

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 - Hesperiidae)
Autor:	Jacquemonod, Fernand
Kapitel:	Partie générale
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: 20.01.2026

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

Partie générale

Historique

Période prélinnéeenne

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 prélinnéeenne 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-Pétersbourg, 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 tortuosus, [...]", 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.¹

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.

¹Quant 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* (= *Thellungi 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), Thouin¹ 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 Irtin 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*.

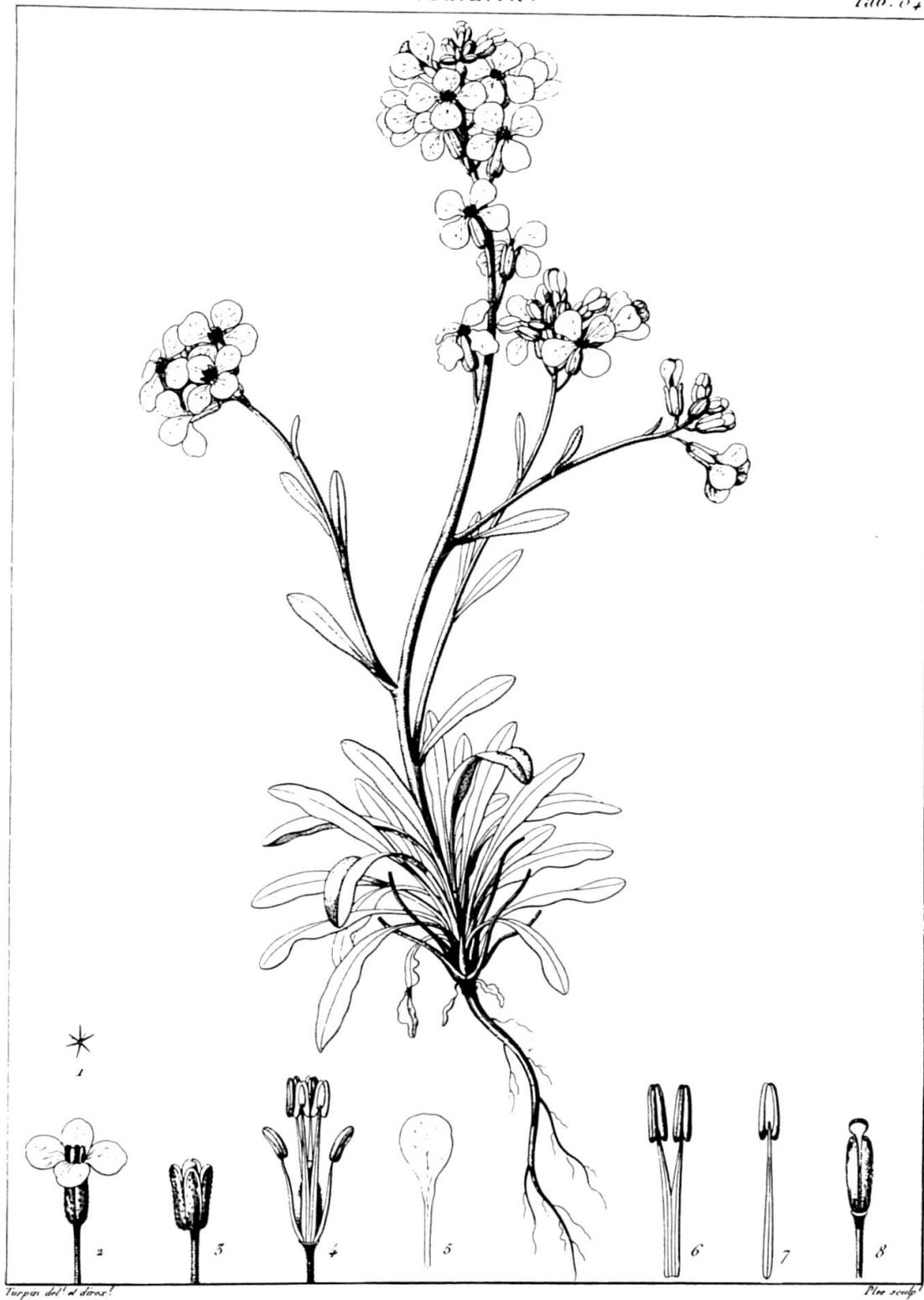
1819. Création du nom générique *Sterigmostemum*. Etamines longues soudées par paires et siliques se rompant en articles monospermes, définissent le nouveau genre établi par Marschall von Bieberstein. Ce genre ne comprendra que les deux espèces présentes dans la région taurico-caucasienne, *S. tomentosus* (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.

¹Dans 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.

DICOTYLEDONÆ.

Cruciferae.

Tab. 84.



STERIGMA elichrysifolium. (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 elichrysifolium* (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 elychrysolium* (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 *Sterigmostemum*). 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-Pétersbourg.

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 *Sterigmostemum*, 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. elychrysolium* est transférée dans le genre *Anchonium*.

1891. O. KUNTZE. Réhabilitation du nom *Sterigmostemum*, que KUNTZE (1891: 36) orthographie *Sterigmostemon*, 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 Dagh, 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 *Sterigmostemum* 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 siliques, 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 siliques. 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 planitaire, 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 concerteront 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 matthioloides* Franch. ≡ *Oreoloma matthioloides* (Franch.) Botsch.) fait s'étendre de manière erronée l'aire du genre *Sterigmastemum* jusqu'à 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 Sterigmastemum 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 caucasiens" 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 *Sterigmastemum*. 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 siliques déhiscentes (*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 siliques conduira à ranger les espèces dites annuelles "strictes", *S. acanthocarpum*, *S. longistylum*, *S. purpurascens*, dans une même unité, caractérisée par une siliques à déhiscence valvaire. On pourrait y adjoindre *S. caspicum*, mais la déhiscence extrêmement tardive de sa siliques vaut à cette espèce une place particulière. *S. incanum* et *S. sulphureum* se rapprochent par leur siliques indéhiscentes et à structure très voisine, tandis que la conformation particulière de sa siliques, indéhensive 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
 silique déhiscente → silique indéhiscente
 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 VAHRAZEEV & 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 affin, 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 contigües, 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 caucasiens 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 rejettable a priori: le polymorphisme manifesté par la plupart des espèces, interprétable comme le signe d'une formation récente, leur distribution, parlaient 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 péripatique, 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 "Sterigmostemum-Anchonium" et les genres *Maihioia* 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, Alai (Aidarova & Gordunova s.n. (LE)).

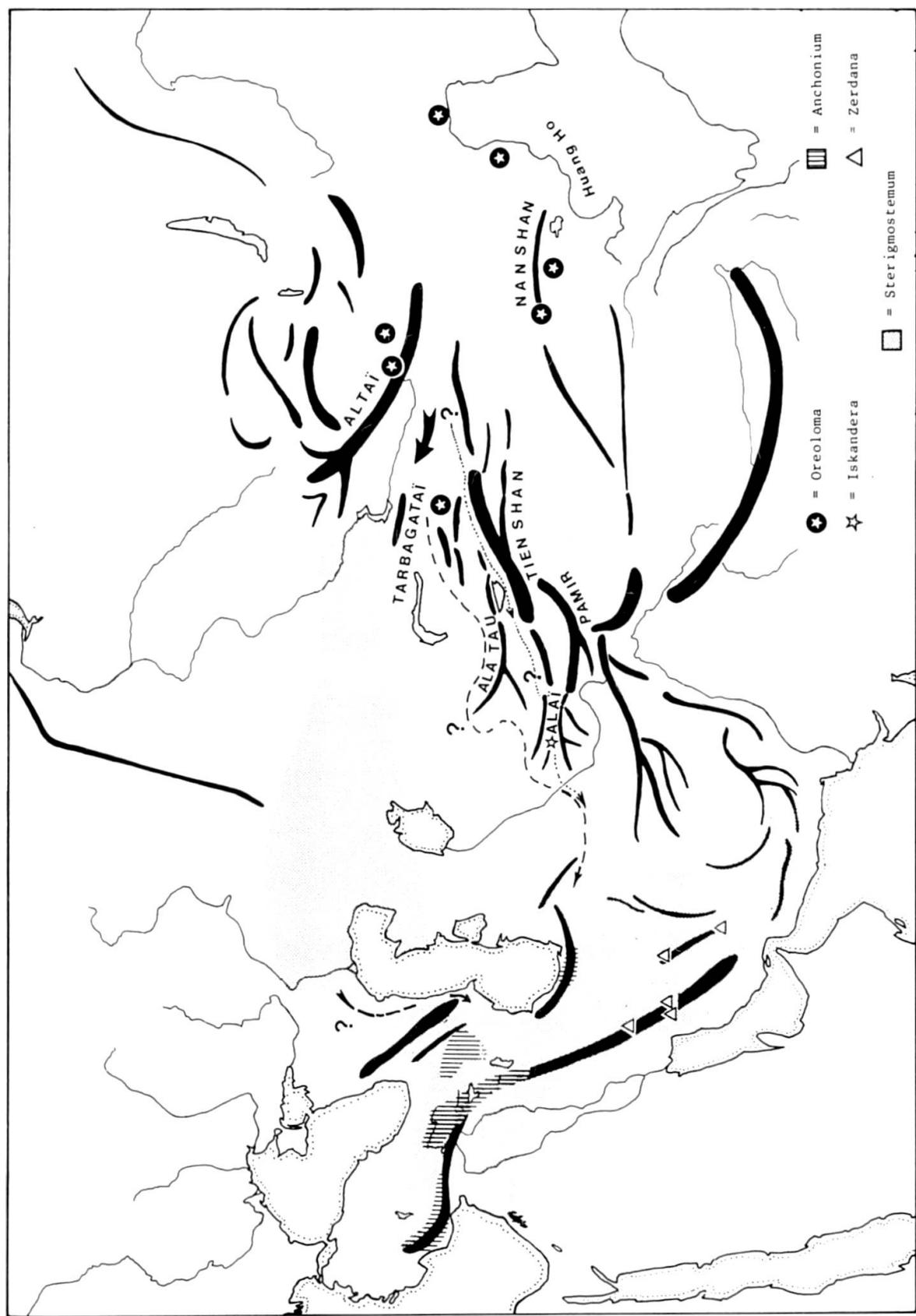


Fig. 68. — Carte montrant les relations chorologiques entre les genres *Sterigmostemum* M. Bieb (grisé), *Anchonium* DC. (hachures), *Zerdana* Boiss. (triangles), *Iskandera* N. Busch (étoile, devant le mot Alai), et *Oreoloma* Botsch. (étoiles cercées de noir). Les flèches se réfèrent aux hypothèses 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 *Sterigmmostemum*, 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 Dagh. 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, obligerais à reconsidérer celle-ci, et suggérerais une route plus directe: de la Dzhungarie, le "flux" migratoire aurait donc pu passer par le Tien Shan, se faufiler entre les massifs du Tadzhikistan septentrional et le Pamir, pour s'avancer vers le Kopet Dagh 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'aménages collines. La préférence de certaines des espèces du genre *Sterigmmostemum* 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 Dagh, 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 *Sterigmmostemum* 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 *Sterigmmostemum*: 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 *Sterigmmostemum* 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 ± longuement onguiculée, 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, déhисcente 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 *Sterigmostonis* 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 *Hesperidea-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 “*Notorrhizeae* [sic] lomentaceae”, sur la base des critères suivants:

- “Silicula aut siliqua transversè in articulos monospermous 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 *Sobolewskia*, 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 *Golbachia*.

LE SYSTEME DE DVORÁK

DVOŘÁK (1972: 71)¹ 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.).

¹Dans 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* Andrz.
- *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 *Hesperiodeae*, 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 *Hesperiodeae-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 écartèlement des genres en microtés. 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 *Hesperiinae*. Enfin, Dvořák ne fait pas mention du genre *Prionotrichon* Botsch. & Vved. (= *Koeia* 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 *Hesperiodeae-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. (= *Koeia* 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 (pédoncule formé de quelques cellules uniseriées, 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>Etamines</i>
MATTHIOLEAE				
<i>Aubrieta</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>Tetramidion</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
HESPERIDEAE				
<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>Atelanthera</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 *Sterigmmostemum*, 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 *Sterigmmostemum*, 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 "*Sterigmmostemum*" 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, *Sterigmmostemum*, *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 *Sterigmmostemum*" 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 *Sterigmmostemum* 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 paléndémique. 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 Sterigmmostemum"

Les considérations qui précèdent nous amènent à proposer, pour *Sterigmmostemum* 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 Thétye 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.