

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 30 (1975)

Heft: 1

Artikel: Systématique et biosystématique du genre Spergularia dans le bassin méditerranéen occidental (essai de taxinomie synthétique) : III.1. Série du Spergularia marginata (DC.) Kittel (= groupe Pterospermae)

Autor: Monnier, Paul

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-880244>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 24.04.2026

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

Systematique et biosystematique du genre *Spergularia* dans le bassin méditerranéen occidental (essai de taxinomie synthétique)

III. 1. Série du *Spergularia marginata* (DC.) Kittel (= groupe *Pterospermae*)

PAUL MONNIER

Résumé

Monnier, P. (1975). Systematique et biosystematique du genre *Spergularia* dans le bassin méditerranéen occidental (essai de taxinomie synthétique). III. 1. Série du *Spergularia marginata* (DC.) Kittel (= groupe *Pterospermae*). *Candollea* 30: 121-155.

L'ensemble étudié forme un véritable complexe en voie d'évolution et de spéciation. La conjugaison de recherches analytiques sur herbiers avec les investigations biosystematiques sur des populations naturelles ou cultivées a conduit à la délimitation de "demes", fondés sur la distribution géographique, les nombres chromosomiques, les caractères morphologiques, etc. Ces "demes", dont la distribution est présentée sous forme de carte, se rapprochent des unités biologiques ("taxons"). Leur correspondance avec les unités de classification ("phénons"), définis et baptisés selon la méthode typologique, n'est qu'imparfaite. L'auteur essaie cependant de l'établir, subdivisant le complexe étudié en 5 espèces et plusieurs sous-espèces et variétés (en proposant quelques combinaisons nouvelles et plusieurs noms non encore validés). Accessoirement, la question de la nomenclature de l'espèce principale est discutée, et le nom "*Spergularia media*", souvent adopté dans la littérature, est rejeté.

Abstract

Monnier, P. (1975). The systematics and biosystematics of the genus *Spergularia* in the West Mediterranean basin (an essay at synthetic taxonomy). III. 1. The *Spergularia marginata* (DC.) Kittel series (= "*Pterospermae*"). *Candollea* 30: 121-155. In French.

The group studied is a real complex in the process of evolution and speciation. The combination of analyses on herbarium specimens with biosystematic investigations of natural or cultivated populations leads to the demarcation of "demes", based on geographical distribution, chromosome numbers, morphological criteria, etc. The distribution of these "demes" is presented in map form. They are similar to biological units ("taxons"). They are, however, but imperfect equivalents of the units of classification ("phénons") as defined and named through typological methods. The author nevertheless endeavours to establish such a relationship, dividing his complex into five species and many subspecies and varieties (proposing a few new combinations and several, as yet, non validated names). The nomenclature of the main species is debated accessorially and the name *Spergularia media* so often adopted is here rejected.

Le travail présenté ici précise et généralise les faits exposés dans deux publications antérieures (Monnier, 1953a et 1962) consacrées au même ensemble de plantes et représente une mise au point actuelle de mes conceptions sur la spéciation, la taxinomie et l'évolution d'un "Rassenkreis" (au sens de Rensch, 1929) très diversifié dans toute l'Europe de l'ouest et le bassin méditerranéen.

La présente publication s'inscrit dans un contexte plus vaste de recherches entreprises sur les *Spergularia* d'Europe occidentale et d'Afrique extra-tropicale. Poursuivies durant près de 20 années, ces recherches m'ont conduit à m'intéresser à la quasi-totalité des taxons représentés dans cette dition, en les abordant sous les angles les plus divers: morphologie, développement, phénologie, biologie florale et biologie de reproduction, cytogéographie et cytogénétique, écologie, chorologie et biogéographie. J'ai essayé d'éclaircir les modèles de spéciation et les tendances évolutives probables à l'intérieur de certains groupes, sans pour autant négliger une remise en ordre systématique qui s'imposait à travers un "maquis nomenclatural" devenu presque inextricable.

Afin de situer l'étude générale du *S. marginata* qui va suivre, il apparaît opportun de présenter un rappel des taxons étudiés que j'ai répartis en huit "sections". Ces groupes, de pure commodité dialectique et reposant sur des rapprochements de caractères morphologiques et écologiques très généraux, ne peuvent avoir valeur de sous-genres. Ils ne préjugent en rien des parentés ou relations phylogénétiques possibles (entre taxons à l'intérieur des sections, ou entre taxons de sections différentes) qui seront envisagées ailleurs.

Baptisés de noms forgés d'après les caractères communs les plus remarquables (soulignés par des caractères *italiques*), les 8 groupes proposés sont succinctement définis ci-dessous. Les taxons y inclus sont ceux pour lesquels je propose un binôme spécifique. On les fait suivre d'un rappel des publications antérieures qui leur ont déjà été consacrées.

1. Cephalocaulorhizae

Plantes longuement vivaces à souche très développée, *formant souvent avec l'appareil racinaire une masse capitée ligneuse*; pousses annuelles, grêles, herbacées. Fleurs grandes¹ et complètes. Graines aptères. Chasmophytes et rupicoles, non maritimes: *S. pitardiana* Hy, *S. simoni* P. Monnier (inédit). Publ.: Monnier (1968: 94).

2. Pachycaulorhizae

Plantes nettement vivaces à *souche épaisse, souvent importante, charnue ou ligneuse, fréquemment ramifiée*; tiges robustes, herbacées ou subligneuses à la base. Fleurs grandes ou moyennes, à androcée complet. Graines ailées, aptères ou hétéromorphes. Chasmophytes ou rupicoles (parfois psammophytes), maritimes en général: *S. azorica* (Kindb.) Lebel, *S. rupicola* Lebel ex Le Jolis, *S. australis* Samp.,

¹Dans le genre *Spergularia* les fleurs sont dites "grandes" lorsque leur diamètre (D), à anthèse complète, dépasse 10 mm; "moyennes" lorsque $10 \text{ mm} > D > 8 \text{ mm}$; "petites" quand $D < 8 \text{ mm}$.

S. fimbriata (Salzm.) Boiss., *S. pycnorrhiza* Pomel, *S. macrorrhiza* (Req.) Heynh. Publ.: Monnier (1968: 94-95).

3. Pterospermae (ou Marginatae)

Plantes nettement vivaces à souche épaisse, charnue ou \pm ligneuse, quelquefois ramifiées; tiges robustes. Fleurs grandes, à androcée complet ou peu réduit. *Graines toutes ou en majorité ailées* (avec des exceptions infraspécifiques), à aile parfois étroite ou vestigiale. Hygrohalophytes: *S. marginata* (DC.) Kittel emend. P. Monnier (= *S. media* auct.), *S. munbyana* Pomel, *S. embergeri* P. Monnier. Publ.: Monnier (1953a, 1960b, 1962, 1968: 95-97) et cet article.

4. Heterospermae

Plantes annuelles, bisannuelles ou un peu pérennantes, à souche faible; tiges herbacées. Fleurs moyennes ou petites, à androcée le plus souvent réduit. *Graines essentiellement hétéromorphes* (c'est-à-dire ailées + aptères), rarement toutes aptères, à testa mince. Halophytes stricts: *S. salina* J. & C. Presl s.l. (= *S. marina* [L.] Griseb.), *S. tangerina* P. Monnier. Publ.: Monnier (1953b, 1960a, 1964, 1968: 98-99).

5. Diandrae

Plantes annuelles ou bisannuelles; tiges herbacées grêles. Inflorescences polydichasiées, subaphylles. Fleurs petites, à androcée souvent réduit à 2-3 étamines. Graines aptères. Psammophytes ou psammo-halophytes (quelquefois gypsophytes ou sur les marnes): *S. diandra* (Guss.) Boiss., *S. doumerguei* Foucaud ex P. Monnier. Publ.: Monnier (1968: 100-101).

6. Microreophilae

Plantes annuelles, grêles, souvent naines. Fleurs moyennes ou petites. Graines aptères. Orophytes; psammophytes ou limonophytes: *S. oreophila* Lit. & Maire, *S. fontenellei* Maire, *S. microsperma* Fouc. emend. P. Monnier, *S. tibestica* Quézel & P. Monnier; *S. lycia* P. Monnier & Quézel. Publ.: Quézel & Monnier (1958); Monnier (1968: 104-105); Monnier in Quézel & al. (1970: 359-360).

7. Limnophilae

Plantes annuelles ou bisannuelles; tiges herbacées, \pm radicales. Inflorescences très bractéolées; fleurs moyennes ou petites, à androcée \pm réduit. Graines aptères. *Limicole strict des eaux douces* (lacs et cours d'eau): *S. echinosperma* Čelak. Publ.: Monnier (1968: 105).

8. Rhodopetalae (ou Rubrae)

Plantes annuelles ou bisannuelles (parfois pérennantes), à souche faible en général; tiges herbacées. Fleurs grandes, moyennes ou petites, à androcée complet ou réduit; *pétales le plus souvent roses ou purpurins*. Graines aptères ou à aile vestigiale. Psammophytes, limonophytes, parfois chasmophytes; souvent nitrophiles et synanthropiques, rarement halophytes: *S. capillacea* Kindb. & Lange, *S. purpurea* (Pers.) G. Don, *S. rubra* (L.) J. & C. Presl s. str. (= *S. campestris* Asch.), *S. nicaeensis* (Sarato) Burnat, *S. bocconii* (Scheele) Asch. & Graebner, *S. catalaunica* P. Monnier (nom. nud.), *S. heldreichii* Foucaud ex E. Simon & P. Monnier, *S. tenuifolia* Pomel?. Publ.: Monnier (1955: 160-163; 1956); Simon & Monnier (1958); Monnier (1973: 260-263).

L'étude qui suit concerne donc le groupe 3 des *Pterospermae*, c'est-à-dire la "série" qui réunit *Spergularia marginata* (DC.) Kittel emend. P. Monnier et un certain nombre de taxons apparentés, représentés dans notre dition. Cette "série" présente un intérêt particulier à cause de la complexité des phénomènes de différenciation évolutive et de spéciation, tant spatiaux que temporels, qui s'y sont produits. Le résultat de cette évolution se traduit par un grand polymorphisme, non pas anarchique mais montrant une variation tantôt clinale, tantôt discontinue à l'échelle géographique, voire — dans quelques cas — à l'intérieur des populations. L'amplitude de cette variation des caractères est si importante en certaines régions qu'elle a fort embarrassé les systématiciens classiques. Si la caractérisation du *Spergularia marginata* "typique" ne paraît pas trop difficile en Europe occidentale méditerranéenne, le problème se complique lorsque l'on considère les formes du nord de l'Europe et surtout celles d'Afrique septentrionale. Les limites du "phénon" *S. marginata*, même en comprenant le binôme (à basionyme) Candolléen dans un sens très large, semblent s'effacer. De ce fait, les auteurs ont été induits à décrire dans cette série de nombreux "phénons". La liste des binômes créés par A. Pomel, J. Battandier, E. Foucaud, R. Maire est longue; la valeur de ces créations est très inégale, leurs limites imprécises, leur validité ou leur "légitimité" souvent contestables. Très souvent leurs types restent inconnus et les recherches en ce domaine m'ont conduit à de nombreuses impasses, bien que — comme on le verra — j'aie finalement été conduit à utiliser certaines de ces épithètes spécifiques (?) pour baptiser les ensembles délimités par d'autres méthodes. Ces méthodes furent essentiellement basées sur l'observation et l'étude de populations naturelles et expérimentales, complétant l'analyse d'un matériel "classique" d'herbier. Bien entendu, la phénologie, la biologie de reproduction, la germination des graines, l'analyse caryosystématique du matériel ainsi que divers essais de croisement m'ont été des plus utiles. Je me suis également appuyé sur les travaux récents de Ratter (1959, 1969a, 1969b) et de Sterk (1969a, b, c, d), auteurs avec lesquels j'ai eu de fructueux échanges d'idées et de matériel.

Parenthèse nomenclaturale et "exégétique": *S. marginata* ou *S. media*?

L'application stricte des dispositions du "Code international de la nomenclature botanique", qui est de règle dans la revue "Candollea", me conduit à expliquer

pourquoi j'ai retenu le binôme *Spergularia marginata* (DC.) Kittel (1844: 1003), de préférence à celui de *Spergularia media* (L.) C. Presl (1826: 161).

Il est évident qu'une application automatique de la règle de priorité ordonne l'usage préférentiel de *S. media*. Par ailleurs, les basionymes de départ de ces deux binômes sont, d'une part: *Arenaria media* Linné (1762: 606), d'autre part: *Arenaria marginata* DC. in Lamarck (1805: 793). Mais que pouvons-nous dire des plantes qui correspondent à ces deux basionymes?¹

L'*Arenaria media* de Linné (1762) est décrit en ces termes: "Arenaria foliis linearibus carnosis, stipulis membranaceis. Simillima Arenariae rubrae maritimae, sed minus ramosa, caulibus magis adscendentibus, tota pubescenti-viscosa. Folia carnosa, linearia, acutiuscula, supra depressiuscula, subtus convexa. Flores albi, petalis calyce vix majoribus. Semina margine membranaceo cincta. Planta vernalis et filia spuria *A. rubrae*, ut fere varietas quod imprimis ex stipulis scarioso-membranaceis constat. Habitat in Germania, Gallia ☉".

En raison des termes "semina margine membranaceo cincta", de nombreux auteurs postérieurs ont cru reconnaître dans la plante de Linné, la spergulaire halophile en question. C'est le même cas de Candolle (1824: 401), pourtant créateur en 1805 de l'*Arenaria marginata*, qui admet l'*Arenaria media* avec une description qui résume, en la modifiant quelque peu, celle de Linné et donne encore la plante comme annuelle.

Or, il faut remarquer avec Ascherson (in Ascherson & Graebner, 1919: 289) que bien des caractères de la description de Linné: ☉ (= plante annuelle), "vernalis, ... folia supra depressiuscula, ... petalis calyce vix majoribus" ne conviennent nullement au *S. marginata* qui est nettement vivace, plutôt estival, à feuilles non déprimées et à corolle dépassant toujours nettement le calice – en Europe tout au moins. Ces traits évoquent plutôt une plante toute différente, le *Spergula pentandra* L. Certains autres ("tota pubescenti-viscosa" par exemple) évoquent *Spergularia rupicola* Lebel ex Le Jolis.

Pourtant Rossbach (1940: 121), dans sa Monographie des *Spergularia* d'Amérique, choisit comme lectotype de *S. media* "a specimen correctly filed and labelled *media* in the Linnean Herbarium, which therefore can be designated as the type of *Arenaria media* L. The capsules measure 8-9 mm long and have smooth, dull, dark brown seeds 0.6-0.8 mm long with broad wings 0.3-0.4 mm wide..." Le spécimen en question ne lui était connu, selon ses dires, que par une photographie et des mesures prises sur l'échantillon par un conservateur de l'herbier de la Linnean Society. Elle conclut qu'il ne peut s'agir du *S. marina* (= *S. salina* J. & C. Presl). Opinion exacte, confirmée par celle de Sterk (1968: 13) lequel ajoute également que la description de Linné (1762: 606) correspond assez bien au spécimen choisi par Rossbach comme lectotype. Malheureusement, la photographie de ce spécimen évoque beaucoup plus *Spergula pentandra* par l'allure générale, les feuilles pseudo-verticillées et les capsules plus arrondies et exsertes que chez un *Spergularia*. Il est très probable que, ici, Linné ait fait une confusion, en ne reconnaissant pas la plante qu'il décrivit dans la première édition du "Species plantarum" (1753: 440); plante qui, par ailleurs, possède également des graines "lisses, ternes, brun-noir, munies d'une aile large" – pour reprendre les termes de la monographe américaine.

¹Le changement de genre est consécutif à la prise en considération comme genre de la section *Spergularia* créée par Persoon.

On lit aussi dans Kindberg (1863: 21) qu'il existe à l'herbier de l'Académie des sciences de Stockholm (S?) une plante annotée "*Arenaria media*" de la main de Linné, qui appartient incontestablement au *Lepigonum rupestre* Kindb. (= *Spergularia rupicola* Lebel ex Le Jolis). Je n'ai pu vérifier cette assertion, déjà ancienne mais très vraisemblable, qui indique une autre confusion avec une espèce différente, vivace et macrorhize celle-ci.

L'*Arenaria marginata* de Candolle est brièvement décrit en français, dans la "Flore" de Lamarck (1805: 793) en des termes qui la rapprochent de l'*A. rubra* (*β. marina* au sens Linnéen = *Spergularia salina* J. & C. Presl), mais il note: "Ses fleurs sont 2 fois plus grandes et ses graines sont plates et entourées d'une aile membraneuse. On peut en distinguer 2 variétés dont l'une est glabre et l'autre velue" ... "croît dans les prairies et sables maritimes en Picardie, en Normandie, en Languedoc ... se retrouve loin de la mer à Gap et dans le Champsaur (Vill.)". Description assez succincte, il faut le dire...

Je n'ai pas trouvé de lectotype satisfaisant dans l'herbier Lamarck au Muséum d'histoire naturelle à Paris (P-LA), malgré les indications — vagues — de V. L. Komarov (1936: 557). Par contre, dans l'herbier de Candolle¹ du Conservatoire botanique de Genève (G-DC), existent de nombreux échantillons très "typiques" du *S. marginata*, annotés "*Arenaria marginata*" de la main de l'illustre genevois. L'un d'eux, recueilli à l'île Sainte-Lucie (Aude) le 15 juin 1807, a pu servir de modèle à l'excellente planche dans Candolle (1808: tab. 48 et p. 15²) qui, hormis la racine absente (dommage!), montre les caractères essentiels de notre espèce avec une grande finesse. La plante de l'île Sainte-Lucie pourrait constituer un bon néotype conforme au protologue de Candolle.

Concluons: il est sans doute troublant qu'entre 1815 et 1824, ainsi qu'en font foi des annotations de son herbier à Genève (G-DC), Candolle ait cru devoir admettre la synonymie de sa création avec l'*Arenaria media* de Linné, qu'il ne connaissait vraisemblablement pas. Mais, avec Kindberg (1863: 21), Ascherson & Graebner (1919: 289), Briquet (1910: 492) — et beaucoup d'autres auteurs qui se sont penchés sur l'inextricable synonymie des *Arenaria* et *Spergularia* — il faut déclarer que le nom *Arenaria media* L., basionyme de *Spergularia media* (L.) C. Presl, est une source de confusions³ et d'erreurs. Outre une description qui ne correspond pas au taxon considéré et mélange des caractères appartenant à des espèces différentes, ce binôme est basé sur un matériel hétérogène où il est impossible de choisir un lectotype satisfaisant. Il est donc à rejeter en application de l'article 70 du "Code de la Nomenclature" et ne mérite même pas d'être retenu en synonymie du *S. marginata* (DC.) Kittel. Il est donc regrettable que l'épithète *media* nous ait été imposée dans le tome I de "Flora Europaea" (Monnier & Ratter 1964: 155) et soit utilisée dans certains travaux récents sur les espèces du genre *Spergularia*. Le binôme de Kittel, basé sur l'espèce *Arenaria marginata* DC., paraît donc être le seul valable et admissible. C'est une réhabilitation que je suis heureux de faire dans la revue "Candollea"!

¹ Qui m'a été accessible grâce à l'amabilité de son directeur, le Prof. J. Miège, que je remercie ici.

² Où apparaît, semble-t-il, la diagnose "princeps" en latin de l'espèce!

³ Et on mentionnera, pour mémoire, les cas fréquents où il a été appliqué à des formes du *S. salina* J. & C. Presl (= *S. marina* (L.) Griseb.), espèce totalement différente ... mais vivant dans des biotopes assez semblables. Chaos synonymique qui justifierait aussi le recours à l'article 69 du Code!

Méthodes de travail et objectifs

Après avoir sacrifié au légalisme nomenclatural et montré, du moins je l'espère, que l'*Arenaria marginata* de Candolle (devenu le *S. marginata* [DC.] Kittel) était seul admissible et digne de servir de tête de file — ou de point de départ — à cette étude des "*Pterospermae*", j'aimerais revenir sur le fil conducteur et la méthode utilisée dans mes recherches. J'y ai fait brièvement référence au paragraphe introductif; c'était essentiellement pour dire que j'ai préféré des méthodes biosystématiques synthétiques, plutôt que de perpétuer l'analyse morphologique "classique" qui implique une notion "typologique" des espèces. Cette analyse nécessite des comparaisons "d'échantillons-types" ou de "matériel-type" souvent très délicates; elle donne des résultats difficilement généralisables qui ne renseignent pas sur les parentés réelles entre les taxons (ou plutôt les "phénons") et leurs relations spatiales et phylogénétiques. Les classifications qu'elle permet d'obtenir sont souvent artificielles et artificiellement hiérarchisées. Divers auteurs contemporains, et en particulier Gilmour & Walters (1964: 1-21), ont exprimé ces choses bien mieux que je ne saurais le faire.

Cependant, il faut rendre justice au considérable travail analytique de nos prédécesseurs et, pour aujourd'hui, à ceux qui se sont occupés du "grex" des *marginatae* en Europe et Afrique septentrionale et ont cherché à mettre de l'ordre dans cet ensemble complexe. Parmi les anciens: Clavaud (1882), Lönnroth (1854), Pomel (1874), etc. Plus près de nous, il faut citer la contribution notable de E. Foucaud, dont la "Monographie du genre *Spergularia*" n'a jamais vu le jour, mais dont l'important matériel avec schedulae existe toujours à Lyon (LY) dans l'herbier Roland Bonaparte. Sa tâche a été continuée par son élève et ami E. Simon, avec lequel j'ai eu l'honneur de publier une contribution sur le *Spergularia heldreichii* (Simon & Monnier, 1958) et dont j'ai hérité de précieuses et abondantes notes. L'herbier de ce dernier, très riche en *Spergularia* scrupuleusement annotés, est aujourd'hui déposé à l'herbier de l'Institut botanique de Montpellier (MPU); j'ai pu y choisir les lectotypes de plusieurs taxons, non encore typifiés. Je reconnais donc ce que je dois à tous ces systématiciens "orthodoxes"; la patiente étude sur herbiers que j'ai menée à mes débuts n'a pas été inutile. Mais il fallait aller plus loin...

C'est au cours de plusieurs voyages hors de France continentale: Corse, Espagne, Maroc (3 fois), Algérie, que j'ai pu étudier sur place de nombreuses populations et récolter un important matériel sec et vivant (pour transplantations ou semis). D'obligeants correspondants¹ ont complété renseignements et matériel sur le Portugal, la Sardaigne, la Tunisie, la Libye, l'Italie, etc.

J'ai déjà indiqué ailleurs (Monnier, 1955: 150-151) l'importance qu'il convient d'attacher à certains caractères morphologiques, souvent négligés par les auteurs antérieurs, notamment à l'analyse minutieuse des graines qui sont un "marqueur" de premier ordre dans tout le genre *Spergularia* (cf. aussi Monnier, 1968: 90-91). Ratter (1959, 1972b) a également montré l'intérêt capital de l'étude des caractères

¹ Je remercie collectivement (en espérant n'oublier personne) MM. B. Durand, T. Ionesco, A. Fernandes, H.-N. Le Houérou, P. Jovet, J. Mathez, R. Nègre, G. Novikoff, S. Pignatti, A. R. Pinto da Silva, M^{me} S. Puech, MM. J. A. Ratter, J. Roux, S. Santa, C. Sauvage, †E. Simon, A. A. Sterk, A. Thiault, V. Tregubov, J. Veilex.

tères internes et externes des semences, lors des essais de croisements artificiels entre divers taxons, dont *S. marginata* (= *S. media* sensu Ratter). Sterk (1969d) et Sterk & Dijkhuizen (1972) ont, de leur côté étudié les rapports entre les facteurs écologiques et génétiques dans la variation de l'aile, pour diverses populations néerlandaises de *S. marginata* (= *S. media* sensu Sterk). Les résultats de ces deux auteurs corroborent ou complètent mes propres observations.

Les mensurations (qu'il s'agisse de graines, de fleurs ou d'autres organes végétatifs ou inflorescentiels) ont été faites sur du matériel vivant, chaque fois que c'était possible, en tenant compte, pour les fleurs, de la phénologie qui modifie les rapports de dimensions entre pièces des différents verticilles, souvent dans des proportions notables. Celles faites sur du matériel sec, a fortiori sur des échantillons d'herbier plus ou moins anciens, ont été interprétées avec prudence.

Les comptages chromosomiques ont été conduits selon des méthodes classiques d'écrasements d'apex de racines avec coloration à l'orceïne acétique et multipliés, dans la mesure du possible, pour divers individus d'une même population (précaution nécessaire pour déceler une polyploïdie accidentelle ou émergente). Quelques rares vérifications du nombre gamétique ont été exécutées sur les anthères de boutons floraux, coupés au microtome et colorés au violet de gentiane ou au Feulgen. Les chromosomes, très petits, ne se prêtent pas à une analyse idiogrammatique mais la présence ou l'absence de satellites est à noter, dans certains cas, sur les plaques métaphasiques de chromosomes somatiques.

Les observations de phénologie florale, au moment de l'anthèse, qui permettent des interprétations d'ordre biologique, notamment sur les phénomènes sexuels (autogamie → allogamie, apomixie) ont fait l'objet de soins particuliers. Celles menées sur des plantes en cultures expérimentales (en Dordogne, près de Bordeaux; à Montpellier — Jardin des Plantes — et à Maguelone, près Palavas, sur le lido marin) sont sujettes à discussion: le milieu "étranger" et les façons culturales peuvent en effet influencer la biologie florale, et donc la biologie de reproduction de *Spergularia* provenant de biotopes écologiquement et géographiquement très éloignés.

Les expériences de croisements expérimentaux, qui apportent des précisions utiles à l'appui d'hypothèses sur les parentés possibles, les phénomènes d'introgession ou d'allopolyplôïdie à l'intérieur du groupe des "*Pterospermae*", se sont heurtées, ainsi que je l'ai déjà expliqué dans une publication antérieure (Monnier, 1962: 326-327), à des difficultés. Je ne les ai pas reprises depuis cette date, préférant établir avec J. A. Ratter une collaboration utile, en lui suggérant diverses expériences avec du matériel fourni par mes soins. Cette collaboration a été fructueuse, ainsi qu'on le verra plus loin.

Je considère que la majeure partie des données quantifiables que j'ai obtenues est significative, mais que l'échantillonnage — fait au début de mes recherches avec une certaine laxité — n'est ni suffisamment abondant, ni assez correctement stratifié, pour justifier une interprétation statistique sans reproches. Donc, hormis quelques tests simples, je n'aborderai pas le domaine de la taxinomie numérique, en réservant les possibilités, sans doute justifiées dans le cas présent, pour un programme ultérieur.

Certains autres détails de technique, concernant les différents modes d'appréhension définis ci-dessus, seront précisés dans une publication qui introduira l'ensemble de ma contribution biosystématique au genre *Spergularia*. Au risque de me répéter, je redirai que ces méthodes d'investigations et de déductions ont été

utilisées, avant tout, pour un objectif de connaissance: éclairer les mécanismes de la diversification et de la spéciation dans un ensemble complexe; puis tenter d'en retracer l'évolution, tant spatiale que temporelle. Un certain nombre d'unités, qui sont de véritables taxons ou "espèces biologiques" au sens de nombreux auteurs contemporains (cf. par exemple Grant, 1963: 342) peuvent alors être définies et leur degré de parenté ou d'isolement précisé. Un objectif secondaire, mais plus délicat est de faire correspondre ces taxons aux "phénons" ou "espèces taxonomiques" (Grant, l.c.) de la systématique typologique traditionnelle. Je l'ai tenté en conclusion, persuadé que la nouvelle taxinomie ainsi proposée est supérieure à ce qu'auraient pu donner des années d'exégèse et de comparaisons sur des échantillons d'herbier, aussi diversifiés et abondants soient-ils.¹ C'est pourquoi, je ne saurais souscrire à l'opinion de Davis & Heywood (1963: 11) lorsqu'ils écrivent: "Even in population taxonomy typological procedures are practised to some extent, since most biosystematic work is still of necessity based on inadequate samples, frequently covering a very small area of the species' total range. Extrapolation to give a picture of the total population variability has to be made. This is essentially a typological procedure. The same applies to tests of fertility-relationships of population samples, etc. In fact, it is true to say that, at least as far as widespread and variable species are concerned, analysis of a limited number of populations will give less idea of the range of variability found in the species than we shall get by surveying the material preserved in a great herbarium."

En me gardant de toute extrapolation sur le *S. marginata* sensu latissimo en dehors de l'aire de la dition considérée, j'espère un jour, pouvoir étendre ces méthodes de "population taxonomy" à l'ensemble de l'aire qui s'étend jusqu'à l'Asie centrale.²

Les caractères morphologiques et leur variation. Morphologie florale et reproduction

Au début de ce paragraphe je me vois dans l'obligation (immodeste) de me citer, afin d'éviter au lecteur le recours fastidieux à une publication antérieure (Monnier, 1962: 327 et 329). J'écrivais là, au sujet du *S. marginata* (sensu latissimo): "La plasticité des caractères du phénotype, comme chez tous les *Spergularia*, est très élevée dans la nature, en liaison avec la micro-écologie stationnelle. Le polymorphisme qui en résulte a souvent abusé les anciens descripteurs. Cependant, ces écomorphoses ont été assez facilement dépitées dans nos cultures comparées, car elles se caractérisent, le plus souvent, par des variations quantitatives de l'appareil végétatif ou des rameaux d'inflorescences. Par contre, la variation des stipules, des différentes pièces florales (forme, couleur, rapports réciproques de grandeur) et, dans une certaine mesure, des types de ramification de l'inflorescence est liée au génotype. Nous avons pu établir, par différentes méthodes (analyse biométrique et établissement de diagrammes de dispersion symboliques), que ces derniers caractères étaient *étroitement corrélatifs de caractéristiques séminales* ayant une valeur

¹ L'Herbier des *Spergularia* de Foucaud in herb. Roland Bonaparte (LY), cité plus haut, se compose de plus de 2000 parts en provenance de toute l'aire du genre!

² Rossbach (1940: 116-122) considère le "*S. media*" comme introduit aux Amériques, sauf peut-être au Chili.

indicatrice de premier ordre: forme générale de la graine, ornementation de la testa, importance de l'aile séminale, aspect du bord de l'aile, proportion de graines ailées / graines "aptères" ou "sub-aptères", à l'échelle des populations et même dans les capsules de chaque individu, etc. Un trait important de ces caractères séminaux, c'est que leur variabilité a surtout une *amplitude géographique*, alors qu'à l'intérieur des populations locales elle apparaît assez limitée... Comparée à celle d'autres sections du genre — notamment à celle des taxa annuels, où la réduction et l'autogamie sont la règle — la morphologie florale au sein du groupe *marginata* s.l. présente un type complet (nous n'osons pas écrire "évolué"). Ces plantes possèdent, en particulier, un androcée décandre et des fleurs grandes, héliophiles, munies de glandes nectarifères, caractères favorables, à première vue, à une fécondation croisée anémogame ou entomogame. En fait, l'observation minutieuse de l'anthèse, ainsi que des expériences d'"ensachage" des boutons floraux, auxquelles nous nous sommes livré, montrent ce qui suit: en beaucoup de points de l'aire considérée — en régions arides ou semi-arides notamment — la libération du pollen et sa germination sur les stigmates précèdent l'ouverture des boutons. Toute une gamme de variation existe dans les mécanismes de fécondation, aussi bien à l'échelle géographique qu'à l'intérieur des populations; par voie de conséquence, l'établissement des barrières d'isolement de reproduction s'effectue à un niveau très variable: l'autogamie préférante ou exclusive dans certaines régions a favorisé une tendance à l'isolement de races locales; en d'autres points, un degré d'allogamie plus élevé ouvre la porte à une introgression génique parfois importante."

Ces lignes, qui concernaient d'une manière plus particulière les populations représentées en Afrique du Nord, restent valables dans l'ensemble. J'y apporterai cependant quelques retouches ou compléments.

La variation rencontrée dans les parts de *Arenaria marginata* de Candolle ne représente qu'une fraction très réduite du polymorphisme des populations de l'Europe méditerranéenne. On y trouve de très grandes formes dressées, grêles, atteignant 35 cm de haut, aussi bien que des phénotypes prostrés-condensés. Par contre les caractères essentiels, notamment ceux de l'inflorescence et de la fleur, sont peu variables. La figure 1 représente les traits d'une inflorescence monodichasiée (c'est-à-dire une fois bipare) avec boutons floraux, fleurs, capsules à différents états de développement (Population n° 112: Pérols-Hérault, bords étang). J'y reviendrai avec la description plus détaillée de l'ensemble.

Lorsque l'on gagne l'Espagne puis l'Afrique du Nord et surtout le Maroc, ce polymorphisme s'accroît mais il est, en fait, le résultat de deux facteurs: un gradient géographique plus ou moins continu et des influences locales, d'ordre stationnel, tout à fait anarchiques. Ce sont ces dernières que la culture comparative de populations permet de déceler; j'ai cultivé entre 1956 et 1962 puis de 1964 à 1969 de nombreuses souches, issues de diverses populations naturelles, concurremment avec d'autres, provenant de semis de graines envoyées par des correspondants (ou exceptionnellement des jardins botaniques¹). Les variantes stationnelles de l'appareil végétatif, liées aux conditions écologiques locales, s'atténuent ou s'effacent, car essentiellement phénotypiques; dans quelques cas cependant, un "modèle" général de port et de ramification subsiste, même après plusieurs années de culture, et semble être génotypiquement induit. Les caractères stipulaires, inflorescentiels,

¹Lorsque l'origine et le lieu de récolte des plantes ayant fourni les graines étaient précisés (au besoin par une enquête) d'une manière satisfaisante.

ceux des fleurs, des capsules et surtout des graines restent beaucoup plus constants, s'établissant autour de moyennes propres à chaque souche.¹ Ces moyennes ne sont pas toujours identiques à celles relevées dans les populations naturelles (réduction des valeurs extrêmes), mais les proportions relatives (par exemple rapports: sépales / pétales, calice fructifère / capsule, nombre de graines ailées / nombre de graines "aptères" etc.) restent à peu près inchangés. Ce sont donc les caractères génotypiques qui serviront de guide pour étudier la variation dans le groupe des "*Pterospermae*", car on peut suivre leurs modifications tout au long de certains gradients. Si une variation importante apparaît en des stations ou des populations de peu d'étendue, elle est toujours hautement significative. Dans d'autres cas, il s'agit d'une variabilité presque insensible, perceptible seulement à l'échelle géographique, déterminant un topocline, au sens de Gregor (1939). Plutôt que de créer artificiellement des sous-rubriques dans ce paragraphe consacré aux caractères morphologiques, le moment semble venu de proposer une description synthétique de la "super-espèce" (sensu Mayr, 1974: 315) que forme la série de taxons groupés sous la bannière des "*Pterospermae*". Cette description méthodique couvre l'ensemble de la variation des caractères rencontrée dans notre dition (à l'échelle des populations et non des individus, bien entendu).

Spergularia groupe *Pterospermae* (= *Spergularia marginata* [DC.] Kittel emend. P. Monnier, sensu latissimo):

- *Plantes* vivaces, souvent pluri-annuelles (mais pouvant fleurir la première année).
- *Racines* simples ou multiples, pivotantes ou fasciculées, atteignant 25 cm de long, charnues à subligneuses ou ligneuses.
- *Souches* faibles, moyennes ou épaisses, pouvant devenir de véritables "plateaux" atteignant 3-4 cm de diamètre à la base des tiges, simples ou ramifiées en quelques rameaux subligneux.
- *Monocauls* à polycauls: *tiges* simples ou multiples → ensemble de nombreuses tiges (-50), en général robustes, peu ramifiées (sauf dans les formes prostrées-étalées). Longueur totale: 8 à 60 cm (le plus souvent 10-35 cm). Entre-nœuds légèrement comprimés, (0.8-)1.3-1.9(-4) mm de diamètre et (0.5-)0.7-2(-5) cm de long. *Port d'ensemble* très variable: en coussinet, prostré-étalé, étalé-ascendant, étalé-décombant, dressé voire subrigide.
- *Feuilles* charnues, ± comprimées, mutiques ou mucronées-sétacées (mucron droit ou en crochet), toujours munies de fascicules foliaires axillaires (parfois très développés et paraissant alors pseudo-verticillées), 0.5-3 mm de diamètre et 4-40 mm de long.
- *Stipules* interpétiolaires courtes, blanchâtres à ± brillantes, entières ou un peu laciniées, de forme variable: largement triangulaires sur les nœuds inférieurs (trans-

¹Bien entendu dans la mesure où l'on peut éviter les hybridations toujours possibles pour certaines souches allogames, à fécondation anémo- ou entomophile.

verse triangulaires¹) à triangulaires-lancéolées sur les nœuds supérieurs (trullatae¹) mais toujours nettement connées sur $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$ de leur longueur, en gaine nodale vaginante, à pointes mousses, rarement subulées, (2-)3-5(-7) mm x (1.5-)2-3 (-4) mm.

- *Inflorescences* terminales ou axillaires-subterminales, lâches ou \pm contractées, en cymes bipares monodichasiées (ou rarement polydichasiées) inférieurement, unipares dans les rameaux, relativement pauciflores, “peu feuillées” (c’est-à-dire montrant une réduction remarquable des bractées florales par rapport aux feuilles végétatives: 0.5-3 mm de long).
- *Fleurs* pentacycliques, toujours 5-mères (sauf le gynécée), sépales presque libres, ovales-allongés ou ovales (ovata¹) mais obtus ou subaigus à l’apex, rarement un peu cucullés, à marge scarieuse variable, en général assez étroite. Pétales \pm largement ovales (ovata ad late ovata¹), moyens à grands: 3.5-5(-7) mm de long, dépassant toujours \pm nettement le calice florifère à l’anthèse, blancs, blanc-rosé, rose lilacé à violet Ciste. Etamines 10 (mais parfois 7-8 + staminodes, toujours présents) à rapport filet / anthère variable, atteignant $\frac{1}{3}$ - $\frac{3}{4}$ des pétales. Pollen non étudié,² plus ou moins abondant selon la taille des anthères, mais à grains dépassant 150 μ m de diamètre. Ovaire ovoïde à ovoïde allongé (3-carpellé), libre ou sub-stipité, surmonté de 3 styles longs (0.6-2 mm, selon phénologie florale), soudés \pm longuement ou presque libre, à la fin récurvés (voir l’ensemble des modèles des fig. 2 à 4).
- *Capsule* ovoïde à ovoïde-trigone (c’est-à-dire presque pyramidale au sommet), très variable en dimensions: (2.5-)4-8(-11) mm de long, s’ouvrant en 3 valves, polysperme.
- *Graines* mûres, brun-roux foncé à brun-noir, le plus communément ailées en majorité ou totalité, mais souvent hétéromorphes. Graines ailées piriformes, ovoïdes-lenticulaires ou lenticulaires-comprimées, avec aile de largeur très variable: de très large, transparente, à bord entier ou érodé, à étroite, roussâtre. Graines aptères ou subaptères – avec vestiges d’aile – un peu plus petites et plus foncées, piriformes à ovoïdes-lenticulaires. Testa de la graine presque lisse ou un peu ruguleux, aréolé ou non, ou, au contraire, orné de tubercules pustuliformes, verruqueux-stipités ou claviformes plus ou moins régulièrement répartis surtout vers le “dos” de la graine (voir l’ensemble des modèles des figures 5 à 8).
- *Embryons* du type incombant (c’est-à-dire à ligne séparant les cotylédons parallèles à la périphérie de la graine), à radicule courte; cotylédons \pm longs. L’ensemble forme un arc, un crochet ou un croissant presque fermé entourant l’albumen.

La morphologie et la phénologie florales, décrites en 1962 (cf. supra p. 130), conditionnent évidemment les modalités de la fécondation auto- ou allogame, en liaison avec la pression de sélection du milieu naturel. La tendance à avoir des fleurs réduites, où la déhiscence staminale précède l’anthèse, permet une auto-

¹Termes proposés dans “Systematics Association: descriptive Terminology”, Chart 1: Symmetric plane figures.

²Programme d’études ébauché avec A. Pons en 1963: chez les *Spergularia* les caractères systématiques tirés du pollen paraissent très délicats à interpréter, a fortiori au niveau infraspécifique.

fécondation à l'intérieur du bouton. Elle se rencontre dans des populations de l'intérieur de l'Espagne et surtout en Afrique du Nord, dans certaines stations à bioclimat aride ou semi-aride. Les souches issues de ces populations ont, en cultures, un comportement variable: par exemple pour la souche provenant de la population n° 763 (Oued Ansegmir entre Itzer et Midelt) cette autogamie préférante subsiste; au contraire, pour les souches provenant des populations n°s 502, 512, 580 (bords de l'Oued N'Fis près Marrakech) la déhiscence est retardée en cultures et la fécondation semble être partiellement anémogame, déterminant un pourcentage allogamie / autogamie à peu près égal à 1.

Ces phénomènes très intéressants qui sont, en partie, génotypiquement fixés mais susceptibles d'être modifiés par une pression de sélection due aux facteurs de l'environnement (et donc liés aux milieux définis par certaines associations végétales) ont fait l'objet d'investigations poussées dans la thèse de Sterk (1968: 69-103).

Caryosystématique et cytogéographie

Des comptages chromosomiques ont été faits sur toutes les populations étudiées dans la nature et également sur du matériel provenant de cultures expérimentales, issues de souches "personnelles" ou de souches "étrangères" (correspondants ou jardins botaniques): plus d'une centaine en tout.

Les seules valences chromosomiques trouvées ont été au niveau diploïde $2n = 18$ et au niveau tétraploïde $2n = 36$. Avant mes propres recherches, seul le niveau diploïde était connu chez le *S. marginata* s.l. Récemment, Fernandes & Leitão (1971: 146) ont également publié un comptage de $2n = 36$ pour une population du Portugal (n° 826, Figueira de Fos) ce qui, on le verra dans la discussion générale, est fort intéressant.¹ Je ne ferai pas de nouvelle revue bibliographique des comptages chromosomiques chez le *S. marginata* (= "*S. media*"). Il en existe dans Tischler (1950), Reese (1958) et Monnier (1960b).

D'après mes investigations, la valence $2n = 18$ paraît extrêmement répandue, tandis que le niveau tétraploïde ($2n = 36$) ne se rencontre que plus rarement, et uniquement au-delà de la Méditerranée. J'ai pu montrer que cette polyploïdie correspondait à au moins trois types de phénomènes.

- Une polyploïdie accidentelle apparaissant sur quelques individus d'une population apparemment homogène sur le plan morphologique et écologique. C'est notamment le cas dans des populations du Sud Marocain, région du Sous: ronds noirs sur la carte (fig. 10) au sud d'Agadir, marqués *i*. Je la nommerai polyploïdie "sporadique".
- Le même type de polyploïdie, apparemment de nature autopolyploïde (ou "allopolyloïde segmentaire" au sens de Stebbins, 1950) s'affirme sous forme d'îlots polyploïdes plus ou moins importants, soit géographiquement isolés,

¹Note ajoutée en cours d'impression. Au cours d'un séjour récent au Portugal, j'ai pu revoir, en compagnie des auteurs, le matériel sur lequel avait été décelé un nombre chromosomique de $2n = 36$, signalé à plusieurs reprises dans cet article (p. 133 et 148). Il s'agit en fait, d'une forme du *Spergularia salina* J. & C. Presl, taxon normalement tétraploïde; en conséquence – et sous réserve de nouvelles prospections – la valence $2n = 36$ ne paraît pas se rencontrer au nord de la Méditerranée.

soit noyés au sein de populations diploïdes. C'est ce que j'appelle polyploïdie "émergente". Exemples: population n° 751 au sud-est de Fès (Maroc), marquée d'un rond noir avec la mention s5. La plaque représentée sur la figure 9/5 a été observée sur des germinations de graines de cette population.

- Enfin une polyploïdie "établie", correspondant d'ailleurs à des phénotypes très particuliers, existe dans des zones géographiquement plus ou moins étendues: **a**, *Maroc oriental*, Basse Moulouya côtière et jusqu'à Melilla (zone figurée en pointillé sur la carte, avec des ronds noirs centrés d'une étoile blanche et marqués de la lettre *e*); le groupe de populations (n°s 631-634), dont proviennent les graines où ont été observées des plaques comme celle représentée sur la figure 9/6, est indexé, au surplus, d'un petit *6*; **b**, *Tunisie méridionale*, sud de Gabès, même représentation mais idéogramme marqué *k*; **c**, *île de Fuerteventura aux Canaries* (rond noir marqué *i*? sur fond pointillé). Il s'agit ici le plus souvent de phénomènes d'allopolyplôïdie intraspécifiques ou interspécifiques comme je l'avais déjà pressenti (Monnier, 1960b) et confirmé (Monnier, 1962). Je reprendrai l'analyse de cette création de taxons amphidiploïdes dans la discussion générale. D'ores et déjà on peut dire que ces aires relativement restreintes sont celles de taxons endémiques, qui sont d'authentiques "apoendémiques" au sens de Favarger & Contandriopoulos (1961; cf. aussi Favarger, 1967 et 1969).

Etant donné que la morphologie¹ et la taille des chromosomes: (0.9-)1.2-2(-2.7) μm environ, étaient peu variables, je n'ai pas jugé bon de figurer plus d'une plaque pour chaque "-dème" ou, plus simplement, pour chaque taxon spécifique ou infraspécifique délimité dans le complexe *S. marginata* sensu latissimo. Ces figures chromosomiques sont explicitées par la légende annexée à la figure 9.

En ce qui concerne les tentatives de croisements expérimentaux, les figures de méioses obtenues, que j'ai pu comparer avec celles observées notamment par Ratter (1972a), n'ont pas été figurées.

Ecologie et phytosociologie

L'ensemble des "*Pterospermae*" (ou, si l'on préfère, des *Spergularia marginata* sensu latissimo) comprend des plantes qui, toutes, sont inféodées à des milieux salés: lidos côtiers, bords des étangs saumâtres, embouchure des cours d'eau, "prés-salés", sources salifères. Ces milieux se trouvent le long des côtes ou à l'intérieur des terres, lorsque des terrains salés s'y rencontrent, notamment en Afrique du Nord. On peut aussi, exceptionnellement, en trouver sur terrains gypseux.

Les écologistes et phytosociologues travaillant dans les terrains salés se sont beaucoup intéressés au *S. smarginata* (= *S. media* sensu auct. plur.) et à sa synécologie dans les groupements d'halipèdes. C'était, soit pour en faire des caractéristiques de groupements, comme Nègre (1950), soit pour préciser ses variations morphologiques et phénologiques en fonction de gradients de salinité dans diverses associations, comme Sterk (1968).

¹On remarquera, parfois, la présence de satellites dans certaines plaques. Vu la petitesse des chromosomes, ce caractère n'est pas suffisamment net pour permettre des interprétations sûres et on ne s'y risquera qu'avec prudence.

Je regrette de ne pouvoir apporter ici des données précises ou originales. Je présenterai seulement quelques réflexions. Il est évident que certaines caractéristiques du milieu dans les groupements salés sont différentes selon que l'on s'adresse aux biotopes côtiers de mers fermées (Méditerranée) sans marée, aux biotopes côtiers bordant l'océan ou à ceux qui jouxtent des fleuves, lagunes ou "chotts", "sebkhras", "merjas" en Afrique du Nord. Les variations de la nappe phréatique, de la salinité (variation dans le temps et dans les horizons pédologiques), de l'évapotranspiration des plantes en fonction notamment du climat local (nébulosité fréquente sur les côtes atlantiques, températures élevées et sécheresse de l'air en zones arides ou semi-arides, etc.), créent une gamme importante de nuances écologiques et bioclimatiques. Ces nuances, souvent difficilement quantifiables,¹ peuvent s'exprimer aussi bien dans un cadre local restreint, qu'à une échelle géographique où elles se rangent selon des gradients plus ou moins prononcés. On ne s'étonnera pas de voir la variation morphologique refléter (en liaison aussi avec les facteurs biologiques de la reproduction) la variation écologique et biogéographique. Les pressions de sélection et de mutation en un milieu salé très diversifié, surtout en Afrique du Nord, spatialement et temporellement (penser aux alternances paléoclimatiques!) ont créé ce complexe de formes en voie d'évolution que j'ai cherché à débrouiller. Au Maroc, particulièrement étudié sous cet angle, il pourra être intéressant de comparer la répartition des taxons avec celle des étages bioclimatiques, tels qu'ils figurent dans la carte de Sauvage (1963).

Développement et phénologie

La germination des graines

C'est un problème important qui touche à la physiologie, à l'écologie et à l'adaptation des populations aux bioclimats des stations où elles se rencontrent, et conditionne, dans une certaine mesure, la spéciation. Divers auteurs, dont Puech (1974) dans un travail récent, ont montré l'intérêt de la germination des graines pour aborder un taxon complexe ou polymorphe. Les pourcentages de germination dans les différentes lignées (ou populations), ainsi que le mode temporel de germination en fonction des conditions expérimentales (température, degré hygrométrique) donnent de précieux renseignements et permettent souvent de distinguer, au sein d'ensembles complexes, des "races physiologiques", premier état d'émergence d'une différenciation (qui est une "spéciation faible" selon ma terminologie), pas toujours sensible au plan morphologique ou chromosomique.

Dans le cas des *Spergularia marginata* sensu latissimo (= "*Pterospermae*") de notre dition, j'ai pu observer des phénomènes semblables. Dans les populations de zones semi-arides (ex.: populations 702, 708, 780), le pourcentage de germination après 3 jours atteint 50%, et 85% après 5 jours. En zones arides (par exemple: 703 et 701-702 ou 667-669) ce pourcentage atteint 90% au bout de 3 jours à 30° — si l'humidité de l'étuve n'est pas trop forte. Inversement, pour les populations appartenant à des taxons côtiers de bioclimat méditerranéen-subhumide (ex.: populations 650, 686-408, 412), méditerranéen-humide (ex.: populations nord-méditer-

¹ Sterk (1968) s'y est pourtant — et avec succès — essayé, mais dans un territoire restreint où les facteurs écologiques du milieu faisaient l'objet principal de ses recherches.

ranéennes 144-150) ou atlantique (populations 124-126), ce pourcentage devient beaucoup plus irrégulier, tombant entre 20% et 30% au bout de 8 jours, et les graines continuent à germer pendant près de 3 semaines avec des irrégularités et des poussées germinatives.

Ces phénomènes sont évidemment liés à une différenciation écotypique des populations en liaison avec le bioclimat qui conditionne les possibilités germinatives; là encore, c'est un résultat de la pression de sélection qui favorise les génotypes les plus aptes à coloniser un territoire donné. Ils représentent souvent les premiers "marqueurs" discrets d'une évolution tendant vers une spéciation progressive par voie écospécifique et s'ajoutent aux phénomènes d'isolement spatial (particulièrement dans les régions arides ou présahariennes) qui agissent dans le même sens. Un très intéressant article de Harper & al. (1970) fait le point des questions concernant les graines: taille, forme, proportions, dispersion, germination et établissement, en rapports avec les phénomènes écologiques, biogéographiques de la radiation adaptative et de la spéciation chez les plantes. Une note consacrée essentiellement au problème de la germination en fonction de l'écologie et de la biogéographie a été donnée par Thompson (1973): je me suis appuyé sur elle pour certaines de mes conclusions.

La phénologie des organes végétatifs, et notamment des tiges

Elle aussi est de caractère génotypique, même si, comme je l'ai dit plus haut, le port général peut être fortement influencé par des facteurs locaux, déterminant des "écomorphoses", ou "plastodèmes" dans la terminologie de Gilmore & Heslop-Harrison (1954) dont on parlera plus loin.

Toutes les plantes étudiées ici sont des hémicryptophytes vivaces, devenant presque des chamaephytes pour les grandes formes marocaines ou présahariennes. Comme dit dans la description générale, la morphologie d'ensemble peut se ramener grosso modo, à deux modèles moyens.

- Un modèle¹ où les axes restent pérennes d'une année à l'autre. La souche est faible et plus ou moins ramifiée en quelques "rameaux" souvent subligneux. La base des tiges persiste sous l'inflorescence et ce sont des bourgeons dormants qui donnent, soit de nouvelles tiges partant de la base, soit des ramifications axillaires.
- Un modèle où les axes (tiges) durent au maximum un à deux ans et se dessèchent après floraison, à la manière des graminées cespitueuses. Sur la souche pérennante, peu ramifiée en "branches" ou formant une espèce de plateau, apparaissent, chaque année, de nouvelles tiges grêles et souvent nombreuses. Dans les cas extrêmes, le dessèchement réduit la plante, à la saison défavorable, à sa souche parfois presque enterrée dans le sable. On tend alors vers le type géophytique.

¹Pris au sens approximatif du "pattern" anglo-saxon, c'est-à-dire de modèle combiné de variation.

Synthèse et conclusions: spéciation et évolution dans le complexe des "Pterospermae"

Après cet exposé préliminaire citant, paragraphe par paragraphe, les faits observés dans tous les domaines, il faut conclure, donc appliquer la méthodologie de la connaissance que je m'étais fixé pour débrouiller la variation, expliquer la spéciation et l'évolution, préciser les rapports entre taxons délimités et finalement tenter d'établir une taxinomie nouvelle ou modifiée (acceptable par les tenants de l'orthodoxie nomenclaturale). Ce dernier objectif fera l'objet d'un second article afin d'éviter d'allonger exagérément la présente publication.

J'avais déjà donné l'essentiel de mes conclusions concernant les "formes" ou "races" de l'Afrique du Nord (Monnier, 1962: 329-334). Sans renier la majeure partie de ce qui est écrit dans ces lignes, il faut ici aborder le problème sous un angle plus ouvert et plus original.

La variation

On a montré quels étaient les caractères morphologiques essentiels, de valeur génotypique, qui variaient à l'échelle locale et surtout géographique, et redit plusieurs fois qu'il fallait s'adresser avant tout aux graines qui ont un rôle de "marqueur", car des tests simples — qui seront exposés ailleurs — montrent que les différents "modèles" de variation séminale correspondent en général à des variations concomitantes de l'appareil végétatif, des inflorescences, fleurs, capsules etc. Les variants de la graine sont les suivants:

- la forme générale: orbiculaire ou suborbiculaire, piriforme \pm allongée à sub-trigone, et les dimensions absolues;
- la largeur de l'aile;
- le bord de l'aile: régulier, irrégulier, denticulé ou effrangé;
- l'ornementation du testa: lisse ou ruguleux, faiblement verruqueux, densément tuberculeux ou papilleux;
- le nombre de modèles de graine rencontré dans une population: 1, 2 ou 3, et la proportion relative de ces différents modèles.

Sur une carte inédite, établie pour un séminaire de l'Institut botanique de Montpellier, j'avais montré que cette variation semblait suivre 3 gradients: un gradient d'augmentation du coefficient graines ailées / graines aptères. Un gradient de largeur de l'aile séminale. Enfin un gradient, moins net, de "tuberculisation", les graines des populations de l'est étant lisses ou peu ornementées tandis que celles du sud étaient plus tuberculeuses ou papilleuses. Ces différents gradients, combinés entre eux, permettaient de synthétiser la variation des graines qui semble se répartir selon un certain nombre de "modèles" à travers l'ensemble de l'aire étudiée (fig. 5-8, 10).

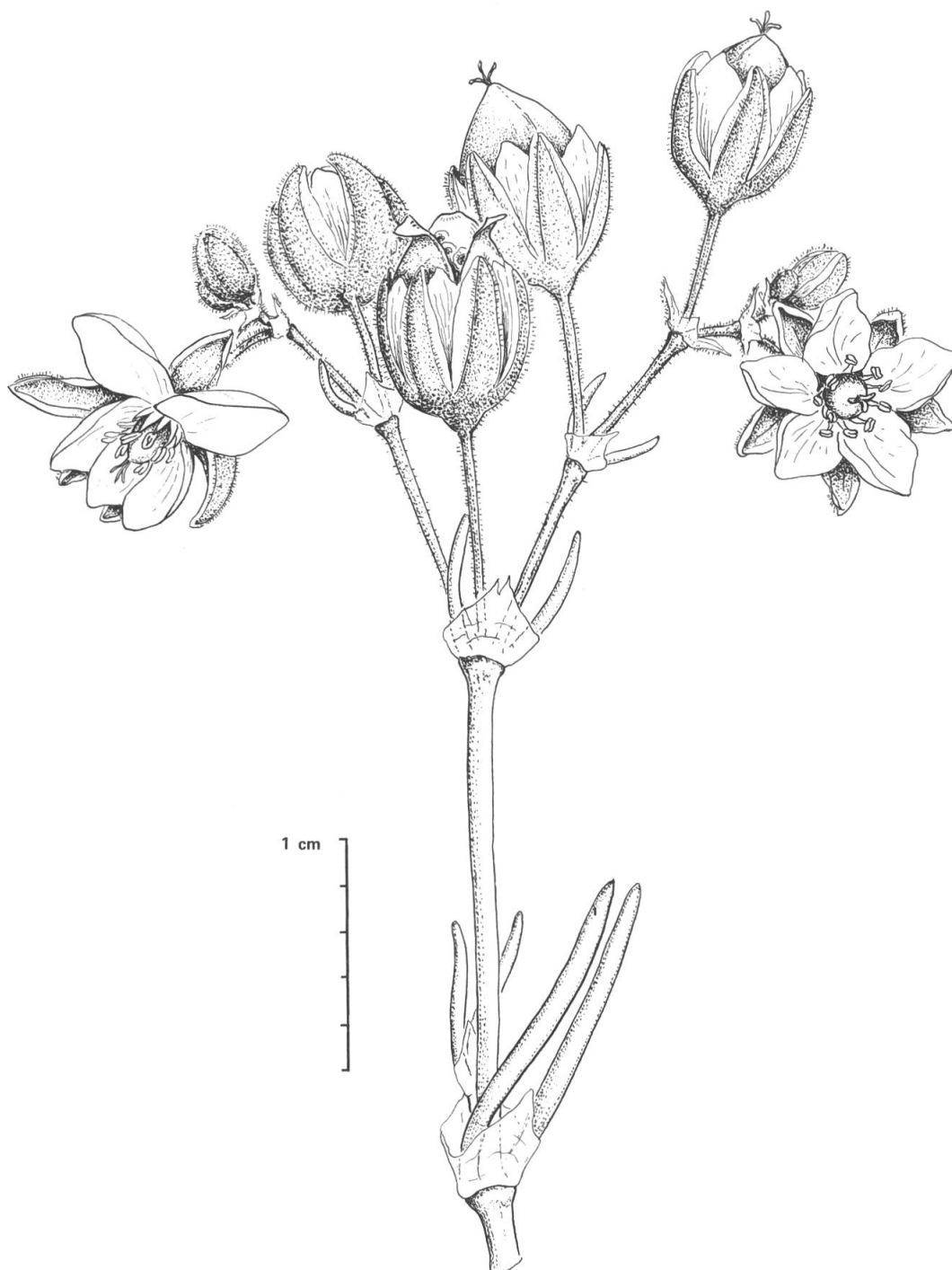


Fig. 1. – Inflorescence de *Spargularia marginata* (DC.) Kittel subsp. *marginata* (*V* = topodème nord-méditerranéen). Population n° 112: Pérols-Hérault, bords de l'étang.

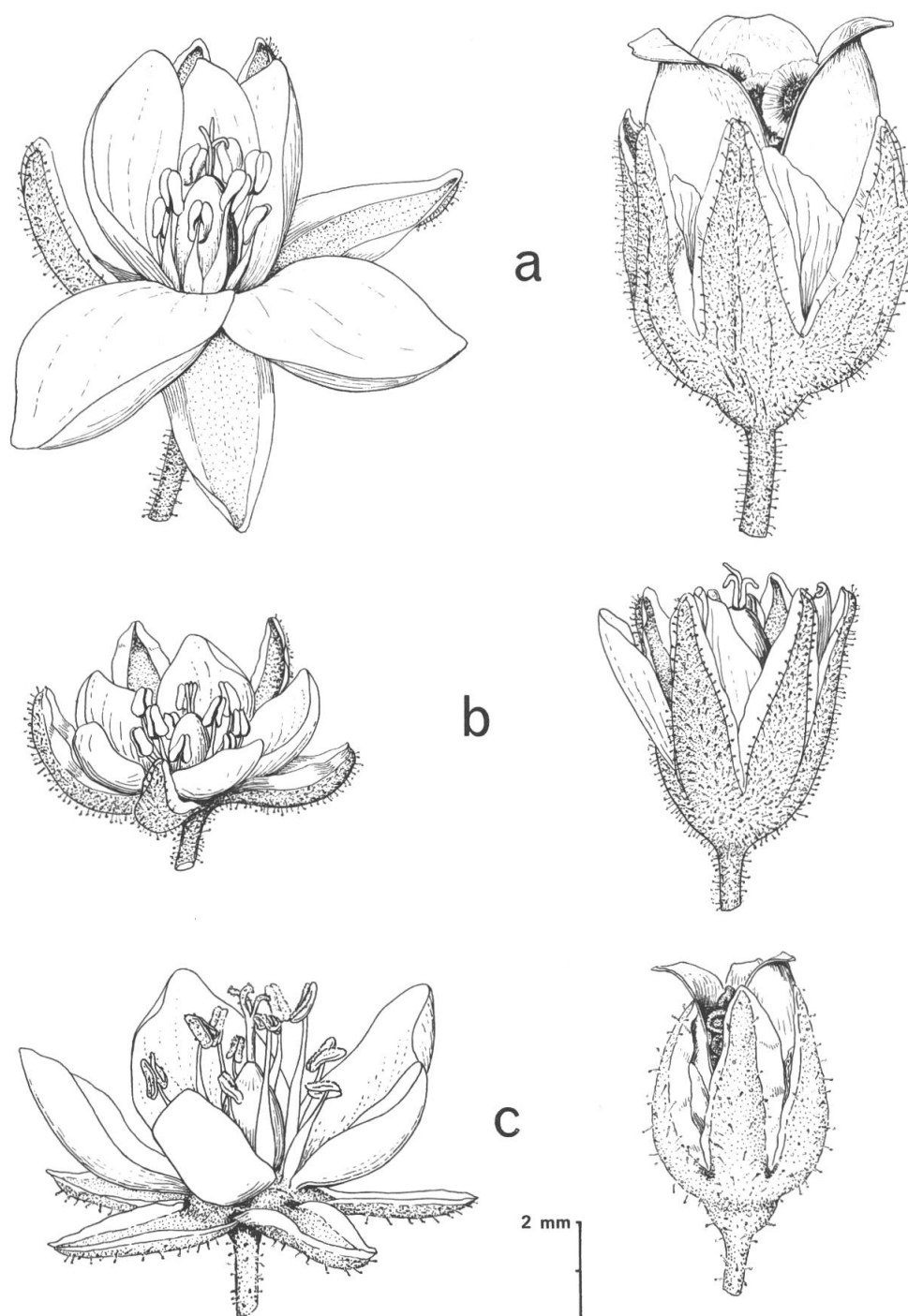


Fig. 2. — Fleurs et capsules de *Spergularia marginata*: a, subsp. *marginata* (*V* = topodème nord-méditerranéen), Monnier 84, 99; b, subsp. *sauvagei* P. Monnier (*S* = topodème intérieur-maghrébin), Monnier 731; c, subsp. *tunetana* (Maire) P. Monnier (*T* = topodème nord-tunisien), Monnier 658.

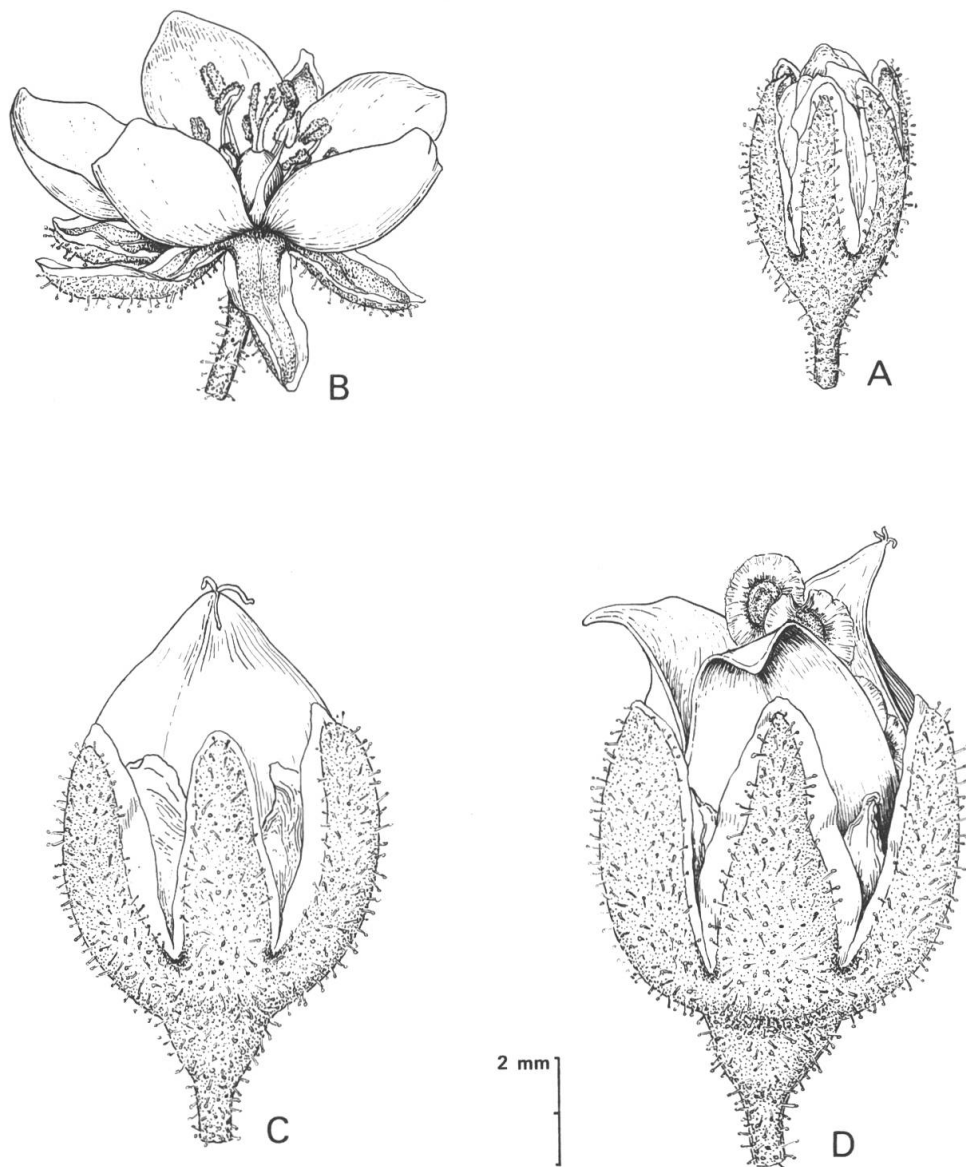


Fig. 3. — Fleurs et capsules de *Spargularia munbyana* Pomel subsp. *munbyana* (*M* = topodème oranais-côtier): *A*, bouton; *B*, fleur à anthèse; *C*, capsule immature; *D*, capsule déhiscente (*Monnier 656*).

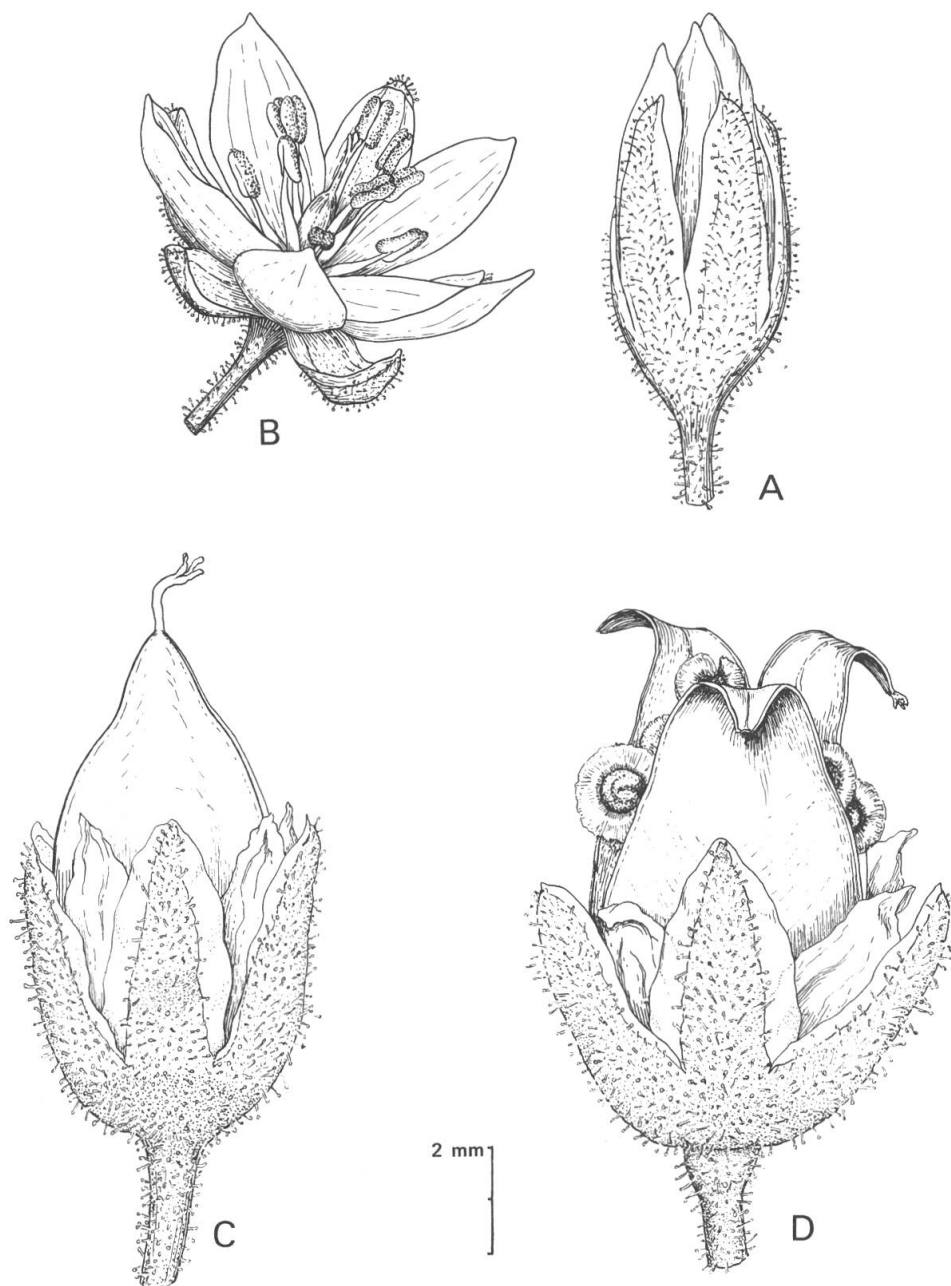


Fig. 4. — Fleurs et capsules de *Spergularia embergeri* P. Monnier (*E* = topo-cytodème endémique oriental-marocain): *A*, bouton; *B*, fleur à l'anthèse; *C*, capsule immature; *D*, capsule déhiscente (Monnier 631).

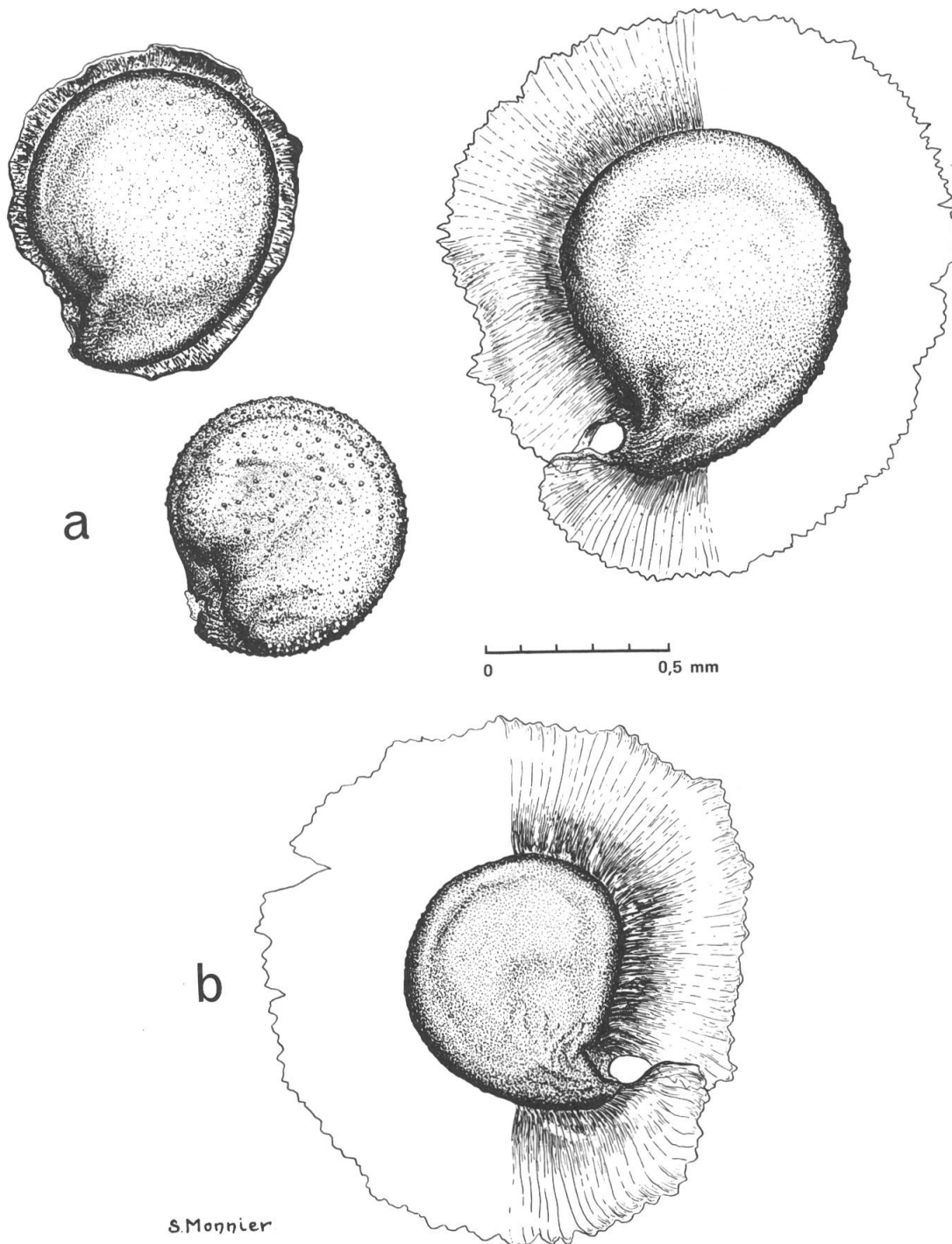


Fig. 5. — Graines de *Spergularia marginata*: a, subsp. *angustata* (Clav.) P. Monnier (A = topodème nord-atlantique côtier), trois modèles différents; b, subsp. *marginata* (V = topodème nord-méditerranéen), Monnier 124, 145bis.

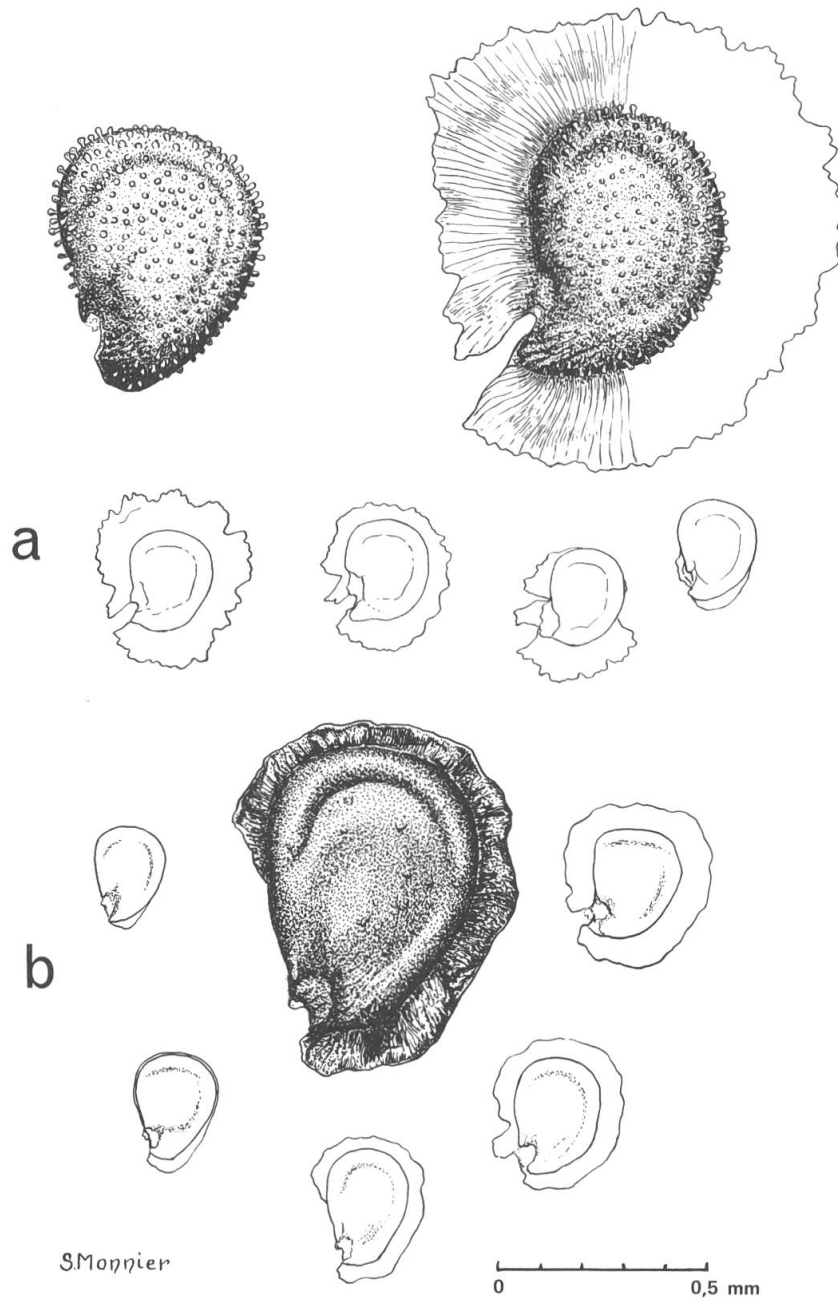


Fig. 6. — Graines de *Spergularia marginata*: a, subsp. *sauvagei* P. Monnier (S = topodème intérieur-maghrébin), 2 modèles différents + variation schématique de l'aile, à échelle plus réduite (Monnier 702, 703); b, subsp. *occidentalis* P. Monnier (O = topodème marocain atlantique côtier), modèle le plus fréquent + variation schématique de l'aile à échelle plus réduite (Monnier 706, 771).

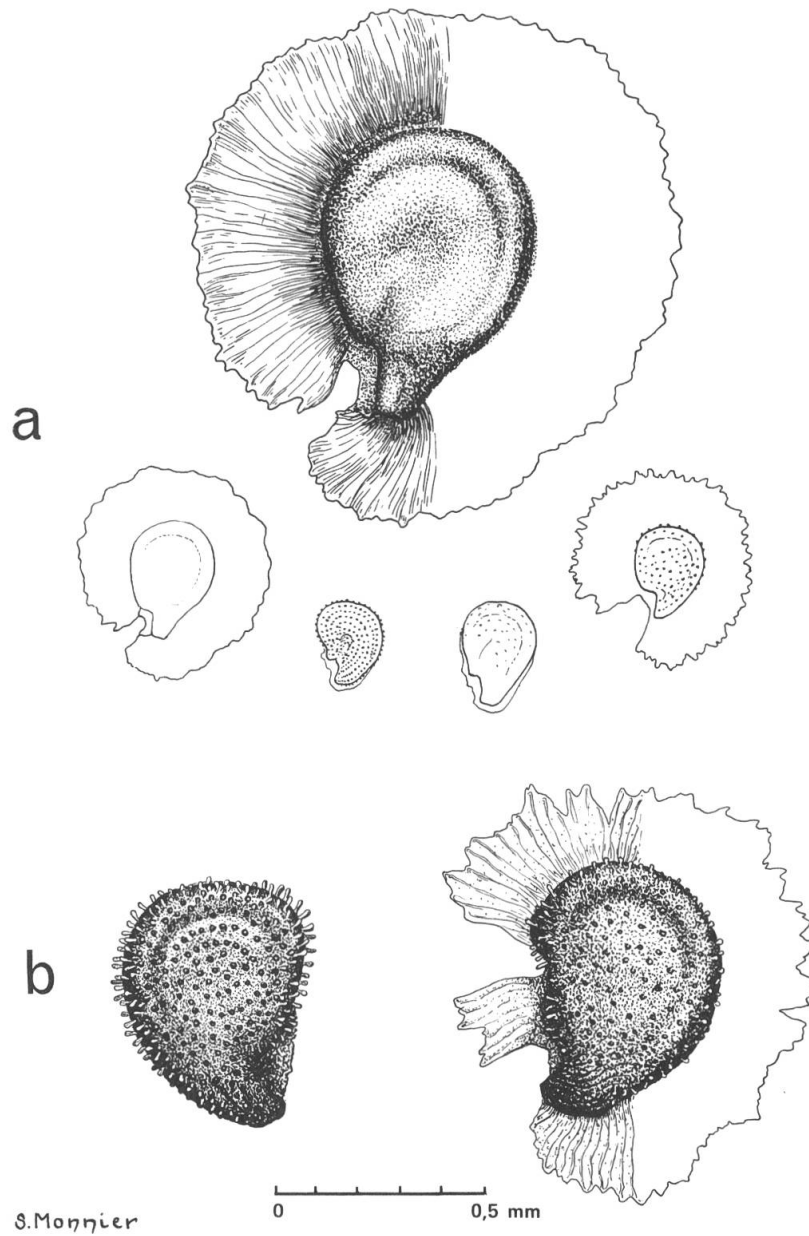


Fig. 7. — Graines de *Spergularia marginata*: a, subsp. *intermedia* (Maire) P. Monnier (*I* = topodème sud-marocain "Sous" et macaronésien), modèle le plus fréquent + autres modèles schématisés à échelle plus réduite (Monnier 697); b, subsp. *tunetana* (Maire) P. Monnier (*T* = topodème nord-tunisien), 2 modèles différents (Monnier 586).

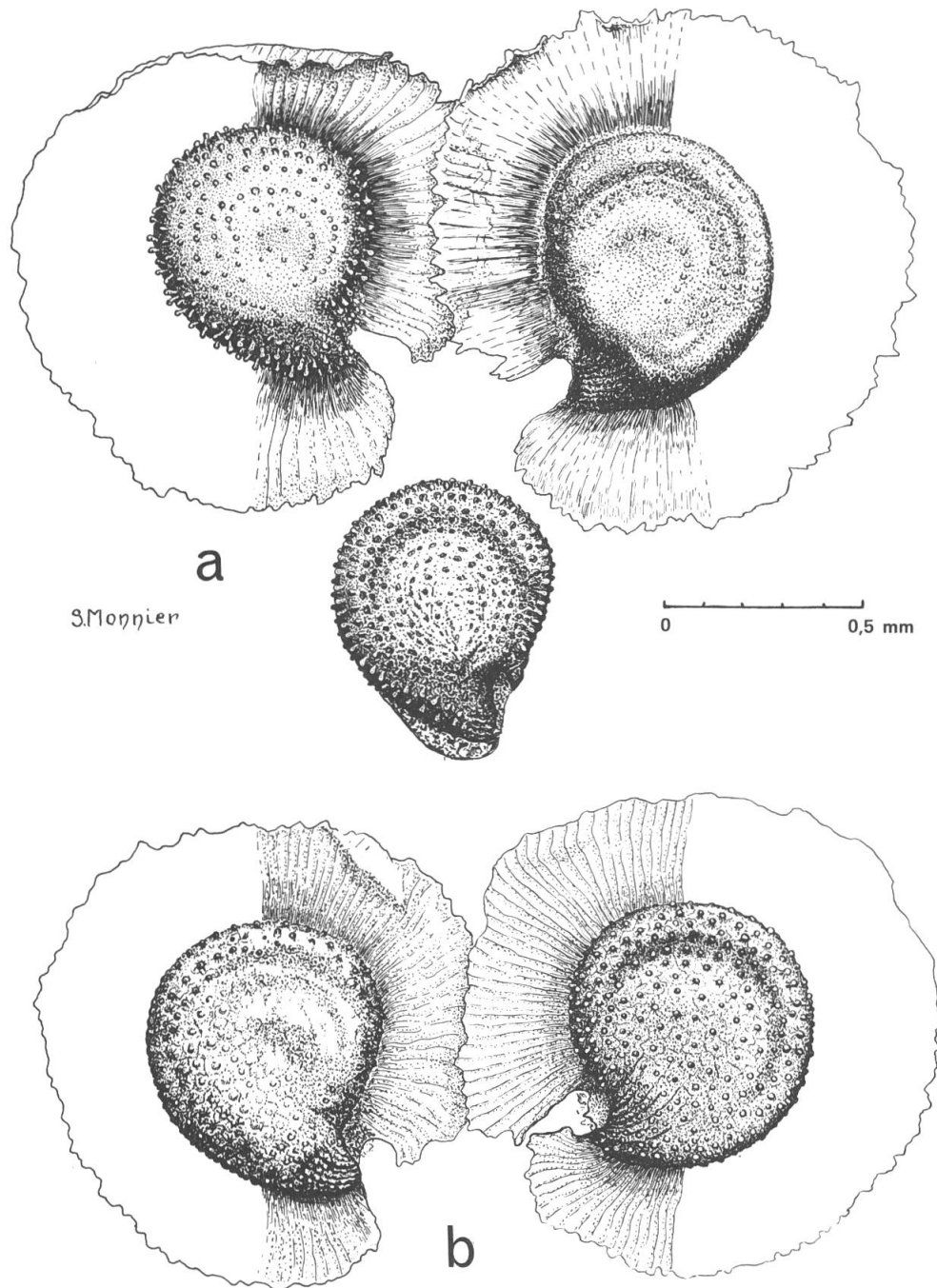


Fig. 8. — Graines de: a, *Spargularia embergeri* P. Monnier (*E* = topo-cytodème endémique oriental-marocain), 3 modèles (Monnier 631); b, *S. munbyana* Pomel subsp. *munbyana* (*M* = topodème oranais-côtier), 2 modèles (Monnier 656).



Fig. 9. — Métaphases somatiques d'apex radicaires: 1, Pointe-Saint-Mathieu (*Roux 275*), $2n = 18$; 2, île Sainte-Lucie (*Monnier 115*), $2n = 18$; 3, Oualidia (*Monnier 722*), $2n = 18$; 4, embouchure de l'Oued Sous (*Monnier 697*), $2n = 18$; 5, sud-est de Fès, bords d'un oued (*Monnier 751*), $2n = 36$; 6, Saïdia (*Monnier 631*), $2n = 36$; 7, Oran-Ville (*Monnier 656*), $2n = 18$; 8, Chott Chergui (*Monnier 672*), $2n = 18$; 9, Oued N'Fis près Marrakech (*Monnier 512*), $2n = 18$; 10, Ain el Asker (*Novikoff 5A*), $2n = 18$.

Les "topodèmes"

Un fait remarquable est que les différents "modèles" de variation morphologique, principalement séminaux, sont répartis, non en fonction des facteurs stationnels, mais selon une distribution géographique propre, et délimitent ainsi des ensembles de populations que nous appellerons des "topodèmes". Ce n'est pas sans hésitation que j'adopte, à titre d'essai, une terminologie proposée par Gilmour & Heslop-Harrison (1954), quelque peu négligée depuis, sauf aux Iles Britanniques, et récemment prônée à nouveau par Guinochet (1973: 87). De plus, je propose d'étendre le terme de topodème à un ensemble de populations locales, parfois réparties sur une région de grande (macrotopodème) ou de moyenne étendue (mésotopodème). En fonction essentiellement de la variation des graines et des "modèles" reconnus on pourra alors distinguer dans notre dition, en suivant la carte de la figure 10, les topodèmes suivants:

- Topodème nord-méditerranéen côtier (*V*), s'étendant à peu près de Gibraltar, en suivant les côtes espagnoles et françaises, jusqu'à l'Italie – et sans nul doute au-delà. Graines lisses, presque toujours totalement ailées et peu variables (fig. 5b). Caractères extra-séminaux corrélés: fleurs assez grandes, pétales blancs à rosés, capsule dépassant nettement le calice fructifère (fig. 2a). Allogamie préférante en général dans les populations marquées *v* sur la carte. Nombre chromosomique: $2n = 18$ (fig. 9/2). N.B.: déborde en Algérie autour d'Alger (populations *v*).
- Topodème nord-atlantique côtier (*A*), du golfe de Gascogne au nord de l'Europe (Grande-Bretagne, Pays-Bas, Scandinavie). Graines lisses ou ornementées, très arrondies, à aile large mais souvent vestigiale ou réduite (fig. 5a). Caractères extra-séminaux: fleurs assez grandes, pétales un peu plus courts que dans *V*; capsules plus grandes par rapport au calice. Allogamie préférante dans les populations marquées *a* sur la carte. Nombre chromosomique: $2n = 18$ (fig. 9/1).
- Topodème marocain atlantique côtier (*O*), de Tanger à Essaouira (Mogador), de limites incertaines vers le sud. Graines allongées, lisses ou ruguleuses, à aile toujours étroite, quelquefois vestigiale ou nulle (fig. 6b). Caractères extra-séminaux: fleurs assez grandes, pétales ovales blancs à rosés, capsules dépassant peu le calice; port souvent allongé, étalé-décombant. Allogamie presque exclusive dans les populations marquées *o*. Nombre chromosomique: $2n = 18$ (fig. 9/3).
- Topodème ibéro-lusitanien côtier (*L*), surtout au Portugal, à limites incertaines vers le nord et le sud de la péninsule ibérique. Graines d'un modèle intermédiaire entre *A* et *O*, sublisses, allongées, à aile variable, mais jamais d'aptères! Caractères extra-séminaux: assez voisins de ceux de *A* mais fleurs un peu plus réduites; pétales souvent roses. Allogamie préférante ou exclusive dans les populations marquées *l*. Nombre chromosomique: $2n = 18$.
- Topodème "d'emballage" intérieur-maghrébin (*S*), dans toutes les régions arides ou sub-arides de l'intérieur de l'Afrique du Nord. Graines piriformes-allongées, très tuberculées, à aile très variable, de large à vestigiale ou nulle, dans des proportions très variables selon les populations (fig. 6a). Caractères extra-séminaux: fleurs plus réduites, pétales courts, blancs à blanc-rosé, 7-10 étamines,

capsules réduites, à peine exsertes (fig. 2b); port souvent prostré ou réduit. Proportion allogamie / autogamie très variable, allant jusqu'à une autogamie presque exclusive dans certaines des populations marquées *s*. Nombre chromosomique: $2n = 18$ (fig. 9/9), rarement $2n = 36$ (fig. 9/5).

- Topodème sud-marocain “Sous” et macaronésien (*I*), de Essaouira à Ifni et dans quelques îles des Canaries. Graines extrêmement variables (indication d'une origine introgressive ou hybridogène; fig. 7a). Caractères extra-séminaux: fleurs grandes, pétales roses, nettement > calice; capsules grosses, très exsertes; port dressé, robuste. Allogamie préférante dans populations marquées *i*. Nombres chromosomiques: $2n = 18$ (fig. 9/4) et $2n = 36$ (polyploïdie sporadique pour le Sous, établie à l'île Fuerteventura; cf. ci-dessus, p. 134).
- Cytotopodème endémique oriental-marocain (*E*), à aire réduite aux Triffa côtiers et à la région de Melilla (en pointillé sur la carte). Graines d'un type et d'une variation très particuliers, suborbiculaires, \pm tuberculées, ailées ou non, à aile large, mate ou brillante (fig. 8a). Caractères extra-séminaux: fleurs très grandes, pétales violets nettement > calice; capsules très grosses, subtronconiques (fig. 4); port très robuste, souche en plateau. Allogamie préférante dans populations marquées *e*. Nombre chromosomique: $2n = 36$ (fig. 9/6).
- Topodème oranais-côtier (*M*), dont l'aire morcelée s'étend aussi autour des chotts des hauts-plateaux algériens. Graines suborbiculaires, brun noir, tuberculées ou lisses, sur fond de testa aréolé (fig. 8b). Caractères extra-séminaux: fleurs assez grandes, pétales roses un peu > calice; capsules moyennes, suborbiculaires (fig. 3); souche en plateau avec nombreuses tiges grêles; feuilles à acumen en crochet. Allogamie, allogamie / autogamie ou autogamie préférante selon régions dans populations marquées *m*. Nombre chromosomique: $2n = 18$ (fig. 9/7 et 9/8).
- Topodème est-algérien (*R*); Kabylie-Numidie et Tell constantinois, limites imprécises vers le sud et l'ouest. Graines allongées-piriformes, à aile variable (rarement dimorphes), \pm tuberculées. Caractères extra-séminaux: fleurs assez grandes, pétales roses > sépales, styles un peu soudés; capsules moyennes à grandes. Allogamie / autogamie en proportions non précisées dans populations marquées *r*. Nombre chromosomique: $2n = 18$.
- Topodème nord-tunisien (*T*), à limites imprécises vers le sud et ouest-sicilien. Graines dimorphes, ailées ou non, très tuberculées (fig. 7b). Caractères extra-séminaux: fleurs assez petites, pétales blanc-rosé à peine > sépales, styles longuement soudés (fig. 2c). Allogamie faible dans populations marquées *t*. Nombre chromosomique: $2n = 18$ (fig. 9/10).
- Quatre topodèmes très restreints. – Sources de l'Oum-R'bia au Maroc: graines du “modèle” *S*; population marquée *s* (rond noir sur fond pointillé); $2n = 36$. – Centre et sud-est de l'Espagne: graines peu différentes du “modèle” *V*; 2 populations marquées *h*; $2n = 18$. – Sud tunisien: graines d'un “modèle” très proche de *E*; populations marquées *k*; $2n = 36$. – Côtes de Tripolitaine, peut-être jusqu'en Libye: graines d'un “modèle” très proche de *M*; populations marquées *m*; $2n = 18$.

Taxons (biologiques)

La présentation sous forme de topodèmes ne préjuge pas des liaisons entre populations au niveau cyto-génétique (rôle de l'isolement sexuel, des barrières géographiques, de la variation clinale) et des phénomènes de spéciation qui ont joué et continuent à jouer un rôle à l'intérieur de ce complexe. Pour essayer d'homologuer ces topodèmes à des taxons (toujours au sens "biologique" du terme!) spécifiques ou infraspécifiques, il faut compléter ce que j'écrivais jadis (Monnier, 1962: 332-334).

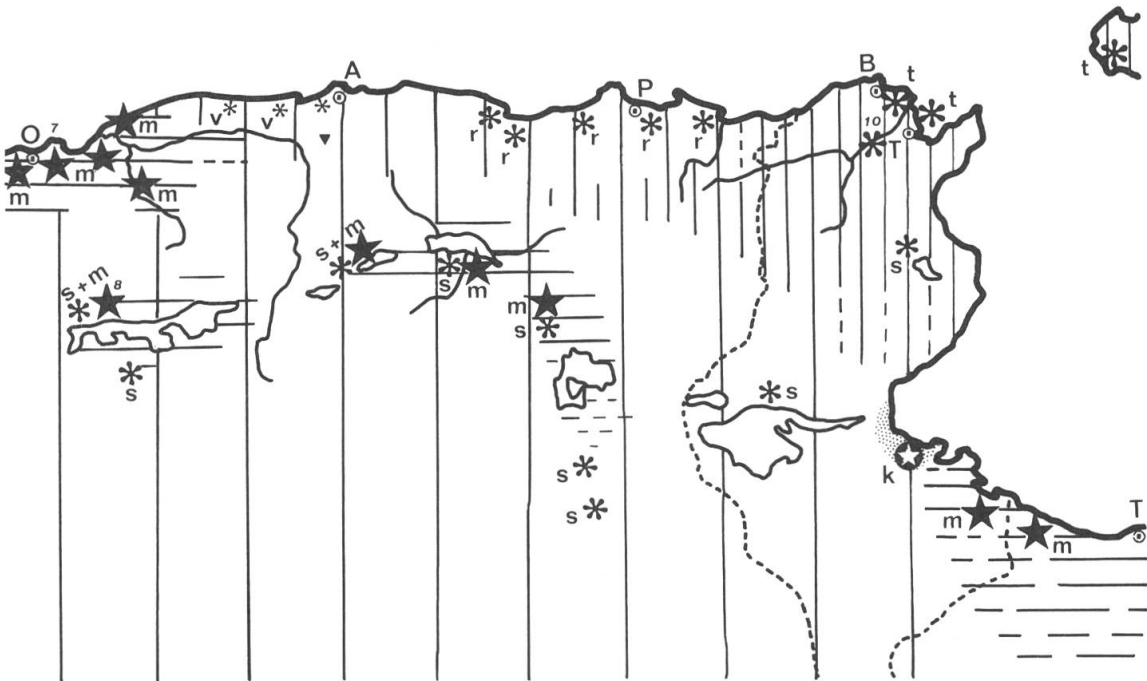
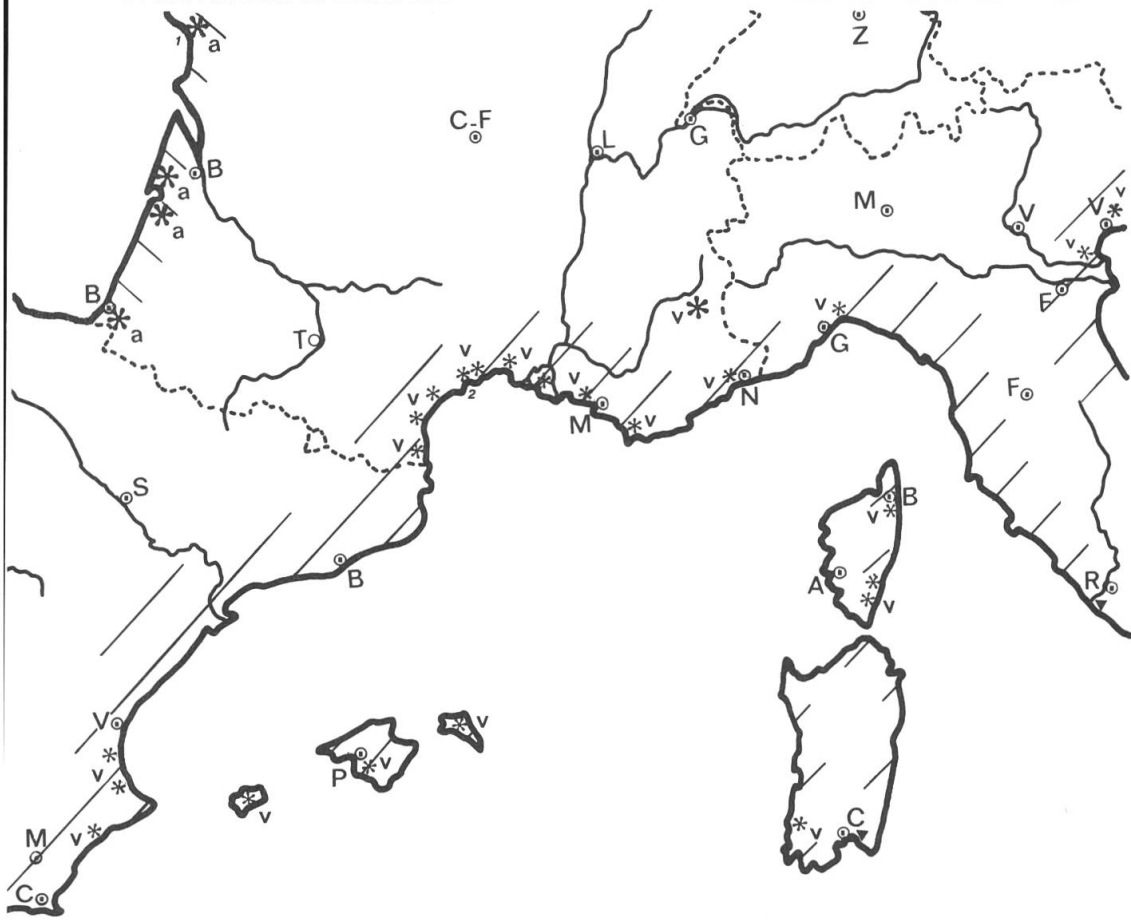
La spéciation au niveau diploïde (c'est-à-dire pour tous les topodèmes à $2n = 18$) s'est faite par voie de différenciation progressive, plutôt écospécifique et géographique, entraînant parfois des modifications géniques stables. Les populations du topodème *M* notamment, sont isolées sexuellement des autres par une barrière (d'ordre externe ou interne) sans doute bien antérieure aux pluviaux pléistocènes, qui ont vu son aire s'étendre, par delà les chotts, jusqu'au golfe de la Grande Syrte. Je considère qu'elles constituent un taxon ayant valeur d'espèce biologique isolée, à $2n = 18$. C'est un "hologamodème" au sens de Gilmour & Heslop-Harrison (1954).

Tous les autres topodèmes diploïdes (voir la carte, fig. 10) sont constitués de populations où la spéciation est plus ou moins avancée selon le degré d'isolement, les possibilités d'introggression et la dérive génétique. On a figuré sur la carte cette spéciation progressive par des astérisques de taille croissante: plus la spéciation est avancée, plus le degré d'isolement est important. On peut considérer ces topodèmes de même niveau diploïde comme des sous-espèces géographiques, plus ou moins liées encore entre elles par des possibilités d'échange de gènes (ce qui n'est presque plus vrai pour le topodème *T*) ainsi que, confirmant mes propres essais, cela a été démontré par Ratter (1972a) dans de belles expériences de croisements artificiels. Dans la nature, il arrive que des phénomènes d'introggression créent des biotypes intermédiaires entre les populations appartenant à des "-dèmes" (ou des taxons) voisins. C'est le cas notamment dans le Sous, où le topodème *I* a très vraisemblablement une origine introgressive et des caractères (de graines notamment) intermédiaires entre ceux des topodèmes *O* et *S*. L'apparition dans ces populations d'une polyploïdie sporadique (ronds noirs) est une confirmation d'une évolution vers un taxon amphidiploïde (par allopolyploïdie segmentaire). Mêmes remarques pour les populations voisines de Fès (Maroc: ronds noirs marqués *s*) et celles des sources de l'Oum-R'bia (taxon tétraploïde endémique, très isolé géographiquement).

Autre fait très intéressant: la création et l'établissement de taxons allotétraploïdes par croisement entre deux taxons diploïdes anciennement isolés. Le cas le plus remarquable est celui des populations de l'est marocain, "néopolyploïde" établi dans une aire distincte et isolée (cytotopodème *E*) et présentant des caractères nouveaux très particuliers qui justifient son statut d'espèce biologique cardinale. Naturellement ces taxons sont isolés des cytotopodèmes à $2n = 18$ par une barrière d'isolement sexuel due à la différence de valence gamétique (voir aussi Monnier, 1960b).

Correspondance entre "-dèmes", taxons (biologiques) et phénons (typologiques)

Cette importante question fera l'objet d'une publication complémentaire, suite au présent article. Provisoirement je considérerai dans ce complexe:



“-dème”	2n =	Nom proposé pour le “phénon” ± correspondant
V	18	<i>Spergularia marginata</i> (DC.) Kittel (1844) subsp. <i>marginata</i> (\equiv <i>S. marginata</i> var. <i>vulgaris</i> Clavaud, 1882, nom. illeg.).
A	18	<i>S. marginata</i> subsp. <i>angustata</i> (Clavaud) P. Monnier, comb. nova (\equiv <i>S. marginata</i> var. <i>angustata</i> Clavaud, 1882: 179).
O	18	<i>S. marginata</i> subsp. <i>occidentalis</i> P. Monnier (1968).
L	18	<i>S. marginata</i> subsp. <i>angustata</i> var. <i>lusitanica</i> P. Monnier, ined.
S	18	<i>S. marginata</i> subsp. <i>sauvagei</i> P. Monnier (1953).
I	18, 36	<i>S. marginata</i> subsp. <i>intermedia</i> (Maire) P. Monnier, comb. nova (\equiv <i>Spergula marginata</i> var. <i>intermedia</i> Maire, 1935: 191).
(I) ¹	36	<i>S. canariensis</i> P. Monnier, ined.
E	36	<i>S. embergeri</i> P. Monnier (1968).
M	18	<i>S. munbyana</i> Pomel (1874) subsp. <i>munbyana</i>
R	18	<i>S. marginata</i> subsp. <i>tunetana</i> var. <i>roberti</i> P. Monnier, ined. (\equiv <i>S. roberti</i> Foucaud, ined.).
T	18	<i>S. marginata</i> subsp. <i>tunetana</i> (Maire) P. Monnier, comb. nova (\equiv <i>Spergula tunetana</i> Maire, 1941: 205).
(S) ²	36	Non nommé.
H	18	Non nommé.
K	36	<i>S. kralikii</i> Foucaud ex P. Monnier, ined.
(M) ³	18	<i>S. munbyana</i> subsp. <i>libyca</i> P. Monnier, ined.

Tableau 1. — Correspondances proposées entre les “dèmes” et les “phénons” baptisés selon la méthode typologique.

- les taxons diploïdes isolés sexuellement comme espèces;
- les taxons diploïdes non isolés comme sous-espèces;
- les taxons tétraploïdes (naturellement isolés) comme espèces;
- si une variation clinale existe chez un taxon diploïde on peut distinguer quelques variétés.

Sans préjuger des correspondances ou discordances pouvant exister entre les “-dèmes”, les taxons et les phénons (là encore une discussion théorique sera nécessaire!) je proposerai donc dès maintenant un tableau de concordances (tab. 1), où figurent les noms adoptés pour “baptiser” les phénons correspondant ± aux unités biologiques. La typification, la désignation des spécimens, le matériel consulté et les problèmes de nomenclature figureront dans la publication complémentaire.

Les conclusions d'ordre phylogénétique et évolutif sur le complexe étudié ont déjà été données dans une publication antérieure (Monnier, 1962: 333-334). Je les considère comme toujours valables dans leur ensemble, me réservant d'y revenir ailleurs, lors de conclusions générales sur le genre *Spergularia*.

¹ Populations de Fuerteventura.

² Population des sources de l'Oum-R'bia.

³ Populations des côtes de Tripolitaine.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Briquet, J. I. (1910). *Prodrome de la flore Corse*. Vol. 1. Genève, Bâle & Lyon.
- Candolle, A. P. de (1808). *Icones plantarum Galliae rariorum*. Parisiis.
- (1824). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol. 1.
- Clavaud, E. (1882). *Flore de la Gironde*. Fasc. 1. Bordeaux.
- Davis, P. H. & V. H. H. Heywood (1963). *Principles of Angiosperm taxonomy*. Edinburgh & London.
- Favarger, C. (1967). Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.* 42: 163-206.
- (1969). L'endémisme en géographie botanique. *Scientia* 104: 1-16.
- & J. Contandriopoulos (1961). Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 32: 119-146.
- Fernandes, A. & M.-T. Leitão (1971). Contribution à la connaissance cytotaxinomique des Spermatophyta du Portugal. III. Caryophyllaceae. *Bol. Soc. Brot.* 45: 143-175.
- Gilmour, J. S. L. & J. Heslop Harrison (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27: 147-161.
- & S. M. Walters (1964). Recent researches in plant taxonomy. *Vistas Bot.* 4: 1-22.
- Grant, V. (1963). *The Origins of adaptations*. New-York.
- Gregor, J. W. (1939). Experimental taxonomy. IV. Population differentiation in North American and European sea plantains allied to *Plantago maritima* L. *New Phytol.* 38: 293-322.
- Guinochet, M. (1973). *Phytosociologie*. Paris.
- Harper, J. L., P. H. Lovell & K. G. Moore (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- Kindberg, N. C. (1863). *Monographia generis lepigonorum*. Upsaliae.
- Kittel, J. (1844). *Taschenbuch der Flora Deutschlands*. Ed. 2. Nürnberg.
- Komarov, V. L. (1936). *Flora SSSR*. Vol. 6. Mosqva & Leningrad.
- Lamarck, J. (1805). *Flore française*. Ed. 3, vol. 4. Paris.
- Linné, C. (1753, 1762). *Species plantarum*. Ed. 1, ed. 2. Holmiae.
- Lönnroth, J. (1854). *Observationes criticae plantas suecicas illustrantes*. Upsaliae.
- Maire, R. (1935). Contributions à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Fascicule 23. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 26: 184-234.
- (1941). Contributions à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Fascicule 31. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 32: 202-224.
- Mayr, E. (1974). *Populations, espèces et évolution*. Paris.
- Monnier, P. (1953a). Sur quelques spergulaires du Maroc appartenant au groupe *Spergula marginata* (DC.) Murbeck. *Recueil Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Univ. Montpellier, Sér. Bot.* 6: 78-88.
- (1953b). Une espèce à exclure de la flore du Maroc: *Spergula seminulifera* (Hy) Maire. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* 7: 112-115.
- (1955). Introduction à une révision du genre *Spergularia* (Pers.) Presl au Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc* 35: 145-163.
- (1956). Contribution à l'étude de l'"espèce collective" *Spergularia rubra* (L.) Presl. Une espèce méditerranéenne méconnue: *Spergularia nicaeensis* Sarato. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 8: 141-156
- (1960a). Biosystématique de quelques *Spergularia* méditerranéens. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 250: 4429-4431.

- Monnier, P. (1960b). Biosystématique de quelques *Spergularia* méditerranéens. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 251: 117-119.
- (1962). Biogéographie et micro-évolution chez *Spergularia marginata* Kitt. sensu latissimo dans le bassin méditerranéen occidental, Afrique du Nord notamment. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 325-335.
 - (1968). Synopsis du genre *Spergularia* (Pers.) Presl au Maroc. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 19: 87-113.
 - (1973). *Spergularia* (Pers.) Presl. In M. Guinochet & R. de Vilmorin, *Flore de France*. Fasc. 1: 260-263. Paris.
 - & J. A. Ratter (1964). *Spergularia*. In T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. H. Valentine, S. M. Walters & D. A. Webb (ed.), *Flora europaea*. Vol. 1: 154-156. Cambridge.
- Nègre, R. (1959). Recherches phytogéographiques sur l'étage de végétation méditerranéen aride (sous-étage chaud) au Maroc occidental. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, Sér. Bot.* 13.
- Pomel, A. (1874). *Nouveaux matériaux pour la flore atlantique*. Paris & Alger.
- Presl, C. (1826). *Flora Sicula*. Praga.
- Puech, S. (1974). Polymorphisme, fertilité et ploïdie dans les populations caussenardes de *Teucrium rouyanum* Coste et Soulié, *Bull. Soc. Bot. France* 121: 23-34.
- Quézel, P. & P. Monnier (1958). Une spergulaire nouvelle du Tibesti. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N.* 49: 279-285.
- J. Contandriopoulos & A. Pamukçuoğlu (1970). Contribution à l'étude de la flore des hautes montagnes de l'Anatolie occidentale. *Candollea* 25: 341-387.
- Ratter, J. A. (1959). A Cytogenetic study in *Spergularia*. Diss., Liverpool.
- (1969a). Cytogenetic studies in *Spergularia*: IV. Some further interspecific hybrids. *J. Roy. Bot. Gard. Guild* 29/2: 213-224.
 - (1969b). Cytogenetic studies in *Spergularia*: V. Some interspecific hybrids involving *S. media* (L.) C. Presl. *J. Roy. Bot. Gard. Guild* 29/2: 225-232.
 - (1972a). Cytogenetic studies in *Spergularia*: VII. Cryptic speciation in *S. media* (L.) C. Presl and *S. marina* (L.) Griseb. *J. Roy. Bot. Gard. Guild* 32/2: 291-296.
 - (1972b). Cytogenetic studies in *Spergularia*: VIII. Barriers to the production of viable interspecific hybrids. *J. Roy. Bot. Gard. Guild* 32/2: 297-301.
- Reese, G. (1958). Polyploidie und Verbreitung. *Z. Bot.* 46: 339-354.
- Rensch, B. (1929). *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Berlin.
- Roszbach, R. (1940). *Spergularia* in North and South America. *Contr. Gray Herb.* 130: 57-83, 105-143, 158-193, 203-213.
- Sauvage, C. (1963). Etages bioclimatiques. In: *Notices explicatives. Atlas du Maroc*. Rabat.
- Simon, E. & P. Monnier (1958). Une espèce française méconnue: *Spergularia heldreichii* (Foucaud) E. Simon & P. Monnier. *Bull. Soc. Bot. France* 105: 255-264.
- Stebbins, G. L. (1950). *Variation and evolution in plants*. New York & London.
- Sterck, A. A. (1968). *Een studie van de variabiliteit van Spergularia media en Spergularia marina van Nederland*. Diss., Tilburg.
- (1969a). Biosystematic studies on *Spergularia media* and *S. marina* in the Netherlands. I. The morphological variability of *S. media*. *Acta Bot. Neerl.* 18: 325-338.
 - (1969b). Biosystematic studies on *Spergularia media* and *S. marina* in the Netherlands. II. The morphological variability of *S. marina*. *Acta Bot. Neerl.* 18: 467-476.
 - (1969c). Biosystematic studies on *Spergularia media* and *S. marina* in the Netherlands. III. The variability of *S. media* and *S. marina* in relation to the environment. *Acta Bot. Neerl.* 18: 561-577.

- Sterck, A. A. (1969d). Biosystematic studies on *Spergularia media* and *S. marina* in the Netherlands. IV. Reproduction, dissemination, karyogenetics and taxonomy. *Acta Bot. Neerl.* 18: 639-650.
- E. L. Dijkhuizen (1972). The relation between the genetic determination and the ecological significance of the seed wing in *Spergularia media* and *S. marina*. *Acta Bot. Neerl.* 21: 481-490.
- Thompson, P. A. (1973). Seed germination in relation to ecological and geographical distribution. In V. H. Heywood (ed.), *Taxonomy and ecology. Syst. Assoc. Special vol. 5.*
- Tischler, G. (1950). *Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas.* S-Gravenhage.

