (fig. 20). Ainsi, dans la partie proximale du limbe, la réticulation naît-elle des nervures collatérales, et non de la nervure principale, comme on l'attendrait d'une nervation de type penné-réticulé stricto sensu. Dans les feuilles à limbe peu découpé, les nervures latérales de premier ordre (en général, une de chaque côté), sont presque parallèles à la nervure médiane, rappelant une nervation de type acrodrome. La réticulation fine, quoique richement anastomosée, n'est que très rarement perceptible.

Les deux faces du limbe comportent, dans toutes les espèces, un indument de poils ramifiés (de type "cervicorne"), mêlé de glandes, le cas échéant. Sur les marges foliaires, on observe, à la base et à l'apex, des trichomes d'un caractère particulier (poils ramifiés à pédicelle allongé, poils fourchus et simples allongés). La *couleur* des feuilles n'est guère utile à la reconnaissance des espèces, surtout en herbier; mais malgré tous les artefacts dus à la dessiccation, ce critère a une certaine valeur dans deux espèces: *S. acanthocarpum*, où domine un vert-jaunâtre particulier, et *S. longistylum*, où transparaissent des nuances bleutées.

### L'ÉPIDERME ET LES STOMATES

Les cellules épidermiques, ordinairement polygonales, peuvent avoir un contour sinusoïde dans certains cas (fig. 21), relevant de l'exception. Les *stomates*, elliptiques sont, le plus souvent, de type *anisocytique* (certains stomates ne rentrent cependant pas dans cette catégorie). Aucun dispositif particulier n'a été relevé dans l'organisation des stomates, qui puisse suggérer une forte adaptation xérophytique.

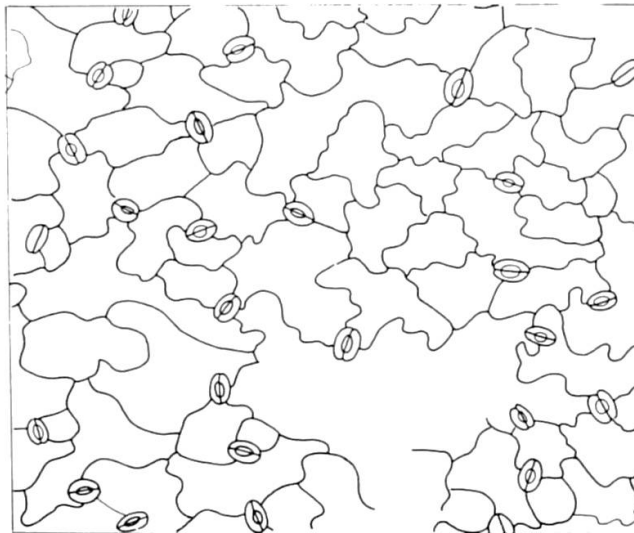


Fig. 21. — Fragment d'épiderme foliaire, face adaxiale (*Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze, *Rechinger 4424* (G)), avec stomates, le plus souvent de type "anisocytique". Echelle: 500 microns.

### Les stipules

Plusieurs genres de la famille des Crucifères, dont *Sterigmostemum*, possèdent des stipules, en général aussi rudimentaires que discrètes. Disposées à la base des feuilles, en position axillaire, parfois aussi en marge, à quelque distance du point d'insertion, ces stipules rudimentaires se présentent comme une minuscule languette conique, constituée de plusieurs cellules, et rappelant les glandes stipitées par sa forme et sa coloration. L'observation de ces petits organes n'est guère aisée, en raison de la pubescence, plus abondante dans les zones d'insertion, et de leur fragilité ou encore d'une disposition défavorable des feuilles sur les exsiccata. Aussi est-il bien difficile d'apprécier la variabilité éventuelle, tant au niveau spécifique qu'à l'intérieur du genre. L'allure des stipules observées chez *Sterigmostemum* (fig. 22), rappelle, en moins allongé, les stipules de *Fibigia clypeata*

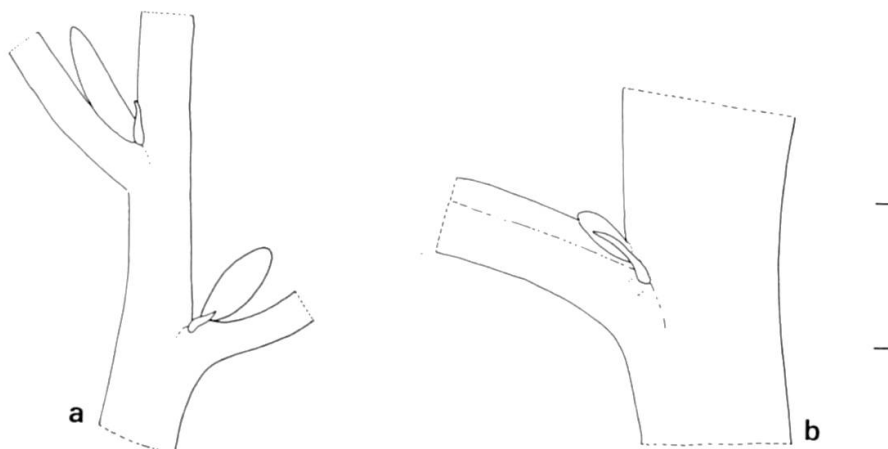


Fig. 22. — *Pseudostipules*. (a) *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (*Sintenis 226* (G)); (b) *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze (*Léonard 5329* (G)). Echelle: 1 mm.



(L.) Medikus, figurées dans WEBERLING (1956: 75, fig. 26 et 78). Au reste, les idées sur la nature réelle de ces organes sont débattues. SCHULZ (1936: 336), ne prend pas position sur leur interprétation ontogénique, sujet plus amplement développé par des auteurs comme NORMAN (1858), ARBER (1931), WEBERLING (op. cit.) ou encore WEBER (1973).

### La tige et les modes de ramification

On retrouve, dans chaque espèce, ou presque (*S. ramosissimum*, excl.), deux types de tige, la forme de la section étant d'ailleurs liée au mode de ramification, avec, bien entendu, un certain nombre de figures intermédiaires:

- une section circulaire va de pair avec une ramification pseudo-sympodiale
- une section anguleuse, et comprimée latéralement est liée au mode monopodial méso- ou acrotonie.

Dans le premier cas, la ramification de l'axe principal intervient très près de la base de la plante sur une courte distance, et il n'est plus possible de discerner un axe dominant. Les rameaux, d'égale importance sans être pour autant de longueur parfaitement identique, sont dressés-ascendants; ils s'inscrivent dans un cône renversé, pointé vers le sol, à la manière d'une toupie. Cette disposition est fréquente dans les espèces annuelles, *S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens*, moins répandue chez *S. incanum*, inexistante chez *S. sulphureum*, *S. caspicum* et *S. ramosissimum*.

Dans le second cas, la décurrence, inégalement accusée, des rameaux ou des pédoncules, est responsable du caractère anguleux de la section de la tige ou des rameaux. Une telle architecture a également été relevée dans le genre *Anchonium* DC., tout comme la présence de stipules rudimentaires, n'est peut-être pas sans rapport avec le processus de condensation ontogénique généralement invoqué dans l'explication du diagramme floral des Crucifères. C'est chez *S. sulphureum* que le caractère anguleux de la tige apparaît le mieux et c'est dans cette même espèce que la dominance apicale est la plus affirmée. L'acrotonie constitue en effet la règle générale, mais de nombreux exemplaires montrent également une division de type mésotone; la basitonie y est exceptionnelle. Le mode monocaule est assez fréquent chez *S. incanum*, et s'observe aussi parfois dans les trois espèces annuelles strictes. Chez *S. caspicum*, le mode monocaule est également prédominant, tandis qu'il fait exception chez *S. ramosissimum*, dont la tige à section circulaire, est richement divariquée.

Quel qu'en soit le type, la tige est herbacée mais peut changer de consistance après la floraison, surtout dans sa partie basale, par la formation d'importantes plages de collenchyme. Sa surface est parcourue de fines côtes longitudinales, sur lesquelles sont insérées les glandes, le cas échéant, et son épiderme comporte de nombreux stomates. L'indument, souvent clairsemé, n'est presque plus visible sur beaucoup d'exemplaires fructifiés. Les glandes sont souvent plus abondantes à la partie supérieure, mais sur les exemplaires peu glanduleux, il faudra les rechercher à la partie inférieure. La couleur de la tige, évidemment liée à l'intensité de la pubescence, ne sort guère des tons vert-grisâtre à vert-jaune. Sur les grands exemplaires de *S. sulphureum*, on se rapproche du jaune paille, tandis que *S. longistylum* se signale par une légère touche de bleu. Dans plusieurs espèces, les tiges d'individus âgés peuvent porter des marbrures pourpres ou vineuses.

La taille et le diamètre de la tige sont très variables à l'intérieur de chaque espèce, indépendamment du stade de développement des individus; c'est cependant chez *S. ramosissimum* et *S. sulphureum* qu'ils sont les plus importantes.

### L'inflorescence

L'inflorescence est un *racème*, dont la taille s'accroît pendant et après la floraison. Aucune espèce ne possède de bractées florales. Le nombre de fleurs par grappe (12 à 30) est sujet à des variations individuelles qui lui enlève toute valeur taxonomique.

### Le pédoncule

Variant d'une espèce à l'autre, la morphologie externe n'est pas différenciée au point d'être en elle-même un bon caractère diagnostique. Il faut excepter *S. longistylum*, reconnaissable à son

pédoncule très court, caractéristique mieux appréciable sur la plante en fruit (silique subsessile). Des tendances morphologiques sont discernables dans les autres cas, représentatives de l'espèce, mais inégalement marquées selon les individus. Par ailleurs assez discrètes à la floraison, les particularités spécifiques du pédoncule n'apparaissent pleinement qu'avec le développement de la silique: il détermine la position du fruit mûr, un critère d'identification non négligeable, contribuant, entre autres, à distinguer certaines formes très voisines de *S. incanum* et *S. sulphureum*. Une étude systématique de l'anatomie du pédoncule, riche d'enseignements taxonomiques dans de nombreux groupes, a dû être écartée.

Strié longitudinalement, comme la tige, de section subcirculaire à la base, presque quadrangulaire et évasé dans le haut, le pédoncule est toujours pubescent, en particulier sous le torus, où les poils sont souvent plus allongés. Dans toutes les espèces (sauf *S. caspicum*, dont les représentants ne sont jamais glanduleux), la présence de glandes sur le pédoncule est assez irrégulière. La base du torus est quadrangulaire, un peu relevée dans les coins. Les plans d'insertion des étamines sont obliques et décalés sur l'axe vertical, le verticille externe (étamines monostémones) étant inférieur, le verticille interne (étamines distémones), supérieur. La consistance et la forme du pédoncule changent après la floraison. La différenciation à la périphérie d'un tissu de soutien de nature ligneuse lui assure la rigidité nécessaire non seulement à supporter le poids du fruit, mais aussi à maintenir celui-ci dans sa position dressée, ascendante ou étalée. La structure secondaire ainsi obtenue s'apparente à un collenchyme sclérifié de type annulaire. Semblables processus surviennent dans la tige et dans le fruit; déjà relevés par DE CANDOLLE (op. cit.), ils ne paraissent pas avoir fait l'objet d'étude détaillée dans les Crucifères, alors que c'est le cas dans d'autres familles, les Ombellifères en particulier (vide DUCHAIGNE, 1953 et 1954). L'épaississement du segment distal est dû à la prolifération d'un parenchyme médullaire dans le cylindre central. Comme indiqué plus haut, la position du pédoncule par rapport à la tige, au moment de la maturité, entre dans la détermination des espèces. Parfois franchement appliqué, ou dressé à ascendant chez *S. incanum*, il est étalé à faiblement ascendant chez *S. sulphureum*, plutôt étalé dans les autres espèces, hormis *S. ramosissimum*, où il est, en général, dressé-ascendant.

### Le calice

Les pièces du calice sont ascendantes à dressées à la floraison (mais le calice n'est pas fermé), caduques après celle-ci. Les sépales latéraux (internes) ne sont pas gibbeux à la base ("basi non saccata"); ils peuvent l'être très légèrement chez *S. longistylum*. L'appréciation de ce caractère sur les exsiccata n'est d'ailleurs pas très aisée. Les sépales antéro-postérieurs, un peu plus étroits que les internes, ont un sommet en forme de capuchon, couvert de poils allongés, qui dépassent l'extrémité scarieuse de l'apex. SCHULZ (1936: 242), attribue à ce toupet de poils, particulièrement visibles sur les boutons floraux, un rôle de protection contre les insectes. Herbacés, de coloration verdâtre (parfois lavés de rose chez *S. purpurascens*), ils sont étroitement à largement ovales au sommet et bordés d'une marge scarieuse glabre, élargie à l'apex et plus développée sur les sépales internes. La face dorsale est recouverte de poils ramifiés, et comporte, à la pointe, des poils allongés, fourchus ou simples, caractéristiques (fig. 7, 8). Dans les espèces glanduleuses (*S. ramosissimum*, excepté), la présence de glandes sur le calice est assez irrégulière. Les nervures principales, parallèles et saillantes, sont reliées par des anastomoses obliques. Le calice ne persiste pas après la floraison (la présence de sépales entourant la base d'une silique bien développée, relevée une seule fois chez *S. ramosissimum*, est sans doute accidentelle). La taille des sépales varie entre 3 et 6 mm de longueur, 1.5 à 2.5 mm de largeur, selon les espèces (pour toutes les pièces florales, on se reportera également aux fig. 33, 40, 43, 48, 55, 58, 62).

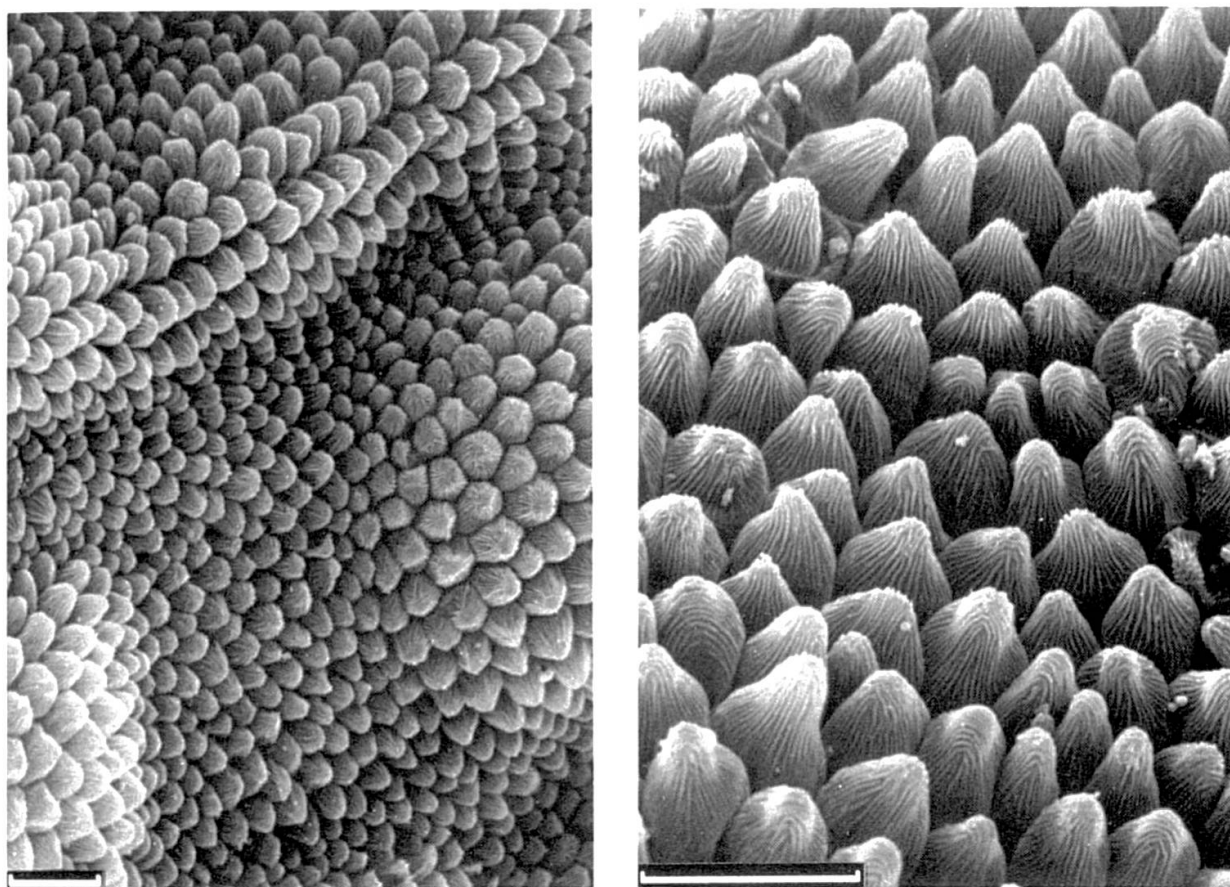


Fig. 23. — Cellules épidermiques des pétales, protubérantes et ridées. (a) *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (Pabot 1580 (G)); (b) *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (Blakelock 153 (G)). Echelle: 30 microns.

### La corolle (figures indiquées ci-dessus)

Les pétales présentent trois types morphologiques:

- limbe large atténué en un onglet  $\pm$  marqué *S. caspicum*; *S. incanum*; *S. sulphureum*
- limbe large + onglet bien marqué  
*S. acanthocarpum*; *S. purpurascens*; *S. ramosissimum*
- limbe étroit + onglet allongé..... *S. longistylum*

Le sommet du limbe est en général largement ovale, rarement à peine échancré. L'épiderme est papilleux, les cellules striées (fig. 23). La nervation n'offre pas de caractère particulier. Les pétales les plus grands ont été relevés chez *S. sulphureum*: ils peuvent atteindre 12.5 mm  $\times$  5 mm, soit, dans certains cas, une longueur double de celle du calice. En général, la corolle n'excède le calice que d'un tiers environ.

### COLORATION DE LA COROLLE

Sauf chez *S. purpurascens*, dont la corolle est rose ou purpurine, le jaune, teinte très répandue parmi les *Hesperideae* et les *Matthioleae*, est la couleur dominante. C'est *S. sulphureum*, dont les pétales peuvent (comme parfois chez *S. incanum*), prendre une coloration brunâtre sur le sec, qui présente les tons les plus chauds et les plus soutenus, *S. acanthocarpum* qui offre le jaune le plus pur, tandis que *S. longistylum* se distingue par un jaune citron, souvent délavé. A part la notation de PALLAS (1773: 741), qui parle de fleurs odorantes et fugaces, à propos de *S. caspicum*, on ne sait rien sur la senteur éventuelle des autres espèces.

24a □  
24b □

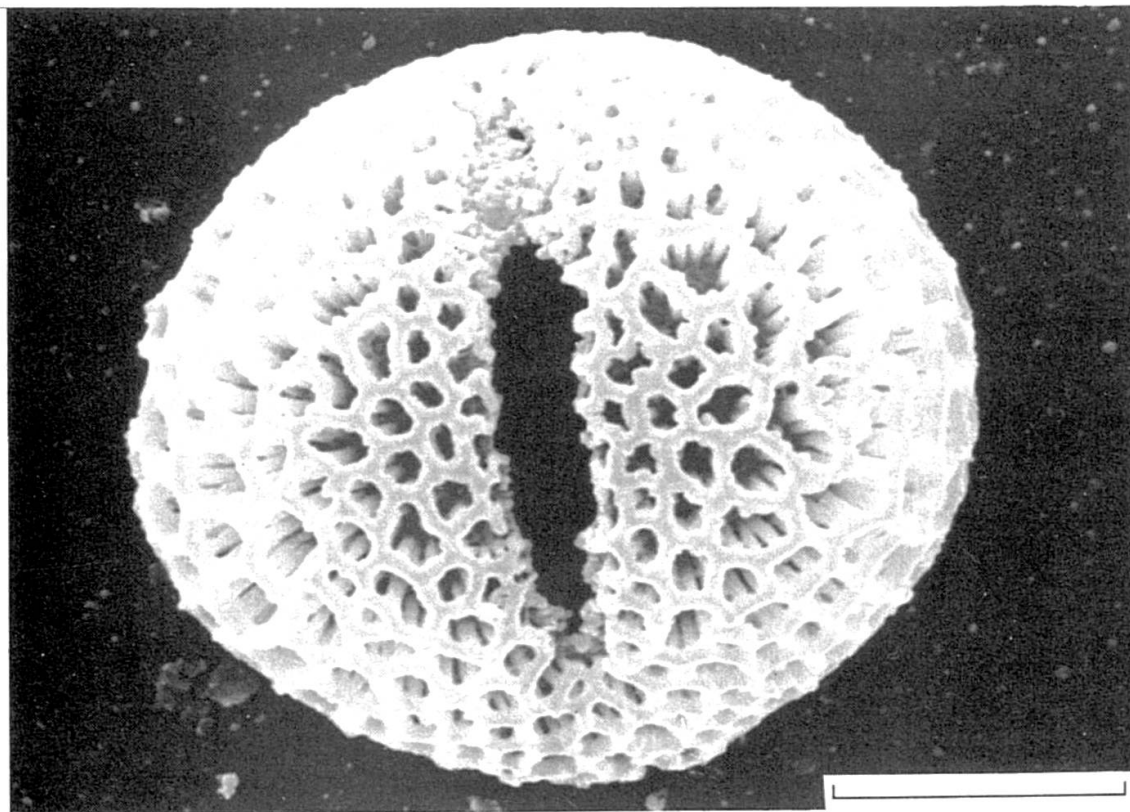
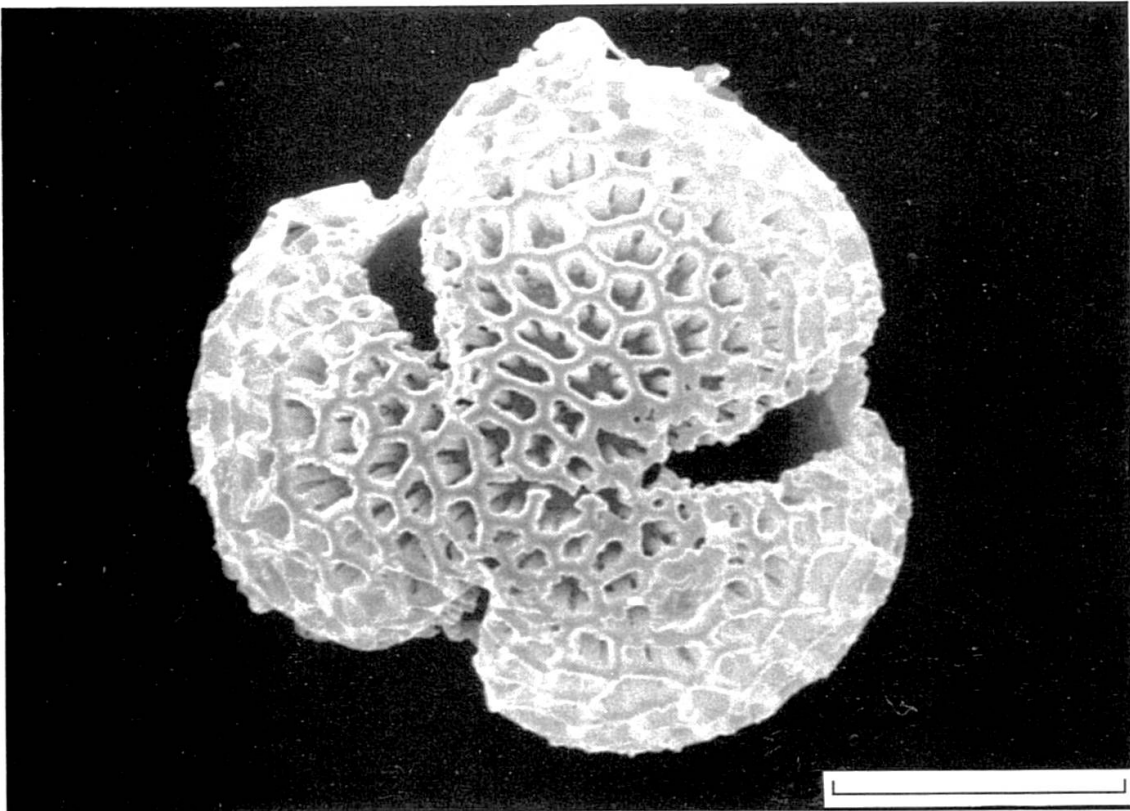
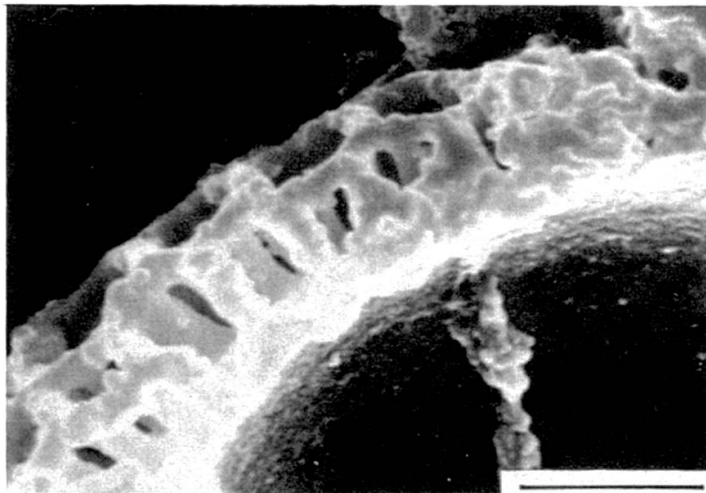
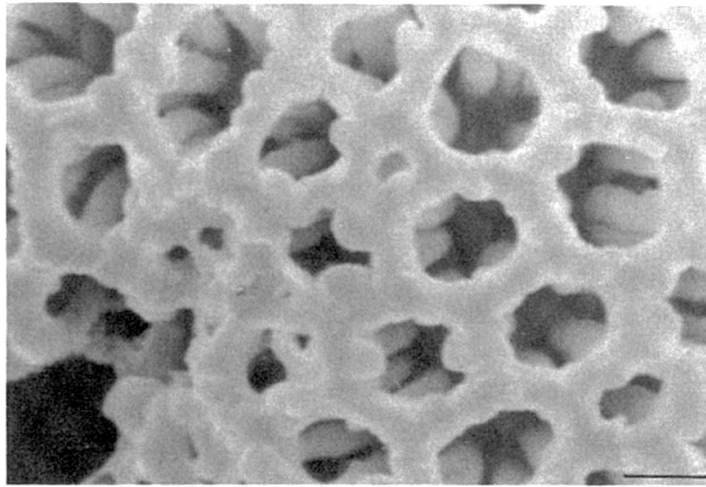


Fig. 24. — Pollen. (a) vue polaire; (b) vue équatoriale (traitement par acétolyse). On remarque les trois colpi, la sexine réticulée et simplibaculée, le diamètre irrégulier des lumina, l'épaisseur constante des muri (*Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (*Sintenis 226* (G))). Echelle: 10 microns.



Fig. 25. — Pollen (traité par acétolyse). Détail du reticulum (*Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (*Sintenis 226* (G))). Echelle: 1 micron.



□ 26a  
□ 26b

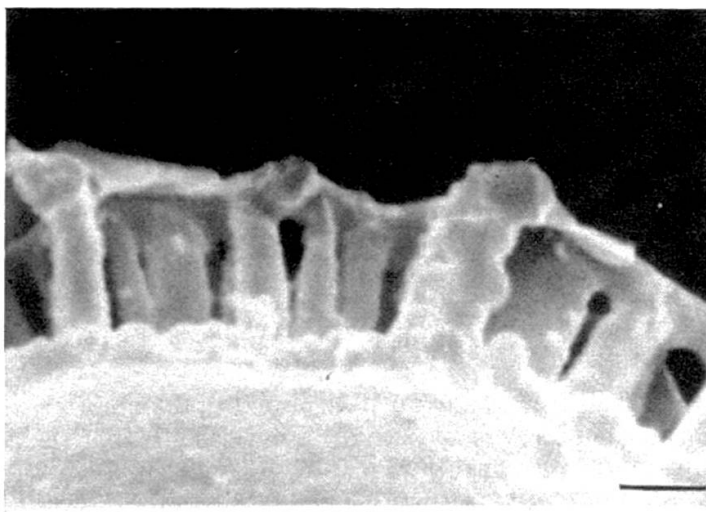


Fig. 26. — Pollen (traité par acétolyse). Structure transversale de l'exine: nexine très peu importante, sexine simplibaculée, baculae (columelles) d'inégale épaisseur. (a) et (b) *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (*Sintenis 226* (G))). Echelle: (a) 3 microns, (b) 1 micron.

### Les étamines

Les étamines longues (antéro-postérieures), sauf dans le cas de *S. ramosissimum*, sont soudées par paire, sur une longueur variable selon les espèces et même, les individus, par leurs filets dilatés. Cette particularité, à retenir au rang des caractères génériques (exception faite de l'espèce susmentionnée), est commune à quelques genres de la tribu des *Hesperideae* (cf. tableau 1), mais n'est pas endémique de cette tribu, comme l'atteste le genre *Vella* L., de la tribu des *Alysseae*. En revanche, chez les *Hesperideae*, les genres possédant ce caractère partagent en plus le fait qu'ils sont tous affines du genre *Sterigmostemum*, à l'exception de *Leptaleum* DC. On y reviendra dans la partie générale.

Étamines longues et courtes — celles-ci à filets non dilatés, en général — ont des anthères introrsées, médi-basifixes, auriculées à la base, obtuses au sommet et légèrement plus allongées sur les étamines courtes. Filets et anthères sont toujours blanchâtres, du moins en herbier.

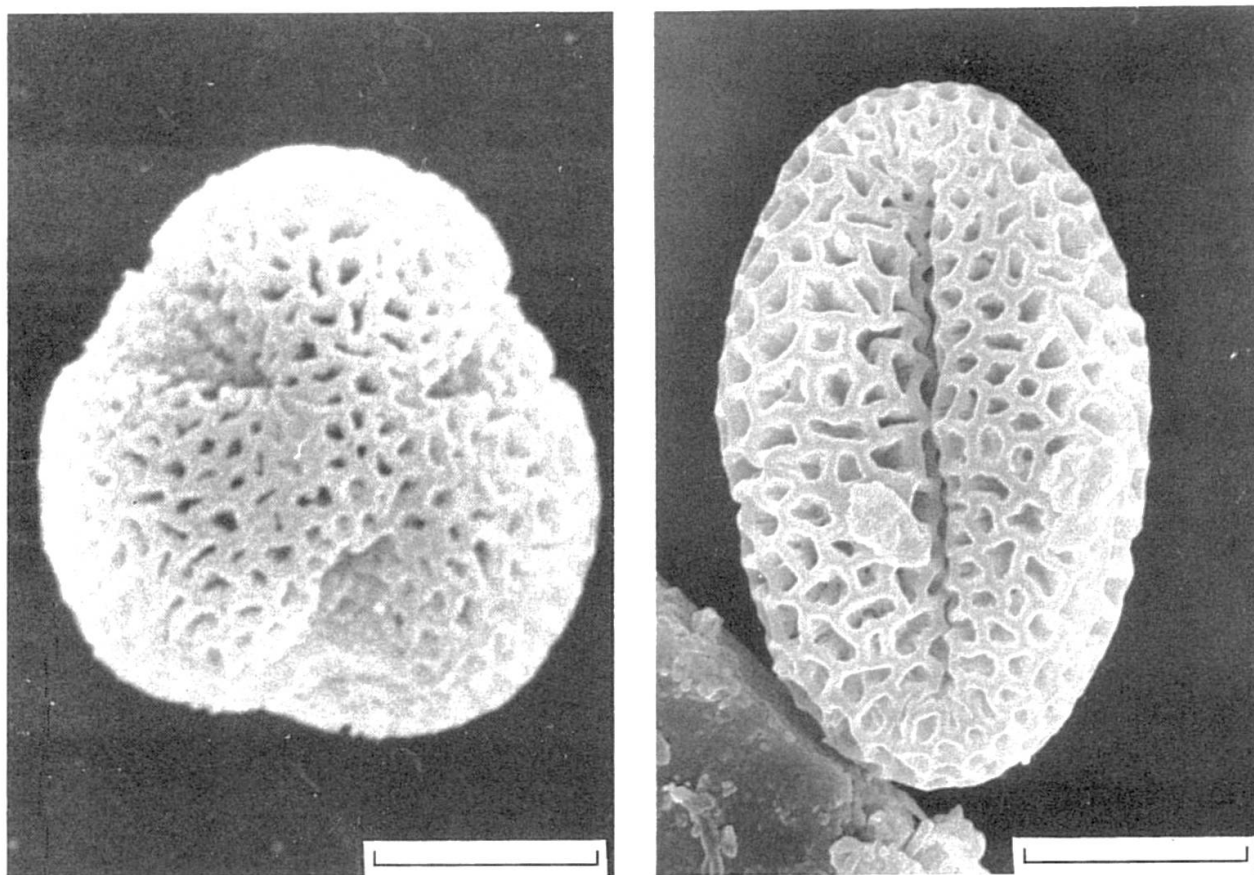


Fig. 27. — Dimorphisme des grains de pollen chez *Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f. (*Franskevič* 412 (G)). (a) grain subsphérique (vue polaire); (b) grain ovoïde (vue équatoriale). Echelle: (a) 30 microns, (b) 10 microns.

### Le pollen (fig. 24-27)

Les grains de pollen sont tricolpés, ovoïdes à sphéroïdes (prolate to subprolate, selon ERDTMAN (1943)). Dans la plupart des espèces, on observe quelques grains sphériques (environ 3-10%) parmi les grains allongés, dimorphisme assez difficile à interpréter (fig. 27). Chez *S. ramosissimum*, la situation est la même, sauf dans un spécimen [*Franskevitch*, 1972, s.n., (G)] où, parmi une majorité de grains parfaitement sphériques, on observe quelques grains ovoïdes. JONSELL (1986: 11 et 12, fig. 5) observe des faits semblables dans le genre *Farsetia*.

L'exine est réticulée, avec des lumina en général un peu plus grands dans la zone du mésocolpium, mais pas de manière systématique. L'épaisseur des muri est assez constante. La sexine est plus épaisse que la nexine, les muri sont simplibaculés.

### Les nectaires

SCHULZ (1936: 573), reprenant sans doute l'observation de HAYEK (1911: 234), fait état de nectaires entourant la base des étamines latérales (courtes), et émettant, du côté interne, des prolongements vers la base des étamines antéropostérieures. Les observations faites dans plusieurs espèces corroborent, semble-t-il, la description donnée par Schulz (fig. 28).

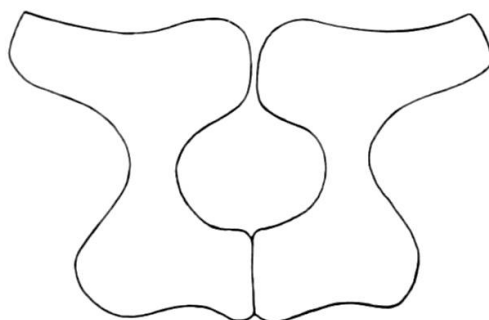


Fig. 28. — Représentation schématique d'un nectaire.

### L'ovaire

A l'anthèse, l'ovaire est cylindrique-oblong, atténué en un bref style conique (*S. caspicum*; *S. incanum*; *S. purpurascens*; *S. sulphureum*), ou surmonté d'un style bien marqué, filiforme (*S. acanthocarpum*; *S. longistylum*; *S. ramosissimum*). Toujours densément pubescent, l'ovaire n'est pourvu de glandes discernables sans examen microscopique, que chez *S. ramosissimum*. Les soies glanduleuses, pourtant si caractéristiques, de la silique de *S. acanthocarpum* peuvent n'apparaître que très tardivement. La forme des stigmates permet de classer les espèces en deux groupes: celles à stigmates bilabiés (*S. caspicum*; *S. incanum*; *S. purpurascens*; *S. sulphureum*), et celles à stigmates bilobés (*S. acanthocarpum*; *S. longistylum*). Dans ces deux dernières espèces, les lobes, filiformes et fortement récurvés, voire circinnés, peuvent excéder 2.5 mm de longueur. Mais la distinction entre les deux types est affaire de forme et proportions plutôt que de dimensions, les lobes de stigmates pouvant atteindre 2.5 mm chez *S. sulphureum*, par exemple. D'ailleurs, si la forme du style et des stigmates est fidèle à un modèle constant au sein d'une espèce, les dimensions peuvent varier quelque peu entre individus, voire dans une inflorescence particulière. Quant aux stigmates de *S. ramosissimum*, leur forme est intermédiaire entre les deux types décrits. Les papilles stigmatiques (fig. 29, 30) sont digitiformes et analogues dans toutes les espèces.

A maturité, les lobes des stigmates ont tendance à se redresser, ou sont même connivents, dans certains cas (chez *S. caspicum*, en particulier).

### La silique

Ce n'est pas dans l'examen de la silique qu'il faut rechercher l'homogénéité du genre *Sterigmostemum* (voir partie générale). Tandis que certaines espèces ont une silique à déhiscence valvaire (*S. acanthocarpum*; *S. caspicum*; *S. longistylum*; *S. purpurascens*), les autres sont pourvues d'un fruit indéhiscent (*S. incanum*; *S. ramosissimum*; *S. sulphureum*). Une déhiscence très tardive peut, notons-le ici, tromper des observateurs même avertis, s'ils ne disposent pas des exsiccata appropriés. Tel est le cas pour *S. caspicum*, dont la silique réputée indéhiscente, s'ouvre, de manière tout-à-fait "classique", mais très tardivement. Seuls quelques rares spécimens récoltés en temps utile (LE), permettent de s'en convaincre, à moins qu'on ait eu le loisir de faire ce constat sur le vif. Ledebour

29a □  
29b □

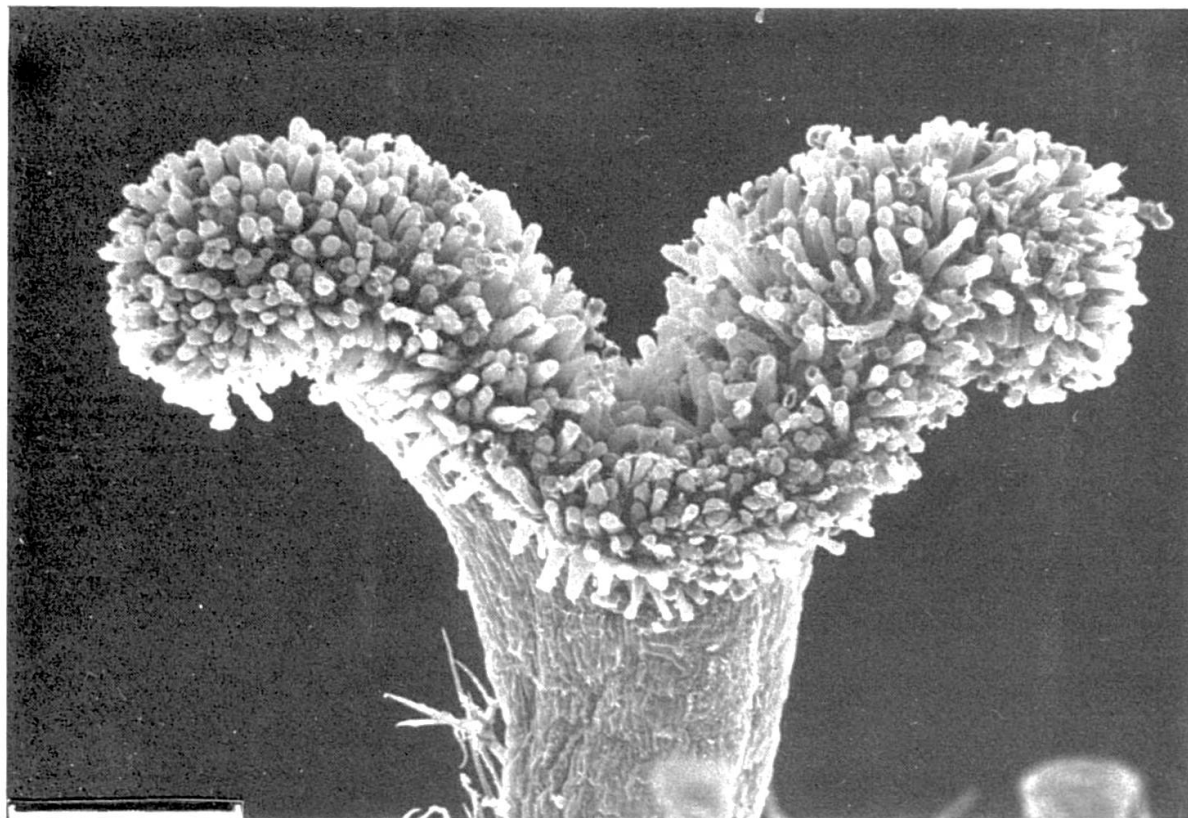
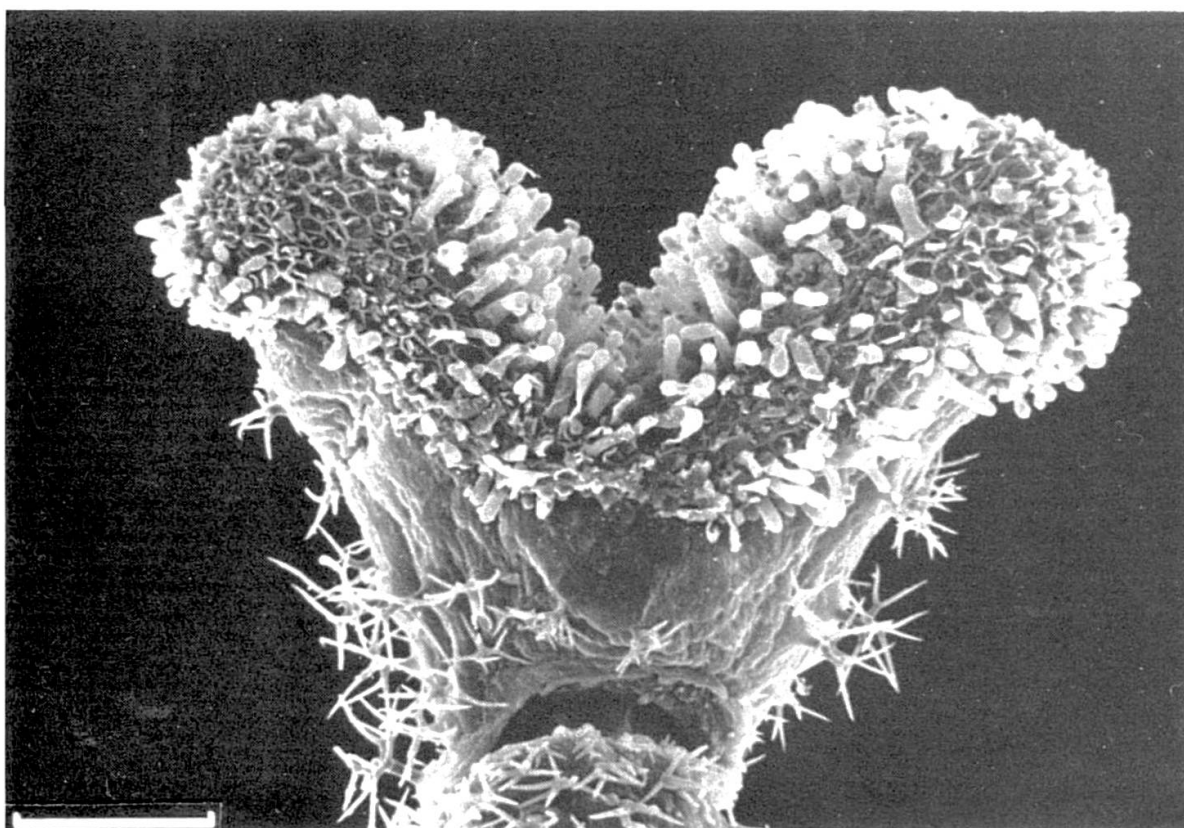


Fig. 29. — Stigmates et papilles stigmatiques: (a) *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze (Rechinger 3140 (G)); (b) *Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f. (Rechinger 5409 (G)). Echelle: 300 microns.



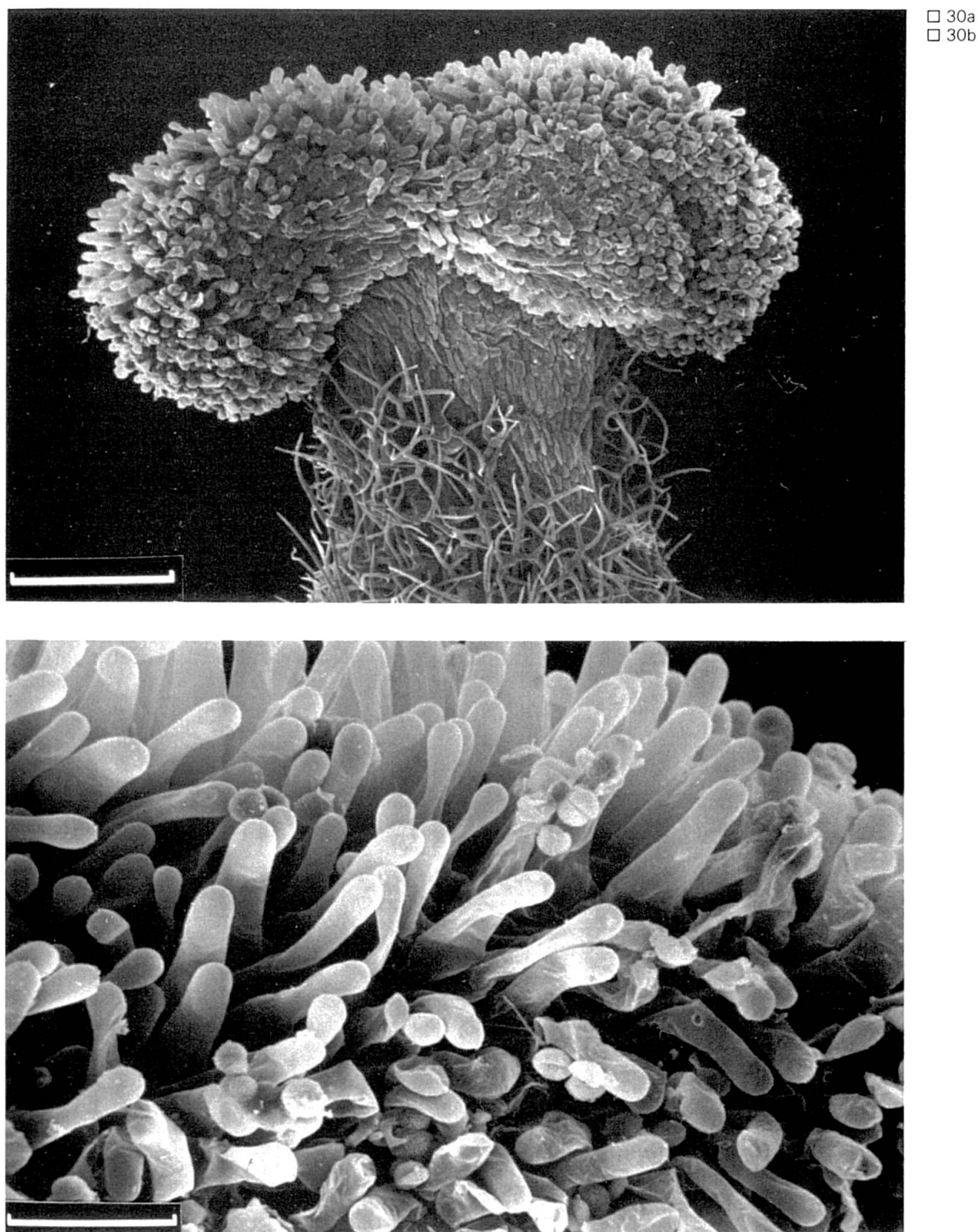


Fig. 30. — Stigmates et papilles stigmatiques: (a) *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. (*Blakelock 153* (G)); (b) *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze (*Rechinger 46386* (G)). Echelle: (a) 300 microns, (b) 30 microns.

avait certainement eu ce privilège, puisque la déhiscence de *S. caspicum* ne lui avait pas échappé (LEDEBOUR, 1831: 210); on peut s'étonner que son observation n'ait pas été reprise par les auteurs ultérieurs.

### LES SILIQUES DÉHISCENTES

Dans les espèces à silique déhiscente, la conformation du fruit est assez semblable: oblongue, cylindrique, de section plus ou moins elliptique, non renflée à la base, arquée, plus rarement contournée, étalée à maturité. Les valves, à nervure médiane peu saillante — la nervation secondaire est imperceptible — sont revêtues de poils ramifiés et, le cas échéant, de glandes. Les marges valvaires sont peu épaissies. Le septum, mince, est parcouru par des cellules prosenchymatiques ordonnées en faisceaux longitudinaux rudimentaires; les cellules septales sont, en général, allongées et disposées transversalement. D'ordinaire apicale, la déhiscence peut être basale, à titre exceptionnel, semble-t-il (ces exceptions sont peut-être à mettre au compte d'artefacts consécutifs au séchage des échantillons). Une lignification des tissus valvaires peut survenir, en cours de maturation, d'importance inégale selon les espèces et les individus; elle est particulièrement marquée sur certains exemplaires de *S. acanthocarpum*.

### LA SILIQUE INDÉHISCENTE OU "PSEUDO-INDÉHISCENTE"

L'organisation de la silique dans les trois espèces où elle est indéhiscente, diffère des descriptions quelque peu simplifiées relatives à ces espèces ou au genre considéré comme tel (on cite classiquement la non déhiscence de la silique au premier rang des caractères génériques de *Sterigmostemum*). De cette image traditionnelle, il ressort que la silique, étroitement contractée entre les loges, se rompt transversalement en articles monospermes. Or, s'il y a bien rupture transversale, elle survient de manière irrégulière et les segments les plus réduits ainsi formés comportent deux loges monospermes, disposées habituellement face à face. Il peut advenir que, l'un des deux ovules avortant, le développement de celui qui subsiste et l'épaississement de l'endocarpe qui l'enveloppe soient tels, qu'ils laissent accroire l'existence d'une loge unique. Ce cas de figure peut, en effet, se présenter chez *S. sulphureum* et *S. incanum*.

De constitution analogue et de formes assez voisines, les siliques de *S. incanum* et *S. sulphureum* se singularisent par leur section subtétraogonale, dont les quatre angles sont déterminés par les marges valvaires saillantes et épaissies, repoussées latéralement par un épais parenchyme.

Chez *S. sulphureum*, la silique est oblongue, ordinairement rectiligne ou peu arquée, non renflée à la base, faiblement toruleuse, atténuée en un style conique à lobes stigmatiques divergents, dépourvue de glandes, couverte de poils ramifiés généralement appliqués. Le plus souvent étalée à maturité, dans l'axe du pédoncule, elle atteint 50 mm de longueur, 3.5 mm de diamètre. Les marges valvaires sont habituellement blanchâtres ou jaunâtres. *S. incanum* possède une silique plus courte, renflée à la base, plus toruleuse, terminée par un court style conique à lobes peu réfléchis, comme dans l'espèce précédente. Dissymétrique à la base, elle décrit un angle aigu par rapport à l'axe du pédoncule. Rarement linéaire, pour le moins arquée, elle est souvent contournée (l'accentuation de cette particularité chez certains individus, avait incité BOISSIER (1842: 387) à décrire une espèce nommée *S. contortuplicatum*, assimilée à *S. incanum* dans la présente étude (voir cette espèce)). Les descriptions classiques prêtent à la silique de *S. incanum* un caractère "hispide-glanduleux"; en réalité, seule une faible proportion des exemplaires étudiés, en particulier, ceux natifs de Transcaucasie et d'Anatolie, possèdent des siliques répondant à ce critère (voir sous *S. incanum*). Les graines, unisériées, sont renfermées dans des loges monospermes, délimitées par un étranglement de la valve, plus prononcé chez *S. incanum* (d'où son appellation originelle, *Cheiranthus torulosus* M. Bieb). L'endocarpe, formant la paroi des loges, est constitué d'un sclérenchyme très résistant, brun-orangé, à cellules allongées, disposées perpendiculairement à l'axe de la silique. Un volumineux parenchyme médullaire dans lequel les loges sont littéralement noyées, rend indiscernables les structures septales. Par ailleurs, le parenchyme est presque exclusif dans les zones de constriction, de ce fait, plus fragiles que les zones contenant les loges. La rupture transversale de la silique, peut donc intervenir sans autre artifice qu'une discontinuité dans la résistance de ces constituants; mais il est fort probable qu'elle soit favorisée par des processus de type hydrochastique. Cependant,

certaines spécimens de *S. incanum* présentent une silique dont la morphologie laisse supposer une possibilité de déhiscence valvaire, sans toutefois que celle-ci ait pu être observée sur des exsiccata.

La silique de *S. ramosissimum* est *moniliforme*: les étranglements entre loges, encore plus accusés que chez *S. incanum*, la divisent en trois ou quatre articles successifs (silique lomentacée). Le premier article (proximal), est en général fortement dissymétrique: sa face abaxiale est presque plane, alors que la face adaxiale est fortement bombée, conformation que l'on retrouve, moins prononcée, dans les autres articles. L'épaississement des marges valvaires, beaucoup plus marqué à la face dorsale, ajoute à la dissymétrie du fruit; par ailleurs, les marges valvaires, en général jaunâtres et, parfois, échinulées, sont moins importantes dans les zones de constriction, constituées presque uniquement de parenchyme médullaire: la conjonction de ces traits structuraux prédispose donc ces zones fragiles à une rupture transversale. En plus de sa forme particulière, la silique de *S. ramosissimum* se reconnaît facilement, car hérissée de glandes stipitées, plus grandes que dans les autres espèces, sans toutefois atteindre la taille des soies glanduleuses de *S. acanthocarpum*.

### La graine

Oblongue et légèrement comprimée latéralement, la graine est fixée au placenta par un funicule libre et court (*S. caspicum*; *S. incanum*, *S. ramosissimum*, *S. sulphureum*), allongé (*S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens*), ou filiforme (*S. purpurascens*). L'embryon est notorrhize (radicule dorsale), les cotylédons incombants. La testa (fig. 31), généralement brune, est scalariforme (selon la terminologie de MURLEY (1951)) et d'apparence fort comparable dans toutes les espèces. Le nombre de graines par silique varie beaucoup dans le genre: il va jusqu'à 40 chez *S. ramosissimum*, espèce annuelle des régions semi-désertiques du Baloutchistan, c'est-à-dire près de huit fois le nombre usuel chez *S. ramosissimum*, espèce dans laquelle le petit nombre de graines par silique est cependant compensé par la richesse de l'infrutescence.

### Biologie florale

La dissection de boutons floraux à un stade avancé, a permis de constater dans chaque espèce, et à plusieurs reprises, que les anthères étaient déjà ouvertes, et que les grains de pollen étaient largement répandus sur l'ovaire, stigmates compris, ce qui peut surprendre, car les stigmates sont, à ce stade, situés plus haut que les étamines (ce qui impliquerait un allongement de l'ovaire après la déhiscence des anthères). Est-ce un artefact provoqué par la réhydratation de l'échantillon? L'autogamie n'est pas rare chez les Crucifères, et plusieurs auteurs ont montré qu'elle pouvait être prééminente dans certains cas: RILEY (1956) estime à 95% le taux de d'autofécondation chez *Thlaspi alpestre* L., avec un degré élevé de fertilité. TITZ (1971) affirme que l'autogamie est prédominante dans les espèces annuelles du genre *Arabis*, dans le domaine alpin. Même si elle est fort possible, voire fortement probable, rien n'autorise à conclure à l'existence de l'autogamie dans le cas de *Sterigmostemum*. En revanche, la position des stigmates observés dans les conditions évoquée plus haut, est conforme aux conclusions de AL SHEBAZ (1978: 331) qui, étudiant des spécimens récoltés en Irak, a mis en évidence la *protogynie* chez *S. sulphureum*, entre autres espèces étudiées. Sans remonter aux classiques observations de KNUTH (1898), on rappellera que SCHULZ (1936: 247) mentionne déjà l'existence de la protogynie chez les Crucifères. Moteur d'une fécondation croisée obligatoire, la protogynie contribue, selon ROLLINS (1971: 3), à la perpétuation d'une population dont le patrimoine génétique est réduit ou dans le cas où les autres mécanismes responsables de l'allogamie seraient absents ou inopérants. Au demeurant, si l'allogamie est fort possible également dans toutes les espèces chez *Sterigmostemum*, rien ne permet d'en définir les modalités avec certitude. L'insertion médi-basifixe des anthères semble favorable à une dissémination des pollens par le vent, alors que la présence de nectaires, même discrets laisse présumer une entomophilie potentielle. A part la remarque de Pallas sur les fleurs odorantes de *S. caspicum* (voir cette espèce), on ne possède aucune indication sur la fragrance des fleurs dans le genre *Sterigmostemum*. Rappelons, pour le regretter ici, que le présent travail n'a porté que sur des échantillons d'herbier.



31a □  
31b □

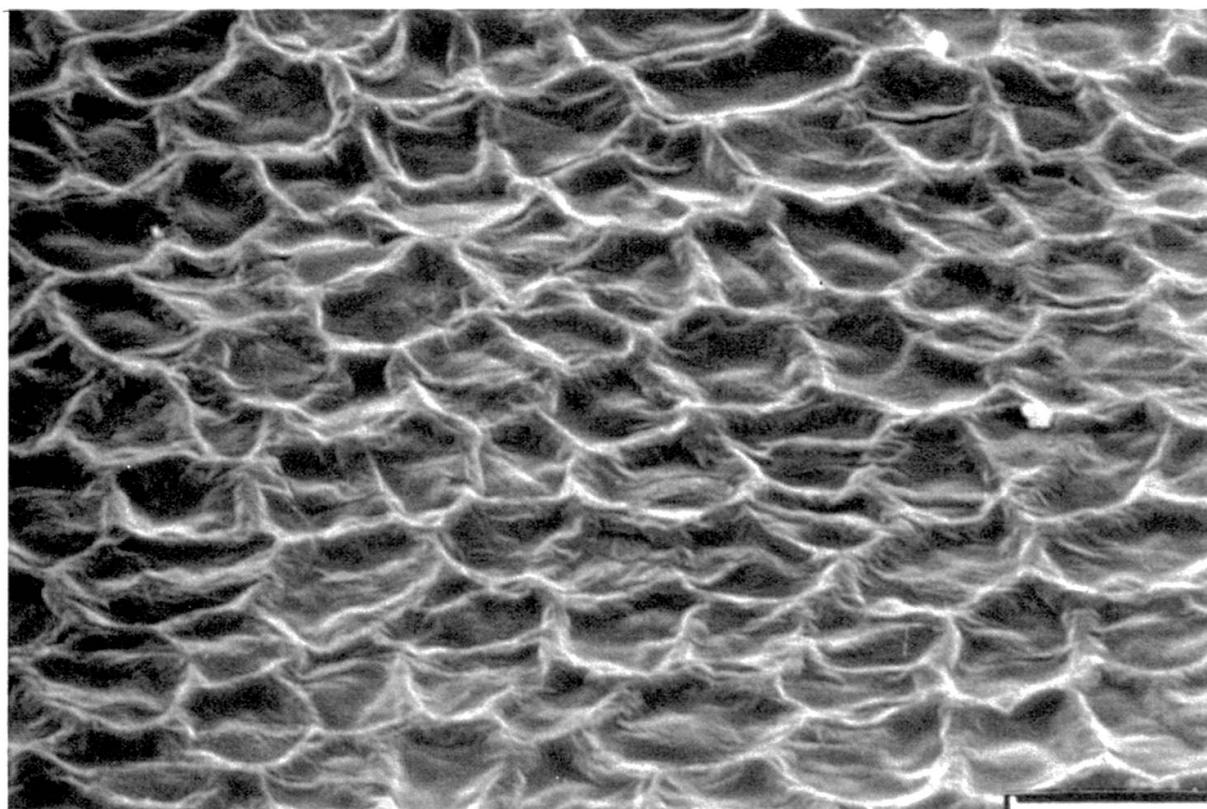
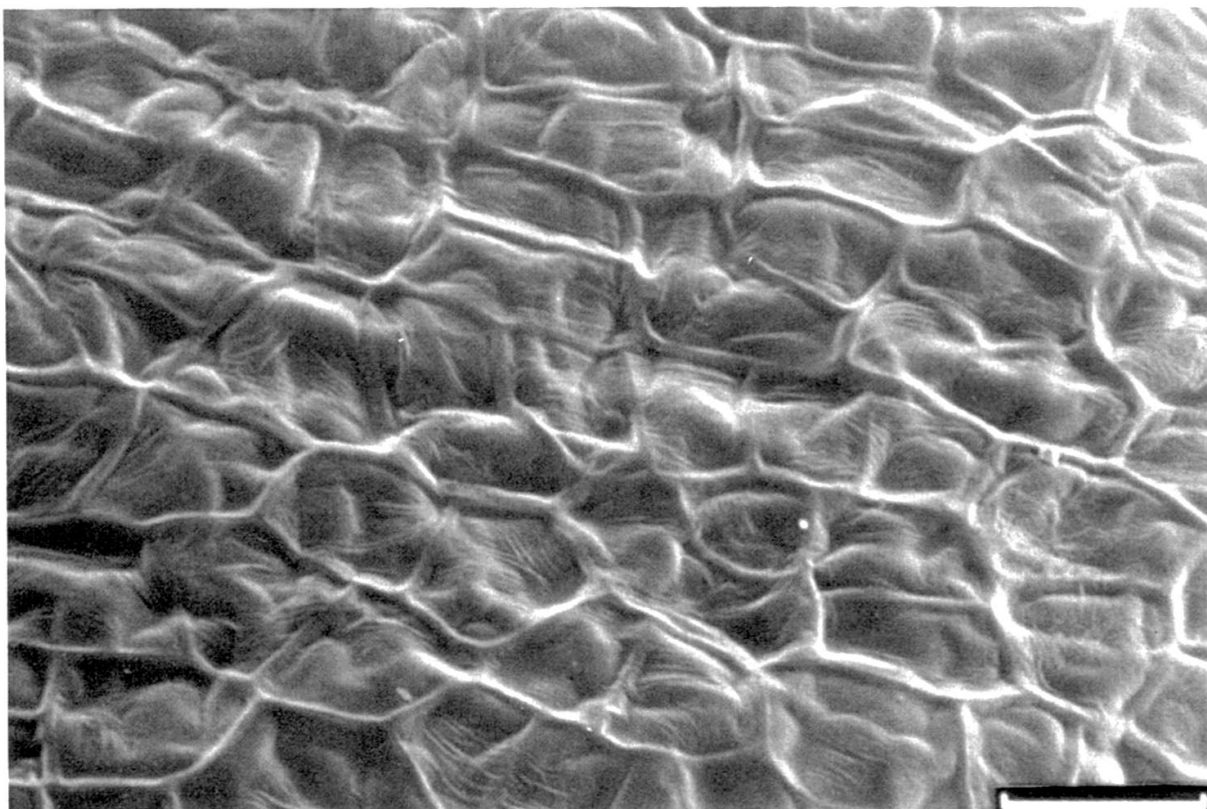


Fig. 31. — Graine: conformation scalariforme de surface tégumentaire. (a) *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (*Pabot* 8287 (G)); (b) *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze (*Rechinger* 28080 (G)). Echelle: 30 microns.



### Données cytologiques

Des dénombrements chromosomiques ont été effectués, par divers auteurs, dans quatre espèces: *S. acanthocarpum*, *S. incanum*, *S. ramosissimum* et *S. sulphureum* (voir ces espèces). Tous les résultats concordent:  $2n = 14$ , ou  $n = 7$ , ce qui correspond à un nombre de base ( $x = 7$ ) fréquent dans la tribu des *Hesperideae*.

### Conditions de vie et habitat

Genre lié à des climats de type continental. Régions steppiques à semi-désertiques. Hauts plateaux, plaines, dépressions, zones de piedmont, vallées internes. Rarement orophyte, en moyenne montagne (*S. ramosissimum*). Peut pénétrer à l'intérieur de grands massifs montagneux (*S. incanum*, dans le Zagros). Substrats variés, de préférence rocaillieux, en pente et ensoleillés. Tendance halophile marquée chez *S. caspicum*, moins manifeste chez *S. incanum* et *S. acanthocarpum*, occasionnelle dans les autres espèces; tendance rudérale chez *S. incanum* et un peu moins chez *S. sulphureum*. Une espèce ségétale préférentielle (*S. sulphureum*).

Des confins de l'Asie centrale aux marges du monde méditerranéen, les régions steppiques arides et subdésertiques sont le domaine de prédilection du genre *Sterigmostemum*. Une espèce, *S. purpurascens*, pénètre profondément dans le Dasht-e-Lut (désert du Lut), tandis qu'au pôle opposé, *S. sulphureum* est manifestement lié aux cultures céréalières de la zone du "Croissant fertile". Sans être orophile, le genre *Sterigmostemum* montre une certaine dépendance vis-à-vis des reliefs: Elbourz, Zagros, Taurus et Caucase sont les massifs majeurs autour desquels est agencée la distribution des espèces. A cet égard, le cas de *S. incanum* est le plus frappant: espèce de piedmont typique dans la majeure partie de son aire, elle ne s'écarte guère des zones montagneuses, sauf en Anatolie où on la retrouve en bordure des grands lacs salés (Van, Tüz Gölü), et dans les plaines steppiques de l'Azerbaïdjan. Plante des steppes arides par excellence, *S. caspicum* fait montre d'une ambivalence stationnelle, perceptible également, mais de manière moins prononcée, chez certains de ses congénères: affectionnant les pentes (collines, ravins, escarpements), bien exposées, de préférence, la plante se complaît aussi dans les dépressions et les vastes étendues absolument planes, le plus souvent sur des sols salins (solonetz, solontchaks). Il en va de même pour *S. acanthocarpum*, *S. incanum*, à un moindre degré et, dans certains cas, pour *S. longistylum*. Dans la partie orientale de son aire, adossée aux contreforts de l'Altaï et des Monts Tarbagataï, *S. caspicum* se comporte également comme une plante de piedmont (vide STEPANOVA, 1962). *S. purpurascens* semble échapper à cette logique, tandis que *S. ramosissimum* se singularise par son caractère plus orophile, sans que ses localités ne dépassent de beaucoup les stations les plus élevées enregistrées pour *S. incanum* (ca. 2600 m), qui est l'espèce faisant preuve de la plus grande amplitude altitudinale. Il faut cependant tenir compte, en considérant ces altitudes maximales, du niveau de base du Plateau iranien (environ 1000 m). Dès lors, *Sterigmostemum* apparaît comme un genre essentiellement plinitaire, état qui le distingue des ses proches voisins, *Anchonium* DC. et *Zerdana* Boiss., dont les représentants sont des plantes de haute montagne.

### Distribution et aire (fig. 32, 69)

**EUROPE.** Kazakhstan occidental, entre le fleuve Oural et la Volga, de la Caspienne à la hauteur de Volgograd. Sud de la région d'Orenbourg (vallée de l'Oural, d'Orenbourg à Orsk), sud de la région de Saratov, sud de la Bashkirie (piedmont de l'Oural).

**ASIE.** Partie steppique du Kazakhstan, de l'Altaï à la Volga et à la Caspienne; Turkménie (Kopet-Dagh); Ciscaucasie, Transcaucasie; Kurdistan, Anatolie orientale (y compris plaine mésopotamienne) et centrale, Haut plateau iranien, Iran central, Baloutchistan iranien et pakistanais. Syrie steppique (N. et W.), Irak septentrional et central, Liban. Une seule récolte au Yémen du Nord (adventice?).

*Remarque:* limite Europe — Asie selon TUTIN & al. (1964, map. 3).

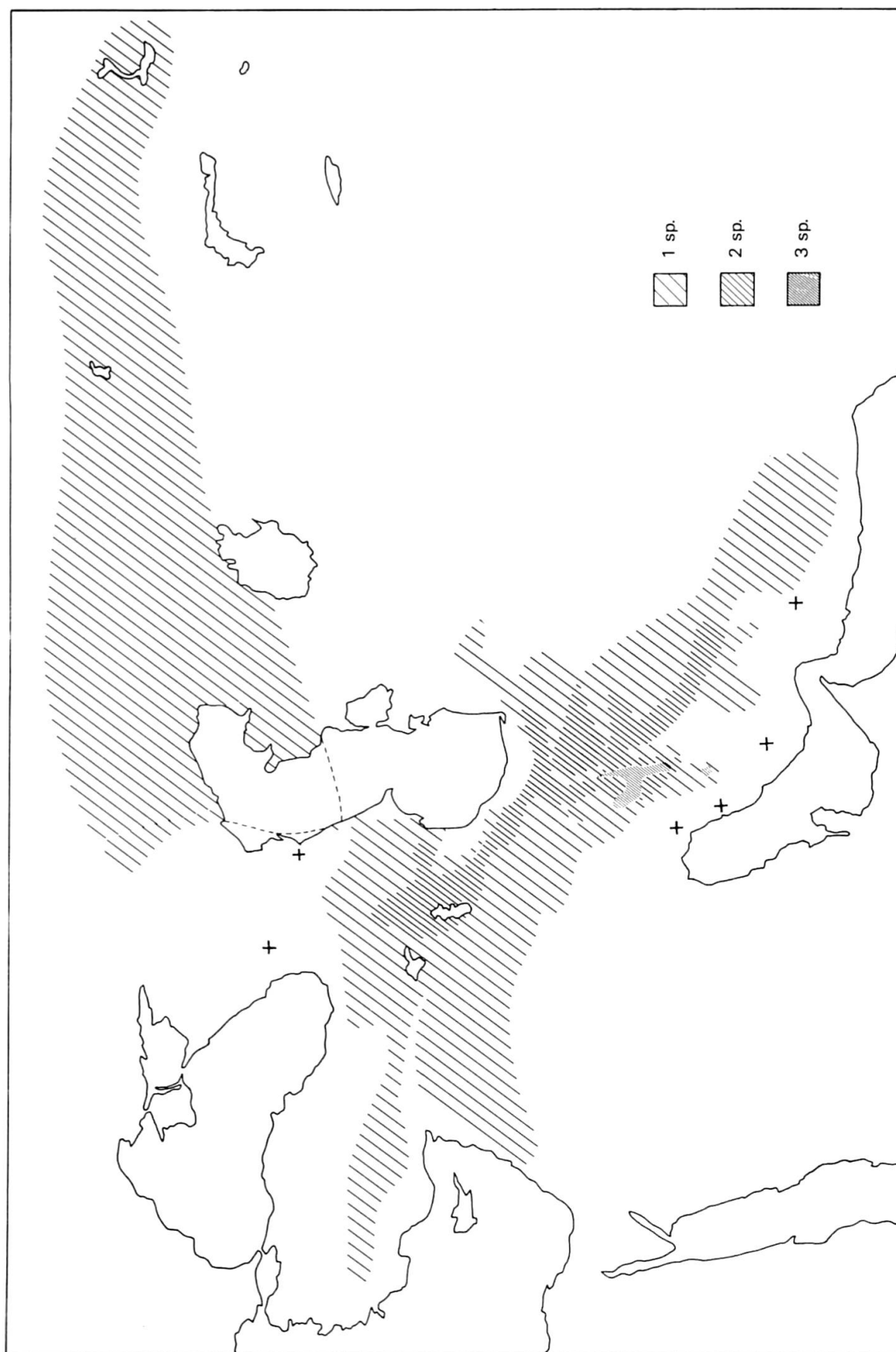


Fig. 32. — Aire de répartition du genre *Sterigmostemum* M. Bieb. Au nord, à l'ouest et au sud, l'aire suit assez fidèlement la limite de la région irano-touranienne.

On trouvera ci-dessous l'aspect géo-politique de la répartition du genre. Divisions administratives (et aussi leur orthographe, pour l'URSS) selon les sources suivantes:

- URSS, Syrie, Turquie, Liban: Official Standard Names Gazetteers,
- Irak: "Flora of Iraq", vol. 1.
- Iran, Pakistan: "Times Atlas of the World", Ed. 2. 1968.

On se reportera aux monographies des espèces pour le détail de leurs distributions respectives. Les codes utilisés sont les suivants: 1: *S. caspicum*, 2: *S. incanum*, 3: *S. sulphureum*, 4: *S. acanthocarpum*, 5: *S. longistylum*, 6: *S. purpurascens*, 7: *S. ramosissimum*; r°: l'espèce en question n'est représentée que par une ou deux localités dans la division administrative en question.

**URSS.** Fédération des Républiques Socialistes Soviétiques de Russie: Agdygeyskaja AO (2 r°), Karačajevo-Čerkesskaja AO (2 r°), Kabardino-Balkarskaja ASSR (3 r°), Severo-Osetinskaja ASSR (2 r°), Dagestanskaja ASSR (1 r°, 2), Volgogradskaja ASSR (1), Astrakhanskaja ASSR (1), Saratovskaja ASSR (1 r°), Baškirkiskaja ASSR (1 r°), Orenburgskaja ASSR (1), Altaiskiy Kray (1). Autres Républiques: Transcaucasie: Grusinskaja SSR (2), Armjanskaja SSR (2,4), Nahičevanskaja ASSR (2, 4), Azerbaidjanskaja SSR (2, 1 r° [?]); Kazakhstan: Kazakh SSR (1): Ural'skaja Oblast, Gur'jevskaja Oblast, Mangiškakskaja Oblast, Aktjubijskaja Oblast, Kustanayskaja Oblast, Tselinogradskaja Oblast, Kzyl-Ordinskaja Oblast, Pavlodarskaja Oblast, Karagandinskaja Oblast, Vostočno-Kazahskaja Oblast. Džezkazganskaja Oblast [?]. Turkménistan: Turkmenskaja SSR (7): Krasnovodskaja Obl., Ašhabadskaja Obl.; [4, loc. dub.].

**IRAN.** Azerbaidjan occ. (2, 4), Azerbaidjan or. (2, 4), Gilàn (2, 4), Mazandaran (2, 7), Kordestan (2), Kermanshah (2), Hamadan (2), Tehran (2, 4, 5, 6), Semnan (2, 4, 7), Lorestan (2), Bakhtiari (4), Fars (2, 3 r°, 5), Esfahan (2, 3, 5, 6), Kerman (2, 5, 6), Korasan (6, 7), Banader-va Jazayer-e Khalij-e Fars (3 r°), Oman (6), Baluchestan (6).

**PAKISTAN** (6). Baluchistan: Makran.

**LIBAN** (3, r°).

**SYRIE** (3). Provinces de Halab, Ar Raqqah, Idlib, Dimashq, Dayr az Zawr, Hamah, Al Hasakah.

**IRAK** (3). MAM, MJS, FUJ, DLJ, FNI, FAR, MSU.

**TURQUIE.** Provinces de Denizli (2), Isparta (2), Ankara (2), Konya (2), Malatya (2), Kayseri (2), Erzincan (2), Erzurum (2), Kars (2), Nigde (2), Elazig/Diyarbakir (2), Agri (2), Van (2), Gaziantep (3), Mardin (3), Urfa (3).

**YEMEN** du Nord (3 r° [adventice?]).

La représentation du genre dans les différentes flores nationales s'établit donc comme suit:

**URSS.** *S. acanthocarpum*, *S. caspicum*, *S. incanum*, *S. ramosissimum*.

**IRAN.** *S. acanthocarpum*, *S. incanum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens*, *S. ramosissimum*, *S. sulphureum*.

**PAKISTAN.** *S. purpurascens*.

**TURQUIE.** *S. incanum*, *S. sulphureum*.

**SYRIE.** *S. sulphureum*.

**LIBAN.** *S. sulphureum*.

**IRAK.** *S. sulphureum*.

**N.B.:** La Chine, la Mongolie et l'Afghanistan sont à exclure de la distribution du genre, telle qu'elle est encore donnée par de nombreuses flores et dictionnaires. La mention des deux premiers pays est issue de l'existence d'un *S. sulphureum* auct., nom s'appliquant en fait

à des espèces du genre *Oreoloma* Botsch. La présence de *S. purpurascens* en Afghanistan, si probable soit-elle, n'a jamais pu être avérée (voir sous cette espèce). La Chine pourrait bien être concernée par la distribution du genre *Sterigmostemum*, mais cela par le biais de *S. caspicum*, dont certaines stations en territoire soviétique ne pas très éloignées de la frontière chinoise (Dzhungarie) (voir sous cette espèce).

#### AIRE

Distribution de type "irano-touranien" (sensu EIG, 1931; MEUSEL & al., 1965), avec centre de diversification arméno-kurde (fig. 32 — voir également à propos du qualificatif "irano-touranien", les remarques sur la chorologie de *S. caspicum*).

#### LES CARACTÉRISTIQUES DE L'AIRE DU GENRE STERIGMOSTEMUM

Les particularités chorologiques de chaque espèce ont été traitées dans les monographies respectives. Nous n'y reviendrons donc pas de manière exhaustive ici. En revanche, il n'est pas inutile de rappeler comment chaque espèce contribue à sa manière à l'appellation irano-touranienne de la distribution du genre. Certaines définitions chorologiques proposées par HEDGE & WENDELBO (1978) ont été retenues dans ce travail, même si elles avaient été appliquées à l'origine à des espèces de montagne. Ainsi en est-il de la distribution de *S. incanum*, que nous avons assimilée au type "arméno-kurde", avec irradiation en Anatolie centrale et en Ciscaucasie occidentale. Ayant insisté sur la relation existant entre la distribution de cette espèce et les reliefs montagneux, c'est donc sans trahir son sens originel, que nous avons appliqué l'épithète arméno-kurde à une partie de l'aire de *S. incanum*.

La qualification chorologique des différentes espèces s'établit donc comme suit:

- *S. caspicum*: él. songaro-aralo-caspien et même partiellement sud-sibérien et sud-altaïque (sensu MEUSEL & al., 1965) ou rattaché à la "severoturananskaja provincja" (LAVRENKO, 1965), p.m.p.
- *S. incanum*: arméno-kurde, avec irradiation centre-anatolienne et Ciscaucasienne.
- *S. sulphureum*: nord-syrien-kurdo-sw-iranien (sensu MEUSEL & al., 1965).
- *S. acanthocarpum*: arméno-kurde s.l., ou araxo-nw-iranien (sensu MEUSEL & al., 1965), avec irradiation centre-iranienne. L'appellation "azerbaidjano-centre-w-iranien" serait plus précise.
- *S. longistylum*: centre-iranien.
- *S. purpurascens*: centre-est-iranien-beloutche.
- *S. ramosissimum*: turkmène (MEUSEL & al., 1965), ou rattaché au "Khorasan pattern" (HEDGE & WENDELBO, 1978) = "turkmeno-iranskaja gornaja provincja" (LAVRENKO, 1965) p.p.

La qualification des aires de distribution spécifiques ne pose pas trop de problèmes, car la documentation existante permet d'établir des comparaisons entre espèces de genres différents. En revanche, il est plus difficile d'établir des comparaisons au niveau générique ou de discuter de la chorologie relative des espèces de *Sterigmostemum*. On ne dispose, en effet que de peu de cartes montrant la répartition d'un ensemble d'espèces appartenant à un même genre ou au moins à une section d'un genre. Encore faut-il, par ailleurs, que l'écologie de ces taxa soit comparable. RECHINGER (in litt.) fait remarquer que la distribution générale de *Sterigmostemum* (abstraction faite de *S. caspicum*) a certains traits communs avec la distribution des espèces de la section *Gymnophlomis* du genre *Phlomis* L. (*Labiatae*) (cf. RECHINGER, 1962: 60-61). Cette section possède effectivement un centre de diversification arméno-kurde, mais à la différence de *Sterigmostemum*, atteint, en Anatolie, la Mer Noire d'une part, la Méditerranée et la Mer Egée d'autre part, et épousant les contours du "Croissant fertile", elle descend au sud jusqu'aux montagnes de la Jordanie méridio-



nale. Absente des régions basses de l'Iran, les espèces de la section *Gymnophlomis* sont en outre plus manifestement liées aux reliefs que l'ensemble des espèces du genre *Sterigmostemum*. Néanmoins la comparaison est du plus haut intérêt.

Si l'on se réfère à la délimitation de la région "Orientalo-touranienne" (i.e.: "irano-touranienne"), proposée par MEUSEL & al. (1965: 256-257), on constatera que très peu nombreuses sont les provinces de cette région non touchées par la distribution du genre *Sterigmostemum*; ce sont les provinces montagneuses de la sous-région centre-est-touranienne: afghane, du Pamir occidental, du Tien-Shan (W, SW, N), ainsi que la province sud-touranienne de la sous-région touranienne. Il a été montré, par ailleurs, comment la limite septentrionale de la distribution de *S. caspicum*, seul représentant "touranien" du genre, était aussi celle de la région "irano-touranienne", face à la région pontique-sud-sibérienne, et d'autre part, comment les aires de plusieurs autres espèces suivent assez fidèlement les contours de la région irano-touranienne en plusieurs points: *S. incanum*, à l'ouest, *S. sulphureum* au sud-ouest, *S. longistylum* et *S. purpurascens*, au sud, *S. purpurascens*, au sud-est. Tous ces éléments permettent de conclure à une remarquable homogénéité chorologique du genre: en dépit de la grande diversité des provinces dont elles ressortissent, toutes les espèces appartiennent à une seule et même grande région floristique et, qui plus est, sa distribution fait de *Sterigmostemum* un représentant exemplaire de la région "irano-touranienne". Ceci dit, il paraît nécessaire de réviser la définition de la province touranienne au sens strict. Car si l'on considère qu'elle ne comprend que les déserts de la dépression de Touran, le genre *Sterigmostemon* n'y est pas représenté!

# Partie systématique

## Préambule

Les herbiers consultés pour ce travail, cités selon HOLMGREN & al. (1981), sont les suivants:

- B, B-WILLD, BM, BR, C, E, ERE, G, G-BOIS, G-DC, GB, HUI, JE, K, LD, LE, NE, P, S, W, WU.

Collections particulières: Herb. HUBER-MORATH, Bâle (Hub.), Herb. FREITAG, Kassel (Freitag), Herb. KÜRSCHNER (TAVO) (i.e. Tübinger Atlas des Vorderen Orients).

Nous réitérons ici nos remerciements aux autorités des Institutions citées ainsi qu'aux personnes qui nous ont transmis des exsiccata de leurs collections.

La langue et la graphie originale ont été respectées pour la citation des étiquettes, sauf celles rédigées en langue russe, dont la traduction sera signalée par l'abréviation [trad.].

Les noms des collecteurs de langue russe sont translittérés selon les normes ISO, sauf dans les cas où ils ont été latinisés sur l'étiquette originale, ce qui explique l'apparition de certains noms sous des graphies différentes. Il en est de même pour les auteurs de langue russe, dont les noms apparaissent translittérés ou latinisés dans la bibliographie, selon qu'ils figurent en caractères cyrilliques ou latins sur la page de titre originale.

Les divisions administratives utilisées dans les rubriques "specimina visa" sont inspirées des sources suivantes:

- URSS, Syrie, Liban, Turquie: "Official Standard Names Gazetteer".
- Irak: "Flora of Iraq", Vol. 1.
- Iran, Pakistan: "Times Atlas of the World", Ed. 2. 1968.

Dans les cas d'une certaine complexité, la typification fait l'objet d'un paragraphe séparé. Les conventions adoptées pour la citation des étiquettes sont énoncées dans JACQUEMOUD (1984a).

## Moyens et méthodes

Pour des raisons diverses, le présent travail est fondé sur l'étude exclusive de matériel d'herbier.

En vue de leur examen au microscope électronique à balayage (MEB = SEM), les objets ont été réhydratés (sol. 1% d'Extran), au minimum 12 h sous vide, puis laissés dans du FAA au minimum 24 h (également sous vide). L'objet, une fois déhydraté par passage au FMA, est soumis au point critique du CO<sub>2</sub>, puis monté sur le porte-objet avec de l'argent colloïdal. Sauf indication contraire (acétolyse selon ERDTMAN, 1943), les grains de pollens ont été fixés directement à l'acétone.

## Clé analytique du genre *Sterigmostemum*

1. Petala alba, vel rosea, vel purpurea; filamenta longiora libera. **7. S. purpurascens**
- 1a. Petala flava; filamenta longiora inter se per paria ultra medium connata . . . . . 2
2. Stylus praelongus siliquae latitudine sesqui- usque duplo longior, lobis elongatis; siliqua moniliformis et hispido-glandulosa vel elongata simulque subsessilis . . . . . 3
- 2a. Stylus brevis; siliqua nec moniliformis nec setis glandulosis praedita . . . . . 4
3. Siliqua moniliformis, bis vel ter constricta, valde hispido-glandulosa; suffrutex omnino eximie glandulosus . . . . . **2. S. ramosissimum**
- 3a. Siliqua subcylindracea, ± glandulosa, subsessilis, stigma lobis filiformibus, circinatis; herba annua . . . . . **6. S. longistylum**
4. Siliqua setis glandulosis praedita, plerumque latitudinem siliquae superantibus; folia plerumque integra, late obtuso-dentata, rarius pinnatifida . . **5. S. acanthocarpum**

- 4a. Siliqua glandulosa vel eglandulosa, stylo bilobo. Folia divisa, pinnatifida, pinnatisecta, vel lyrata ..... 5
5. Planta omnino eglandulosa, perennis vel pluriennis, folia anguste dissecta, siliqua linearis, matura patens ..... **1. S. caspicum**
- 5a. Planta glandulosa vel superne eglandulosa, annua, raro pluriennis, siliqua basi incrassata ..... 6
6. Herba annua, valida, raro biennis, caule obtuso-anguloso, superne ramoso; petala flava vel aurea (9)-11-(12.5) mm, siliqua eglandulosa, adscendens vel plerumque patens ..... **4. S. sulphureum**
- 6a. Planta annua vel biennis vel raro pluriennis; siliqua glandulis stipitatis hispida vel vix glandulosa, pedunculo ascendente vel cauli adpresso. Petala citrina, (6-)8(-9) mm longa ..... **3. S. incanum**

*Sterigmostemum* M. Bieb., Fl. Taur.-Caucas. 3: 444. 1819.

Syn: *Sterigma* DC., Syst. Nat. 2: 579. 1821 [nomen illeg.].

**Typus generis:** *Sterigmostemum incanum* M. Bieb., Fl. Taur.-Caucas. 3: 444. 1819.

#### DESCRIPTION

*Plantae* annuae vel biennes vel pluriennes vel perennes polycarpicae, plerumque herbaceae, interdum suffruticosae atque caudice lignoso, simplici vel ramoso instructae. *Radix* plerumque tenuis ac subverticalis, interdum dauciformis, interdum flexuosa ac radicellis paucis munita. *Indumentum* e pilis praecipue ramosis (dendriticis) unicellularibus ramis plus minusve adpressis vel adscendentibus, rarius simplicibus vel furcatis atque elongatis, densis vel  $\pm$  sparsis, interdum glandulis stipitatis pluricellularibus intermixtum (raro glandulis semi-globosis subsessilibusque), rarius plantae omnino eglandulosae. *Folia* lanceolata plerumque pinnatifida vel pinnatisecta vel runcinata, interdum lyrata, raro sinuata vel subintegra, basalia rosulata, petiolo  $\pm$  distincto inferne attenuata et pleraque sub anthesim dessicata aut deleta, caulina sensim decrescentia, superiora saepe parum divisa, omnia vario modo utrinque tomentosa, glandulosa vel eglandulosa. *Caulis* herbaceus, raro basi leviter lignosus, singulus, erectus, teres vel angulosus, interdum leviter compressus, minute longitudinaliter striatus, validus vel mediocris, imo vel medio vel superne  $\pm$  divisus aut divaricatus, plerumque saltem inferne pubescens ac glandulosus. *Rami*  $\pm$  numerosi, adscendentes, raro decumbentes, interdum in caulis parte inferiore orientes ac fere sympodiales, interdum in parte medio vel superiore. *Inflorescentia* racemosa, congesta demum laxa, oligantha vel  $\pm$  floribunda. *Pedunculi* floriferi  $\pm$  elongati, aliquando leviter decurrentes, semper ebracteati, tenues, interdum superne textura mesenchymatica incrassati. *Torus* saepe fere quadrangulosus et angulis interdum sursum recurvatis. *Calyx* plerumque erectus vel erecto-adscendens. *Sepala* herbacea aequalia vel subaequalia (lateralia interdum basi subsaccata ac quam mediana leviter latiora), oblonga, superne ovata, margine et apice  $\pm$  late scariosa, extus  $\pm$  longe pilosa et interdum glandulosa, lateralialia plerumque vertice minute cucullata ac pilis nonnullis elongatis, simplicibus vel furcatis, oblecta. *Petala* flava vel sulphurea vel aurea vel citrina (interdum in sicco brunnescentia), raro albida vel rosea, basi cuneata vel  $\pm$  longe unguiculata, lamina raro angusta, plerumque apice late ovata vel sub ovata, integra vel aliquando leviter emarginata,  $\pm$  dense nervatione divaricato-reticulata percurta, sepala  $\pm$  longe superantia. *Stamina* didynama interiora (majora) filamentis dilatatis plus minusve longe inter se per paria connata (raro libera), breviora libera. *Antherae* oblongae, basi sagittata, apice obtusae, introrsae. *Grana* pollinis tricolpata, spherioidea vel subspherioidea, exine reticulata. *Ovarium* oblongum, dense canescens, stylo plerumque conico,  $\pm$  elongato attenuatum. *Stigma* bilabiatum vel distincte bilobum, lobis recurvatis vel arcte circinatis, papillis numerosis digitiformibus oblectis. *Pedunculi* fructiferi tenues vel incrassati, perbreves vel elongati, pubescentes atque interdum glandulosi, patentes vel adscendentes vel interdum cauli adpressi. *Siliquae* lineares ac cylindraceae vel oblongae ac moniliformes, interdum basi inflatae, patentes vel adscendentes vel erectae, rectae vel arcuatae, raro contortuplicatae, dehiscentes (interdum tarde dehiscentes) vel indehiscentes, pubescentes vel potius glabrescentes, glandulosae vel eglandulosae, interdum hispido-

glandulosae, interdum setis glandulosis eximie elongatis praeditae, lobi stigmatum raro ad maturitatem conniventes. *Septum* tenue vel incrassatum ac parenchymaticum. *Semina* plus minusve numerosa (saepe ovula nonnulla sterilia adsunt), parum lateraliter compressa, testa scalariformi. *Embryo* exacte notorrhizus. *Cotyledones* plani, incumbentes. *Numerus* somaticus *chromosomatum* 14.

#### NOMEN GENERICUM E GR.

στερθσμα: *furca*

στεμον: *stamina*

#### 1. *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht in Mém. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg ser. 7, 15: 95. 1869.

- ≡ *Cheiranthus caspicus* Lam. in Pallas, Voy. 8: 348. 1794. **Lectotypus:** BM, (voir "typification").
- = *Cheiranthus tomentosus* Willd., Sp. Pl. 3: 523. 1800. **Lectotypus:** B-W, (voir "typification").
- = *Sterigmostemum tomentosum* (Willd.) M. Bieb., Fl. Taur.-Caucas. 3: 444. 1819.
- = *Sterigma sulphureum* var. *angustifolium* Boiss., Fl. Orient. 1: 241. 1867. **Lectotypus:** G-BOIS (voir "typification").
- *Cheiranthus sinuatus?* Pallas, Reise Russ. Reich. 2: 329. 1773.
- *Cheiranthus an littoreus* Pallas, Reise Russ. Reich. 2: 741. 1773, non L., Sp. Pl. Ed. 2. 2: 925. 1763.
- *Cheiranthus fruticulosus* Georgi, Besch. Russ. Reich. 3, 4: 1134. 1775.

In schedis:

- *Cheiranthus nitrarius* [Pallas].
- *Cheiranthus salinus* [Pallas].
- *Cremolobium* sp. [Demidow, in G-DC].
- *Cheiranthus ruderalis* "Pallas" [DC., in G-DC].
- *Sterigmostemum tomentosum* β *integrifolium* [Boiss., in G-BOIS].

#### *Typification de Cheiranthus caspicus* Lam.

#### PROTOLOGUE

"Cette plante croît dans les champs vers la mer Caspienne, et dans les régions australes de l'Irtisch."

#### LECTOTYPUS

Le lectotype a été choisi sur une planche de l'herbier Pallas conservée dans l'herbier du British Museum (BM):

- a) et b) Deux étiquettes manuscrites identiques placées aux angles supérieurs d'une première feuille sur laquelle sont disposés quatre échantillons: *Cheiranthus / nitrarius* [m. Pallas] BM, ex Herb. Pallas (1 feuille).

- Obs.
1. Le lectotype est le spécimen placé sur la partie supérieure de la feuille; les trois autres sont des isotypes.
  2. Annotations manuscrites au bas de la feuille: *Sterigma tomentosum*, Dec. / *Cheiranthus tomentosus*. Lin: Wild: [sic] [m. ?].
  3. Annotation manuscrite au dos de la feuille: *Herb. Pallas*.

#### SYNTYPI

1. a) Etiquette manuscrite identique à celles du lectotype: *Cheiranthus / nitrarius* [m. Pallas].
1. b) Etiquette manuscrite: *Ad Achtubam* [i.e. fluminis Volgae inferioris brachium majus atque orientale].

BM, ex Herb. Pallas (1 feuille).



- Obs. 1. Annotations manuscrites au bas de la feuille: *Sterigma tomentosum*, Dac. / *Cheiranthus tomentosus*. Lin: Wild [sic].
2. Annotation manuscrite au dos de la feuille: *Herb. Pallas*.
3. Une troisième planche provenant de l'Herbier Pallas avec:
2. a) Une étiquette manuscrite, dans l'angle supérieur gauche: *Cheiranthus / nitrarius / an Cheir. littorei / variet?* [m. Pallas].
2. b) Seconde étiquette, de la même main, dans l'angle supérieur droit: *Cheiranthus / nitrarius* [m. Pallas].

BM, ex Herb. Pallas (1 feuille).

- Obs. 1. Annotations manuscrites au bas de la feuille, identiques à celles relevées sur les deux planches précédentes.
2. Annotation manuscrite au dos de la feuille: *Herb. Pallas*.

#### ALII SYNTYPI

En premier lieu, trois planches conservées au Riksmuseum de Stockholm (S):

3. 1 planche portant 1 exemplaire en boutons, avec l'indication "Verte!", et au dos de laquelle figurent les annotations suivantes: *Sterigma tomentosum / De Cand. [m. a]. / Cheiranthus (runcinatus) // Habitat ad mare Caspicum. // Specimen ibi lectum a Celeb: Prof: Dro Pallas misit Generos: Baron: D. Banks, / anno 1781* [m. b] // *Herb. Montinii* [m. a].

S (1 feuille, 1 spécimen (fig. 35)).

- Obs. 1. Etiquette de classement avec le nom "Sterigmostemum tomentosum (Willd.) M.B." suivi de la transcription du texte ci-dessus.
4. Un second spécimen monté sur une planche portant l'indication "Verte!", avec annotations manuscrites au verso: *e Sibiria. Pallas. 35 / Prof. Bergius scripsit / (Cheiranthus species nova. Pall.) / (C. tomentosus Willd.) // Sterigma tomentosum / De Cand.*

S (1 feuille, 1 spécimen).

5. Une troisième feuille portant 1 spécimen, pourvu de la même indication que les deux précédentes, avec annotations au verso: *Sterigma tomentosum / De Cand. / Cheiranthus (nitrarius) // Habitat in Sibiria. / Specimen misit Celeberr: [.....] Prof: Retzius, anno 1779.*

S (1 feuille, 1 spécimen).

6. Une planche de l'herbier Jacquin fil. conservée à Vienne (W), comporte deux spécimens accompagnés d'une étiquette autographe de Pallas: *Herb. Jacq. [m. x]. / Cheiranthus / novus / Pall. itin. II. / In salsugineis [sic] / ad Volgà et Irtin. [m. Pallas].*

W (1 feuille, 2 spécimens).

- Obs. 1. Etiquette imprimée: HERBAR. JACQUIN FIL.

*Remarque.* — Les collections viennoises possèdent également une planche comprenant 2 spécimens de cette espèce, accompagnée d'une étiquette autographe de Marschall von Bieberstein: *Cheiranthus / tomentosus / Volga* [m. M. Bieb.] / *Bieberst. [m. ?]*, l'une des rares notes de la main de cet auteur qu'il nous ait été donné de voir dans toutes les collections examinées. Il est probable que ces spécimens, en tous points semblables aux exemplaires déjà cités, par leur aspect et leur état de floraison, proviennent de la récolte originale de Pallas. Faute de preuves, nous ne pouvons cependant pas les inclure dans le matériel type.

7. Un spécimen en fleurs, accompagné d'une étiquette manuscrite: *Cheiranthus salinus / herb. Pall. / m. Lambert / 1819* [m. A. P. DC.].

G-DC (1 spécimen).

- Obs. 1. Ce spécimen est placé, avec trois autres exemplaires d'origines différentes, dans une fourre de l'herbier du Prodrôme pourvue d'une étiquette de classement manuscrite: *Cheiranthus littoreus* Pall. it. / ——— *caspicus* Lam. / ——— *ruderalis* Pall. / ——— *tomentosus* W. Bieb. DC [m. A. P. DC.] / *Sterigma tomentosum* DC. Ined. [m. Boiss.].

*Typification de Cheiranthus tomentosus Willd.*

**PROTOLOGUE**

“Habitat in campis limosis ad mare *Caspium* et circa *Irtim*.”

**LECTOTYPUS**

Trois planches de l'herbier Willdenow à Berlin, (B-W), se rapportent à cette espèce. Chacune porte, dans l'angle supérieur droit l'inscription manuscrite *Ch. tomentosus* 1, respectivement ...2, ...3 [m. Schlechtendahl] et l'initiale *W* dans l'angle inférieur droit. La première comporte un spécimen en fleurs, la seconde trois, en fleurs et en boutons, la troisième deux spécimens en fleurs.

B-W (3 feuilles).

- Obs. 1. Le lectotype est le spécimen monté sur la feuille n° 1. Les autres spécimens sont des syntypes de cette espèce, mais également du *Cheiranthus caspicus* de Lamarck. En effet, *Cheiranthus caspicus* Lam. et *Cheiranthus tomentosus* Willd., décrits sur la base d'exemplaires d'origine identique, ont des lectotypes différents, mais des syntypes communs, englobant le lectotype de l'autre espèce!
- Obs. 2. Diagnose manuscrite de Willdenow fixée sur la fourre qui enveloppe ces planches: *Tetradynamia Siliquosa* / *Cheiranthus tomentosus* -souligné- / *foliis pubescentibus lanceolatis* / *ab* [...] / *pinnatifidis, siliquis bicuspidatis* / *Hesperis laxa* Lamarck [...] 3 / p. 312. [ces deux lignes biffées] *Cheiranthus an chius* Pall. iti / 2 app. n 115 Tab. K. fig. 2. / *Hab. in Sibiria, ad ripas Volgae*.

*Typification de Sterigmostemum sulphureum γ angustifolium Boiss.*

**PROTOLOGUE**

(Hab. in Turcomaniâ (Lehm!), in prov. Talysch (Hohen!). *Sterigma tomentosum* Willd. III, p. 523 (sub *Cheirantho*).“

**LECTOTYPUS**

- a) Etiquette manuscrite: *Sterigma tomentosum* / β *integrifolium* / Bunge comm. / in deserto Orenburgensi / Lehmann [m. Boissier].

G-BOIS (1 feuille, 1 spécimen).

**ISOTYPI** G, LE.

*Nota.* — Les spécimens cités par Boissier appartiennent à deux espèces différentes: les échantillons de Lehmann relèvent bien de *S. caspicum*, mais ceux récoltés par Hohenacker se rapportent à *S. incanum*.

**DESCRIPTION**

*Sterigmostemum eglandulosum*, fruticosum, caudice multicauli, caulibus dessicatis nonnullis obsito, siliquis maturis pedunculo patente suffultis.

*Planta*, perennis, fruticosa. *Caudex* (usque ad 1cm crassus), lignosus, multiceps, plerumque ramosissimus; *caudiculae* saepe subdivisae, numerosae (usque ad 12-15), plusminusve elongatae, adscendentes, interdum flexuosae, caules annuos edentes, et aliquando caulibus desiccatis praeditae. *Indumentum* e pilis ramosis constans et nonnullis furcatis longipedicellatisque foliorum

marginé et praesertim calycis cacumine obsitis. *Glandulae constanter desunt*. *Folia* utrinque tomentosa, vel canescentia griseo-viridia vel viridia, basalia dense congesta, post anthesin dessicata, basi petiolo attenuata, (3.5-)5-8(-15) cm longa, 5-10 mm lata, linearia vel lanceolata, vel obovata; *lamina* interdum complicata, integra vel obtuse sinuato-dentata, vel profunde et irregulariter dissecta, vel pinnatifida usque ad pinnatisecta cum segmentis sinuati-lobatis, vel runcinata, apice acuminata plerumque rotundato-obtusa; caulina gradatim decrescentia, superne sessilia. *Caulis* teres vel leviter compressus angulosusque, (8-)15-25 cm longus, 2-3 mm crassus, paucidivisus, rectus vel paulo flexuosus, glabrescens vel tomentosus; rami adscendentes, bracteati. *Inflorescentia* racemosa, congesta, demum laxa, oligantha. *Pedicellus* ebracteatus, fructifer usque ad 17 mm longus, vix superne incrassatus, maturitate plerumque patens, cauli fere aequicrassus. *Sepala* tomentosa, lateralalia late obovata, media obovata, erecta, (2.5-)3-4(-5) mm longa, 2.-2.5 mm lata, cacumine pilis elongatis furcatis oblecta, margine anguste, apice late scariosa. *Petala* flava, (5-)7-8(-9) mm longa, limbo integro, ovato, 2-2.5 mm lato, sub anthesin patente, basi sensim in unguem attenuato. *Stamina* longiora (6 mm) filamentis dilatatis per paria usque ad medium vel supra medium concreta, breviora (3.5-4 mm) filamentis rotundatis, libera; *antherae* (staminorum longiorum 2 mm, breviorum 2.5 mm longae), introrsae, sagittatae, apice obtusae. *Grana* pollinis tricolpata, subspheroidea,  $28.5-31.5 \times 22-25 \mu$ , sexine reticulata. *Ovarium* dense canescens, oblongum. *Stylus* crassus, perbrevis. *Stigma* papillosum,  $\pm$  longibilobum, lobi in siliqua matura erecta vel conniventia. *Siliqua* tereuscula, gracilis, (3.5-)5.5(-6.5) mm longa, glabrescens, valvularum margines paulum incrassatae et griseo-albidae, erecto-patens vel patens, basin plerumque leviter arcuata, sero apice dehiscens. *Septum* incrassatum. *Loculi* monospermi. *Semina* oblonga, testa scalariformis.

Fl. apr.-maj. (jun.). Dehisc. siliq. jul. aug. (quoad specimina visa). (fig. 33-38).

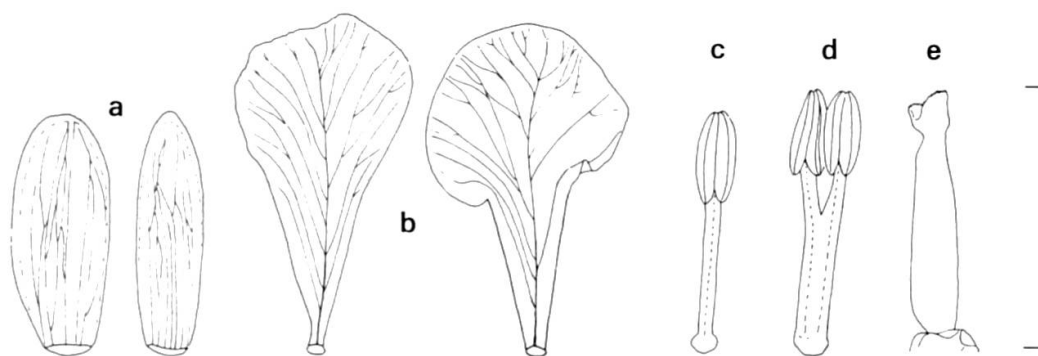


Fig. 33. — *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht: pièces florales. (a) sépales; (b) pétales; (c) une étamine du verticille externe, libre; (d) une paire d'étamines internes, soudées par leurs filets; (e) ovaire. Echelle: 5 mm.

#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

En dépit d'une grande souplesse morphologique, dont les feuilles sont un exemple frappant, l'espèce possède, outre sa *durée de vie*, un autre caractère constant: *elle n'est jamais glanduleuse*. A ce titre, elle fait donc exception dans le genre *Sterigmostemum*.

LEDEBOUR (1831: 211), dans le troisième volume de la "Flora Altaica", est à notre connaissance, le seul auteur à relever cette particularité: "...quae [glandulae] in nostro [i.e. *S. tomentosum*] constanter desunt.". Ainsi, l'absence totale et constante de glandes sur toutes les parties de la plante, de même que son caractère pérenne, semblent avoir échappé à la majorité des auteurs qui ont traité de la flore de la région caucasienne s.l. RUPRECHT (1869: 95) est l'un des seuls à exclure *S. caspicum* de la flore du Caucase, d'ailleurs, sans référence expresse aux caractères qui viennent d'être évoqués, sauf en ce qui concerne les feuilles: "...bene diversum et constans videtur *St. tomentosum* M. Bieb. [...], "communissimum in regione salsuginosa depressa volgensi-caspia, sed e Caucaso exulat; [...] folia in hac specie eglandulosa...". Mais son avis, tant sur le plan taxonomique que nomenclatural (c'est lui qui effectue la combinaison de l'épithète de Lamarck dans le genre *Sterigmostemum*), n'a guère été suivi, et l'espèce demeure régulièrement citée dans tous les travaux, anciens ou modernes, flores ou études diverses, consacrés à la région caucasienne sensu lato. GROSSGEJM (1950) en donne même une carte de répartition dans cette région (voir plus bas), tandis que RADDE



Fig. 34. — *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht: diversité des formes foliaires (feuilles radicales). Echelle: 1 cm.



(1901: 52) parvient à y distinguer *S. sulphureum*  $\alpha$  *angustifolium* Boiss. et *S. tomentosum*, alors même que Boissier établit une synonymie entre ces deux noms. Quoi qu'il en soit, tous ces cas résultent d'une confusion avec *S. incanum* (voir cette espèce). Cette confusion atteint son comble, chez les auteurs qui, comme BUŠ (1910: 683), GROSSHEIM (op. cit.: 233) ou RAGIMOV (in KARJAGIN, 1953: 297), attribuent les individus glanduleux à *S. incanum*, et les "non glanduleux" à *S. tomentosum*. En fait, un examen approfondi le montre, les exemplaires totalement démunis de glandes sont rarissimes, et par ailleurs, les autres caractères morphologiques ne laissent aucun doute sur leur appartenance à *S. incanum*. Appartiennent également à *S. incanum*, les plantes désignées sous le nom *S. tomentosum* f. *viridulum* N. Busch (BUŠ, 1910: 685) et *S. tomentosum* f. *brevipedunculatum* N. Busch (ibid.), de même que *S. tomentosum* var. *typica* Trautv. et *S. tomentosum* var. *torulosa*(!) Trautv. (TRAUTVETTER, 1876: 350). Le traitement taxonomique et nomenclatural de BUŠ (op. cit.), peut surprendre, dans la mesure où cet auteur semble très conscient du polymorphisme de *S. incanum*, allant même jusqu'à reconnaître: "dans certains cas les glandes sont si peu nombreuses qu'il est très difficile de distinguer *S. torulosum* de *S. tomentosum*". On peut s'interroger sur le motif qui a conduit Buš à refuser d'envisager l'appartenance de ces formes très peu, voire non glanduleuses, à *S. incanum*.

*S. caspicum* est donc une notable exception dans le genre par son indument *toujours* dépourvu de glandes. En cela, il diffère de *S. incanum*, espèce extrêmement polymorphe, en général très glanduleuse, au moins dans la partie inférieure de la plante, mais qui présente des formes presque dépourvues de glandes — siliques comprises — dans la région caucasienne notamment, et source d'un imbroglio quasiment inextricable comme nous l'avons vu plus haut. En outre, cette espèce, réputée annuelle est souvent bisannuelle, ou peut devenir vivace sous la pression conjuguée de l'aridité et de l'abroustissement ou encore d'autres raisons inconnues. *S. caspicum* s'en distingue cependant aisément par:

- la souche lignifiée et divisée,
- le pédoncule fructifère non dressé-appliqué contre la tige, et peu renflé au sommet,
- les siliques étalées à maturité, du moins étalées-arquées, jamais appliquées contre la tige,
- les siliques non ou très peu renflées à la base, non toruleuses et déhiscentes (fig. 38a).

Au sujet de la durée de vie, il convient d'insister sur la constance du caractère pérenne de *S. caspicum*, constance d'ailleurs évoquée par PAHOMOVA (in VVEDENSKY, 1974: 151) alors que, comme le relève cet auteur à juste titre, l'espèce s'est vu souvent attribuer le statut de plante annuelle. PALLAS (1773: 741) note que les fleurs sont éphémères et odorantes: est-ce le propre de cette espèce? Semblable allusion n'ayant été relevée à propos d'aucune de ses congénères, la réponse est impossible ici. En outre, selon "Flora Europaea" (TUTIN & al., 1964: 279), la longueur des pétales peut atteindre 10 mm, valeur qui s'est révélée exceptionnelle sur les échantillons examinés.

La variabilité de l'espèce s'exprime principalement dans le port de la plante et la forme des feuilles (fig. 34), ainsi que dans la configuration de l'appareil végétatif. Nous avons cru pouvoir distinguer trois tendances morphologiques ou ("morphes"):

- tendance "caspienne", port en "boule", souche très densément ramifiée, feuilles profondément découpées, presque aussi longues que la plante, pubescence discrète, coloration verte à vert sombre (fig. 35a, 37b),
- tendance "steppique", port plus dégagé, la souche peut cependant être très ramifiée, mais elle est moins garnie de tiges, les feuilles sont moins profondément divisées, mais de formes variables, pubescence généralement forte, coloration variée (fig. 36),
- tendance "riveraine", port élancé, feuilles presque entières, allongées, arquées à leur partie supérieure, presque falciformes parfois, pubescence marquée.

L'interprétation de ces tendances morphologiques est délicate, les deux premières présentant des formes de transition. On peut y voir l'amorce d'une différenciation, que nous n'avons pas pu circonscrire géographiquement, mais qui présente dans le cas de la tendance caspienne, un gradient géographique assez manifeste, d'où son appellation. Faut-il y voir un lien avec la colonisation plus

récente des bords de la Caspienne: la dernière des grandes transgressions (*Chvalyn*) prenant fin à une époque correspondant au Würm alpin (BUTZER, 1958: 96), il est concevable que la dynamique découlant de la colonisation des terres exondées ait pu favoriser une différenciation morphologique. Par ailleurs, malgré leur port en boule, les spécimens représentatifs de cette tendance ne paraissent pas en mesure de se comporter comme des "Steppenläufer". La tendance "riveraine" pourrait représenter un écotype de la forme steppique, lié à la proximité de l'eau, mais en l'absence d'observation in situ, l'on se gardera de toute affirmation péremptoire. Quant à la tendance "steppique", la plus largement répandue, elle est aussi la plus polymorphe. L'observation de ces tendances n'est pas nouvelle, puisque RUPRECHT (1869: 95) écrivait: "ab hoc [le type de Pallas, qui est "caspien"] forma altaica subintegrifolia segreganda videtur.". Malheureusement, cette "forma altaica" est loin d'être homogène, et la variabilité des feuilles y est considérable, comme en témoigne cette observation de LEDEBOUR (op. cit.: 211): "Planta foliorum forma mire ludit. Folia radicalia plerumque runcinato-pinnatifida: *lobis* nunc latioribus angulatis, nunc angustioribus dentatis incisive; *caulina media* saepius sinuato-dentata; *superiora* plerumque integerrima vel subdentata; non desunt tamen specimina alia foliis omnibus sinuatis, alia foliis integerrimis, imis subdentatis instructa.". En revanche, la remarquable stabilité des caractères de la fleur et du fruit nous ont incité à conserver l'unité taxonomique de l'espèce.

#### HABITAT ET ÉCOLOGIE

Une carte des régions naturelles de l'URSS comme celle de BERG (1958, Karte II), ou des grandes formations végétales (ALEHIN in VALTER & ALEHIN, 1936 ou SOČAVA, 1954), par exemple, permet de constater que l'aire de *S. caspicum*, intéresse, du nord au sud et à des degrés divers, trois grandes zones biogéographiques, steppique, semi-désertique et désertique, ce qui n'est pas sans incidence sur la définition chorologique de l'espèce (voir plus bas). L'élasticité sémantique du concept de steppe, la diversité des zones concernées, l'étendue d'une aire qui s'étale de la Volga à l'Altai, suggèrent sans peine la variété des habitats occupés:

- plaines salées — comme celles issues du retrait de la Caspienne, situées au dessous du niveau de la mer, zones vallonnées — comme le "Melkosopotchnik" [pénéplaine] du Kazakhstan central, — collines, ravins et escarpements rocheux, flancs abrupts des buttes-témoins argileuses ou crayeuses, qui jalonnent les marges de la "Steppe Kirghize"; pentes argileuses, parfois en solifluxion, ce qui dénote une aptitude de l'espèce à coloniser des milieux instables; limons [en fait il s'agit plus certainement de lœss] et sols crayeux, qui indiquent une attirance pour des sols à texture fine. Mais les rocaillies calcaires figurent également au nombre des substrats mentionnés.

#### SOLS

La gamme des sols sur lesquels la plante a pu être récoltée comprend selon la carte de PRASOLOV (op. cit.), des sols châtaîns, des sols châtaîns clairs (comportant souvent une nappe salée qui les fait évoluer en sols salins), des sols bruns steppiques et subdésertiques ou encore des sols bruns-sieroziem. Mais ce sont des sols salins de type solontchak et solonetz, parfois argileux, qui caractérisent le mieux les exigences édaphiques de *S. caspicum*, manifestation de la tendance halophile de l'espèce. Incidemment, le fait que ces sols salins soient souvent riches en carbonates, de calcium notamment, permet de concevoir que la plante puisse s'implanter sur des rocaillies calcaires ou des affleurements crayeux.

#### PENTE ET EXPOSITION

Les terrains en pente sont particulièrement prisés, et l'exposition préférée semble être le sud, le sud-ouest ou le sud-est, marque d'une xérophilie, soulignée par quelques collecteurs ("in campetribus siccissimis" ou "pentes rocailleuses arides", etc...). Mais la présence de l'eau ou, du moins, sa proximité, semblent parfois déterminants, comme l'attestent maintes localités situées près d'un lac, d'un fleuve ou d'une rivière. Il semble même qu'un type morphologique particulier — un écotype? — décrit plus haut, soit lié aux stations que l'on appellera "riveraines".

## AMPLITUDE ALTITUDINALE

Habitant les plaines, sans dédaigner les zones accidentées, *S. caspicum* est également une espèce de piedmont, comme l'observe STEPANOVA (1962: 384) dans les Monts Tarbagataï, et comme le suggère sa localisation dans les contreforts de l'Oural (Montagnes de Bashkirie), à la base de l'Altaï et aux confins du Lac Saïsan. Ainsi, la zone altitudinale occupée par l'espèce s'étage-t-elle entre les cotes négatives de la région caspienne et une limite supérieure proche de 1000-1200 m dans la partie orientale de l'aire.

## INDICATIONS SOCIOLOGIQUES

De prime abord on pourrait qualifier *S. caspicum* de plante "steppique", mais encore convient-il de définir à quel type de steppe il est fait allusion. En effet, *S. caspicum* n'appartient pas au cortège floristique de la steppe, au sens classique ("steppe vraie" de LAVRENKO, 1954), formation ouverte, certes, dominée par des graminées xéromorphes, et croissant sur des sols de type "černoziem" (terre noire), appellation due à la coloration noire de l'horizon humique. Ces sols zonaux caractérisent, d'après DUCHAUFOUR (1965: 239), "les climats continentaux faiblement arides à pluviosité de 350 à 450 mm", et ils ne sont que très peu représentés dans l'aire qui nous intéresse, où la pluviosité n'excède guère 300 mm (d'après les données de WALTER & LIETH, 1960). Mais l'usage du mot steppe est largement répandu, pour qualifier toute espèce de formation herbacée ouverte, croissant en climat aride, dominée par des espèces xéromorphes. Ainsi en est-il des "steppes" à *Artemisia*, qui relèvent d'un type de végétation semi-désertique ("steppes désertiques", de LAVRENKO, 1954, voir aussi JUNATOV, 1954) et dans lequel *S. caspicum* a souvent été récolté. Semi-désertiques également, les groupements très ouverts, dominés par *Anabasis salsa* (C. A. Meyer) Paulsen ("biurgun"), ou encore *Atriplex cana* Ledebour ("kokpek"), qui se développent sur les sols halomorphes, et dans lesquels l'espèce figure fréquemment; dans son étude consacrée à la végétation du Bassin du lac Elton, situé à environ 160 km à l'E. de Volgograd, IL'IN (1927: 389, tabl. 5) a noté l'espèce dans un groupement halophile de ce type, caractérisé par *Artemisia maritima* Bess. subsp. *incana* (Kell.) Kraš., *A. pauciflora* Weber, *Suaeda physophora* Pallas, *Atriplex cana* Ledebour, *Anabasis salsa* (C. A. Meyer) Paulsen et *Statice suffruticosa* L. D'autres récoltes ont été effectuées dans des "prairies" à graminées, parmi des touffes de *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth, espèce dépassant souvent la taille humaine (cf. WALTER & BOX, 1983: 51), de "T'irsa" [= *Stipa capillata* L., fide BERG, 1959: 581 et STEPANOVA, 1962: 208], formations plus proches de la steppe classique, ou encore dans des groupements à "saxaoul", *Haloxylon* Bunge (*Raškovskaja* 6792), qui sont le signe de sols généralement plus sablonneux. RODIN (1963: 267) cite la présence, exceptionnelle, de l'espèce dans une association à *Carex pachystachys* J. Gay et *Poa bulbosa* L. var. *vivipara*, sur sieroziems clairs édifiés sur des loëss, localisée dans les contreforts peu élevés et les zones de piedmont. Quant à la fréquence de l'espèce, elle n'est guère connue: RUPRECHT (1869: 95) la qualifie de très commune dans les étendues salées de la dépression Volga-Caspienne, avis corroboré par quelques indications de récolte, tandis qu'elle est donnée comme fréquente à l'autre extrémité de son aire: "In campestribus siccissimis argilo-salsis deserti Songoro-Kirgisi orienterioribus transfluvium Kurtschum frequens" (coll. ign., LE). Mais elle semble plus rare dans l'Ust-Urt, "...ad m. Djil-tau, raro.", situé en limite d'aire.

## Chorologie (fig. 39)

## AIRE

Avec une aire comprise entre 45° et 85° de longitude E., 42° et 52 (53)° de latitude N., *S. caspicum* est un élément prépondérant de la définition chorologique du genre *Sterigmostemum*: il en est la seule composante touranienne et détermine les limites septentrionale et orientale de son territoire, dont il occupe presque une moitié. Nous revenons sur les réserves déjà annoncées (p. 46-47) à propos de la délimitation de la province touranienne. En effet, *S. caspicum* est absente de la dépression de Touran s.str., mais sa distribution s'inscrit dans les limites de la flore des déserts de Touran définie par MUSAËV (1965) (cf. p. 59).

## DISTRIBUTION

**EUROPE.** Union Soviétique: Basse-Volga, de Volgograd à la Caspienne. Parties méridionales des régions de Saratov et d'Orenburg, sud de la Bashkirie. Steppes du Kazakhstan occidental jusqu'au fleuve Ural.

**ASIE.** Union Soviétique: Daghestan (Derbent). Majeure partie du Kazakhstan: Régions d'Uralsk et de Gur'jev, nord de la région de Mangyshlak, régions d'Aktjubinsk, Kustanay (extrême sud), Turgai, Tselinograd [Akmolinsk], Karaganda, Pavlodar (sud), Semipalatinsk (moitié nord), Kzyl-Orda (nord-ouest), Dhjezkazgan [incertain], Kazakhstan oriental (région du lac Saïssan, contreforts des Tarbagataï, piedmont de l'Altaï). Altaiskiy Kray: dans les vallées basses de l'Altaï.

- N.B.:*
1. Hormis les indications qui seront discutées plus bas, *toutes* les mentions de *S. caspicum* en Transcaucasie, y compris celles de GROSSHEIM (1950, carte 283), se rapportent à *S. incanum*. Nous pensons principalement aux indications des auteurs suivants: AVETISIAN (1966: 141 et 143); BOISSIER (1842: 254); BUHSE (1860: 29); BUŠ (1910: 684); GROSSGEJM (1949: 399); KARJAGIN (1953: 297); HINTI-BIDZE (1979: 117); KOCH (1841: 254); RADDE (1886: 359 [quod specimina Hohenackeriana attinet] et 1901: 52); SEIDLITZ (1857: 84); ŠIŠKIN (1929: 466); TAHTADŽAN & FEDOROV (1946: 140 et 1972: 119).
  2. ZOHARY (1973: 209) fait apparaître, sous le binôme *S. tomentosum*, *S. caspicum* au rang des plantes représentatives de l'élément touranien dans la flore d'Iran: absente de ce pays — la seule observation de BUNGE (1860: 222), en bordure orientale du désert du Lut n'a jamais reçu de confirmation matérielle, — l'espèce n'a donc pas sa place dans une telle liste.
  3. PAHOMOVA (in VVEDENSKY, 1974: 151) souligne à juste titre l'absence d'exsiccata qui pourraient attester l'existence de l'espèce dans le Tien Shan (VASIL'ČENKO, 1939: 318; PAVLOV, 1961: 270) et dans l'Alatau de Dzhungarie (PAVLOV, loc. cit.). Ces citations résultent, en fait, d'une confusion avec des représentants du genre *Oreoloma* Botsch., *O. sulphurem* Botsch. et *O. matthioides* (Franchet) Botsch., connus sous l'appellation impropre de *Sterigma sulphureum* auct., elle-même abusivement considérée comme un synonyme de *S. caspicum*.

## LOCALITÉS DOÛTEUSES OU PÉRIPHÉRIQUES

Le Talysch semble devoir être écarté du territoire de l'espèce: les récoltes de Hohenacker (cf. HOHENACKER, 1838) se rapportent sans exception à *S. incanum*, y compris les plantes devenues vivaces du fait de l'abroustissement. Reste *un* spécimen récolté par Meyer (*Meyer 1686*) conservé dans l'herbier Boissier (G-BOIS), certes correctement déterminé, mais dont il y a tout lieu de mettre en doute la provenance. Par son port, il rappelle plus les spécimens du Khazakstan central que ceux provenant des plaines ou du littoral caspiens. D'autre part, il est troublant de penser que seul Meyer ait pu trouver la plante dans le Talysch, tandis que Hohenacker, dont les récoltes locales sont plus abondantes, n'y aurait rencontré que l'espèce voisine! L'absence de preuves nous contraint néanmoins à citer cet exemplaire pour le Talysch, créditant ainsi Meyer de la seule observation — même assortie de réserves — de l'espèce pour cette dition.

Les rares spécimens provenant du Daghestan sont, en revanche, indiscutables, et leur présence ne surprend pas dans une région où la bande littorale offre à l'espèce des conditions de vie pas trop éloignées de celles qui règnent dans la région d'Astrakhan, par exemple. MEDVEDE'V (1907: 70) définit d'ailleurs ainsi cette zone: "In phytogeographischer Beziehung, stellt das genannte Territorium, welches ein besonderes auf dem Kaukasus bildet, die Endprovinz der grossen Mittelasiatischen Wüste dar.". On sait, par ailleurs, que la flore xérophile et désertique tient au Dagestan une place importante jusqu'à l'étage montagnard (KUZNEČOV, 1909, GROSSGEJM, 1936, HARADZE, 1960, TUMADŽANOV, 1966). Le climat de Derbent est cependant sensiblement plus humide et plus doux que celui d'Astrakhan: 379 mm de pluviosité annuelle, pour une température moyenne annuelle de 12.6° contre 156 mm et 9.3° à Astrakhan (d'après WALTER & LIETH, 1960), où la pluviosité annuelle peut varier, selon WALTER & STRAKA (1970: 333), de 263.5 à 46.4 mm.



La pluviosité de Derbent dépasse cependant tous les maxima enregistrés dans l'aire, ce qui ajoute au caractère excentré de cette localité, séparée de la région d'Astrakhan par une lacune inexplicable.

Certains exsiccata aux localités mal précisées, ("Auf den Mugan", (*Basiner*) par exemple), sont peut-être l'indice d'une irradiation jusque dans la *steppe de Mugan* (Basse Kuma, Azerbaïdjan), où la végétation halophile a une extension considérable. S'agit-il, en l'occurrence d'une irradiation récente, ou faut-il considérer la présence de l'espèce sur la rive occidentale de la Caspienne comme résiduelle? Aucune donnée objective ne nous permet de répondre, mais une plus grande extension passée de l'espèce en direction de la Transcaucasie apporterait un argument favorable à la thèse d'une différenciation du genre *Sterigmostemum* à partir d'une souche ancestrale ayant migré vers la région irano-anatolienne, en contournant la terminaison orientale des chaînes du Caucase. La configuration géologique du Daghestan méridional et la paléogéographie de cette région sont cependant des éléments peu favorables à la crédibilité d'une telle hypothèse (cf. Partie générale).

À l'Est, l'implantation de l'espèce en territoire chinois (Dzhungarie) n'est pas à exclure: la frontière politique entre le Kazakhstan oriental et la Dzhungarie a certes un caractère naturel, mais en certains points, la vallée de l'Irtysch Noir doit offrir des conditions de vie assez semblables à celles que la plante trouve à proximité du lac Saïssan: la juxtaposition des cartes des sols de PRASOLOV (1926) et de KOVDA (1959), qui montre une continuité édaphique de part et d'autre de la frontière, le laisse supposer. La distribution de *Nanophyton erinaceum* (Pallas) Bunge (LAVRENKO, 1962: 73), qui s'enfonce jusqu'aux confins du Gobi par le haut Irtysch, ne semble pas démentir cette supposition. Il en est de même pour plusieurs autres espèces, dans le genre *Stipa* notamment (LAVRENKO & NIKOL'SKAJA, 1965). En outre, dans l'hypothèse d'une parenté entre *Oreoloma* et *Sterigmostemum*, *S. caspicum* se trouve être l'espèce dont l'aire se rapproche le plus de la patrie du genre *Oreoloma* (Dzhungarie, Tian Shan oriental, Altaï Mongol, centre de la Mongolie intérieure, Holan Shan, Nan Shan, cf. carte, fig. 68). Ceci n'implique pas l'existence d'un lien direct entre *S. caspicum* et *Oreoloma*; la parenté entre les deux genres pouvant se concevoir au travers d'ancêtres communs (voir le chapitre des relations intergénériques, p. 141 et sq.). Il est très probable, à lire sa description, que le taxon dénommé *Sterigmostemum grandiflorum* Kuan (KUAN & AN, 1980: 43), dont nous n'avons pas pu voir le type, se rapporte également au genre *Oreoloma*.<sup>1</sup>

Selon LEDEBOUR (op. cit.: 210), l'espèce aurait été récoltée par Meyer sur les remparts de Krasnojarsk ("ad munimentum Krasnojarsk"), et c'est sans doute cette citation que reprend KRYLOV (1931: 1387). Aucune trace de cette récolte ne figure dans les collections examinées, et si la plante a jamais existé dans cette localité, elle en fut une citoyenne éphémère, car les travaux floristiques consacrés à la région de Krasnojarsk, en particulier l'ouvrage de KRASNOBOROV & KAŠINA (1979), n'y font point allusion. D'ailleurs, par sa latitude (56° N) et son climat, cette station ne semble guère correspondre aux exigences écologiques de l'espèce.

#### LES LIMITES CARACTÉRISTIQUES DE L'AIRE

Malgré quelques points incertains, sa distribution rattache *S. caspicum* au grand domaine floristique touranien. De plus, la limite nord de l'aire coïncide avec la limite nord théorique de ce domaine, telle qu'elle est proposée par MUSAËV (1965) dans son étude sur la limite septentrionale de l'aire de distribution des éléments caractéristiques de la flore du désert de Turan. Sans être strictement une plante de désert, ni représentative de la région touranienne dans son ensemble, *S. caspicum* ferait bonne figure parmi les plantes qui contribuent à la délimiter. MUSAËV (op. cit.: 124) établit en effet la limite nord de la région touranienne entre le 52° et le 53° N; or, la limite septentrionale du territoire de *S. caspicum* suit approximativement le 52° parallèle.

Matérialisée par la Volga (abstraction faite des quelques points périphériques, ou hypothétiques, sur la rive occidentale de la Caspienne), la limite *occidentale* de l'aire peut sembler arbitraire. Mais la comparaison avec les cas d'autres espèces figurés dans le travail de MUSAËV (op. cit.), montre qu'il n'en est rien: *Salsola arbuscula* Pallas (op. cit., fig. 7), *Salsola paulsenii* Litv. (ibid., fig. 11), possédant comme *Sterigmostemum caspicum* quelques localités sur la rive occidentale de

<sup>1</sup>L'examen du type, reçu après la remise du manuscrit, a confirmé cette impression et *Sterigmostemum grandiflorum* Kuan est à exclure du genre *Sterigmostemum*.

la Caspienne, *Atriplex cana* Ledebour (ibid., fig. 15), ou encore *Anabasis salsa* (C. A. Meyer) Paulsen (ibid., fig. 13) et *Suaeda physophora* Pallas (ibid., fig. 20). Le pourtour méridional de l'aire, n'offre de similitude qu'avec trois des cas illustrés dans le travail de MUSAEV (op. cit.), et ce, sur le seul secteur compris entre la Caspienne et la mer d'Aral: *Suaeda physophora* Pallas, *Calligonum aphyllum* (Pallas) Gürke (ibid., fig. 23) et *Eremospartum aphyllum* (Pallas) Fisch. & C. A. Meyer (ibid., fig. 24), respectivement une halophyte et deux psammophytes. En dehors de ce segment, la frontière méridionale du territoire de *S. caspicum* semble échapper aux comparaisons, si ce n'est avec la distribution de *Carex duriuscula* C. A. Meyer, telle qu'elle est figurée dans WALTER (1974: 167, Abb. 135). En revanche, cette limite est bien le fait d'une espèce qui marque la transition entre le semi-désert, au nord, et le désert, au sud. En effet, selon certains auteurs (KARAMIŠEVA, LAVRENKO & RAČKOVSKAJA, 1969: 524 et 525), *S. caspicum* appartient au groupe des espèces qui caractérisent la zone de contact entre le désert et la steppe [ce dernier concept étant pris au sens large, c'est-à-dire incluant les groupements semi-désertiques, dits de "steppe aride"]. Enfin, dans sa partie orientale, le tracé de l'aire rappelle le cas de deux espèces, *Artemisia pauciflora* Weber (MUSAEV, op. cit., fig. 2) et *Atriplex cana* Ledebour (ibid., fig. 15).

#### INTERPRÉTATION DE L'AIRES

Les cas d'analogie géométrique n'expliquent pas la configuration de l'aire, sans parler de sa limite méridionale, au tracé singulièrement ...nordique et sans exemple. En effet, principale originalité de la distribution de notre Crucifère, cette limite détermine une diagonale à travers le Kazakhstan, du nord de la Mer d'Aral à la région de Semipalatinsk, avec une virgation en direction de la Dzhungarie, ce qui a pour effet de situer le centre de gravité de l'aire bien plus au nord que ce n'est le cas pour les autres espèces prises en considération ci-dessus. Si elle est bien touranienne, notre espèce appartient à la zone septentrionale du domaine, plus précisément à ses provinces aralo-caspienne et songarienne (sensu MEUSEL & al., 1965).

Sans exclure "a priori" d'éventuels facteurs historiques, on se risquera à interpréter les limites de l'aire par les considérations suivantes.

A l'Ouest et au Nord, on peut invoquer le climat, pour expliquer les limites de la distribution: passage d'un climat steppique avec hiver rigoureux, été aride, et moins de six mois humides, à un climat steppique, avec hiver rigoureux, mais six mois humides, ou plus; autrement dit, passage de la pseudo-steppe à la steppe classique. C'est ce que suggèrent l'examen des "World Maps of Climatology" (LANDSBERG & al., 1965, map 5), ou encore la lecture de WALTER & LIETH (1960, Karte 1.11). Vers l'est, mais sur le versant nord de l'Altaï, la pluviosité excédant 300 mm et l'abaissement des températures moyennes semblent constituer une barrière. Toujours vers l'Est, mais au Sud de l'Altaï, la possibilité d'une extension de l'espèce en Dzhungarie a été évoquée, mais le manque de données objectives ne permet pas d'en dire plus. Reste la limite méridionale, dont le tracé ne peut être sans autre assimilé à l'expression de contraintes physiques, quelle qu'en soit la nature, si ce n'est dans sa partie orientale. Dans cette zone, en effet, elle se situe à la marge nord des régions désertiques du Betpak-Dala et du Nord-Balkash, comme elles sont délimitées dans la carte de Gvosdezki figurée dans WALTER (1974: 238). Mais à l'ouest, la plante habite des régions toutes aussi arides, comme le "Désert" caspien, le nord de l'Ust Urt et le nord de la Mer d'Aral. L'existence d'une tendance morphologique plutôt localisée dans la région caspienne pourrait être interprétée, de façon sommaire comme une "disjonction phénotypique" entre les "pôles" "steppique" et "semi-désertique", ou "méridional" de l'espèce, sans expliquer pour autant la nature exacte de la limite méridionale de son territoire. Celle-ci ne saurait d'ailleurs être définie sans une connaissance approfondie, tant des conditions locales que des facteurs historiques. Sur ce point, on peut se borner à la constatation suivante: au contraire de nombre d'espèces touraniennes, *S. caspicum* occupe seulement la bordure nord de la Para-Téthys, autrement dit la partie nord du domaine touranien, dont elle épouse assez fidèlement la limite septentrionale, rappelons-le. Mais si l'on voulait lui trouver une caractérisation chorologique plus étroite, il faudrait parler d'espèce à distribution nord-caspienne-médio-est-kazakhe ou encore d'élément nord-aralo-caspien et songarien, pour utiliser les délimitations de MEUSEL & al. (1965).

## PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE STERIGMOSTEMUM (voir aussi relations inter-spécifiques)

Pérenne, comme *S. ramosissimum* [?], elle s'en distingue facilement par la silique et le style, le port et le feuillage sans parler de l'absence de glandes, et n'a avec cette espèce que des rapports éloignés. En revanche, par la forme des lobes stigmatiques, *S. caspicum* se rapproche de *S. incanum* et *S. sulphureum*, tandis que ses exigences écologiques sont un lien supplémentaire avec *S. incanum*, mais le rapprochent aussi de *S. acanthocarpum*, deux espèces halophiles ou, du moins, très tolérantes vis-à-vis des milieux halomorphes.

Si l'on considère sa durée de vie pérenne comme un caractère représentatif d'une différenciation précoce, si l'on met l'étendue de son aire au crédit de l'ancienneté de l'espèce, si l'on tient la stabilité morphologique de l'appareil floral et fructifère pour un gage de cette même ancienneté, il n'est peut-être pas trop hasardeux de voir dans cette espèce le représentant le plus ancien du genre *Sterigmostemum*.

*Specimina visa*

**URSS: Azerbaïdjan SSSR:** "Talysch", s.d., Meyer 1686 (G-BOIS).

**RSFSR: Dagestanskaja ASSR:** "Caucasia. Derbent.", 6.1825, Pomoroff s.n. (LE); "Daghestan", 8.1878, Becker s.n. (P).

**RSFSR: Volgogradskaja ASSR:** "Sarepta", s.d., Becker s.n. (LE); Rive gauche de la rivière Torgun, en face de Nei-Galka (région d'Astrakhan). Pentas argileuses arides [trad.], 11.5.1900, Bogdan s.n. (LE); "Circa lacum Elton", 1874, Claus s.n. (LE); Rég. d'Astrakhan. Lac Elton à 7 km d'Elton. Association à *Artemisia alba* [trad.], 18.5.1925, Il'in & Grigoriev 22 (LE); "Elton Salzsee", 2.5.1928, E. & B. Keller & Ysaw s.n. (B); Elton. Embouchure de la rivière Tchernovka [trad.], 29.6.1925, Yanischevsky s.n. (LE); "Ustje Černavk'i", s.d., ign. s.n. (LE).

**RSFSR: Astrakhanskaja ASSR:** "In der eur. Khirgisiensteppe: Am Bogdo.", s.d., Becker s.n. (JE); "Bogdo", s.d., Becker 18 (LE); "Bogdo", 1874, Becker 28 (LE); "Ad Wolgam", s.d., Becker s.n. (LE); "Tschaftschatschi", 1868, Becker 44 (LE); "pr. Astrakhan", 1848, Claus s.n. (LE); "In deserto Bogdo major.", 10.5.1855, Germiatschensky s.n. (WU); Pente d'un ravin, près de Nijni-Baskuntchak [trad.], 26.4.1926, Il'in & Grigoriev 542 (LE); Steppe à *Artemisia*, 7 km au NE du lac Baskunchak [trad.], 18.5.1926, Il'in & Grigoriev 712 (LE); "In monte Bogdo ad mare Caspi", s.d., Kitari s.n. (LE); "Bogdo", Meyer s.n. (LE); *ibid.*, 1849, Meyer s.n. (G); "in desert. argillosis salsis Wladimirowka ad sinistr. Wolgae. gub. Astr.", 24.4.1890, Paczoski s.n. (LE); "ad lacum Baskunczak, gub. Astrachan", 25.4.1890, Paczoski s.n. (G, LE); "ad Akhtouba", s.d., Pallas s.n. (BM); s. loc. [sed probabiliter e eadem regione] (BM, 3 phyllae, G-DC), "Habitat ad mare Caspicum", s.d., Pallas s.n. (S); "e Sibiria", s.d., Pallas s.n. (S); "Tsareva Akthuba", s.d. Sergatscheff s.n. (LE); "Bogdo", s.d., ign. s.n. (LE); *ibid.*, 1871, ign. 28 (LE); "In dumetis prope Astrachan", s.d., ign. s.n. (G-DC).

**RSFSR: Saratovskaja ASSR:** Rég. de Kuybishev. Près de Novo-Ouzensk [trad.], 14.7.1903, Yanischevsky s.n. (LE).

**RSFSR: Baskiriskaja ASSR:** Station expérimentale agricole de Kostichev. Ravins argileux près de la Chanskaja Yarmarka [trad.], 8.5.1900, Bogdan 42 (LE); Région de Zilair. Entre les stations de Gafarova (S. de la Samarka) et de Riskoulouva (S. de la Kasmarka). Pentas raides d'une colline, en exposition SW. Steppe à *Stipa* [trad.], 14.8.1928, Krashenninnikov 506 (LE); Dans les montagnes de Bashkirie [trad.], 22.5. s.a., Vorin s.n. (LE).

**RSFSR: Orenburgskaja ASSR:** Rég. d'Orenbourg [trad.], 1832, Karelin 122 (LE); *id.* 123 (LE); "in deserto Orenburgensi", s.d., Lehmann s.n. (G-BOIS); "Legi in collibus apricis supra Orenburg", s.d., Lehmann s.n. (LE); Rive droite de l'Oural, 3 km en aval de Donskoj. Pentas méridionales du Mont Verbluja [trad.], 25.6.1964, Vinogradov s.n. (LE); Montagnes au S de la grande route entre Donskoj et Vernoeskoj [trad.], 27.8.1895, fillisibile s.n. (LE); Collines près de Petrovskoj [trad.], 27.7.1893, ign. s.n. (LE); Orenbourg [trad.], s.d., ign. s.n. (LE).

**Kazah SSR: Ural'skaja Oblast** [olim: Zapadno Kazakh'skaja Oblast]; Rég. de Kalmykovo, sur la rive droite de l'Oural. Désert à Armoise blanche [trad.], 3.5.1956, Junatov & Kuznetsov s.n. (LE); Rég. d'Ural'sk. Contreforts du Mont Ichki, 18 km au N de Chipovo. Affleurements crayeux, sur une pente en exposition S [trad.], 9.8.1911, Popov s.n. (LE); Rég. d'Ural'sk. Lac Tcharkhal. Sommet de l'Ak-Koulak, éboulis et sol crayeux. Peu fréquent [trad.], 17.5.1925, Veruchkin, Larin, Musatova & Poiarkova 85 (LE); Rég. d'Oural'sk. Stanitza Kaminskaya. Collines environ 5 km au N du village de Tokarev. Affleurements rocheux [trad.], 9.7.1903, Yanichevsky s.n. (LE); Rég. d'Ural'sk. Distr. Lbitchensk. Ak-koulak [trad.], 8.6.1911, Yanichevsky s.n. (LE); Région d'Ural'sk, 12 verstes au N d'Urku [trad.], 9.8.1911, ign. 72 (LE).

**Kazah SSR: Gur'jevskaja Oblast:** Rég. de Gurjev. 28 km à l'ENE de Dossor, en direction de Makat. Groupements à *Artemisia*, dans le semi-désert à "biurgun [Anabasis salsa]" [trad.], 6.6.1956, Junatov & Kuznetsov s.n. (LE); "In monticulo prope Gurief", 1832, Karelin s.n. (P); Rég. de l'Oural. Près de la ville de Gur'yev. Cours inférieur de l'Emnba [trad.], 20.5.1927, Nikitin 172 (LE); Rég. de Gur'yev. Issen-berd, près de l'Emba; steppe sableuse à graminées et *Artemisia* [trad.], 20.6.1927, Nikitin 172 (LE); *id.* 173 (LE); Rég. de Gur'yev. Cours inférieur de l'Emba [trad.], 27.4.1934, Nikitin s.n. (LE); Près d'Adaev, entre la rivière Emba et l'Ust-Urt. Steppe à *Artemisia* [trad.], maj.1926, Roshevitz, Il'in & Avramtchik 534 (LE); Région d'Adaev.



Entre la rivière Emba et l'Ust-Urt. Champs irrigués, vers l'E de la zone sableuse de Bali-Aïmaoute [trad.], 8.5.1926, *Roussanov 56/1* (LE); Rég. de Gur'yev. 4 verstes à l'E de Dossor [trad.], 29.4.1924, *Serova s.n.* (LE); Région de l'Oural. District de Gur'yev. Riv. Dossor [trad.], 1924, *Serovoj s.n.* (LE); Rég. de l'Oural. Distr. de Lbitchensk. Près du lac Inder [trad.], 13.4.1870, *Smirnov 136* (LE); *ibid.*, 5.5.1870, *Smirnov 184* (LE); *ibid.*, 22.5.1870, *Smirnov s.n.* (LE); *ibid.*, 1870, *Smirnov 425* (LE); Région d'Adaev. Près du puits de Mol-Kou-Douk, sur la piste caravanière d'Orenbourg à Koungrad. [trad.], 15.5.1926, *Spiridonoff 294/17* (LE); "Ad lac. Inderunsem", s.d., *Tauscher s.n.* (LE); Vallée de l'Oural, près du village de Gory (?) [trad.], 23.5.1929, *Yanichevsky s.n.* (LE); Djaman-Inder. Lac Inder [trad.], 26.5.1929, *Yanichevsky s.n.* (LE); Collines au N du lac Inder [trad.], 28.5.1929, *Yanichevsky s.n.* (LE); "Indersk.", Apr., *ign 72* (LE); "Indersk", s.d., *ign. s.n.* (H); "Indersk, in loco deserto", s.d., *ign. s.n.* (P); "Lacus Indersk", s.d., *ign. s.n.* (LD).

**Kazah SSR: Mangylskaja Oblast:** "In argilloso-salsis ad m. Djil-tau, raro. Desertum Aralo-Caspium. Ust-Urt.", 21.9.1857, *Borczow 482* (LE); "Nowo-Alexandrowsk", 1.5.1840, *Bunge 153* (LE, W); *ibid.*, s.d., *Karelin s.n.* (LE); *ibid.*, s.d., *Lehmann s.n.* (LE); *ibid.*, s.d., *Schrenk s.n.* (LE); "pr. Novo-Alexandrovsk. ad litt. maris Caspi.", s.d., *Bunge an Lehmann s.n.* (G-BOIS); Ust-Urt occ. [trad.], maj. 1834, *Gbel s.n.* (LE); "ad mare Caspensis", s.d., *Lehmann s.n.* (G); Ust-Urt septentrional. Région d'Adaev. Près de Mol-Khoudouk pente argileuse [trad.], 15. 5. 1926, *Rusanov 91/19* (LE); Ust-Urt. Région de Mangysch-lak. Près du Tchink-Karatié, 1906, *ign. 729* (LE).

**Kazah SSR: Aktyubinskaja Oblast:** Rives septentrionales de la mer d'Aral. Rég. de Turgaï. Près d'Irgis. Plaines sablonneuses entre Ak-Baour et Siarké [trad.], 12.5.1914, *Dessiatoff 420* (LE); Région de Turgaï, près d'Irgis. Mont Dhzaksi-Kouian-Koulouk. Sur le sommet, ainsi que sur les pentes rocaillieuses arides. [trad.], 18.5.1914, *Dessiatoff 534* (LE); Région de l'Oural. Distr. Temir. Mont Bouru-Lak, près de l'Emba. Terrains argilo-crayeux éboulés [trad.], 14.6.1904, *Doubiansky 765* (LE); Expedition Aral-Ust-Urt de l'Institut géographique, s.loc., [trad.], 1924, *Gerasimoff s.n.* (LE); Région de Turgaï. Argiles brunes dénudées, sur la rive dr. de la Sharpé-Bou-Tchaka, en amont de l'embouchure de la Doulgale [trad.], 25.4.1908, *Skalov s.n.* (LE); Région d'Aktyubinsk. Près d'Akrab. Plaine de Karassay. Crête crayeuse d'Ich Kargatau [trad.], 12.6.1962, *Tcherkasova s.n.* (LE); Prov. d'Aktyubinsk, District de Shagis. Crête crayeuse d'Aktoulagai, plateau d'Ak-Oushau [trad.], 20.7.1964, *Tcherkasova s.n.* (LE); Crête crayeuse d'Aktoulai, près de Shagis. Plateau de Koblandi [trad.], 25.7.1964, *Tcherkasova s.n.* (LE); Côte crayeuse d'Akshatau, au NW du village d'Uil. [trad.], 20.6.1965, *Tcherkasova s.n.* (LE); Elévation crayeuse au S du village de Djarkomsk, sur le plateau steppique d'Alatau. [trad.], 10.5.1967, *Tcherkasova s.n.* (LE); Région d'Aktyubinsk. Près de Terol-Karagai. Pentes argileuses en solifluxion [trad.], 27.5.1939, *ign. s.n.* (LE); Ural. Temir. Ust-Urt. Environs de la mosquée d'Atché-Aïgork. Sable argileux. [trad.], s.d., *ign. 513a* (LE).

**Kazah SSR: Kustanayskaja Oblast:** Région de Turgaï. Près de Naourzum. Rivière Kara-Teks, près de Karagai-Saya. Escarpements. [trad.], 27.7.1908, *Krashenninnikov 810* (LE); Butte-témoin d'argile blanche, sur la ligne de partage des eaux, à l'Ouest de Tersen-Karagh [trad.], 1.7.1938, *Levitsky s.n.* (LE).

**Kazah SSR: Tselinogradskaja Oblast** [olim Akmolinskaja Oblast]: Région d'Akmolinsk. Près du lac Kara-Sor. Solonetz argileux. [trad.], 6.6.1914, *Ganeshin 629* (LE); Région d'Akmolinsk. Entre les lacs Kara-Sor et Obali. Ravins à pentes stabilisées par la végétation [trad.], 12.6.1914, *Ganeshin 796* (LE); Région d'Akmolinsk. Rive escarpée du lac Khaïb-Tcholkar [trad.], 14.6.1914, *Ganeshin 1774* (LE); Melkosopotchnik du Kazakhstan. Bassin de la rivière Kon. Cours moyen de la Dzhaksi-Chai. Au sommet de collines rocaillieuses [trad.], 18.6.1949, *Goloskokov s.n.* (LE); Région d'Akmolinsk. District d'Atbassar. Pente pierreuse calcaire, près d'un petit lac, 35 km au S. du lac Tchongur-Kul [trad.], 10.6.1908, *Kapelkin 241* (LE); Rég. d'Akmolinsk. Distr. d'Atbassar. Eminence rocheuse, 17 km à l'Ouest du lac Dinghize [i.e. Tengiz] [trad.], 13.6.1908, *Kapelkin 312* (LE); Région d'Akmolinsk. Distr. de Barankoul. Monts Kok-chetau. Association à Tyrsa, sur rocaillies calcaires [trad.], 30.6.1958, *Ralkovskaya 6216* (LE); "Im Hügelland von Tessaakkan-Atassu. Aktau.", maj.1842, *Schrenk 667* (LE); *ibid.*, 24-26.5.1843, *Schrenk 315* (LE); *ibid.*, 23.5.1848, *Schrenk 3928* (LE); Région d'Akmolinsk. Rive droite du lac Khaïb-Tcholkar. Steppe sur solonetz. [trad.], 14.6.1914, *Semionov 695* (LE); Rég. d'Akmolinsk. Lac Kiaktly (rive NE). Pentes rocaillieuses arides [trad.], 17.6.1914, *Semionov s.n.* (LE); Rég. d'Akmolinsk. Prairie. [trad.], 24.4.1907, *ign. 19* (LE).

**Kazah SSR: Kzyl-Ordinskaja Oblast:** Rég. de Turgaï; environs d'Irgiz. Péninsule de Koulandy. Terrains argilo-sableux [trad.], 7.5.1904, *Doubjansky 213* (LE); Région d'Aktyubinsk. Partie nord de la péninsule de Koulandy. Peu fréquent [trad.], 5.5.1924, *Gerassimov s.n.* (LE).

**RSFSR: Dzekkazganskaja Oblast** [?]: "Songaria. Im Hügelland um Karakingir.", maj.1847, *ign s.n.* (LE).

**Kazah SSR: Pavlodarskaja Oblast:** Région de Semipalatinsk, district de Pavlodar. Entre le lac Dzhaman-tuz et le Mont Kajdaoule [Kaydaul]. Prairies steppiques sur la pente d'une petite colline [trad.], 6.5.1914, *Kutscherovskaya 1518* (LE, S); Région de Semipalatinsk. Rive droite de l'Irtysch. Débarcadère de Podpousk. Pente sableuse, en exposition sud [trad.], 26.4.1912, *Šiškin 2* (LE); Région de Semipalatinsk. Bord du fleuve Irtysch, entre Omel et Semipalatinsk. [trad.], s.d. *Titov s.n.* (LE).

**Kazah SSR: Karagandinskaja Oblast:** Région de Karaganda. Environ 10 à 12 km au SW d'Atasu. Haut-plateau de Kouroledjan. Steppe à Artemisia et [...]. [trad.], 3.6.1959, *Bespalova 8008* (LE); Région de Semipalatinsk. Cours moyen de la rivière Nouhour. Pentes rocaillieuses des montagnes riveraines [trad.], 1.6.1928, *Blumenthal & Zarpagaev 17* (LE); Région de Semipalatinsk. Rive droite de la rivière Shagan. Partie occidentale du Mont Ak-Djal. Steppe à Stipa et "Thyrsa" [trad.], s.d., *Blumenthal & Zarpagaev 855* (LE); Région de Karaganda. 40 km au SE de Dhzana-Arka. Monts Koksenghir. Dans les prairies. [trad.], 23.5.1958, *Borissova 5395* (LE); Région de Semipalatinsk. District de Karkaralinsk. Vallée de la Tchagan. Prairie, parmi les



touffes de *Lasiagrostis splendens* [trad.], 19.5.1910, *Kutscherovskaya* 48 (LE); Région de Semipalatinsk, près de Karkalinsk. Rive gauche de la rivière Tchagan; 7 km en aval de la tombe de Kara-Tichkon. Pentes herbeuses dominant la rivière [trad.], 21.5.1910, *Kutscherovskaya* 123 (LE); Rég. de Karaganda. Groupements rupicoles sommitaux, sur calcaire, 9 km au S de Karaj-dal [trad.], 23.6.1968, *Karamisheva, Vlassov & Ratchkovskaya* 272 (LE); Rég. de Karaganda. Monts Airine. Affleurements calcaires, 25 km au N de la station de Bassaga [trad.], 27.5.1966, *Karamisheva* 4015 (LE); Région de Karaganda. Monts Airine, 27 km au S de la station d'Agadir. Roches carbonatées [trad.], 27.6.1966, *Karamisheva, Ratchkovskaya, Nikolskaya, Safronova* 4049 (LE); Région de Karaganda. 2 km au SSW de Darate. Vallée de l'Atasu. Melkosopotchnik au bord de la rivière; kokpetchnik à herbacées diverses. [trad.], 1.6.1966, *Karamisheva, Nikolskaya, Ratchkovskaya & Safronova* 4228 (LE); Région de Karaganda. 20 km au SE de Karatal. Rocailles culminales d'une colline [trad.], 2.6.1966, *Karamisheva, Nikolskaya, Ratchkovskaya & Safronova* 4259 (LE); Région de Karaganda. 7 km au NE de la station d'Agadir. Kokpektchnik [groupement à *Atriplex cana*] avec *Artemisia* [trad.], 7.6.1966, *Karamisheva, Nikolskaya, Ratchkovskaya & Safronova* 4383 (LE); Rég. de Karaganda. Monts Kok-Sengir. Parmi les Saxaouls, près d'une source. Exposition SE. [trad.], 8.5.1959, *Ratchkovskaya* 6792 (LE); Melkosopotchnik du Kazakhstan central. Région de Karaganda. 10 km au NE d'Agadir, sur la route de Aksu-Aouli. Steppe à *Artemisia* et [...] [trad.], 10.6.1964, *Ratchkovskaya & Safronova* 33 (LE); Région de Karaganda. Distr. d'Atasu. Association à [...] et *Artemisia alba*. [trad.], 12.5.1960, *Varitzeva* 7 (LE); Région de Semipalatinsk. District de Karkalinsk. Vallée entourée de collines, environ 2 verstes à l'ouest de la rivière Baoulkouldak [trad.], 4.6.1913, *Voronina* 17 (LE).

**RSFSR: Altaïskiy Kray:** "Altaïca Loktjm", 1831 [?], *Gebler s.n.* (WU); "Loktevs. Altaï [trad.], 1840, *Gebler s.n.* (LE)".

**Kazah SSR: Semipalatinskaja Oblast:** Région de Semipalatinsk. Steppe rocailleuse au sommet du Mont Djaman-Bich-Tchékou [trad.], 8.6.1928, *Iljin & Heinrichson* 57 (BM, LE); "In salsuginosis ad fl. Irtysch prope Semipalatinsk", 1840, *Karelin* 121 (LE); "In salsuginosis ad fl. Irtysch prope Semipalatinsk", 1840, *Karelin & Kirilloff* 35 (BR, G, LE, W); "In salsuginosis ad fl. Irtysch prope Semipalatinsk", 1840, *Karelin & Kirilloff s.n.* (BM); Région de Semipalatinsk. Berges sableuses de la rivière Atchi-Sou [trad.], 20.5.1914, *Kossinsky* 290 (LE); Région de Semipalatinsk. Au NE du Mont Bokai. Steppe à *Artemisia* [trad.], 24.5.1914, *Kossinsky* 392 (LE); Rive gauche de l'Irtysch, 20 verstes à l'E de Semipalatinsk. En face de la Grande [Bolchoï] Ile, dans la partie inondée [trad.], 7.5.1914, *Schepczinsky* 27 (BM, LE); "Semipalatinsk", 14.5.1814, *Schrenk s.n.* (LE); "Auf dem Kara Kous", 24.5.1843, *Schrenk* [?] 419 (LE); Semipalatinsk [trad.], s.d., *ign.* 43 (LE); "Semipalatinsk", 1843, *ign. s.n.* (LE).

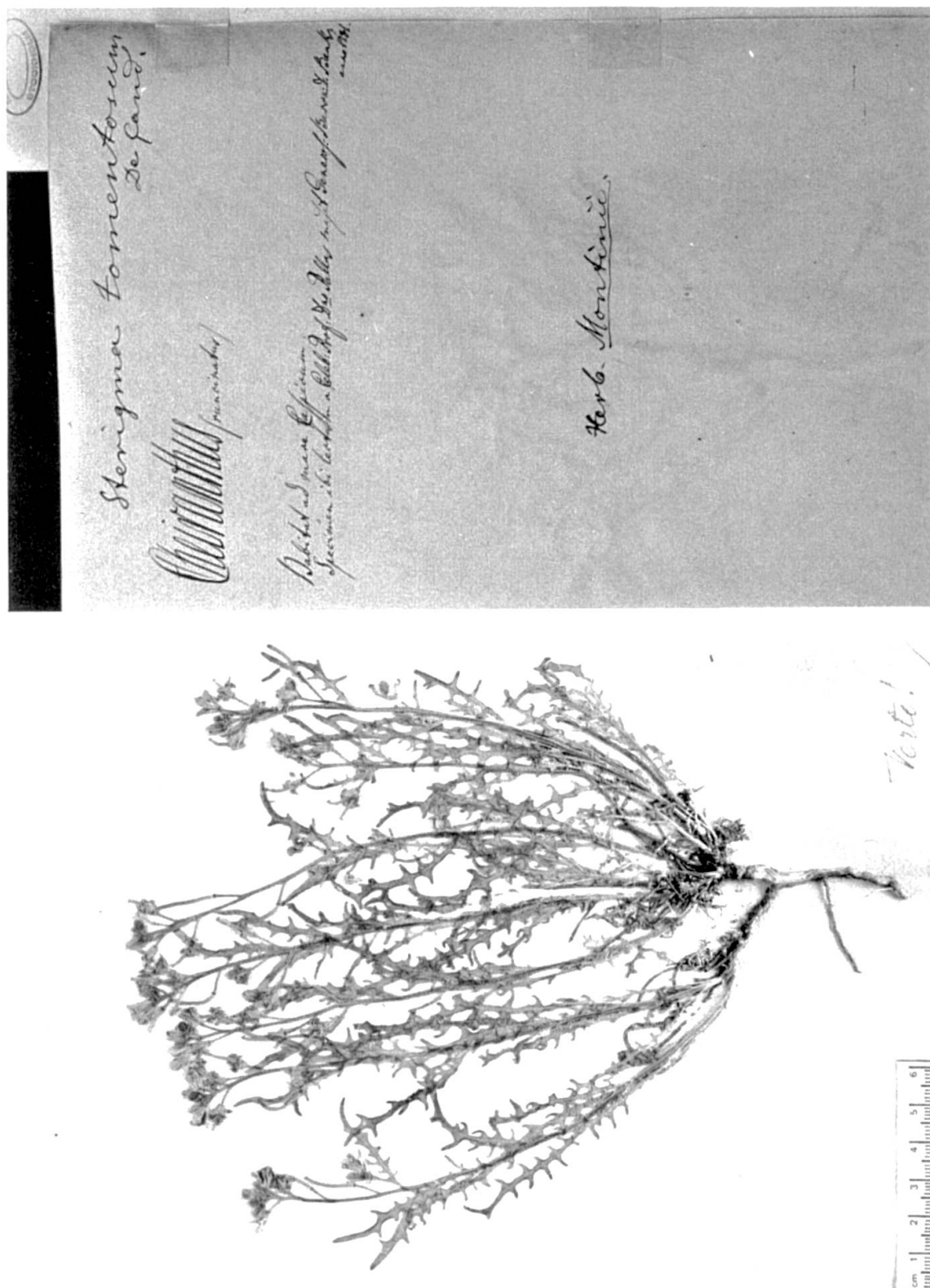
**Kazah SSR: Vostokhno-kazahskaja Oblast:** Région de Semipalatinsk. District de Saissan. Rive droite de la Kaldjira [Kal'dzhir], près de son point de confluence avec l'Irtysch Noir [trad.], 6.6.1903, *Rjeznitschenko* 159 (LE); Région de Semipalatinsk. Distr. de Saissan. Près de la rivière Kaldjira. Limons alluviaux. [trad.], 1.7.1903, *Rjeznitschenko* 309 (LE); *ibid.*, 3.7.1903, *Rjeznitschenko* 327 (LE); "Gyadyr", [an Kaldjira?] 1840, *Schrenk s.n.* (LE); Rég. de Semipalatinsk. Distr. de Saissan. Lac Saissan. Entre le cap Topolevi et le cap Petschanni. Steppe désertique sur solonetz. 2.5.1914, *Šiškin* 157 (LE); Région de Semipalatinsk. Entre le cap Petschanni (sur le lac Saissan) et le Mont Tologoï. Steppe désertique. [trad.], 22.5.1914, *šiškin s.n.* (LE); "In campestribus siccissimis argilo-salsis deserti Songoro-Kirgisi orientioris trans fluvium Kurtschum frequens", 7.5.1826, *ign.* 1041 (LE); "Noor-Saissan", s.d., *ign. s.n.* (LE); "Songaria chin. ad lacum Saissang-Nor", *id.*, (K, P); "Ad lacum Saissang-Nor. Sibiriae", *id.* (P).

**Speciminae patriâ dubiâ: Azerbaidjan SSSR:** "Helenendorf", 25.4.1844, *Koch* 5266 (B) [cum specimibus *Sterigmostemonis incani* intermixtum]. **E patriâ aliâ:** "Caucasus", 1834, *Trinius s.n.* (BR); *ibid.*, s.d., *ign. s.n.* [K]; "Caucasus", s.d., *ign. s.n.* (W) [scheda probabiliter specimine *S. incano* in eadem phyllam posito sub nomine *S. tomentosum* Bieb., e "Astrakhan" pertinet]. **Loci non satis noti:** "Auf den [sic] Mugan", 17.5.1843, *Basiner s.n.* (LE); "Auf dem Majak", 17.5.1843, *Basiner s.n.* (LE); Région de Semipalatinsk [trad.], 1928, *Blumenthal* 830/5 (LE); "Desertum cis fluv. Ural", 28.7.1857, *Borczow* 103 (LE); "desert. volg.", s.d., *Bunge s.n.* (P); "Siberia", s.d., *Demidoff s.n.* (G, G-DC); Krasni Kout. Station expérimentale. Pépinière abandonnée [trad.], 3.6.1927, *B. A. Fedtschenko & Bobrov* 103 (LE); "in deserto caspio", 1836, *Gbel s.n.* (BR); "In campis subsalsis.", 1833, *Karelin s.n.* (LE); "In littore orientali mar. Caspii.", 1835, *Karelin s.n.* (LE); "In littore orientali maris Caspii", s.d., *Karelin s.n.* (LE); "Turcomania", s.d., *Karelin s.n.* (LE); "Deserto caspio", 1851, *Kittary s.n.* (LE, P); "Altaï", s.d., *Ledebour* 348 et *id.*, *s.n.* (W); "In campis siccis subsalsis. Altaï.", s.d., *Ledebour* [?] (WU); "Altaï; in campis aridis salsis", s.d., *C. A. Meyer s.n.* (LE); "Altaï", s.d., *Politow s.n.* (BR, K); "Irtysch", s.d., *Politow s.n.* (LE); "Steppes de la Sibérie Occidentale.", s.d., *Saint-Yves* 109 (G); "Songoria: Aktau. Ing.", s.d., *Schrenk s.n.* (BM); "Songarei", s.d., *Schrenk s.n.* (G, H, K, P, S, W); Rég. d'Adaev. Plaine de Han-Durb-Kul [trad.], 8.5.1926, *Spiridonov* 151/5 (LE); Rég. d'Adaev, fond d'un ravin. Dzhaman Kai [trad.], 10.5.1926, *Spiridonov* 181/16 (LE); Plateau de Djimil Tau [trad.], 13.5.1926, *Spiridonov* 244/16 (LE); "Ad Volgam", s.d., *Steven s.n.* (LE, P); "Songarie", 1846, *Turczaninoff s.n.* (G); "Circa Oropolem et Uralsk", s.d., *Vorin s.n.* (LE); "In deserto. [steppes de la Caspienne]", s.d., *Wagner s.n.* (LE); "Altaï", 1844, *ign. s.n.* [ex Hb. Turczaninovii] (LE); "Altaï", s.d., *ign. s.n.* (P); "Barnaul", s.d., *ign. s.n.* [Collectio Reichenbach fil.] (W); "e deserto Caspico", s.d., *ign. s.n.* (K); "Deserto Caspio", s.d., *ign. s.n.* (K); "a Deserto Caspico", s.d., *ign. s.n.* (S); Près de la rivière Kyliya [trad.], 30.4.s.a., *ign. s.n.* (LE); "Sibérie", s.d., *ign. s.n.* (G-DC); "Siberia altaica", s.d., *ign. s.n.* (BM); "Habitat in Sibiria", s.d., *ign. s.n.* (S); "Taurus" [?], s.d., *ign. s.n.* (LE); "Bei Orenburg und bei Nowo-Alexandrovsk", s.d., *ign. s.n.* (LE); "ad fl. Ural", s.d., *ign. s.n.* (P); "In salsuginosis ad Volgâ et Irtin", s.d., *ign. [an Karelin & Kirilloff?] s.n.* (W); "Volga", s.d., *ign. s.n.* (W). **Specimina sine patriâ:** s.d., *Becker* 44 (LE); s.d., *Bunge* 153 (K); s.d., *Bunge s.n.* (BR, G); 1852, *Claus s.n.* [Iter Wolgensi caspicum. 1852] (LE); 1924, *Gerasimoff s.n.* (LE); s.d., *Karelin* 83 (LE); 1828, *Karelin* [?] 41 (LE); 1832, *Karelin s.n.* (LE); 22.7.1890, *Kordjinsky s.n.* (LE); s.d., *Ledebour s.n.* (BR); s.d., *Meyer* [?] 217 (W).

## ICONES

- PALLAS, 1773. "Reisen" 2, Tab. K. fig. 2.
- PALLAS, An II. "Voyages. Atlas". Ed. 8°: 469. Pl. 12, fig. 2A.
- FEDTSCHENKO, 1931. "Trud. Bot. Sad. Acad. Kauk. SSSR" 43(2): 460. Fig. 402 (habitus, silique, style, feuille).
- VASIL'ČENKO, 1939. "Fl. SSSR" 8: 287, tab. 17, fig. 2. (Habitus).
- STANKOV & TALIEV, 1957. "Opred. Rast. Evrop. SSSR" p. 100, fig. 73 (même illustration que dans le précédent).
- PAVLOV, 1961. "Fl. Kazakhstan" 4: 271. Tab. 34. fig. 9. (silique).
- GOLOSKOKOV, 1969. "Illustr. Opred. Rast. Kazakhstana" 1: 447. Tab. 78. fig. 15 (habitus, pétale, partie sup. d'une silique).
- DVOŘÁK, 1972. "Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purkynianae Brun., Biol." 13 (4): 43, fig. 49 (dissépiment), 49, fig. 57 (sépalés, étamines et ovaire), 50, fig. 58 (pétale).

*N.B.:* Les plantes figurées dans GROSSGEJM (1950: 245) et TAHTADŽAN (1966: 143), sous *S. tomentosum*, se rapportent en fait à *S. incanum* (voir cette espèce).



35 □

Fig. 35. — *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht: un des spécimens de la récolte originale de Pallas (S), représentatif du type "caspien".

36a 36b

□ □

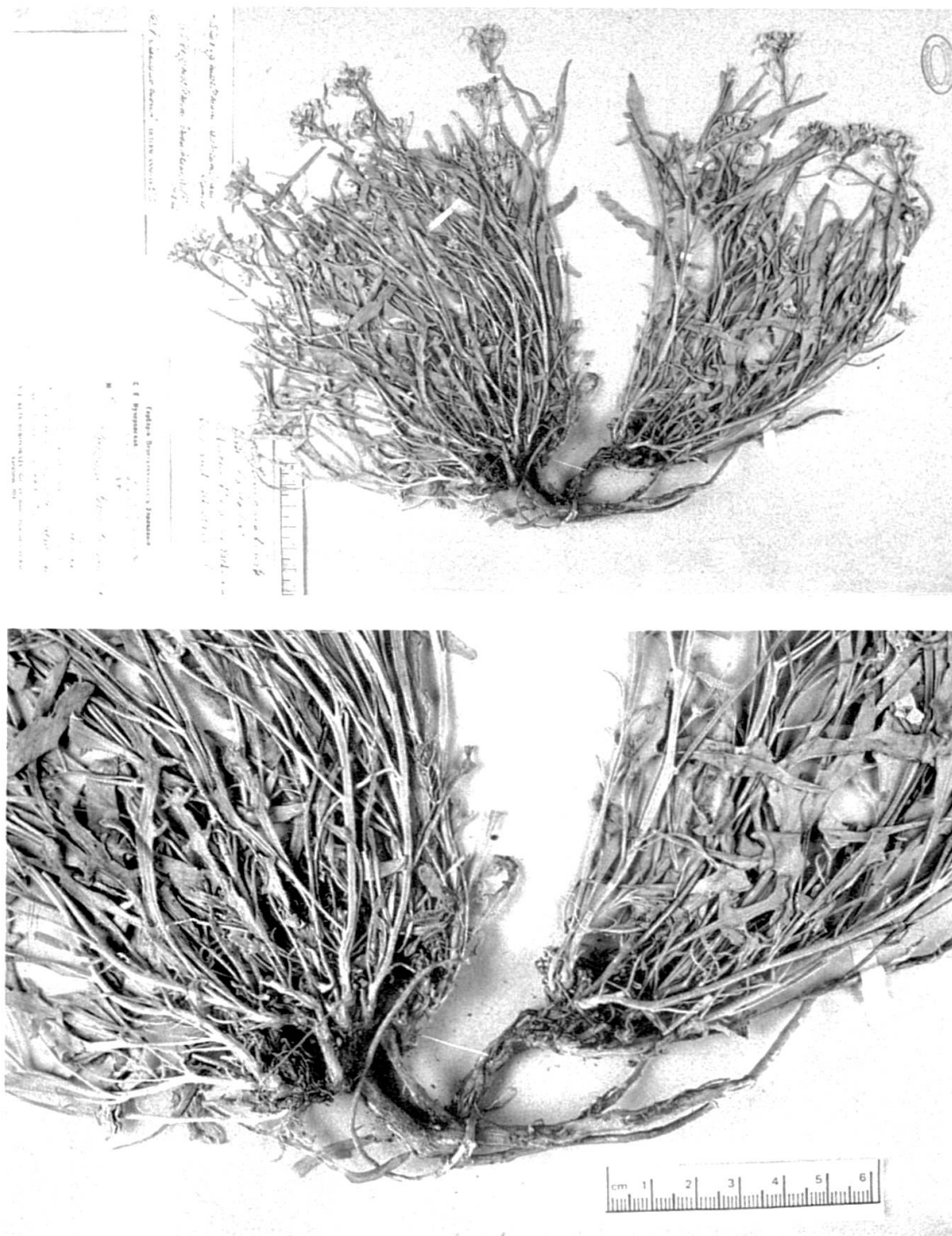


Fig. 36. — *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht: (a) spécimen de grandes dimensions à feuilles peu découpées, provenant de la région de Pavlodar, steppe herbeuse sur pente. (Kučerovskaja 1518 (S)). (b) Détail de la planche ci-dessus permettant de distinguer trois ordres de ramifications de la souche.



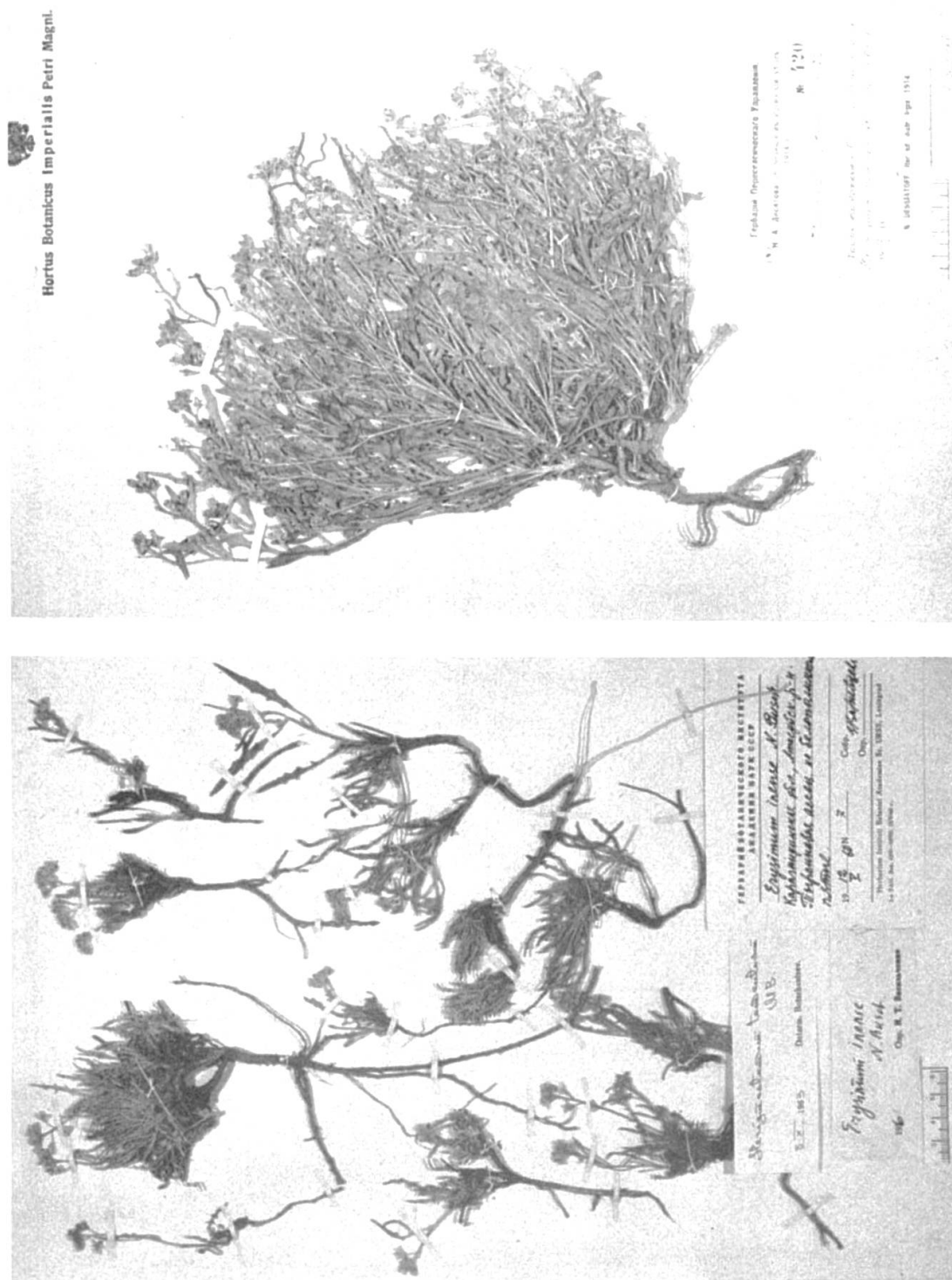


Fig. 37. — (a) spécimens de petites dimensions, de type "steppe"; (b) spécimens de grandes dimensions, de type "caspien". Région de Karaganda, district d'Atasou, steppe à *Artemisia* (*Varileva* 7 (LE)); (b) spécimen à souche très ramifiée, proche du type "caspien", récolté dans une plaine sableuse près d'Irgiz (région de Tourgaï. Remarquer la densité des tiges et le port en boule (*Dessiatov* 420 (LE)).

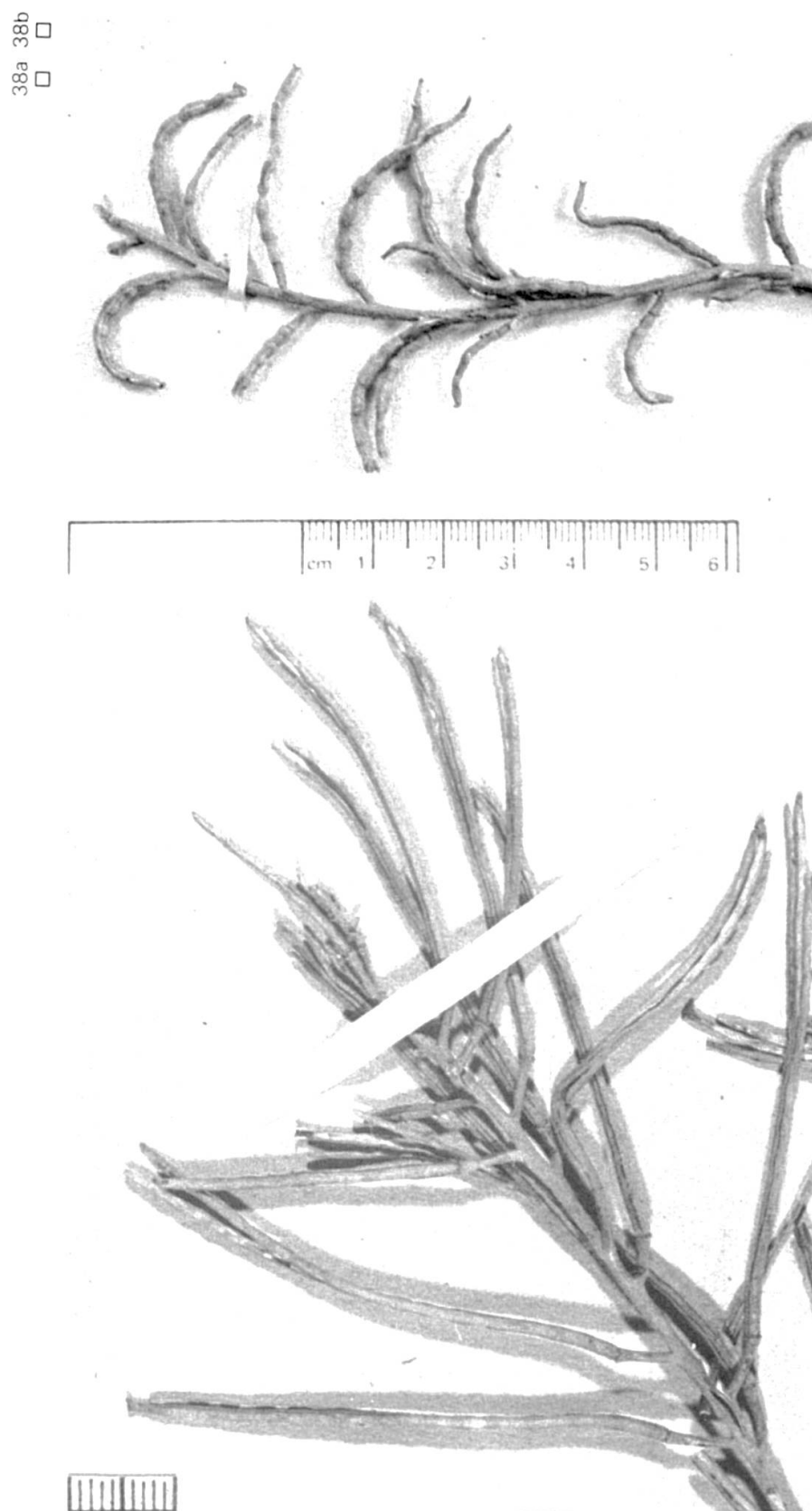


Fig. 38. — Rameaux fructifères de *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht (a), avec siliques "mûres ouvertes" (*Krašeninnikov 8/0* (LE)), et de *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (b) (isotype (LE)).

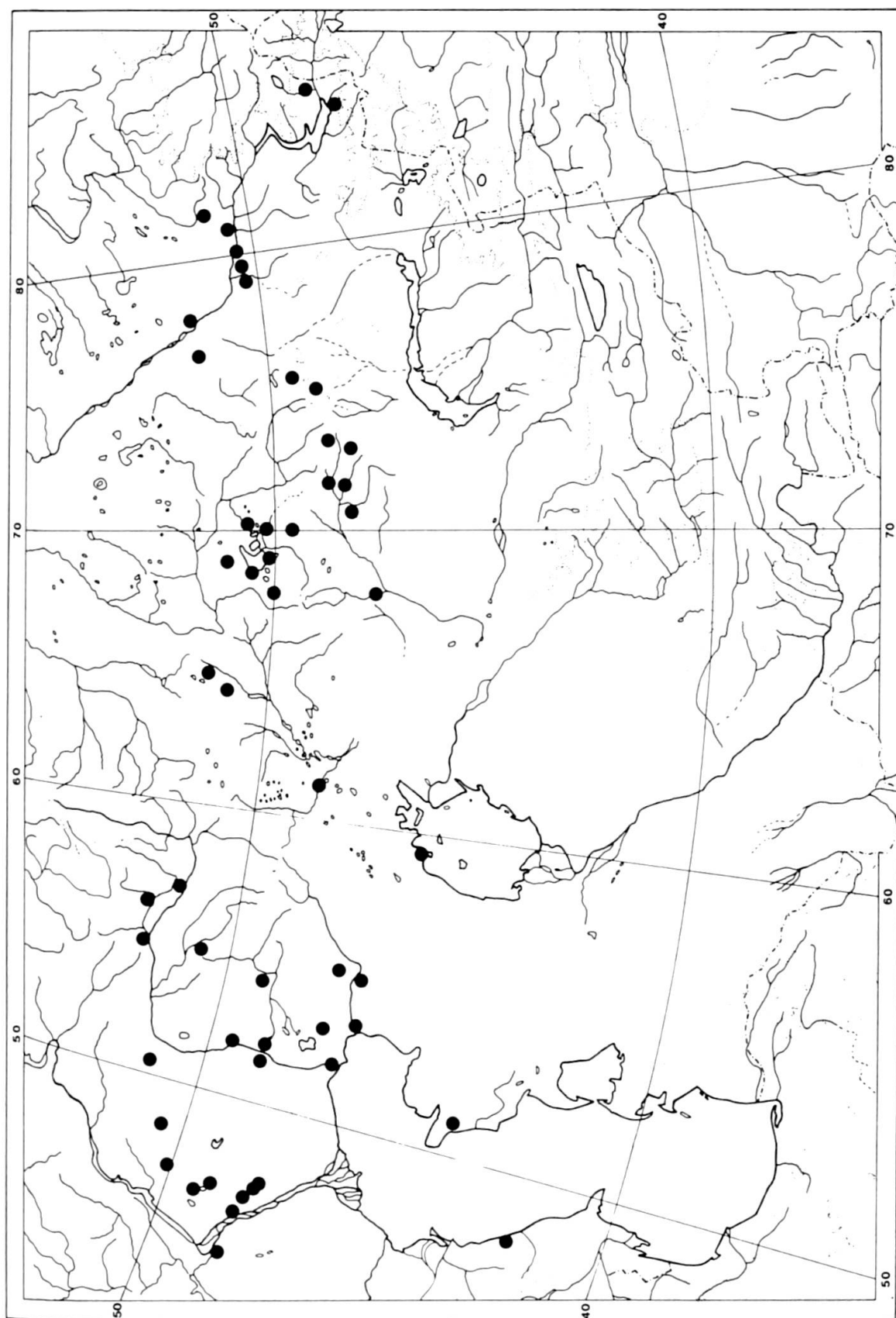


Fig. 39. — Carte de distribution de *Sterigmostemum caspicum* (Lam.) Ruprecht.

**2. Sterigmostemum ramosissimum** (O. E. Schulz) Rech. fil., Fl. Iranica 57: 280. 1968.

- ≡ *Anchonium ramosissimum* O. E. Schulz, Bot. Jahrb. 66: 97. 1933. **Lectotypus:** JE! (cf. ci-dessous).  
 = *Anchonium sterigmoides* Lipsky, Fl. U.R.S.S. 8: 322. 1939. (Typum non vidimus).

*Typification***PROTOLOGUE**

“Transcaspica: Kisil Arwat, Karakala, in monte Sundsodagh. (P. Sintenis 1901 Nr 1762 sub nomine *Sterigma torulosum*, cfr. Freyn in Bull. herb. Boiss. 2. sér. III. 8 [1903] 691).“

**LECTOTYPUS**

- a) Etiquette imprimée: P. SINTENIS: // Iter transcaspico-persicum 1900-1901. // N° 1762. // *Sterigma torulosum* D. C. // Regio transcaspica; Kissil Arwat; Karakala: / in monte Sundsodagh. / 18. V. 1901.

JE, ex herbarium Haussknecht (2 feuilles, numérotées I et II).

- Obs. 1. Le lectotype est le spécimen monté sur la feuille I. Celui de la feuille II est un isotype. Dans les deux cas, il s'agit d'une portion de tige, portant des rameaux fructifères.
2. Annotation manuscrite de J. Bornmüller: *Zwischen Sterigm. × Anchonium stehend ! / Was ist das ? Sterigmost. torulosum der / Tifliser Gegend (loc. cl.) ist ganz was anderes. / Wollte die Pfl. imer [m surmonté d'une barre de dédoublement] als eigene Art be- / schreiben, doch war zuvor noch Verschiedenes in / der Literatur ( z. T. mir nicht zugänglich) nachzulesen. / Bornmüller.7/2/6.*
- Annotation manuscrite de O. E. Schulz: *Mir auch unbekannt. Wahrscheinlich etwas / Neues: Griffel verlängert, ob Anchonium? / O. E. Sch.*

**ALII ISOTYPI**

1. a) Etiquette imprimée identique à celle du lectotype. JE, ex herb. Sagorski (1 feuille).
2. a) Id. LD, ex herb. Sintenis (2 feuilles).
3. a) Id. G, ex herb. Barbey-Boissier (2 feuilles).
4. a) Id. G, sans acquit (2 feuilles).
5. a) Id. G, ex herb. Micheli (2 feuilles).
6. a) Id. P (2 feuilles).
7. a) Id. K (3 feuille).
8. a) Id. E (2 feuilles).
9. a) Id. BM (1 feuille).
10. a) Id. W (1 feuille).
11. a) Id. S (1 feuille).

N.B: L'exemplaire de JE qui, comme l'atteste une note manuscrite, a été examiné par O. E. Schulz, semble être le mieux à même de remplacer le matériel type de sa collection, détruit durant la Seconde Guerre mondiale.

**DESCRIPTION**

*Suffrutex* omnino glanduloso-hispidus, plerumque basi ramoso-divaricatus, siliquis moniliformis perglandulosisque, stylo elongato et stigmathe distincte bilobo.



*Planta* suffruticosa, collo squamoso-comosa; *caudex* verosimiliter plerumque simplex. *Caulis* 20-90 cm altus, plerumque basi ramoso-divaricatus raro simplex, excurrens et in tertia parte superiore solum divisus, omnino glandulis stipitatis hispidus, colore pallide viridi-flavescenti, minute canaliculatus. *Indumentum* e pilis ramosis et glandulis tenue stipitatis et ochraceo-capitatis ad 1 mm longis, pubem eximiè superantibus. *Folia* basalia rosulata, lanceolata, 5-10 cm longa, 6-10 mm lata, pinnatifida, vel pinnatisecta, vel subruncinata, costa mediana subtus conspicua, griseo-viridia, vel glaucescentia, petiolata, sub anthesi vel exeunte anthesi deleta; caulina sessilia vel anguste petiolata, gradatim decrescentia, lineare-oblanceolata, integra vel remote serrata, ad apicem versus anguste attenuata, acuta, nervatura camptodroma, omnia utrinque tomentoso-canescens ac glandulosa. *Racemi* laxi, multiflori — saepe plusquam 30 fl. instructi-acrescentes. *Pedicelli* floriferi tenues, calycem plusminusve aequantes, ad 15 mm longi, erecto-adscendentes, tomentosi ac glandulosi. *Petala* ad 10 mm longa, 4-4.5 lata, flava, unguicalato-cuneata, ungue laminam aequante, lamina apice late obtusa, interdum leviter emarginata, sub anthesi patens. *Sepala* 5-6 mm longa, ovato-lanceolata, margine et apice albidi-flavida, laxè pubescentia, glandulosa. *Stamina* longiora (7 mm), filamentis dilatatis plusquam partem quintam superiorem longitudinis per paria coherentia, externa libera ac breviora (5 mm). *Antherae* oblongae basi sagittatae, apice obtusae. *Grana* pollinis tricolpata, spherioidea 23-25  $\mu$ , exine reticulata. *Ovarium* oblongum, basi globosum, superne in stylum elongatum, eum fere aequante attenuatum, dense glandulosum ac canescens. *Stigma* bifidum, lobis recurvatis. *Siliquae* 15-20 mm, oblongae, argute anguloso-costatae, bis vel ter constrictae,  $\pm$  moniliformes, in articulos biloculares ruptiles, loculis monospermis, plerumque arcuatae nisi recurvatae, pedicello incrassato suffultae, in stylum curvatum vel geniculatum attenuatae, earum longitudinis partem teriam fere aequante, stigmate bilobo, stellato-canescens ac glandulis stipitatis numerosis obtectae. *Septum* crassiusculum, fibrosum. *Semina* 4-6(-8), 2-2.5  $\times$  1-1.3 mm, lateraliter parum compressa, cotyledonibus saepe radícula longiores. Fl. maj.-jun. (fig. 40, 41).

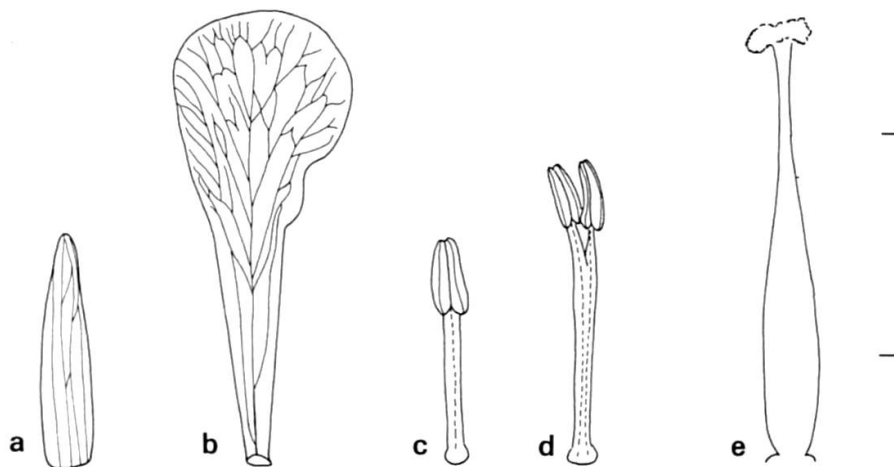


Fig. 40. — *Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f.: pièces florales; (a) sépale; (b) pétale; (c) une étamine du verticille externe, libre; (d) une paire d'étamines internes, soudées par leurs filets; (e) ovaire. Echelle: 5 mm.

#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

- Vivace de grande taille, certainement la plus grande espèce du genre.
- Ramifications très abondantes.
- Siliques indéhiscentes.

Pour autant que l'on puisse l'apprécier sur le nombre restreint d'échantillons dont nous avons pu disposer, la variabilité porte essentiellement sur le mode de ramification. Dans la plupart des cas, celle-ci est sympodiale et intervient dès la base, les axes secondaires étant divariqués à leur tour, à répétées reprises. Le type monopodial, acrotone, n'est cependant pas rare, à l'instar de ce que nous avons pu observer chez *Anchonium billardieri* (JACQUEMOUD, 1984: 723). Mais sur tous

41 □



Fig. 41. — *Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f.: une de rares exsiccata de cette espèce, la moins répandue du genre *Sterigmostemum* M. Bieb. (Wendelbo & Foroughi 12694).

les exsiccata de grande taille, la souche n'est pas ou à peine représentée, et l'on ne saurait dire si elle est elle-même divisée, tandis que chez les exemplaires de petite taille, la souche est monocaule, garnie de vestiges foliaires, et couronnée par la nouvelle rosette.

### *Chorologie* (fig. 42)

#### DISTRIBUTION

Zones moyennes et culminales de l'Elbourz oriental et du Kopet Dagh.

**URSS.** Turkménie: Kopet Dagh, de la région de Kara Kala au N.E., jusqu'à la hauteur d'Ashkhabad, au S.E.

**IRAN.** Extrémité orientale de l'Elbourz, de la région de Semnan, au S.W., jusqu'au N. de Robat-e Qareh Bil, au N.E.

#### AIRE

Elément sténo-endémique irano-touranien, rattaché par sa distribution au "Khorassan pattern" de HEDGE & WENDELBO (1978: 451), type d'aire que ces auteurs considèrent comme un important point de rencontre entre les espèces de l'Elbourz et celles de l'Asie centrale.

Le déterminisme d'une aire de ce type ne semble pas devoir être recherché dans des facteurs biogéographiques, mais plutôt dans des facteurs historiques: on peut s'interroger sur son éventuel caractère relictuel.

#### HABITAT ET ÉCOLOGIE

*Sterigmostemum ramosissimum* affectionne les pentes, rocailleuses ou limoneuses, d'orientation diverse (E., N.W.), des zones inférieures (1200 m), jusqu'en moyenne montagne (2200 m). Récoltée dans la "Steppe à *Stipa* et *Festuca ovina*" (Linczevski 166 (LE)), dans le Kopet Dagh, la plante a été observée dans la "Steppe à *Artemisia*" des versants méridionaux de l'Elbourz, où elle ne semble pas très fréquente, comme en témoigne cette indication figurant sur l'exsiccatum *Wendelbo & Foroughi 12964*: "Here and there".

#### DONNÉES CYTOLOGIQUES

Un dénombrement répertorié par BOLHOVSKI & al., 1969: 163) — nous n'avons pas vu la publication originale — donne  $n = 7$ , nombre de base très fréquent parmi les espèces de la tribu des Hespéridées. Effectués sur du matériel attribué à *Anchonium elichrysifolium*, les comptages chromosomiques présentés par MAASSOUMI (1980, thèse inéd.: 16 et 80), se rapportent selon toute vraisemblance à *Sterigmostemum ramosissimum*, pour des raisons — essentiellement chorologiques — exposées dans un précédent travail (JACQUEMOUD, 1984b: 738-739). Les résultats,  $n = 7$ , obtenus par cet auteur, à partir de spécimens provenant de deux localités différentes et peu élevées de l'Elbourz oriental, sont d'ailleurs conformes à ceux énoncés par les chercheurs soviétiques. Mais n'ayant vu qu'une photographie d'un des spécimens dans le travail de MAASSOUMI (op. cit.: 64), nous ne saurions être catégoriques.

#### PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE *STERIGMOSTEMUM*

Seule espèce vivace, à l'exception de *S. caspicum*, *S. ramosissimum* occupe une place à part, que la situation de son territoire contribue à rendre marginale. Sa silique offre une similitude frappante avec la silique de *Anchonium billardieri* et, sous ce rapport, *S. ramosissimum* se rapproche d'avantage de cette dernière espèce que des autres espèces du genre *Sterigmostemum*: c'est sans doute ce qui valu à *S. ramosissimum* d'être décrit par Schulz dans le genre *Anchonium*. En définitive, si nous avons hésité à nous rallier à l'avis de Schulz, et par conséquent à réintégrer l'espèce au genre *Anchonium*, c'est bien par manque d'arguments objectifs qui permettraient de trancher définitivement. Il nous semble cependant raisonnable de maintenir l'espèce dans le genre *Sterigmostemum*, dans lequel elle ne fait nullement figure de "mouton noir", tant par sa morphologie que par sa chorologie. On peut même la concevoir comme proche de *S. incanum* (cf. chapitre des relations interspécifiques).

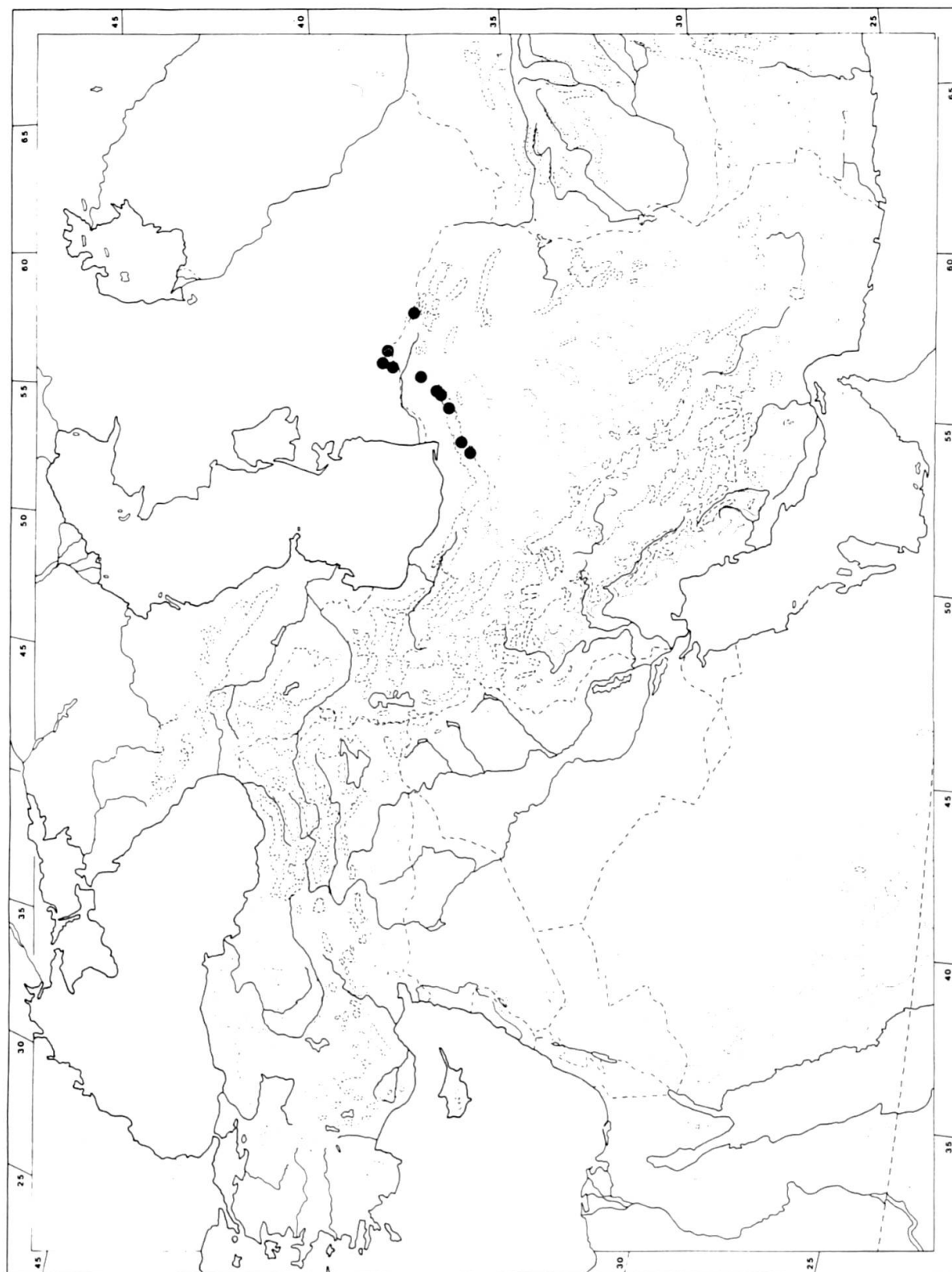


Fig. 42. — Carte de distribution de *Sterigmostemum ramosissimum* (O. E. Schulz) Rech. f.



*Specimina visa*

**URSS. Turkmenskaja SSR: Krasnovodskaja Oblast:** “Inter Kara-Kala et Tchakan-Kala“, 1.6.1930, *Bobrov* 23 (LE); Kopet Dag: col d'Aï-dere-su [trad.], 26.6.1925, *B. Fedtschenko, Massagetov & Bobrov* 733 (LE); id., 1004 (LE); URSS. Turkménie. Rég. de Kara-Kala. Kopet-Dagh S.W. Ligne de partage des eaux entre la Tchandir et le Sumbar. Région sommitale des chaînes, dans la zone des steppes sèches. [trad.], 14.6.1972, *Franskevitch s.n.* (C, G, H, W); Crête Sumbar-Tchandir. Débarcadère de Karsk [?]. [trad.], 4.5.1912, *Gedevanov & Dranitsin* 173 (LE); Ligne de partage des eaux entre Tchandir et Sumbar. Entre la source de Makkoum-Soum et le Mont Kaounzoun-pesn-dagh. Pente steppique orientée à l'est. [trad.], 28.5.1931, *Linczevski* 38 (LE); ibid., Steppe à *Stipa* et *Festuca ovina*. [trad.], 28.5.1931, *Linczevski* 166 (LE); “Regio transcaspica; Kisil Arwat; Kara-kala: in monte Sunsodagh.“, 18.5.1901, *Sinten* 1762 (B, BM, E, G, JE, K, LD, P, S, W); “Chorda-Kala basis [?]“, 11.5.s.a., *ign.* 199 (LE).

**Turkmenskaja SSR: Ashabadskaja Oblast:** Environs d'Ashkabad. Sommet du Kargile-Nouhouz. [trad.], 1912, *Mikhelson s.n.* (LE); Kargila, sur la route en direction de Nouhouz. [trad.], 28.5.1912, *Samokich* 1377 (LE).

**PERSIA. Prov. Mazandaran:** “Mohamed Reza Shah Nat. Park, near Dasht, NE Iran“, maj.1973, *Polunin* 11805 (K).

**Prov. Mazandaran/Korasan:** “Gorgan: Shahpassand → Almelh Bodjnour“, 10.6.1975, *Termé* 31906 (E).

**Prov. Mazandaran/Semnan:** “PERSIA: C: Damghan-Semnan: (Parvar Protected Region): In montibus inter Shahmirzad, 35°05'N, 53°28'E, et Fulad Mahalla, 36°05'N, 53°50'E, 68 km NE Semnan, in declivibus saxosis, 2200 m“, 30.5.1975, *Rechinger* 52318 (G, W).

**Prov. Mazandaran/Tehran:** “N. of Firuzkuh.“, 1977, *Kürschner s.n.* (Kürschner).

**Prov. Semnan:** “Shahrud. Koshyeylagh. slope: E. soil: clay.“, 10.6.1973, *Foroughi* 8944 (HUI); “In jugo Khosh-Jaila, ca. 70 km ab oppido Shahrud orientem versus, ca. 2000-2200 m.“, 7.6.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari Rech.* 5409 (B, G, Hub., K, W); “In declivibus argilloso-conglomeraticis jugi Ahvan (Ahuvan), 35°47'N, 53°45'E, inter Semnan et Damghan, 1800 m“, 21.5.1977, *Rechinger* 55381 (B); “Shahpassand to Sharud, south side of pass Gardaneh Kosh Yeilagh, *Artemisia* steppe“, 22.6.1974, *Wendelbo & Foroughi* 12868 (LE).

**Prov. Korasan:** “PERSIA: N: Gorgan (Mohamed Reza Shah National Park): In planitie (“dasht“) ad viam versus Almelh ducentem, N Robat-e Qareh Bil, 37°19'N, 56°26'E, 1200 m“, 5.6.1975, *Rechinger* 52836 (W); “PERSIA: N: Gorgan (Mohamed Reza Shah National Park): In planitie (“dasht“) ad viam N Robat-e Qareh Bil, 37°19'N, 56°26'E, versus Bedakeh ducentem, 1200 m“, 7.6.1975, *Rechinger* 52977 (W); “PERSIA: N: Gorgan (Mohamed Reza Shah National Park): ad viam N Robat-e Qareh Bil, 37°19'N, 56°26'E, versus Bekadeh ducentem, 1300-1500 m, in declivibus boreo-occidentalibus jugi“, 21.5.1975, *Renz [N° Rech.]* 52836 (W); “Prov.: Gorgan: Mohamed Reza Shah Wildlife Park, Almelh. Small valley, here and there on the slopes, flowers yellow“, 19.6.1974, *Wendelbo & Foroughi* 12694 (LE, W — cf. fig. 41).

## ICONES

— HEDGE & RECHINGER, in RECHINGER (1968), “Fl. Iranica“ 57: 31. (siliqua).

**N.B.:** Le spécimen représenté sur la photographie figurant en p. 64 du travail de MAASSOUMI (1980, thèse inéd.), sous le nom *Anchonium elichrysifolium*, se rapporte très probablement à *S. ramosissimum* (cf. cytologie, dans la partie descriptive).

### 3. *Sterigmostemum incanum* M. Bieb., Fl. Taur.-Caucas. 3: 444. 1819.

- ≡ *Cheiranthus torulosus* M. Bieb., Fl. Taur.-Caucas. 2: 121. 1808, [non Thunb., Prodr. Pl. Cap.: 108. 1794.]. **Typus:** "Iberia, Steven.". **Lectotypus:** (LE!) (vide JACQUEMOUD, 1984 a: 303). **Iso:** (LE, G, G-DC, H, K).
- ≡ *Sterigma torulosum* (M. Bieb.) DC., Syst. Nat. 2: 580. 1821. [comb. illeg.].
- ≡ *Sterigmostemum torulosum* (M. Bieb.) Stapf in Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 51: 301. 1885. [comb. illeg.].
- = *Sterigma contortuplicatum* Boiss. in Ann. Sc. Nat. Bot. ser. 2, 17: 387. 1842. **Typus:** "Absque numero, in provinciâ Aderbidjan.". **Lectotypus:** "Aderbidjan / Aucher-Eloy-Herbier d'Orient N°". (P!) (cf. fig. 44). **Iso:** (G-BOIS!).
- = *Sterigmostemum contortuplicatum* (Boiss.) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 36. 1891.
- = *Sterigmostemum contortuplicatum* (Boiss.) Bornm. in Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 60: 73. 1910. [comb. illeg.].
- = *Sterigmostemum tomentosum* (Willd.) M. Bieb. var. *subintegrum* Turrill in Bull. Misc. Inform. 1930: 304. 1930.
- = *Sterigmostemum sulphureum* subsp. *glandulosum* Huber-Morath & Reese in Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 48: 273. 1940. **Typus:** "Kleinasien; Phrygien; Vilajet Denizli, Steppe bei Denizli, 29.V.1935. und 3.VI.1938, leg. H. Reese. Phrygien, zwischen Dinar und Isparta, 1200 m, 1.VI.1935, leg. E. Wall."

#### LECTOTYPUS

"Phrygien, zwischen Dinar und Isparta, 1200 m", 1.VI.1935, *E. Wall s.n.* (Herb. Huber-Morath!). **Isosyntypi:** "Distr. Denizli. Steppenhügel 7 km NE von Denizli.", 3.6.1938, *H. Reese s.n.* (Herb. Huber-Morath!).

#### DESCRIPTION

*Sterigmostemum* plerumque annuum, interdum bienne, vel plurienne, foliis magis variabilibus, basalibus dissectis, canescentibus, siliquis plerumque hispidoglandulosis, sub maturitate pedunculo caule adpresso vel erecto-adscendente, indehiscentibus vel dehiscentibus. Petala citrina (5-)7-9(-10)mm.

*Herba* annua, interdum biennis vel pluriennis, valida vel minuta. *Radix* simplex, interdum dauciformis, verticalis, raro sub collum fibrosus, radicellis sparsis vel nullis. *Caudex* interdum lignosus ac divisus, raro reliquis nonnullis foliorum emortuorum obtectus. *Indumentum* e pilis ramosis, clycis apice furcatis vel simplicibus, normaliter glandulis stipitatis ± intermixtum; nonnullis tamen speciminibus glandulae omnino desunt. *Caulis* (55-)110-350(-450, raro usque ad 550) mm, herbaeus, rotundatus vel angulosus, nunc simplex et superne divisus, nunc basi ramos adscendentes aequales edens, ± pubescens vel glabrescens, interdum basi vel superne valde glandulosus. *Rami* pauci vel numerosi, simplices vel divisi, plerumque adscendentes, interdum decumbentes. *Folia* radicalia rosulata, (25-)65-100(-155) × (6-)15(-30) mm, anguste petiolata, pinnatifida vel pinnatisecta, vel runcinato-lyrata, lobi saepe acuti, pubescentia vel canescentia, griseo-viridia vel viridia, interdum sparse glandulosa, ad maturitatem saepe desiccata vel emarcida; caulina inferiora pinnatifida vel pinatisecta vel sinuato-dentata, superiora sessilia, sensim descrecentia, plerumque sinuata vel integra anguste oblongo lanceolata, apice obtusa. *Inflorescentia* racemosa, 15-35(-40) floribus. *Pedicelli* ebracteati, fructiferi 4-9 mm, superne incrassati et plerumque erecto-adpressi, interdum glandulosi. *Sepala* aequalia, (3-)3.5-4.5 × 2 mm, lateralia basi non saccata, omnia apice minute cucullata, margine et apice scariosa. *Petala* (5-)7-9(-10) × 4.5 mm, citrina, in sicco saepe brunescencia. *Stamina* majora (interiora) filamentis dilatatis usque ad — vel paulo supra — dimidium per paria connata, 6 mm longa, breviora libera, 4 mm longa. *Antherae* (maj. 1.8 mm, brev. 2 mm), oblongae, basi leviter obtuse sagittatae, apice obtusae. *Grana* pollinis tricolpata, sphaeroidea, prolata, 40-42 × (15-)20-26 μ, exine reticulata. *Ovarium* canescens, oblongum breve in stylum attenuatum. *Stigma* bilobum, lobis brevibus ac recurvis. *Siliqua* 25-30(-40) mm 1.5 mm, basi arcuata et incrassata, ± lomentacea, interdum longitudinaliter dehiscens, marginibus incrassatis, interdum tranverse in articulos fracta, dissepimentum incrassatum, stylo rostriformi et elongato. *Semina*

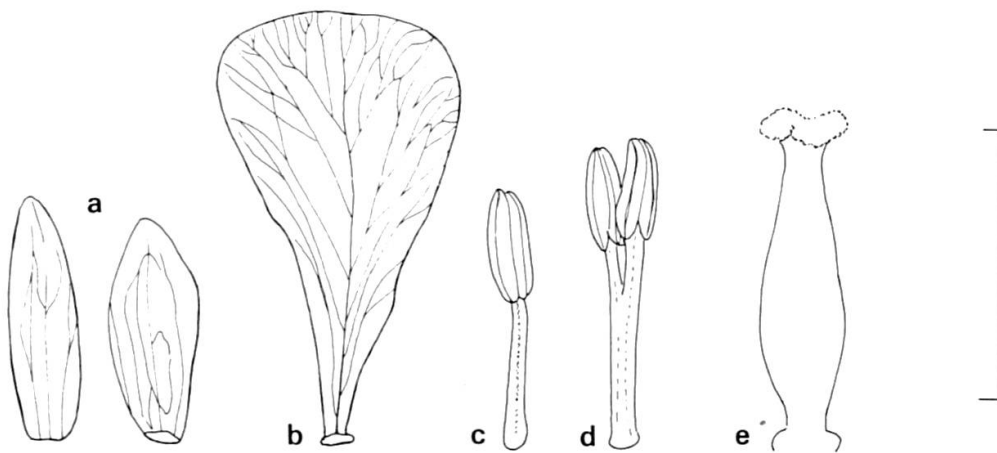


Fig. 43. — *Sterigmostemum incanum* M. Bieb.: pièces florales; (a) sépales; (b) pétale; (c) une étamine du verticille externe, libre; (d) une paire d'étamines internes, soudées par leurs filets; (e) ovaire. Echelle: 5 mm.

8-20, oblonga,  $1.7-2.7 \times 0.7-1.5$  mm, fulva vel brunescens. *Embryo* notorrhizus. Fl. (mar.) apr.-jun. (jul.) (fig. 38b, 43, 44, 45, 56b).

#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

Suivant de près *S. caspicum* par l'étendue de son aire, *S. incanum* surpasse cette dernière espèce par la diversité quelque peu déroutante de ses formes. Cependant, la constance de certains traits permet de déceler jusque dans les manifestations les plus extrêmes de son polymorphisme:

- les *fleurs modestes*, jaune citron, les pétales ne dépassant que de peu les sépales, sauf dans certaines formes naines de Géorgie ou d'Azerbaïdjan soviétique, où la corolle atteint près du double de la longueur du calice (Elisabethopol, *Pichler s.n.*; Tiflis, *Pichler s.n.*, par exemple). En fait tout est affaire de proportion, car la dimension des pétales, dans ces formes, est tout à fait conforme aux valeurs moyennes de l'espèce. L'appréciation objective de ce caractère, parfois déterminant par rapport à *S. sulphureum*, n'est pas très aisée sur les exsiccata;
- les *pédicelles* fructifères *dressés-ascendants*, voire souvent *appliqués* contre la tige. Et dans le premier cas, ils déterminent par rapport à la tige un angle fermé, tandis que cet angle est ouvert chez *S. sulphureum*, dans les cas où le pédicelle n'est pas franchement étalé. Par ailleurs, le pédicelle de *S. incanum* est plus distinctement épaissi à sa partie supérieure. Cette distinction s'applique aussi à *S. caspicum*, où le pédicelle est le plus souvent étalé à l'horizontale, mais ne joue pas dans le cas de la mystérieuse variété *asperulum* de *S. sulphureum*;
- la *silique* (fig. 38b) — d'ordinaire épaissie à la base, est en règle générale fortement recourbée dans sa partie inférieure, plutôt qu'arquée, parfois même circinée: le *S. contortuplicatum* décrit par Boissier est en fait un avatar de *S. incanum* (fig. 44). Variable par son mode de déhiscence et son ornementation, la silique n'est guère représentative de l'espèce en général, en revanche les siliques glanduleuses de certains spécimens sont typiques au point de rendre impossible toute confusion avec une autre espèce. En effet, ces siliques sont recouvertes de glandes stipitées distribuées sur l'ensemble de leur surface (très rarement, elles sont localisées à la base de la silique), et bien plus courtes que le diamètre du fruit. C'est donc plus la forme générale et le port de la silique qui sont caractéristiques, et non pas la présence de glandes, critère le plus souvent évoqué au sujet de notre espèce;
- la *pubescence des feuilles*, bien que variable en intensité, contribue par son caractère à l'identification de certains spécimens nains que l'on pourrait attribuer à *S. acanthocar-*

44a 44b 44c

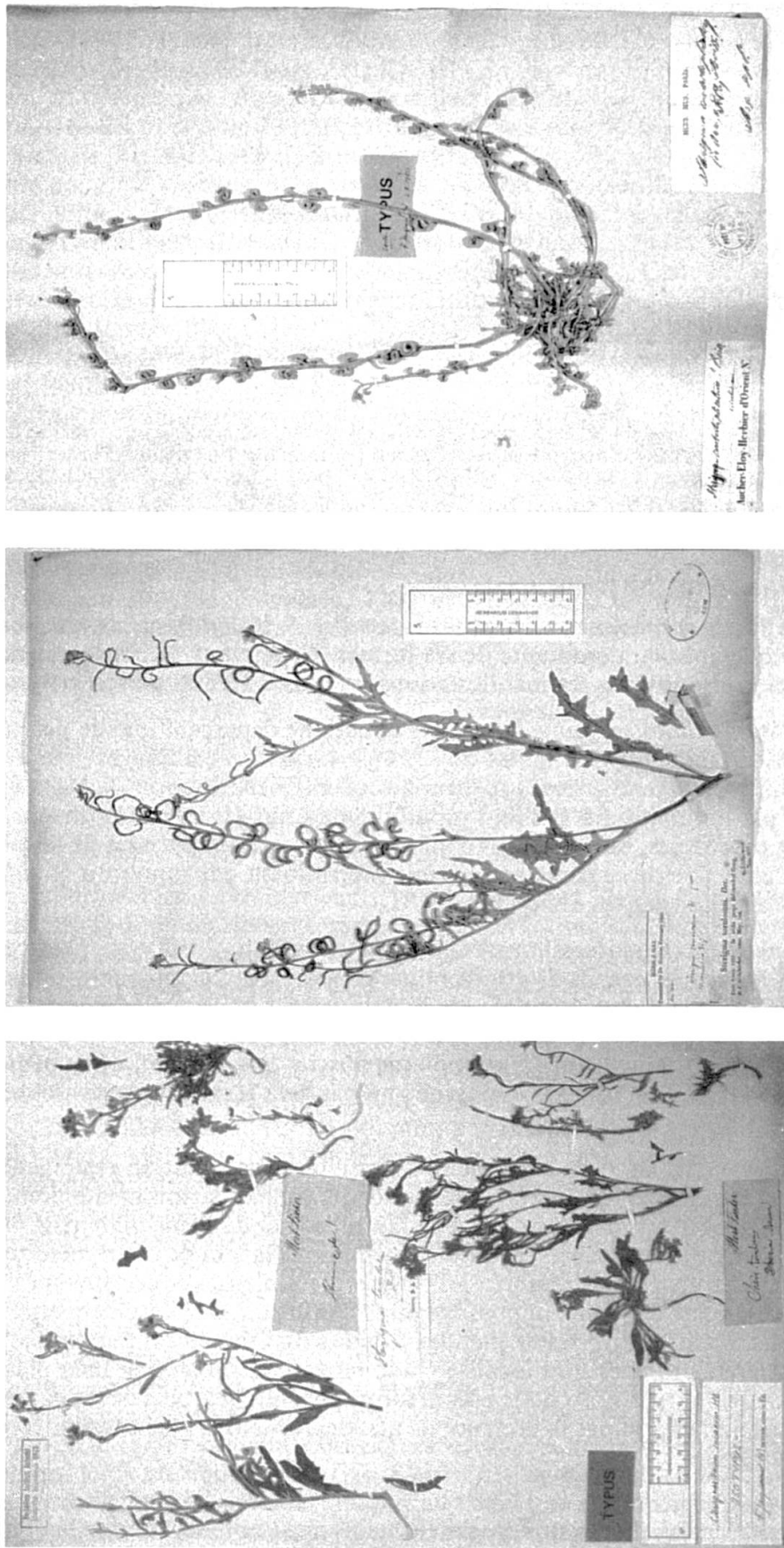


Fig. 44. — *Sterigmostemum incanum* M. Bieb.: (a) une des parts de la récolte originale de Steven, témoignant un peu de la diversité morphologique de l'espèce. L'étiquette du centre (*Iberia Cie*) de Steven (LE); (b) spécimen à siliques contortuplicquées, assez proches dans leur conformation de celles de *Sterigmostemum contortuplicatum* (Boiss.) O. Kuntze (*Helenendorf*, Géorgie, *Hohenacker 18138*, s.n. (K)); (c) Lectotype de *Sterigmostemum contortuplicatum* (Boiss.) O. Kuntze (*Aucher-Eloy* s.n. (P)), taxon mis en synonymie avec *Sterigmostemum incanum*.





Fig. 45. — *Sterigmostemum incanum* M. Bieb.: spécimen à souche lignifiée, totalement déformé et devenu vivace sous l'effet de l'abroustissement, récolté par Hohenacker dans le Talysch (Hohenacker 1836, s.n. (G)). Cette récolte a été distribuée sous le nom de *Sterigma tomentosum* (Willd.) DC.

*pum*: dans cette dernière espèce, les poils des feuilles ont des rameaux étalés, sans être chevauchant et les formes canescentes sont exceptionnelles;

- présente en deçà du 30° de longitude est, *S. incanum* est l'espèce la plus occidentale du genre.
- elle est aussi l'espèce la plus étroitement liée aux reliefs, puisque pour l'essentiel, sa distribution suit les contreforts des grandes chaînes de montagnes de l'Asie Antérieure.

*La variabilité* porte sur:

- la taille: individus fructifiés de 10 à 55 cm,
- les formes foliaires,
- la pubescence, à un moindre degré, les individus de très petite taille sont le plus souvent canescents,
- la glandulosité: intense à quasiment nulle, localisée à la base, affectant toute la plante, confinée dans la partie supérieure,
- la silique: déhiscence ou non, glanduleuse ou non, pubescente ou glabre,
- les modes de ramification.

A supposer qu'elle ait une quelconque signification taxonomique, on devrait déceler dans cette diversité morphologique quelques grandes lignes de force d'ordre géographique ou écologique. Or, si tant est qu'elles existent, elles sont difficiles à mettre en évidence.

*Les spécimens de petite taille* s'observent surtout en Transcaucasie et en Arménie s.l. Mais ils n'y sont pas exclusifs. D'autre part les individus provenant du piedmont de l'Elbourz ou de la région du Zagros sont rarement de petite taille, mais pour autant, et sans étude de populations, il est difficile de parler de "gradient".

*Les plantes les plus fortement glanduleuses* proviennent de Turquie et de Transcaucasie: mais dans cette région, elles existent, pour autant que l'on puisse l'affirmer sur la base des indications d'herbier, avec des plantes très faiblement, voire absolument non glanduleuses. On peut tout de même relever une tendance générale à une diminution de la densité des glandes vers le sud et l'est de l'aire, en d'autres termes, le long du Zagros et de l'Elbourz.

#### LE PROBLÈME DE *S. SULPHUREUM* VAR. *GLANDULOSUM*

Reconnaissable, selon sa diagnose (HUBER-MORATH, 1940: 273), à l'abondance des glandes stipitées, à sa tige richement pourvue de rameaux étalés, le subsp. *glandulosum*, que cet auteur rattache à *S. sulphureum*, ne se distingue pas, sur l'essentiel de *S. incanum*, malgré la taille importante de certains de ses représentants. Les caractères distinctifs qu'on lui prête ne sont pas assez tranchés pour justifier son statut subsppécifique, et si tel était le cas, ce taxon devrait être rattaché à *S. incanum* et non pas à *S. sulphureum*. Les spécimens qu'on lui a attribués sont peut-être la marque d'une tendance évolutive de *S. incanum*, voire de l'amorce d'une différenciation, mais à défaut d'un matériel plus abondant ou d'une étude de terrain, ils apparaîtront dans ce travail au sein de cette espèce, sans autre distinction taxonomique. L'argument chorologique semble d'ailleurs conforter ce point de vue, ces plantes étant éloignées du territoire occupé par *S. sulphureum*, alors qu'elles se placent dans la continuité de l'aire de *S. incanum*, dans son acception "classique".

Plus troublante encore est la variabilité de la *silique*, car elle n'affecte pas seulement son ornementation, mais aussi sa conformation et son mode de déhiscence. Les plantes à siliques glanduleuses, — élément primordial de la définition classique de l'espèce — sont localisées avant tout en Turquie (Arménie: Ispir, Tortum,...) et en Transcaucasie, et se raréfient vers l'Est et le Sud à partir de l'Azerbaïdjan (Mugan). Mais ce caractère survient encore ponctuellement dans des contrées fort éloignées: au NW d'Esfahan, (*Pabot s.n.*), entre Khomain et Golpaygan (*Furse 1729*), près d'Hamadān (*Pabot s.n.*). Il est donc hasardeux d'établir un parallèle entre la taille des individus et la présence ou non de glandes sur les siliques.

Plus ardu encore le problème de la *conformation de la silique*: la rareté des exsiccata portant des siliques *ouvertes* (Armenia, prope Tortum, *Huet du Pavillon*), interdit toute généralisation. On pourrait être tenté de lier la déhiscence aux individus de petite taille d'Arménie comme de Transcaucasie, mais dans cette dernière région cohabitent des formes à siliques glanduleuses de type "déhiscent" et celles à siliques non glanduleuses de type "indéhiscents". Par ailleurs, la maturation semble être tardive, et les siliques "indéhiscentes", vraiment mûres font défaut. De plus, la fructification chez *S. incanum* est souvent imparfaite, ou affectée par des malformations, au reste répartie de façon très irrégulière sur une même plante. Enfin, sans que la rupture transversale en segments irréguliers soit aussi fréquente que chez *S. sulphureum*, c'est bien aux siliques de cette espèce que l'on doit rapprocher les siliques "indéhiscentes" de certains individus de *S. incanum*.

La variabilité de la *pubescence*, indépendante de la distribution des glandes, se traduit surtout par une densité plus accusée chez les individus de petite taille, les seuls à justifier vraiment l'épithète spécifique *incanum*.

*Les formes foliaires*. Feuilles radicales et caulinaires inférieures sont toujours découpées, à l'extrême sur les plantes de petite taille, où l'incision du limbe atteint souvent la nervure médiane et les segments sont plus étroits, les marges foliaires révolutes.

#### LES MODES DE RAMIFICATION ET DE DURÉE DE VIE

Les deux principaux modes de ramification représentés sont:

- le type monocaule (méso)acrotone,
- le type pseudo-sympodial basitone.

Leur expression est également fonction de la durée de vie. Ordinairement (?) annuelle, l'espèce peut devenir bisannuelle, voire "pseudo-vivace", l'expression "short perennial" des auteurs anglo-

phones n'ayant pas d'équivalent français reconnu. Les spécimens du Talysch (*Hohenacker*) en sont la démonstration, et de plus, ils ont été profondément modelés par l'abrouissement (fig. 45). La plante est donc susceptible, en certaines occasions, de produire une souche lignifiée qui peut même se diviser, mais ces occasions demeurent exceptionnelles. Quant aux plantes de petite taille, elles sont souvent monocaules et fort peu ramifiées.

#### LA FLEUR

De taille plus réduite que chez *S. sulphureum*, la fleur varie dans ses proportions, mais pas dans sa couleur. D'ordinaire, les pétales ne dépassent que de peu le calice (env. 1/3), mais sur les exemplaires de petite taille (10 cm de hauteur environ), de Géorgie ou d'Azerbaïdjan soviétique, les pétales, sans excéder la longueur moyenne de l'espèce, dépassent largement le calice.

En dépit des quelques tendances que l'on peut deviner, plutôt que reconnaître, la variabilité de *S. incanum* serait donc d'essence phénotypique, traduisant la plasticité de l'espèce, signe de sa vigueur. Sa traduction en termes taxonomiques est quoi qu'il en soit bien hasardeuse sans étude de terrain, et l'on peut se référer à l'exemple de *Goldbachia laevigata*, dont le polymorphisme a fait échec à maintes tentatives de clarification (KØIE & RECHINGER, 1958: 13).

#### HABITAT ET MODE DE VIE

Plante de milieu steppique aride à semi-désertique; recherche les pentes ensoleillées rocailleuses, les terrains limoneux, argileux ou même sableux; parfois halophyte; rudérale occasionnelle, rarement agreste. Plaines, hauts-plateaux, zones de piedmont, dépressions et fonds de vallées. 600-2000 m, jusqu'à 2700 m dans le Kurdistan iranien.

L'étendue de son aire et surtout la diversité des régions qu'elle recouvre le laissent supposer, *S. incanum* n'est pas une plante étroitement spécialisée. Elle s'accommode de substrats fort variés, comme il ressort des indications de récolte:

- galets d'un lit de rivière ou graviers d'un rivage lacustre,
- sables et limons,
- marnes et argiles rouges,
- gypses salifères,
- roches volcaniques,
- calcaires, en bancs ou rocailles,
- schistes,
- conglomérats.

Presque aussi éclectique que *S. caspicum*, dans le choix de ses substrats, *S. incanum* n'est pas aussi halophile, si l'on s'en tient aux seules indications de récolte: une seule allusion explicite à un milieu salin (*Tahtadzhan & al.* 69153). Toutefois la présence fréquente de l'espèce aux abords du lac de Van ou sur les berges du Tüz Gölü, sont des indications implicites de la tolérance aux sols salins, voire d'une tendance halophile. Le nom de l'espèce n'apparaît cependant pas dans les études de la végétation halophytique effectuées dans la région du Tüz Gölü (BIRAND, 1960; KÜRSCHNER, 1983).

A la diversité des substrats s'ajoute la variété de l'habitat: pentes rocailleuses, plaines sableuses, vallées encaissées ou vastes étendues steppiques, ravins ou talus. Mais l'espèce n'est pas ubiquiste pour autant: liée à des groupements ouverts, steppes arides à *Artemisia*, par exemple. Si l'on se réfère à la carte de la végétation de Transcaucasie (GROSSHEIM, 1930), *S. incanum* est susceptible de croître dans les groupements suivants (cités ici selon la formulation du résumé anglais). Les localités données à titre d'exemple sont purement indicatives et ne sont pas exclusives.

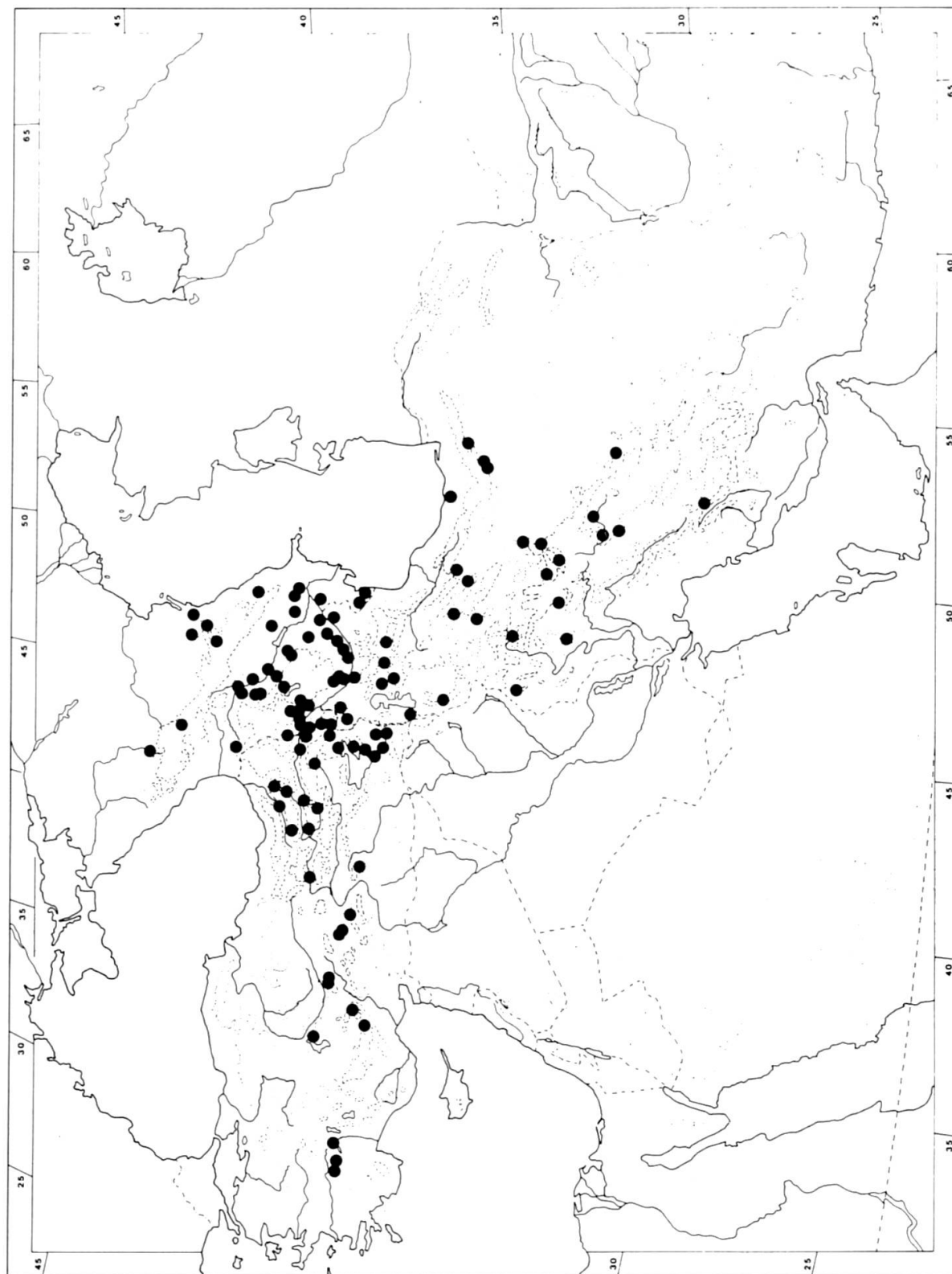


Fig. 46. — Carte de distribution de *Sterigmostemum incanum* M. Bieb.



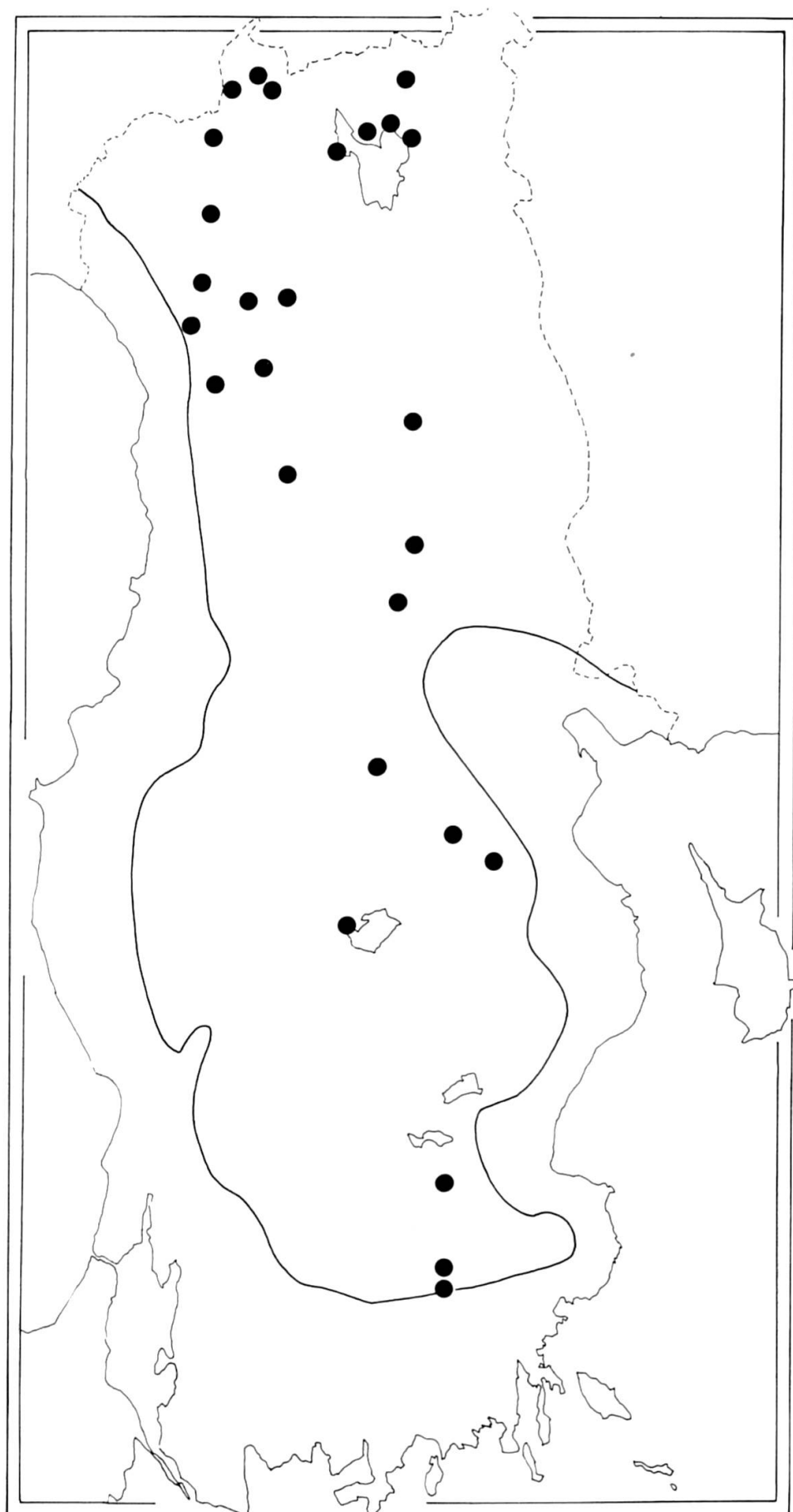


Fig. 47. — Distribution de *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. en Anatolie. Le trait gras figure la limite du domaine irano-touranien (d'après DAVIS, 1971).

#### “STEPPE ET MEADOW VEGETATION“

- “Semi-steppe (*Andropogonetum ischaemonis*)“. Ex: Tbilisi, Kazach.
- “Worm wood semi-desert (*Artemisietum* principally *Hansenianae*)“. Ex.: Karajazy (Géorgie), Kabistan (Azerbaïdjan). “Salt-wort semi-desert and solontchaks“.
- “Salt-wort semi-desert of more halophilous salt-worts (principally *Salsola crassa*, *Gamanthus pilosus*, *Petrosimonia brachiata*, and others)“. Ex.: Région d’Erevan.
- “Salt-wort semi-desert on the foothills (slopes) (*Artemisieto-Salsoletum nodulosae*)“. Ex.: Région de Nahičevan.
- “Worm-wort [salt-wort] (kagan) semi-desert (*Artemisieto-Salsoletum verrucosae*)“. Ex.: “Steppes“ de Gandscha, Shirvan, Mill (Azerbaïdjan).
- “Semi-desert on gravel-sand ground (*Achillea tenuifolia* is characteristic)“. Ex.: Région d’Erevan, Echmiadzin, Nahičevan.

#### “MOUNTAIN-XEROPHIL VEGETATION“

- “Vegetation of tye *gariga* and *frigana*“.

La carte des groupements végétaux de la Géorgie (KEČHOVELI, 1959), confirme, dans les grandes lignes, les indications relevées ci-dessus. L’examen de la carte de la végétation du Daghestan (ČIFFERS & al., 1960), amène à des constatations semblables: *S. incanum* y a été récolté principalement dans des groupements dominés par *Artemisia salsoloides* et *Festuca sulcata*.

Les considérations qui précèdent permettent, malgré le caractère quelque peu approximatif des extrapolations à partir de cartes de végétation, de conclure à une étroite parenté entre *S. caspicum* et *S. incanum* sous le rapport de l’écologie. Une parenté qui a ses limites, car *S. incanum* présente deux particularités notables:

1. C’est une espèce manifestement liée aux chaînes de montagnes, dont les parties inférieures constituent son habitat privilégié (espèce de piedmont). Cette relation ressort clairement de sa carte de distribution, surtout en Iran, où elle est répartie suivant deux axes déterminés par le Zagros et l’Elbourz, avec une pénétration dans les vallées internes plus marquée dans le premier cas. Le constat est similaire en Turquie: présente sur les hauts plateaux, jusqu’au centre de l’Anatolie (Tüz Gölü), notre plante est concentrée au voisinage de l’arc montagneux du Taurus, dont elle suit le versant interne (continental). Cette ambivalence, espèce de piedmont-espèce des plaines steppiques, est présente chez *S. caspicum*, mais avec un équilibre entre les deux tendances, équilibre manifestement rompu chez *S. incanum*.
2. A l’exception de *S. sulphureum* (cf. p. 97-100), *S. incanum* est la seule espèce du genre à manifester une tendance *rudérale*, attestée par de nombreuses indications de récolte: steppe dégradée, prairie en bordure de route, pentes érodées, pâturage dégradé, friches. Bref, elle affectionne aussi les milieux secondaires, élément positif dans l’hypothèse d’une filiation *S. incanum*-*S. sulphureum*.

*Chorologie* (fig. 46, 47)

Elément irano-touranien à distribution de type arméno-kurde (sensu HEDGE & WENDELBO, 1978: 450), avec irradiation centre-anatolienne et quelques localités en Ciscaucasie occidentale.

#### DISTRIBUTION

**URSS.** Ciscaucasie occ. (Vallées des rivières Kuban et Bakçan, rare); Ciscaucasie or.: Dagestan (peu fréquent). Transcaucasie: Géorgie (répandu dans la région de Tbilisi), Arménie (fréquent), Nakhichevan, Azerbaïdjan, y compris le Talysch (fréquent dans la zone steppique. Mugan, Mil, Shirvan).

**TURQUIE.** Kurdistan, Arménie, Centre-Anatolie (sensu DAVIS, 1971: 16), vers l'ouest jusqu'à Denizli.

**IRAN.** Azerbaïdjan occidental et oriental, Kurdistan (partie orientale), Zagros s.l. (au S. jusqu'à Shiraz), piedmont méridional de l'Elbourz, jusque dans la région de Semnan; une localité connue dans le Mazandéran (Amol). Une localité douteuse dans la région de Yezd (Buhse 1345).

#### AIRE

Comprise entre 44° et 29°30' degré de latitude nord, 29°30' (Denizli) et 53°30' de longitude est, l'aire de *S. incanum* occupe par sa surface la seconde place dans le genre *Sterigmostemum* derrière *S. caspicum*. Les quelques localités disséminées de Ciscausie occidentale n'enlèvent rien au caractère irano-touranien de l'espèce: jusqu'en Anatolie centrale, où elle est représentée par des formes peut-être marginales, son aire s'inscrit bien à l'intérieur de ce grand domaine floristique. La carte 47, figurant la répartition de l'espèce et les limites du domaine irano-touranien en Turquie (d'après DAVIS, 1971: 16), permet de le constater. La plante étant rare ou très peu récoltée dans la partie occidentale de son territoire, il convient toutefois d'être circonspect dans le commentaire de ses limites.

On l'a déjà relevé précédemment (écologie), *S. incanum* est manifestement lié aux grands systèmes montagneux de l'Asie du Sud-ouest: Caucase, Taurus, Zagros et Elbourz. Il serait tentant de les considérer comme autant de voies de migration possibles à partir d'un "foyer" transcaucasien, migration ordonnée le long de trois axes cardinaux, vers l'Ouest (Taurus), l'Est (Elbourz) et le Sud (Zagros). Vers le Nord-Ouest, l'implantation dans les zones climatiquement analogues à celles occupées en Transcaucasie ("District de Ciscaucasie orientale de la Province de Turan" de GROSSHEIM (1936)) est plus timide: le domaine des steppes pontiques n'est guère moins aride, mais les hivers y sont plus humides. C'est peut-être là l'explication de la présence décroissante de l'espèce du Daghestan vers le bassin supérieur du fleuve Kuban.

#### DONNÉES CYTOLOGIQUES

MAASSOUMI (1980: 16 et 63):  $n = 7$ . Matériel provenant de la région de Qazvin.

Cet auteur présente (op. cit.: 63) 2 illustrations de plaques méiotiques (diacynèse et anaphase II). Il a mis en évidence 7 bivalents, dont "2 avec centromère médian" et 5 "avec centromère submédian dont un participe à l'organisation d'un nucléole".

POLATSCHEK (1983: 136 et in sched.):  $2n = 14$ . Matériel de Turquie, Vallée de l'Arax (province de Kars), 40 km à l'W de Tuzluca. (Ressl s.n. (W)!).

Ces résultats sont conformes à ceux trouvés dans les autres espèces examinées.

#### PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE *STERIGMOSTEMUM*

Deuxième espèce du genre par l'étendue de son aire, *S. incanum* joue un rôle tout à fait déterminant: c'est autour de la position centrale qu'il occupe que semble s'organiser la distribution des autres espèces. De surcroît, il est le seul représentant du genre à être au contact avec *S. caspicum*. Par sa chorologie et sa morphologie, *S. incanum* semble donc assurer un relais entre cette dernière espèce, dont il partage l'écologie sur bien des points (diversité des substrats, xérophytisme, tendances halophiles, liens avec les reliefs), et *S. sulphureum*, espèce agreste, dont on peut voir une préfiguration dans les tendances rudérales de *S. incanum*.

<i>S. caspicum</i>	→	<i>S. incanum</i>	→	<i>S. sulphureum</i>
steppique		steppique		ségétal
halophile		rudéral		steppique occasionnel
		occasionnel		

BUŠ (1910: 684) estime les deux espèces liées par des formes de transition graduelles, au point, affirme-t-il, qu'il n'hésiterait pas à les réunir dans un traitement monographique. Dans le contexte d'une flore régionale, la distinction des deux espèces peut se justifier, car, écrit-il, leurs répartitions respectives dans le Caucase, bien que non séparées géographiquement, n'ont pas les mêmes caractéristiques. Il se pourrait, poursuit-il, qu'une étude détaillée de leur habitat révèle les raisons de cette

différence. Peut-être, conclut BUŠ, s'avérera-t-il que l'on a affaire à des races écologiques à déterminisme édaphique.

La présente étude ne saurait se prononcer sur la question des races écologiques. Leur existence est fort possible: la juxtaposition de formes glanduleuses et non glanduleuses, la diversité des modes de ramification, frappantes dans la région Caucasienne, sont peut-être liées à des différences dans la nature des sols. Mais toutes ces formes relèvent d'une seule et même espèce, en l'occurrence *S. incanum*. S'il est vrai que certains exemplaires sont dépourvus de glandes, l'on doit rejeter *catégoriquement* la notion de formes intermédiaires entre *S. incanum* et *S. caspicum*: la conformation et le port de la silique, la nature de la souche, l'habitus de la plante permettent toujours de trancher. Par ailleurs, la zone de contact possible entre les deux espèces est très restreinte. Nous ne pouvons donc pas partager l'opinion de la majorité des flores et travaux floristiques, même récents, traitant de la région caucasienne, qui font état d'une présence assez fréquente de *S. caspicum* en Transcaucasie (voir cette espèce). Il ne nous est pas d'avantage possible de suivre les auteurs qui, tout en reconnaissant dans leur dition l'existence du seul *S. incanum*, citent *S. tomentosum* [i.e. *S. caspicum*], dans la synonymie de cette espèce (TAHTADŽAN & FEDOROV, 1972: 119).

Cela étant, les analogies morphologiques entre *S. incanum* et *caspicum*, d'une part, *S. incanum* et *S. sulphureum*, d'autre part, ne sont pas négligeables. Elles concernent la silique, la forme du style et des stigmates. En outre, la pubescence est d'une nature assez semblable dans les trois espèces, notamment sur les feuilles. Le tableau ci-dessous rappelle les caractères propres aux trois espèces comme ceux qui les rapprochent:

	<i>S. incanum</i>	<i>S. caspicum</i>	<i>S. sulphureum</i>
pédoncule	appliqué à ascendant (angle fermé) renflé au sommet	étalé à légèrement ascendant jamais appliqué grosseur constante	étalé, rarement ascendant jamais appliqué grosseur constante
silique	déhiscente (tardivement) renflée à la base arquée à circinnée	déhiscente (tardivement) non renflée droite à arquée	nucamenteuse (fragmentable) non renflée droite à arquée parfois recourbée
style	court, conique	court, conique	court, conique
stigmate	bilobé	bilobé	bilobé
durée	annuelle, bisannuelle parfois pluriannuelle	pérenne	annuelle (rarement bisannuelle)

Si *S. incanum* et *S. caspicum* présentent quelques analogies sous le rapport de la morphologie, si la Ciscaucasie n'est pas loin de marquer un point de rencontre potentielle entre les deux espèces, c'est cependant avec *S. sulphureum* que les affinités sont les plus manifestes. Au plan morphologique, d'abord, c'est la silique qui est l'expression la plus frappante de cette parenté, avec les nuances qui ont été exposées, et avec le caractère énigmatique qu'elle revêt dans le cas de *S. sulphureum* var. *asperulum* (voir sous *S. sulphureum*). Frappante également, la complémentarité des aires de distribution — qui se jouxtent, mais ne se recoupent pas — suggère l'existence de liens étroits entre les deux espèces. Mais, en dépit de son polymorphisme, il n'a pas été possible de déceler chez *S. incanum* gradient morphologique qui puisse faire penser à l'existence de populations à caractère hybride.

#### *Specimina visa*

**TURCIA. Prov. Denizli:** "Turkey: Prov. Denizli: Denizli — Çardak; 15 miles from D.; 700 m; steppe.", 10.6.1962, Dudley D.35603 (E, K); "C2 DENIZLI. Distr. Denizli. Steppenbügel 7 km NE von Denizli", 3.6.1938, Reese s.n. (Hub.).

**Prov. Isparta:** "C3 ISPARTA. Distr. Dinar. Dinar-Isparta. 1200 m.ü.M.", 1.6.1935, *Wall s.n.* (Hub.).

**Prov. Ankara:** "TURKEY, centr. Anatolia. About 200 km. S of Ankara near Tuz Gölü, about 900 m. Hills grey steppe soil. Artemisietum", 30.6.1963, *Zohary & Plitman 31026* (HUI); "B5. Ankara: 10-12 km ENE of Koçhisar. 900 m. At edge of Tuz Gölü. Annual. Flower sulphur.", 29.4.1966, *Davis 421519* (E, K).

**Prov. Konya:** "Between Eregli et Ulukila (along the road Konya-Adana). 1200 m. Not grazed road side (between grain fields). open herbaceous vegetation on rather yellowish loamy soil. Flowers sulphureous.", 7.5.1959, *Hennipman & al. 998b* (K).

**Prov. Malatya:** "Gurun-Darende", 3500 ft, calc. steppe", 19.6.1954, *Davis & Polunin D.21941* (BM, K); "B7 MALATYA Distr. Malatya. Flugplatz Malatya, steppe. 900 m.", 11.6.1949, *Huber-Morath 9255* (Hub.).

**Prov. Kayseri:** "Plaine de Césarée (Cappadoce) à 1107 mètr. d'alt.", 1.7.1856, *Balansa 460* (G-BOIS); "Dans les rochers près de Baibout [i.e. Bayburt]", 24.6.1862, *Bourgeau 129* (G-BOIS, K). "B5 / B6 KAYSERI: 3 miles from Kayseri towards Geme-rek, 1000 m. Roadside chalky bank. Flowers pale yellow.", 23.5.1965, *Coode & Jones 1341* (E, K).

**Prov. Erzincan:** "Chama [i.e. Kemah] ad Euphratem: in campis prope Bacharsuk" et "in pascuis montos [sic]" et "inter segetes", 8.5.1890, *Sintenis 2184* (JE, LD, W, WU); "NE. TURKEY. Distr. Erzincan. 10 km. E. of Terçan. Overgrazed steppe. 1430 m.", 6.7.1963, *Zohary 6781* (HUI).

**Prov. Erzurum:** "Felsen westlich ob dem Tortum-See", 16.7.1958, *Huber-Morath 14798* (Hub.); "Inter Ispir et Tartum", jun.1853, *Huet du Pavillon s.n.* (G, G-BOIS); "Circà Tortum. Armenia. In neglectis", jun.1853, *Huet du Pavillon s.n.* (BM, G, P); "Prope Ispir. Armenia. In rudatis.", jun.1853, *Huet du Pavillon s.n.* (JE, LE, S); "Kat-Karlio", 13.7.1966, *Karamanoglu 66-70* (Hub.); "Armenia prope Erzurum. Asia minor", 1858, *Tchihatcheff 203* (G-BOIS); "Coruh Valley between Artvin and Erzurum, about 100 km S. of Artvin", 25.6.1964, *Zohary & Plitman 2565-10* (HUI).

**Prov. Kars:** "[Erivan et] Kulp [i.e. Tuzluca] in Armenia", maj.1859, *Bayern 336a* (LE); "A 9. Kars.: 16 km from Igdir to Tuzluca (Aras valley) 920 m. Sandy gravel pain. Flowers bright sulphur", 25.5.1966, *Davis 43569A* (E, K); "Prov. Kars: 40 km W Tuzluca. Araxes Tal", 9.5.1976, *Ressl s.n.* (W); "Transcaucasien. Tschintschewant bei Kulp", s.d., *von Seidlitz s.n.* (LE); "Kulp", s.d., *ign. 279* (LE); "Armenia. Kulp.", maj.1859, *ign. 279a* (LE); *ibid.*, maj.1859, *ign. 336* (LE).

**Prov. Nigde:** "District. Nigde. Weinberg bei Nigde", *Reese* (Hub.).

**Prov. Elazığ/Diyarbakir:** "Asia minor: Argana-Maden", s.d., *Rochel 30* (E, W).

**Prov. Agri:** "TURKEY. B 10. Agri: 11 km from Doğubayazıt to Igdir. 1650 m. Sandy grazed plain. Annual. Flowers bright sulphur", 24.5.1966, *Davis 43555* (E, K); "TURKEY. Between Dogubayazit & Diyadin. 3500-4000 ft. Dry clay to sandy soil.", 29.7.1969, *Hewitt 169* (E); "In saxosis vulc. prope Karabulagh 25 km a Dogubayazit septentriones versus, 1700 m", 3.7.1977, *Rechinger 57338* (G, W); "Ad versuras ad Dogubayazit 10 km septentriones versus, 1600 m", 3.8.1977, *Rechinger 57324b* (G); Sandjak de Bajazet. Kari Budu. Pentes pierreuses [trad.], 3.5.1916, *Šiškin s.n.* (LE).

**Prov. Van:** "Beyond ... [illisible]", 24.5.1972, *[Obsc.] 2155* (K); "TURKEY. B 9. Van: 20 km from Erzi to Adilcevaz. 1800 m. Fallow field on light soil. Annual. Flower flava.", 21.5.1966, *Davis 43416* (E); "TURKEY. B9. Van: 20 km from Timar (Canik) to Van. 1800 m. Steppe. Annual. Flowers flava.", 3.6.1977, *Davis 44217* (E); "District. Gürpınar. Çuh Gedigi Hosap-Baskale, NW Seite", 8.7.1951, *Huber-Morath 10972* (Hub., HUI); "Kuerdistan: Wan", Jun.1912, *Kulzer s.n.* (WU); "5 km W. of Gurpınar: SE. of Lake Van. Dry stony hillside", 20.5.1965, *Mathew & Tomlinson 4231* (K); "Van, Turkey in Asia", 1899-1900, *Maunsell s.n.* (BM); "Distr. Gevas. Steppe 5 km NE Gevas, gegen Van", 7.7.1951, *Simon s.n.* (Hub.).

**PERSIA. Azerbaidjan occ.:** "Kurdistan; above Heyderabad at S. tip of Lake Rezaiyeh: W. and W.N.W. facing slopes: extremely heavy grey clay: c. 1520 m", 26.5.1966, *Archibald 2209* (E, W); "Western shore L. Urmia. Alt. 4.700'. Gravely foreshore", 7.5.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 1370* (K, LE); "Prov. Azerbaijan: Moghan; 14 km SE of Alireza-Abad. Heavily grazed hills above river plain. Flowers pale yellow. Alt. c. 50-90 m.", 21.5.1971, *Lamond 3134* (E); "Moghan, collines au S. de Parsabad, pente sèche érodée", 16.5.1960, *Pabot 3021* (G); "Moghan, 29 km S Alirezabad, pente sèche, exp. S et E.", 16.5.1960, *Pabot 3047* (G); "West Azerbaidjan: Bazargan, northwest corner of Iran, on Turkish border, semi-desert, 2000 m", 15.7.1964, *Grant 16214* (W); "Dizeh Siamek prope Rezaiyeh", 1882, *Knapp* (WU); "AZERBAIJAN: 25 km N Khvoy", 9.7.1968, *Petrovitz 85* (W); "94 km N Khvoy, 38°32'N, 45°02'E, inter Shahabad et Maku, 100 m", 2.8.1965, *Rechinger 32731* (W); "PERSIA, Prov. Azerbaijan occid.: Maku, in saxosis calc., 1300-1400 m 10 km SE Maku", 5.5.1971, *Rechinger 39272* (W); "PERSIA, Prov. Azerbaijan occid.: Maku, in saxosis calc., 1300-1400 m", 35.5.1971, *Rechinger 39256* (W); "PERSIA: W: Azerbaijan occidentalis: In declivibus saxosis inter vallem fluvii Rud-e Aland et pagum Qeris NNW Khvoy, 2100 m", 16.7.1974, *Rechinger 49457* (W); "In glareosis ad Seidehari. Distr. Khoi. Prov. Aderbeidzan.", 28.6.1828, *Szovits 514* (G-BOIS, LE).

**Prov. Azerbaidjan or.:** "Miyaneh, Tehran-Tabriz Road, Alt. 4000'. Scree, S. slope very dry.", 12.6.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 2369* (K, LE); "10 m. E of Zorab. On the sandy bed of a stream. 5500 ft.", 14.6.1929, *Cowan & Darlington 1606* (K); "20 m. W. Zorab. 4500 ft", 14.6.1929, *Cowan & Darlington 1727* (K); "near Tabriz", Jun.1927, *Gilliat-Smith 1818, 1819, 1820* (K); "Shur Daraq inter Tabriz et Khvoy", 1882, *Knapp* (WU); "Tabriz", 1882, *Knapp* (WU); "Prov. Azerbaijan: 50-70 km from Tabriz toward Ahar, Achi Chay Valley, c. 1500 m.", 29.5.1971, *Lamond 3690* (E); "Meshkambar prope Tabriz", s.d., *Mirdamadi 161* (W); "In valle Ambarani, districtus Ardabil Persiae", 24.4.1880, *Radde 33* (LE); "PERSIA, Prov. Azerbaijan



orient.: In valle fluvii Talkheh Rud (Atschi Tschai) 50-70 km E Tabriz, 1500 m“, 29.5.1971, *Rechinger 40519* (W); “PERSIA, Prov. Azerbaijan orient.: In declivibus saxosis 20-40 km ENE Tabriz usque 1 km ultra pontem trans fluvium Talkheh Rud (Atschi Tschai)“, 31.5.1971, *Rechinger 40712* (W); “PERSIA, Prov. KERMÁN [rectius: Azerbaidjan orient.]: Montes Sahand: ad versus ras lapidosas infra pagum Kandavan, 37°47'N, 46°15'E, versus Usku, 2000 m“, 20.6.1977, *Rechinger 57130* (G, W).

**Prov. Gilán:** “PERSIA, Prov. Khamseh: In declivibus argillosis 85 km SW Zanzan versus Bijar, 1500 m“, 30.6.1971, *Rechinger 42425* (W).

**Prov. Mazandaran:** “Mazandaran: near Amal“, 16.4.1966, *Esfandiari 6741 E* (W).

**Prov. Kordestan:** “bei Saghez“, 4.8.1964, *Haghighi 626 2 E* (W).

**Prov. Kermanshah:** “Bisitun“, 24.4.1903, *Strauss s.n.* (JE).

**Prov. Hamadan:** “Prov. Hamadan: Kuh Alwand“, 4.5.1965, *Bahac 6346 E* (W); “10 miles S. E. of Hamadan. alt. 6500 ft. Stony soil“, 24.5.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 1966* (K, LE); “Near Amal“, 16.4.1966, *Esfandiari 6741 E* (W); “36 km W Tuisarkan, talus sec entre route et culture“, 9.6.1959, *Pabot 1580* (G); “Région d'Aq balaq, 90 km N Hamadan, climat substeppe“, 1960, *Pabot AB 168* (G); “Persia occidentalis: Prov. Hamadan, Aq Bulaq, 35°36'N, 48°27'E, ca. 100 km N Hamadan“, 1960, *Rioux & Golvan 168* (W) ; “Nischer“, 29.4.1904, *Strauss s.n.* (JE).

**Prov. Tehran:** “Near Arak . Alt. 5000' Stony hillside. Isolated plants, widely scattered, not abundant“, 3.4.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 633* (LE); “12 miles West of Firuzkuh Arjaman 4,500' alt. Meadow, edge of cultivated ground. Yellow flowers, bushy growth“, 2.6.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 2039* (K, LE); “inter Tehran et Tabris“, jun. 1859, *Bunge 29* (G-BOIS); “54 m SSW of Kum“, 24.4.1929, *Cowan & Darlington 807* (K); “Prov. Tehran: 40 km Gazvin → Rasht“, 13.5.1971, *Iranshar s.n.* (E); “PERSIA: C: QOM: 120 km S Qom“, 23.4.1970, *Kasy 437* (W); “PERSIA, Prov. Qazvin: Ad versus 30-40 km W Qazvin, 1400 m“, 13.5.1971, *Rechinger 39425* (W); “in dit. urb. Kum“, maj.1899, *Strauss s.n.* (JE).

**Prov. Semnan:** “prope Schahrud“, maj.1858, *Bunge 26* (G-BOIS); id., s.n. (LE, P); “PERSIA: C: Damghan-Semnan: (Parvar Protected Region): In montibus inter Shamirzad, 35°49'N, 53°28'E, et Fulad Mahalla, 36°05'N, 53°50'E, 53 km NE Semnan, 2000 m“, 30.5.1975, *Rechinger 52258* (W); “PERSIA, Prov. SEMNAN-Damghan: In declivibus argilloso-conglomeraticis jugi Ahvan (Ahuven), 35°47' N, 53°45'E, inter Semnan et Damghan, 1800 m“, 21.5.1977, *Rechinger 55381* (G, W).

**Prov. Lorestan:** “34 km W Korramabad bord route et culture sèche 1790 m“, 13.5.1960, *Pabot 2722* (G); “in dit. urb. Sultabad: prope Burudjird“, maj.1898, *Strauss s.n.* (JE).

**Prov. Esfahan/Tehran:** “Khomein to Golpaigan; 6000 ft. alt.; deep earthy slopes, full sun“, 4.5.1962, *Furse 1729* (K, LE).

**Prov. Esfahan:** “Isfahan“, 1837, *Aucher-Eloy s.n.* (G, P); “Deh Bala pr. Yezd“, 1849, *Buhse 1345/1* (LE); “Emirabad 6000 ft.“, 18.4.1929, *Cowan & Darlington 581* (K); ibid., *Cowan & Darlington 590* (K); “65 m. W. of Isfahan“, 22.4.1929, *Cowan & Darlington 1177* (K); “65 m W Isfahan 4000 ft“, 22.4.1929, *Cowan & Darlington 1189* (K); “Golpaigan, Kuh Alwand; 6500 ft., limestone rocky mountain with pockets of light earth & earthy scree“, 17.4.1962, *Furse 1479* (K, LE, W); “130 km NW. Esfahan, pâturage très dégradé, pente faible, (substeppe), limons pierreux cal.“, 11.6.1966, *Pabot 8265* (G); “5 km S. Borudjan (Bakhtiari), enclos protégé, ancienne culture sèche“, 12.6.1966, *Pabot 8287* (G); “PERSIA: W: Bakhtiari: In declivibus montium 12 km a Borujen versus Sefid Dasht, substr. calc., 2300-2700 m“, 2.6.1974, *Rechinger 47066* ; “in dit. urb. Sultabad: prope Gulpaigan“, jun. 1899, *Strauss s.n.* (JE).

**Prov. Fars:** “Fars: 13 km w. of Shiraz, semi-desert, 1600 m“, 16.4.1964, *Grant 15623* (W); “Fars: Pasagarde, 15 km n. Saadatabad, semi-desert, 2000 m“, 22.5.1964, *Grant 15823* (W).

**Prov. Kerman:** “Pr. Jesd“, 1849, *Buhse 1345/1* (W).

**Persia: Loci ignoti:** “Aderbidjan“, s.d., *Aucher-Eloy 4108* (BM, G, LE, P, W); “Aderbidjan“, s.d., *Aucher-Eloy s.n.* (G-BOIS, P); “Herbier de Perse“, 1825, *Bélanger s.n.* (G); “Perse. Voyage de M. Bélanger“, *Bélanger 737* (P); id., s.n. (P); “Persia“ [Reliq. Fischer.] (LE).

**URSS. RSFSR: Agdygeyskaja AO:** “Caucasus Schamchal“, 1870, *Becker 56* (LE).

**RSFSR: Karacajevo-Cerkesskaja AO:** Région autonome de Karachayevo-Cherkessk: Vallée de la Kuban; station de Krasnogorsk. Pentes steppiques arides. 650 m alt. [trad.], 5.8.1939, *Liasnevsky s.n.* (LE); Kuban: Batalpachinsk [i.e. Cherkessk] [trad.], 1.6.1892, *Lipsky s.n.* (LE).

**RSFSR: Kabardino-Balkarskaja ASSR:** “Caucasus borealis. Distr. Kab.-Balkaria.“ Baksan, rive gauche, 1 km en amont de Bylym [trad.], 19.6.1964, *Galushko s.n.* (LE).

**RSFSR: Severo-Osetinskaja ASSR:** “Regio caucasica circa [Tiflis] et Mosdok“, s.d., *Priskhin [?] s.n.* (BM).

**RSFSR: Dagestanskaja ASSR:** “Daghestan. Distr. Avarsk. In decliv. meridionali montis Gimri, in saxosis calcareis. 3600““, 22.5.1901, *Alexeenko 92* (G, LE, W, WU); “Distr. Avarsk. Prope pagum Gimri. In glareosis ad Koissu 1400“ [rectius: 1400 m]“, 23.5.1901, *Alexeenko 12654* (LE); “Schamschal, bei Temir Chan Schura“, 1870, *Becker 56* (LE); Pentes entre Gimri et Asbelti [trad.], 22.5.1889, *Kousnetzov 167* (LE); Entre Ashil'ta et Chirkat [trad.], 23.5.1889, *Kousnetzov 170* (LE); Région de Buinak.

Monts Kaptchugay. Pentes près de la station de Kaptchugay [trad.], 2.5.1955, *Prokhanov 81* (LE); "Caucasia orientalis. Dagestania borealis, pr. Gimri.", 11.6.1861, *Ruprecht s.n.* (LE); "Derbent", s.d., *ign. s.n.* (H, ex Herb. Steven).

**Grusinskaja SSR:** "Iberia", s.d., *Bayern s.n.* (LE); Tbilisi [trad.], 8.4.1861, *Bayern 335a* (LE); *ibid.*, s.d., *Bayern[?] 4082[?]* (LE); "Tiflis", s.d., *Besser s.n.* (W); Région de Tbilisi [trad.], Mar. et Apr. 1847, *Buhse s.n.* (LE); "Transcaucasia, Tiflis. In declivibus siccis.", 19.10.1919, *Grossheim s.n.* (B, LD, LE, S); "Transcaucasia, Georgia. Prov. Tiflis. Distr. Signarh. inter p. Uljanovka et m. Kvabebi", 14.7.1926, *Grossheim & Kolakowsky s.n.* (HUI); "Iberia caucasica", 1842, *Hohenacker s.n.* (G-BOIS); "In hortis prope Suscha", s.d., *Hohenacker s.n.* (LE); "Prov. et Distr. Tiflis. Loc. Tiflis.", 29.5.1912, *Holmberg 1000* (LD); "Prope Mtschat", 31. 5. (13. 6.) 1912, *Holmberg 1114* (LD); "Prov. et Distr. Tiflis. Loc. Vera prope Tiflis", 5.6. (18.6.) 1912, *Holmberg 1332* (LD, S, W); "Prov. et Distr. Tiflis. Loc. Tiflis", 6.6. (19.6.) 1912, *Holmberg 1359* (LD, S); "Prov. Tiflis. Distr. Akhaltsikh. Loc. Akhaltsikh", 20.6.1912, *Holmberg 1748* (LD, S); "Prov. et Distr. Tiflis. Loc. Ortoschaly prope Tiflis", 13.6. (26.6.) 1912, *Holmberg 1471* (LD, S); "In Armenia ruthenica et in Somchetiae tractu Bortschalo", 1837, *Koch 145* (LE); "Bortschal et Armenia", s.d., *Koch 146* (LE); *id.*, 1838, *Koch 145* (LE); "Armenia et prov. Bortschal in Georgia", 1838, *Koch s.n.* (LE); "Prov. et distr. Tiflis. In declivibus lapidosis montis Sololaki ad Hortum Botanicum Tiflisiensem (Somchetia)", 9.4.1910, *Knig s.n.* (JE, LD, LE); *ibid.*, 22.4.1910, *Knig s.n.* (LD, LE); "Georgia. Prov. Tiflis. Distr. Bortschalo, inter p.p. Letshbadin et Katshagan", 1.5.1927, *Kolakowsky s.n.* (LE); "Transcaucasia. Georgia. prov. Tiflis. Steppa Karajazy inter p.p. Michaylovka et Tatyannovka", 23.5.1929, *Kolakowsky s.n.* (LE); "Tiflis", 20.4.1910, *Kulzer s.n.* (WU); "Iberia", 1828, *Ledebour s.n.* (LE, P); Mtskheta [trad.], 23.4.1891, *Lipsky s.n.* (LE); Tbilisi. Steppe de Karajazi [trad.], 8.6.1893, *Lipsky s.n.* (LE); "In campis Somchetiae", s.d., *Meyer s.n.* (B); *ibid.*, s.d., *Meyer 216* (LE); "Transkaukasien. Auf einen Perge [sic] bei Tiflis.", 11.4.1882, *Pichler 141* (G); "Tiflis", 1882, *Pichler s.n.* (G, LE, WU); "Regio caucasica circa Tiflis et Mosdok", s.d., *Priskhin [?] s.n.* (BM); Tbilisi [trad.], apr. 1867, *Radde 47* (LE); *ibid.*, s.d., *Radde 4401 [?] s.n.* (LE); "Iberia caucasica pr. Tiflis illis. rivula Kadi[...]" infra 370 [...], 22.3.1861, *Ruprecht s.n.* (LE); "Mons Machati, prope Tiflis, in rupestribus", 13.4.1920, *Schischkin s.n.* (LE); "Son-nige trockene Hügel. Tiflis", 5.6. (21.6.) 1882, *Schumann s.n.* (JE); "Tiflis", 20.5.1882, *Schumann s.n.* (JE); "Mai Juni uncultiv. Orte, Hügel leg Tiflis", 20.5.1883, *Schumann s.n.* (JE); "uncultiv. Orte leg. Tiflis", 20.5.1882, *Schumann 85[?] s.n.* (P); Près du village de Digoni, dans les environs de Tbilisi; dans les champs [trad.], 14.5.1903, *Selejinski s.n.* (E); Tbilisi [trad.], 2.5.1872, *Sitoroski s.n.* (LE); "in locis siccioribus pr. Tiflis, frequens", apr. 1880, *Smirnoff 8* (W); "Tiflis", *Steven s.n.* (G, G-DC, LE, P, W); "Iberia", s.d., *Steven s.n.* (LE); "In campestribus circa Katharinenfeld abundat.", 15.4.1829, *Szovits 68* (G, LE); "Kathari-nenfeld pr. Tiflis", apr. 1829, *Szovits s.n.* (LE); Pentes près du Jardin botanique de Tbilisi [trad.], 6.4.1910, *Voronov 4818/50* (LE); "Tiflis. (Transcaucasia). In rupestribus", maj. 1911, *Woronow 6406* (B, G); "Iberia", s.d., *Wilhelms s.n.* (LE); "Ex Iberia", s.d., *Wilhelms s.n.* (K, LE); "Iberia", s.d., *ign. s.n.* (K, LE); "pr. Tiflis Iberia", s.d., *ign. s.n.* (LE); "In campestribus Somchetiis abundat", apr. 1829, *ign. [an Szovits?] s.n.* (H); "Tiflis [m. Steven]", s.d., *ign. [an Steven?] s.n.* (H); "Tiflis", s.d., *ign. s.n.* (W); Tbilisi [trad.], apr. 1860, *ign. [an Bayern?] 280* (LE); *id.*, s.n. (LE); *ibid.*, apr. 1861, *ign. [an Bayern?] 280 b* (LE); *ibid.*, 8.4.1861, *ign. [an Bayern?] 280 c* (LE); Région de Tbilisi [trad.], 10.4.1865, *ign. s.n.* (LE); "copios. in campis Kuki", 12 — 24.3. et 4.4.1861, *ign. s.n.* (LE); "Transcaucasia, Tiflis, in fauc. fl. Dabachanka. In declivibus siccis.", 31.3.1922, *ign. s.n.* (LE); "In arenosis apricis prope Tiflisin", 19.2.1774, *ign. s.n.* (LE); Tbilisi, près de la rivière Vervl. [trad.], 2.4.1861, *ign. s.n.* (LE); Tbilisi. Distr. de Toblok-honsk [trad.], *ign. s.n.* (LE); Région de Tbilisi [trad.], 2.4.1861, *ign. s.n.* (LE); Tbilisi, s.d., *ign. s.n.* (LE).

**Armjanskaja SSR:** "Prope st. viae ferr. Arax. In steppaceis lapidosis. 3100'", 24.3.1902, *Alexeenko 14618* (LE); "Armenia. Prov. Erivan. Pr. Erivan, in declivibus argillosis. 3000'", 26.3.1902, *Alexeenko 14814* (LE); Nor-Akabbir [trad.], 11.7.1928, *Araratian s.n.* (LE); Distr. Erivan. Kanakir [trad.], 16.5.1933, *Araratian s.n.* (LE); Bord de la rivière Debet, près de Lambalu [trad.], 21.7.1960, *Avetisian & Gabrielian s.n.* (LE); "Erivan et Kulp [i.e. Tuzluca, in Turcia] in Armenia", maj. 1859, *Bayern 336a* (LE); Région d'Eschmiadzin. Près du monastère de Zvartnoz. [trad.], 22.5.1957, *Gabrielian s.n.* (G, ERE); R.S.S. d'Arménie. Région d'Artaschat. Ville de Karmir Sar; à l'E du village de Kakhtsratei [trad.], 7.6.1959, *Gabrielian 65723* (ERE); Région d'Oktembérian. Environs du village d'Arevik. [trad.], 3.6.1971, *Gabrielian 101471* (ERE); Erivan, Etchmiadzin. Steppe pierreuse sèche. [trad.], 7.6.1910, *Grossheim s.n.* (LE); "Distr. Erevan, prope Dzhivrisch. In declivibus siccis. 4000'", 17.7.1919, *Grossheim s.n.* (LE); Région d'Oktemberian. Sovkhoze des Géranioms. Ferme d'élevage de moutons, semi-désert pierreux à Artemisia [trad.], 8.6.1959, *Karapatian & Aslanian s.n.* (E, W); Station de Bach-Bachi; près du fleuve Arax. [trad.], 28.5.1931, *Karjagin s.n.* (LE); "Etchmiadzin", maj. 1837, *Koch s.n.* (B); "In Armenia ruthenica", 1837, *Koch 146* (LE); "Bortschal et Armenia", 1838, *Koch 145* (LE); "Armenia et Georgia", 1838, *Koch s.n.* (LE); Rép. S. S. d'Arménie. Rive gauche de la rivière Kasakh, au Nord du Vieux Pont. [trad.], 6.5.1960, *Manakian 69150* (ERE); Erevan, village de Dzhorvej, en direction du village de Vardashen, sur des argiles rouges [trad.], 10.5.1960, *Manakian 68225* (ERE); Région d'Abovian. Entre les villages de Garni et d'Atsavan, à droite du chemin [trad.], 5.6.1974, *Manakian & Nazarova s.n.* (G, ERE); Environs d'Erevan. Lac Aiger Litch [trad.], 27.5.1967, *Mkhitardjan & Babajan 90712* (ERE); Région de Megri. Près du village de Kuvadikh [?], pente orientée au SW. [trad.], 25. 4. 1954, *Mulkidjanian s.n.* (E, HUI); Région d'Akis. Anipemza et Kharkov, en bordure de la steppe montagneuse. [trad.], 13.5.1966, *Mulkidjanian, Avetisian & Nazarova 84310* (ERE); Région d'Artaschat. Entre le village de Dvin et le pied du Mont Eranos. [trad.], 2.6.1972, *Mulkidjanian, Manakian & Khandjan s.n.* (G, ERE); Bassin du lac Zevan. Littoral, près d'Aregunit. [trad.], 9.5.1960, *Muller & Manakian 99611* (ERE); "prope Beik-Vedi, mont. Torpachlar", 1.6.1916, *Schelkovnikov s.n.* (HUI, LE); "prope Beik-Vedi: Ilanly", 20.5.1927, *Schelkovnikov s.n.* (LE); Environs d'Erevan. Près du village de Varmazjar. Pentes d'éboulis. [trad.], 25.4.1916, *Šiškin s.n.* (LE); "Hochebene von Ewart (Gouv. Erivan)", 2.5.1856, *Seidlitz s.n.* (P); "In planitie elata pr. Ewart, non procul ab Erivan.", 2. (14).5.1856, *Seidlitz s.n.* (P); Haut-plateau au nord d'Erevan. [trad.], s.d., *Seidlitz s.n.* (LE); Environs d'Erevan, sur des argiles rouges. [trad.], 24.4.1947, *Sosnovski 65719* (ERE); "Armenia", s.d., *Szovits 68* (LE, WU); *ibid.*, s.d., *Szovits 514* (LE); "Armenia", 2.11.1806, *Szovits s.n.* (LE); "Armenia", s.d., *Szovits s.n.* (K, LE, S, W);

Région d'Echmiadzin. Aigerlitsch. [trad.], 2.7.1972, *Tahtadžan s.n.* (G, ERE); Arm. SSR. Daraleghiz, steppe à Artemisia, en exposition sud. [trad.], 7. 6. 1947, *Tahtadžan 65717* (ERE); "Erivan. Pag. Schor-bulakh", 20. 6. 1936, *Tamanshian & Avakian s.n.* (LE); "Erivan, prope Zwartnotz", 7.6.1931, *Tamanshian & Malepev s.n.* (LE); "Armenia. Circa oppidum Vagarshapat (antea Eczmiadzin), prope ruinas Zvartnoz. In semideserta arenosa.", 29.5.1936, *Theodorov 65713* (ERE).

**Nahicevanskaja ASSR:** "Natchivan", 1829, *Bélangier s.n.* (P); "Transcaucasia, respublica Nachitshevan, distr. Shach-buz, inter Shachbuz et Kizil-Bogaz, in glareosis", 16.5.1934, *Grossheim & Gurvitsch s.n.* (K, LE); "Transcaucasia, respublica Nachitshevan, distr., Shach-buz, in montibus supra p. Karababa, in schistosis lapidosus.", 5.6.1934, *Grossheim & Gurvitsch s.n.* (LE); "Transcaucasia, Azerbaidzhan, respublica Nachitshevan, in faucibus Gury-dara inter Aznabjurt et Buzgov, in calcareis.", 13.5.1939, *Grossheim s.n.* (LE); République autonome de Nakhitchévan. distr. de Norachin. Versant méridional du Munch-Bala-Ogli, près de la station de Oulia-Norachin. [trad.], 15.5.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (LE); Région de Nakhitchévan. Pentes pierreuses calcaires entre les villages de Karabagliar et d'Aznaburt. [trad.], 7.6.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (LE); Zones d'exploitation du sel de la République de Nakhitchévan. [trad.], 24.5.1931, *Karjagin & Safiev s.n.* (LE, S); Nakhitchévan ASSR, près de la mine de sel. Pentes d'argiles et de gypses tertiaires exposées au SE. [trad.], 16.7.1963, *Manakian & Mulkidjanian 77629* (ERE, LE); République autonome de Nakhitchévan. Montagne du Veli-Dagh. [trad.], 22.5.1975, *Pogosian, Tashanian & Nikishenko s.n.* (G, ERE); "Transcaucasia, respublica Nachitshevan, prope p. Dzaghry, in glareosis fl. Dzaghry-tschaj.", 12.5.1934, *Prilipko s.n.* (W); "Prope Djulfa (ad fl. Arax), in steppa", 10.6.1929, *Schelkovnikov & Kara-Murza s.n.* (LE); République autonome de Nakhitchévan. Affleurements de sel gypsifère, en exposition sud. [trad.], 31.5.1960, *Tahtadžan, Mulkidjanian, Gabrielian & Manakian 69153* (ERE, WU).

**Azerbaidjanskaja SSR:** "Gub. Baku. Distr. Kuba. Prope pagum Budug. Ad viam fl. Kara-czai versus. 5800'", 18.7.1899, *Alexeenko 2371* (LE); Distr. Geokchay. Pr. Karamar'yan. "In declivibus saxosis.", 18.4.1902, *Alexeenko 17212* (LE); "Gandscha Steppe", apr.1861, *Bayern 335 b* (LE); "Gandscha, in deserto", s.d., *Bayern s.n.* (LE); "Baku", s.d., *Eichwald s.n.* (LE); "Caucasus orientalis. Elisabethopol", maj. 1899, *Fedosseeff s.n.* (G, LE); Région de Kirovabad. Village de Terter, près de Dzhevanchir. [trad.], 12.4.1913, *Grossgejm s.n.* (LE); "Transcaucasia, Azerbaidzhan, distr. Zuvant, supra p. Kaljaban, in lapidoso-schistosis", 24.5.1936, *Grossheim s.n.* (LE, P); "Distr. Agdash, p. Chaldan, in jugo Boz-Dagh prope montem Karadzhadagh, in argillosis", 11.5.1940, *Grossheim s.n.* (LE); Azerbaidjan. Ville de Kirovabad. Vallée de la Gandja-çai. Sur les galets. [trad.], 30.4.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (LE); Collines gypseuses, à 24 km de Nakhitchévan, en direction d'Erevan [trad.], 6.5.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (BM); Région d'Agadam. 7 km au N. d'Agadam, dans le semi-désert à Artemisia. [trad.], 25.4.1948, *Grossgejm, Kirpitschnikov & Smol'janinova s.n.* (LE); Azerbaidjan. Région de Dzhebrail, pentes rocheuses en exposition ouest. [trad.], 1. 5. 1948, *Grossgejm, Kirpitschnikov & Smol'janinova s.n.* (LE); Azerbaidjan, région de Dzhebrail, semi-désert à Artemisia, 3 km au sud de la ville. [trad.], 3.5.1948, *Grossgejm, Kirpitschnikov & Smol'janinova s.n.* (LE); Azerbaidjan. Région de Dzhebrail, près du village de Veissalou, sur les galets. [trad.], 5.5.1948, *Grossgejm, Kirpitschnikov & Smol'janinova s.n.* (LE); Azerbaidjan, région de Zangelan. Village de Pirchevani, pentes arides exposées au sud. [trad.], 14.5.1948, *Grossgejm, Kirpitschnikov & Smol'janinova s.n.* (LE); "Transcaucasia. Azerbaidzhan, distr. Kazach, prope p. Ach-Kejnek, in herbosis.", 29.4.1937, *Gurvitsch s.n.* (LE); "In aridis lapidosus prope Tatuni ditionis Swant. Georg. cauc.", jun.jul. 1836, *Hohenacker s.n.* (BM, G-BOIS, E, LE, P, W); "In aridis prope Helenendorf Georg. cauc. May. Jun.", maj. jun. 1838, *Hohenacker s.n.* (BM, E, G, G-BOIS, K, LE, P, W); "In campis aridis prope col. Helenendorf ter. Elisabethopol. Armen or.", maj.jun. 1838, *Hohenacker s.n.* (GB, JE, S, W); "Transcaucasia. ... [illisible].", s.d., *Hohenacker 1137* (LE); "Transcaucasia, Azerbaidjan, prov. Gandzha, distr. Kazach, prope p. Krach Kessaman", 17.4.1928, *Kolakovsky s.n.* (HUI, LE); "In arenosis circa coloniam Helenendorfensem", 4.3.1844, *Kolenati 1266* (LE); "In monte Achtepe prope Elisabethopolim. Flora transcauc.", 1.4.1844, *Kolenati 1266* (LE); "In tumulo Adhshepe prope Elisabethopolim", 1.4.1844, *Kolenati 1266* (LE); "Trockene, steinige Hügel (Mergelboden) bei Helenendorf im Kreis Elisawetpol im Kaukasus.", 18.3.1902, *Kronenberg 165* (LE); "Helenendorf bei Elisabetopol in Kaukasus auf steinigen trockenen Hügeln von Mergelboden", 18.3.1902, *Kronenberg 76* (LE); Steppe de Mugan [trad.], 4.4.1896, *Levandovsky s.n.* (LE); "In campis siccis lapidosus pr. pag. Swant.", 24.6.1830, *Meyer 1686* (LE); RSS d'Arménie. Megri. Kuvadikh-Mindjevan. Début du territoire de Zangelan. [trad.], 6.6.1967, *Mulkidžanian & Manakian 907111* (ERE, G); "Elisabethopol", 1882, *Pichler s.n.* (G, K, LE, W, WU); "Distr. Saljany. Steppa Mil, inter Indersh et Kizil-Tapa, 30.4.1928, *Prilipko s.n.* (LE); "Gandscha-Steppe", apr. 1861, *Radde [?] s.n.* (LE); Région de Baku. Entre Kilanova et Gamizdar [trad.], 9.5.1929, *Sachokia s.n.* (LE); Arab-Mechtibeck. Chaîne Ivanovka. Steppe de Shirvan. [trad.], 1.5.1930, *Sachokia s.n.* (LE); "Inter p. p. Sutshmin et Kutschuk-Dechne", 30.5.1929, *Sachokia s.n.* (LE); "Prov. Elisabethopol, distr. Areš. In collibus circa Geok-Tapa (Areš).", 1.4.1909, *Schelkovnikov s.n.* (JE, K, LD, LE, S); Pentes caillouteuses arides, en exposition sud, près du poste frontière d'Ambourdar. [trad.], s.d., *Schipcinsky & Sidorova 875* (LE); "In lapidosus ad amnen Karasu nanus. Prov. Azerbaidzan.", 29.2.1828, *Szovits 3* (G-BOIS, LE); "in aridissimis ad pedem montis Tschila-Chana. Aderbitschan", 31.5.1928, *Szovits s.n.* (H); Dzhebrail [trad.], 1.5.1948, *Vassiliev s.n.* (LE); Karabagh méridional. Région de Dzhebrail. Colline à "Salsolietum", près de Koumlakha. [trad.], 6.5.1948, *Vassilev s.n.* (LE); Elisabethopol. Rég. de Devanshir. Entre les stations de Kargalin et Chih-Karvedesk [trad.], 17.4.1911, *Woronow 385* (LE); Pentes des collines près de la station de Pir-Aboulag. [trad.], 18.4.1911, *Woronow 384* (LE); Environs de Dzhebrail. [trad.], 21.4.1911, *Woronow 381* (LE); Région de Kariag. Entre les villages de Veissalou et Tavitach-Kagriz. Steppe à Artemisia. [trad.], 22.4.1911, *Woronow 383* (LE); Elisabethopol. Plateau de Kariag. Pentes nord du Diri-Dagh. Steppe à Artemisia. [trad.], 24.4.1911, *Woronow 380* (LE); Elisabethopol. Près de Manchoubé-Ouchagi. Débris rocaillieux près de la source. [trad.], 27.5.1911, *Woronow 386* (LE); Steppe de Mugan. [trad.], 4.4.18[?], *ign. s.n.* (LE).

**URSS. Loci non satis noti:** "Herbar Caucasicum", apr. 1860, *Bayern s.n.* (LE); "Caucase", s.d., *Cristofori [?] s.n.* (G); "Ad Mare Caspium", s.d., *Eichwald s.n.* (LE); "Russland", maj. 1899, *Fedosseeff s.n.* (S); "...Jugur. Mingrelia", s.d., *Lagovski s.n.* (LE); "Caucasus", 1831, *Prescott s.n.* (K); "Azkur. Transcaucasiae rossicae districtus Achalzich", jun. 1875, *Radde 308* (LE); "Sachbuz", 23.5.1890, *Radde 211* (LE); [illisible], 13.5.1890, *Radde s.n.* (LE); "Caucasus", s.d., *Wilhelms s.n.* (G, LE); id., s.d., *ign. s.n.* (W); Caucase oriental. [trad.], s.d., *ign. s.n.* (LE); "ad mare Casp. lectus", s.d., *ign. s.n.* (LE); "Kuma", s.d., *ign. s.n.* (LE).

**Loci dubii:** "Astrachan", s.d., *Ledebour [?] s.n.* (B); "Astrakhan", s.d., *ign. s.n.* (W); Cours inférieur de la Volga. [trad.], *Goldbach s.n.* (LE); "Ex Ucraina", s.d., *ign. s.n.* [sub nomine: *Sterigma ucranicum* Lindm.] (LE).

**Patria ignota:** "Aucher-Eloy — Herbar d'Orient", s.d., *Aucher-Eloy s.n.* (K, P).

**Cultae:** "Hort. Botan. Dorpat. in olla cult. sem. m. Wilhelms.", s.d., *ign. s.n.* (LE); Tbilisi. Jardin botanique [trad.], 11.5.1861, *ign. s.n.* (LE); "Hort. Genev.", 1836, *ign. 3261/6* (G).

## ICONES

- BUXBAUM, 1740. "Plant. minus cognitarum Centuria V<sup>a</sup>". T. 52. fig. 2 (représentation très stylisée...).
- SCHULZ, 1936. "Pflanzenfamilien" 17b: 573. Fig. 348, F-G (silique, profil et coupe).
- GROSSGEJM, 1950. "Fl. Kavkaza" 4: 245. Tab. 27. (sub *S. tomentosum*); carte 283 (*S. "tomentosum"*) et 284 (*torulosum*).
- TAHTADŽAN, 1966. "Fl. Armenii" 5: 143. tab. 59 (habitus & silique (sub *S. tomentosum*)).
- KUTETALADZE, 1971. "Nomenkl. Tipy Vidov Opisan. Okrest. Tbilisi:" 85. Pl. 24 (photographie d'une planche comportant deux isotypes).
- DVOŘÁK, 1972: 47. Fig. 55 (pièces florales); p. 48. Fig. 56 (étamines et ovaire).
- KECHOVELI, 1979. "Fl. Gruzii" 5: 118, fig. 4 (carte, trois points).



**4. *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. in Beih. Bot. Centralbl. 28 (2): 110. 1911.**

≡ *Cheiranthus sulphureus* Banks & Solander in Russell, Nat. Hist. Aleppo. Ed. 2, 2: 257. post 18 Jun. 1794.

≡ *Sterigma sulphureum* (Banks & Solander) DC., Syst. Nat. 2: 580. 1821.

*Sterigma sulphurea* auct. Asiae Med. est *Oreoloma violaceum* Botsch. p.p., in Bot. Zhurn. 65: 426. 1980, *Oreoloma matthioides* (Franch.) Botsch. p.p., ibid.: 426. 1980 et *Oreoloma sulphureum* Botsch. p.p., ibid.: 427. 1980.

*Typification*

*Nota.* — Le protologue ne précise pas le lieu de récolte. Il est généralement admis que cette espèce a été découverte dans les environs immédiats de la ville d'Alep.

**LECTOTYPUS**

Le lectotype a été choisi sur une planche conservée dans les herbiers du British Museum (Natural History) (BM). Sur cette planche sont disposés, d'une part un rameau fleuri, le lectotype, et d'autre part, la partie supérieure d'une tige dont les ramifications portent quelques siliques et des restes de fleurs. Ce deuxième élément est un isotype. Au verso figure l'annotation manuscrite suivante: *Syria prope Aleppo. Patr. Russell m. d. [m. J. Banks]*.

BM, ex herb. Banks (1 feuille, 2 fragments).

**DESCRIPTION**

*Sterigmostemum annuum, validum*, caule unico et terete, plerumque superne ramosus; petala magna, flava 9-11(-12.5) mm longa; siliqua eglandulosa. Praecipue in segetis crescit.

*Radix* simplex, ± flexuosa, interdum sub collum incrassata et fibrosa. *Indumentum* e pilis imprimis ramosis saepe glandulis stipitatis intermixtum; nonnulli tamen adsunt pili elongati simplices vel furcati foliorum margine ac apice vel in parte superiore dispositi. *Caulis* annuus, raro biennis, singulus, validus, erectus, teres vel angulosus, interdum compressus, 35-45(-60 — ad 100 cm usque) longus, basi 5-18 mm crassus, in parte superiore — raro inferne — valde ramosus, pubescens vel glabrescens, saepe pallide luteo-viridis vel olivaceus vel griseo-viridis. *Rami* adscendentes, divaricati, basi ± decurrentes. *Folia* basalia rosulata, usque ad 310 × 60 mm, oblonga vel late lanceolata, pinnatifida, runcinata, basi in petiolum attenuata, apice obtusa ac integra, plerumque sub anthesi dessicata; caulina inferiora basalibus similia, superiora gradatim decrescentia, brevipetiolata subintegra, sinuato-dentata, acuta; omnia utrinque tomentosa, ± glandulosa, griseo-viridia, olivacea vel viridi-flava. *Nervus* medianus supra obsoletus, subtus valde distinctus. *Inflorescentia* racemosa, elongata, oligantha, floribus 15-25(-30). *Pedicelli* ebracteati, tenues, pubescentes, saepe glandulosi, floriferi erecti, 7-10 mm longi, fructiferi patentes, crassiusculi, 7-14 mm longi. *Sepala* erecta, subaequalia (lateralia basi non saccata, vix quam media latiora), (3.5-)4-6 mm, oblonga, margine scariosa, extus-ramoso pubescentia, apice minute cucullata et pilis elongatis nonnullis simplicibus vel furcatis, obtecta. *Petala* sulphurea, saepe in sicco brunnescentia, sepalis ± duplo longiora, (7-)9-11(-12.5) × 4.5-5 mm, lamina apice integra, obtuso-rotundata, raro leviter emarginata, basi cuneata, ungue angusto suffulta. *Stamina* longiora (7-7.5 mm) ultra dimidium filamentis dilatatis per paria connatis, breviora (6 mm), libera, filamentis non dilatatis. *Antherae* (1.5-2 mm) oblongae, basi subsagittatae, apice obtusae, extrorsae. *Grana* pollinis 37(-45)-34 μ, sphaeroidea, tricolpata, exine reticulata. *Ovarium* cylindraceum, dense tomentosum, eglandulosum, in stylum conicum per brevem attenuatum. *Stigma* bilobum, lobis recurvatis superne papillis digitiformis numerosis obtectis. *Siliquae* teretes, 30-50 mm longae, aequales, basi non incarassatae, vix torulosae, rectae vel leviter arcuatae, indehiscentes, saepe inter loculos in articulos inaequales tranverse ruptiles, maturae pedicello divaricato vel plerumque patente insidentes, eglandulosae, pilis adpressis vestitae. *Dissepimentum* crassum, sinuatum. *Semina* 14-30, oblonga, 2-2.5(-3) mm × 1.5-1.7 mm, lateraliter compressa. *Radicula* incumbens. Fl. mart.-apr. (maj.). Habitat in cultis, imprimis in segetis. Specimina extra segetes collecta, statura minore sicut habitu, sive foliis angustioribus, lanceolatis ac acutis, profunde dissectis, canescentibus tomentosisque facile distinguuntur (fig. 48-52).



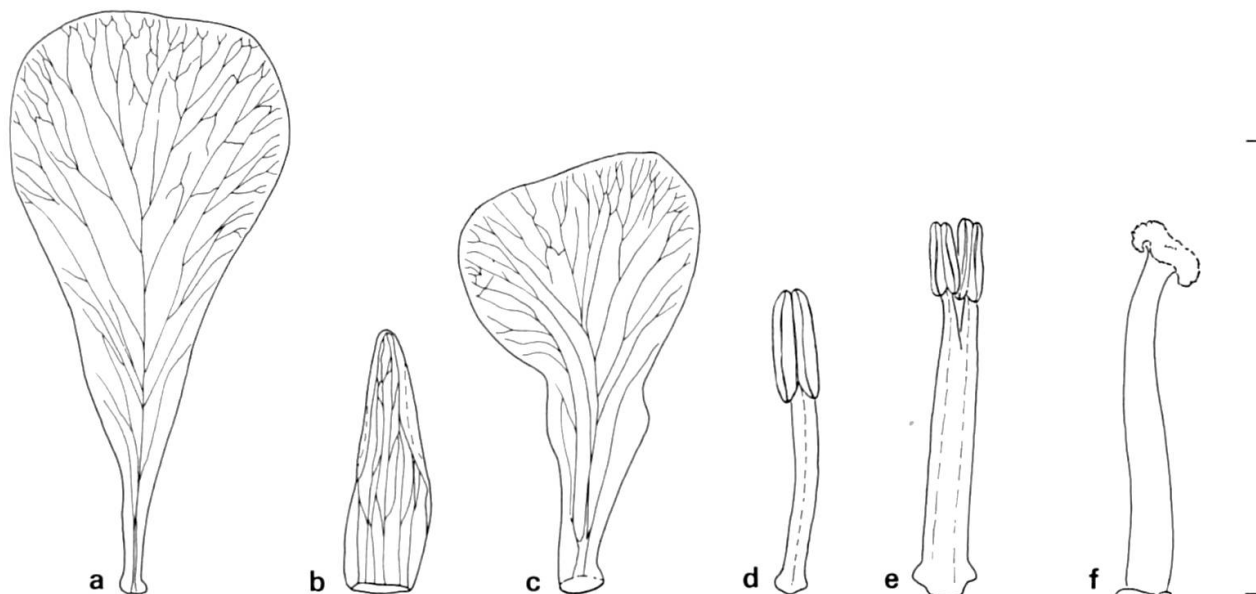


Fig. 48. — *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm.: pièces florales; (a) pétale d'une fleur de grande taille; (b) sépale; (c) pétale; (d) une étamine du verticille externe, libre; (e) une paire d'étamines internes, soudées par leurs filets; (f) ovaire. Echelle: 5 mm.

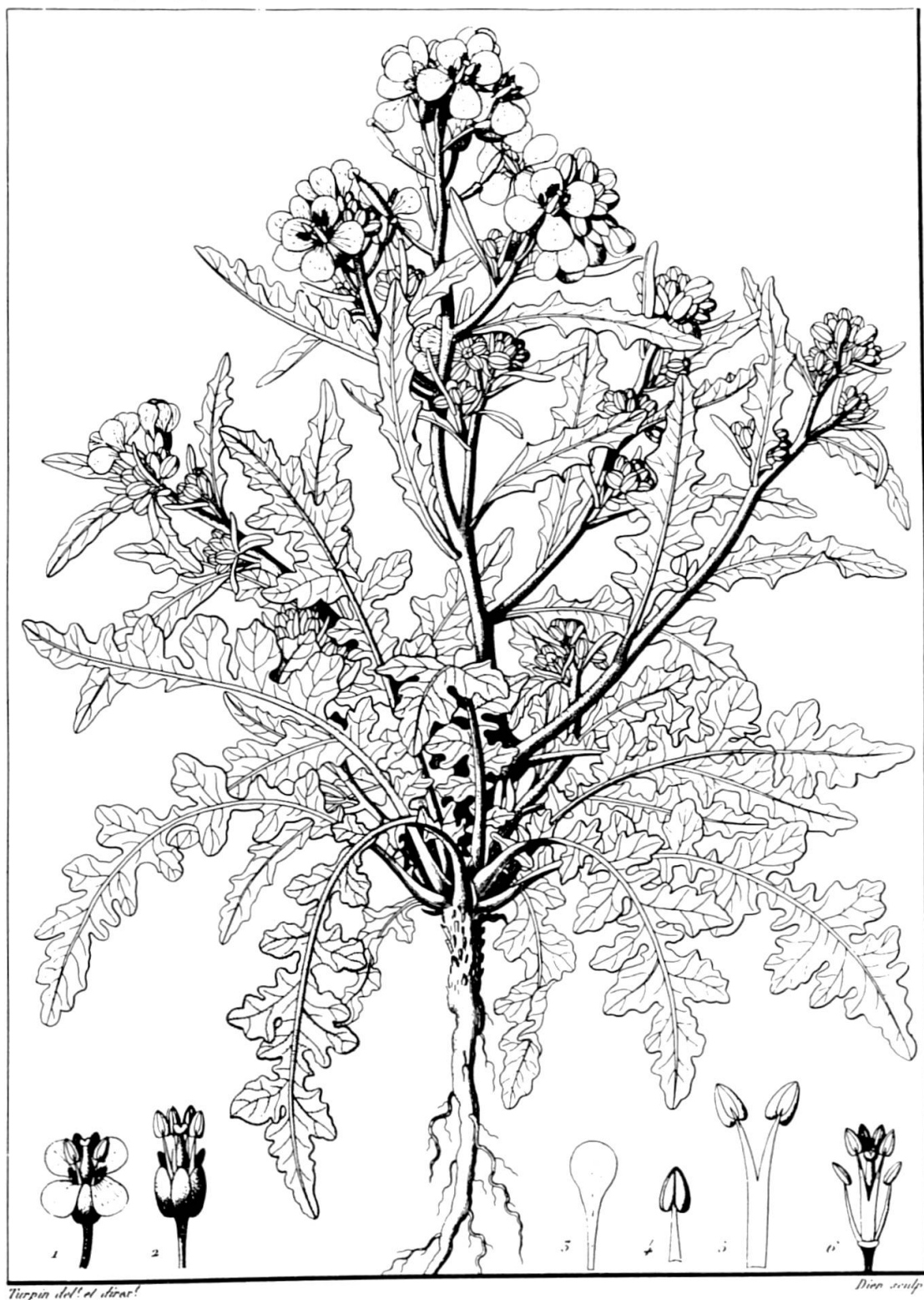
#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

- La *durée* de vie annuelle, qui ne souffre que de rares exceptions: dans des circonstances défavorables, elle peut être modifiée, comme l'atteste la conformation de la souche chez certains spécimens. Dans ces cas, il est fort délicat de définir la durée avec exactitude, opération du reste malaisée même sur le terrain, à en croire les remarques de certains collecteurs (*D. 56342*, par exemple).
- La *vigueur* du port et la taille: tige robuste et élancée, dépassant souvent 45 cm, ce qui en fait la plus grande espèce du genre avec *S. ramosissimum*; feuillage luxuriant, les feuilles radicales excédant 15 cm de longueur ne sont pas rares. Cette vigueur ne découle pas d'une éventuelle polyploïdie (voir données cytologiques), mais est liée au caractère ségétal de *S. sulphureum*.
- Le mode de ramification *monopodial acrotone*, contribue également à distinguer l'espèce de ses voisines; en effet, au contraire de celles-ci, *S. sulphureum* ne présente jamais de ramification basitone pseudo-sympodiale, quel que soit son habitat. Certains exemplaires sont bien ramifiés dès le tiers inférieur, mais la dominance de la tige principale y reste toujours bien marquée. A cet égard, l'illustration figurant dans la "Flora of Iraq" (Vol. 4, 2: 1047, plate 185, fig. 1), n'est pas représentative. La dominance apicale est aussi de règle sur les rameaux.
- La *décurrence* des rameaux; plus ou moins accusée, elle confère à la tige une section irrégulière (jamais circulaire), souvent accompagnée d'une compression latérale. Ce phénomène est plus atténué et plus rare dans les autres espèces du genre.
- La silique *indéhiscence*, à section subquadrangulaire, marges valvaires épaissies et blanchâtres, se fragmente transversalement en articles de longueur irrégulière. Cette caractéristique, abusivement attribuée au genre, n'est propre qu'à *S. sulphureum* et *S. incanum* (où elle n'est pas généralisée) et, dans une certaine mesure, *S. ramosissimum*. La fragmentation transversale n'est pas liée à un processus anatomique particulier, mais profite d'une zone de faiblesse plus ou moins nettement localisée, déterminée par une discontinuité dans les tissus sclérifiés qui forment les valves (voir partie descriptive, la silique). Les articles ainsi formés sont inégaux, comprenant 2 à 3 paires de loges, soit 2 à 6 graines,

DICOTYLEDONEÆ.

Cruciferae.

Tab. 85.



**STERIGMA** sulfureum. (DC.)  
 (DC. *Reyn. veg.* vol. 2 pag. 580.)

Fig. 49. — *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm.: planche extraite des "Icones selectae plantarum" de Delessert.



Fig. 50. — *Sterigmotestium sulphureum* (Banks & Solander) Bornm.: (a) spécimen représentatif des plantes de milieu cultivé (Arbil, Irak, *Al Shahwani 25 III* (K)); (b) la présence de l'espèce au Yémen du Nord, attestée par une récolte unique, à certainement un caractère adventice (*Wood Y/75/984* (BM)).

pour autant que tous les ovules se soient bien développés. La silique n'est jamais glanduleuse.

- La *spécialisation* locale en espèce *ségétale*.

#### VARIABILITÉ

La variabilité morphologique de l'espèce se traduit avant tout par:

- Une différence d'habitus et de taille entre spécimens de milieu cultivé et non cultivé, ces derniers se signalant par une taille plus modeste, une pubescence plus forte, une réduction des surfaces foliaires (fig. 51).



Fig. 51. — *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm.: diversité des formes foliaires (feuilles radicales). (a) Aleppo, *Haussknecht* 1865, s.n. (G); (b) Deir Kkhabyé, Syrie, *Pabot* s.n. (G); (c) exemplaire de la même part, à feuilles étroites et profondément découpées; (d) Aintab, Syrie, *Haradjan* 846 (G); (e) Birečik (Mésopotamie turque), *Sinten* 226 (G). Echelle: 1 cm.

- Une glandulosité plus ou moins prononcée et sans localisation bien établie. Ainsi, sur la majorité des spécimens peu glanduleux, il faut rechercher les glandes à la partie inférieure de la plante, tandis que dans certains cas, elles sont cantonnées aux parties sommitales (haut de la tige, pédicelles, et parfois même sépales). En revanche, les glandes ne font jamais totalement défaut, y compris sur les spécimens provenant d'Irak. Il y donc lieu de modifier l'affirmation de la "Flora of Iraq" (Vol. 4, 2: 1046), selon laquelle la plante est totalement dépourvue de glandes ("wholly eglandular"). Quant à la subsp. *glandulosum*, elle nous paraît devoir être rattachée à *S. incanum* (voir sous cette espèce).
- Un certain polymorphisme foliaire en milieu cultivé.

Pourtant, malgré cette diversité des formes foliaires, l'espèce affiche une remarquable stabilité en milieu cultivé et ce, en dépit des différences de substrats et de localisation géographique; la confrontation de spécimens provenant de divers points de l'aire de répartition en témoigne. Ainsi, les exsiccata d'Alep (Syrie), (*Haussknecht* s.n.), de Birečik, partie mésopotamienne de la Turquie (Prov.

d'Urfa), (*Sintenis* 226), de Kirkuk (Irak), (*Rogers*) ou de Bushire, port iranien sur le Golfe Persique (*Kotschy* 130), sont parfaitement comparables.

La fleur et la silique ne présentent pas de variation significative.

#### LE PROBLÈME *S. SULPHUREUM* VAR. *ASPERULUM*

Un tout petit nombre de spécimens, fort mal conservés au demeurant, présentent un habitus si particulier que leur attribution spécifique est quelque peu problématique. Ces plantes correspondent à la description de *Sterigma brachypetalum*, taxon décrit par BOISSIER, (1842: 386), sur la base d'une récolte d'*Aucher-Eloy* (4169 H) (fig. 52a), ne comportant en guise de localisation que la seule mention "Persia australis". Fusse-t-il demeuré unique, rien ne se fût opposé à l'attribution de cet exsiccatum à *S. incanum*. Mais une récolte ultérieure de Noë, dans la région de Mossul — c'est-à-dire en dehors de l'aire de *S. incanum* — incite BOISSIER (1867: 241) à considérer ce taxon comme une variété de *S. sulphureum*, qu'il nomme *S. sulphureum*  $\beta$  *asperulum*. Elle se distingue par:

- une souche suffrutescente,
- des feuilles toutes pétiolées, souvent obovales et entières,  $\pm$  fasciculées,
- des fleurs de petite taille, dépassant à peine le calice,
- des siliques à pédicelles dressés-appliqués,
- une pubescence crépue-hispide, dense et vert jaunâtre, conférant au feuillage un aspect rappelant celui de certaines espèces du genre *Verbascum*.

Les pédicelles fructifères dressés-appliqués, la forme des siliques, souvent mal développées, rapprochent ces plantes de *S. incanum*. Mais hormis la récolte originale dont la provenance exacte est inconnue, tous les exemplaires de ce taxon ont été prélevés dans l'aire de *Sterigmostemum sulphureum*. Nous suivons l'opinion de Boissier, bien qu'avec des réserves quant à son bien-fondé taxonomique. La plupart de ces exemplaires ayant un aspect gracile et des siliques mal venues, on pourrait même penser à une forme pathologique. Les deux espèces n'étant pas sympatriques, il est difficile d'invoquer un processus hybridogène actuel, qui d'ailleurs ne serait pas une explication satisfaisante du caractère de la pubescence, ni de la forme des feuilles. Mais qu'il y ait dans l'origine de ces formes une certaine composante introgressive ne peut être écarté a priori. Cette variété sera traitée en annexe de la présentation de *S. sulphureum*.

#### HABITAT ET ÉCOLOGIE

*Espèce ségétale*, principalement liée aux cultures de céréales, surtout de blé. En dehors des cultures, elle semble avoir un comportement de rudérale, croissant sur les bords de route, en bordure des champs, dans des jachères, dans les terrains vagues, ou encore sur des murs ou dans des ruines. Rarement signalée en "pleine nature", son comportement dans ces conditions n'est guère connu: c'est une plante de zone steppique, et elle a été récoltée sur des sables, des limons sableux ou des terrains rocaillieux. L'altitude de son habitat oscille entre 200 et 800-900 m pour la plupart des exsiccata, de rares localités étant situées au niveau de la mer.

Comme plante ségétale, elle accompagne les cultures sur les substrats les plus variés: sables, sols calcaires, sols steppiques (sols bruns steppiques), basaltes (région du Jebel Krim, en Syrie, fide PABOT in sched.), argiles, limons sableux, sols rocaillieux.

ZOHARY (1973: 640), cite l'espèce au rang des plantes les plus communes ou caractéristiques de l'ordre des *Tricetalia iranica* (Classe des *Secalinetea orientalia*), qui regroupe, selon cet auteur, les communautés ségétales des cultures non irriguées des territoires irano-touranien et xéro-euxinien [du Moyen-Orient]. Cependant, le même auteur mentionne *S. sulphureum* dans l'association *Prosopidetum farctae segetale* dont il a relevé la présence dans le nord de l'Irak, entre Arbil et Sinjar. Cette association est subordonnée à la classe *Prosopidetea farctae halo-segetea*, dont le statut phytosociologique reste à préciser, mais qui comprend (op. cit.: 644) des groupements de type halo-phile dérivés de cultures céréalières, et liés à des efflorescences salines provoquées par une irrigation désordonnée (remontée des sels sous l'effet d'une évaporation intensive, responsable de la salinisation de larges territoires cultivés en zone aride). La présence de *S. sulphureum* dans de tels groupe-



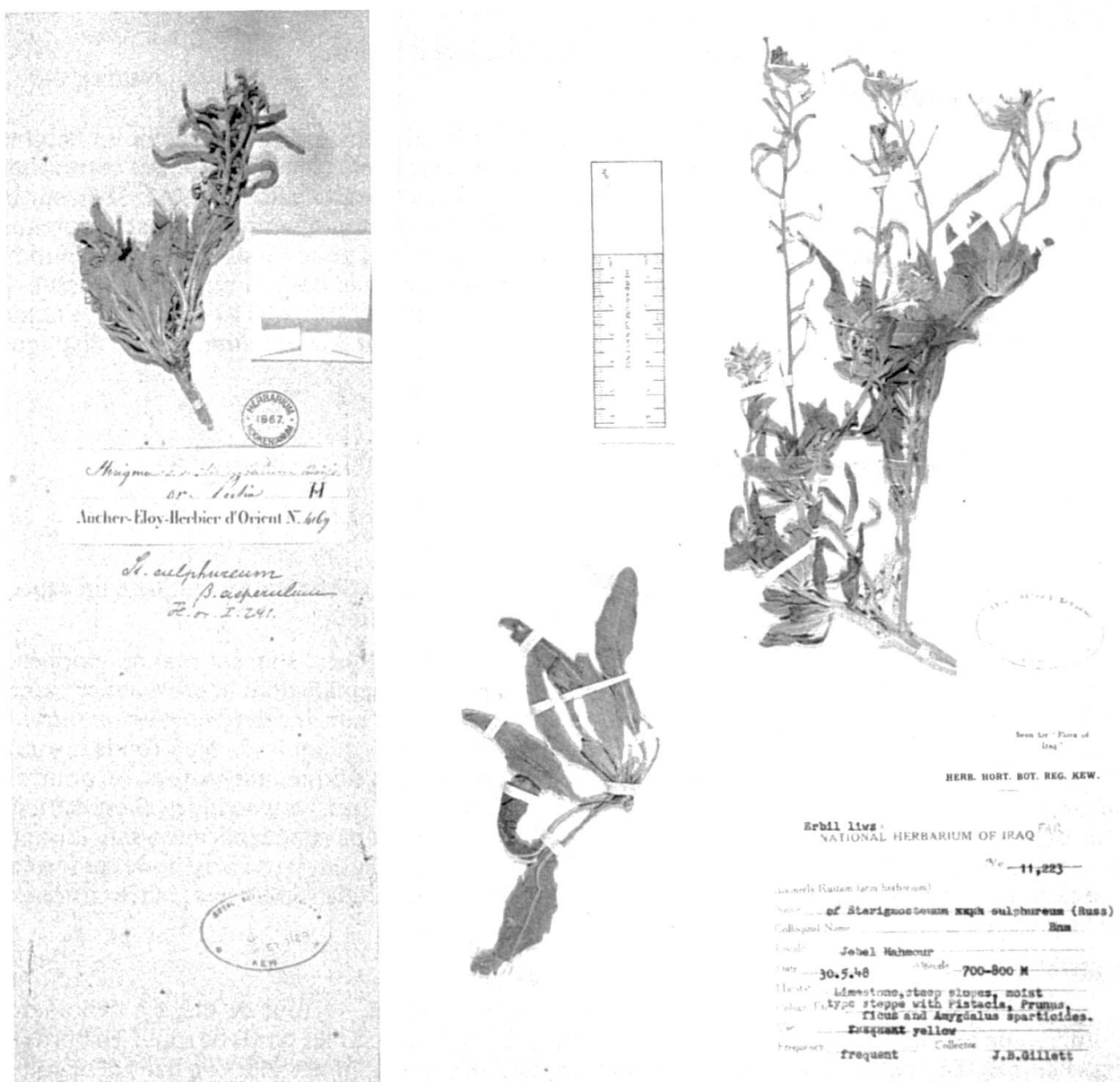
52a 52b  
□ □

Fig. 52. — *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm. var. *asperulum* (Boiss.) Bornm. (a) Un isotype (Aucher-Eloy 4169 H (K)); (b) exemplaire provenant du Jebel Mahmour, Iraq (Gillett 11 223 (K)).

ments serait l'indice d'une certaine affinité (ou tolérance) halophile, qui est une règle quasi générale dans le genre *Sterigmostemum*. En outre, cela laisserait supposer que sans être une des plus fidèles caractéristiques des *Tricetalia iranica* (ce que Zohary n'affirme d'ailleurs pas), l'espèce trouve dans cet ordre son optimum écologique.

Dans le nord de la Mésopotamie, HANDEL-MAZZETTI (1914: 66) cite l'espèce parmi les plantes édifiatrices de la "steppe luxuriante sur sol humique" ("üppige Humussteppe"), une formation dominée par *Poa bulbosa* L., mais riche en espèces non graminéennes et à caractère quelque peu rudéral, qui s'est probablement développée (selon cet auteur) sur des surfaces cultivées dans l'Antiquité. Cette formation équivaut à la "moist-stepppe" de GUEST (1966: 72).

Est-ce la rançon de leur lien avec les milieux cultivés, toujours est-il que certains spécimens (Aleppo, Haussknecht s.n. 1865) sont soumis aux attaques d'un insecte phytophage, un charançon du genre *Ceuthorhynchus* (Coleopt., fam. *Curculionidae*) connu des spécialistes pour être un

parasite des Crucifères cultivées. Son action se manifeste au niveau du collet de la plante par un épaississement globuleux et parcouru de galeries.

Les étiquettes ne livrant pas de renseignements sur la fréquence de l'espèce, on se référera à la "Flora of Iraq" (4, 2: 1046) qui la considère comme commune dans la zone steppique, et occasionnelle dans la zone "forestière" inférieure. GUEST (1966: 93), cite *S. sulphureum* parmi les agrestes communes de la région steppique en Irak. Le fait qu'elle possède deux appellations vernaculaires en Irak (voir plus bas), n'est certainement pas étranger à sa fréquence. Celle-ci doit être du même ordre en Syrie, tandis que la plante semble plus rare au Liban et dans la partie anatolienne de son aire. Quant à sa présence en Iran, elle est apparemment liée à des circonstances très particulières (voir "chorologie").

#### S. SULPHUREUM, ESPÈCE SÉGÉTALE TYPE?

Berceau de l'agriculture, le Moyen-Orient est aussi le lieu d'origine de nombreuses espèces agrestes et rudérales comme l'attestent divers travaux dont on trouvera les références dans la publication de SAKAMOTO, 1982. Dans ce contexte, le caractère agreste, et secondairement, rudéral, de *S. sulphureum* n'a rien de surprenant. Mais l'espèce correspond-elle à l'image idéale de cette catégorie de plantes, telle que la propose HOLZNER (1982: 16), sur la trame établie par BAKER (1965: 167)? Dans l'examen qui suit, ne seront évidemment retenus, parmi les caractéristiques énoncées par Holzner, que celles déductibles de l'étude des exsiccata.

- *Durée annuelle, avec un cycle vital très court et plus d'une génération par année*: la première de ces conditions est remplie par *S. sulphureum*.
- *Nombre de graines élevé, dans des conditions favorables*: il peut excéder 25 à 30 par silique.
- *Absence d'un dispositif de dispersion des graines, celles-ci étant, chez la plupart des espèces agrestes, simplement "lâchées"*. Dans le cas présent, il n'y a pas de mécanisme particulier sinon la rupture de la silique en articles irréguliers, qui ne contribue pas à proprement parler à la dissémination des graines. Cette rupture nécessite d'ailleurs une intervention extérieure.
- *Graines pourvues d'une grande longévité et d'une résistance élevée*: on ne possède pas de données sur le premier point, mais on peut admettre que les graines de *S. sulphureum* répondent à cette exigence. Sur le second point, bien qu'incomplète, l'enveloppe sclérifiée que constituent les segments de silique entourant les graines, leur confère, semble-t-il, une résistance accrue.
- *Fleurs grandes et attractives, capables d'attirer plusieurs espèces d'insectes, avec une zone externe réfléchissant le rayonnement ultra-violet et/ou bleu, un centre capable de l'absorber*. Dans notre espèce les fleurs ne sont pas différenciées à ce point, mais sont néanmoins les plus grandes dans le genre *Sterigmostemum*.
- *Grande amplitude écologique*: la prudence est de mise sans étude de terrain, mais comme indiqué plus haut, la plante s'accommode de substrats et de conditions de milieu variés, que suggèrent d'ailleurs l'étendue et la position de son territoire. Le milieu cultivé atténue dans une certaine mesure les différences climatiques locales, mais ne permet certes pas à ses hôtes de s'en affranchir totalement.
- *Plasticité et variété génotypiques*: une certaine variabilité morphologique pourrait en être un indice.
- *Pouvoir de compétition élevé, soit par croissance rapide "sizeable plants", p. ex., grandes feuilles, soit par occupation de l'espace, par des rosettes, p. ex., etc.* *S. sulphureum*, par sa rosette et sa taille ne semble pas dépourvu d'atouts dans ce domaine.
- *Enracinement intensif et vigoureux*: rares sont les spécimens examinés pourvus de racines...

- *Tiges et feuilles capables de résister aux dommages mécaniques causés par les différentes pratiques culturales.* Il a été fait état de la vigueur de la plante, et la section irrégulière de la tige peut contribuer à sa résistance.
- *Régénération possible à partir de la souche, même chez les plantes annuelles.* Apte à modifier sa durée, l'espèce possède probablement cette faculté de régénération.

Ce court examen permet de constater que *S. sulphureum* est une bonne espèce ségétale.

### Chorologie

Endémique de la zone steppique de la plaine mésopotamienne, transgressive en zone méditerranéenne, dans l'ouest de la Syrie, jusqu'à la Méditerranée au Liban central (Beyrouth), confinée au piedmont sud-ouest du Zagros en Iran. A rattacher à la sous-région mésopotamienne (EIG, 1931) du domaine irano-touranien. Adventice(?) au Yémen du Nord.

### DISTRIBUTION

**IRAN.** Peu connue (Bushire (accidentelle?), Khuszestan (Behbahan), Fars (Firuzabad, Jahrom), Esfahan (douteux, voir texte).

**IRAK.** Principalement zone de la steppe "humide" ("moist steppe" (GUEST, 1966)).

**TURQUIE.** Zone de la plaine mésopotamienne, provinces de Gaziantep, Urfa et Mardin.

**SYRIE.** Zone steppique, soit presque tout le territoire, sauf la côte méditerranéenne et la frange sud-est, sub-désertique.

**LIBAN.** Région de Beyrouth, jusqu'aux confins de l'Anti-Liban, sur la route Beyrouth-Damas.

- N.B.:*
1. Les spécimens cités pour l'Iran dans la Flora Iranica (57: 281) sont à rattacher à *S. incanum*, à l'exception des exsiccata Davis 55679 et 56342, Koelz 14561 et Kotschy 130. De plus, les exsiccata suivants appartiennent à d'autres espèces:
    - Schmid 5146, Schmid 5187, Stutz 669: *Sterigmostemum acanthocarpum*.
    - Grant 15403, Schmid 5330, Schmid 5409, Stutz 787: *Sterigmostemum longistylum*.
  2. A l'exception des trois exsiccata suivants, Balls 872, Sintenis 226 et D. 28644, les spécimens cités sous *S. sulphureum* subsp. *sulphureum* et subsp. *glandulosum* dans la "Flora of Turkey", (1: 465), se rapportent à *S. incanum*.
  3. Contrairement à ce qu'indiquent certaines flores, le Talysch et l'Arménie sont à exclure de la distribution de *S. sulphureum*.
  4. L'exsiccatum Léonard 5329, ("Entre Téhéran et Tabas"), attribué à *S. sulphureum* subsp. *sulphureum* et cité par LÉONARD (1983: 49), se rapporte en fait à *S. acanthocarpum*.
  5. Les citations de l'espèce en Asie centrale sont à rapporter au genre *Oreoloma* Botsch., tandis que celles qui lui sont attribuées en Sibérie résultent d'une synonymie erronée avec *S. caspicum*.

### AIRE

L'aire de *Sterigmostemum sulphureum* dessine un large croissant dont la forme épouse plus ou moins fidèlement le territoire de la "steppe mésopotamienne", ou des *Artemisietea herbae-albae mesopotamica* tel qu'il est figuré sur la carte de ZOHARY (1973). Elle s'inscrit dans la partie concave de ce qu'il est convenu d'appeler le "croissant fertile", dont elle ne recoupe pas la totalité de la surface, comme l'indique la comparaison avec les cartes de HARLAN & ZOHARY (1966: 1075), RENFREW (1973: 45, 46), etc. Par ailleurs, la relation de l'espèce avec les cultures céréalières n'affecte en rien son appartenance à une zone biogéographique bien déterminée: son pouvoir de

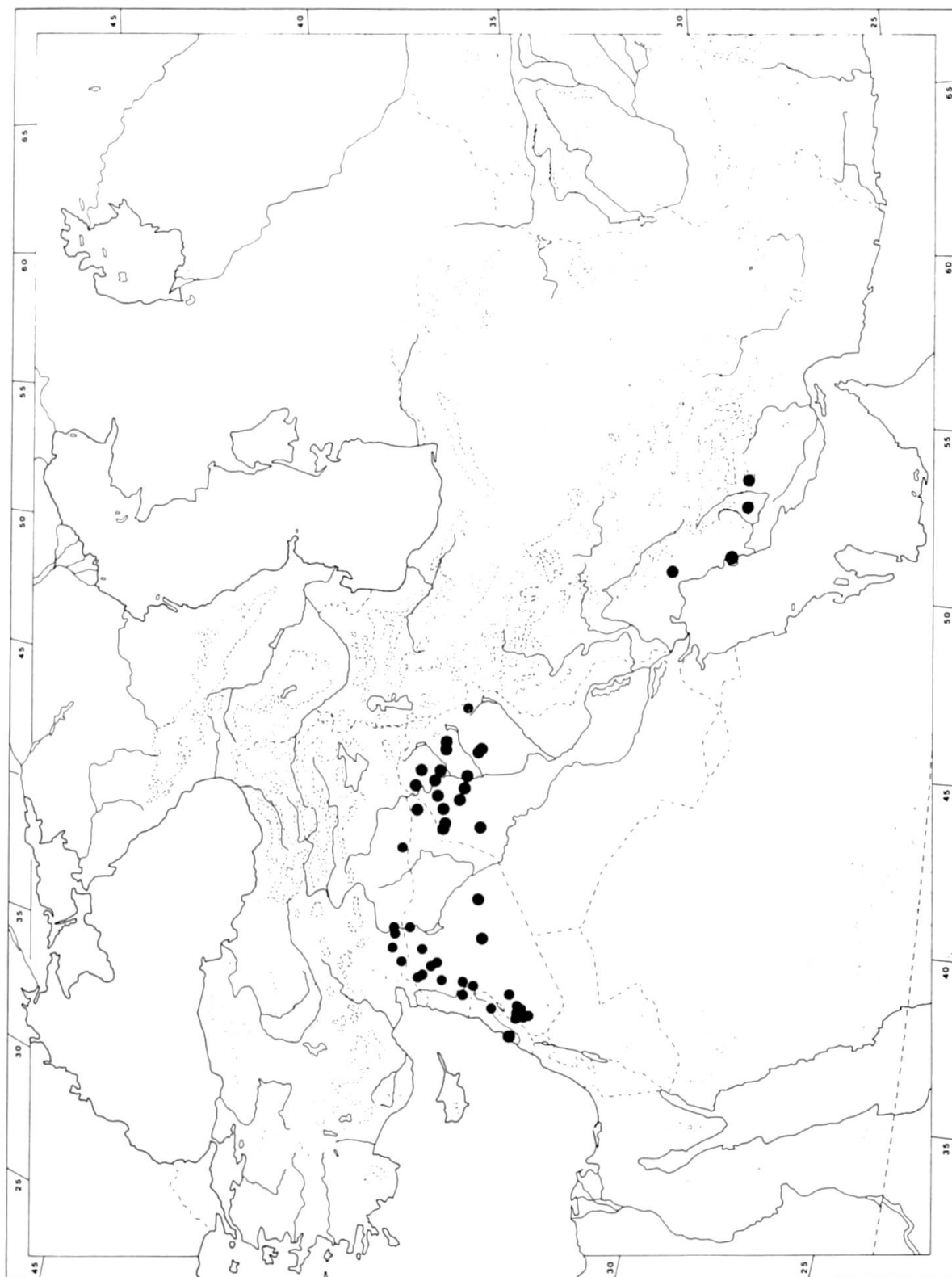


Fig. 53. — Carte de distribution de *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) Bornm.

concurrence lui assure une bonne place parmi les espèces agrestes de cette zone, mais, à quelques exceptions près, son amplitude écologique ne lui permet guère d'en sortir. Ainsi, *S. sulphureum* est sans ambiguïté un élément irano-touranien.

Les limites de l'aire peuvent s'expliquer de la manière suivante: l'arc de cercle qu'elle décrit vers le sud correspond en gros au passage vers le domaine saharo-sindien, tandis qu'au Nord et à l'Est, elle bute sur l'arc montagneux Taurus-Zagros. À l'Ouest, elle touche au domaine méditerranéen sur lequel elle déborde quelque peu.

L'interprétation des localités iraniennes, celle de Jahrom, en particulier, fortement disjointes du reste de l'aire n'est guère aisée. S'il est tentant d'invoquer un éventuel transport avec des céréales pour justifier la présence de l'espèce dans les environs de Bushire, un port, l'explication n'est guère satisfaisante dans le cas de Jahrom, sur les contreforts du Zagros, ni pour les deux autres localités. Exploration botanique défailante? Stations relictuelles? Les éléments d'une réponse objective font défaut. Quant à la récolte Aucher-Eloy attribuée à Isphahan, elle fait partie du lot des plantes que l'infortuné botaniste a laissé sans indications précises avant que la maladie ne le terrasse, dans un monastère proche de cette ville.

Enfin, la présence de la plante au Yémen du Nord (Isla Pass, 2700 m, 1975, *Wood Y/75/984* (BM)), n'est attestée que par une seule récolte, mais l'identité de la plante n'est pas contestable. Les indications de récolte stipulent qu'il s'agit d'une plante rudérale, mais peut-on en déduire pour autant qu'elle est adventice et accidentelle dans ce pays, où elle aurait pu être introduite à la faveur d'un envoi de céréales en provenance de l'un des pays dont elle est native? En l'état, on est réduit à conjecturer. Mais le caractère autochtone de sa présence dans la Péninsule Arabique semble devoir être écarté.

#### DONNÉES CYTOLOGIQUES

Le seul dénombrement chromosomique relatif à *S. sulphureum* est, à notre connaissance, celui effectué par AL-SHEHBAZ (1983: 509) sur du matériel récolté en Irak, près d'Arbil. Le résultat obtenu par cet auteur,  $n = 7$ , indique, pour autant que le matériel a bien été déterminé, que l'espèce ne se distingue pas des autres espèces ayant fait l'objet d'investigations cytologiques, à savoir *S. acanthocarpum*, *S. ramosissimum* et *S. incanum*.

#### PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE STERIGMOSTEMUM

Par sa spécialisation écologique, *Sterigmostemum sulphureum* occupe une place à part dans le genre. Mais l'espèce ne s'en inscrit pas moins dans une parfaite continuité morphologique et chorologique par rapport à *S. incanum*. Source de nombreuses confusions, la communauté de caractères entre les deux espèces est, en effet, importante:

- habitus: quelques spécimens de *S. sulphureum*, vraisemblablement récoltés en terrain non cultivé, ont un port très proche de certains types de *S. incanum*;
- feuillage parfois très semblable, dans sa forme, sa découpe et sa pubescence;
- silique, style et stigmate ont une conformation très voisine, mais l'architecture de la silique chez *S. incanum* n'est pas constante.

Si l'on constate parfois chez *S. sulphureum* des caractères rappelant *S. incanum*, la réciproque n'est pas vraie, ce qui pourrait accréditer l'hypothèse d'une dérivation *incanum* → *sulphureum* (voir relations interspécifiques dans la partie descriptive), mais sans que l'on puisse du mode de spéciation incriminé (parapatric, péripatric, voire allopatrique).

Affine de *S. incanum*, et par là, présentant une certaine parenté avec *S. caspicum*, *S. sulphureum* ne paraît pas avoir de liens directs avec les autres espèces du genre. L'apparition de l'agriculture, même si elle est plus précoce dans le Moyen-Orient, ne remonte guère qu'à 10 000 ans. La spécialisation de l'espèce serait donc relativement récente, et la plasticité dont elle fait preuve parle en faveur d'une différenciation assez tardive.

#### NOMS VERNACULAIRES

Deux appellations vernaculaires ont été relevées, d'ailleurs citées par la "Flora of Iraq" (4, 2: 1046):



- DAMÂR TÛTÛN (*Salim 2612* (K)). La récolte récolte provenant du Kurdistan, ce nom vernaculaire est-il peut-être une dénomination kurde.
- SHALWA KHADHRA (*Al Din 5595* (K)).

### *Specimina visa*

**IRAQ** (Divisions administratives d'après "Flora of Iraq", 1, fig. 1): **MAM**: "Dohuk", 20-22.4.1958, *Raoul W1435* (K); "Mahad. (nr. Saikhan) — on flat "dain" land. DAMÂR TÛTÛN (K)", 23.6.1932, *Salim 2612* (K).

**MJS**: "Djebel Sinjar", 20.4.1951, *Thesiger 512* (K).

**FUJ**: "Wheat-field, 20 km. south to Tell-Afar, Mosul Liwa, Iraq", *Ani & Hasan Hadi 9808* (K); "Sinoony, Sinjar Mountains", 8.5.1975, *Al-Shebaz, Mayah & Sharifi 7516* (E); "S. of Sinjar. fallow field. common. 400 m", 10.4.1967, *Anders 1129* (W); "Sandy loam flat 36 km northwest of Hatra, al Jezira Desert, Iraq", 21.4.1964, *Barkley 7895* (K); "Sandy hilltop, 20 km northwest of Zuman, Al Jezira Desert, Iraq.", 24.3.1964, *Barkley & Haddad 6610* (W); "7 km W. of Tell Afar ca. 400 m Field fallow one year.", 26.4.1933, *Eig & Zohary s.n.* (HUJ); "Tal Afar. field. c. 350 m", 11.5.1954, *Guest 13441* (K); "mid way bet. Tal Afar + Sinjar. By road side", 11.4.1969, *Omar & Hamid 36464* (K); "25 km from Shargat to Hadhar. clay soil", 6.4.1965, *Rawi & Hamada 33640* (K).

**DLJ**: "50 km S.W. of Hadar. 230 m. Sandy clay, field of wheat", 12.4.1964, *Chakrouarty, Rawi, Khatib & Alizzi 33060* (K).

**FUJ/FNI**: "Mosul- in cultivated fields. Altitude: 900 ft.", 2.4.1931, *Guest 1335* (K).

**FNI**: "Nimrud From mound (pastures and trenches) fr. shrub, 0,30 m H. (wheat field)", 20.4.1955, *Helbaek 954* (K).

**FAR**: "Colloquial Name: SHALWA KHADRA. Hawi-Yanimjah", 22.3.1934, *Al Din 5595* (K); "Assyria or.: in campis ad Erbil", 7.5.1893, *Bornmüller 868* (G, JE, W); "Arbil — in cornfields on stony soil 1200 ft.", 22.4.1932, *Guest 2169* (K); "Iter orient. Mesopotamia. In deserto fl. Chabur. Djebel Taktak; Mossul.", mar.jun.1867, *Hausknecht 58* (G-BOIS); "In desert. fl. Chabur", maj.1867, *Hausknecht s.n.* (JE, LE); "Arbil Alt. c. 350 m. Habitat: clay soil in cultivated land. shrub- flws yellow", 16.4.1958, *Shahwani 25116* (K); "10-15 km E of Arbil (to Draband). dry gravel land on roadside Alt. c. 470 m.", 20.4.1958, *Shahwani 25296* (K); "Weed in wheat field, 10 km from Erbil on Khoi Sanjaq Road, Erbil Liwa.", 20.3.1958, *Department of Botany 153* (B, BM, BR, G, GB, JE, LE, S, W); "10 km from Erbil to Koisanjaq. Weed in wheat field", 20.3.1958, *Department of Botany 33288* (K).

**FKI**: "Env. of Tauq (S. Kirkuk), 220 compact steppe soil inter mixt with little stones", 12.4.1933, *Eig & Zohary s.n.* (HUJ); "IRAQ. Distr. Kirkuk (Kurdistan) 9 km a Kirkuk versus Altün Köprü, inter segetes.", 22.4.1957, *Erdtman & Gædemans RECHINGER 15495* (W); "Kikruk 380 m. irrigated fields; steppe climate -pale yellow", 13.4.1947, *Gillett & Rawi 7471* (K); "Kirkuk — in cultivatd fields", 2.4.1931, *Guest 1493* (K); "Kirkuk", 3.3.1930, *Rogers 0480* (G, K).

**MSU**: "Sulaimaniyah", apr.1920, *ign. 694* (K).

**Locus incertae sedis**: "South of Jussa, grey compact somewhat heavy soil, fallow fields.", 22.4.1933, *Eig & Zohary s.n.* (HUJ).

**TURCIA. Prov. Gaziantep**: "Gaziantep 2'700 ft", 28.4.1934, *Balls 972* (E, K); "Turkey. Prov. Gaziantep: Kizilhisardere 25 km S. of Gaziantep, on road to Kilis. Fallow fields. 750 m", 13.5.1957, *Davis & Hedge D.28022* (BM, E).

**Prov. Mardin**: "Turkey. Prov. Mardin: Mardin station — Ksiltepe. 600 m. Fallow fields. Annual.", 26.5.1957, *Davis & Hedge D.28644* (BM, E, K).

**Prov. Urfa**: "Biredjik ad Euphratem [suite illisible]", maj.1865, *Hausknecht s.n.* (JE); "Mesopotamia. Biredjik: Tschiflik, in campis.", apr.1888, *Sintenis 226* (BR, E, G, JE, K, LD, LE, P, S, WU).

**PERSIA. Prov. Bander-va Jazayer-e Khalij-e Fars**: "Inter segetes pr. Radar (inb vicinate opp. Abuschir)", mar.1842, *Kotschy 130* (BM, E, G, G-BOIS, H, K, LE, P, W).

**Prov. Fars**: "IRAN. D5 (Times Atlas); c. 5 km. from Beheban to Omidie. 400 m. Wheatfields on light gravelly soil. Perennial, bushy, erect. Flowers lutea.", 21.3.1974, *Davis & Bokhari D. 556791* (E); "IRAN. E6 (Times Atlas): Plains 20-30 km E. of Firuzabad, on road to Qir. 1300-1400 m. Calcareous cornfields. Annual? Bushy, many stemmed. Flowers bright sulphur.", 2.4.1974, *Davis & Bokhari 56342* (E); "Jahrum, Fars. Weed 2,5 ft. high. flr. canary yellow", 19.3.1940, *Klze 14561* (E, LE, W).

**Locus incertus: Prov. Esphahan**: "Ispahan", 1837, *Aucher-Eloy 202* (G, G-BOIS). "Persia", s.d., *Aucher-Eloy 201* (K).

**LIBANUS**. "Beyrouth, jardin", 3.4.1932, *Gombault 1820* (P); "Anti-Liban, route de Damas à Beyrouth; entre le Saharah de Diman et Ouadi el Djouze.", 2.6.1855, *Gaillardot 1575* (G-BOIS, JE).

**SYRIA. Prov. Halab**: "Alepp", 1837, *Aucher-Eloy 201* (G, G-BOIS, P); "45 km East of Aleppo", 15.4.1939, *Dinsmore 20454* (K, LD, S). "Sfiré (Syrie du Nord)", 19.4.1931, *Gombault 1686* (P); "Syria: Haleb (Aleppo), in humosis et agris inter vicos

Dschebrin et Tijara. Substrato calcareo ca. 380 m., 23.3.1910, *Handel-Mazetti* 267 (W, WU); "Abondant entre Hammah et Alep, 1300'", 6.5.1908, *Haradjian* 1953 (G); "In agris argill. c. Aleppo" vel "In agris argill. ad Dschebel Muhassan p. Aleppo.", vel "In arvis, sol. argill. rubr. circa Aleppo (Djehebel Muharran), 18.3.1865, *Haussknecht s.n.*(36?) (BM, GG-BOIS, JE, K, LE, P, W); "In collibus pr. Aleppum", 11.3.1841, *Kotschy* 91 (BM); "In agris prope Aleppum", 14.4.1841, *Kotschy* 91 (G-BOIS, P); "Syria. Aleppo. Inter segetes in parte Pistaceti" et "Syria. Aleppo. inter segetes ad Pistaceta.", 14.4.1841, *Kotschy* 91 (W); "Syria. Aleppo", 1841, *Kotschy* 91 (K); "Aleppo", 1843, *Kotschy* 91 (P); "Alep", 1834, Montbret s.n. (K, W); "Alep", 1834, *Montbret*[?] 1773 (W); "Région d'Alep", apr.1936, *Mouterde* 4773 (G); "Vers Deir el Hafri", 17.4.1936, *Mouterde* 5067 (G); "Alep", 18.4.1936, *Mouterde* 5117 (G); "d'Alep à Mossul", s.d., *Olivier et Bruguière s.n.* (P); "Alep à Mossul Persia", s.d., *Olivier s.n.* (B); "Vallée au S. de Djerablom, pente sèche caillouteuse à végétation discontinue. 400 m", 2.7.1955, *Pabot s.n.* (G); "Jebel-el-Hass", 24.4.1900, *Post s.n.* (BM, G); "Kalat Simon", mar.1930, *Rogers* 0593 (K); "Syria prope Aleppo. Patr. Russell m.d.", s.d., *Russell s.n.* (BM); "Khan Assel pr. Aleppo, in agro stepposo, ca. 360 m.s.m.", 21.5.1933, *Wall s.n.* (S); "Syria bor. about Aleppo", 3.5.1931, *Zohary s.n.* (HUI); "Syria bor. Telejin to Abudhur", 5.5.1931, *Zohary s.n.* (HUI); "Alep", s.d., *ign. [Aucher-Eloy?] 201* (K, Herb. Hookerianum); s.loc. s.d., *ign. s.n.* (G-DC) [fragmenta verosimiliter e specimine classico].

**Prov. Ar Raqqa:** "Aintab, 3000'", apr.1907, *Haradjian* 846 (G); "Aintab", jun.1907, *Haradjian* 1290 (G, W).

**Prov. Hims:** "Kissoué", 9.4.1953, *Mouterde* 10615 (G); "Mauvan [?] Kessoué", 14.4.1894, *Peyron s.n.* (P); "Syria borealis: in vicin. opp. Homs, prope Baalbeh, in agro stepposo, ca. 500 m.s.m.", 15.4.1933, *Samuelsson* 3349 (BM, K, S); "aker n./ o. Homs", 15.4.1930, *Samuelsson* 179 (GB, LD).

**Prov. Idlib:** "Syria borealis: inter urbem Aleppo et opp. Hama, Maaret an-Noman, in agro stepposo, ca. 500 m.s.m.", 31.5.1933, *Samuelsson* 5586 (S).

**Prov. Dimashq:** "Damascus", 2.5.1931, *Dinsmore* 22320 (S); "Palmyre", 29.3.1945, *Mouterde* 8320 (G); "Harasta", 12.4.1954, *Mouterde* 10985 (G); "Aïn el Beida (Shal es Sahara), terrain caillouteux", 30.6.1951, *Pabot s.n.* (G); "Deir Kabiye (sous le J. Krim) (S. Damas), champ labouré sur roche basaltique 900", 9.4.1953, *Pabot s.n.* (G); "Sous le J. Krim (S. Damas), champ de céréales sur roches basaltiques 800", 14.5.1953, *Pabot s.n.* (G); "au pied du Jebel Abou el Aata, champ", 11.4.1954, *Pabot s.n.* (G); "Damasco: Kessoué", 14.4.1894, *Peyron* 1853 (G); "Antilibanon: Ouadi Barada, solo calcareo, El Djedeideh, in agro stepposo, ca. 800 m.s.m.", 6.5.1933, *Samuelsson* 4352 (K, S).

**Prov. Dayr az Zawr:** "Syrie steppique: Kabd es Sarem (au Nord de la piste T2/T3 terres labourées au tracteur (orge... production nulle!) en pleine steppe! Poa-Carex ± morts", 1.5.1956, *Pabot s.n.* (G).

**Prov. Hamah:** "Syria borealis: inter Hama et Bserine, in agro stepposo, ca. 360 m.s.m.", *Samuelsson* 3646 (S); "SYRIA About Hama", 12.5.1931, *Zohary s.n.* (HUI).

**Prov. Al Hasakah:** "S.W. Tell Aalo (Ht Jéziré) champ cultivé", 10.5.1955, *Pabot s.n.* (G).

**YEMEN.** "Isla Pass, 2700 m", 1.12.1975, *Wood* Y/75/984 (BM).

## ICONES

- DELESSERT, 1823. "Icon. sel. pl." Tab. 83. (Habitus, pièces florales) (cf. fig. 49).
- BOULOUMOY, 1930. "Fl. Liban Syrie" Pl. 37. fig. 9 et 10. (9. sub. *S. brachypetalum*).
- POST, 1932. "Fl. Syria, Palestine et Sinaï" 1: 79 (très partielle: haut d'une inflorescence).
- PARSA, 1951. "Fl. Iran:" 679, fig. 572 (repris de POST) et 680, fig. 573.
- DAVIS, 1965. "Fl. Turkey" 1: 260, fig. 14, 4 (fruit).
- RECHINGER, 1968. "Fl. Iranica" 57: 31 (silique).
- HADAČ & CHRTEK, 1971: 259, carte 10, 255, fig. 7, 6 (silique).
- TOWNSEND, 1980. "Fl. Iraq" 4, 2: 834, pl. 150, 54 (silique), 1047, pl. 185 (Habitus et détails).
- LÉONARD, 1980: 229, fig. 1, A et B.
- LÉONARD, 1983: 27, fig. 4, F (fleur) et G (silique).

**4a. *Sterigmostemum sulphureum* (Banks & Solander) var. *asperulum* (Boiss.) Bornm., Beih. Bot. Centralbl. 27. Abt. 2 (2): 300. 1910.**

≡ *Sterigma brachypetalum* Boiss., Ann. Sc. Nat. Bot. ser. 2, 17: 386. 1842.

≡ *Sterigma sulphureum* var. *asperulum* Boiss., Fl. Orient. 1: 241. 1867.

## TYPUS

“Aucher N 4169 H, Persia australis.“ **Lectotypus:** G-BOIS. **Iso:** G, K (fig. 52 a), P.

A *S. sulphureo* foliis plerumque integris, obovatis, petiolatis, tomento flavescente densiore ac aspero, pedicellis fructiferis erecto-adpressis.

Epoque de floraison, comportement: apparemment comme pour *S. sulphureum* s.str. Ne semble pas répondre à un déterminisme édaphique ou écologique, mais la pauvreté des données impose la plus grande réserve.

## DISTRIBUTION

Rare (quoique indiqué comme fréquent par par Gillett (in herb.)) et sporadique; surtout en Iraq. Taxon mal connu.

*N.B.:* PARSA (1951: 681) distingue une f. *persica* (Bornm.) Parsa, fondée sur un exsiccatum *Aucher 4169* et qui n'appelle pas de commentaire.

*Specimina visa*

**TURCIA. Prov. Gaziantep:** “C6 GAZIANTEP. Distr. Nizip. Steppe 13 km östlich Nizip, gegen Birecik“, 20.5.1956, *Huber-Morath 13749* (Hub.).

**PERSIA.** “Persia“, s.d., *Aucher-Eloy 4169H* (K, P); “Or. Persiae“, s.d., *Aucher-Eloy 4169H* (G, G-BOIS).

**IRAQ. MJS:** “Djebel Golat between Ain Tellawi and Balad Sinjar“, 27.5.1934, *Field & Lazar 475* (Hub., K, S, W).

**FUJ/FNI:** “Mossul Junio in arvis ipse legi“, jun.1879, *Noë 150* (G-BOIS); “Mossul Junio in cultis“, jun.1879, *Noë 238* (G).

**FAR:** “Jebel Mahmoud. Limestone, steep slopes, moist type steppe with Pistacia, Prunus, Ficus and Amygdalus spartioides. 700-800 m yellow frequent“, 3.5.1948, *Gillett 11223* (Hub., K) (cf. fig. 52 b).

**SYRIA.** “Aleppo“, 31.5.1937, *Bertschinger 4406* (Hub.).

- 5. *Sterigmostemum acanthocarpum*** (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze, Rev. Gen. Plant. 1: 36. 1891.  
 ≡ *Sterigma acanthocarpum* Fisch. & C. A. Meyer, Ind. Sem. Hort. Petrop. 1: 38. Janv. 1835. **Typus:** "Hab. in locis salsis Armeniae prope Nakitschivan. ☉". **Lectotypus:** LE! (voir ci-dessous).  
 ≡ *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) Bornm., Bull. Herb. Boissier ser. 2, 4: 1266. 1904. [comb. illeg.]  
 ≡ *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) Grossheim, Fl. Caucas. 2: 219. 1930. [comb. illeg.].

### Typification

#### PROTOLOGUE

"Hab. in locis salsis Armeniae prope Nakitschivan. ☉."

#### LECTOTYPUS

- a) Etiquette manuscrite: *N° 407. // Sterigma ——— ?* [m. Fischer].
- b) Etiquette manuscrite: *Nro 407. // Sterigma acanthocarpum F. et M. / (teste Boiss.)* [m. x] / *Nachiczewan. 16.VI.1829.* [m. Szovits?] / *Armenia. Szovits.* [m. x].

LE, (1 feuille).

- Obs.
1. Le lectotype est le spécimen disposé à droite de la feuille; le fragment de rameau fixé à sa gauche lui appartient très certainement. Le spécimen très fragmentaire fixé sur la partie gauche de la feuille est un isotype.
  2. Etiquette de détermination de N. A. Busch: *N. A. Busch, Notae criticae. // Sterigma acantho = / carpum F. et M. / 21.XI.06.* [m. N. A. Busch].
  3. Etiquette de détermination de A. Grossheim: *Sterigmostemon acanthocarpum (F. et M.) / A Grossh / IX.1948 Determ. A. Grossheim.* [m. A. Grossheim].
  4. Etiquette imprimée avec annotation manuscrite: *Specimen authenticum. / Coty- pus!* [m. A. Grossheim].

#### ISOLECTOTYPUS:

- a) Etiquette à en-tête imprimé annotée: *Ex horto bot. Petropolitano. // N° 407. Sterigma. / In salsis lapidosis ad urbem Nakitschiwan. // 16 Juni 1829. // Szovits.* [m. Szovits?].

G-BOIS, (1 feuille, 1 spécimen).

*N.B.:* La mention "Armenia. Szovits", figurant sur l'étiquette du lectotype, ne permet pas pour autant de désigner comme types les autres exsiccata qui en sont pourvus. En effet, on la retrouve sur des étiquettes portant un n° 321, indication manifeste d'une récolte différente. Quant aux étiquettes sans date ni numéro, et munies de la seule indication "Armenia. Szovits", aucun indice ne permet de les attribuer à une récolte déterminée.

#### DESCRIPTION

*Sterigmostemum* annuum, saepe gregarium, foliis plerumque integris late obtuso-dentatis, raro pinnatifidis; siliquis eximie setis glandulosis obsitis; stylo distincte bilobo ac circinato.

*Herba* annua, vernalis. *Radix* simplex, raro breviter ramosa gracilis, 5-10 cm longus, collo usque ad 5 mm crassa. *Indumentum* e pilis ramosis, sparsis, ac glandulis globosis flavidis stipitatis ± numerosis intermixtis. *Caulis* teres, 3-4 mm crassus, (8-)15-25(-45) cm longus, saepe inferne violaceus, plerumque basi sympodialis, ramis (3-10) adscendentibus, vel decumbentibus, paucidivisis, superne erectis. *Folia* basalia rosulata, plerumque integra vel sinuata, vel lobata, raro pinnatifida, basi longe petiolo attenuata, ad 8.5 cm longa et 1.5 cm lata, nervo medio infra prominenti, caulina inferne fasciculata, paulatim decrescentia, plerumque integra, anguste obovata, petiolata ac subsessilia, omnia utrinque indumento laxo oblecta. *Inflorescentia* racemosa, 10-25 floribus praedita.

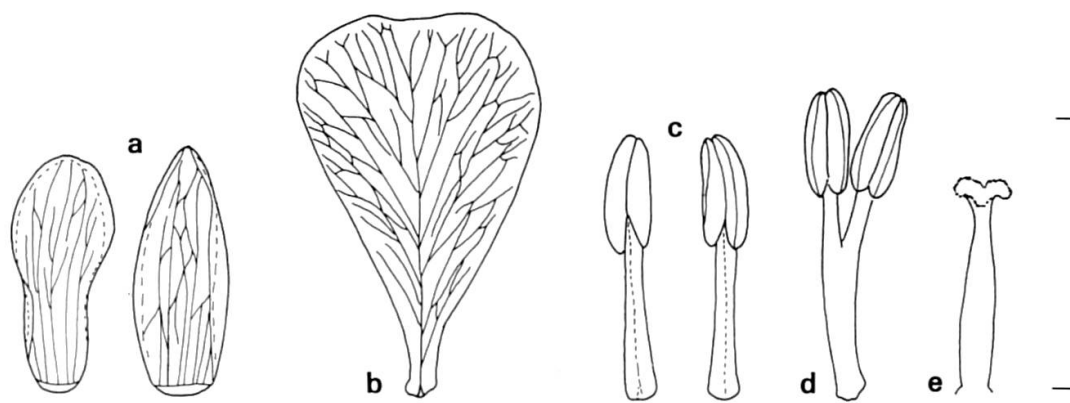


Fig. 54. — *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze: pièces florales; (a) sépales; (b) pétale; (c) une étamine du verticille externe, libre; (d) une paire d'étamines internes, soudées par leurs filets; (e) ovaire. Echelle: 5 mm.

*Flores ebracteati. Sepala* erecto-adscententia,  $5-6 \times 1-1.5$  mm, unguem petalorum vix aequantia, margine et apice scariosa, eglandulosa, pubescentia et pilis longis furcatis nonnullis ad apicem praedita, lateralibus  $\pm$  distincte cucullata. *Petala* citrina,  $10-10.5 \times 3.5$  mm, ungue (6-7 mm) angusto suffulta, lamina sub anthesi patente, apice rotundata, sicut sepala cito post anthesin caduca. *Stamina* interiora ultra medium ( $2/3 - 3/5$ ) filamentis dilatatis per paria connata. *Antherae* oblongae, obtusae. *Grana* pollinis tricolpata spherioidea,  $30 \mu$   $\varnothing$ , reticulata. *Ovarium* oblongum, dense tomentosum, stylo conico longe attenuatum, lobis circinatis usque ad 0,5 mm longis. *Ovula* (14-)20(-48). *Pedunculi* fructiferi vix superne incrassati, glandulosi vel eglandulosi, usque ad 3 mm longi. *Siliquae* lineares patulae, saepe curvatae, interdum torulosae, raro basi leviter incrassatae,  $1.5 \times 3.5-4.5$  mm, dehiscentes, setis glandulosis flavidis earum diametrum superantibus, secus valvarum margines albo-incrassatas plusminusve regulariter dispositis, 2-2.5 mm longis, raro eglandulosae. *Septum* tenue. *Stylus* conicus elongatus, 5 mm. *Stigma* bilobum; lobi ad maturitatem saepe conniventes. *Semina* oblonga, parum compressa  $1 \times 1.5$  mm.

Fl. apr.-jun. (jul.) (fig. 54, 55, 56a).

#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

L'espèce se singularise par:

- ses feuilles presque toujours entières ou peu découpées,
- son indument de poils fins, appliqués et souvent peu denses (l'épiderme foliaire est apparent),
- les soies glanduleuses des siliques.

L'allure souple de leurs feuilles radicales très étirées (fig. 55b), plus longues que la tige, à base très graduellement atténuée en long pétiole, la pubescence fine et non recouvrante, comme leur coloration, un vert jaunâtre très frais avec une nuance de gris-bleu, contribuent à l'identification des exemplaires non fleuris ou douteux.

La variabilité se manifeste surtout:

- dans la taille, certains spécimens en fruit atteignent à peine 5 cm, d'autres dépassent 45 cm.
- La densité et le mode de ramification. Celui-ci est le plus souvent de type sympodial basitone, mais le type monopodial est fréquent.
- La distribution des glandes: tantôt abondantes sur la tige et les pédicelles, tantôt localisées sur les seuls pédicelles, tantôt totalement absentes. Les feuilles ne sont que rarement glanduleuses, mais le sont parfois fortement sur des exemplaires rabougris (broutés?), une récolte de Bunge ("prope Scharud" (P)), par exemple.



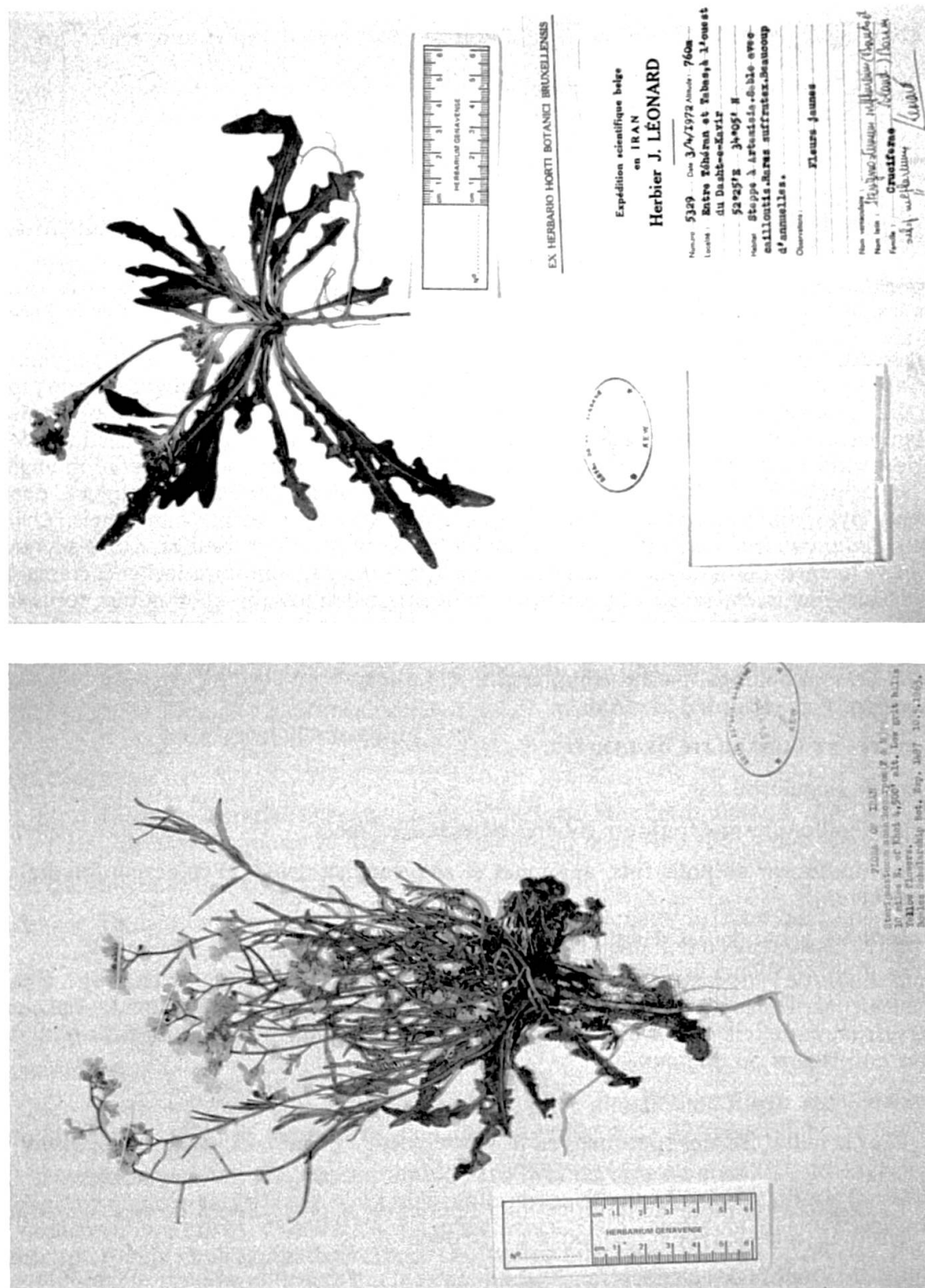
55a 55b  
□ □

Fig. 55. — *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze. (a) Spécimen permettant d'apprécier la grandeur des fleurs et l'importance du style (Iran, région de Khoi (Azərbaycan), Bowles Scholarship Bot. Expedition 1497 (K)); (b) exemplaire en début de floraison, particulièrement typique par la forme des feuilles radicales (Léonard 5329 (K)).

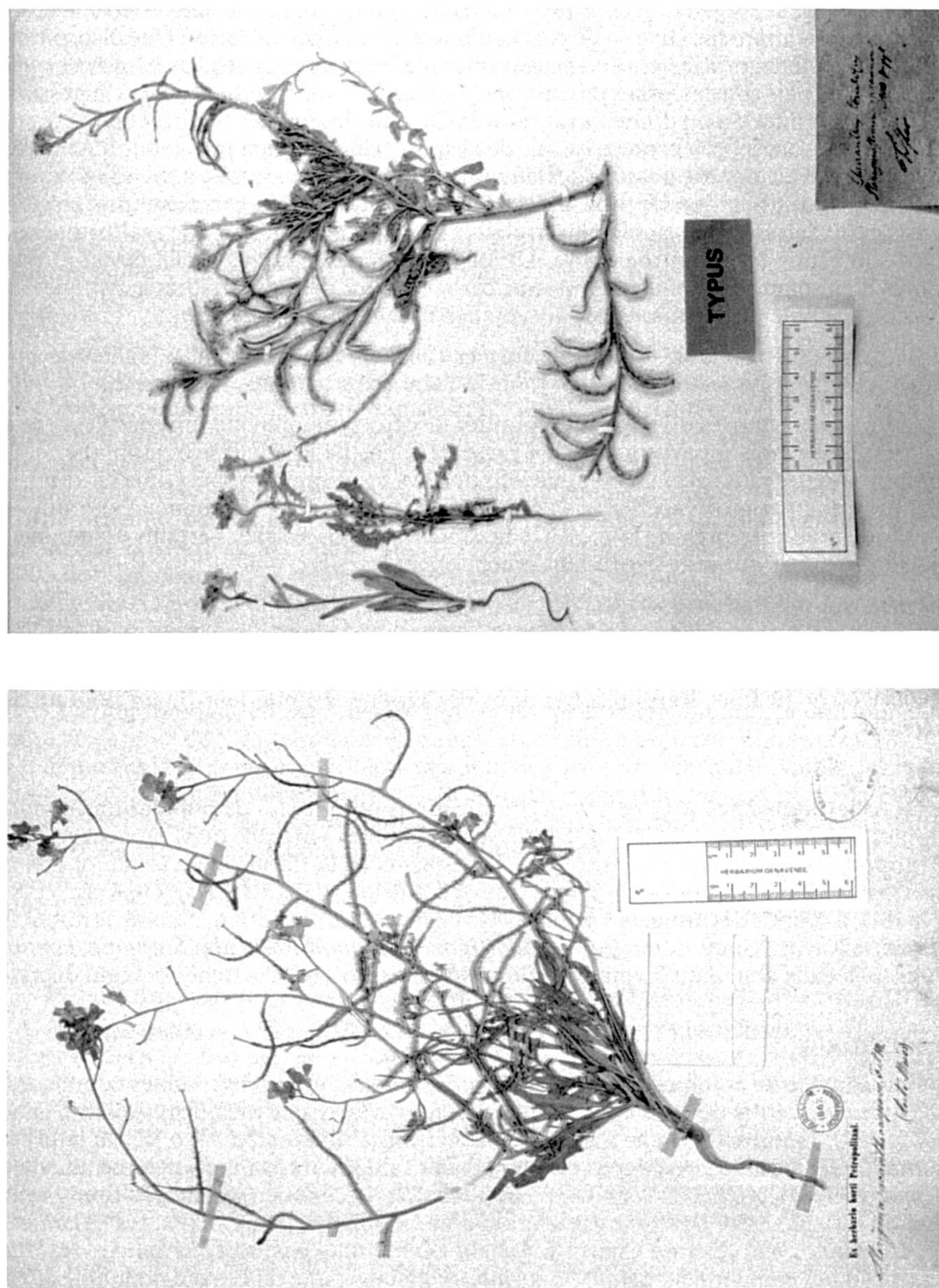


Fig. 56. — (a) *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze; exemplaire à siliques bien développées, avec les soies glanduleuses caractéristiques, et très représentatif de l'espèce par la souplesse de son allure générale (Sowits s.n. (K)). (b) *Sterigmostemum incanum* M. Bieb. (isotypes, Steven s.n. (LE)) et *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze sont les deux seuls représentants du genre *Sterigmostemum* en Transcaucasie (voir texte).

- Les soies glanduleuses sur les siliques. Comme le fait remarquer Rechinger (in schedis, *Rech. 50565* (W)), celles-ci se développent relativement tard, parfois seulement lorsque le fruit a atteint sa taille définitive, et il arrive qu'elles fassent défaut chez certains individus. D'autre part, au contraire des glandes qui, d'ordinaire, recouvrent la silique chez *S. incanum*, les soies glanduleuses de *S. acanthocarpum* sont implantées, avec une régularité — certes approximative — de part et d'autre des marges valvaires. Une disposition de type intermédiaire, a été observée chez certains exemplaires du nord de l'Iran (*Bornm. 6175*), à soies plus courtes, assez proches des glandes de *S. incanum*, suggérant la possibilité d'une hybridation ou d'une introgression. De plus, les feuilles montrent une découpe très prononcée, peu caractéristique de l'espèce. Un spécimen provenant d'Arménie (*Takhtadjan & al. 68226*), possède des siliques anormalement courtes, dont les soies sont elles-mêmes très peu développées: malformation ou trace d'un caractère introgressif? Le cas étant très isolé, il semble plus probable que l'on ait affaire à une malformation, plutôt qu'à une forme introgressive. L'explication tératologique, si elle devait être la bonne, n'en serait pas moins intéressante, car révélatrice des potentialités génétiques de l'espèce, capable d'expressions phénotypiques proches de *S. incanum*...
- Enfin, dans une très faible mesure, les formes foliaires. Les spécimens à feuilles découpées sont plus "fréquents" dans le Nord de l'aire (Azerbaïdjan, Arménie).

Il convient d'observer que les diverses composantes de cette variabilité ne sont pas liées entre elles et, le cas des feuilles mis à part, qu'elles ne présentent pas de gradient géographique.

Remarquons enfin, que l'espèce, un exemple d'annuelle à cycle rapide, est capable de se muer en bisannuelle, voire en "pseudovivace", sous la pression de facteurs externes comme l'abroustissement: c'est ainsi que nous interprétons la présence de souches ramifiées chez certains exemplaires (*Woronow 14436* (W)), fait qui reste cependant exceptionnel.

#### HABITAT ET ÉCOLOGIE

Régions arides et semi-désertiques, voire désertiques, zones salées ("kavirs"), pseudo-steppes à *Artemisia* des régions basses, pentes arides garnies de "phrygane", l'équivalent oriental de la guarigue, entre (400-)700 et 1950 m. Rares récoltes dans des jardins, à l'intérieur ou en bordure de champs de céréales.

#### SOCIABILITÉ

Quelques récoltes iraniennes sont pourvues d'indications faisant état de populations importantes (en colonies non jointives). RECHINGER (in sched. et in litt.) affirme que l'espèce est, avec *Matthiola chenopodiifolia*, l'un des éléments les plus fréquents de la floraison de printemps dans la bordure du Dasht-e Kavir, opinion que l'on retrouve d'ailleurs, dans RECHINGER & WENDELBO (1977: 161), à propos des annuelles printanières de la réserve de Touran, dans le nord-ouest de ce même Dasht-e Kavir: "Some annuals, e.g., *Matthiola chenopodiifolia* and *Sterigmastemum acanthocarpum* are locally abundant forming, at flowering time, colourful patches in slight depressions."

#### SUBSTRAT ET SOCIOLOGIE

La plante est capable de coloniser des substrats variés: limons et graviers, sables compactés, pentes argilo-gypseuses, débris de laves et arènes volcaniques, désert salé rocailleux, solontchaks. ZOHARY (1973: 487), la relève dans une association à *Artemisia herba-alba* Asso [sensu lato!] et *Ephedra intermedia* Schrenk & C.A. Meyer, sur un sol gris caillouteux, dans une plaine alluviale proche de Téhéran. RECHINGER & WENDELBO (1976: 29), la citent en bonne position — elle est fréquente selon ces auteurs — dans une association dominée par les Chénopodiacées (*Anabasis setifera* Moq., *Cornulaca leucacantha* Charif & Aellen, *Gamanthus gamocarpus* Bunge, *Halotis pilosa* (Moq.) Iljin et, en premier lieu, *Seidlitzia rosmarinus* Bunge, une espèce buissonnante atteignant un demi-mètre de haut. On y retrouve *Calligonum persicum*, évoqué plus haut, tandis qu'au rang des pérennes, on notera *Artemisia herba-alba* Asso, élément des plus caractéristiques de la végétation des secteurs iraniens et syriens de la région irano-touranienne. Notre *Sterigmastemum* figure dans ce groupement au nombre des annuelles, catégorie riche en Crucifères, dont *Matthiola*

*chenopodiifolia* Fisch. & C. A. Meyer. Cette association garnit les pentes douces qui ceignent les zones plates couvertes d'efflorescences salines, et se développe sur un sol graveleux, dont la portion fine comporte 88% de sable, 6% d'argiles et 6% de limons. On y a mesuré un pH de 7.9.

### *Chorologie* (fig. 57)

Endémique irano-touranienne, à distribution "azerbaidjano-centre-w-iranienne", avec irradiation dans le Khorassan.

### DISTRIBUTION

**URSS.** Sud de l'Arménie (entre Erevan et la Rép. de Nakhitchévan). Une localité dans le Kopet-Dagh (Turkménistan). République Autonome de Nakhitchévan.

**IRAN.** Azerbaïdjan — Piedmont sud de l'Elbourz, dépression d'Arak, piedmont oriental du Zagros, Shiraz, ouest et nord du Dasht-e Kavir.

### AIRE

La plante est curieusement absente du territoire turc, surtout dans la zone voisine de la République de Nakhitchévan, séparée de celle-ci par le fleuve Arax. L'indication de BRECKLE (1983: 291), la première pour l'espèce en Afghanistan, résulte d'un malentendu (BRECKLE, in. litt.). Quant au point localisé dans le Kopet Dagh (*Lipsky 4016*), il surprend par son isolement, et l'on peut s'étonner que la plante n'ait pas fait l'objet d'autres récoltes dans cette région. Au demeurant, les connaissances sur la distribution de l'espèce sont particulièrement lacunaires (voir carte, fig. 57) dans la partie orientale de son aire. Néanmoins, cette distribution s'apparente au type "arméno-kurde" défini par HEDGE & WENDELBO (1978: 450), parmi les espèces de l'élément irano-touranien de la flore iranienne s.l. Il convient cependant de souligner que l'absence de l'espèce dans les vallées internes du Zagros, rend difficile la définition de son type de distribution. Aussi préférons-nous le qualificatif azerbaidjano-centre-w-iranien, avec irradiation dans le Khorassan.

### PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE *STERIGMOSTEMUM*

La morphologie, en particulier, le style et les lobes stigmatiques très développés, rapproche *S. acanthocarpum* de *S. longistylum*, et, dans une certaine mesure, de *S. purpurascens*. Ces trois espèces annuelles, à cycle très rapide (éphémérophytes), sont partiellement sympatriques, mais sans être liées par des formes intermédiaires — on ne parlera pas d'introggression sur la base de spécimens d'herbier — et seul *S. acanthocarpum* est au contact d'une espèce tierce, en l'occurrence *S. incanum*. Une découpeure des feuilles plus prononcée dans le nord de l'aire, l'existence de "formes intermédiaires" (*Bornm. 6175*), montrant des caractères "*incanum*", si rares soient-elles, sont peut-être la marque d'une parenté plus qu'étroite entre *S. acanthocarpum* et *S. incanum*.

### *Specimina visa*

**PERSIA. Azerbaïdjan** (loci ignoti): "Aderbidjan", *Aucher-Eloy 4107* (BM, G, K, LE, P, W).

**Prov. Azerbaïdjan occ.:** "Hills east of Khoi. Alt. 4, 500'. Scattered.", 5.5.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 1301* (K); "10 miles E. of Khoi. 4500' alt. Low grit hills.", 10.5.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 1497* (K, LE); "25 km NE Khvoy", 9.7.1968, *Petrovitz 85* (W); "40 km SE Maku", 10. 7. 1968, *Petrovitz 108* (W); "In agris derelictis 20 km NE Khvoy, 1100 m", 8.6.1971, *Rechinger 41424* (G, W); "In valle fluvii Qotur, versus fines Turcicas, 1800-2000 m", 10.6.1971, *Rechinger 41569a* (G, W); *ibid. Rechinger 41569b* (W); "In siccis sterilissimis ad pedem montis Tchila-Khana. Dtus Khoi.", 31.3.1828, *Szovits s.n.* (LE).

**Prov. Azerbaïdjan or.:** "Road to Tabriz", 2.5.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 1138* (LE); "S. of Mianeh. Rd to Tabriz from Tehran. 4500'", 2.5.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp. 1171* (K, LE); 12 m. E. of Urumia (near the lake)", 6.5.1929, *Cowan & Darlington 937* (K); "Marand", 11.6.1972, *Forughi 4720* (HUJ); "Road from Marand to Zonuz. Stony slopes.", 7.6.1971, *Lamond 3796* (E, LE); "12 km E. Mianah, pente sèche près de cultures", 14.5.1960, *Pabot 2732* (G); "Steppe zwischen Maku und Marand.", *Petrovitz 130* (W); "Dasht-e Moghan: Ad ripas fluvii Araxes (Aras) 2 km E Alirezaabad-e Jadid", 21.5.1971, *Rechinger 40091* (W); "Dasht-e Moghan: In graminosis aridissimis 14 km SE Alirezaabad-e Jadid", 21.5.1971, *Rechinger 40142* "W"; "Dasht-e Moghan: In collibus aridis inter Alirezaabad-e Jadid et Sarband, 39°35'N, 47°50'E, 200 m", 23.5.1971, *Rechinger 40214* (W); "2-12 km W Zonuz, 1500-1700 m", 7.6.1971, *Rechinger 41394* (W); "In saxosis (Tonschiefer) 38 km Bonab, 1550 m", *Rechinger 43172* (B, G, W); "In arenoso-glareosis a Bunab boreo-occidentem versus, 37°20'N, 46°03'E, 1500 m", 15.6.1977, *Rechinger 56775* (G).



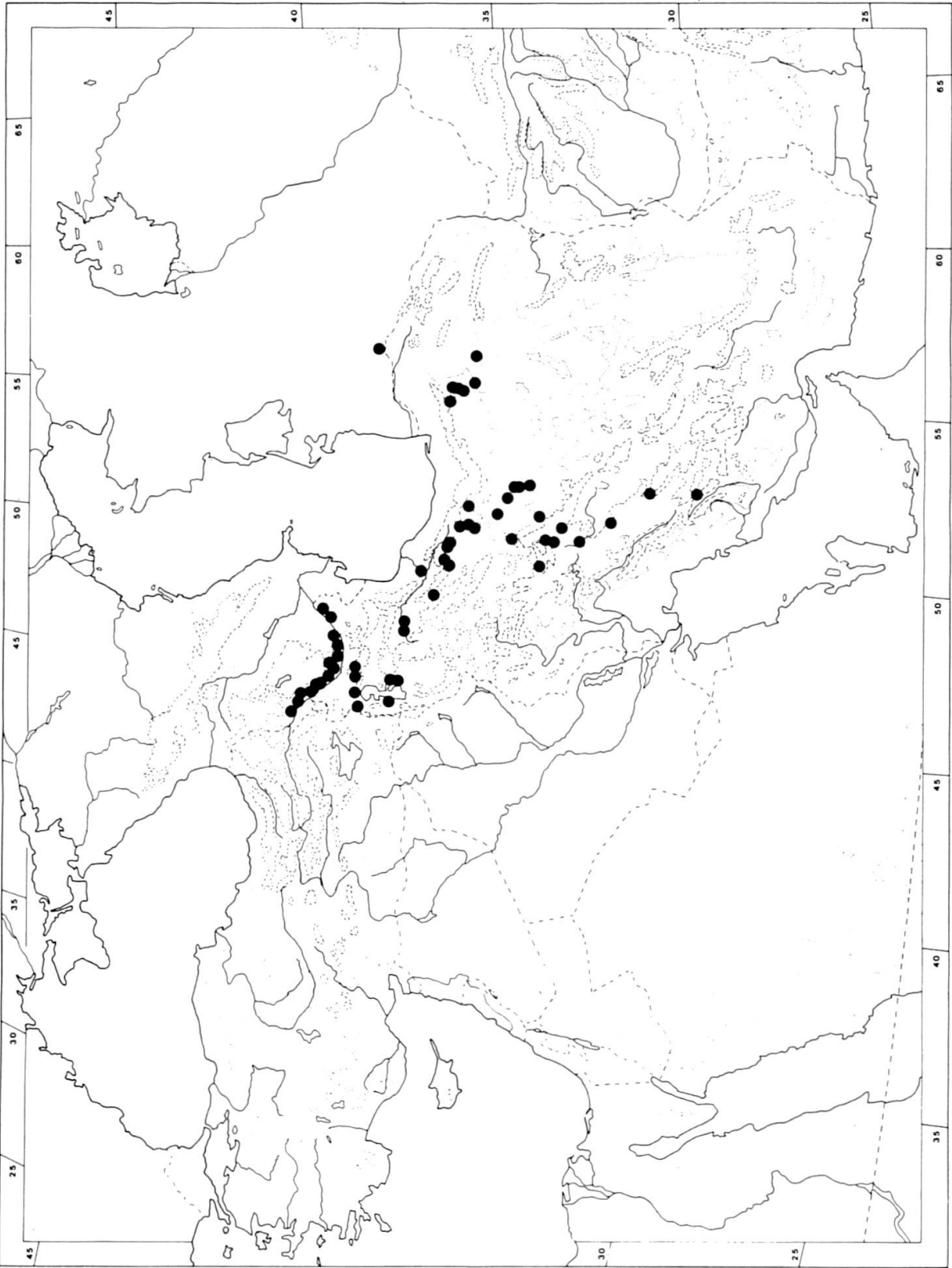


Fig. 57. — Carte de distribution de *Sterigmostemum acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze.



**Prov. Gilân:** "Persia borealis: inter Rescht et Kaswin, prope Mendschil.", 10.5.1902, *J. et A. Bornmüller* 6175 (BM, G, JE, K, LE, P, W, WU); "10 km W Zanjan, pente très abrupte au dessus de la route, exp. S., limons et graviers.", 20.6.1960, *Pabot* 3684 (G); "PERSIA, Prov. Khamseh: Zanjan, in collibus argilloso-conglomeraticis, 1600 m", 13.6.1977, *Rechinger* 56544 (G, W).

**Prov. Esfahan:** "60 m W. Isfahan, 4500 ft", 22.4.1929, *Cowan & Darlington* 696 (K); "60 m W Isfahan", 22.4.1929, *Cowan & Darlington* 1138 (K); *ibid.*, 22.4.1929, *Cowan & Darlington* 1145 (K); "Prope Isfahan. 5700'", 11.4.1962, *Furse* 1356 (K); "near Isfahan", May-June 1944, *The Rev. R. Iliff* 58 (K); "Zentral-Iran: Robat-tork (130 km NNE v. Isfahan)", 21.4.1972, *Kasy* 520 (W); "Entre Téhéran et Tabas, à l'ouest du Dasht-e-Kavir. Steppe à Artemisia. Sable avec cailloutis. Rares suffrutex. Beaucoup d'annuelles. Fleurs jaunes.", 3.4.1972, *Léonard* 5329 (G); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): In deserto usque ad 18 km a Chashmeh-ye Safid Ab, 34°19'N, 52°20' E, septentriones versus, 900 m", 25.5.1974, *Rechinger* 46386 (W); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): In deserto lapidoso 34 km a Chashmeh-ye Safid Ab versus Haji Ali Abbas, 1100 m", 26.5.1974, *Rechinger* 46471 (W); "PERSIA: C: Kashan (Mooteh protected region): Ad bifurcationem viae publicae versus Muteh (Mooteh) ducentis, c. 140 km ab Esfahan boreo-occidentem versus, 1950 m", 30.5.1974, *Rechinger* 46783 (G, W); "PERSIA: C: Kashan (Mooteh protected region): Muteh (Mooteh), 33°37'N, 50°47'E, in collibus aridis, 1950 m", 30.5.1974, *Rechinger* 46843 (W); "Ostan 10: entre Dilijan et Ispahan. Alt: 1000-2000 m", 24.4.1956, *Schmid* 5187 (G, W).

**Prov. Tehran:** "Arak area, E. of Arak: low volcanic outcrops: lava debris and lava sand in full sun: Lemmon yellow: Biennial. c. 1645 m", 5.5.1966, *Archibald* 1761A (K); "Casvin", 1836, *Bélanger* 421 (P); "Near Arak. 5000'", 3.4.1963, *Bowles Scholarship Bot. Exp.* 633 (K); "10 m. S. Dilijan", 18.4.1929, *Cowan & Darlington* 634 (K); *ibid.*, 19.4.1929, *Cowan & Darlington* 2639 (K); "Karadj to Ghazvin, 30 km E of Ghazvin. Fields at roadsides. Hulthemietum.", 22.6.1965, *Danin & Plitmann* 226/1/27 (HJ); "Ghazvin to Hamadan, 26 km S. of Ghazvin. Roadsides and field-margins", 23.6.1965, *Danin, Baum & Plitmann* 236113 (HJ); "Tehran prov., 20 km WNW Garmsar at road to Tehran slopes in gypsiferous marl area 1000 m", 19.4.1978, *Freitag* 14530 (FREITAG); "PERSIA: C: QAZVIN: 25 km E. Qazvin.", 26.4.1970, *Kasy* 460 (W); "Kenat prope urbem Tehran", 1843, *Kotschy* 487 a (P); "Sud de Téhéran", 2.4.1972, *Léonard* 5282 (E, G); "Entre Téhéran et Tabas, à l'ouest du Dasht-e-Kavir", 3.4.1972, *Léonard* 5329 (E, K); "Sultanabad, near Kasvin. 5,000 ft. Cornfields & gardens.", April 1935, *Lindsay* 87 (BM); "Near Kasvin. 5,000 ft. Waste ground", May 1935, *Lindsay* 165 (K); "Sultanabad, near Kasvin. 5,000 ft. Grassfield.", May 1935, *Lindsay* 166 (K); "55 km E. Téhéran, enclos de Rudshur; steppe aride (limons sablo-gypseux)", 31.5.1966, *Pabot* 8233 (G); "Karadj", 7.5. [s.a.], *Parsa s.n.* (BR); "Plateau iranien. Route de Rizabad à Malat", 6.5.1904, *Radde* 18 (LE); "Montes ELBURS centr.: In ditone oppidi Keredj: In vallae fluvii Keredj versus Wessieh", 24.5.1937, *Rechinger* 387 (W); "Montes ELBURS centr.: In ditone oppidi Keredj: In collibus prope Nazirabad", 1.6.1937, *Rechinger* 636 (BM, W); "Montes ELBURS centr.: In ditone oppidi Keredj: in montibus ad pagum Kalak, 1600 m.", 15.6.1937, *Rechinger* 970 (K, W); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): Mobarakiyeh 40 km a Veramin meridiem versus, 900 m", 22.5.1974, *Rechinger* 46096 (B, G, W); "PERSIA: Prov. QAZVIN: Shahdasht S Karaj, 1300 m", 14.4.1977, *Rechinger* 54474 (W); "Ostan 2: entre Téhéran et Dilijan.", 23.4.1956, *Schmid* 5146 (E, G, W); "Bijin, about 44 km from Tehran on road to Qom. 1050 m. Flat, near road. Flowers yellow.", 20.5.1974, *Shirdel-pur & Amini* 11595 (E, LE, W); "West facing slope 10 km W. Kiraj, Iran — gravelly surface, clay below ca 5000'", 22.4.1961, *Stutz* 669 (W); "IRAN. Ostanemarkazi. (Loc. 79.) 30 km SEE of Tehran, by Khorasan road, Mâmâsan. Margin of wheat field. Alt. 1200 m.", 25.4.1972, *Uotila* 15813 (E, H, W); "c. 75 south of Tehran on road to Qom. Slate rock.", 13.5.1974, *Wendelbo & Foroughi* 11390 (LE); "Prov. Tehran: Qom to Tehran, SW of Daryache (Qom lake). Alt. 900 m. Semidesert", 16.5.1974, *Wendelbo & Foroughi* 11559 (E, W); "Northern Iran, env. of. Tehran, on the Karadj road. Artemisia-Stipa steppe.", 7.5.1961, *Zohary & Orshan* H0002/5 (HJ).

**Prov. Semnan:** "prope Scharud", maj. 1858, *Bunge s.n.* (LE, P); "Damghan to Semnan", 24.5.1977, *Dini & Bazargan* 32925 (W); "Semnan prov., Touran Protected Area (SE of Shahrud) 12 km SE of Shahrud at road to Beyarjomand overgrazed sandy plains with *Hulthemia persica-comm.*", 21.4.1978, *Freitag* 14565 (FREITAG); "Semnan prov., Touran Protected Area (SE of Shahrud) ca. 23. km ESE Biarjomand at road Ghazazan-Delbar 10 km N of Delbar *Ephedra strobilacea*-ass. 1060 m", 4.5.1978, *Freitag* 15082 (FREITAG); "Khorassan: Semnan, 66 km. SE. Semnan Andjirabé (1500 m.)", 2.5.1974, *Iranshar & Riedl* 30587E (E); "22 km E Shahrud, steppe à Artemisia, buissons, plat", 17.5.1966, *Pabot* 8092 (G); "Siah Kuh Mts, SSE of Tehran. 1500 m. Fls yellow", Apr-May 1973, *O. Polunin* 11704 (K); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): Siah Kuh: In ditone refugii Karavan-Sarai Shah Abbas, 34°44'N, 52°10'E, 1100-1300 m", 23.5.1974, *Rechinger* 46187 (G, W); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): Siah Kuh: 5-35 km a Karavan-Sarai Shah Abbas austro-orientem versus", 24.5.1974, *Rechinger* 46269 (G, W); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): Siah Kuh: in deserto lapidoso prope cisternam Howz-e Agha Mohammed a Karavan-Sarai Shah Abbas 8 km meridiem versus, 900 m", 25.5.1974, *Rechinger* 46368 (G, W); "PERSIA: C: Kavir (Kavir protected region): In deserto usque ad 18 km a Chasmeh-ye Safid Ab, 34°19'N, 52°20'E, septentriones versus, 900 m", 25.5.1974, *Rechinger* 46386 (G); "PERSIA: C: Shahrud-Bustam: 14 km S. Zeydar versus Biarjmand, 36°05'N, 55°50'E, in collibus arenosis, 1300 m", 26.4.1975, *Rechinger* 50292 (W); "PERSIA: C: Shahrud-Bustam: Biarjmand, 36°05'N, 55°50'E, 1100 m — copiosissime!", 26.4.1975, *Rechinger* 50311 (B, G, W); "Prov. SHAHRUD-BUSTAM: inter Maiomai et Shahrud.", 14.6.1948, *Rechinger* 5318 (E, G, Hub., W); "PERSIA: C: Shahrud-Bustam: Inter Abbasabad et Maiommei", 14.6.1948, *Rechinger* 5350 b (W); "PERSIA: C: Shahrud-Bustam: (Turan protected area): Inter Qaleh Bala, 36°N, 56°E, et Delbar, in arenosis compactis, 1100 m", 27.4.1975, *Rechinger* 50459 (W); "PERSIA: C: Shahrud-Bustam: (Turan protected area): Delbar E Qaleh Bala, 36°N, 56°E, 1100 m", 28.4.1975, *Rechinger* 50510 (W); "PERSIA: C: Shahrud-Bustam: (Turan protected area): In alveo exsiccata 18 km ESE Delbar versus Ahmadabad, 35°46'N, 56°36'E, 820 m", 28.4.1975, *Rechinger* 50565 (W); *ibid.*, *Rechinger* 50566

(W); "Kavir Protected Area, Siah Kuh S. of Shah Abbas Caravanserai", 24.4.1974, *Wendelbo, Ala & Cobham 10896* (LE); "North Eastern Iran, 19 km of Abas-Abad, on the Maschad-Tehran road, Artemisia Steppe. 3800 ft.", 31.5.1961, *Zohary and Orshan 10242/1* (HUIJ).

**Prov. Bakhtiari:** "Bakhtiari: 20 km E Borudjen versus Shahreza", 1.5.1977, *Aryavand 1487* (NEU).

**Prov. Fars:** "Chiraz", s.d., *Aucher-Eloy 4169 N* (G); "30 km SE Abadeh, steppe dégradée, limon pierreux", 26.4.1961, *Pabot (X)* (G); "35 km S Shahreza, steppe dégradée, limon pierreux, plat", 25.4.1961, *Pabot 5791* (G).

**Persia (loci ignoti):** "Herbier de Perse", 1825, *Bélanger* (G); Casvin [?], 1836, *Bélanger 421* (P); "Iran", 28. 5. 1934, *Gaubas n.* (B); *Radde s.n.* (LE), "Reliq. Fischer. Persia", 5. 1841 (LE).

**URSS. Armjanskaja SSR:** Région d'Artashat. Rochers dominant les jardins de Dvin, en exposition SE. [trad.] 4.6.1956, *Gabrielian 65729* (ERE); Vallée de l'Arax, près d'Arazdajan. Désert salé rocailleux. [trad.], maj. 1914, *Grossgejm 469* (LE); "Prov. et distr. Erivan. Prope pagum Kegae", 12.5.1914, *Grossheim s.n.* (LE); "Région de l'Ararat. Alentours d'Arazdajan. Chaîne du Kara Kurun, pente rocailleuse [trad.], 9.6.1972, *Khandjan s.n.* (G, ERE); rég. d'Artashat; entre Dvin et la chaîne d'Eranos, et [illisible]. [trad.], 2.6.1972, *Mulkidjanian, Manakian & Khandjan s.n.* (W); Environs d'Erevan. Pentes argileuses près du village de Nor-Ares [trad.], 28.6.1950, *Takhtadjan 63226* (ERE); Région de Vedi. Village d'Arazdajan [trad.], 30.5.1960, *Takhtadjan, Mulkidjanian & Gabrielian 68226* (ERE, LE); Région de Vedi. Villages d'Arazdajan et Demirtchi; pentes SW [trad.], 30.5.1960, *Takhtadjan, Gabrielian, Manakian & Mulkidjanian s.n.* (HUIJ, W); Région de Vedi. Arazdajan; pente en exposition SW [trad.], s.d., *Takhtadjan, Gabrielian, Manakian & Mulkidjanian s.n.* (E, HUIJ).

**Nakhitchevanskaya ASSR:** Solontchak, au NW de Nakhitchévan [trad.], 21.5.1957, *Avetisian & Gabrielian 63948* (ERE); Nakhitchévan, maj. 1847, *Buhse s.n.* (LE); République autonome de Nakhitchévan. Près de la station d'Ordubad. Vallée de l'Arax. Semi-désert argileux [trad.], 13.6.1956, *Egorova, Tselev & Tcherepanov 676* (LE); "Nachitschevan, prope salinas", 12.5.1923, *Grossheim s.n.* (HUIJ); "Distr. Nachitschevan, prope st. viae ferrugin.", 15.5.1923, *Grossheim 5496* (ERE, LE); "prope Miabad, in schistoso-argillosis", 13.5.1934, *Grossheim & Gurvitsch s.n.* (LE); 2 km au NW de Oulia-Norachen. Pentes argileuses en exp. N. [trad.], 9.5.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (LE); République autonome de Nakhitchévan: région de Norachen, dans la vallée de l'Arpa-çai. Galets argileux. [trad.], 10.5.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (BM, LE); 26 km au NW de Nakhitchévan, Pentes argilo-gypseuses [trad.], 21.5.1947, *Grossgejm, Iljinskaja & Kirpitschnikov s.n.* (LE); "Transcaucasia, Nachrespublica, dominium Bejuk-djuz, in collibus lapidosus.", 18.5.1933, *Heidemann s.n.* (LE, S); "Transcaucasia, Nachitschevan", 25.5.1932, *Heidemann & Aliev s.n.* (LE, S); "inter st. v.f. Dzulfu et Darosham. In fauce in rup. lapidosus siccis cum "frigana", 3.5.1934, *Karjagin s.n.* (LE); "Transcaucasia, Armenia, distr. Migri, inter pag. Migri et custodiam Alidara ad fl. Araxem. In decliv. rup. lapidosus siccis cum "frigana", 18.5.1934, *Karjagin s.n.* (Hub., P); "Inter custodias Migri et Kartschevan. In valle fl. Araxis, in lapidosus siccis cum "frigana", 15.6.1934, *Karjagin s.n.* (LE); "Transcaucasia, ad fines respublicae Nachitschevan et Armeniae, inter Ordubad et Migri. In fauc. fl. Araxis in lapidosus siccis cum "frigana", 6.5.1932, *Karjagin s.n.* (S); Bašbaši, sur le fleuve Arax [trad.], 28.5.1931, *Karjagin & Safiev s.n.* (K); Contreforts SE du Veli-Dagh. Versant sec à "frigana" [trad.], 6.6.1968, *Mulkidjanian 93170* (LE); "Inter Nachicevan et Darali, in steppa", 7.6.1929, *Schelkovnikov & Kara-Murza 8349* (ERE); "Inter Djulfu et Ordubad", 16.6.1929, *Schelkovnikov & Kara-Murza s.n.* (LE); "Nachicevan. Armenia", 16.6.1829, *Szovits 407* (LE); "Prov. Erivan, distr. Nachičevan. Inter Dzulfu et Azy", 16.5.1914, *Woronow 14436* (W); "Prov. Erivan, distr. Nachičevan. in collibus montosis inter Ordubad et Akulis.", 19.5.1914, *Woronow 14941* (LE).

**Turkmenskaja SSR:** Kopet-Dagh: plateau de Guiaz-dagh [trad.], 11.5.1912, *Lipsky 4016* (LE).

**Loci incerti vel ignoti:** "Erevan, Nachitschevan", 30.6.1893, *Lipsky s.n.* (LE); "Armenia", *Szovits s.n.* (B, K, LE, P, S).

**Specimina culta:** Specimen e Horto Botanico Dorpatense, s.n. nec d.; "Göttingen Botanic Garden, 16.7.1977, from seeds collected 2.8.1976, Kavir National Park near Shah Abbas Caravanserai plains N of Siah Kuh 980 m", *Freitag 14240* (FREITAG).

## ICONES

- GROSSGEJM, 1950. "Fl. Kavkaza" 4: 245. Tab. 27, fig. 2. (silique). Karta 285 (répartition dans le Caucase).
- KARJAGIN, 1953. "Fl. Azerbaidjana" 4: 299. Tab. 41. (Habitus et silique).
- TAHTADŽAN, 1966. "Fl. Armenii" 5: 144. Tab. 60. (Habitus et silique).
- RECHINGER, 1968. "Fl. Iranica" 57: 31. (silique).
- RECHINGER & WENDELBO, 1976. "Iran. Journ. Bot." 1: 43. Fig. 8, D-E. (Habitus et silique).

**6. *Sterigmostemum longistylum* (Boiss.) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 36. 1891.**≡ *Sterigma longistylum* Boiss., in Ann. Sc. Nat. Bot. ser. 2, 17: 387. 1842.≡ *Sterigmostemon longistylum* (Boiss.) Bornm. in Beih. Bot. Centralbl. 28, 2: 110. 1911.*Typification***PROTOLOGUE**

“N. 4169 N, Schiraz.”

**LECTOTYPUS**

- a) Etiquette imprimée annotée: *Sp. nova. stylus praelongus*. [m. Boiss.] / *Chiraz* [m. Aucher] / Aucher-Eloy-Herbier d'Orient N°. 4169 / *N* [m. Aucher].

G-BOIS (1 feuille, 1 spécimen).

Obs. 1. Le lectotype est un spécimen en début de floraison, mais avec quelques siliques assez développées pour observer le style allongé caractéristique de l'espèce.

**ISOTYPI**

1. P! ex herbier Cosson (1 feuille, 1 spécimen) (fig. 59, 60).
2. G! ex herbier Moricand (1 feuille, 1 spécimen).
3. BM! (1 feuille, 1 spécimen).

*N.B.* Les deux spécimens déposés respectivement au British Museum et à Kew, accompagnés d'une étiquette identique à celle de la récolte originale d'Aucher, se rapportent à *Erysimum crassicaule* (Boiss.) Boiss.

**DESCRIPTION**

*Sterigmostemum* annuum, foliis sinuato-pinnatifidis, floribus subsessilibus, siliquis dehiscen-  
tibus pedunculo vix distincto, stylo longissimo, stigmatibus lobis filiformis ac circinatis.

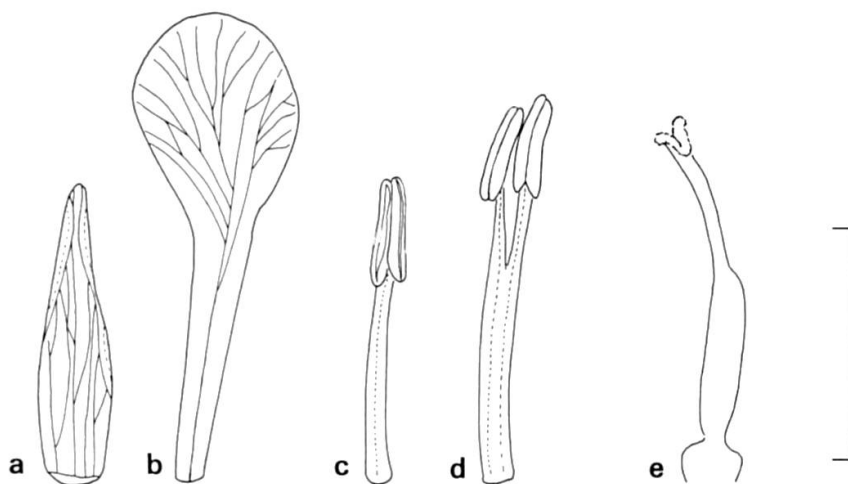


Fig. 58. — *Sterigmostemum longistylum* (Boiss.) O. Kuntze: pièces florales; (a) sépale; (b) pétale; (c) une étamine du verticille externe, libre; (d) une paire d'étamines internes, soudées par leurs filets; (e) ovaire. Echelle: 5 mm.

*Herba* annua. *Radix* simplex, tenuis, sub collo usque ad 2-2.5 mm crassa. *Indumentum* e pilis ramosis consistens et, praecipue in partibus superioribus plantae, glandulis stipitatis intermixtum. *Caulis* 2.5-35 cm, teres, erectus, viridi-griseus, vel partim vinoso-griseus vel canescens, saepe basi ramosus, ramis adscendentibus vel decumbentibus. *Folia* lanceolata, nunc sinuata, nunc pinnatifida, nunc subintegra, utrinque tomentoso-canescens, saepe griseo-viridia, vel olivacea, basalia rosulata, 20-80 × 7-20 mm, basi attenuata, apice obtusa, post anthesim, vel sub antesim dessicata,

59 □

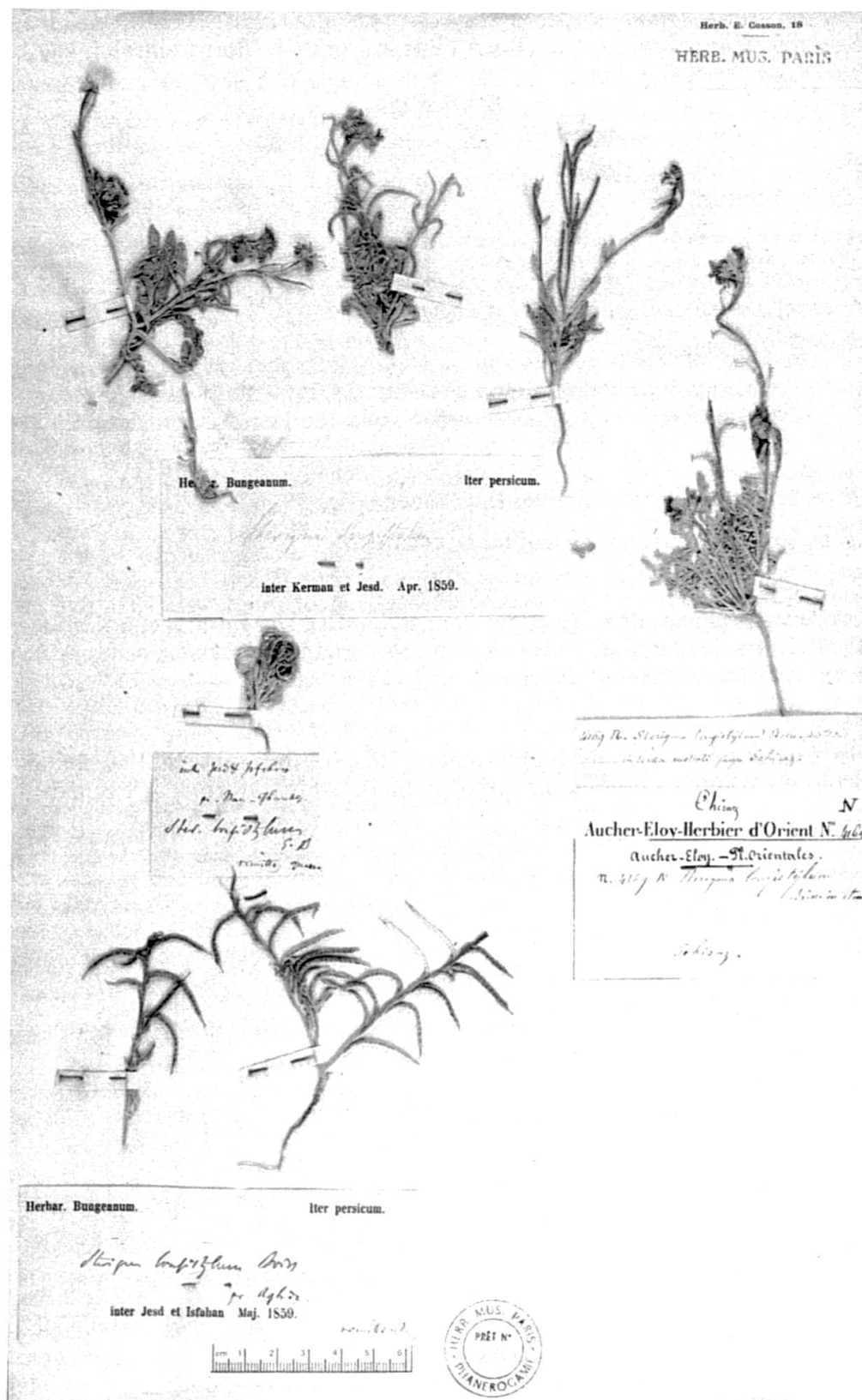


Fig. 59. — *Sterigmostemum longistylum* (Boiss.) O. Kuntze. Planche de l'herbier Cosson (P) comportant un isotype (*Aucher-Eloy* 4169), à droite, et plusieurs spécimens récoltés par Bunge en 1859 (vide BUNGE, 1860), à gauche. On remarque le style et les lobes stigmatiques allongés, les siliques subsessiles et déhiscentes.



Fig. 60. — *Sterigmostemum longistylum* (Boiss.) O. Kuntze. (a) détail de la planche précédente (isotype, *Aucher-Eloy 41 698* (P)). (b) *Oreoloma sulphureum* Botsch. (Prjzewalski 1879, s.n. (K)), espèce dont le style rappelle étrangement celui de *Sterigmostemum longistylum*.



caulina breviora et minus divisa, saepe apice subacuta. *Inflorescentia* oligantha, racemosa. *Pedice-lus* perbrevis, fructiferus calycem haud aequans, incrassatus. *Calyx* erectus. *Sepala* angusta, 4.5(-6)  $\times$  1.5 mm (lateralia leviter latiora et interdum basi subsaccata), pubescentia, raro glandulosis stipi-tatis laxe oblecta, margine scariosa, apice attenuata ac cucullata, plerumque paulo petalorum ungue breviora. *Petala* 6(-10.5)  $\times$  2.5 — 3.5 mm, ultra medium ungue angusto (4-5  $\times$  1.5 mm) ac fere translucido suffulta, lamina anguste ovata, citrina vel lutea. *Stamina* longiora (6-8 mm) fila-mentis dilatatis plerumque ultra medium (ad 3/4 usque partem) per paria connata, breviora (5 mm), libera. *Antherae* oblongae, 2-2.3 mm, basi subsagittatae, apice obtusae, introrsae. *Grana* pollinis spherioidea, 34  $\times$  40  $\mu$ , tricolpata, sexine reticulata. *Ovarium* cylindraceum, pubescens, ca. 4 mm longum, stylo longissimo eum fere aequante, stigmatem longe bilobo. *Siliquae* lineares, 2-2.5(-3.5) cm  $\times$  2.5 mm, pedunculo vix distincto et aequicrasso suffultae, patentes, saepe curvatae, dehiscen-tes, leviter inter loculos depressae. *Semina* 8-20, uniserialia, parvula, ca. 1.3  $\times$  0.5 mm, lateraliter compressa, testa scalariformi. Fl. apr.-jun. (fig. 58-60).

#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

L'espèce est reconnaissable par:

- le *style* très allongé,
- les *lobes stigmatiques* filiformes et récurvés, dépassant souvent 1 mm,
- les fleurs, mais encore plus les *siliques subsessiles*; le pédoncule à peine marqué est aussi épais que la silique, ce qui souligne sa brièveté,
- les *pétales*, très étroits, jaune-citron,
- les siliques étalées, arquées, ou réfléchies, peu épaisses, non renflées à la base, faiblement déprimées entre les loges,
- les *feuilles* ordinairement très découpées, mais à segments et sinus obtus, lobe terminal largement obtus, marge souvent involute. Leur coloration, plus d'une fois teintée de bleu, est un indice caractéristique, non pas infaillible, mais très appréciable lorsqu'il s'agit d'identifier des exemplaires non fleuris.

#### LA VARIABILITÉ

Sans vouloir forcer le paradoxe, on peut affirmer que *S. longistylum* se distingue par la cons-tance de ses caractères. Ainsi, aucune dérogation n'a été observée à son statut de plante annuelle stricte. La variabilité n'apparaît guère que dans la taille, et dans une moindre mesure, dans le mode de ramification, le plus souvent pseudosympodiale basitone. La pubescence ne varie guère, tandis que la glandulosité souvent localisée sur les seules parties supérieures de la plante, est en général fort discrète.

*Chorologie* (fig. 61)

Endémique de l'Iran médio-occidental, élément irano-touranien.

#### DISTRIBUTION

**IRAN.** Essentiellement dans la province de Kerman, mais aussi dans les provinces d'Esfahan et Fars, et jusque dans la province de Téhéran. Trop vagues, les indications de Popov, qui a récolté la plante au abords du Jaz Murian (*Popov GP/517200*), ne permettent d'attribuer cette station à la province de Kerman plutôt qu'au Baloutchistan, mais dans cette dernière hypothèse, l'espèce ne toucherait ce territoire qu'en ce seul point. Quant à sa présence à Shiraz, elle nous paraît fort douteuse, et semble devoir être mise sur le compte des infortunes du malheureux Aucher-Eloy (voir note à ce propos).

#### AIRE

Endémique de l'Iran médio-occidental, élément irano-touranien.

La limite nord de l'aire n'est pas bien connue: la récolte la plus septentrionale, "District de Véramin, près Téhéran, sur la lisière du Grand Désert salé" (*Bode s.n.*, LE), n'est pas localisée avec

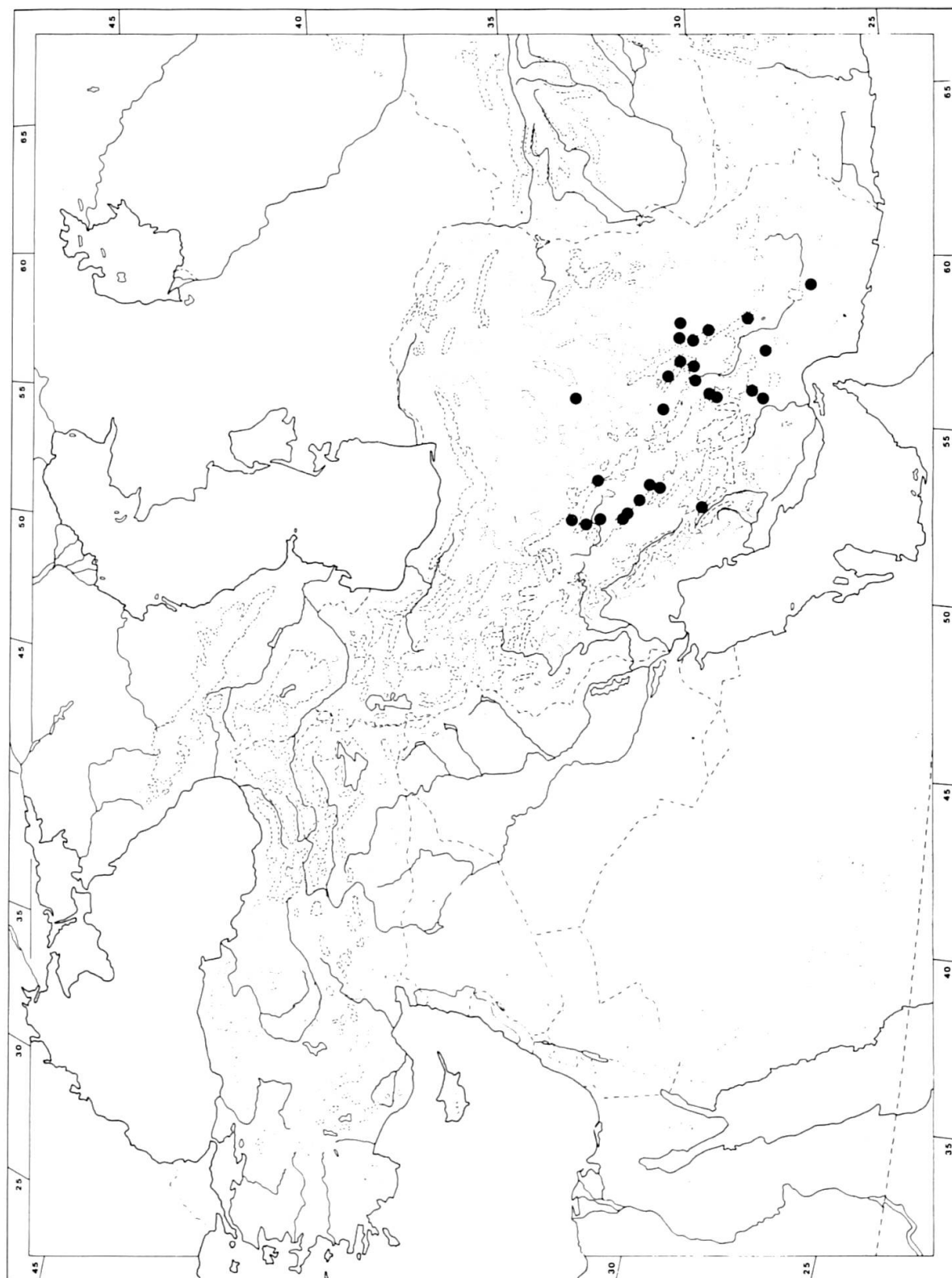


Fig. 61. — Carte de distribution de *Sterigmostemum longistylum* (Boiss.) O. Kuntze.

précision (et, de ce fait, non cartographiée), mais permet d'estimer que l'espèce remonte dans cette région jusqu'au 35° parallèle. A l'W., elle dépasse de peu la latitude d'Esphahan l'W. Atteignant Posht-e Badam au N.E., et le Jaz Murian au S.E., elle semble limitée vers l'E. par le Désert du Lut et son extrême aridité (la température moyenne annuelle y dépasse 25°C...). La limite sud correspond grosso modo à la frontière entre le domaine irano-touranien et l'étroite bande du territoire iranien qui relève du domaine saharo-sindien.

#### HABITAT ET ÉCOLOGIE

Terrains plats ou déclives, sols argileux ou limoneux, rocaillies, voire pentes rocheuses, calcaires par exemple, *S. longistylum* s'établit sur des substrats variés, mais n'est pas particulièrement halophile. Observé, ici dans une steppe à *Artemisia* et Chénopodiacées (Bauer & Kramer 4709), là dans une "Steppe suffrutescente à *Artemisia*, *Astragalus* et nombreux *Peganum*" (Léonard 5946), il est, en effet, lié aux groupements steppiques arides, même dégradés, des notations telles que "steppe dégradée", "pâturage dégradé", "Disturbed steppe", en témoignent. Les altitudes indiquées sur les exsiccata s'étagent entre 1500 et 2300 m; certaines localités se trouvent cependant à moins de 1200 m, tandis que 2300 m semble correspondre à l'altitude supérieure des localités connues, dont une bonne partie est située au dessus de 1800 m. Espèce xérophile, certes, *S. longistylum* n'en est pas autant une érémodiète, et son existence semble liée aux chaînes montagneuses, façade orientale du Zagros, montagnes du Plateau central, dont elle occupe les zones de piedmont.

#### PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE STERIGMOSTEMUM

*S. longistylum* se place dans le même contexte évolutif que *S. acanthocarpum*, espèce avec laquelle elle est partiellement sympatrique: annuelle, de taille souvent modeste, silique déhiscente, style allongé, lobes stigmatiques encore plus allongés, éléments qui nous font penser à une dérivation possible entre les deux espèces, dans le sens *acanthocarpum* → *longistylum* (voir chapitre des relations intraspécifiques).

#### *Specimina visa*

**PERSIA. Prov. Tehran:** "District de Vèramin près Téhéran, sur la lisière du Gd Désert salé", maj. 1841, Bode s.n. (LE).

**Prov. Tehran/Kerman:** Naoumgoumbez. Entre Tehran et Kerman [trad.], 19.4.1906, Adamova 87 (LE).

**Prov. Esfahan:** "Prov. Esfahan: 8 km S Aminabad. Artemisia-Chenopodiaceen-Steppe. 2070 m", 28.6.1975, Bauer & Kramer VO4709 (TAVO); "Persia austro-or.: in desertis ad Bambis inter Ispahan et Yesd.", 27.3.1892, Bornmüller 2251 (G, JE, LE, W); "PERSIA: W: ESFAHAN: In lapidosis aridis 26 km S Shahrezah versus Semirom, 2100 m", 5.6.1974, Rechinger 41241 (W); "PERSIA: W: ESFAHAN: In argillosis arenosis et agris derelictis 24 km a Murcheh Khvort boreo-orientem versus, 1750 m", 27.5.1974, Rechinger 46634 (W); "PERSIA: W: ESFAHAN: Kholā Ghazi National Park (Kuh-e Kolah Qazi, 32°23'N, 51°49'E), c. 25 km ab Esfahan austro-orientem versus, substr. calc., 1700-2000 m", 29.5.1974, Rechinger 46710 (W).

**Prov. Esfahan/Fars:** "Ostan 10: entre Ispahan et Abadeh. 1500-2000 m.", 27.4.1956, Schmid 5409 (G).

**Prov. Fars:** "Chiraz", s.d., Aucher-Eloy 4169 NI (BM, G, G-BOIS, P); "Fars: 16 km. w. of Arbaqu, semi-desert, 1600 m.", 3.4.1964, Grant 15403 (W); "40 km SE Abadeh. Steppe dégradée. limon pierreux", 26.4.1961, Pabot 5839 (G); "Prov. Fars: near Abadeh", 18.6.1967, Pag 15017E (E); "Ostan 7: entre Abadeh et Daulatabad. 1500-2000 m.", 26.4.1956, Schmid 5330 (E, G, W); ibid., 26.4.1956, Schmid 5332 (G); "30 miles S. Ebedeh, Iran — 7000'", 29.4.1961, Stutz 787 (W).

**Prov. Kerman:** "Prov. Kerman: Khabr, 55 km SSW of Baft. Outskirts of village. Grazed waste land. UTM ref. DS93. 28°50'N, 56°20'E. Alt. 2300 m.", 10.6.1977, Assadi, Edmonson & Miller 1905 (E); "Prov KERMÁN: Esfandaqeh (Dowlatabad), 60 km W of Jiroft. Disturbed steppe near village. Flowers yellow. UTM ref. ES72 28°38' N, 57°12'E. Alt. 1600 m.", 12.6.1977, Assadi, Edmonson & Miller 1966 (E); "Mts. N. of Kerman.", 25.4.1934, Biggs 13109 (BM); "pr. CHABBIS, in deserto.", apr. 1859, Bunge 28 (G-BOIS); Sud de la province de Kerman. Hadji-Abad. [trad.], 15.5.1943, Chtcherbinov s.n. (LE); Sud de la province de Kerman. Sirdjan. [trad.], 17.5.1943, Chtcherbinov s.n. (LE); "entre Sirjan et Kerman, près de Hosseiniabad. Pierreux.", 8.6.1960, Dadashzadeh DK (X) VIIa (G); "entre Bardsir et Kerman. pentes rocheuses et pierreuses", 9.6.1960, Dadashzadeh DK 263 (G); "entre Kerman et Bam. végétation steppique", 13.6.1960, Dadashzadeh DK (X) Xb (G); "entre Kerman et Bam, 87 km SE de Kerman. Végétation steppique.", 13.6.1960, Dadashzadeh DK (X) Xc (G); "entre Zarand et Rasfanjan, NW de Kerman, terrains variés, zone steppique.", 28.6.1960, Dadashzadeh DK (X) XXa (G); "W de Rasfanjan, entre Rezabad et Anar. pierreux et sableux.", 29.6.1960, Dadashzadeh DK (X) (G); "S. de Kerman, route de Bawt. pierreux.", 6.7.1960, Dadashzadeh DK (x) (G); "Khor et Rhobat posht badam. Road of Tabas.", 17.5.1977, Dini & Bazargan 33081 (W); "Route de Sirjan à Kerman, à 20 km de Sirjan. Steppe suffrutescente à *Artemisia* et *Astragalus* à nombreux *Peganum*.", 2.5.1972, Léonard 5946

(E, G); "19, 8 km NE Sirdjan, pâturage dégradé, steppique, plat plus ou moins sableux.", 7.5.1961, *Pabot 6865* (G); "27, 7, km W Rasfajan; alluvions pierreuses, aride, plat.", 9.5.1961, *Pabot (X)* (G); "Prov. YESD et KERMEN Inter Anar et Bahramabad (Rasfindjan)", 22.4.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari 2879* (B, E, G, G-AELL, Hub., K, LD, W); "Prov. YESD et KERMEN Inter Yesd et Kerman: Inter Bahramabad et Kabutar Khan", 23.4.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari 2911* (W); "Prov. KERMEN: Inter Kerman et Saidabad (Sirdjan) Inter Baghin, 1670 m, et jugum Sangpur (Gudar-e-Dokhtar), ca. 2200 m.", 27.4.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari 2969b* (W); "Prov. KERMEN: Tahrud inter Kerman et Bam, ca. 1500 m.", 6.5.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari 3587* (W); "Prov. Kerman: Montes Djamal Bariz inter Bam et Djiroft In declivibus australibus, 1600 m", 8.5.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari 3818* (E, G, Hub., W); "PERSIA, Prov. KERMEN: In arenosis prope Mahan. 30°05'N, 57°18'E, 1800 m", 6.5.1977, *Rechinger 55216* (G, W); Région de Kerman [trad.], 15.5.1943, *fillsisibile* s.n. (LE); Kerman [trad.], 17.5.1943, *fillsisibile* s.n. (LE).

**Prov. Kerman/Esfahan:** "Inter Kerman et Jesd", apr. 1859, *Bunge s.n.* (B, LE, P); "Inter Kerman et Jesd", apr. 1859, *Bunge 26.b* (G-BOIS).

**Prov.: Kerman/Baluchestan:** "Jaz Murian SE Persia 1500 Silty runnels erect annual herb, fl. yellow", 3.5.1951, *Popov GP/51/200* (BM). **Locus non satis notus:** Bord de la route, près du village de Mourchegar. Plateau iranien [trad.], 24.4.1904, *Radde 676* (LE).

**Locus ignotus:** Iran, s.d. *ign. s.n. [Reliq. Fischer.]* (LE).

**Specimen dubium:** "Karadj to Ghazvin. 30 km E. of Ghazvin. Fields at roadsides. *Hultemietum*.", 22.6.1965, *Danin & Plitmann 226/1/1977* (HUI).

## ICONES

— LÉONARD, 1983: 15, fig. 2, n° 22 (silique et son insertion sur le rameau).

7. *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 36. 1891.

- ≡ *Sterigma purpurascens* Boiss., Fl. Orient. 1: 241. 1867. **Typus**: "Hab. in Persiâ orientali inter Kerman et Jesd et in Affghaniâ occidentali (Bunge!)." **Lectotypus**: Etiquette imprimée annotée: Herbar. Bungeanum. Iter persicum. // *Sterigma purpurascens* Boissier [m. Boissier] / 30. flor. purpurasc. / inter Bejas [i.e. Beyaz] et Anar [m. Bunge] / inter Kerman et Jesd. Apr. 1859. (G-BOIS) Obs.: Lectotypus est specimen fructiferum. **Isosyntypi**: Herbar. Bungeanum. /- / Iter persicum. // N. 30 ? / Utfoghun priw [??] [m. Bunge] / in Affghanistano occidentali et Persia orientali. Febr. 1859. (G-BOIS); inter Kerman et Jesd. Apr. 1859. Bunge 30 (P, ex herbar. Cosson).
- ≡ *Petiniotia purpurascens* (Boiss.) J. Léonard in Bull. Jard. Bot. Natl. Belg. 50: 230. 1980.
- ≡ *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) Parsa, Fl. Iran 1: 682. 1952. [comb. illeg.].
- = *Sterigmostemum rhodanthum* Rech. fil., Aellen & Esfandiari in Phytion 3: 66. 1951. **Typus**: "Persiae prov. Kerman et Fars: In arenosis inter Saidabad (Sirdjan) et Jugum Čah Čoghuk (Čahfut), ca. 1700-1900, 28. IV. 1948 (RECH. fil., AELL., ESF. n° 3140, Typus in hb. Mus. Wien). **Lectotypus**: W! (N° d'acqu. 6562.) Obs.: Note manuscrite de K. H. Rechinger: *Sterigmostemon* n. sp. / Früchte lang (länger als b. / purpurascens) / "lang gestielt / (nicht eingerollt) / Oberer Teil d. Pfl. bis auf / sehr spärliche grosse gelbe / kurz u. dick gestielte Drüsen / auf veg. Teilen u. frü- [i.e. Früchte, Rech. comm.] / frühzeitig stark verkahlend / Blu. rosa / Bltt. relat. schmal / u. fein und spitz gelappt. / (bleibend sternhaarig) / Die wäre ausser St. / purpurascens die einzige / rosa blüh. Art. **Iso**: E! (fig. 63), G!, G-AELL !, B!, LD!, Herb. Huber-Morath!.

DESCRIPTION

*Herba* annua ± dense canescens, glandulis globosis subsessilibus obsitis, staminibus majoribus liberis, petalis albis aut roseis, aut pallide flavidis.

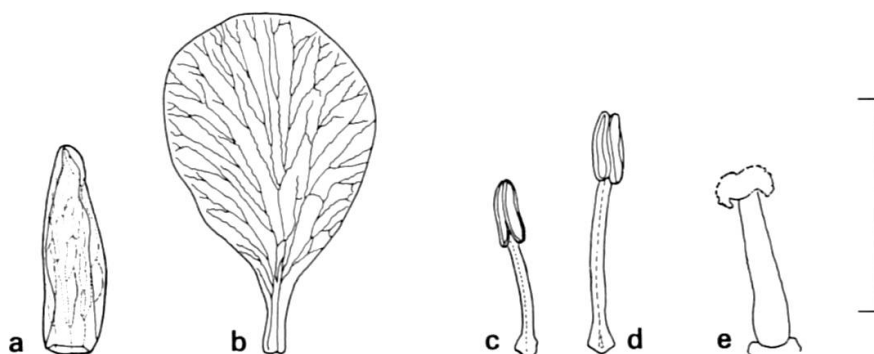


Fig. 62. — *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze: pièces florales; (a) sépale; (b) pétale; (c) étamine du verticille externe; (d) étamine interne (dans cette espèce les étamines internes sont également "libres"); (e) ovaire. Echelle: 5 mm.

*Herba* annua. *Radix* simplex, brevis, vix sub collum incrassata. *Indumentum* e pilis imprimis ramosis constans. *Glandulae* globosae ± subsessiles, foliis, caulibus sive etiam pedunculis atque ovario sparse dispositae. *Folia* radicalia rosulata, basi sensim attenuata, 30-50(-65) × 6-8(-10) mm, oblongo-lanceolata, pinnatifida aut interdum lyrata, lobis apicè rotundatis, raro subintegra ac leviter sinuata, saepe sub anthesi dessicata vel deleta; caulina inferiora plerumque radicalibus similia vel ut superiora gradatim decrescentia, subintegra, anguste oblonga vel lanceolata; omnia vario modo pubescentia, viridia aut griseo-viridia. *Caulis* 100-300(-500) mm longus, rotundatus, rarius angulosus, diverse divisus, nunc inferne ramos ± numerosos edens, nunc leviter superne ramosus, basi, raro omnino, pubescens et glandulis globosis praesertim superne ± sparsim obtectus. *Inflorescentia* racemosa, erecta, 25-30 fl. *Pedunculi* graciles, 7-13 mm, fructiferi vix incrassati, ebracteati, interdum glandulosi. *Sepala* 3.5-4 × 1 mm, subaequalia (interiora vix breviora), erecta, basi non saccata, ovata, margine ac apice late scariosa, minute sinuata, pubescentia, interdum basi vel ad apicem violaceo-vinosa. *Petala* 6-8 × 4-5 mm, alba aut rosea, aut raro pallide flavida, brevissimo



□ 63

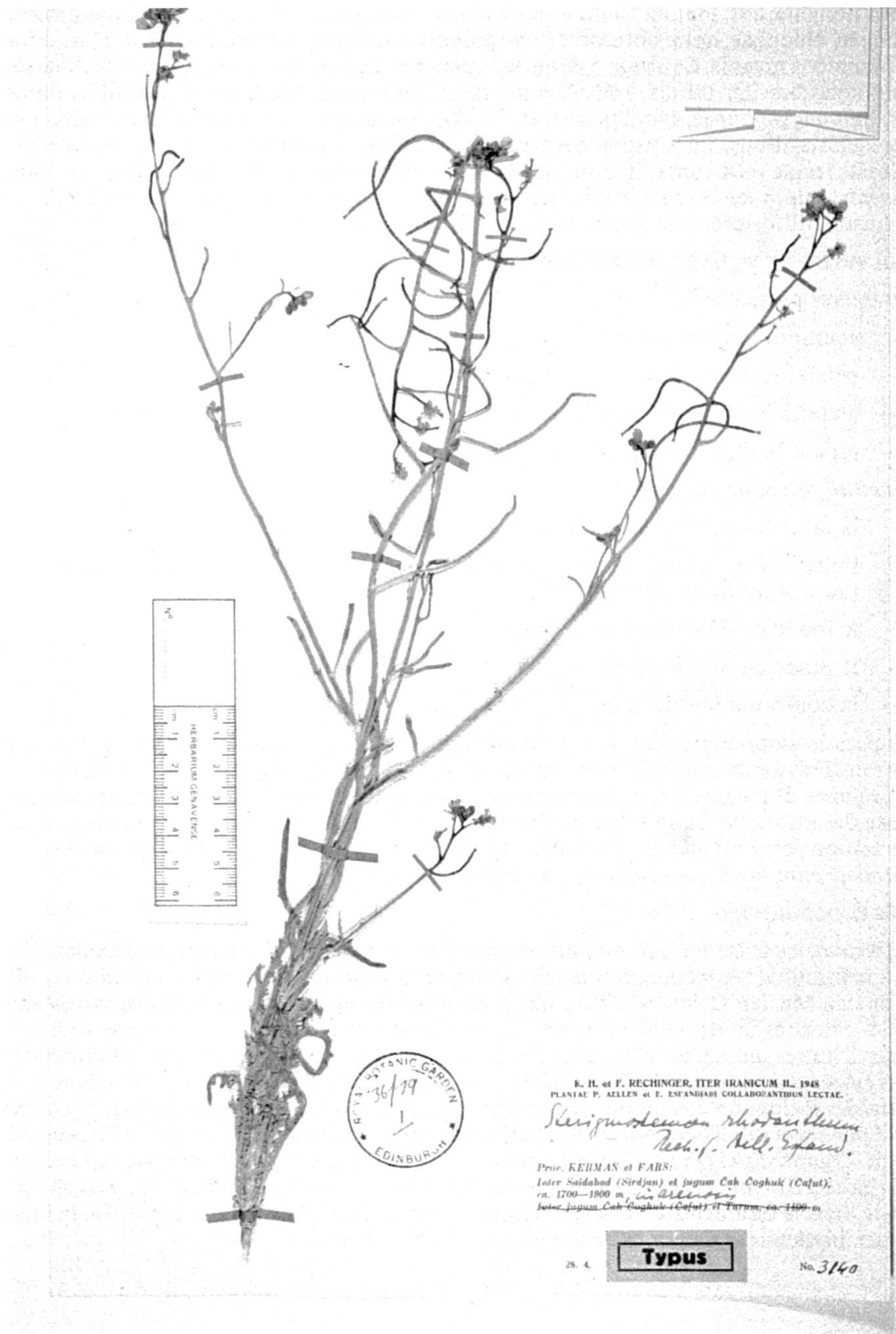


Fig. 63. — *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze. Un isotype de *Sterigmostemum rhodanthum* Rech. f., spécimen de grande taille pour l'espèce (Rechinger 3140 (E)).

ungue suffulta, lamina late ovata, apice rotundata, erecta, dense nervata. *Stamina omnia libera*, filamentis non dilatatis, majora 6 mm — minora 4-4.5 mm longa. *Antherae* basi longe auriculatae, 2 mm longae, oblongae, apice obtusae. *Grana* pollinis tricolpata, spherioidea,  $32 \times 33 \mu$ , exine reticulata, luminibus magnis. *Ovarium* 5-6 mm longum, oblongo-lineare, dense canescens, sparse glandulosum, stylo breviter bifido, lobis (0.6-0.7 mm), recurvatis, papillis digitiformibus numerosis obtectis. *Siliquae* oblongae, cylindratae, 15-35(-40) mm longae, circa 1 mm crassae, valvis longitudinaliter dehiscentibus, inter articulos parum constrictae, pubescentes vel glabrescentes, sparse glandulosae, rectae vel arcuatae, plerumque patulae; lobi stigmatici sub maturitate saepe conniventes. *Dissepimentum* tenue. *Semina* numerosa, (18 usque ad circa 46), parvula,  $1.3-1.5 \times 0.6-0.9$  mm, funiculis filiformibus ac liberis suffulta. Fl. mart.-apr.-maj. (fig. 62, 63).

#### PARTICULARITÉS ET VARIABILITÉ DE L'ESPÈCE

Caractères particuliers:

- étamines longues libres,
- pétales roses ou blancs, parfois jaune-pâle,
- glandes à tête semi-globuleuse, le plus souvent très brièvement stipitées,
- espèce la plus thermophile et éremophile du genre.

La variabilité concerne surtout:

- la taille (exemplaires fructifiés de 10 à 50 cm),
- l'intensité de la pubescence (plantes canescentes à glabrescentes, le haut de la tige étant presque toujours glabre),
- le mode de découpe de la feuille,
- le mode de ramification,
- la conformation de la tige.

Un pseudo-sympodium basitone et le mode monopodial acrotone sont les deux principaux types de ramification. Sur les sujets de grande taille, le second type est, en outre, fréquemment associé à la présence d'une tige à section anguleuse, en raison de la décurrence plus ou moins marquée de la base des rameaux. La ramification de type mésotone est plus rare, et il semble bien qu'il y ait polarisation vers l'un ou l'autre des deux modes principaux, à l'instar de ce qu'on observe chez *S. acanthocarpum* ou *S. longistylum*, par exemple.

#### DONNÉES ÉCOLOGIQUES

*S. purpurascens* est un bon exemple de thérophyte vernal des régions désertiques de l'Iran central à méridional. Affectionnant particulièrement les sols sableux, on l'a vue dans les dunes à l'ouest du Jaz Murian (Léonard 5793), elle a été observée également sur des débris volcaniques, des roches calcaires ou des sols marneux. On la voit souvent fleurir en abondance, associée à de nombreuses autres annuelles. C'est l'espèce la plus "désertique" du genre *Sterigmotemum*: n'a-t-elle pas été récoltée au cœur du Dasht-e-Lut, un désert des plus implacables? Mais elle se complait aussi dans des régions un peu moins austères, où prédomine la "steppe" à *Artemisia*, en compagnie de rares *Ephedra* et de Chénopodiacées, comme l'a indiqué Léonard (Léonard 5304) au sud de Téhéran, ou de *Zygophyllum* (Parris 75548), dans le Baluchestan iranien. L'altitude de son habitat, qui peut atteindre 2200 m, se situe d'ordinaire aux alentours de 1400-1500 m, sur le Plateau central, tandis que dans le Balouchistan l'espèce descend à 100-200 m, et presque au niveau de la mer dans la province iranienne d'Oman, à l'entrée du Golfe Persique.

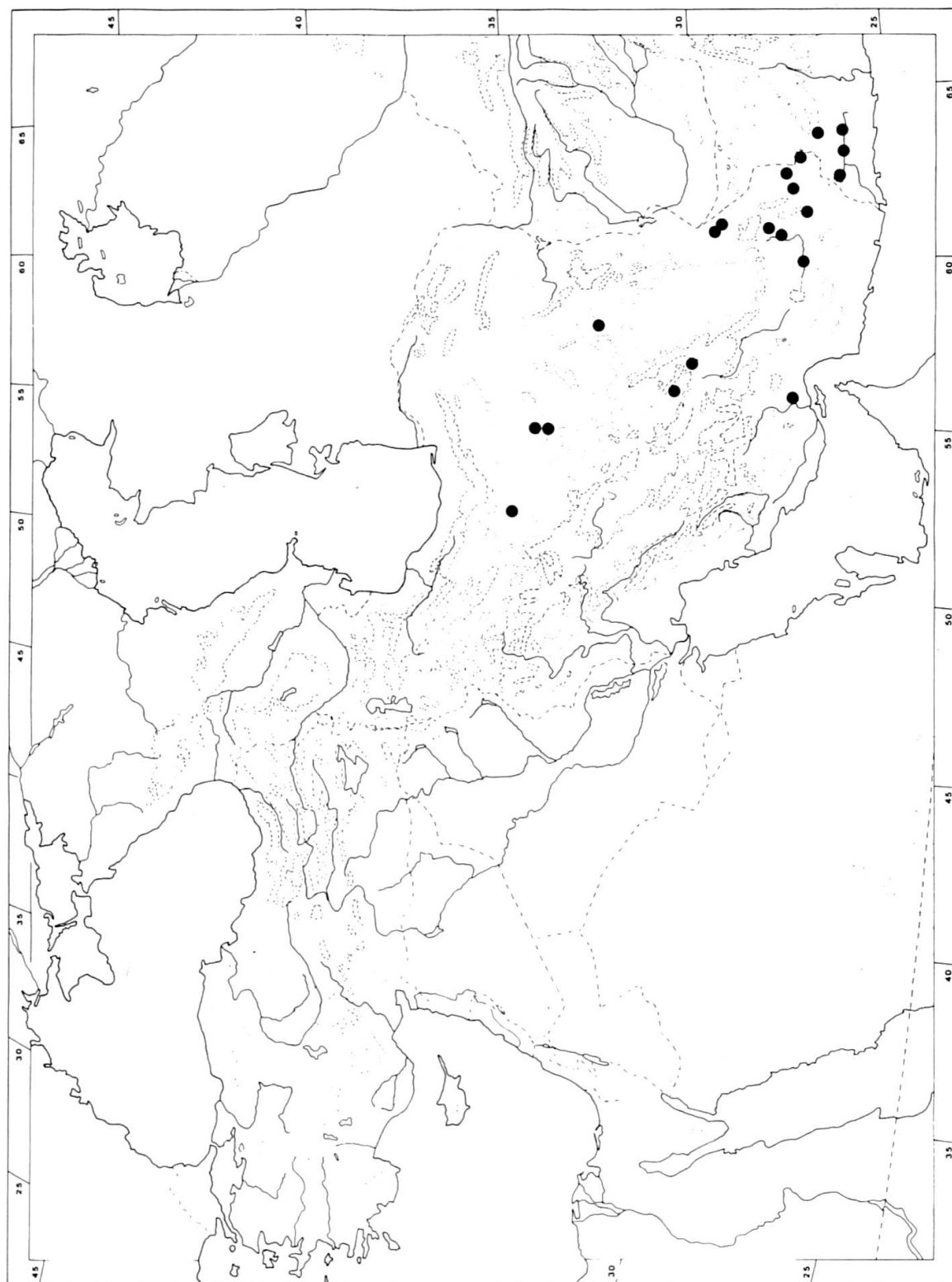


Fig. 64. — Carte de distribution de *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze. La partie méridionale de l'aire se confond avec la limite du domaine irano-touranien: la frange sud de l'Iran se rapporte en effet au domaine saharo-sindien. La présence de l'espèce dans l'ouest de l'Afghanistan n'est pas à exclure.

*Chorologie* (fig. 64)

Elément irano-touranien, endémique centre-est-iranien-beloutche.

**DISTRIBUTION<sup>1</sup>**

**IRAN.** Centre et S.E.: essentiellement province de Kerman et Baluchestan. Une localité connue dans la province d'Oman (entre Lar et Bandar Abbas, *Gaubá & Sabeti 168*).

**PAKISTAN.** W.: Baluchestan — Makran (intérieur).

**AFGHANISTAN.** Présence non avérée (voir ci-dessous), mais fort probable dans le SW.

**AIRE**

Reflète des contingences de l'exploration botanique, la disparité dans la répartition des points de récolte de l'espèce incite à une certaine réserve dans le commentaire chorologique. Au nord, loin d'avoir été totalement parcourus, Dasht-e-Lut et Dasht-e-Kavir abritent peut-être d'autres localités: la récolte de Léonard dans la zone occidentale du Kavir est relativement récente. Au sud et au sud-ouest, il est possible que le Makran iranien recèle d'autres localités et que l'unique station connue dans la province d'Oman soit moins isolée que ne l'indique la carte de répartition. Néanmoins, la situation de ces deux régions sur les marches du domaine irano-touranien n'est peut-être pas étrangère à la raréfaction de l'espèce. Au nord-est, l'indigénat de *S. purpurascens* en Afghanistan, suggéré par une récolte de Bunge, n'a jamais été confirmé. Des exsiccata de Bunge, datés de février 1859, (notamment *Bunge 30?* (G-BOIS)), portent, en effet, la mention "in Affghanistano occidentali et Persia orientali", mais sans plus de précisions. La relation, au demeurant fort détaillée, que fait Bunge de son voyage (BUNGE, 1872), ne livre aucun renseignement supplémentaire sur le lieu de cette récolte, que l'on doit se contenter de situer sur la route des caravanes reliant Tabbas à Herat. Malgré toutes ces réserves, on ne peut manquer d'être frappé par une certaine analogie entre la répartition de *S. purpurascens* et celle d'une autre Crucifère, le genre monotypique *Fortuynia* (HEDGE & WENDELBO, 1978: 453, fig. 9).

A moins que son tracé ne vienne à être modifié dans un sens totalement contraire par la découverte de nouvelles localités, l'aire de *S. purpurascens* se rattache au domaine irano-touranien dont elle occupe la zone la plus méridionale (provinces centre-iranienne et beloutche de MEUSEL & al., 1965).

**PLACE DE L'ESPÈCE DANS LE GENRE STERIGMOSTEMUM**

Il serait facile d'ironiser sur la place de *S. purpurascens* dans le genre *Sterigmotemum*, tant elle est contestable. Des étamines non soudées battent en brèche l'homogénéité de l'un des rares caractères unificateurs du genre, et qui plus est, un caractère auquel il doit son nom. La morphologie particulière des glandes, la couleur des pétales ajoutent à la singularité d'une espèce qui, comme le rappelle LÉONARD (1980: 232), a provoqué la perplexité de plusieurs auteurs, et que HEDGE (in sched., *Léonard 5793*), qualifiait même ainsi: "this is an odd member of the genus".

Les arguments morphologiques, chorologiques et historiques ne manquent cependant pas, qui incitent à maintenir cette espèce dans le genre *Sterigmotemum*, la création d'un sous-genre nouveau sanctionnant toutefois sa position particulière (sous-genre *Petiniotia* (Léonard) Nob.). Ces arguments seront exposés dans la partie générale.

*Specimina visa*

**PERSIA. Prov. Tehran:** "Sud de Téhéran. Steppe suffrutescente subdésertique à *Artemisia* (rare), *Ephedra* (rare) et Chénopodiacées (commun). Beaucoup d'annuelles. 34°30'N, 52°10'E., 3.4.1972, *Léonard 5304* (E, G, LE).

**Prov. Korasan:** "NAIBAND, nördlicher Teil Der Lut, 32°20'N, 57°34'E, vulkan. Schuttflächen", 4.5.1964, *Ruttner 510* (W).

<sup>1</sup>L'exsiccatum *Chaffanjon 330*, Issik Kul, cité par DANGUY (1913: 504) n'appartient pas au genre *Sterigmotemum*.

**Prov. Esfahan:** "Steppe Hauz Patil", 1933, *Gabriel* 89 (B); "PERSIEN Prov. Djunakh-Biyabanak. Jandaq Biyabanak, Hauz Patil [Hauz-i Panj?]", s.d., *Gabriel* 89 (W).

**Prov. Esfahan/Kerman:** "Kerman → Yazd", 24.5.1955, *Alexandrov* 15083 E (E).

**Prov. Oman:** "Prov. LAR: Tang-e Dalun inter Lar et Bandar Abbas.", s.d., *Gaubia & Sabeti* 168 (W).

**Prov. Kerman:** "Inter Kerman et Jesd. Inter Bejas et Anar.", apr. 1859, *Bunge* 30 (G-BOIS); "Inter Kerman et Jesd", apr. 1859, *Bunge* 30 (P); "Ouest du Jaz Murian. 27°08'N, 58°35'E. Dunes. Très nombreuses annuelles.", 25.4.1972, *Léonard* 5793 (E, G, LE); "Prov. KERMÁN: Inter Kerman et Saidabad (Sirdjan). Inter Baghin, 1670 m, et jugum Sangpur (Gudar-e-Dokhtar), ca 2200 m", 27.4.1948, *Rechinger, Aellen & Esfandiari* 2969 A (G, W); "Prov. KERMÁN et FARS: Inter Saidabad (Sirdjan) et jugum iah Čoghuk (Čafut), ca. 1700-1900 m, in arenosis.", 28.4.1948, *Aellen & Esfandiari Rech.* 3140 (B, E, G, Hub., LD, W).

**Prov. Baluchestan:** "S.E. IRAN (Zahedan Province). 11 miles W. of Sarvan. road to Suran. Alt. c. 4,000 ft. Dry shaly pain. Growing in sandy areas. Common.", 18.3.1971, *Grey-Wilson & Hewer* 195 (GB, W); "S.E. IRAN (Zahedan Province). 4,8 miles S. of Zaboli, road to Sabraz. Alt. c. 3900 ft. Sandy verge by track side.", 18.3.1971, *Grey-Wilson & Hewer* 209 (W); "Baluchestan: Zahedan", s.d., *Manuchri* 5840 [p.p.] (W); "Baluchistan prov.; Zaboli to 11 km W of Kuhuk (27°10'N, 63°15'E). c. 1400 m among small shrubs on shale hills, rare.", 14.5.1975, *Parris* 75.515 (E); "Baluchistan prov.; 4,5 km SE of Khosh c. 1400 m in sandy *Artemisa & Zygophyllum* steppe, local.", 17.5.1975, *Parris* 75.548 (E); "30-40 km SE Zahedan versus Mirja-veh", 28.3.1965, *Rechinger* 27225 p.p. (G, LD, W); "In saxosis calc. 10 km a Kash versus Iranshar, 1540 m", 28.4.1977, *Rechinger* 54875 (W); "Baluchestan, Saravan, Jalgh.", 27.3.1950, *Salavatian* 5681 E (W).

**PAKISTAN.** "Baluchistan: Makran; c. 20 km W. of Hoshab. Rocky areas, sandy soils.", 19.5.1965, *Lamond* 515 (G); "W-PAKISTAN, BALUCHISTAN: Makran: Inter Anaran et Turbat, 26°00'N, 63°06'E, in alveo lapidoso, 100-200 m.", 11.4.1965, *Rechinger* 27753 (W); "W-PAKISTAN, BALUCHISTAN: Makran: 20 W Hoshab, 26°00'N, 62°50'E", 19.4.1965, *Rechinger* 28025 (G, LD, W); "W-PAKISTAN, BALUCHISTAN: Makran: 60 km S Panjgur, 26°58'N, 64°06'E, 800-850 m.", 19.4.1965, *Rechinger* 28080 (G, LD, W).

**Patria ignota.** "in Affghanisto occidentali et In Persia orientali.", febr.1859, *Bunge* (G-BOIS).

## ICONES

- LÉONARD, 1980. "Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique" 50: 229, fig. 1. (Fleurs et siliques); 231, fig. 2. (Habitus, fleur, silique (vue générale et détails)).
- LÉONARD, 1983. "Contr. Fl. & Vég. Déserts d'Iran" 3: 51, fig. 7 (identique à la fig. 2 de la publication mentionnée ci-dessus).

## Species excludendae vel minus notae

**Sterigmostemum botschanzevii** Grubov in Bot. Žurn. 63(3): 363. 1978: est *Microstigma deflexum* (Bunge) Juz. in Buš, Fl. SSSR 8: 298. 1939.

≡ *Matthiola deflexa* Bunge in Del. Sem. Hort. Dorpat. 1839: 8. 1839.

**Sterigmostemum laevicaule** Bornm. in Mitt. Thüring. Bot. Ver. N. F. 27: 23. 1910: species e specimine unico descripta ac nota, quod in Herbario Berolinensi deletum est.

**Sterigmostemum matthioides** (Franch.) Botsch. in Bot. Žurn. 44(10): 1487. 1959: est *Oreoloma matthioides* (Franch.) Botsch. in Bot. Žurn. 65(3): 425. 1980.

≡ *Dontostemon matthioides* Franch. in Nouv. Arch. Muséum Hist. Nat. ser. 2, 5: 183. 1884. [vide autem "Florae Intramongolicae" tomum secundum: 324 et tab. 169, p. 325. (FU & al., 1980)].

**Sterigma sulphureum** auct. Asiae Mediae., non Banks & Solander: plantae quae sub hoc nomine notae sunt, generis *Oreoloma* Botsch. tribus speciebus referuntur.

**Sterigmostemum grandiflorum** Kuan in Bull. Bot. Lab. North. East. Forest. Inst. 8: 43.1980: generis *Oreoloma* Botsch. specie nova referi videtur.



# Partie générale

## Historique

### *Période prélinnéenne*

La lecture de TOURNEFORT (1717; 1719), auteur susceptible d'avoir observé *S. incanum* durant son voyage en Arménie, ne livre aucun indice propre à alimenter la chronique prélinéenne du genre *Sterigmostemum*, chronique dont le seul élément est dû à la plume de J. C. Buxbaum (1693-1730). Cet auteur, originaire de Merseburg (Saxe), a laissé cinq livraisons successives de descriptions et commentaires portant sur des plantes observées dans la région de Constantinople et en Asie Mineure, au cours d'un voyage qui l'a conduit jusqu'en Arménie et sur les bords de la Caspienne. Toutes publiées à St-Petersbourg, les deux dernières après la mort de l'auteur, ces "Centuries", pour en respecter la dénomination, ne regroupent pas seulement des observations inédites: Buxbaum reprend, telles quelles ou en y apportant des modifications, bon nombre de descriptions empruntées à d'autres auteurs, et plus particulièrement à Tournefort. C'est dans l'ultime et posthume livraison (BUXBAUM, 1740: 27 et Pl. 52, fig. 2), que figure la diagnose qui nous intéresse, celle d'un "Hesperis minor, folio Ocimi, siliquis tortuosis, [...]"; citée par MARSCHALL VON BIEBERSTEIN (1819: 444), à propos de *S. incanum*, mais avec un point d'interrogation. Cette prudence est parfaitement justifiée, car la description, comme la gravure, hélas médiocre, qui s'y réfère, ne permettent pas d'identifier de manière sûre le taxon évoqué. C'est bien fâcheux, car de nombreuses autres gravures de l'ouvrage sont de fort belle qualité. En revanche, les indications géographiques, "Circa rudera in Media & circa Derbentum septembri", et l'allusion faite par Buxbaum au caractère rudéral de la plante s'appliquent parfaitement au cas de *S. incanum*. Mais est-ce bien suffisant à lever toute ambiguïté? Ainsi, il subsiste une légère incertitude à propos de la première mention présumée d'un membre du genre *Sterigmostemum* dans la littérature botanique.

### *Les "Voyages" de Pallas et les commentaires de Lamarck*

C'est au naturaliste Peter Simon Pallas, que l'on doit la relation des premières observations ainsi que les premières récoltes (datant probablement de 1770, mais certainement répétées dans les années ultérieures) de représentants du genre *Sterigmostemum*. Ces plantes inconnues, dont il évoque — et il reste le seul à donner ces précisions — les fleurs odorantes et fugaces, Pallas les mentionne à plusieurs reprises dans la relation de ses voyages à travers diverses provinces (1768 à 1774) et possessions méridionales (1793 et 1794) de l'Empire Russe. Attribuées sous différents noms au genre *Cheiranthus*, ces plantes se rapportent, en fait, à une même espèce, *S. caspicum*. En vertu des lois de la nomenclature botanique, aucune des épithètes citées par Pallas ne subsiste: deux binômes (*C. nitrarius*, *C. sinuatus*), parfois encore mentionnés dans la littérature botanique, sont des "nomina nuda" et leur rapport avec *S. caspicum* ne tient qu'aux seuls commentaires accompagnant les récoltes originales. Dans le cas de *C. sinuatus* (PALLAS, 1773: 329, non LINNÉ, 1763: 926), la validation par renvoi à une description pourrait être invoquée, qui ne le rendrait pas légitime pour autant.<sup>1</sup>

Présumant qu'il n'avait pas affaire au *C. littoreus* de LINNÉ (1763: 925), Pallas n'aura pas le loisir de confirmer cette vue. Une présentation typographique parfois confuse et les incertitudes qui en découlent sur la validité nomenclaturale et taxonomique de certains noms ont sans doute contribué à leur persistance jusqu'à une époque récente.

---

<sup>1</sup>Quant au renvoi proprement dit à l'une des descriptions insérées dans l'"Appendix" de l'ouvrage, il est sans doute erroné: le n° 114 indiqué en note infra-paginale, s'applique, en effet, à une description de *Sisymbrium salsugineum* (= *Thellungia salsuginea* (Pallas) O. E. Schulz in Engler). Au n° 115, en revanche, figure sous "Cheiranthus an littoreus", le texte de la description princeps de *S. caspicum*.

Auteur des commentaires botaniques de la première édition française des “Voyages” (PALLAS, 1789 et 1793), Thouin<sup>1</sup> se borne, dans le cas qui nous intéresse, à reprendre les opinions de Pallas.

C'est dans la seconde édition française, in-8°, que LAMARCK (in PALLAS, 1794) mettra fin au statut incertain des plantes découvertes par Pallas, dont il donne une nouvelle description sous le nom de *Cheiranthus caspicus*. De manière assez surprenante, ce nouveau binôme ne sera pas repris, non seulement par les botanistes russes — les éditions allemandes des “Voyages” leur sont plus accessibles, surtout compte tenu des événements de l'époque, — mais aussi par Poiret, auteur de la “Botanique” et, en cela, continuateur de Lamarck, dans le “Supplément à l'Encyclopédie” (POIRET, 1812: 780), puis dans le “Dictionnaire des Sciences Naturelles” (1827, 50: 521), et par DE CANDOLLE (1821 b; 1824), deux auteurs pourtant familiers de l'œuvre de Lamarck. Il faudra attendre RUPRECHT (1869), pour voir la réhabilitation du binôme *Cheiranthus caspicus* et le transfert de l'épithète spécifique dans le genre *Sterigmostemum*, mais ce transfert demeurera lettre morte.

**1800.** WILLDENOW. Ignorant les commentaires de Lamarck, Willdenow étudie à son tour les récoltes de Pallas; il établit que *Cheiranthus an littoreus?* est bien une espèce distincte de celle de Linné et en publie la diagnose sous le nom de *Cheiranthus tomentosus* (WILLDENOW, 1800: 523). Ce basionyme, bien que créé quatre ans après la publication de *C. caspicus* par Lamarck, sera repris par tous les auteurs ultérieurs, hormis RUPRECHT (op. cit.) et KUNTZE (1887). Attirant l'attention des botanistes sur les noms publiés par Lamarck dans la seconde édition française des “Voyages” de Pallas, COCKERELL (1926) — qui manifestement n'a pas eu connaissance de l'avis de Ruprecht, — cite le cas de *C. caspicus*, sans pour autant proposer la combinaison dans le genre *Sterigmostemum*; mais sur ce point précis, l'article de Cockerell restera sans écho. La nature double du locus classicus indiqué par PALLAS (1773: 741), “Crescit in campis limosis versus Mare Caspium et circa Irten in australioribus, [...]”, indique, sans le prouver, que les matériaux originaux peuvent avoir des provenances diverses. Cependant tous les spécimens originaux examinés pour ce travail ont un habitus semblable, relevant du type “caspien” (cf. *S. caspicum*). Etant donné que Lamarck, aussi bien que Willdenow, usent à leur tour de cette même citation de Pallas dans leurs protologues respectifs, les spécimens collectés par Pallas constituent un ensemble de syntypes tant pour le binôme de Lamarck que pour celui de Willdenow. Remarquons, au passage, que tout capricieux qu'il soit, le hasard manifeste parfois une certaine logique: ce sont les espèces les plus largement représentées, *S. incanum* et *S. caspicum*, qui ont été les premières décrites.

**1794.** *Cheiranthus sulphureus* décrit par Banks & Solander, auteurs de la partie botanique dans la seconde édition de l'ouvrage d'Alex Russell (RUSSELL, 1794), “The Natural History of Aleppo”. Cette seconde édition, revue et augmentée, notamment d'une importante contribution botanique et zoologique, a été publiée sous la responsabilité du frère de l'auteur, Patrick Russell.

**1808.** MARSCHALL VON BIEBERSTEIN (1808: 121) donne une description plus précise de *Cheiranthus tomentosus*: pour la première fois apparaît l'observation de la soudure des étamines longues; sur la base d'exemplaires récoltés par Steven en Géorgie, il décrit en outre une nouvelle espèce, *Cheiranthus torulosus*, dont l'androcée présente la même particularité. Ce sera la dernière publication d'un taxon relevant de *Sterigmostemum*, sous le nom générique *Cheiranthus*.

**1819.** Création du nom générique *Sterigmostemum*. Etamines longues soudées par paires et silique se rompant en articles monospermes, définissent le nouveau genre établi par Marschall von Bieberstein. Ce genre ne comprendra que les deux espèces présentes dans la région taurico-caucasienne, *S. tomentosus* (en l'occurrence, Marschall von Bieberstein adopte la nomenclature de Willdenow) et *S. incanum*, anciennement *Cheiranthus torulosus* M. Bieb., dont l'épithète a du être remplacée: déjà appliquée par THUNBERG (1794) à un *Cheiranthus* de la région du Cap, elle était en effet illégitime.

<sup>1</sup>Dans cette édition les deux renvois — Vol. 2: 469 et 3: 165, sub *Cheirantho sinuato* — faits à l'appendice de l'ouvrage sont également erronés: lire 48 au lieu de 49 et respectivement 47.

DICOTYLEDONÆÆ.

Cruciferae.

Tab. 84.



STERIGMA elichrysofolium. (DC.)

(DC. Regn. veg. vol. 2, pag. 581.)

Fig. 65. — Les affinités entre *Sterigmostemum* M. Bieb. et *Anchonium* DC. sont très étroites. Ici une planche des "Icones" de Delessert, représentant *Anchonium elichrysofolium* (DC.) Boiss. (voir texte).

**1821.** DE CANDOLLE. Le "Systema Naturale" offre à De Candolle l'occasion d'écourter le nom générique en *Sterigma*, ... "brevitatis causa" (!) et d'y subordonner *S. tomentosum*, *S. torulosum* (pourtant illégitime, préféré à *S. incanum*); dans le même temps, il intègre au genre l'espèce décrite par Banks et Solander, *S. sulphureum*, et l'enrichit d'une nouvelle unité, *Sterigma elychrysofolium* (fig. 65), actuellement rattachée au genre *Anchonium*. Dans le système adopté par de Candolle, ce dernier genre constitue, avec les genres *Sterigma* et *Goldbachia*, la tribu des *Anchonieae* DC. (cf. position systématique du genre *Sterigmotemum*). Le nom illégitime *Sterigma* a été très largement utilisé jusqu'à la mise au point de KUNTZE (1891).

**1835.** *S. acanthocarpum*, découvert par Szovits dans les environs de Nahičevan, décrit par Fischer et Meyer dans le "Index Seminum" du Jardin de Saint-Petersbourg.

**1842.** BOISSIER: "Plantae Aucherianae". Emporté par la maladie en 1838, Aucher-Eloy aura pu faire acheminer vers l'Europe une grande partie des fructueuses récoltes qu'il a effectuées en Perse au prix de sa santé. Parmi ces matériaux abondants, mais parfois en piteux état, Boissier distinguera trois nouveaux représentants du genre *Sterigmotemum*, publiés en 1842, sous le nom générique *Sterigma*: *S. brachypetalum*, *S. contortuplicatum* et *S. longistylum*.

**1867.** "Flora Orientalis". Une nouvelle espèce: *S. purpurascens*, découverte par Bunge, lors de la traversée du désert du Lut entreprise au cours d'une expédition menée par un important groupe de géographes et de naturalistes russes (cf. BUNGE, 1860). Cette espèce détonne par ses fleurs blanches ou roses, mais rien n'est dit au sujet de ses étamines, toutes libres, ni de ses siliques, dont la déhiscence valvaire est manifeste, mais peu évidente sur les spécimens appartenant à la récolte originale. *S. elychrysofolium* est transféré dans le genre *Anchonium*.

**1891.** O. KUNTZE. Réhabilitation du nom *Sterigmotemum*, que KUNTZE (1891: 36) orthographie *Sterigmotemon*, et combinaison de quatre espèces sous ce nom: *S. acanthocarpum*, *S. contortuplicatum*, *S. longistylum* et *S. purpurascens*.

**1910.** *S. laevicaule*, décrit par Bornmüller. Connue par son seul type, "specimen unicum", récolté dans la région de Kerman (Iran central), détruit pendant la Seconde guerre mondiale, cette espèce demeure mystérieuse.

**1933.** Découverte par Sintenis, en 1901, dans le Kopet Dag, une plante primitivement identifiée par FREYN (1903) comme *S. incanum*, est décrite par O. E. Schulz, sous le nom de *Anchonium ramosissimum*. Cette espèce sera transférée dans le genre *Sterigmotemum* par RECHINGER (1968: 280), lors du traitement des Crucifères dans "Flora Iranica".

### *La genèse d'une conception générique*

MARSCHALL VON BIEBERSTEIN. La conception classique du genre repose toute entière sur la brève diagnose de Marschall von Bieberstein: "Stamina longiora per paria connata. Siliqua articulis monospermis dehiscens". Des deux espèces connues de Marschall, *S. incanum* et *S. caspicum*, la seconde possède pourtant des siliques à déhiscence valvaire, mais tellement tardive qu'elle échappera à de nombreux auteurs.

DE CANDOLLE. "Stamina majora ad medium connata. Siliqua teretiuscula in articulos plurimos demum secedens": cette diagnose figurant dans le "Mémoire sur la famille des Crucifères" (DE CANDOLLE, 1821b: 242), ne s'écarte guère de la formulation initiale de Marschall von Bieberstein. La description plus détaillée insérée dans le "Systema Naturale" (DE CANDOLLE, 1824: 579) apporte quelques éléments nouveaux:

- sépales subégaux à la base,
- absence de style,
- graines bisériées, renfermées dans une substance "celluloso-duram",
- cotylédons incombants, plans.



LEDEBOUR (1831: 209-210), le premier à mentionner les nectaires, situés à la base des étamines courtes, observe que chez *S. caspicum*, la silique présente, à maturité, une déhiscence valvaire dans la partie apicale et une fragmentation transversale dans les autres parties.

BOISSIER: "Flora Orientalis" 1 (1867). Le "Flora Orientalis" demeure le seul ouvrage présentant une vue d'ensemble du genre (abstraction faite de *S. ramosissimum*). Par le style et la silique, les trois espèces nouvellement décrites par BOISSIER (1842), *S. acanthocarpum*, *S. longistylum* et *S. purpurascens*, diffèrent des autres espèces connues à un point tel, qu'on pourrait s'attendre à une émondation de la diagnose héritée du "Systema Naturale". En fait, Boissier ne retient pas le style dans l'énoncé des caractères génériques et, pour les trois espèces évoquées, les matériaux dont il dispose ne sont pas propices à un commentaire sur la silique. Cependant, aussi imparfait soit-il sur le plan de la morphologie, le traitement proposé dans "Flora Orientalis" donne du genre une image cohérente, que la distinction plus précise établie avec le genre *Anchonium* contribue à renforcer. Or, Boissier a du genre une conception assez large, dépassant le strict cadre de la morphologie et prenant aussi en compte des éléments relevant de l'écologie, tels que l'habitat, par exemple. C'est ainsi qu'il oppose *Sterigma*, genre planitiaire, lié aux sables, aux terrains limoneux et salés, à *Anchonium*, représenté par des espèces de haute montagne. Il est un point qui suscite des interrogations dans le traitement de *Sterigma*, à savoir les raisons qui ont incité Boissier à considérer *S. caspicum* comme une variété de *S. sulphureum*: cette opinion aura une part certaine dans les vicissitudes nomenclaturales et taxonomiques de *S. caspicum*.

Les apports ultérieurs ne concerneront que des points mineurs: présence d'albumine dans les cellules de garde ("Schliesszellen" (HAYEK, 1911: 234), par exemple, tandis que la persistance d'un nom mal appliqué (*S. sulphureum* auct., i.e. *Dontostemon matthioloïdes* Franch.  $\equiv$  *Oreoloma matthioloïdes* (Franch.) Botsch.) fait s'étendre de manière erronée l'aire du genre *Sterigmotemum* jusque dans le Tian Shan et le désert de Gobi, comme on peut encore le constater dans des publications récentes (LÉONARD, 1980 et 1983; Fl. Iraq 4: 1045, 1046). Il convient de noter la première observation des grains de pollen dans le genre, mentionnée par AVETISIAN (1966: 139) dans "Flora Armenii".

#### *Le traitement du genre Sterigmotemum dans les flores nationales récentes*

BUŠ (1939: 318) reprend la définition classique du genre, telle qu'elle est formulée par SCHULZ (1936: 573), sauf en ce qui concerne la durée de vie, qu'il estime annuelle dans les trois espèces retenues: *S. acanthocarpum*, *S. caspicum* (sous *S. tomentosum*) et *S. incanum* (sous *S. torulosum*), *S. ramosissimum* étant encore classé dans le genre *Anchonium*. Si *S. incanum* et *S. caspicum* sont bien considérés comme des espèces indépendantes, cette dernière espèce est indiquée à tort en Transcaucasie, à l'image de ce que l'on constate dans de nombreuses flores locales (BUŠ, 1910: 684; GROSSGEJM, 1949: 399; GROSSGEJM, 1950: 233; KARJAGIN, 1953: 297; TAHTADŽAN, 1966: 140; TAHTADŽAN & FEDOROV, 1972: 119 (avec *S. incanum* en synonymie); KUTETALADZE, 1979: 116). Les tenants et aboutissants de cet "imbroglio caucasien" sont détaillés dans l'exposé monographique des deux espèces.

Le traitement proposé par PARSA (1951) dans sa "Flore de l'Iran" paraît pour le moins contestable. Cet auteur inclut en effet *S. caspicum* dans les espèces indigènes en Iran (sous l'appellation *S. tomentosum*), et l'on est en droit de s'interroger sur la valeur taxonomique des formes qu'il distingue dans cette espèce.

La mention de *S. purpurascens* dans "Flora of Afghanistan" (KITAMURA, 1960: 161) repose sur les indications de "Flora Orientalis", et la preuve matérielle de la présence de cette espèce en Afghanistan n'a pas encore été apportée.

Dans "Flora of Turkey" (COODE & CULLEN in DAVIS, 1965), sont impliquées deux espèces, *S. incanum* et *S. sulphureum*, cette dernière scindée en deux sous-espèces: *S. sulphureum* subsp. *sulphureum* et *S. sulphureum* subsp. *glandulosum*, taxon considéré dans le présent travail comme partie intégrante de *S. incanum*.

RECHINGER (1968) inclut les particularités du style dans les caractères génériques et, plus important, effectue le transfert de *A. ramosissimum* dans le genre *Sterigmotemum*. On reviendra sur le statut de cette espèce à propos des relations intergénériques. *S. purpurascens* et *S. rhodanthum*



sont traités comme espèces indépendantes, mais *S. rhodanthum*, indique RECHINGER (op. cit.: 279), n'est peut-être qu'un avatar à mettre au compte de la variabilité de *S. purpurascens*. Assimilé à *S. incanum* dans le présent travail, *S. contortuplicatum* fait également l'objet d'un traitement séparé: force est de reconnaître que les exsiccata de Knapp identifiés comme *S. contortuplicatum* dans la "Flora Iranica", ne sont pas parmi les plus représentatifs de *S. incanum*. Plus problématique est le cas de *S. sulphureum*, dont bon nombre des exsiccata cités se rapportent, en fait, à *S. longistylum* et *S. incanum*. RECHINGER (loc. cit.) émet d'ailleurs des réserves sur la détermination de plusieurs exemplaires non fructifiés, cités dans la "Flora Iranica", en majorité trop jeunes pour afficher pleinement les caractères de l'espèce. Il insiste encore (op. cit.: 350) sur la complexité de *S. sulphureum*, soulignée par un rappel exhaustif des noms variétaux et synonymes qui s'y rapportent dans la "Flora Orientalis".

MOUTERDE (1970: 145) relève, dans la "Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie", le statut adventice de *S. sulphureum* dans la région de Beyrouth, mais ne met pas particulièrement l'accent sur le caractère principalement ségétal de l'espèce dans le reste du territoire concerné.

JAFRI (1973: 227-228) établissant, à juste titre, la synonymie de *S. rhodanthum* avec *S. purpurascens*, met l'accent sur le polymorphisme de cet unique représentant du genre dans l'aire de "Flora of West Pakistan". Ce polymorphisme affecte notamment la silique, dont Jafri mentionne la déhiscence tardive, notation intéressante, si l'on considère que *S. purpurascens* est une thérophyte, et qui confirme une tendance générale commune aux espèces du genre à silique déhiscence (*S. acanthocarpum*, *S. caspicum*, *S. longistylum*).

Seul *S. sulphureum* est représenté dans l'aire de "Flora of Iraq". Si la description de l'espèce fait état de la présence possible de glandes stipitées, TOWNSEND (1980: 1046) considère *S. sulphureum* subsp. *sulphureum* — taxon correspondant à *S. sulphureum* s.str. dans le présent travail — comme étant totalement dépourvu de glandes, opinion que nous ne pouvons partager (cf. *S. sulphureum*). En revanche, cette flore donne de précieuses indications écologiques.

### Les relations entre espèces

#### *Les affinités morphologiques*

La durée de vie avait permis de classer les espèces en quatre groupes (voir début de la partie descriptive). Or, l'examen des autres rapports morphologiques conduit, dans la plupart des cas à un regroupement semblable, sinon identique. Ainsi, la nature de la silique conduira à ranger les espèces dites annuelles "strictes", *S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens*, dans une même unité, caractérisée par une silique à déhiscence valvaire. On pourrait y adjoindre *S. caspicum*, mais la déhiscence extrêmement tardive de sa silique vaut à cette espèce une place particulière. *S. incanum* et *S. sulphureum* se rapprochent par leur silique indéhiscence et à structure très voisine, tandis que la conformation particulière de sa silique, indéhiscence également, contribue à isoler *S. ramosissimum*. Or, *S. incanum* et *S. sulphureum* sont assez voisins par les caractéristiques de leur durée, alors qu'à cet égard, *S. ramosissimum* se retrouve dans une position isolée, à vrai dire mal déterminée. A cela s'ajoutent d'autres rapprochements, qui ne recoupent pas toujours les catégories déjà exposées:

- *S. caspicum*, *S. incanum* et *S. sulphureum*: style court, lobes stigmatiques larges, peu réfléchis;
- *S. acanthocarpum* et *S. longistylum*: style allongé, lobes stigmatiques récurvés et allongés;
- *S. caspicum*, *S. incanum* et *S. sulphureum*: pétales de type semblable;
- *S. acanthocarpum*, *S. purpurascens*, *S. ramosissimum*: pétales de type semblable.

De ces considérations ressort l'existence de liens morphologiques privilégiés entre certaines espèces, permettant de regrouper celles-ci de la manière suivante:

- *S. caspicum* — *S. incanum*, *S. sulphureum*
- *S. ramosissimum*
- *S. acanthocarpum*, *S. longistylum* — *S. purpurascens*.

La combinaison des caractères morphologiques, l'estimation de leur nature "primitive" ou "dérivée", permettent de discerner des tendances évolutives, à ce paradoxe près, que les caractères dits "primitifs" s'observent généralement dans les taxa de formation récente, raison rendant préférable le recours au qualificatif "originel":

- durée annuelle → bisannuelle → pérenne
- siliques déhiscentes → siliques indéhiscentes
- graines nombreuses → graines peu nombreuses
- pétales larges à base cunéiforme → pétales étroits à onglet marqué
- étamines longues libres → étamines longues soudées par leurs filets.

Soumettre chaque espèce au petit jeu de la pesée des caractères aboutit à définir entre elles une "hiérarchie" évolutive, et permet finalement de proposer la séquence phylogénétique suivante:

- S. caspicum*
- S. ramosissimum*
- S. incanum* — *S. sulphureum*
- S. acanthocarpum*
- S. longistylum*
- S. purpurascens*.

Cette "chronologie", d'une valeur toute relative, doit être considérée avec une grande prudence, car, comme le fait remarquer HEDGE (1976: 34), il n'y a aucune raison valable de penser qu'un taxon porteur de caractères réputés "primitifs" soit plus âgé qu'un taxon doté de caractères dits "avancés".

### *Les rapports chorologiques*

Aux convergences morphologiques s'ajoutent les faits chorologiques: sympatrie partielle ou juxtaposition des territoires d'espèces affines:

- *S. caspicum*: aire excentrée, mais néanmoins en contact apparent avec le territoire de *S. incanum*.
- *S. incanum*: occupe une position centrale, assurant la continuité chorologique avec *S. sulphureum*, d'une part, *S. acanthocarpum*, d'autre part, enfin, avec *S. ramosissimum* [?].
- *S. acanthocarpum*, *S. longistylum* et *S. purpurascens*: leurs aires s'enchaînent sans discontinuité.

### **Hypothèses sur la genèse du genre *Sterigmostemum***

Les arguments paléobotaniques et chorologiques convergent pour faire de l'Asie centrale et de la Sibérie occidentale un lieu privilégié de l'histoire du développement des flores extra-tropicales. Le rôle florogénétique de ces régions a été abordé à maintes reprises et par des auteurs venant de divers horizons de la botanique: il apparaît même comme un leitmotiv dès qu'on se penche sur l'origine de nombreux taxons, qu'il s'agisse de sections, genres ou familles. La monographie de BABCOCK (1947) fournit un exemple classique de l'application de ce thème à la compréhension taxonomique et phylogénétique d'un groupe systématique particulier, le genre *Crepis*, en l'occurrence. Cette démonstration doit beaucoup aux reconstitutions paléogéographiques de MATTHEW (1906) et aux travaux d'auteurs soviétiques comme KRISTOFOVIĆ (1929, 1933, 1935) et POPOV

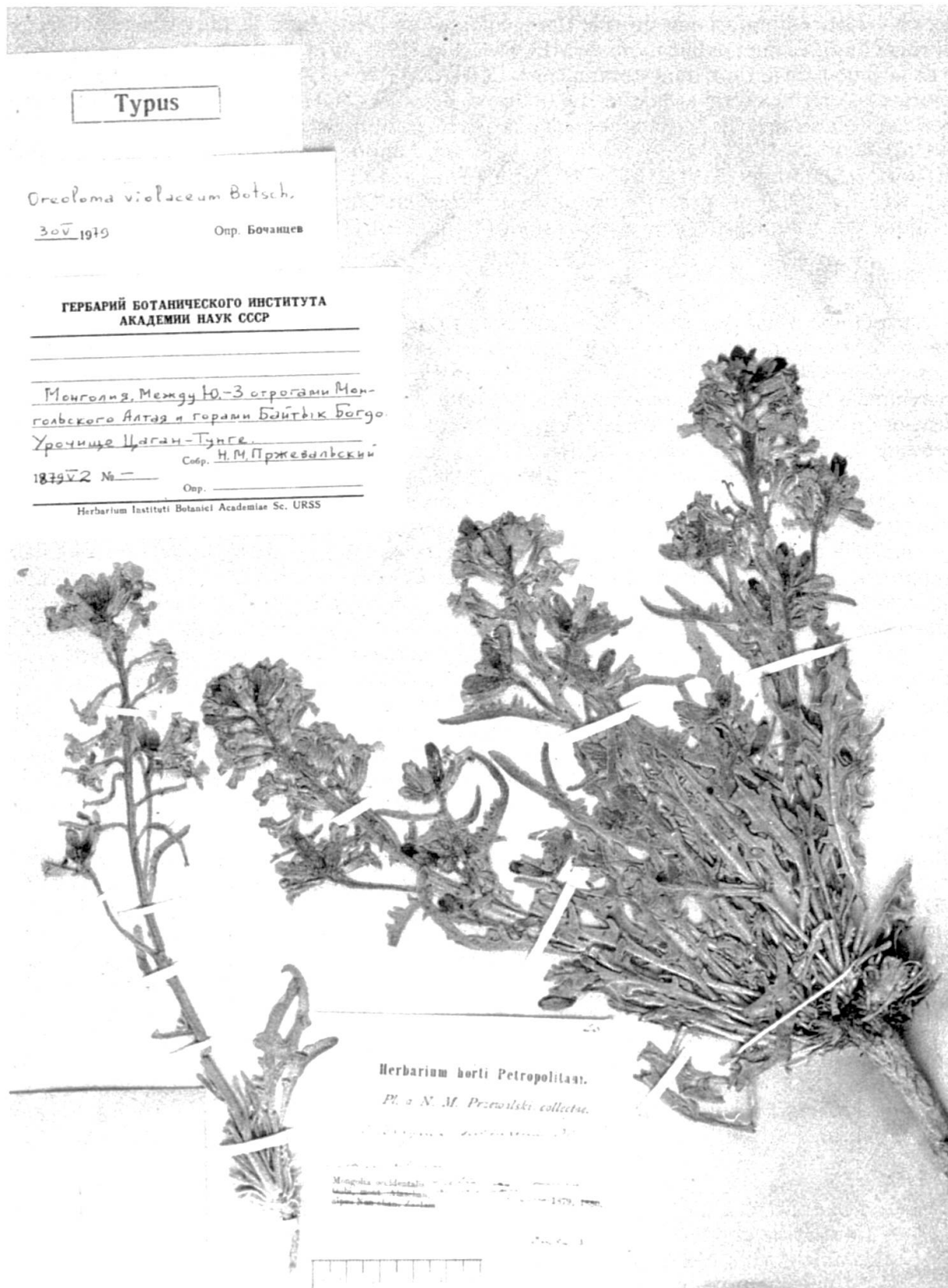


Fig. 66. — *Oreoloma violaceum* Botsch., une espèce du genre *Oreoloma* Botsch. native de l'Altaï mongol (Prjewalski 1879, isotypes (LE)).

(1927). TAHTADŽAN (1969) à propos de l'origine et de la dispersion des Angiospermes, met pleinement en évidence l'importance du rôle florogénétique de l'Asie centrale, importance qui ressort également de différentes publications de MEUSEL & al. (1965, 1978, etc.). Sur le sujet plus particulier de la genèse de la flore irano-touranienne, ZOHARY (1963, 1973, 1981) souligne l'apport des migrations d'origine centre-asiatique, qui ont pu se dérouler (ZOHARY, 1981: 12) dès le Miocène supérieur. Cela situe le déroulement possible de ces migrations vers la fin du Pontien s.l. [au sens de POMEROL, 1973] dans la région qui nous intéresse, datation compatible avec les données fournies par H. et G. Termier (TERMIER, 1960: carte 33) ou par VAHRAMEEV & al., 1978. Plus récemment, KLEIN (1982) montrait l'importance de l'élément centre-asiatique dans la composition floristique des groupements chionophiles de l'Elbourz central.

#### UNE ORIGINE CENTRE-ASIATIQUE

L'hypothèse d'une origine centre-asiatique du genre *Sterigmostemum* s'inscrit donc dans un contexte déjà classique: suggérée par la chorologie des différentes espèces, autant que par leurs caractéristiques évolutives, elle repose avant tout sur l'existence en Asie Centrale d'un genre affiné, apparemment relictuel, *Oreoloma* Botsch. *Oreoloma* comprend quatre espèces vivaces (fig. 66), pourvues de glandes stipitées (excepté 1 espèce), à étamines internes soudées par leurs filets. Peu répandues, leur distribution est en fait très mal connue, ces espèces sont dispersées sur un vaste territoire: de la Dzhungarie au Nord-Est, il s'étend au Sud jusque dans la région de Lan-chou, au revers méridional du Nan Shan, et du centre de la Mongolie, enveloppe le Gobi et atteint l'Ordos, à l'Est (fig. 68). Dans sa partie occidentale, l'aire du genre *Oreoloma* jouxte le territoire de *S. caspicum*. Imaginer des origines communes à *S. caspicum*, taxon du genre *Sterigmostemum* dont l'aire se rapproche le plus de "la terre des ancêtres", et aux espèces du genre *Oreoloma* ne semble pas foncièrement irréaliste. Voilà pour les grands principes, mais qu'en est-il de leur adéquation aux évidences chorologiques et aux données parfois lacunaires de la paléogéographie et de la paléoclimatologie? Comment ajuster l'enchaînement phylétique supposé des espèces et leurs aires de distribution actuelles aux réalités souvent contradictoires ou incertaines de l'histoire géologique fort complexe de cette vieille Asie, cœur d'un véritable tourbillon tectonique?

Face à de telles exigences, on se contentera d'émettre quelques suggestions de nature purement conjecturale. Imaginons, dans un premier temps, de faire dériver la totalité du genre de *S. caspicum* — ou plutôt, de sa forme ancestrale: des arguments paléogéographiques obligent alors à considérer l'irradiation et la différenciation du genre dans la partie irano-anatolienne de son aire comme des événements relativement récents. Certes, les aires de *S. caspicum* et *S. incanum* sont-elles quasiment contiguës, mais une telle configuration ne saurait être très ancienne: un bras de mer, appartenant au complexe de la Para-Thétys et formant le bassin "euxinique-caspien-aralien" (POMEROL, 1973; ANDROUSSOFF, 1927), isole la région nord-caucasienne de la région irano-anatolienne jusqu'au Romanien (Pliocène supérieur), [il n'est question ici que du Cénozoïque]. Par conséquent, une éventuelle migration des éléments précurseurs du genre à travers l'isthme caucasien ne serait guère concevable avant le début du Pléistocène. D'un autre côté, il paraît difficile d'admettre, comme le fait GROSSGEJM (1936), que l'intrusion de l'élément touranien dans la région transcaucasienne ne remonte qu'au Subboréal, voire au Subatlantique. Même si son cadre chronologique semble restreint autant qu'incertain, l'idée d'une irradiation du genre *Sterigmostemum* dans le Nord-Ouest de l'Iran par la voie caucasienne n'est pas rejettée a priori: le polymorphisme manifesté par la plupart des espèces, interprétable comme le signe d'une formation récente, leur distribution, parleraient en faveur de cette thèse. Mais les arguments contraires ne manquent pas:

- si l'on conçoit un rapport phylétique allant d'un "proto" *S. incanum* vers *S. sulphureum*, d'une part, et d'un "proto" *S. incanum* vers *S. ramosissimum*, d'autre part, la disproportion des aires entre *S. sulphureum* et *S. ramosissimum*, comme le degré d'évolution apparemment plus avancé de la silique chez *S. ramosissimum* ne s'expliquent que très difficilement. On ne peut cependant opposer à cette hypothèse d'objection théorique absolue: il est parfaitement concevable que *S. ramosissimum* résulte d'une spéciation de type péripatrique, ayant impliqué une population de petite taille, favorisant une évolution rapide.



Fig. 67. — Le genre *Iskandera* N. Busch se trouve à la charnière entre le groupe "Sterigmatium-Anchonium" et les genres *Mathiola* R. Br. et affines. (a) *Iskandera hissarica* N. Busch, chaîne de Hissar, Tadjikistan (*Amermuhamedov & Čukavina 10 345* (LE)). (b) *Iskandera alaica* (Korsch.) Botsch. & Vved., Kirghizie, Alaï (*Aidarova & Gordunova* s.n. (LE)).



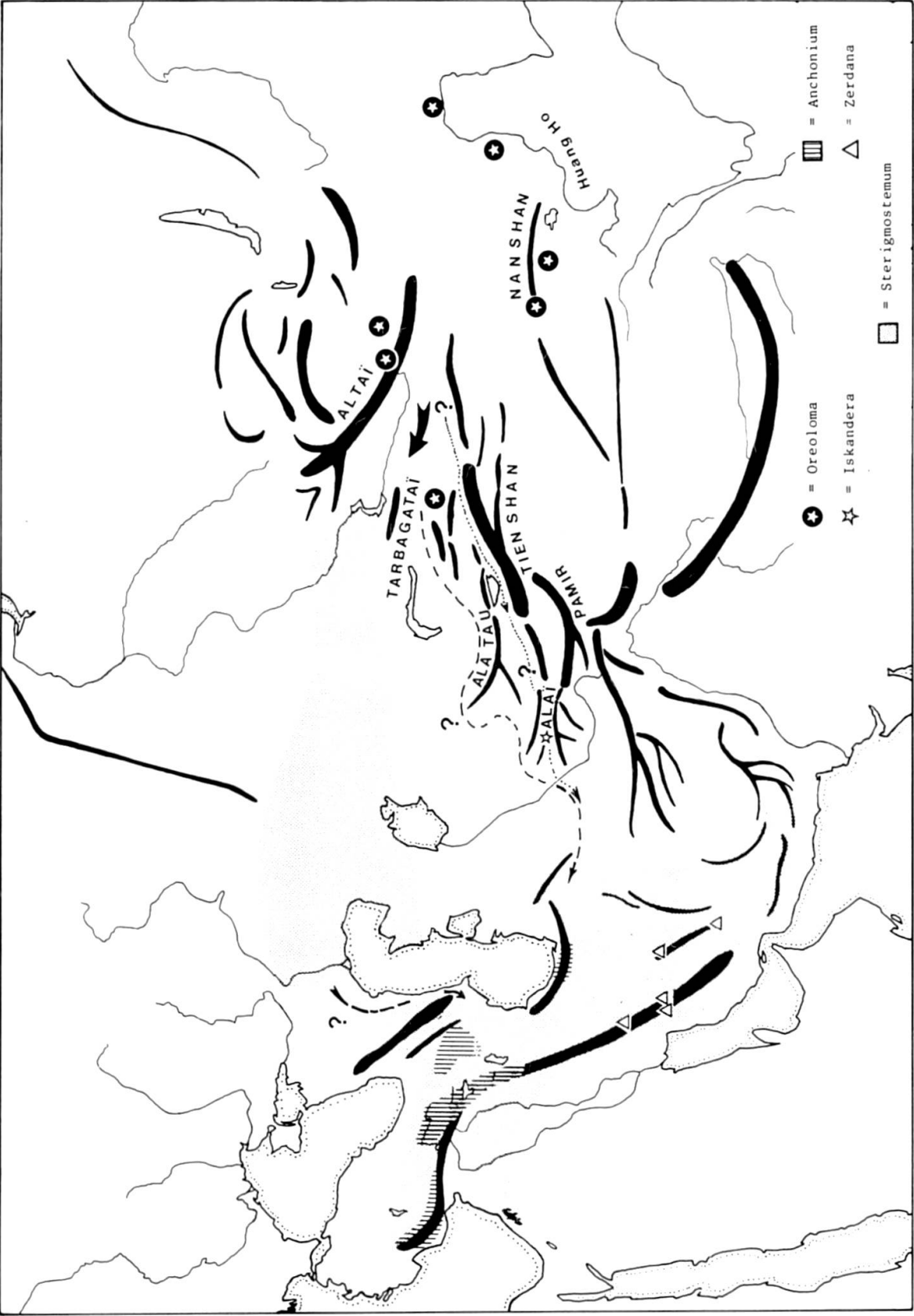


Fig. 68. — Carte montrant les relations chorologiques entre les genres *Sterigmotemum* M. Bieb. (grisé), *Anchonium* DC. (hachures), *Zerdana* Boiss. (triangles), *Iskandera* N. Busch (étoile, devant le mot Alai), et *Oreoloma* Motsch. (étoiles cercelées de noir). Les flèches se réfèrent aux hypothèses de migration discutées dans le texte.

Imaginons, maintenant, *S. ramosissimum* comme le produit d'une lignée d'origine centre-asiatique également, mais distincte de celle aboutissant à *S. caspicum*. Dans ce cas, *S. ramosissimum* matérialiserait un rameau évolutif ayant divergé assez tôt du tronc phylogénétique de *Sterigmostemum*, ce qui impliquerait donc le recours à une voie de migration différente de celle empruntée par les précurseurs de *S. caspicum*. On pourrait concevoir, par exemple, une progression de la — ou des — souches ancestrales le long des systèmes montagneux Alatau s.l., Chaîne du Turkestan, Seravshan occidental, etc., en direction de l'arc Elbourz — Kopet Dag. L'absence ou la rareté, jusqu'à plus ample informé, dans la flore de ces régions, de taxa affines dont un tel exode n'aurait certainement pas manqué de susciter la différenciation, paraît cependant inexplicable; à moins... de voir dans le genre *Iskandera* (fig. 67) un jalon, issu précisément d'une telle migration. La localisation de ce genre, plus proche du Pamir, donc plus interne, par rapport à la voie proposée ci-dessus, obligerait à reconsidérer celle-ci, et suggérerait une route plus directe: de la Dzhungarie, le "flux" migratoire aurait donc pu passer par le Tien Shan, se faufiler entre les massifs du Tadjikistan septentrional et le Pamir, pour s'avancer vers le Kopet Dag et l'Elburz sur les marges méridionales et brumeuses de la steppe turkmène. Ceci à une époque où leur orogénèse n'avait pas encore porté tous ces massifs à leur altitude actuelle, et où, par rapport à l'aspect qu'on leur connaît aujourd'hui, ils devaient se présenter comme une succession d'amènes collines. La prédilection de certaines des espèces du genre *Sterigmostemum* pour les zones de piedmont a été relevée à plusieurs reprises: doit-on l'expliquer par le seul fait de la concurrence? Ou ne serait-ce pas là un comportement atavique, hérité d'une phase migratoire analogue à celle qui vient d'être évoquée? A cet égard, il est frappant de constater que les espèces relevant de ce type de comportement sont précisément regardées comme les plus anciennes dans le genre. Enfin, *S. purpurascens*, ou des taxa affines, sont totalement absents des montagnes de l'Iran oriental (Allah Dag, Kuh-e Binalud) tout comme ils manquent dans la partie adjacente de l'Afghanistan (Paropamisus): dans ces conditions, l'hypothèse d'une migration à partir de l'Asie centrale par une voie plus interne, en l'occurrence l'Afghanistan, semble devoir être écartée, d'autant plus qu'elle susciterait de sérieuses objections d'ordre paléogéographique.

Le territoire de *S. caspicum*, ou de sa souche ancestrale, a-t-il jamais touché l'actuelle région du Khorassan? Dans l'affirmative, les précurseurs des éléments irano-anatoliens de *Sterigmostemum* auraient pu emprunter une troisième voie, qui du Haut Irtysh aurait contourné la région de l'actuel lac Balkash par le Nord, puis s'infléchissant vers le Sud-Ouest, aurait atteint l'Ouzbékistan et le sud du Turkménistan. Moins accidentée que la précédente, cette voie est cependant jalonnée de déserts redoutables, Betpak-Dala, Kyzyl-Kum et Kara-Kum, dont la formation n'est pas des plus récentes, et qui sont l'une des raisons probables de l'absence de *S. caspicum* dans le Turkménistan et le sud du Kazakhstan (voir cette espèce). En effet, leur caractère désertique ne suffit pas à expliquer l'absence de *S. caspicum* dans ces régions, qui tient certainement à d'autres facteurs. Il est même fort probable que cette espèce ne s'y est jamais implanté, mais pas seulement pour des raisons climatiques.

Une autre manière d'envisager et de résoudre le problème posé par la situation marginale de *S. ramosissimum* consisterait à... exclure cette espèce du genre *Sterigmostemum*: ultime vestige d'une souche ancestrale éteinte sans laisser d'autre descendance, du moins à proximité immédiate, elle aurait peut-être quelque parenté avec *Anchonium billardieri* DC. Cette endémique des Monts Liban présente en effet, de frappantes convergences morphologiques, voire écologiques, avec *S. ramosissimum* qui, rappelons-le, fut décrit par Schulz dans le genre *Anchonium*. Mais la paléogéographie — l'actuelle région des Monts Liban fut longtemps isolée de l'Iran par le géosynclinal du Zagros — tout comme l'ampleur et le caractère énigmatique d'une telle disjonction, qu'on ne va tout de même pas expliquer par des causes anté-tertiaires, rendent pareille supposition quelque peu illusoire.

Quoi qu'il en soit, une tentative d'explication phylogénétique d'un groupe aussi restreint ne saurait s'abstraire du contexte de la connaissance chorologique générale de la flore irano-touranienne. Il serait nécessaire également de disposer d'un canevas paléogéographique et paléoclimatique plus détaillé, comme précisions sur l'aspect temporel des processus de spéciation. Néanmoins, la thèse de l'origine centre-asiatique du genre *Sterigmostemum* paraît recevable, même si on est réduit aux conjectures quant aux modalités et à la chronologie de sa formation. On peut

également admettre la supposition selon laquelle la région (au sens géographique) arméno-nord-ouest-iranienne, dont la réputation de carrefour biogéographique n'est plus à faire, a joué le rôle de centre secondaire de diversification.

#### LE PROBLÈME DE *S. PURPURASCENS*

Cette espèce, on l'a souligné dans le chapitre qui lui est consacré, n'a pas manqué de susciter les réactions de certains auteurs, à cause de ses caractères peu en accord avec la définition classique du genre *Sterigmostemum*. Hedge (in sched.) la qualifiait de "odd member of the genus", tandis que LÉONARD (1980) coupait le nœud gordien en instaurant pour cette espèce le genre monospécifique *Petiniotia*. Rappelons les caractères qui la séparent des autres espèces du genre *Sterigmostemum*:

- étamines internes libres,
- glandes subsessiles semi-globuleuses,
- pétales blancs à violacés.

A ces particularités discordantes, LÉONARD (op. cit: 228) ajoute la déhiscence et la cloison mince de la silique, par opposition à la silique indéhiscente et envahie par un tissu médullaire, habituellement considérée comme un constituant primordial de la définition générique de *Sterigmostemum*: cette acception classique, on l'a vu, souffre plusieurs exceptions (*S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. caspicum* et ... *S. ramosissimum*). Quant aux glandes, il faut reconnaître qu'elles sont d'une nature très particulière, sans exemple chez *Sterigmostemum*, mais aussi dans les autres genres du groupe *Hesperideae-Matthioleae*. Plus grave, enfin, les étamines internes non soudées constituent une fâcheuse exception dans le genre: pourquoi, dès lors, ne pas sacrifier une espèce à une conception générique plus homogène? Les éléments de réponse sont divers: hormis les deux caractères discordants — on ne donnera pas à la couleur de la corolle le poids d'un caractère générique — la morphologie, l'habitus, la pubescence, la forme même des étamines, nombreux sont les points de convergence, qui incitent à rattacher cette espèce au genre *Sterigmostemum*. A cela s'ajoute son aire de distribution, qui en fait un taxon irano-touranien s'inscrivant dans une parfaite continuité chorologique et écologique avec les autres espèces annuelles du genre (*S. acanthocarpum*, *S. longistylum*). Le maintien de l'espèce dans le genre *Sterigmostemum*, avec toutes les contradictions que cela implique, offre aussi l'avantage de la placer dans un certain contexte phylétique. En effet, c'est en vain que nous lui avons cherché d'autres affinités, à l'instar de BOISSIER (1867) et RECHINGER (1951).

#### Définition du genre *Sterigmostemum*

La définition générique de *Sterigmostemum* s.str. repose donc sur les caractères suivants.

- Indument comprenant des poils ramifiés arbusculés et "cervicornes", ainsi que des glandes stipitées pluricellulaires (except. *S. caspicum*).
- Inflorescence racémeuse dépourvue de bractées.
- Sépales ascendants, les internes non distinctement renflés à la base.
- Pétales à base atténuée en coin ou  $\pm$  longuement ongiculée, mais dans ce cas l'onglet n'atteint jamais la longueur du calice.
- Etamines internes à filets dilatés, soudés sur une fraction variant entre 1/3 et 4/5 de leur longueur.
- Style subsessile ou allongé.
- Lobes stigmatiques bien individualisés, courts, élargis et peu récurvés, à allongés, filiformes et circinés.
- Silique linéaire à oblongue, déhiscente ou non, mais valves toujours distinctes, à nervure médiane marquée ou obsolète.

- Graines unisériées, oblongues, légèrement comprimées latéralement, non ailées, à testa scalariforme.
- Embryon nothorrhize, cotylédons plans.
- Plantes annuelles, bisannuelles, pluriannuelles et pérennes de plaine et de l'étage inférieur.

***Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze** constitue le sous-genre ***Petiniotia* (Léonard) Jacquemoud**.

≡ *Petiniotia* Léonard in Bull. Jard. Natl. Belg. 50: 228-230. 1980.

Subgenus monospecificum, a speciebus subgeneris *Sterigmostemonis* staminibus interioribus filamentis liberis ac glandulis subsessilibus sive corolla purpurea vel albo-rosea praecipue differt.

**Typus:** *Sterigmostemum purpurascens* (Boiss.) O. Kuntze.

Cette conception se trouve justifiée, selon l'auteur de ces lignes, par la position systématique de *S. purpurascens* dans le groupe *Hesperideae-Matthioleae* autant que par sa chorologie.

### Les affinités du genre *Sterigmostemum* M. Bieb. et la position des genres *Sterigmostemum* M. Bieb., *Anchonium* DC., *Oreoloma* Botsch. et *Zerdana* Boiss. dans les *Hesperideae-Matthioleae*

DE CANDOLLE (1821: 242) réunit *Anchonium*, *Sterigmostemum* et *Goldbachia* en une tribu des *Anchonieae* ou "*Notorhizeae [sic] lomentaceae*"; sur la base des critères suivants:

- "Silicula aut siliqua transversè in articulos monospermos secedens. Cotyledones incumbentes, planae".

Si les caractères retenus valent à *Goldbachia* sa place dans la tribu établie par de Candolle, ce genre ne présente pas pour autant d'affinités évidentes avec *Sterigmostemum* et *Anchonium*, ni avec les genres *Oreoloma* et *Zerdana*, inconnus du vivant de cet auteur. Les représentants du genre *Goldbachia* se distinguent, en effet, par des étamines internes non soudées, et surtout par la nature des trichomes, dans les espèces pubescentes (cf. tableau 1) et la position systématique du genre n'est pas clairement définie: *Hesperideae* pour SCHULZ (1936) et HEDGE & RECHINGER (1968), *Arabideae* pour VASIL'ČENKO (1939). Le regroupement proposé par de Candolle n'a pas été repris, du moins, dans sa forme originelle; traitant les Crucifères orientales, BOISSIER (1867) place bien *Goldbachia* aux côtés de *Sterigmostemum* et *Anchonium*, en compagnie des genres *Leptaleum*, *Parlatoria* et *Sobolewsia*, mais il n'attribue pas à ce groupe de genres une dénomination particulière ni ne se réfère à la tribu des *Anchonieae*. Traitant le genre *Goldbachia* immédiatement à la suite des genres *Anchonium* et *Sterigmostemum*, SCHULZ (1936: 575) ne fait pas état d'affinités particulières entre ces deux genres et *Goldbachia*.

### LE SYSTEME DE DVOŘÁK

DVOŘÁK (1972: 71)<sup>1</sup> divise la tribu des *Hesperideae* — dont il exclut *Erysimum* et les genres affins — en trois sous-tribus, *Hesperidinae*, *Matthiolinae* et *Anchoniinae*; cette dernière comprend les genres suivants:

- *Alaïda* Dvořák: *A. glandulosa* (Kar. & Kir.) Dvořák (≡ *Dontostemon glandulosus* Kar. & Kir.); *A. pectinata* (DC.) Dvořák (≡ *Dontostemon pectinatus* DC.).

<sup>1</sup>Dans la discussion des affinités du genre *Anchonium* (JACQUEMOUD, 1984b: 765), nous avons évoqué le genre *Iskandera* sans mentionner le transfert par DVOŘÁK (op. cit. 59) de *Matthiola albicaulis* Boiss. var. *alaica* Korsh. dans le genre *Promicrantha* Dvořák, d'ailleurs non validement publié. En fait, nous avons adhéré, après examen du matériel, à l'opinion de BOČANZEV & VVEDENSKY (1955), qui considèrent ce taxon comme un membre à part entière du genre *Iskandera* (*I. alaica* (Korsh.) Botsch. & Vved.), opinion dont Dvořák ne semble pas avoir eu connaissance.

- *Dontostemon* Andr.
- *Anchonium* DC.
- *Sterigmostemum* M. Bieb.
- *Promicrantha* Dvořák, 2 espèces: *P. alaica* (Korsh.) Dvořák, *P. alyssifolia* (DC.) Dvořák. [N.B.: la publication du genre *Promicrantha* est invalide].
- *Micrantha* Dvořák, monospécifique: *M. multicaulis* (Boiss.) Dvořák (≡ *Hesperis multicaulis* Boiss.).
- *Chorispora* R. Br. ex DC.
- *Diptychocarpus* Trautv.
- *Bunias* L.
- *Zerdana* Boiss.

Par la vision synthétique des tendances évolutives qui se manifestent dans la tribu des *Hesperideae*, le système proposé par Dvořák est un apport considérable à la compréhension de cette tribu. Précisons que cet auteur y intègre *Matthiola* et les genres affines, conception que nous partageons entièrement, pour des raisons qui ont déjà été développées à propos de l'indument et raison pour laquelle nous parlons du groupe *Hesperideae-Matthioleae*. Cependant, à propos de la sous-tribu des *Anchoniinae*, notre analyse nous conduit, sur certains points, à des conclusions différentes de celles de Dvořák. La proportion de genres oligospécifiques compris dans cette sous-tribu, auxquels on pourrait ajouter, affaire de philosophie, le genre *Petiniotia* (i.e. *Sterigmostemum purpurascens*) peut susciter des interrogations. En effet, sans mésestimer le problème posé par ces espèces "discordantes", on peut se demander si les exclure de leurs genres respectifs ne risque pas de repousser le dilemme au niveau des entités supra-génériques. Par ailleurs, le danger existe de voir tel ou tel caractère être invoqué pour justifier un écartement des genres en micro-entités. Enfin, l'importance systématique accordée à la disposition des cellules des dissépiments suscite également quelques réserves. Sans vouloir généraliser, l'exemple du petit genre *Zerdana* le montre (JACQUEMOUD, 1985), la stabilité intragénérique d'un tel caractère ne saurait être tenue pour certaine.

Venons-en maintenant aux points précis sur lesquels nos conclusions divergent. En premier lieu, les caractères du genre *Bunias* ne nous semblent pas justifier sa place à proximité de *Sterigmostemum* et *Anchonium*, voire dans la sous-tribu des *Anchoniinae*. Ce genre habituellement rattaché aux *Euclidieae* se singularise, il est vrai, par des glandes assez comparables à celles présentes dans certains espèces du genre *Dontostemon*. Cependant, par sa pubescence de type "*Hesperis*", *Dontostemon* se rapproche plutôt des *Hesperidinae*. Enfin, Dvořák ne fait pas mention du genre *Prionotrichon* Botsch. & Vved. (= *Koeiea* Rech. f.), qui paraît occuper une position intermédiaire entre *Parrya* et *Iskandera* (voir plus bas), dans la sous-tribu des *Matthiolinae*. Ces quelques remarques n'empêchent pas de considérer la position du genre *Sterigmostemum* au sein d'un groupe de genres *Hesperideae-Matthioleae* comme un fait acquis, qui mérite cependant quelques développements supplémentaires.

#### DISCUSSION DES AFFINITÉS DU GROUPE STERIGMOSTEMUM

Le genre *Anchonium* présente une grande communauté de caractères avec *Sterigmostemum*: pubescence, glandes stipitées, étamines internes soudées, notamment. Il établit aussi un lien entre *Sterigmostemum* et les genres *Parrya* R. Br. et *Iskandera* N. Busch (*Matthioleae*, sensu HEDGE & RECHINGER, 1968) par le biais de *Anchonium elichrysifolium* (DC.) Boiss. En effet, la morphologie place *Iskandera* dans une situation un peu intermédiaire entre *Anchonium* et *Parrya*. Dans ces deux genres, cependant, les étamines internes ne sont pas soudées et en outre, les représentants du genre *Parrya* possèdent une inflorescence scapiforme, portant des fleurs à pétales longuement onguiculés, entourés d'un long calice appliqué, dont les sépales latéraux sont très nettement gibbeux à la base. Ce genre regroupe 20 à 25 espèces (selon les conceptions), dont 2 présentes en Amérique nord-occidentale, les autres étant endémiques d'Asie centrale et boréale; sa position systématique



est mal définie et DVOŘÁK (op. cit.) le situe à la frontière entre les *Hesperideae* et les *Arabideae*. Comprenant deux espèces endémiques du Pamir-Alaï, le genre *Iskandera* présente quelques convergences morphologiques avec *Anchonium*, dans la nature de sa pubescence (poils ramifiés, glandes stipitées) notamment, mais s'en distingue par sa silique allongée à septum mince, sa graine ailée, son embryon pleurorrhize, ses sépales latéraux à base gibbeuse, ses pétales à onglet très étroit plus long que le calice, ses étamines internes libres (cf. JACQUEMOUD, 1984b: 765). En outre, *Iskandera* et, surtout, *Parrya* sont affines du genre centre-asiatique *Prionotrichon* Botsch. & Vved. (= *Koeiea* Rech. f. (Matth.)), par la morphologie florale et la pubescence; les représentants de ce genre sont cependant des plantes suffrutescentes, non glanduleuses (contrairement à *Iskandera*) et à tiges scapiformes.

Les affinités définies pour *Anchonium* valent également pour le genre *Oreoloma* Botsch., dont les convergences morphologiques avec *Iskandera* sont même plus affirmées. D'autre part, la situation particulière du genre *Zerdana* Boiss. a été exposée dans un précédent travail (JACQUEMOUD, 1985): ses affinités proches se limitent au cercle *Sterigmostemum* — *Anchonium* — *Oreoloma*. L'hypothèse d'une ascendance commune à *Zerdana* et aux espèces iraniennes du genre *Sterigmostemum*, dont il représenterait une manière de vicariant altitudinal, ne semble même pas totalement irrecevable.

### Le rôle de l'indument dans l'analyse phylogénétique

Il est temps de revenir sur la signification taxonomique de l'indument, soulignée dans la partie descriptive. Cette signification tient avant tout à la constance de la conformation des trichomes dans un groupe taxonomique déterminé, de la taille du genre ou du groupe de genres. Dans les tribus des *Hesperideae* et des *Matthioleae* sont représentés trois grands types de poils, que l'on désignera par le nom du genre le plus important qui les représente:

- les poils ramifiés: type "*Matthiola*" (fig. 2);
- les poils bifides ("en navette"): type "*Erysimum*" (fig. 13);
- les poils simples, à section elliptique: type "*Hesperis*" (fig. 9).

Il en va de même pour les glandes, dont la présence se limite cependant à quelques genres. Rappelons-en les trois types représentés:

- glandes pluricellulaires stipitées: *Chorispora* p.p. (Matth.), *Matthiola* p.p. (Matth.), *Parrya* p.p. (Matth.), *Microstigma* p.p. (Matth.), *Cryptospora* (Hesp.), *Oreoloma* (Hesp.), *Anchonium* (Hesp.), *Sterigmostemum* (Hesp.), *Zerdana* (Hesp.), *Iskandera* (Hesp.).
- glandes paucicellulaires (pédicelle formé de quelques cellules unisériées, surmonté d'une cellule globuleuse): *Diptychocarpus* (Matth.), *Malcolmia* p.p. (Hesp.), *Hesperis* p.p. (Hesp.);
- glandes subsessiles semiglobuleuses: *Sterigmostemum purpurascens*, *Dontostemon glandulosum*.

La présence simultanée de glandes stipitées et de poils ramifiés est un critère très sélectif, auquel ne répond qu'un tout petit groupe de genres appartenant à la tribu des *Hesperideae* (cf. tableau 1):

- *Anchonium*, *Zerdana*, *Oreoloma*, *Sterigmostemum*, *Iskandera*.

Ces genres se distinguent en outre au sein du groupe *Matthioleae-Hesperideae* par les sépales latéraux non — ou à peine — renflés à la base, leurs pétales pouvant être plus ou moins longuement onguiculés. En outre, les quatre premiers genres nommés possèdent des étamines internes à filets soudés, tandis que son embryon pleurorrhize et sa graine ailée rattachent le genre *Iskandera* aux *Matthioleae*. Rappelons que, sous le rapport de la morphologie florale, les groupes évolutifs "*Matthiola*", "*Hesperis*" et "*Erysimum*" ont pour trait dominant un calice "fermé", allongé et dimorphe, la base des sépales latéraux étant manifestement renflée, tandis que les pétales montrent un onglet très allongé, dépassant parfois nettement le calice.

	<i>Embryon</i>	<i>Poils</i>	<i>Glandes stipitées</i>	<i>Étamines</i>
<b>MATTHIOLEAE</b>				
<i>Aubrietia</i> .....	pleuro	ramosi & furcati	0	0
<i>Pseudocamelina</i> .....	pleuro	0	0	0
<i>Notoceras</i> .....	pleuro	bifidi	0	0
<i>Tetracme</i> .....	pleuro	breves ramosi	0	0
<i>Tetracmidion</i> .....	pleuro	ramosi	0	0
<i>Diceratella</i> .....	pleuro	ramosi	0	0
<i>Pyramidium</i> .....	pleuro	ramosi & simplices	0	0
<i>Matthiola</i> .....	pleuro	ramosi	+	0
<i>Chorispora</i> .....	pleuro	simplices	(+)	0
<i>Diptychocarpus</i> .....	pleuro	simplices elongati	0	0
<i>Parrya</i> .....	pleuro	ramosi	+	0
<i>Koeiea</i> .....	pleuro	ramosi	0	0
<i>Cithareloma</i> .....	pleuro	ramosi	0	0
<i>Lonchophora</i> .....	pleuro	ramosi	0	0
<i>Microstigma</i> .....	pleuro	ramosi	+	0
<b>HESPERIDEAE</b>				
<i>Leptaleum</i> .....	notho	ramosi vel 0	0	+
<i>Malcolmia</i> .....	notho, r° pleuro	simplices, furcati, bifidi, ramosi	0	0
<i>Streptoloma</i> .....	notho	bifidi	0	0
<i>Eremobium</i> .....	notho — pleuro	ramosi	0	0
<i>Hesperis</i> .....	notho, r° pleuro	simplices	0	0
<i>Micrantha</i> .....	notho	simplices	0	0
<i>Clausia</i> .....	notho	simplices	0	0
<i>Atelantha</i> .....	notho	bifidi	0	0
<i>Cryptospora</i> .....	notho	simplices vel furcati	0	0
<i>Dontostemon</i> .....	pleuro — notho	0 vel simplices	(+)	+
<i>Oreoloma</i> .....	notho	ramosi	+	+
<i>Sterigmostemum</i> .....	notho	ramosi	+	+
<i>Anchonium</i> .....	notho	ramosi	+	+
<i>Zerdana</i> .....	notho	ramosi	+	+
<i>Iskandera</i> .....	notho	ramosi	+	0
<i>Goldbachia</i> .....	notho	0	0	0
<i>Trichochiton</i> .....	notho	bi-trifidi	0	0
<i>Erysimum</i> .....	notho — pleuro	bi-trifidi, raro stellati	0	0
<i>Gynophorea</i> .....	notho	bi-trifidi	0	0
<i>Maresia</i> .....	notho	ramosi	0	0
<i>Euclidium</i> .....	pleuro	ramosi vel simplices	0	0
<i>Eremoblastus</i> .....	ramosi	ramosi	0	0

Tableau 1. — Conformation de l'embryon et types de trichomes présents dans les genres du groupe *Hesperideae-Matthioleae*.  
Colonne "étamines": 0 = étamines longues, libres; + = étamines longues, soudées par leurs filets.

Les tendances évolutives décelables dans l'indument des Crucifères ne seront pas analysées en détail ici. DVOŘÁK (1973) abordant ce problème par l'étude des trichomes glanduleux, pense que les glandes stipitées, comme on les observe chez *Anchonium* ou *Sterigmostemum*, représentent un type ancestral. A l'appui de cette thèse, il invoque la présence de glandes d'une nature assez semblable dans la famille des *Capparaceae*, et en particulier dans la sous-famille des *Cleomoideae*. Or, il est généralement admis que c'est dans cette sous-famille que l'on doit rechercher l'origine des Crucifères. Mais peut-on en conclure pour autant à l'ancienneté de toutes les Crucifères à glandes pluricellulaires stipitées? D'ailleurs on ne possède que peu de renseignements sur la nature des glandes chez les représentants ancestraux des *Cleomoideae*. Il n'est pas question de contester les liens de parenté entre *Capparaceae* et Crucifères. Mais on peut se demander si les glandes que l'on observe actuellement ne sont pas le fruit d'une évolution convergente tout comme on peut méditer

sur leur absence dans le genre *Stanleya* Nutt., Crucifère qui se rapproche le plus du genre *Cleome*. On sait, en outre, que le rythme d'évolution varie selon les caractères envisagés et qu'il n'est pas rare de voir exister des caractères dits "ancestraux" et des caractères "dérivés": c'est le cas dans le genre *Oreoloma*, dont plusieurs espèces possèdent des glandes pluricellulaires stipitées, tout en montrant une morphologie florale "avancée", caractérisée par un calice dressé, allongé, à sépales latéraux légèrement gibbeux, et des pétales étroits, longuement onguiculés et un androcée dont les étamines internes sont soudées par leurs filets. C'est aussi le cas pour *Anchonium*, *Zerdana* et *Sterigmostemum*, pour rester dans un cadre systématique restreint; car la remarque vaut pour bien d'autres genres dont *Matthiola*, par exemple. Tout semble se passer, dans ces différents genres, comme si les caractères floraux étaient soumis à une évolution plus rapide et continue que celle affectant l'indument. En d'autres termes, les caractères de l'indument seraient "conservateurs", mais susceptibles de changements qualitatifs brusques. Ainsi pourrait-on expliquer l'absence de glandes chez *S. caspicum* et chez *Oreoloma eglandulosum*, ou dans l'une des espèces du genre *Sterigmostemum*, et la présence chez *S. purpurascens* des glandes subsessiles semi-globuleuses qui lui sont propres, mais que l'on pourrait interpréter comme dérivant du type stipité.

S'il s'avérait que les glandes pluricellulaires stipitées représentent effectivement un caractère ancestral, on serait en droit de considérer les poils ramifiés dichotomiques comme un autre caractère ancestral. Les genres composant les deux tribus des *Hesperideae* et *Matthioleae* présenteraient alors un éventail des tendances évolutives de l'indument à partir de ce type primitif.

La présence de glandes stipitées et de poils dendritiques arbusculés dans les genres du groupe "*Sterigmostemum*" serait donc le gage de leur origine ancienne, mais comme on le verra plus loin, s'agissant du genre *Anchonium*, il convient d'envisager cette conclusion avec une certaine prudence.

Ainsi, *Sterigmostemum*, *Anchonium*, *Zerdana* et *Oreoloma* constituent-ils un groupe évolutif homogène, occupant une place à part dans les *Hesperideae*, opinion qui rejoint en partie les vues de DVOŘÁK (1972: 78, fig. 94) [la publication du genre *Oreoloma* est postérieure au travail cité ici]. D'accord avec cet auteur pour atténuer la distinction entre *Matthioleae* et *Hesperideae*, dont la fragilité a été soulignée à plusieurs reprises, on invoquera à l'appui de cette analyse, et au prix d'une répétition, le constat suivant: il y a plus de parenté entre le "groupe *Sterigmostemum*" et les genres de la tribu des *Matthioleae*, ou de la sous-tribu des *Matthiolinae* (sensu DVOŘÁK, 1972), qu'il n'y en a entre ce même groupe et les genres *Hesperis* et alliés. Considérant la chorologie générale et l'écologie de ces genres, on est amené à conclure dans le même sens. En effet, s'il est bien représenté en Méditerranée, en Asie mineure, ainsi que dans la région irano-touranienne par un fort contingent d'espèces, *Hesperis* se distingue par une distribution décalée vers le Nord, proche du type euro-sibérien, découlant d'une importante proportion d'espèces mésophiles. Ce n'est pas le cas pour *Matthiola* et les genres affines, constitués essentiellement d'espèces xérophiles.

En revanche, la position assignée par DVOŘÁK (op. cit.) au genre *Chorispora*, placé à proximité de *Sterigmostemum* et *Anchonium*, paraît étonnante. Par la nature de son indument (poils simples squamiformes) et sa morphologie florale (sépales renflés à la base, pétales à onglet très allongé), *Chorispora* semble plutôt devoir être rapproché du genre *Hesperis*. Enfin, sur la position du genre *Anchonium* il paraît difficile de souscrire totalement à l'opinion de DVOŘÁK, qui place ce genre sur un rameau évolutif quittant très tôt le tronc commun des *Anchoniinae*. Or, l'instabilité de son habitus, son polymorphisme et sa distribution suggèrent une formation récente: dans la mesure où l'Anatolie reste isolée de l'Asie jusqu'à la fin de l'Oligocène, *Anchonium*, dont la majeure partie du territoire se trouve en Turquie, ne saurait être considéré comme un genre paléendémique. On rappellera ici cette affirmation de DAVIS (1971: 25) à propos de l'endémisme dans la flore de Turquie: "Except for the obvious Tertiary relicts, in the north-east (Euxine) and the south-west (Mediterranean), most of the endemics may not be of very great age".

### Proposition d'un schéma phylogénétique pour les genres du "groupe *Sterigmostemum*"

Les considérations qui précèdent nous amènent à proposer, pour *Sterigmostemum* et les genres affines le schéma phylogénétique suivant:

- Etant convenu que l'origine du groupe se situe en Asie centrale, on pourrait admettre le genre *Oreoloma* dérive en ligne plus ou moins directe d'une souche ancestrale apparte-

nant à la flore xérophile qui apparaît vers la fin de l'Oligocène. Le retrait progressif de la Thétys favorise des migrations vers l'Ouest. Un courant septentrional donnera naissance à *S. caspicum*. Le courant méridional, dont serait dérivé le genre *Iskandera*, atteint le nord-ouest de l'Iran actuel, porteur des ancêtres des autres espèces du genre *Sterigmostemum*, et aussi des genres *Zerdana* et *Anchonium*. Cet événement ne peut être antérieur à l'Oligocène, car la zone du Kopet Dagh montre une sédimentation marine continue du Jurassique à l'Oligocène (STÖCKLIN, 1968: 1253). Mais on admettra que cette invasion est antérieure à la surrection définitive du Kopet Dagh, barrière trop imposante pour des "ancêtres" supposés ne pas être des orophytes. Les causes exactes de la différenciation des espèces du genre *Sterigmostemum* sont difficiles à établir; il n'est pas impossible qu'elles soient liées, au moins en partie, aux événements climatiques du Pléistocène. Un clivage apparaît, donnant naissance à des souches orophiles qui engendreront *Zerdana* et *Anchonium*, d'une part, et à une lignée "érémophile", qui produira les espèces annuelles strictes du genre *Sterigmostemum*.

### Conclusion

Occupant une place particulière dans les *Hesperideae* dont ils sont peut-être les éléments les plus primitifs, le genre *Sterigmostemum* et ses alliés ont aussi le privilège d'être très représentatifs de la région irano-touranienne. Certes, ils ne comptent que peu d'espèces et leur empreinte dans la physionomie végétale est dérisoire. Leur distribution, en revanche, a un caractère exemplaire: on a vu la part que pouvait prendre, malgré sa modestie, un genre comme *Sterigmostemum* à la délimitation même de cette grande région biogéographique, tenant tête, mais seulement sur ce terrain là, à des géants comme *Cousinia*, *Acantholimon*, *Salsola*, *Calligonum*, *Oxytropis*, *Astragalus* et autres *Eremurus*. Et comme ces grands genres, *Sterigmostemum* et ses proches sont porteurs de l'essence profonde de la région irano-touranienne, dans la mesure où la compréhension des mécanismes intimes de leur genèse prend sa source en Asie centrale, ce vertex mythique du continent eurasiatique.

## Remerciements

Aux Institutions suivantes, qui nous ont aimablement prêté des exsiccata, nous exprimons une reconnaissance toute particulière: B, BM, BR, C, E, ERE, G, GB, HUI, JE, K, LD, LE, NE, P, S, W, WU. De même, nous remercions très vivement MM. le D<sup>r</sup> Huber-Morath, Bâle, le Prof. D<sup>r</sup> H. Freitag, Kassel, le D<sup>r</sup> H. Kürschner, Berlin, le D<sup>r</sup> J. P. Klein, Orsay, qui ont eu l'amabilité de nous communiquer des spécimens, ainsi que M. le D<sup>r</sup> H. Riedl, Directeur de la Botanische Abteilung, au Naturhistorisches Museum, Vienne, pour son accueil.

Nos remerciements vont aussi à M<sup>me</sup> D. Wüst-Calame, qui a réalisé la carte de la fig. 32, à M<sup>me</sup> M. Kolakowsky et M. B. Renaud, pour les photographies d'exsiccata, à M. R. Meuwly et M<sup>lle</sup> M. Delley, pour leurs conseils en matière de traitement de texte.

M. A. Shargorodsky, a été le traducteur providentiel de la majeure partie des textes en langue russe impliqués dans ce travail: il peut être assuré de notre cordiale gratitude.

Mrs Diana Polhil, Kew, le D<sup>r</sup> I. C. Hedge, Edinburgh, le Professeur D<sup>r</sup> H. Freitag, Kassel, ainsi que le Professeur D<sup>r</sup> S. Breckle, Bielefeld, le D<sup>r</sup> A. Polatschek, Vienne, nous ont aimablement fourni des renseignements très appréciés.

Le D<sup>r</sup> C. Besuchet, Conservateur au Muséum d'Histoire Naturelle, a bien voulu examiner les échantillons parasités par des insectes phytophages. Nous sommes très reconnaissants au D<sup>r</sup> C. Farron, Bâle, qui nous a communiqué des échantillons de graines, à P. Perret, pour son amical secours dans le domaine de la nomenclature, au D<sup>r</sup> A. Charpin, qui a bien voulu relire notre manuscrit, à M. J.-P. Theurillat, dont l'entraide fraternelle ne sera pas oubliée. Nos vifs remerciements s'adressent également au D<sup>r</sup> A. Stork, pour les indications et les conseils qu'elle nous a prodigués. Nous avons une grande dette de reconnaissance envers le D<sup>r</sup> J. Wuest, qui a réalisé avec diligence de nombreuses prises de vues au MEB.

La généreuse assistance du D<sup>r</sup> M. Dittrich, dans le domaine de la micromorphologie, nous fut très précieuse, sa disponibilité, ses encouragements et ses critiques très appréciés: puisse-t-il trouver ici l'expression chaleureuse de notre amicale reconnaissance.

Avec beaucoup de bienveillance, le Professeur C. Favarger, Neuchâtel, nous a fourni de fort précieuses indications; nous aimerions lui exprimer nos sentiments de cordiale et déférente gratitude.

A feu le Professeur G. Bocquet, nous gardons reconnaissance d'avoir consenti à la poursuite de cette étude. Nous exprimons nos remerciements au Professeur H. Greppin, Directeur du Département de Biologie Végétale, président du Jury de thèse.

Au Professeur P. Küpfer, Neuchâtel, co-directeur de ce travail, et dont nous avons pu apprécié la généreuse disponibilité, comme l'amabilité de son accueil, vont nos sentiments chaleureux de cordiale gratitude.

Le Professeur P. Hainard, Lausanne, parraina jadis notre entrée en botanique; particulièrement heureux d'avoir pu le compter parmi les membres de notre Jury nous aimerions l'assurer de notre chaleureuse et amicale reconnaissance.

Père spirituel de ce travail, le Professeur D<sup>r</sup> K. H. Rechinger, Vienne, nous a honorés de sa confiance. Fort redevables de ses conseils bienveillants, de ses encouragements réitérés comme des précieuses indications qu'il nous a fournies, nous n'oublierons pas la chaleur de son accueil à Vienne. Nous lui sommes aussi très reconnaissants d'avoir relu et critiqué notre manuscrit. Conscients du privilège d'avoir pu bénéficier de son inestimable expérience, comme de sa présence dans notre Jury, certains aussi d'avoir largement abusé de sa disponibilité, il nous est particulièrement agréable de lui rendre ici un modeste et cordial témoignage de notre profonde gratitude.



# Summary

## A monograph of the genus *Sterigmostemum*

An account is given of the general, pollen and trichome morphology and of the taxonomy of genus *Sterigmostemum*, a member of the tribe Hedsperideae.

The present study, founded on herbarium material, is the first comprehensive treatment of *Sterigmostemum*. Descriptions of the genus and its seven recognized species are presented; a key for their identification is provided and their distribution illustrated by dot maps. All names, synonyms included, have been typified. Ecological and chorological characteristics of the genus and its subordinate taxa are discussed. Chromosome numbers have been recorded from the literature. An historical outline introduces the general part which deals with the generical definition and with the relationship of *Sterigmostemum* and allies within the tribes *Hesperideae* and *Matthioleae*, and accordingly with the systematics of these two tribes.

The species belong to the lowland and highland flora but not strictly to the mountain flora of the irano-turanian region.

*Sterigmostemum caspicum* is a steppic, somewhat halophilous, perennial, never glandular (it is an exception in the genus but a very stable diagnostic feature), which ranges from the Saissan Nor to the Lower Volga Basin. The northern limit of its distributional area fits quite well with the northern boundary of the turan desertic flora, as defined by the soviet chorologists, but *S. caspicum* curiously lacks in the turan area sensu stricto. *S. caspicum* has only few localities on the western shore of the Caspian Sea and is totally absent from Transcaucasia. Records of this species from the Caucasian area actually refer to *S. incanum*.

*S. incanum* is a very polymorphic annual or biennial, occasionally "pseudoperennial" species with a very large irano-anatolian distribution. Its silique is very variable in shape, size and "indumentum" and often its "typical" scabrid glandular hairs are lacking. That point was the main source of confusion with *S. caspicum*.

*S. sulphureum* is an annual steppic but also weedy species native from the mesopotamian subregion of the irano-turanian region, and curiously once recorded (as a weed) from North Yemen; its distribution pattern is more or less that of the "Fertile Crescent". *S. sulphureum* is very rare in Iran, often confused with *S. incanum*; the anatolian specimens previously determined as *S. sulphureum* subsp. *glandulosum* have been attributed to *S. incanum*. Central asiatic (Gobi, Tian Shan, ...) records of *S. sulphureum* refer to taxa of closely related genus *Oreoloma*.

Lomentaceous non dehiscent constricted silique and orophilous tendencies link *S. ramosissimum* with the genus *Anchonium*, from which, however, it differs in its floral morphology; this species is restricted to a very small area in the north-eastern Khorassan and south-western Turkmenistan.

The annual species *S. acanthocarpum* was described from the vicinity of Nakhichevan, where it shows clear halophilous affinities; but it grows also on volcanic rocks or on sandy soils. The distribution area of *S. acanthocarpum* extends from the southern part of the Armenian S. S. R. to central Iran up to Shiraz in the south, and to the Khorassan in the north; toward the East, it vanishes in the Dasht-e Kavir: it has never been surely recorded from Afghanistan. Noteworthy is the absence of *S. acanthocarpum* in the eastern part of Anatolia. When fruiting, the species is easily recognized by the long glandular "setae" on the silique.

Well developed specimens of *S. longistylum* are easy to determine, too, by their almost stalkless siliques and long bilobed styles. This therophytic species is an endemic from mid-western Iran.

Non connate inner stamens, peculiar subglobulous glands and white or pale pink flowers feature *S. purpurascens* as an "heretic" member of the genus. However, *S. purpurascens* shares other morphological characters ("indumentum" included) with no other genus but *Sterigmostemum* and furthermore, from the chorological point of view, there is no discordance with other species of the genus: therefore, this species has to be maintained in *Sterigmostemum*. Nevertheless, it will be

attributed to a new sub-genus, *Petiniotia*. *S. purpurascens* is an annual species endemic from central and south-eastern Iran and western part of Pakistan.

Cytologically investigated species are diploid and the chromosome numbers ( $2n = 14$ ) are in accordance with  $x = 7$ , a very usual basic number in *Brassicaceae*.

*Sterigmostemum* appears to be a good representative of the irano-turanian element, as far as the northern, western, south western parts of its area are concerned. More problematic is the characterization of the eastern part of the generic area; the absence of the genus in the Turan area s. str. is quite enigmatic. In this respect, one should question whether it is appropriate to use the epithet "irano-turanian" in this case.

Systematic SEM-investigations of the "indumentum" have been made within the genus *Sterigmostemum* and its closely related genera *Anchonium*, *Zerdana*, *Oreoloma* and also *Iskandera*. These investigations have been enlarged to all asiatic members of both tribes *Hesperideae* and *Matthioleae* and have provided the bases for an attempt at description and classification of trichomes in these two tribes. As a result, trichome morphology seems to be a valuable Ariadne's clew in the study of generic relationship. On the other hand, the separation between *Hesperideae* and *Matthioleae* appears to be quite unnatural. Furthermore, if one considers floral and trichome morphology within both tribes *Hesperideae* and *Matthioleae*, connate longer stamens, branched hairs and stipitate pluricellular glands point out to the fact that *Sterigmostemum* and related genera are a quite homogenous evolutionary group (stamens of *Iskandera* are free). The group is believed to have originated from a central asiatic ancestor. It seems reasonable to assume that the spreading of *Sterigmostemum* westwards was initiated by the dessication of the Paratethys and that the irano-anatolian area has been a quite recent center of speciation of the genus. However, it has to be underlined that no evidence of introgressive processes have been observed between the iranian annual species which are believed to be the more recently evolved ones.

## Références bibliographiques

- AL-SHEBAZ, I. A. (1978). Protogyny in the Cruciferae. *Syst. Bot.* 2(4): 327-333.
- AL-SHEBAZ, J. A. (1983). Chromosome number reports. In: LÖVE, A. (ed.), IOPB Chromosome number reports LXXX. *Taxon* 32(3): 508-509.
- ANDROUSSOFF, N. (1927). Le Pliocène de la Russie méridionale d'après les recherches récentes. *Vestnik. Král. Čes. Spol. Nauk. Tř. 2. Roř.* 1927(1): 1-22.
- ARBER, A. (1931). Studies in floral morphology. I. On some structural features of the cruciferous flower. *New Phytol.* 30: 11-41.
- ARBER, A. (1931). Studies in floral morphology. II. On some normal crucifers with a discussion on teratology and atavisms. *New Phytol.* 30: 172-203.
- ARYAVAND, A. (1975). Contribution à l'étude cytotaxonomique de quelques crucifères de l'Iran et de la Turquie. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* ser. 3, 98: 43-58.
- ARYSTANGALIEV, S. A. & E. R. RAMAZANOV (1977). *Rastenija kazahstana. Narodnye i nauřesnye nazvaniya*. Izdatel'stvo "Nauka" Kazakhskoj SSR. Alma-Ata. 288 p.
- AVETISIAN, V. E. (1966). Brassicaceae. In: TAHTADJIAN, A. L. (1966). *Flora Armenii* 5: 61-301. Erevan. Izdadel'stvo Akademii Nauk Armjanskoj SSR. 382 pp.
- AVETISIAN, V. E. (1976). Nekotorye modifikacii sistemy semejstva Brassicaceae [Some modifications of the system of family Brassicaceae]. *Bot. Žurn.* 61(9): 1198-1203.
- BABCOCK, E. B. (1947). The genus *Crepis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 21-22: 1-1030.
- BAKER, H. G. (1974). The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 5: 1-24.
- BIRAND, H. (1960). Erste Ergebnisse der Vegetations-Untersuchungen in der zentralanatolischen Steppe. 1. Halophytengesellschaften des Tuzgölü. *Bot. Jahrb.* 79: 255-296.
- BIRAND, H. (1970). Die Verwüstung der Artemisia-Steppe bei Karapinar in Zentralanatolien. *Vegetatio* 20: 21-47.
- BOČANCEV, V. P. (1959). Spisok Krestocvetnikh, sobrannykh, M. P. Petrovym v severo-zapadnom Kitaev v 1957-1958 gg. *Bot. Žurn.* 44(10): 1483-1490.
- BOČANCEV, V. P. (1980). Tva novyh roda iz semejstva Cruciferae. *Bot. Žurn.* 65 (3): 425-427.
- BOISSIER, E. (1842). Plantae Aucherianae orientales enumeratae cum novarum specierum descriptione. Suite et fin. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 2, 17: 381-390.
- BOISSIER, E. (1867). *Flora Orientalis*. Vol. 1. Basileae. Georg. 1017 pp.
- BOISSIER, E. (ed./R. Buser) (1888). *Flora Orientalis. Supplementum*. Genevae et Basileae. Georg. 466 pp.
- BOKHARI, M. H. & P. WENDELBO (1985). Anatomy of *Dionysia* II. Xeromorphic Features. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 42(2): 327-345.
- BOLHOVSKI, Z. (ed.) (1969). *Hromosomnye čisla cvetkovich rastenij*. Leningrad. Izdatel'stvo "Nauka". 926 pp.
- BORNMÜLLER, J. (1904). Beiträge zur Flora der Elbursgebirge Nord-Persiens. *Bull. Herb. Boissier* ser. 2, 4: 1257-1272.
- BORNMÜLLER, J. (1906). Plantae Straussianae sive enumeratio plantarum a Th. Strauss annis 1889-1899 in Persia occidentali collectarum. *Beih. Bot. Centralbl.* 19. Abt. 2/2: 195-270.
- BORNMÜLLER, J. (1910). Novitiae Florae Orientalis. Series 5 (88-89). *Mitt. Thür. Bot. Ver.* N. F. 27: 22-24.
- BORNMÜLLER, J. (1910). Collectiones Straussianae novae. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Flora West-Persiens. *Beih. Bot. Centralbl.* 27. Abt. 2/2: 288-347.
- BORNMÜLLER, J. (1910). Bearbeitung der von J. A. Knapp im nord-westlichen Persien gesammelten Pflanzen. *Verh. K.K. Zool. Bot. Ges. Wien* 60: 61-194.
- BORNMÜLLER, J. (1911). Iter Persico-turcicum 1892-1893. Beiträge zur Flora von Persien, Babylonien, Assyrien, Arabien. *Beih. Bot. Centralbl.* 28. Abt. 2/1: 89-171.

- BOTTEMA, S. & W. VAN ZEIST (1981). Palynological evidence for climatic history of the Near-East. 50 000-6000 B.P. In: *Colloques internationaux du CNRS N° 598 — Préhistoire du Levant. Maison de l'Orient, Lyon 10-14 juin 1980*. Paris. CNRS. 1981: 111-132.
- BOULOUMOY, L. (1930). *Flore du Liban et de la Syrie. Atlas*. Paris. Vigot. 508 pp.
- BRECKLE, S.-W. (1983). Temperate deserts and semi-deserts of Afghanistan and Iran. In: WEST, N. E. (ed.), *Ecosystems of the World 5. Temperate deserts and semi-deserts*: 271-319. Amsterdam. Oxford. New York. Elsevier Scientific Publishing Company. 522 pp.
- BUHSE, F. (1860). *Aufzählung der auf einer Reise durch Transkaukasien und Persien gesammelten Pflanzen in Gemeinschaft mit Dr E. Boissier in Genf*. Moskau. 378 pp.
- BUNGE, A. VON (1839). *Delectus seminum e collectione anni 1839 quae hortus botanicus Dorpatensis pro mutua commutatione offert*. Dorpat. 8 pp.
- BUNGE, A. VON (1860). Die Russische Expedition nach Chorassan in den Jahren 1858 und 1859. *Mittheil. Justus Perthes' Geogr. Anstalt*. 1860: 205-226.
- BUŠ, N. A. (1910). Cruciferae. In: KUZNEČOV, N., BUŠ, N. A. & A. FOMIN, *Materialy dlja flory kavkaza*. 3/4. *Trudy Tiflissk. Bot. Sada* 9/6: 593-820.
- BUŠ, N. A. (1939). *Flora S.S.S.R. Vol. VIII*. Moskva-Leningrad. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. 692 pp.
- BUŠ, N. A. (1948). Sterigmostemum M. B. In: KECHOVELI, N. N. (ed.), *Flora Gruzii IV. Nymphaeaceae-Platanaceae*. (vol. red./A. L. HARADZE): 251-252. Izdatel'stvo Akademii Nauk Gruzinskoj SSR. 418 pp.
- BUTZER, K. W. (1958). Quaternary Stratigraphy and Climate in the Near East. *Bonner Geogr. Abhandl.* 24: 1-157.
- BUTZER, K. W. (1958). The Near East during the last glaciation: a paleogeographical sketch. *Geogr. Journ.* 124: 367-369.
- BUXBAUM, J. C. (1740). *Plantarum minus cognitarum Centuria V. complectens plantas circa Byzantium & in Oriente observatas*. Petropoli. Ex Typographia Academiae. 49 pp. [+ 61 pl.].
- BYKOV, B. A. (1962). O sostave nekotorykh formatij i ingregačij. *Trudy Inst. Bot., Alma-Ata* 13: 3-27.
- BYKOV, B. A. (1966). *Rastitel'nyj Pokrov Kazahstana*. Alma-Ata. Izdatel'stvo "Nauka" Kazakhskoj SSR. 592 pp.
- CANDOLLE, A. P. DE (1821 a). Mémoire sur la famille des Crucifères. *Mém. Mus. Hist. Nat.* [Paris] 7 (1): 169-252.
- CANDOLLE, A. P. DE (1821 b). *Regni vegetabilis systema naturale*. Vol. 2. Paris. Treuttel et Würtz. 745 pp.
- CANDOLLE, A. P. DE (1824). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Paris. Treuttel et Würtz. Pars prima. 747 pp.
- CARRIQUE, M. C. & A. J. MARTÍNEZ (1984). Numeros de cromosomas de Cruciferae. I. *Parodiana* 3 (1): 113-128.
- COCKERELL, T. D. A. (1926). Lamarck's New Names in the French Edition of Pallas. *Torreya* 26 (4): 67-69.
- COODE, M. J. E. & J. CULLEN (1965). Sterigmostemum. In: DAVIS, P. H., *Flora of Turkey*. Vol. 1: 464-466. Edinburgh. University Press. Vol. 1. 567 pp.
- DANGUY, P. (1913). Liste des plantes récoltées dans l'Asie centrale par J. Chaffanjon. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*. 19: 494-509.
- DAVIS, P. H. (1965). *Flora of Turkey*. Edinburgh. University Press. Vol. 1. 567 pp.
- DAVIS, P. H. (1971). Distribution patterns in Anatolia with particular reference to endemism. In: DAVIS, P. H., HARPER, P. C. & I. C. HEDGE (eds.), *Plant Life of South-West Asia*: 14-27. Edinburgh. The Botanical Society of Edinburgh.
- DELESSERT, B. (1821). *Icones selectae plantarum*. Paris.
- DUCHAIGNE, A. (1954). Nouvelles observations sur la sclérification du collenchyme chez les Ombellifères. *Compt. Rend. Hebd. Acad. Sci.* 238: 375-377.
- DUCHAIGNE, A. (1955). Les divers types de collenchyme chez les Dicotylédones; leur ontogénie et leur lignification. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 11, 16: 455-479.
- DUCHARTRE, P.-E.-S. (1849). Sterigme. [et] Sterigmostemon. In: ORBIGNY, C. D', *Dictionnaire universel d'Histoire Naturelle*. Tome 12: 26. Paris. Renard, Martinet et Cie. Langlois et Leclerq. Victor Masson. 816 pp.
- DVOŘÁK, F. (1966). A contribution to the study of the evolution on Hesperis series Matronales Cvel. emend. Dvorak. *Feddes Repert.* 73/2: 94-95.
- DVOŘÁK, F. (1967). Příspěvek k poznání variability nektarií u rostlin z čeledi Brassicaceae. *Spisy Přír. Fac. Univ. J. E. Purkyně v Brně* 485: 321-325.

- DVOŘÁK, F. (1972). Study of the evolutionary relationship of the tribe Hesperideae. *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Purkynianae Brun., Biol.* 13(4): 3-82.
- DVOŘÁK, F. (1973). The Importance of the Indumentum for the Investigation of the Evolutional Relationship in the Family Brassicaceae. *Österr. Bot. Zeit.* 121: 155-164.
- EHLERS, E. (1980). *Iran. Grundzüge einer geographischen Landeskunde*. Darmstadt. Wissenschaftliche Buchgesellschaft. 596 pp.
- EHRENDORFER, F. (1971). Evolution and eco-geographical differentiation in some South-West Asiatic Rubiaceae. In: DAVIS, P. H., HARPER, P. C. & I. C. HEDGE (eds.), *Plant Life of South-West Asia*: 195-215. Edinburgh. The Botanical Society of Edinburgh.
- EIG, A. (1931). Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. *Repert. Spec. Nov. Regni. Veg. Beih.* 63: 1-201.
- ERDTMAN, G. (1943). *An Introduction to Pollen Analysis*. Waltham. Chronica Botanica Company. 239 pp.
- ERDTMAN, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm. Almquist & Wiskell. 539 pp.
- FEDČENKO, O. & B. FEDČENKO (1906). Conspectus Florae Turkestanicae. IV. Cruciferae. *Beih. Bot. Centralbl.* 19. Abt. 2: 293-342.
- FISCHER, F. E. VON & C. A. VON MEYER (1835). *Index seminum, quae Hortus botanicus imperialis petropolitanus pro mutua commutatione offert. Accedunt animadversiones botanicae nonnullae*. Petropoli. 42 pp.
- FRANCHET, M. A. (1884). Plantae Davidianae ex Sinarum Imperio. Première partie. Plantes de Mongolie du Nord et du Centre de la Chine. *Nouv. Arch. Muséum Hist. Nat. ser. 2, 5*: 153-272.
- FU, H., TONG, Z., YANG, H., MA, Y. & S. CHEN (1978). *Flora Intramongolica*. Huhehaote. Typis Intramongolicae Popularis. Vol. 2. 390 pp.
- FURON, R. (1941). Géologie du plateau iranien. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris. nouv. ser.*, 7(2): 177-414.
- GAZET DU CHATELIER, G. (1946). Le diagramme de la fleur des Crucifères. *Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier* 2: 5-9.
- GEORGI, J. G. (1775). *Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772*. III. 4. Königsberg.
- GOLOSKOKOV, V. P. (1969). *Illustrirovannyj Opredelitel' rastenij Kazahstana*. Alma-Ata. Izdatel'stvo "Nauka" Kazahskoj SSR. Vol. 1. 644 pp.
- GROSSHEIM, A. A. (1926). Vegetation und Flora des Talysch-Gebiets. *Beih. Bot. Centralbl.* 43. Abt. 2/1: 1-33.
- GROSSHEIM, A. A. (1930). *Sketch of the vegetation of Transcaucasia, Azerbaidjan, Armenia and Georgia*. Tiflis. The Transcaucasian Experimental-Research Institute of Water Economy. 1-35.
- GROSSGEJM, A. A. (1936). *Analiz flory Kavkaza*. Baku. Izdatel'stvo Azerbaidžanskogo Filiala Akademii Nauk SSSR. 257 pp.
- GROSSGEJM, A. A. (1949). *Opredelitel' Rastenij Kavkaza*. Moskva. Gosudarstvenn Izdatel'stvo "Sovietskaja Nauka". 748 pp.
- GROSSGEJM, A. A. (1950). *Flora Kavkaza*. 3. Moskva. Leningrad. Akademii Nauka. 311 pp.
- GRUBOV, V. I. (1978). Tri novykh vida iz Mongolii. *Bot. Žurn.* 63(3): 363-366.
- GUEST, E. R. (1953). The Rustam Herbarium, Iraq. Part. IV. General and ecological account. *Kew Bull.* 8: 383-403.
- GUILLEMIN, J. B. A. (1829). Sterigma. [et] Sterigmostemon. In: *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*. Vol. 15: 643. A Paris. Rey et Granier. Baudoin Frères. 754 pp.
- HADAČ, E. & J. CHRTEK (1973). A contribution to the Brassicaceae of Iraq. *Acta Univ. Carol. Biologica*. 1971: 231-265.
- HANDEL-MAZZETTI, H. F. VON (1913). Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition nach Mesopotamien, 1910: Pteridophyta und Anthophyta aus Mesopotamien und Kurdistan sowie Syrien und Prinkipo. *Ann. K.K. Naturhist. Mus. Wien* 27: 40-92.
- HANDEL-MAZZETTI, H. F. VON (1914). Die Vegetationsverhältnisse von Mesopotamien und Kurdistan. *Ann. K.K. Naturhist. Mus. Wien* 28: 41-111.
- HARADZE, A. L. (1960). Endemčnyj gemikserofilij element visogorij Bolšogo Kavkaza. *Problemy Botaniki* 5: 115-126.
- HAYEK, A. VON (1911). Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. *Beih. Bot. Centralbl.* 27(2): 127-334.
- HEDGE, I. C. (1976). A systematic and geographical survey of the Old-world Cruciferae. In: VAUGHAN, J. G., MACLEOD, A. J. & B. M. G. JONES (eds.), *The Biology and Chemistry of the Cruciferae*: 1-45. London. Academic Press. 355 pp.



- HEDGE, I. C. & K. H. RECHINGER (1968). Cruciferae. In: RECHINGER, K. H., *Flora Iranica*. Vol. 57. Graz. Akademische Druck- u. Verlagsanstalt. 372 pp.
- HEDGE, I. C. & P. WENDELBO (1978). Patterns of distribution and endemism in Iran. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 36(2): 441-464.
- HINTIBIDZE, P. S. (1979). Sterigmostemum Bieb. In: KEČHOVELI, N. N., *Flora Gruzii. V. Cruciferae-Platanaceae*: 115-118. Tbilisi. "Mecniereva". 374 pp. Ed. 2.
- HOHENACKER, R. F. (1938). *Enumeratio plantarum quas in itinere per provinciam Talysch collegit. R. Fr. Hohenacker*. Moskva. 178 pp.
- HOLMGREN, P. K., KEUKEN, W. & E. K. SCHOFIELD (1981). Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the World. Ed. 7. *Regnum Veg.* 106: 1-452.
- HOLZNER, W. (1982). Concepts, categories and characteristics of weeds. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (eds.), *Biology and ecology of weeds*: 1-20. The Hague. Junk Publishers. 461 pp.
- HUBER-MORATH, A. (1940). Novitiae Florae Anatolicae. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 48: 273-292.
- HUMMEL, K. & K. STAESCHE (1962). Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. In: ZIMMERMANN, W. & P. OZENDA (eds.), *Encyclopedia of Plant Anatomy*. 4/5: 210-250. Berlin. Gebr. Borntraeger. Ed. 2.
- IL'IN, M. M. (1927). Ratsitel'nost' Eltonskoj kotloviny. *Izd. Glav. Bot. Sada*. 26 (4): 371-421.
- JACQUEMOUD, F. (1984a). Les espèces-types des genres Sterigmostemum M. Bieb., Anchonium DC. et Zerdana Boiss. *Candollea* 39: 301-306.
- JACQUEMOUD, F. (1984b). Etude du genre Anchonium DC. (Cruciferae). *Candollea* 39: 715-769.
- JACQUEMOUD, F. (1985). Observations sur le genre Zerdana Boiss. (Cruciferae). *Candollea* 40: 347-376.
- JAFRI, S. M. H. (1973). Brassicaceae. In: NASIR, E. & S. I. ALI (eds.), *Flora of West Pakistan* 55: 227-228. Karachi. National Herbarium. 308 pp.
- JANCHEN, E. (1942). Das System der Cruciferen. *Österr. Bot. Zeit.* 91: 1-28.
- JOHNSON, H. B. (1975). Plant Pubescence: An ecological prospective. *Bot. Rev.* 4: 233-258.
- JONSELL, B. (1986). A monograph of Farsetia (Cruciferae). *Symb. Bot. Upsal.* 25(3): 1-107.
- JUNATOV, A. A. (1954). Osnovnye zakonomriosti rasil't'nogo pokrova severnoj časti central'noj Azii. *Voprosy Botaniki* 2: 798-823.
- JUSSIEU, A. L. DE (1827). Sterigmostemon. In: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*. 50: 521. Paris & Strasbourg. F. G. Levrault, Editeur. 554 pp.
- KARAMYŠEVA, Z. V., LAVRENKO, E. M. & E. I. RAČKOVSKAJA (1969). Granica meždu stepnoj i pustinnnoj oblast'mi v central'nom Kazahstane. *Bot. Žurn.* 54: 513-527.
- KECHOVELI, N. N. (1959). *Rastitel'n'ij Pokror Gruzii*. Tbilisi. Izdatel'stvo Akademii Nauk Gruzinskoj SSR. 441 p. [1 carte].
- KITAMURA, S. (1960). *Flora of Afghanistan*. Kyoto. Kyoto University. 486 pp.
- KLEIN, J. C. (1982). Les groupements chionophiles de l'Alborz central (Iran). Comparaison avec leurs homologues d'Asie centrale. *Phytocologia* 10(4): 463-486.
- KØIE, M. & K. H. RECHINGER (1958). Symbolae Afghanistanicae: IV. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.* 10(3): 1-267.
- KNUTH, P. (1898). *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig. Engelmann. Vol. 2(1): 697 pp.
- KORSHINSKY, S. (1898). Tentamen Florae Rossiae Orientalis, id est provinciarum Kazan, Wiakka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara, partis borealis atque Simbirsk. *Zap. Imp. Akad. Nauk Fiz.-Mat. Otd.* ser. 8, 7(1): 1-566.
- KOVDA, V. A. (1959). *Očerki prirody i počv Kitaja*. Moskva. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. 455 pp.
- KRASNOBOROV, I. M. & L. I. KAŠINA (1979). *Opredelitel' Rrastenij Juga Krasnojarskogo Kraja*. Novosibirsk. Izdatel'stvo "Nauka" Sibirisk Otdelenie. 672 pp.
- KRYLOV, P. (1931). *Flora Zapadnoj Sibiri. 6. Papaveraceae-Saxifragaceae*. Izdanie Tomskogo Botaničeskogo Otdelenja Vserossijskoj Assočiacii Estestvoispytatelej. 1229-1448.
- KRYSTOFOVIČ, A. N. (1929). Evolution of the Tertiary flora in Asia. *New Phytol.* 28: 303-312.
- KRYSTOFOVIČ, A. N. (1935). A final link between the Tertiary floras of Asia and Europe. *New Phytol.* 34: 338-344.

- KUAN, K.-C. & Z.-X. AN (1980). Taxa nova Cruciferarum Sinicarum. *Bull. Bot. Lab. North East. Forest. Inst.* 8: 39-46.
- KUNIN, V. N. (1955). *Očerki prirody Kara-Kumov*. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. 407 pp.
- KUNTZE, O. (1887). Plantae Orientali-rossicae. *Acta. Hort. Petrop.* 10:138-278.
- KUNTZE, O. (1891). *Revisio Generum Plantarum*. Leipzig. A. Félix. Pars 1. 374 pp.
- KÜRSCHNER, H. (1983). Vegetationsanalytische Untersuchungen an Halophytenfluren Zentralanatoliens (Türkei). *Beih. Tübinger Atlas des Vorderen Orients A (Naturwissenschaften)*. 11: 1-89.
- KUTETALADZE, S. (1971). *Nomenklturnye tipy vidov opisannyh iz ocrestnostej Tbilisi*. Tbilisi. "Mecniereba". 139 pp.
- KUZNECOV, N. I. (1910). Nagornyj Dagestan i značenie ego v istorii rasvitija flory Kavkaza. *Izv. Russk. Geogr. Obšč.* 156: 6-7.
- LANDSBERG, H. E., LIPPMANN, H., PAPPEN, K. & C. TROLL (1965). *World Maps of Climatology*. New York. Springer. 28 p. [+ 5 cartes].
- LAVRENKO, E. M. (1954). Stepi evrazijskoj stepnoj oblasti, ih geografija, dinamika i istorija. *Voprosy Botaniki* 1: 157-191.
- LAVRENKO, E. M. (1965). Provincial'n razdelenie central'noaziatiskoj i irano-turanskoj podoblastej afro-asiatstkoj pustynnoj oblasti. *Bot. Žurn.* 50: 3-15.
- LAVRENKO, E. M. (1969). Über die Lage des eurasiatischen Steppengebiets in dem System der pflanzengeographischen Gliederung des aussertropischen Eurasiens. *Vegetatio* 19: 11-20.
- LAVRENKO, E. M. (1970). Provincial'n razdelenie pričernomorsko-kazahstanskoj podoblasti stepnoj oblasti Evrasii. *Bot. Žurn.* 55: 609-625.
- LAVRENKO, E. M. & N. I. NIKOL'SKAJA (1965). O rasprostanenii v mongol'skom Altae, Džungarii i Vostočnom Tian'-Šane nekotovyh zapadnyh vidov kovylia. *Bot. Žurn.* 50(10): 1419-1429.
- LAVRENKO, E. M. & V. B. SOČAVA (1956). *Rastitel'nyi Pokrov SSSR*. Moskva-Leningrad. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. Vol. 2. 974 pp.
- LEDEBOUR, C. F. VON (1831). *Flora Altaica*. Berolini, Typis et Impensis G. Reimeri. Tomus 3. [I]-VIII, [I]-368.
- LEDEBOUR, C. F. VON ("1842" [1841-1843]). *Flora Rossica*. Stuttgart. Schweizerbart. Vol. 1. 790 pp.
- LÉONARD, J. (1980). Contribution à la connaissance de la flore de l'Iran. — II. Petinitia J. Léonard, genre asiatique nouveau de Crucifères. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique*. 50: 227-232.
- LÉONARD, J. (1983). *Contribution à l'étude de la flore et de la végétation des déserts d'Iran*. 3. Meise. Jardin Botanique National de Belgique. 83 pp.
- LEVIN, D.A. (1973). The role of trichomes in plant defense. *Qart. Review of Biology* 48: 3-15.
- LINNÉ, C. VON (1763). *Species plantarum*. Tomus II. Holmiae. Impensis Direct. Laurentii Salvii. p. [1], 785-1684, [1-64, index].
- LIPSKY, V. N. (1899). Flora Kavkaza. *Trudy Tiflissk. Bot. Sada*. 4: 1-584.
- LOUIS, H. (1939). Das natürliche Pflanzenkleid Anatoliens geographisch gesehen. *Geogr. Abhandl. Penck* ser. 3, 12: 1-132.
- MAASSOUMI, A. A. R. (1980). *Crucifères de la flore d'Iran. Etude caryosystématique*. Strasbourg. Université Louis Pasteur. Thèse. (Ined.).
- MANTON, I. (1932). Introduction to the general cytology of the Cruciferae. *Ann. Bot.* 46: 509-556.
- MARSCHALL VON BIEBERSTEIN, L. B. (1808). *Flora Taurico-Caucasica*. Charkouiae. Typis Academicis. Tomus 2. 477 pp.
- MARSCHALL VON BIEBERSTEIN, L. B. (1819). *Flora Taurico-Caucasica*. Charkouiae. Typis Academicis. Tomus 3. 654 pp.
- MAXIMOWICZ, C. J. (1889). *Enumeratio Plantarum hucusque in Mongolia nec non adjacente parte Turkestanicae sinensis lectarum*. Petropoli. Typis Academiae Imperialis Scientiarum Petropolitanae. Fasc. 1. 146 pp.
- MAXIMOWICZ, C. J. (1889). *Flora Tangutica*. Petropoli. Typis Academiae Imperialis Scientiarum Petropolitanae. Fasc. 1. 114 pp.
- MEDVEDEV, J. (1907). Über die pflanzengeographischen Gebiete des Kaukasus. *Věst. Tiflissk. Bot. Sada*. 8: 1-70.
- MEUSEL, H. (1969). Beziehungen in der Florendifferenzierung von Eurasien und Nordamerika. *Flora Allg. Bot. Zeitung* Abt. B. 158: 537-564.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & E. WEINERT (1965). *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora*. Jena. Gustav Fischer Verlag. 583 pp.

- MEYER, C. A. VON (1831). *Verzeichniss der Pflanzen, welche während der, auf Allerhöchsten Befehl, in den Jahren 1829-1830 unternommenen Reise im Caucasus und in den Provinzen am westlichen Ufer des Caspischen Meeres gefunden und eingesammelt worden sind*. St. Petersburg. Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. 241 pp.
- MOGGI, G. (1965). Osservazioni tassonomiche e chorologiche sulle Hesperideae (Cruciferae). *Webbia* 20: 241-273.
- MOTTE, J. (1946). Une nouvelle interprétation du diagramme des Crucifères. *Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier* 2:5-9.
- MOUTERDE, P. (1970). *Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie. Tome second. Texte*. Beyrouth. Dar El-Machreq. 727 pp.
- MOUTERDE, P. (1970). *Nouvelle Flore du Liban et de la Syrie. Tome second. Atlas*. Beyrouth. Dar El-Machreq. 329 pp.
- MURLEY, M. (1951). Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *Amer. Middl. Naturalist*. 46: 1-81.
- MUSAEV, I. F. (1965). Severneye predely rasprostraneniya harakternykh komponentov turanskoj pustynnoj flory. In: TOLMAČEV, A. I., *Arealy Rastenij Flory SSSR*: 93-139. Leningrad. Izdatel'stvo Leningradskogo Universiteta. 191 pp.
- MUSAEV, I. F. (1969). Karty arealov edifikatornykh rastenij Turana. In: TOLMAČEV, A. I., *Arealy Rastenij Flory SSSR. Vypusk 2*: 120-167. Leningrad. Izdatel'stvo Leningradskoj Universiteta. 248 pp.
- NORMAN J. M. (1858). Quelques observations de morphologie végétale. *Ann. Sci. Nat.* ser. 4, 9: 105-141.
- PALLAS, P. S. (1773). *Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reichs*. St-Petersburg. Gedruckt bei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 2(2): [369]-744.
- PALLAS, P. S. (1789). *Voyages de M. P. S. Pallas en différentes provinces de l'Empire de Russie et dans l'Asie septentrionale. Traduits de l'Allemand par M. Gauthier de la Peyronie*. Paris. Chez Maradan. Vol. 2. 551 pp.
- PALLAS, P. S. (1793). *Voyages de M. P. S. Pallas en différentes provinces de l'Empire de Russie et dans l'Asie septentrionale. Traduits de l'Allemand par M. Gauthier de la Peyronie*. Vol. 6. (atlas). Paris. Chez Maradan.
- PALLAS, P. S. (1794) [?]. *Voyages du Professeur Pallas dans plusieurs provinces de l'Empire de Russie et dans l'Asie septentrionale. Traduits de l'Allemand par le C. Gauthier de la Peyronie. Appendix*. Nouvelle édition. Tome huitième. Paris. Chez Maradan. 463 pp.
- PARSA, A. (1951). *Flore de l'Iran*. Tehran. Vol. 1. 976.
- PAVLOV, N. V. (1935). *Flora central'nogo Kazahstana*. Moskva. "KIUA". 2. 549 pp.
- PAVLOV, N. V. (1961). *Flora Kazahstana*. Alma-Ata. Izdatel'stvo Akademii Nauk Kazahskoj SSR. 4. 546 pp.
- PETROV, M. P. (1962). Types des déserts de l'Asie Centrale. *Ann. Géogr. Paris* 71: 131-155.
- POIRET, J. L. M. (1812). Giroflée. In: LAMARCK, J.-B.-P.-A. MONET DE, *Encyclopédie Méthodique. Botanique. Supplément*. Tome 2: 779-782. Paris. H. Agasse. 876 pp.
- POIRET, J. L. M. (1827). Sterigma. In: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*. 50: 521. Paris & Strasbourg. F. G. Levrault, Editeur. 554 pp.
- POLATSCHEK, A. (1983). Chromosomenzahlen und Hinweise auf Systematik und Verbreitung von Brassicaceae-Arten aus Europa, Nordafrika, Asien und Australien. *Phyton (Horn)* 23(1): 127-139.
- POMEROL, C. (1973). *Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire)*. Paris. Doin. 269 pp.
- POPOV, M. G. (1927). Osnovy čerty rasvitiya flory Srednej Azii. *Bjull. Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ.* 15: 239-292.
- POST, G. E. (1896). *Flora of Syria, Palestine and Sinai*. Beirut. Syrian Protestant College. 919 [+ 31] pp.
- POST, G. E. (1932). *Flora of Syria, Palestine and Sinai*. Beirut. American Press. 639 pp.
- PRASOLOV, L. I. (1925). *Počvy Turkestana*. Izdanje postojannoj komissii po izučeniju estestvennykh proizvoditel'nyh sil SSSR pri Rossijskoj Akademii nauk. (KEPS). 95 p. [+ 1 carte].
- PROBST, W. (1972). Vegetationsprofile des Elbursgebirges (Nordiran). *Bot. Jahrb. Syst.* 91(4): 496-520.
- RADDE, G. (1886). *Die Fauna und Flora des südwestlichen Caspi-Gebietes*. Leipzig. F. A. Brockhaus. 425 pp.
- RADDE, G. (1899). Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern von der Unteren Wolga über den Mantysch-Scheider bis zur Scheitelfläche Hocharmeniens. In: ENGLER A. & O. DRUDE, *Die Vegetation der Erde*. Leipzig. Verlag von Wilhelm Engelmann. Vol. 3. 500 pp.
- RADDE, G. (1901). *Die Sammlung des Kaukasischen Museums. Band II. Botanik*. Tiflis. Typographie der Kanzelei des Landeschefs. 201 pp.

- RAGIMOV, M. A. (1953). *Sterigmostemum* MB. In: KARJAGIN, I. I., *Flora Azerbajžana*. Baku. Izdatel'stvo Akademii Nauk Azerbajdžanskoj SSR. Vol. 4. 401 pp.
- RAUNKIAER, C. (1905). Types biologiques pour la géographie botanique. *Bull. Acad. Roy. Sci. Lettres Dan.* 5: 347-437.
- RAUNKIAER, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford. Clarendon Press. 632 pp.
- RECHINGER, K. H. (1950). Flora and Vegetation of Iran. In: *Proceedings of the seventh International Botanical Congress, Stockholm 1950*: 864-866. Stockholm. Almquist & Wiksell. Waltham, Mass. USA. The Chronica Botanica Co. 899 pp.
- RECHINGER, K. H. (1951). Grundzüge der Pflanzenverbreitung im Iran. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 92: 181-188.
- RECHINGER, K. H. (1962). Zur Kenntniss orientalischer Labiaten. *Kulturpflanze Beih.* 3: 46-73.
- RECHINGER, K. H. (1968). *Flora Iranica*. Graz. Akademische Druck- u. Verlagsanstalt. Vol. 57. 372 pp.
- RECHINGER, K. H. (1977). Plants of the Touran protected area, Iran. With a contribution by P. Wendelbo (Chenopodiaceae). *Iran. Journ. Bot.* 1(2): 155-180.
- RECHINGER, K. H. & P. WENDELBO (1976). Plants of the Kavir Protected Region, Iran. *Iran. Journ. Bot.* 1: 23-56.
- RENFREW, J. M. (1973). *Palaethnobotany. The prehistoric food plants of the Near East and Eurp.* New York. Columbia University Press. 248 pp.
- RILEY, R. (1956). The influence of the breeding system on the genecology of *Thlaspi alpestre* L. *New Phytol.* 55: 319-330.
- ROBOROVSKI, V. I. (1949). *Putešectvie v vostočnyj Tian'-šan' i v Nan'-šan.* Moskva. Ogiz gosudarstvenn izdatel'stvo geografičeskoj literatury. 491 pp.
- RODIN, L. E. (1963). *Rastitel'nost' pustyn' zapadnoj Turkmenii.* Moskva — Leningrad. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. 309 pp.
- RÖGL, F. & F. F. STEININGER (1983). Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik des zirkum-mediterranen Raumes. *Ann. Naturhist. Mus. Wien ser. A.* 85: 135-163.
- ROLLINS, R. C. (1971). Protogyny in the Cruciferae and notes on *Arabis* and *Caulanthus*. *Contr. Gray Herb.* 201: 3-10.
- RUPRECHT, F. J. (1869). Flora Caucasi. Pars 1. *Mém. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg.* ser. 7, 15(2): 1-303.
- RUSSELL, A. (1794). *The natural history of Aleppo*. Ed. 2. London. G. and J. Robinson. Vol. 2. 430 pp.
- SAKAMOTO, S. (1982). The Middle East as a cradle for crops and weeds. In: HOLZNER W. & M. MUMATA (eds.), *Biology and ecology of weeds*: 97-109. The Hague. Junk Publishers. 461 pp.
- SCHULZ, O. E. (1933). Kurze Notizen über neue Gattungen, Sektionen und Arten der Cruciferen. *Engl. Bot. Jahrb.* 66: 91-102.
- SCHULZ, O. E. (1936). Cruciferae. In: ENGLER, A., *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Vol. 17b: 226-658. Leipzig. W. Engelmann Verlag.
- SCHWEIDLER, J. H. (1911). Über den Grundtypus und die systematische Bedeutung der Cruciferen-Nektarien I. *Beih. Bot. Centralbl.* 1. Abteilung. 27/3: 337-390.
- SEIDLITZ, N. VON (1857). Botanische Ergebnisse einer Reise durch das östliche Transkaukasien und den Aberbeishan, ausgeführt in den Jahren 1855 und 1856. Dorpat. 100 pp.
- ŠIFFERS, E. V. (1960). *Karta Rastitel'nosti Dagestanskoj ASSR.* Leningrad. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR.
- ŠIŠKIN, B. (1929). Materialy k flore Tureckoi Armenii. *Izv. Tomsk. Gosud. Univ.* 80: 409-490.
- ŠIŠKIN, V. K. (1929). Materialy k flor Turkečkoj Armenii. Čast' 1. *Izv. Tomsk. Gosud. Univ.* 80: 409-490.
- ŠIŠKIN, V. K. & I. T. VASIL'ČENKO (1948). Cruciferae. In: Fedčenko, V. A. (1948). *Flora Turkmenii*. Ašhabad. Izdatel'stvo Turkmenskogo Filiala Akademii Nauk SSSR. Tom. 3. 280 pp.
- SOČAVA, V. B. (1954). Princippy i zaači geobotaničeskoj kartografii. *Voprosy Botaniki* 1: 259-288. [+ carte].
- SNOGERUP, S. (1967). Studies in Aegean Flora VIII. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. A. Taxonomy. *Opera Bot.* 13. 70 pp.
- STANKOV, S. S. & V. I. TALIEV (1957). *Opredelitel' vycšikh rastenij Evropejskoj časti SSSR.* Moskva. Sovetskja Nauka. 740 pp.
- STAPF, O. (1886). Die botanischen Ergebnisse der Polak'schen Expedition nach Persien im Jahre 1882. II. Theil. *Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.* 51: 271-354.
- STEPANOVA, E. F. (1962). *Rastitel'nost' i Flora Hrebta Tarbagatai.* Izdatel'stvo Akademii Nauk Kazahskoj SSR. 433 pp.
- STÖCKLIN, J. (1968). Structural history and tectonics of Iran: a review. *Am. Ass. Petrol. Geologists Bull.* 52: 1229-1258.

- STORK, A. L. (1972). Studies in the Aegean flora. XX. Biosystematics of the *Malcolmia maritima* complex. *Opera Bot.* 33. 118 pp.
- TAHTADŽAN, A. L. (1966). *Flora Armenii*. Erevan. Ujd. Akademii Nauk Armjanskoj SSR. Vol. 5. 382 pp.
- TAHTADŽAN, A. L. & A. A. FEDOROV (1946). *Flora Erevana*. Izdatel'stvo Akademii Nauk Armjanskoj SSR. 494 pp.
- TAHTADŽAN, A. L. & A. A. FEDOROV (1972). *Flora Erevana*. Ed. 2. Leningrad. Izdatel'stvo "Nauka". 393 pp.
- TAKHTAJAN, A. L. (1969). *Flowering Plants. Origin and Dispersal*. Edinburgh. Oliver & Boyd. 310 pp.
- THEOBALD, W. L., KRAHULIK, J. L. & R. C. ROLLINS (1979). Trichome description and classification. In: METCALFE, C. R. & L. CHALK, *Anatomy of the Dicotyledons. Ed. 2. 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*: 40-53. Oxford. Clarendon Press.
- THIEBAUT, J. (1936). Flore Libano-syrienne. Première partie. *Mém. Inst. Egypte* 31: 1-372.
- THUNBERG, C. P. (1800). *Prodromus Plantarum Capensium*. Pars posterior. Upsaliae Litteris Joh. Fr. Edman, Reg. Acad. Typogr. 191 pp.
- TITZ, W. (1971). Zur Evolution der Gattung *Arabis* im Alpenraum. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 84: 697-704.
- TOURNEFORT, J. P. DE (1717). *Relation d'un voyage du Levant*. Tome second. Paris. Imprimerie Royale. 565 pp.
- TOURNEFORT, J. P. DE (1719). *Institutiones Rei Herbariae*. Tomus 1. Parisiis, e Typograpia [sic] regia. 695 pp.
- TOWNSEND, C. C. & E. GUEST (eds.) (1966). *Flora of Iraq*. Vol. 4/2. Baghdad. Ministry of Agriculture & Agrarian Reform. p. 628-1199.
- TRAUTVETTER, E. R. VON (1873). Enumeratio plantarum anno 1871 a Dre G. Radde in Armenia et Turciae districtu Kars lectarum. *Acta. Hort. Petrop.* 2: 489-597.
- TRAUTVETTER, E. R. VON (1876). Plantas a Dre G. Radde in isthmo caucasico anno 1875 lectas enumeravit E. R. a Trautvetter. *Acta Hort. Petrop.* 44(2): 341-406.
- TRISTRAM, H. B. (1884). *The Survey of Western Palestine. The Fauna and Flora of Palestine*. London. The Committee of the Palestine Exploration Fund. 455 pp.
- TUMADŽANOV, I. I. (1966). Drevnjaja pustynnja v nagornom Dagestane. *Bot. Žurn.* 51(6): 784-791.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. & D. A. WEBB. (eds.) (1964). *Flora Europaea*. Cambridge. University Press. Vol. 1. 464 pp.
- VAHRAMEEV, V. A., DOBRUŠKINA, I. A., MEYEN, S. V. & E. D. ZAKLINSKAJA (1978). *Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit*. Jena. Gustav Fischer Verlag. 300 pp.
- VALTER, G. [WALTER, H.] & V. ALEHIN (1936). *Osnovy Botaničeskoj Geografii*. Moskva. Leningrad. Gossudarstvenn Izdatel'stvo Biologičeskoj i Medičinskoj Literatury. 715 pp.
- VAN COTTHERM, W. R. (1970). A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 235-246.
- VAN ZEIST, W. (1967). Late quaternary vegetation history of western Iran. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2: 301-311.
- VAN ZEIST, W. & S. BOTTEMA (1977). Palynological Investigations in Western Iran. *Palaeohistoria* 19: 19-85.
- VASILJEVA, A. N. (1961). Krestočvetnye. In: PAVLOV, N. V., *Flore po Kazahstan* 4: 179-339. Izdatel'stvo Akademii Nauk Kazahskoj SSR. 547 pp.
- VERLAQUE, R. (1986). Etude biosystématique et phylogénétique des Dipsacaceae. IV. Tribu des Scabioseae Phylum n° 1, 2, 3). *Rev. Cytol. Biol. Vég. Bot.* 9: 5-72.
- VORONOV, JU. N. (1931). Cruciferae. In: FEDČENKO, B. A., *Flora jugo-vostoka Evropejskoj časti SSSR*. Vypusk V. Berberidaceae-Cornaceae: 373-463. *Trudy Glavn. Bot. Sada* 43(2): 365-839.
- VVEDENSKY, A. I. (1955). *Flora Uzbekistana*. Tom 3. Tashkent. Izdatel'stvo Akademii Nauk Uzbekskoj SSR. 825 pp.
- WALTER, H. (1956). Vegetationsgliederung Anatoliens. *Flora Allg. Bot. Zeit.* 143: 295-326.
- WALTER, H. (1974). *Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens*. Stuttgart. Gustav Fischer Verlag. 452 pp.
- WALTER, H. & H. LIETH (1960). *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena. Gustav Fischer Verlag.
- WALTER, H. & E. O. BOX (1983). Semi-deserts and deserts of Central Kazakhstan. In: WEST, N. E. (ed.), *Ecosystems of the World 5. Temperate deserts and semi-deserts*: 79-104. Amsterdam. Oxford. New York. Elsevier Scientific Publishing Company. 522 pp.



- WEBER, A. (1973). Stipularbildung bei *Dentaria* und ihr Wert für die morphologische Deutung der Speicherschuppen als Phylloden. *Österr. Bot. Zeit.* 121: 107-119.
- WEBERLING, F. (1956). Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dikotylen Gewächsen. *Beitr. Biol. Pfl.* 32(1): 27-105.
- WENDELBO, P. (1961). Studies in Primulaceae. II. An Account of *Primula* Subgenus *Sphondylia* (Syn. Sect. *Floribundae*) with a Review of the Subdivisions of the Genus. *Årbok Univ. Bergen, Mat.-Naturvitensk. Ser.* 11: 1-49.
- WENDELBO, P. (1965). On the genus *Eremurus* (Liliaceae) in South-West Asia. *Årbok Univ. Bergen, Mat.-Naturvitensk. Ser.* 1964(5): 1-45.
- WENDELBO, P. (1971). Some Distributional Patterns within the Flora Iranica Area. In: DAVIS, P. H., HARPER, P. C. & I. C. HEDGE. (eds.), *Plant Life of South-West Asia*: 29-41. Edinburgh. The Botanical Society of Edinburgh. 335 pp.
- WILLDENOW, C. L. (1800). *Caroli a Linné Species plantarum. Editio quarta.* Vol. 3/1. Berolini. G. C. Nauk. 847 pp.
- WRIGHT, H. E. (1962). Pleistocene glaciation in Kurdistan. *Eiszeitalter und Gegenwart* 12: 131-164.
- ZOHARY, M. (1946). *The Flora of Iraq and its Phytogeographical Subdivision.* Baghdad. Ministry of Economics. Directorate General of Agriculture. 201 pp.
- ZOHARY, M. (1948). Follicular dehiscence in Cruciferae. *Lloydia* 11(3): 226-228.
- ZOHARY, M. (1963). On the geobotanical structure of Iran. *Bull. Res. Council Israel, Sect. D, Bot.* 11 D. Suppl.: 1-113.
- ZOHARY, M. (1973). Geobotanical Foundations of Middle-East. *Geobotanica Selecta* 3: 1-739.
- ZOHARY, M. (1981). On the flora and the vegetation of the Middle East. Structure and evolution. *Beih. Tübing. Atlas Vord. Orients.* ser. 4, 8: 3-25.

(Manuscrit accepté le 22 décembre 1986)

## Index des genres et espèces cités dans le texte

Les noms d'espèces retenues figurent **en gras**. Les chiffres gras renvoient à l'entrée principale

- Acantholimon Boiss. .... 146  
 Achillea tenuifolia Lam. .... 84  
 Alaiida Dvořák ..... 141  
 — glandulosa (Kar. & Kir.) Dvořák . 141  
 — pectinata (DC.) Dvořák ..... 141  
 Anabasis salsa (C. A. Meyer) Paulsen 57, 60  
 — setifera Moq. .... 110  
 Anchonium DC.  
     26-28 31, 43, 73, 131, 132, 138-146  
 — billardieri DC. .... 11, 71, 73, 139  
 — elichrysifolium (DC.) Boiss.  
     73, 75, 130, 142  
 — ramosissimum O. E. Schulz 70, 131, 132  
 — sterigmoides Lipsky ..... 70  
 Arabis L. .... 41  
 Artemisia sp. 57, 67, 73, 81, 110, 120, 124  
 — herba-alba Asso ..... 110  
 — maritima Bess. subsp. incana (Kell.)  
     Kraš. .... 57  
 — pauciflora Weber ..... 57, 60  
 — salsoloides Willd. .... 84  
 Astragalus sp. .... 120  
 Astragalus L. .... 146  
 Atelantha Hook. f. & Thorns. .... 144  
 Atriplex cana Ledebour ..... 57, 60  
 Aubrietia Adans. .... 144  
  
 Bunias L. .... 27, 142  
  
 Calligonum L. .... 146  
 — aphyllum (Pallas) Gürke. .... 60  
 — persicum Boiss. .... 110  
 Carex duriuscula C. A. Meyer ..... 60  
 — pachystachys J. Gay ..... 57  
 Cheiranthus L. .... 128  
 — littoreus auct. .... 50, 129  
 — caspicus Lam. .... 50, 129  
 — fruticosus Georgi ..... 50  
 — littoreus auct. .... 128  
 — nitrarius auct. .... 50, 128, 129  
 — ruderalis auct. .... 50  
 — salinus auct. .... 50  
 — sinuatus Pallas ..... 50, 128  
 — sulphureus Banks & Solander . 92, 129  
 — tomentosus Willd. .... 50, 129  
 — torulosus M. Bieb. .... 40, 76, 129  
 Chorisporea R. Br. ex DC. .... 27, 142-145  
 Cithareloma Bunge ..... 144  
 Clausia Kornach-Trotzky ..... 144  
 Cleome L. .... 145  
 Cornulaca leucacantha Chârriff & Allen 110  
  
 Cousinia Cass. .... 146  
 Cremolobium auct. .... 50  
 Crepis L. .... 134  
 Cryptospora Kar. & Kir. .... 27, 143, 144  
 — omissa Botsch. .... 20  
  
 Diceratella Boiss. .... 144  
 Diptychocarpus Trautv. .... 142-144  
 Dontostemon Andr. .... 142, 144  
 — dentatus Ledebour ..... 27  
 — glandulosum ..... 143  
 — matthioides Franch. .... 127, 132  
 — pectinatus DC. .... 141  
 Dontostemum glandulosus Kar. & Kir. 141  
  
 Ephedra L. .... 124  
 — intermedia Schrenk & C. A. Meyer 110  
 Eremobium Boiss. .... 144  
 Eremoblastus Botsch. .... 144  
 Eremospartum aphyllum (Pallas) Fisch.  
     & C. A. Meyer ..... 60  
 Eremurus M. Bieb. .... 146  
 Erysimum L. .... 19, 20, 26, 141, 143, 144  
 — crassicaule (Boiss.) Boiss. . 19, 26, 115  
 Euclidium R. Br. .... 144  
  
 Farsetia Turra ..... 36  
 Festuca ovina L. .... 73  
 — sulcata Hack. .... 84  
 Fibigia clypeata (L.) Medikus ..... 31  
 Fortuynia Shuttl. .... 126  
  
 Gamanthus gamocarpus Bunge ..... 110  
 — pilosus Bunge ..... 84  
 Garrya elliptica Dougl. ex Lindl. .... 26  
 Goldbachia DC. .... 131, 141, 144  
 — laevigata (M. Bieb.) DC. .... 81  
 Gynophorea Gilli ..... 144  
  
 Halotis pilosa (Moq.) Iljin ..... 110  
 Haloxylon Bunge ..... 57  
 Heeria argentea (E. Mey.) O. Kuntze . 26  
 Hesperis L. .... 16, 17, 26, 28, 142-145  
 — armena Boiss. .... 28  
 — bicuspidata (Willd.) Poiret ..... 28  
 — kotschyana Fenzl ..... 28  
 — matronalis L. .... 17  
 — multicaulis Boiss. .... 142  
 — pendula DC. .... 17  
 — pycnotricha Borb. & Degen ..... 28  
 — sintenisii Hausskn. .... 28

- Iskandera N. Busch 27, 28, 137-139, 141-146  
 — *alaica* (Korsch.) Botsch. & Vved. 137, 141  
 — *hissarica* N. Busch ..... 137
- Koeiea Rech. f. .... 142-144
- Lasiagrostis splendens (Trin.) Kunth ... 57  
 Leptaleum DC. .... 36, 141, 144  
 Lonchophora Dur. .... 144
- Malcolmia R. Br. .... 143, 144  
 Maresia Pomel. .... 144  
 Matthiola R. Br. .... 27, 28, 137, 142-145  
 — *albicaulis* Boiss. var. *alaica* Korsch. 141  
 — *chenopodiifolia* Fisch. & C. A. Meyer ..... 13, 110, 111  
 — *damascena* Boiss. .... 28  
 — *dumulosa* Boiss. & Buhse ..... 28  
 — *incana* R. Br. .... 12  
 — *livida* (Del.) DC. .... 28  
 Micrantha Dvořák ..... 142, 144  
 — *multicaulis* (Boiss.) Dvořák ..... 142  
 Microstigma Trautv. .... 143, 144  
 — *deflexum* (Bunge) Juz. .... 127
- Notoceras Bunge ..... 144
- Oreoloma Botsch. 15, 26-28, 46, 58, 59, 100, 127, 136, 138, 141, 143-145  
 — *eglandulosum* ..... 145  
 — *matthioides* (Franch.) Botsch. 58, 92, 127, 132  
 — *sulphureum* Botsch. 15, 24, 58, 92, 117  
 — *violaceum* Botsch. .... 92, 135  
 Oxytropis DC. .... 146
- Parlatoria Boiss. .... 141  
 Parrya R. Br. .... 27, 142-144  
 Peganum L. .... 120  
 Petiniotia Léonard. .... 140, 142  
 Petiniotia (Léonard) Jacquemoud, subgen. nov. .... 141  
 — *purpurascens* (Boiss.) J. Léonard . 122  
 Petrosimonia brachiata Bunge ..... 84  
 Phlomis L. .... 46  
 Poa bulbosa L. .... 98  
 — *bulbosa* L. var. *vivipara* ..... 57  
 Prionotrichon Botsch. & V ved. ... 142, 143  
 Promicrantha Dvořák ..... 141, 142  
 — *alaica* (Korsh.) Dvořák ..... 142  
 — *alyssifolia* (DC.) Dvořák ..... 142  
 Pseudocamelina (Boiss.) N. Busch .... 144  
 Pyramidium Boiss. .... 144
- Salsola L. .... 146  
 — *arbuscula* Pallas ..... 59  
 — *crassa* M. Bieb. .... 84  
 — *paulsenii* Litv. .... 59  
 Seidlitzia rosmarinus Bunge ..... 110  
 Sisymbrium salsugineum Pallas ..... 128  
 Sobolewskia M. Bieb. .... 141  
 Stanleya Nutt. .... 145  
 Statice suffruticosa L. .... 57  
 Sterigma DC. .... 49, 131, 132  
 — *acanthocarpum* Fisch. & C. A. Meyer ..... 106, 131  
 — *brachypetalum* Boiss. .... 97, 104, 131  
 — *contortuplicatum* Boiss. .... 76, 131  
 — *elychrysifolium* DC. .... 131  
 — *longistylum* Boiss. .... 115, 131  
 — *purpurascens* Boiss. .... 122, 131  
 — *sulphureum* auct. .... 58, 92, 127  
 — *sulphureum* (Banks & Solander) DC. .... 92, 131, 132  
 — *sulphureum* var. *angustifolium* Boiss. .... 50  
 — *sulphureum* var. *asperulum* Boiss. 104  
 — *tomentosum* (Willd.) DC. .... 79, 131  
 — *torulosum* (M. Bieb.) DC. .... 76, 131  
 Sterigmotemon ..... 131  
 — *longistylum* (Boiss.) Bornm. .... 115
- Sterigmotemon** M. Bieb. .... 10, 49, 149  
 — ***acanthocarpum*** (Fisch. & C. A. Meyer) O. Kuntze ..... 10, 106, 149  
 — *acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) Bornm. .... 106  
 — *acanthocarpum* (Fisch. & C. A. Meyer) Grossheim ..... 106  
 — *botschanzevii* Grubov ..... 127  
 — ***caspicum*** (Lam.) Ruprecht 10, 50, 159  
 — *contortuplicatum* (Boiss.) O. Kuntze ..... 40, 76, 77, 78, 133  
 — *contortuplicatum* (Boiss.) Bornm. . 76  
 — *grandiflorum* Kuan ..... 59, 127  
 — ***incanum*** M. Bieb. ... 10, 76, 131, 149  
 — *incanum* subsp. *glandulosum* ..... 96  
 — *laevicaule* Bornm. .... 127, 131  
 — ***longistylum*** (Boiss.) O. Kuntze 10, 115, 149  
 — *matthioides* (Franch.) Botsch. .. 127  
 — ***purpurascens*** (Boiss.) O. Kuntze 10, 122, 149  
 — *purpurascens* (Boiss.) Parsa ..... 122  
 — ***ramosissimum*** (O. E. Schulz) Rech. fil. .... 10, 70, 149  
 — *rhodanthum* Rech. fil., Aellen & Esfandiari ..... 122, 123

- Sterigmostemum sulphureum** (Banks & Solander) Bornm. .... 10, **92**, 149
- **sulphureum** subsp. **glandulosum** Huber-Morath & Reese 76, 80, 100, 132
- **sulphureum** subsp. **sulphureum** 100, 132, 133
- **sulphureum** (Banks & Solander) var. **asperulum** (Boiss.) Bornm. 77, 86, **104**
- **sulphureum**  $\alpha$  **angustifolium** Boiss. 55
- **sulphureum** var. **asperulum** Boiss. 104
- **sulphureum**  $\beta$  **asperulum** ..... 97
- **sulphureum** (Banks & Solander) f. **persica** (Bornm.) Parsa ..... 105
- **tomentosum** (Willd.) M. Bieb. 50, 55, 86, 132
- **tomentosum** f. **brevipedunculatum** N. Busch ..... 55
- **tomentosum** f. **viridulum** N. Busch 55
- **tomentosum** var. **subintegrum** Turrill ..... 76
- **tomentosum** var. **torulosa** Trautv. . 55
- **tomentosum** var. **typica** Trautv. ... 55
- Sterigmostemum tomentosum**  $\beta$  **integrifolium** Boiss. .... 50
- **torulosum** (M. Bieb.) Stapf 55, 76, 132
- Stipa** L. .... 59, 73
- **capillata** L. .... 57
- Streptoloma** Bunge ..... 144
- Suaeda physophora** Pallas ..... 57, 60
- Tetracme** Bunge ..... 144
- Tetracmidion** Korschinsky ..... 144
- Thellungia salsuginea** (Pallas) O. E. Schulz ..... 128
- Thlaspi alpestre** L. .... 41
- Tricetalia iranica** ..... 98
- Trichochiton** Komarov. .... 144
- Vella** L. .... 36
- Verbascum** L. .... 97
- Zerdana** Boiss. ... 26, 28, 43, 138, 141-146

particulier, les abréviations des titres des périodiques se conformeront au modèle du "Botanico — Periodicum — Huntianum" (Pittsburgh 1968). Pour la citation des herbiers, on adoptera les sigles de l'"Index herbariorum" (Regnum Veg. 106). Les clefs de détermination en escalier (indented keys) sont à éviter. La publication de tableaux et graphiques dépliant est à exclure.

L'application stricte des dispositions du "Code international de la nomenclature botanique" (Regnum Veg. 111) est de rigueur.

Les dessins au trait et les graphiques seront exécutés à l'encre de chine et numérotés au crayon. Les textes explicatifs doivent être relégués, dans la mesure du possible, dans les légendes. Il est recommandé d'associer à chaque figure un étalon métrique. L'assemblage des figures et leur disposition dans le texte sont du ressort de la rédaction. Les légendes des illustrations, aussi concises que possible, seront regroupées sur une feuille séparée. Toute indication chiffrée de l'agrandissement ou de la réduction est à éviter. La reproduction d'illustrations déjà publiées ailleurs est en règle générale à exclure. Si, pour des raisons particulières, une exception à cette règle s'impose, il incombe à l'auteur de se procurer les copyrights requis.

Un résumé en français et en anglais doit être proposé. Il est cependant du ressort de la rédaction d'établir les versions française et anglaise définitives de ce résumé.

Les contributeurs s'engagent tacitement à céder leur copyright, en exclusivité, aux Conservatoire et Jardin botaniques de Genève. Cette cession devient effective dès la confirmation écrite de l'acceptation du manuscrit pour publication. La propriété intellectuelle des textes reste acquise aux auteurs.

Des illustrations en couleur, des dépliant et des modifications du manuscrit, après qu'il aura été accepté pour publication, ne peuvent être effectués qu'aux frais de l'auteur.

Les auteurs reçoivent 5 exemplaires gratuits. Des exemplaires supplémentaires, à concurrence de 50, pourront être fournis sur demande écrite avec un rabais de 30%.

(Regnum Veg. 106) are adopted. Indented keys should be avoided. Folded sheets of large tables or graphs are not to be used.

The rules of the "International code of botanical nomenclature" (Regnum Veg. 111) are rigorously applied.

Line drawings and graphs will be done in indian ink and numbered in pencil. Explanatory texts should be confined, as far as possible, to the title space. A metric scale should be associated to each figure. The grouping of the figures and their distribution in the text is a task incumbent on the editorial staff. The titles of the illustrations should be as concise as possible and grouped on a separate sheet. All indications pertaining to the scale magnification or reduction of the subject should be excluded. The reproduction of illustrations that have already been published elsewhere is to be avoided. If, however, for some special reason it should prove necessary to do so, it is the author's task to obtain the copyrights required.

An abstract in English and in French should be submitted. The editorial staff will nevertheless approve final French and English versions of the abstract.

Contributors tacitly agree to cede all authors rights to the Conservatoire and Jardin botaniques publishers. This transfer becomes effective from the moment that the author receives written confirmation of the acceptance of his manuscript for publication. Intellectual property of the published scientific papers remains with the authors.

Color illustrations, folded sheets and modifications of a paper after its acceptance can only be done at the author's expense.

Authors receive, free of charge, 5 copies. Further copies up to 50 can be supplied on written request at 30% discount.



CODEN: BOISB2 40 1-161 (1988)  
ISSN: 0373-2975



ISBN 2-8277-0056-5