

Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale : IX. *Digitalis mariana* Doiss. : endémique de la Sierra Morena et de ses contreforts

Autor(en): **Hinz, Petra-Andrea**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **44 (1989)**

Heft 1

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879605>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale.

IX. *Digitalis mariana* Boiss. — endémique de la Sierra Morena et de ses contreforts

PETRA-ANDREA HINZ

RÉSUMÉ

HINZ, P.-A. (1989). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. IX. *Digitalis mariana* Boiss. — endémique de la Sierra Morena et de ses contreforts. *Candollea* 44: 147-174. En français, résumés français et anglais.

L'étude de la variation des populations du *D. mariana* au moyen de l'analyse factorielle des correspondances met en évidence deux groupements naturels à l'intérieur de cette espèce. La délimitation nette entre les groupements justifie l'attribution du rang sous-spécifique: *D. mariana* subsp. *mariana* et *D. mariana* subsp. *heywoodii*. Parmi les 63 caractères morphologiques examinés, plusieurs sont à haut poids taxonomique: pilosité de la tige, des feuilles et de l'inflorescence; couleur et ornementation de la corolle. Les individus de la Sierra de Aracena montrent, en revanche, des liens de parenté soit avec le *D. purpurea* soit avec le *D. mariana*. Ils sont interprétés comme introgressifs. Le comportement écologique des populations est comparé. Les données chorologiques montrent que les deux taxons infraspécifiques sont allopatriques. Des observations expérimentales complètent cette recherche. Enfin, une partie systématique donne l'ensemble des informations obtenues pour les deux sous-espèces: description, nombres chromosomiques, iconographie et cartes de répartition.

ABSTRACT

HINZ, P.-A. (1989). Biosystematical studies of the *Digitalis purpurea* L. aggregate (Scrophulariaceae) in the western Mediterranean area. IX. *Digitalis mariana* Boiss. — endemic of the Sierra Morena and its foot-hills. *Candollea* 44: 147-174. In French, French and English abstracts.

The study of variation of the populations of *D. mariana* by means of factorial analysis of correspondence points out two natural groups. The demarcation being clear between these two groups, they can be attributed the rank of subspecies: *D. mariana* subsp. *mariana* et *D. mariana* subsp. *heywoodii*. From the 63 characters examined, several are of high taxonomic value: pubescence of stem, leaves and inflorescence; colour and ornamentation of the corolla. The individuals of Sierra de Aracena show parental links either with the *D. purpurea* or with the *D. mariana*. They are interpreted as introgressive. The ecological behaviour of the populations of *D. mariana* is compared. Chorological data show that the two infraspecific taxa are allopatric. Experimental observations complete this study. Finally, a systematic part sums up information obtained for each subspecies: description, chromosomal numbers, iconography and distribution maps.

Introduction

Notre étude biosystématique fondée sur une analyse factorielle des correspondances et une analyse discriminante, a mis en évidence quatre groupements naturels à l'intérieur de l'agrégat *Digi-*

talís purpurea. Les populations de la Sierra Morena, en Espagne, et de ses contreforts qui s'étendent jusqu'au Portugal, forment un de ces quatre groupes, le *D. mariana* Boiss. Les caractères suivants leur sont communs (HINZ, 1988b):

- calice étalé;
- corolle subitement rétrécie à la base;
- corolle glabre;
- lèvre supérieure entière;
- capsule dépassant le calice.

Hormis cette homogénéité, l'ensemble des populations de la Sierra Morena manifeste toutefois une variabilité importante. A la suite de notre analyse générale de l'agrégat *D. purpurea*, une étude plus approfondie de la variation infraspécifique du *D. mariana* était nécessaire.

Historique

Le double aspect de l'homogénéité générale du *D. mariana* et du particularisme régional des populations a entraîné d'une part dans la littérature des opinions contradictoires et est à l'origine, d'autre part, de lacunes importantes jusqu'à aujourd'hui.

- 1841 BOISSIER décrit le *D. mariana* de Despeñaperros dans la Sierra Morena.
- 1921 PAU admet le *D. mariana* au rang variétal du *D. purpurea*.
- 1925 FONT QUER considère plusieurs taxons proches du *D. purpurea* dont le *D. mariana* comme des races. Sur sa carte de répartition, il n'indique que deux localités: le col de Despeñaperros et la gorge du rio Guadalupe.
- 1945 SANCHEZ JURADO & MENDEZ CAMACHO signalent le *D. tomentosa* dans la province de Huelva.
- 1946 RIVAS GODAY retient le *D. mariana* au rang sous-spécifique.
- 1959 PINTO DA SILVA & SILVA décrivent le *D. purpurea* subsp. *heywoodii* dans les environs de Reguengos de Monsaraz au Portugal. En 1961, ils l'élèvent au rang spécifique.
- 1981 MOLERO MESA & al. et BLANCA LOPES & VALLE TENDERO mentionnent le *D. heywoodii* dans la partie orientale de la Sierra Morena.
- 1982 PEREZ CHISCANO signale le *D. heywoodii* dans la province de Badajoz en Espagne.
- 1985 RIVERA & CABEZUDO considèrent la digitale de la Sierra de Aracena comme faisant partie du *D. mariana*.
- 1987 Selon le "Flora Vasculaire de Andalucía occidental" de VALDES & al. quatre taxons du genre *Digitalis* sont présents dans la Sierra Morena: le *D. thapsi*, le *D. purpurea* subsp. *purpurea*, le *D. purpurea* subsp. *mariana* et le *D. purpurea* subsp. *heywoodii*.

Cet aperçu de la littérature montre que la discussion se concentre sur la délimitation chorologique et morphologique du *D. mariana* et du *D. heywoodii*. Rappelons à ce propos, que les caractères diagnostiques de ces deux taxons sont souvent identiques (tab. 1). Signalons également que leurs loci classici se situent aux deux extrémités de la chaîne de la Sierra Morena, orientée d'est en ouest.

Les populations de digitales pourpres entre ces deux pôles géographiques n'ont, en revanche, été que peu étudiées jusqu'à aujourd'hui.

Caractère	<i>D. mariana</i>	<i>D. heywoodii</i>
Longévité	pérennante	pérennante
Souche	une à plusieurs hampes	une à plusieurs hampes
Hampe	dressée, 15 à 45 cm	30 à 100 cm
Tige	angulaire, blanche tomenteuse	angulaire, grisâtre laineuse
Feuilles	ovales à elliptiques, tomenteuses sur les deux faces, feuilles supérieures sessiles	ovales à lancéolées, laineuses sur la face inférieure, feuilles supérieures sessiles, demi-amplexicaules
Inflorescence	10 à 20 fleurs	30 à 50 fleurs
Bractée	très courte	ovale, acuminée, laineuse sur la face inférieure
Pédoncule	tomenteux, deux à trois fois plus long que le calice	laineux, égalant ou plus long que la bractée
Calice	ovale, obtus	elliptique, aigu
Corolle	subitement rétrécie, rose, glabre, ponctuée, auréolée	blanche à rosâtre, éparsément poilue, ponctuée, à points petits, non auréolée
Lèvre supérieure	entière	—
Style	—	glabre
Filet	glabre	—
Capsule	deux fois plus longue que le calice	—
Graines	noires	noires

Tableau 1. — Comparaison de caractères diagnostiques du *D. mariana* et du *D. heywoodii*.

Matériel et méthodes

Notre recherche biosystématique des populations de la Sierra Morena et de ses contreforts repose sur environ 200 échantillons des herbiers, cités ci-après selon HOLMGREN & al. (1981):

BC, BM, COI-WIL, G, G-BU, GDA, JACA, LISU, MA, MAF, PEREZ-CHISCANO, RNG, ZT.

Parmi ces échantillons, une soixantaine a été choisie pour une étude plus détaillée. Le choix a été effectué de façon à obtenir une large couverture du domaine géographique et de la variabilité morphologique. Nos observations écologiques se basent sur 47 échantillons répartis sur 19 stations visitées. Elles sont complétées par les indications figurant sur les étiquettes et les informations issues de la littérature, en particulier pour les régions que nous n'avons pas parcourues.

Pour la définition et la terminologie des caractères ainsi que des paramètres écologiques nous suivons exactement les méthodes décrites dans une publication antérieure (HINZ & al., 1986).

La méthode de statistique multivariée employée dans cette recherche a également fait l'objet d'une publication antérieure (HINZ, 1988b). Précisons seulement que l'analyse factorielle des correspondances du *D. mariana* porte sur 58 individus. Comme groupe de référence, les 339 échantillons mesurés du *D. purpurea* ont été inclus dans cette analyse. La localisation des échantillons inclus dans cette analyse est donnée dans HINZ (1988b, p. 624 à 639).

La matrice contient 80 variables, après la suppression des variables tautologiques et après l'éclatement des caractères codés de façon discontinue.

Enfin, des essais de culture permettent de contrôler le comportement des populations dans un environnement commun.

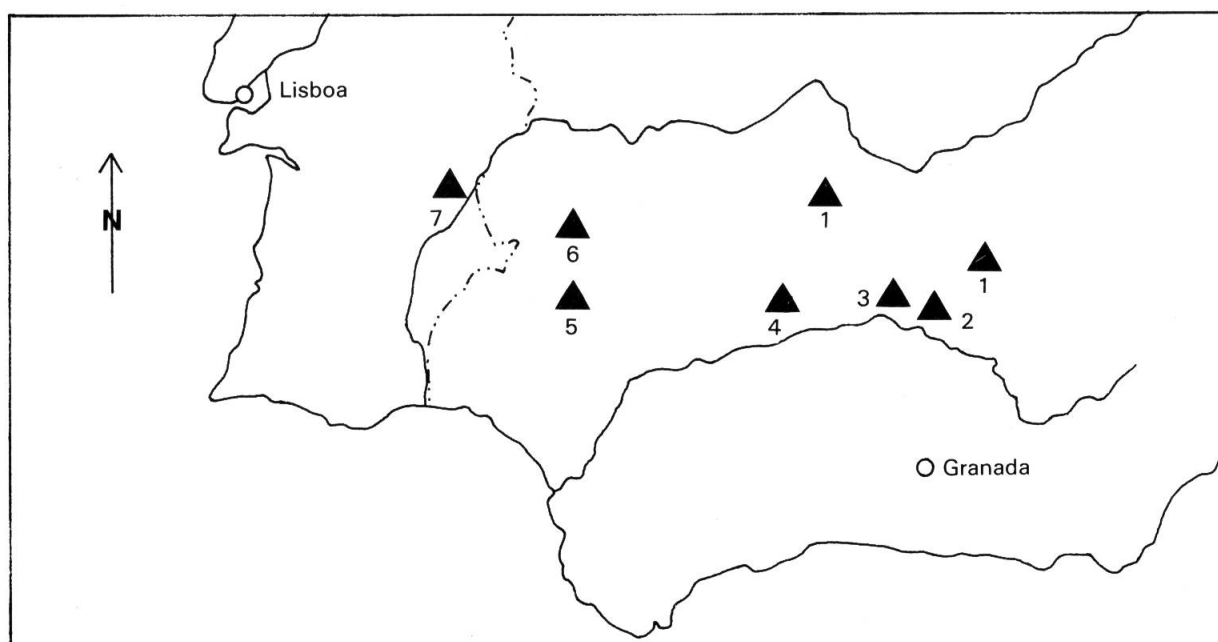


Fig. 1. — Localisation géographique des populations étudiées (1 = Despeñaperros, 2 = Baños de la Encina, 3 = Andújar, 4 = environs de Cordoba, 5 = Sierra de Aracena, 6 = Jerez de los Caballeros et 7 = Reguengos de Monsaraz).

Populations étudiées

La notion de population est ici comprise au sens de morpho- et topodème, termes définis par GILMOUR & GREGOR (1939) et par GILMOUR & HESLOP-HARRISON (1954): nous avons donc délimité les populations en fonction de critères morphologiques et topographiques. D'est en ouest de la Sierra Morena, sept populations ont été étudiées. Leur localisation géographique est indiquée sur la carte de la figure 1.

Recherche des groupements naturels à l'intérieur du *D. mariana*

Données écologiques

Les populations étudiées sont souvent liées à des habitats très particuliers. Le tableau synoptique (tab. 2) résume nos propres observations, relevées sur le terrain. Quelques indications glanées dans la littérature complètent cet aperçu de l'habitat du *D. mariana*.

Despeñaperros. — Le pôle oriental de la Sierra Morena est formé de roches métamorphiques (RIVAS GODAY & BELLOT RODRIGUEZ, 1944). Nous avons récolté le *D. mariana* dans son locus classicus sur pelite noire où il occupe des fissures de rochers, ou bien s'installe au pied des grands blocs. Les étiquettes d'herbier, ainsi que les indications de RIVAS GODAY & BELLOT RODRIGUEZ (1944) confirment son caractère rupicole au locus classicus. Du point de vue phytosociologique, le *D. mariana* est caractéristique d'une variété particulière de l'association à *Jasione mariana* et *Dianthus lusitanicus* (RIVAS GODAY, 1954).

Baños de la Encina. — Selon BLANCA LOPES & VALLE TENDERA (1981) les digitales se rencontrent ici sur des affleurements granitiques sur un sol peu profond. Elles apparaissent dans l'association du *Sanguisorbo-Quercetum suberis* et ses groupements plus dégradés.

Andújar. — Les populations se rencontrent également sur granite. Les plantes prospèrent dans les fentes de rochers ou au pied de gros blocs parsemés dans les prés.

Population	ALTI	TOPO	EXPO	GEOL	SQUE	STAB	VEGE	ARBO	ARBU	HERB	IMPA
1. Despeñaperros	700 m	col	—	pélite	100%	stabilisé	rochers	0%	0%	0%	naturelle
2. Baños de la Encina	—	—	—	granite	—	—	—	—	—	—	—
3. Andújar	500-600 m	plateau	E-S	granite	50-100%	stabilisé	prairie / rochers	0%	0%	25-70%	nat. / pâturée
4. Cordoba	180-750 m	gorge / vers. mont.	variable	granite / argilite	50-100%	stabilisé / éboulis	chênaie / rochers	0%	0%	variable	nat. / talus
5. Sierra de Aracena	350-800 m	gorge / vers. mont.	N-E	pélite / argilite	25-100%	stabilisé / éboulis	subéraie / ptéridaie	5-75%	5-50%	5.75%	talus
6. Jerez de los Caballeros	300-400 m	plateau / gorge	variable	granite	50-100%	stabilisé	maquis / rochers	0-50%	0-25%	0-75%	nat. / pâturée
7. Reguengos de Monsaraz	160-230 m	plateau	SE-NW	granite	50-100%	stabilisé	chênaie / rochers	0-50%	0%	0-50%	naturelle

Tab. 2. — Comparaison des paramètres écologiques des différentes populations étudiées (ALTI = altitude; TOPO = topographie; EXPO = exposition; GEOL = substrat géologique; SQUE = recouvrement des éléments squelettiques; VEGE = type de végétation; ARBO = recouvrement de la strate arborescente; ARBU = recouvrement de la strate arbustive; HERB = recouvrement de la strate herbacée; IMPA = impact humain).

Facteur	Valeur propre	Taux d'inertie	Taux d'inertie cumulé
1	0.0008736	8.93%	8.93%
2	0.0007542	7.71%	16.64%
3	0.0005522	5.64%	22.28%
4	0.0005190	5.30%	27.58%

Tableau 3. — Valeurs propres et taux d'inertie pour les facteurs 1 à 4 de l'analyse factorielle des correspondances (397 individus, 80 variables).

Environs de Cordoba. — Ces populations occupent des substrats (granite, pélite schisteuse et quartzite) ainsi que des habitats différents. Elles se rencontrent dans la forêt de *Quercus ilex*, dans le maquis bas ou sur les versants plus ou moins herbeux des gorges. Toutefois, 60% des échantillons sont des chasmophytes véritables.

Sierra de Aracena. — La Sierra de Aracena forme la partie sud-occidentale de la chaîne de la Sierra Morena composée de roches métamorphiques (pélite, argilite schisteuse). On rencontre la digitale de préférence en exposition nord à est entre 350 et 800 m d'altitude. L'habitat ressemble à celui du *D. purpurea* en Europe nord-occidentale et centrale (HINZ, 1988a). Souvent liée à la forêt de *Quercus suber* ou associée avec le *Pteridium aquilinum*, la digitale occupe, dans la Sierra de Aracena, des endroits ombragés sur sol plus profond.

Jerez de los Caballeros. — Les digitales prospèrent là encore sur granite, mais aussi sur argilite. Elles occupent des habitats rocheux en bordure de maquis ou les versants herbeux des gorges.

Reguengos de Monsaraz. — L'habitat rappelle ce que nous avons vu à Andújar: de grands blocs granitiques dispersés dans le paysage. Les digitales occupent les fentes de rochers ou bien s'installent au pied des gros blocs où le sol est déjà plus profond. Soulignons encore qu'à cette altitude, elles cherchent souvent l'ombre du *Quercus lusitanicus* ou de l'*Olea europaea*.

Analyse factorielle des correspondances sur la base des données morphologiques

Valeurs propres et taux d'inertie (tab. 3). — Les résultats de l'analyse factorielle des correspondances donnent pour chaque facteur la valeur propre, le taux d'inertie ainsi que le taux d'inertie cumulé. Dans notre analyse, les facteurs 1 à 4 expliquent 28% de l'information totale contenue dans les données. Le cinquième facteur n'exprime que 4.5% d'information supplémentaire et le sixième n'ajoute que 4%. En fait, les analyses préliminaires en matrice simple sont parvenues à une explication de 70% de l'information par les 4 premiers facteurs. De même, une analyse préliminaire en matrice éclatée, basée sur un nombre réduit des échantillons de référence, est parvenue à un pourcentage élevé d'explication.

Graphique des axes 1 et 2 (fig. 2). — Pour la clarté des diagrammes d'analyse, nous avons préféré une forme graphique plus explicite que le produit issu de l'ordinateur. L'interprétation est faite selon la méthodologie décrite dans HINZ (1988b). Les axes 1 et 2 expliquent 16.64% de l'information contenue dans les données. Leur projection permet de mettre en évidence trois concentrations distinctes à l'intérieur du nuage global des individus. La première concentration, de forme oblongue, se situe au centre du diagramme et dans les deux quadrants inférieurs (A); la deuxième est située à cheval entre les deux quadrants supérieurs (B) et la troisième, de forme suborbiculaire, se situe en haut du quadrant supérieur gauche (C). Notons toutefois la présence d'individus intermédiaires entre les nuages A et B. L'axe 1 est particulièrement bien expliqué par les caractères de pilosité (tab. 4). Les variables de glandulosité (IGLA, TGLA, FGLA et CAGL) tirent les individus vers la droite du diagramme, alors que les variables de pilosité simple (FPOI, IPOI et dans une moindre mesure CAPO) les tirent vers la gauche du diagramme. Sur l'axe 2, la contribution du caractère

<i>Facteur 1</i>	<i>Facteur 2</i>		<i>Facteur 3</i>		<i>Facteur 4</i>		
IGLA	0.51	C.FO_subitement rétréci	0.61	I.HA	0.46	FPDE_décurrent	0.28
TGLA	0.41	C.AU_nulles	0.60	I.NO	0.42	IPGL_courts	0.25
FGLA	0.37	C.FO_graduellement rétréci	0.56	T.HA	0.40	FPDE_non décurrent	0.23
CAGL	0.37	C.CO_blanchâtre	0.47	CAPO	0.33	CAPG_courts	0.23
F.LA	0.32	C.PO	0.39	F.A/	0.24	F.MA_dentée	0.19
F.A/	0.31	C.A.C_étalé	0.33	F.LA	0.23	CAPG_moyens	0.17
IPOI	0.28	FPOI	0.33	IPOI	0.21	FGLA	0.16
FPOI	0.23	TPOI	0.17	CAGL	0.18	C.IN	0.15
IBLO	0.19	C.AU_fusionnées	0.16	C.A.C_appliqué	0.17	C.L/	0.13
T.HA	0.18	IBLO	0.15	CPUB_poilu	0.13	CAL/	0.12

Tableau 4. — Contribution relative des 10 premières variables aux facteurs 1 à 4 de l'analyse factorielle des correspondances.

C.FO est très forte (tab. 4). Nous avons mis en évidence un antagonisme net entre les individus à corolle graduellement rétrécie à la base et ceux à corolle subitement rétrécie. Ce caractère semble corrélé avec l'étalement du calice (C.A.C__étalé). De la même façon, les variables de la couleur de la corolle (C.CO) et de la nature des auréoles (C.AU) contribuent à l'antagonisme du deuxième facteur.

Graphique des axes 1 et 3. — Cette projection ne permet pas l'individualisation d'un nuage. L'axe 3 est uniquement défini par un gradient des dimensions générales des plantes (tab. 4).

Graphique des axes 1 et 4. — Sans surprise, le graphique des axes 1 et 4 n'apporte que très peu d'information nouvelle (5.3%). Les nuages d'individus (A, B et C) restent confondus. Le quatrième facteur est défini par les variables FPDE__décurrent, CAPG__moyens et C.IN sur le demi-axe positif, et par les variables FPDE__non décurrent, IPGL__courts, CAPG__courts et F.MA__dentée sur le demi-axe négatif (tab. 4).

Graphique des axes 2 et 3 (fig. 3). — Les axes 2 et 3 expliquent 13.4% de l'information. Dans cette projection, on retrouve à nouveau les trois concentrations définies à l'intérieur du nuage des individus. Le nuage A se situe à l'origine des axes et dans la partie gauche du diagramme. Le nuage C est à nouveau le plus excentrique. Les variables C.FO__subitement rétrécie, C.AU__nulles et C.CO__blanchâtre contribuent fortement à sa position. Entre ces deux concentrations d'individus se situe un troisième nuage (B). L'existence des individus intermédiaires entre les nuages A et B est mise à nouveau en évidence. L'axe 2 est défini par l'antagonisme de la forme de la corolle (C.FO) alors que le troisième axe factoriel sépare les individus selon les dimensions générales de la plante (tab. 4).

Hiérarchisation des caractères (tab. 5). — L'intégration de tous les caractères utilisés dans l'analyse factorielle des correspondances nous a permis de dégager trois groupes. La contribution relative des variables aux axes factoriels nous permet d'évaluer l'importance des caractères pour la ségrégation de ces groupes. Ces sont les caractères réunis dans le tableau 5 qui contribuent le plus au résultat de l'analyse factorielle des correspondances.

Les groupes naturels mis en évidence

Trois entités se dégagent. Elles correspondent aux taxons que nous avons mis en évidence. La délimitation entre les nuages B et C est si nette, que nous leur attribuons le rang de sous-espèce. Nous concluons donc à la répartition suivante:

- A: *Digitalis purpurea* L. (échantillons de référence).
- B: *Digitalis mariana* Boiss. subsp. *mariana*;
- C: *Digitalis mariana* Boiss. subsp. *heywoodii* (Pinto da Silva & Silva) Hinz, comb. nov.
- individus intermédiaires entre A et B: ces sont des populations introgressives entre le *D. mariana* Boiss. et le *D. purpurea* L.

Sur l'ensemble des graphiques, la forme du nuage (déterminée par les positions respectives des individus à l'intérieur d'un même taxon) et la position relative des nuages entre eux donnent des renseignements supplémentaires.

Le nuage le plus excentrique est celui du *D. mariana* subsp. *heywoodii*. Cette situation dénote un degré de différenciation particulièrement marqué entre ce taxon et le *D. purpurea*. L'échantillon-type se détache souvent du groupe car il s'agit d'un échantillon morphologiquement atypique. Il est moins poilu et l'observation des caractères distinctifs, comme la couleur de la corolle et la nature des auréoles, n'ont pas été possibles. Notons que pour des raisons nomenclaturales et selon le principe d'antériorité, l'espèce doit porter le nom du *D. mariana*; le *D. heywoodii* est ainsi une sous-espèce du premier.

Le *D. mariana* subsp. *mariana* forme également un nuage homogène, intercalé entre le nuage du *D. mariana* subsp. *heywoodii* et celui du *D. purpurea*. Les individus à corolle jaunâtre et donc

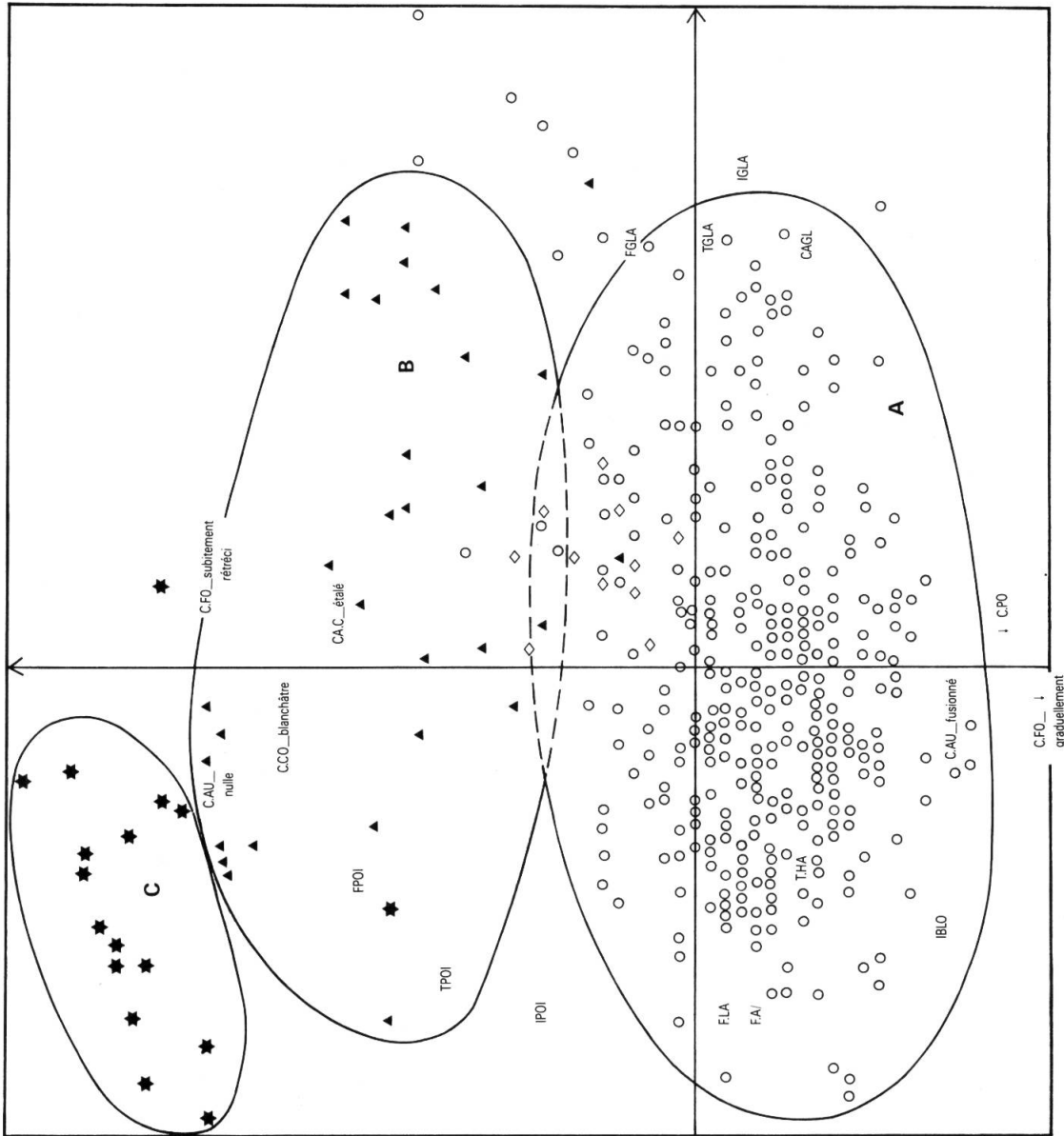


Fig. 2. — Diagramme interprété des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances: chaque individu est remplacé par un symbole correspondant au groupement naturel dans lequel il a été classé à l'issue de ce travail: ○ *D. purpurea*; ◇ individu introgressif entre le *D. purpurea* et le *D. mariana*; ▲ *D. mariana* subsp. *mariana*; ★ *D. mariana* subsp. *heywoodii*. Les variables de haut poids taxonomique ont été indiquées au moyen des sigles données précédemment (HINZ & al., 1986: 363-367).

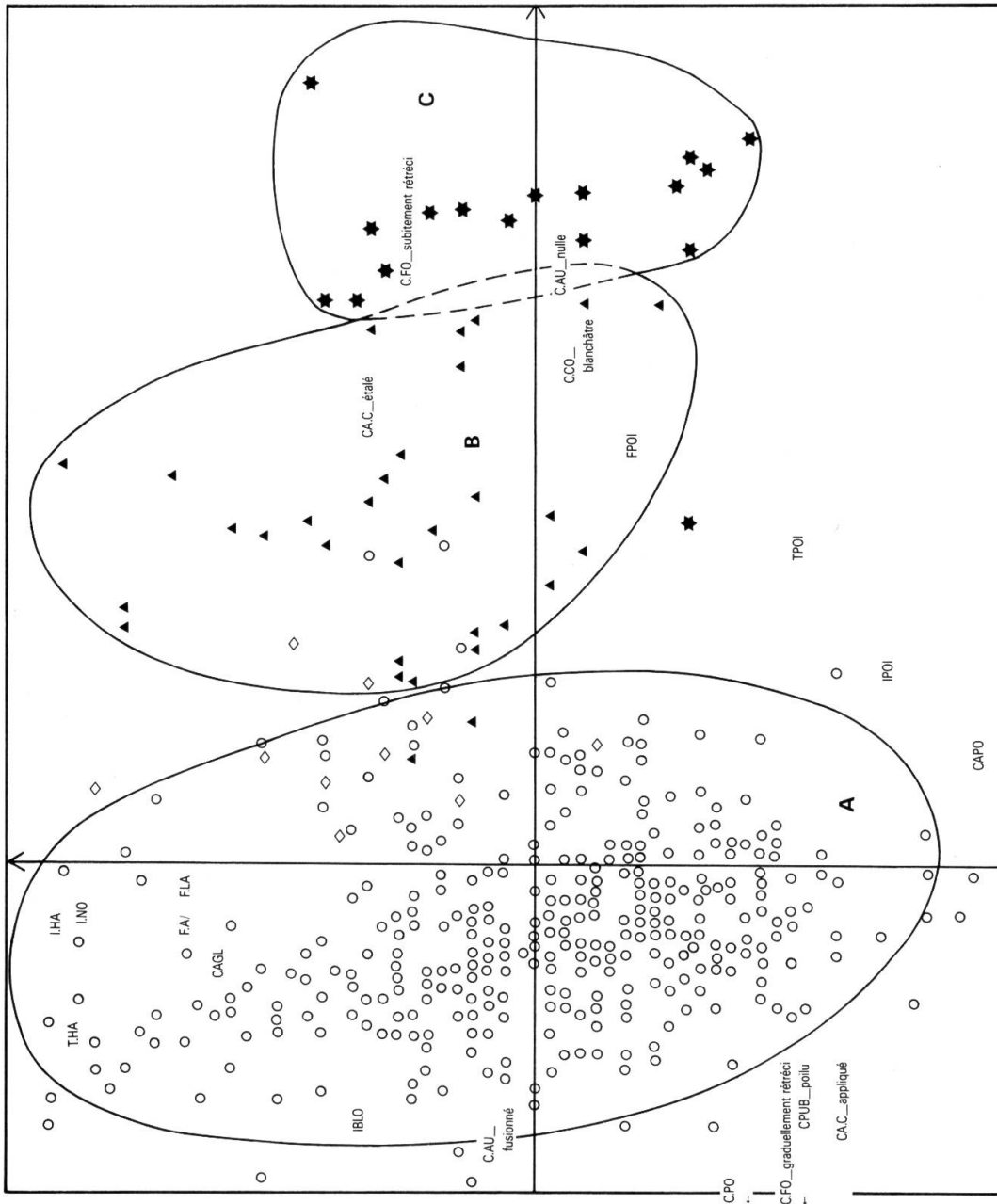


Fig. 3. — Diagramme interprété des axes 2 et 3 de l'analyse factorielle des correspondances: l'interprétation est faite dans le même sens que pour la figure 2.

<i>Position</i>	<i>Variable</i>	<i>Contribution relative</i>
1	C.FO-subitement rétréci	0.61
2	C.AU-nulles	0.60
3	C.FO-graduellement rétréci	0.56
4	IGLA	0.51
5	C.CO-blanchâtre	0.47
6	I.HA	0.46
7	I.NO	0.42
8	TGLA	0.41
9	T.HA	0.40
10	C.PO	0.39

Tableau 5. — Hiérarchisation des variables selon leur contribution relative aux facteurs 1 à 4 de l'analyse factorielle des correspondances.

sans auréoles, s'approchent du nuage du subsp. *heywoodii* alors que les individus à corolle rose à purpurine et à pilosité plus courte forment un pont vers le *D. purpurea*. Le centre du nuage contient les individus bien développés du subsp. *mariana*, qui inclut également l'échantillon-type.

Discussion

Les caractères

Forme biologique

Selon la terminologie de RAUNKIAER (1937), il s'agit des hémicryptophytes pérennantes. Dans la Sierra de Aracena, le pourcentage des échantillons bisannuels est cependant plus élevé. La cespitosité apparente de la souche est naturellement plus importante dans les populations vivaces. Celles de la Sierra de Aracena sont en général caractérisées par une seule hampe florale par individu, comme c'est le cas pour le *D. purpurea*.

Hampe

La hauteur de la plante reflète souvent les conditions écologiques; nous l'avons déjà remarqué pour les populations du *D. minor* aux Baléares (HINZ, 1987b): les chasmophytes ou les populations rupicoles (*D. mariana* subsp. *mariana* et *D. mariana* subsp. *heywoodii*) ont des hampes plus courtes. Les populations liées à la forêt sur sol terreux comme dans la Sierra de Aracena ont, au contraire, des hampes particulièrement robustes et élevées.

Feuilles de la tige

Dimensions. — Parmi les résultats de la biométrie des feuilles, les paramètres qui reflètent la largeur relative du limbe foliaire sont les plus intéressants: elle diminue graduellement d'est en ouest jusqu'à la Sierra de Aracena. Au pôle occidental de la chaîne principale, dans les populations du *D. mariana* subsp. *heywoodii*, réapparaissent des feuilles largement ovales (fig. 4). Compte tenu de sa constance au sein des populations et de sa corrélation avec les facteurs géographiques, la largeur relative des feuilles indique une variation continue, clinale à l'intérieur du subsp. *mariana*.

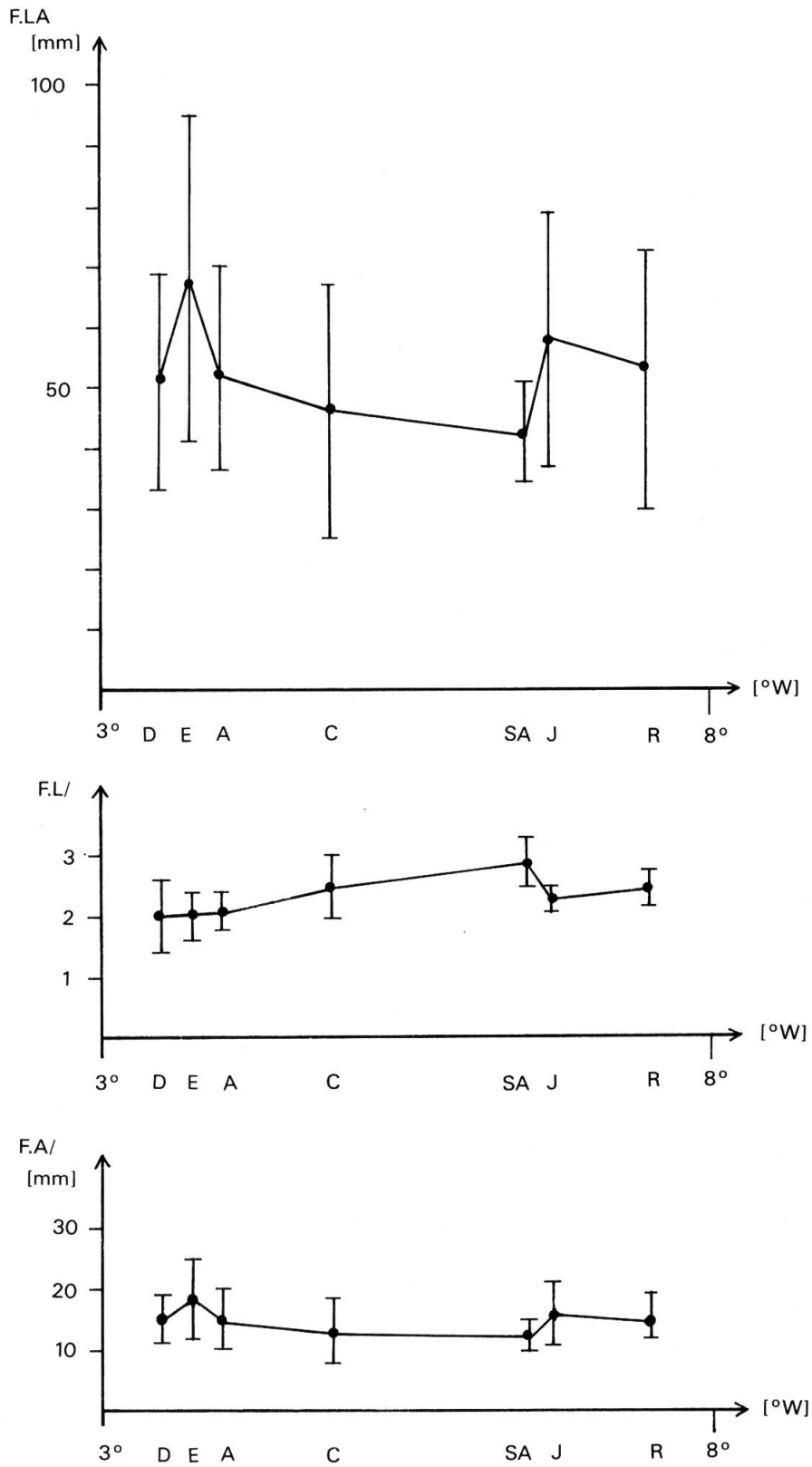


Fig. 4. — Variabilité de la forme des feuilles (F.L.A. = largeur maximale du limbe, F.L./ = rapport entre la longueur et la largeur du limbe, F.A./ = rapport entre l'aire et le périmètre du limbe, D = Despeñaperros, E = Baños de la Encina, A = Andújar, C = environs de Cordoba, SA = Sierra de Aracena, J = Jerez de los Caballeros et R = Reguengos de Monsaraz).

Marge. — La marge des limbes foliaires est crénelée. Uniquement chez le *D. mariana* subsp. *heywoodii* dont la crénelure est en général très prononcée, nous avons également observé des échantillons à feuilles clairement dentées.

Décurrence. — Un pétiole non décurrent caractérise le *D. mariana*. Néanmoins, nous avons noté quelques exceptions à pétiole légèrement décurrent, à l'intérieur des populations du subsp. *heywoodii*.

Caractères de l'inflorescence

La hauteur de la grappe terminale est corrélée avec la hauteur totale de la plante; le quotient hauteur totale de la plante/hauteur de l'inflorescence ne montre aucune particularité géographique et reste comparable aux populations du *D. purpurea* en Allemagne. D'autre part, la ramification de l'inflorescence est faible dans toutes les populations du *D. mariana*.

Bractée et pédoncule. — Chez le *D. mariana*, la bractée est plus courte que chez le *D. purpurea* de l'Europe nord-occidentale et centrale. Elle est particulièrement minuscule chez le subsp. *mariana*, caractère diagnostique de BOISSIER (1841). De toute évidence, il s'agit d'un caractère parfaitement stable dans la région considérée. Nos contrôles, en herbier et sur plusieurs échantillons cultivés, l'affirment: la longueur de la bractée n'atteint que la moitié de la longueur du pédoncule correspondant. En ce qui concerne le type du pédoncule, une variation interindividuelle au sein d'une même population est courante.

Caractères floraux

Calice. — Le caractère remarquable du calice est son étalement par rapport à la corolle. Il s'agit d'un caractère tout à fait stable au sein du *D. mariana*. Dans la Sierra de Aracena, il se manifeste d'une façon plus atténuée. Les résultats biométriques montrent des sépales latéraux plus courts chez le subsp. *mariana*. En revanche, l'extrémité des sépales ne révèle aucune particularité.

Forme et dimensions de la corolle. — La forme de la corolle est un caractère diagnostique du *D. mariana*: le tube est subitement rétréci à la base. Les dimensions du tube sont homogènes à l'intérieur de l'espèce. Dans la Sierra de Aracena, le rapport longueur/largeur du tube est plus élevé et s'approche de celui caractéristique du *D. purpurea*.

Lèvres et pétales latéraux. — La lèvre supérieure est entière. La lèvre inférieure dépasse en général 7 mm; dans la Sierra de Aracena, elle est souvent plus courte. Le développement des pétales latéraux est variable entre les populations et entre les individus d'une même population. On observe toutefois, d'est en ouest, un passage de pétales légèrement développés à des pétales latéraux bien développés.

Couleur. — La couleur de la corolle montre un polymorphisme important (fig. 5). Les populations du *D. mariana* subsp. *heywoodii* sont caractérisées par une corolle blanchâtre, alors que celles du *D. mariana* subsp. *mariana* à Baños de la Encina (BLANCA LOPES & VALLE TENDERO, 1981) et à Andújar le sont par une corolle jaune pâle. Dans les deux cas, il ne s'agit pas de véritables formes albiflores comme nous l'avons observé aux îles Baléares (HINZ, 1987b), car ici se maintient une ornementation à points pourpres dans la gorge de la corolle. Ces fleurs peuvent parfois être légèrement teintées de rose par endroits. La pigmentation anthocyanique de la tige varie aussi indépendamment de ce caractère floral. Les autres populations du *D. mariana* subsp. *mariana* sont caractérisées par une corolle variant du rose clair au rose foncé (BOISSIER, 1841), jusqu'au pourpre clair. Dans la Sierra de Aracena, elle est presque aussi foncée que chez le *D. purpurea*.

Ornementation. — En dépit de leurs corolles blanchâtres et jaunâtres, ces mêmes populations ont une ornementation à points pourpres, sans que l'on distingue d'auréoles. Les populations du subsp. *mariana*, dont les corolles sont roses à purpurescentes, montrent le plus souvent des auréoles fusionnées en une large plaque blanche. L'illustration du *D. mariana* de BOISSIER (1841) montre aussi une plaque blanche dans la gorge des corolles. Dans la Sierra de Aracena, ce caractère est variable. La taille des points varie à l'intérieur de l'espèce depuis des points minuscules jusqu'à des points petits (inférieurs à 1 mm de diamètre). Toutefois, le diamètre des points peut dépasser

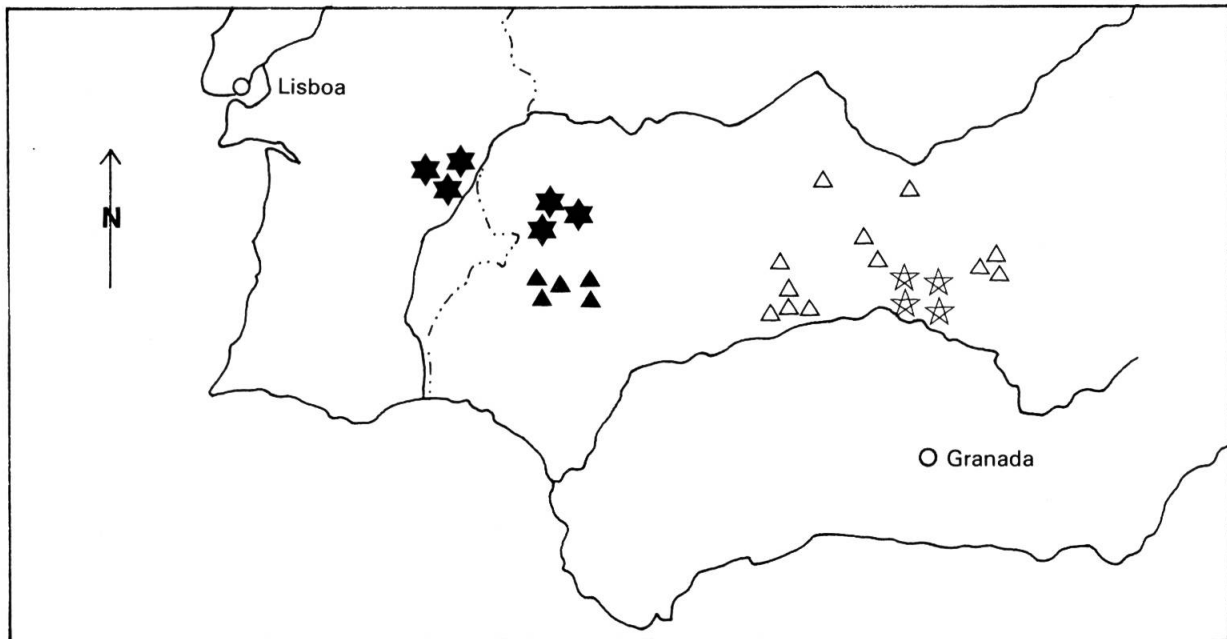


Fig. 5. — Variabilité de la couleur de la corolle: localisation géographique des populations à corolle blanchâtre (★), à corolle jaunâtre (☆), à corolle rose (△) et à corolle pourpre (▲).

Caractère	<i>D. mariana</i> subsp. <i>mariana</i>	<i>D. mariana</i> subsp. <i>heywoodii</i>	<i>D. mariana</i> × <i>D. purpurea</i>
CPCA	CP > CA	CP > CA	CP = CA
CPLO (mm)	10.3 ± 0.7	13.3 ± 1.7	12
CPLA (mm)	6.9 ± 0.6	7.9 ± 1.1	9
CPL/	1.5 ± 0.2	1.7 ± 0.4	1.3
n	9	8	1

Tableau 6. — Caractères de la capsule.

1 mm dans la Sierra de Aracena. Nos observations ne confirment donc pas celles de WERNER (1962) et de PEREZ CHISCANO (1982) qui différencient le subsp. *mariana* du subsp. *heywoodii* par la taille des points. Seuls quelques rares échantillons du subsp. *mariana* présentent de grandes taches. Cette variabilité de la taille des points réapparaît en culture.

Capsule

Le matériel en fruit est peu important en herbier. Au total, nous avons pu examiner 18 échantillons avec des capsules (tab. 6). La capsule mûre est plus longue que le calice chez le *D. mariana*. Le fruit d'un échantillon de la Sierra de Aracena est identique à celui du *D. purpurea*.

Indument

Tige, feuilles, inflorescence et calice sont pourvus, à des degrés divers, d'un indument comprenant trois types de poils: glandes sessiles, poils glanduleux stipités et poils simples pluricellulaires. En revanche, le tube de la corolle est toujours glabre.

Glandes sessiles. — Elles recouvrent toutes les parties de la plante, sans que l'on puisse trouver une différenciation géographique de ce caractère.

Poils glanduleux stipités. — On trouve des poils glanduleux jusqu'à 0.4 mm de long. Comme chez le *D. minor* des îles Baléares (HINZ, 1987b) la glandulosité est particulièrement développée sur l'inflorescence et le calice. Le subsp. *heywoodii* fait exception. Les populations de la Sierra de Aracena ainsi que celles des environs de Cordoba se caractérisent, au contraire, par la présence de poils glanduleux stipités également sur la tige et les feuilles.

Poils simples. — Le subsp. *heywoodii* se distingue par la longueur extrême des poils (supérieure à 2 mm) et aussi par leur densité au niveau de la tige, des feuilles et de l'inflorescence. Le subsp. *mariana* est caractérisé par un indument long (poils simples entre 1.2 et 2 mm de long) et dense sur la tige et les feuilles; la pilosité de l'inflorescence et du calice est uniquement glanduleuse. Parmi des populations du subsp. *mariana* de Baños de la Encina et d'Andúja r apparaissent des poils particulièrement longs, mais au niveau de l'inflorescence la pilosité glanduleuse se maintient.

Données expérimentales

Des essais de culture ont été menés par le Professeur G. Bocquet entre 1978 et 1981 à Zürich et à Genève afin d'observer le comportement des populations dans un environnement commun. Faute de matériel, l'exploitation de ces essais de culture est restée limitée. Les données obtenues n'ont par conséquent pas de valeur statistique, mais elles fournissent tout de même des indications intéressantes. Les échantillons cultivés proviennent de graines récoltées dans la nature par le Professeur G. Bocquet ou par H. Kiefer dont nous connaissons la population et, dans la plupart des cas, l'individu parental. Nous avons donc analysé en détail une dizaine d'échantillons.

Echantillons du D. mariana subsp. mariana. — Les feuilles, largement ovales en nature, sont beaucoup plus étroites (jusqu'à 4 fois plus longues que larges) en culture. L'indument foliaire, en revanche, garde les mêmes caractéristiques qu'en milieu naturel. Quant aux caractères de l'inflorescence et de la fleur, leur constance en culture est remarquable: la bractée très courte, le calice bien étalé par rapport à la corolle, le tube subitement rétréci à la base et les pétales latéraux bien développés. La corolle est teintée de rose.

Echantillons du D. mariana subsp. heywoodii. — De même que les cultivars du subsp. *mariana*, les échantillons du subsp. *heywoodii* ont des feuilles plus allongées en culture qu'en nature. L'indument sur la face inférieure des feuilles reste également stable: la longueur des poils simples est supérieure à 2 mm. En ce qui concerne les caractères floraux (forme, glabrescence, couleur, ornementation, développement des pétales latéraux), ils maintiennent leurs caractéristiques. La conservation de l'étalement du calice apparaît nettement sur les photographies déposées à l'iconothèque de Genève.

Echantillons des populations introgressives entre le D. purpurea et le D. mariana. — Les deux échantillons cultivés, originaires de la Sierra de Aracena, sont considérablement plus grands que les autres. Au niveau de la fleur, les observations suivantes méritent d'être mentionnées: le tube reste subitement rétréci à la base, la corolle est pourpre et glabre à l'extérieur, les points dans la gorge de la corolle sont petits, les auréoles forment une plaque blanche. Sans documentation photographique, l'étalement du calice est malheureusement difficile à apprécier en herbier.

La constance des caractères floraux ainsi que de l'indument est donc remarquable et reflète les caractéristiques de la population parentale. La diversification de la forme des feuilles n'est pas garantie en culture. Il s'agit vraisemblablement d'une modification due au milieu écologique.

Comportement écologique

Altitude. — Comme nous l'avons déjà évoqué, le *D. mariana* montre une amplitude altitudinale relativement modeste, comparée à celle des autres espèces de l'agrégat *D. purpurea*. Le subsp. *heywoodii* se rencontre à basse altitude sur les affleurements occidentaux de la Sierra Morena. Le subsp. *mariana*, réparti au pôle oriental de la Sierra Morena, apparaît entre 500 et 1000 m d'altitude.

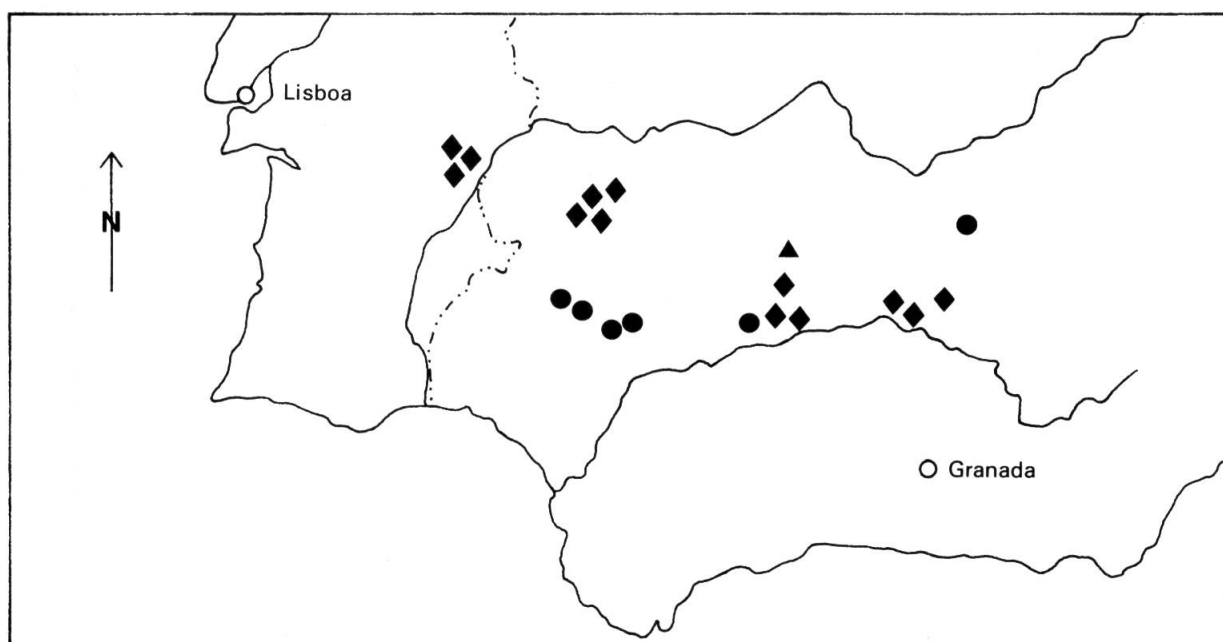


Fig. 6. — Localisation géographique des populations sur granite ◆, sur pélite ou argilite ● et sur quartzite ▲.

Localement et occasionnellement, certains individus du subsp. *mariana* descendent à des altitudes particulièrement basses dans les gorges où les graines ont été charriées par les eaux.

Substrat. — Le subsp. *heywoodii* semble étroitement lié au granite tandis que le subsp. *mariana* se rencontre sur substrats silicoles divers. Une corrélation entre le substrat et la couleur de la corolle nous semble très intéressante à cet égard: les populations à corolle blanchâtre (subsp. *heywoodii*) ou jaunâtre (subsp. *mariana*) se trouvent sur granite uniquement, alors que les populations du subsp. *mariana* sur roches métamorphiques (argilite, pélite et schiste) ont des corolles rose à pourpre (fig. 5 et fig. 6).

Habitat. — Le subsp. *heywoodii* occupe de préférence des stations naturelles comparables à celles du *D. minor* des Iles Baléares sur calcaire (HINZ, 1987b). Il s'agit d'un chasmophyte sur granite qui cherche tout de même l'ombre d'une strate arborescente ou arbustive. En revanche, le subsp. *mariana* se rencontre sur des falaises ou des endroits rocheux mais aussi sur des terrains perturbés, au bord des routes ou sur des versants peu stabilisés. Le comportement des populations de la Sierra de Aracena montre, comme la morphologie, leur caractère intermédiaire entre le *D. mariana* et le *D. purpurea*. Leur habitat rappelle fortement celui de l'espèce typique: elles prospèrent dans des endroits frais, perturbés, souvent liés à la forêt, notamment à la subéraie.

Conclusion

Le traitement taxonomique du *D. mariana* n'est pas aisé. Le traitement adopté tente de refléter au mieux nos résultats biosystématiques. Il a l'avantage de ne pas trop alourdir la nomenclature par une multiplication de taxons infraspécifiques.

Les populations du *D. mariana* montrent, à travers la Sierra Morena, une variabilité morphologique discontinue. Il s'agit de races géographiques, le rang de sous-espèce nous semble donc le mieux adapté en suivant les conceptions de DU RIETZ (1930) et de RECHINGER (1983). Le subsp. *mariana* occupe la partie orientale de la Sierra Morena alors que le subsp. *heywoodii* est endémique au pôle occidental.

Du point de vue morphologique et écologique, les deux sous-espèces ne sont pas complètement séparées. Les populations du *D. mariana* sur granite à corolle jaune pâle (Baños de la Encina et Andújar) se rapprochent de celles du subsp. *heywoodii* par leur pilosité plus longue et leur faible

teinte de la corolle. C'est pourquoi elles ont été rattachées à ce taxon par MOLERO MESA & al. (1981) et BLANCA LOPES & VALLE TENDERO (1981). Nous les considérons, toutefois, comme appartenant au subsp. *mariana* en raison de leur forte glandulosité, surtout au niveau de l'inflorescence, et de la variabilité interindividuelle de la pilosité simple qui semble tout à fait constante au sein du subsp. *heywoodii*.

D'autre part, nous interprétons les populations de la Sierra de Aracena comme introgressives entre le *D. purpurea* et le *D. mariana* à cause de leur morphologie et leur comportement écologique intermédiaire entre ces deux espèces. Nous avons renoncé à l'attribution d'une valeur taxonomique, par exemple au rang variétal, car les caractères ne sont pas constants au sein d'une même population. Cependant, la variabilité interindividuelle n'atteint pas le même degré que dans les populations hybridogènes entre le *D. purpurea* et le *D. thapsi* dont nous discuterons ultérieurement.

Pars systematica

Digitalis mariana Boiss., Voy. bot. Espagne 2: 465-466. Mai 1841. **Lectotypus**: "Ad rupes montis Mariani vulgo Sierra Morena in faucibus Despeñaperros dicit secus viam regiam" (G, lectotypification: HINZ, 1987a, p. 172).

Clé des taxons infrasécifiques du *D. mariana*

1. Corolle rose à purpurine, auréoles fusionnées en une large plaque blanche (exceptionnellement corolle jaunâtre, sans auréoles) **subsp. mariana**
- 1a. Corolle blanche ou légèrement teintée de rose, pas d'auréoles **subsp. heywoodii**

Digitalis mariana Boiss. subsp. **mariana**

≡ *Digitalis purpurea* L. var. *mariana* (Boiss.) Pau, Real Soc. Esp. Hist. Nat. Tom. extraord.: 294. 1921. ≡ *Digitalis purpurea* L. raza *mariana* (Boiss.) Font Quer, Bol. Farm. Militar 3: 14. 1925. ≡ *Digitalis purpurea* L. subsp. *mariana* (Boiss.) Rivas Goday, Farmacognosia 5: 144. 1946.

Hémicryptophyte à rosette, pérennant, souvent cespiteux. *Souche* ligneuse, ramifiée, jusqu'à 8 hampes florales par individu, portant des rosettes basales. *Hampe* dressée à hauteur variable de 30 à 100 cm, parfois légèrement pigmentée, à pilosité dense, poils glanduleux courts (inférieurs à 0.2 mm), poils sans glandes longs (1.2 à 2 mm de long), exceptionnellement très longs (supérieurs à 2 mm). *Feuilles* basales et caulinaires semblables, graduellement réduites et sessiles vers le haut. *Feuilles* caulinaires inférieures subitement atténuées en pétiole (20 à 80 mm x 5 à 10 mm), non décurrent, limbe largement ovale (70 à 200 mm x 30 à 80 mm), 1.5 à 2.5 fois plus long que large, marge crénelée, sur la face inférieure pilosité très dense, poils glanduleux courts (inférieurs à 0.2 mm) et moyens (0.2 à 0.4 mm), poils sans glandes de longueur moyenne (0.8 à 1.2 mm) à longue (1.2 à 2 mm). *Inflorescence* en grappe unilatérale à hauteur variable (10 à 50 cm), rarement ramifiée, pauciflore à multiflore (10 à 50 fleurs par grappe terminale), longueur d'entre-noeuds de 8 à 18 mm, glabre ou légèrement poilue. Poils glanduleux courts (inférieurs à 0.2 mm) et stipités (0.2 à 0.4 mm) présents, poils sans glandes de longueur courte (0.4 à 0.8 mm) à moyenne (0.8 à 1.2 mm). *Bractées* de longueur variable (4 à 10 mm au milieu de l'inflorescence), semblables aux feuilles supérieures de la tige, graduellement réduites, plus courtes que le pédoncule correspondant. *Pédoncule* 6 à 13 mm de long. *Calice* fortement decollé de la corolle, pubescent, particulièrement glanduleux, à 5 sépales aigus, parfois obtus, sépales latéraux (6 à 13 mm x 4 à 7 mm) 1.3 à 2.5 fois plus longs que larges. *Corolle* subitement rétrécie à la base, rose à purpurine, parfois entièrement jaunâtre, glabre à l'extérieur. *Ornementation* dans la gorge à points pourpres, de taille minuscule à petite (diamètre inférieur à 1 mm), exceptionnellement plus grande, auréoles complètement fusionnées en une large plaque blanche, quelques cils à l'entrée du tube. *Tube* (30 à 40 mm de long, 20 à 25 mm de large) 1.4 à 2 fois plus long que large. *Lèvre* supérieure entière. *Pétales* latéraux légèrement à bien développés. *Lèvre inférieure* allongée, 4 à 9 mm de long. *Étamines*: 4. *Ovaire* à 2 carpelles, pubescent. *Style*

à pubescence variable. *Capsule* ovoïde à allongée (10 à 11 mm x 6 à 8 mm), environ 1.5 à 2.0 fois plus longue que large, à maturité en général plus longue que le calice (fig. 7).

Nombres chromosomiques

Pas de comptages dans la littérature.

Iconographie

BOISSIER, 1841, t. 126a; FERNANDEZ CASAS & CEBALLOS JIMENEZ, 1982, p. 316 sous *D. thapsi* L.

Habitat

Fissures de rochers, sur terrains rocheux, rocailleux, en pente ou peu stabilisés, généralement sur sol acide ou des schistes, entre (200) — 500 et 1000 m (fig. 8).

Distribution

Endémique de la partie orientale de la Sierra Morena: Sierra de Aldeaquemada, Puerto de Despeñaperros, Sierra Madrona, Sierra de la Alcudia, Sierra de Cordoba, Castro y Picon, gorge du rio Guadiato, Sierra de Chimorra (fig. 9).

Cartes

FONT QUER, 1925, p. 8; RIVAS GODAY, 1946, après p. 132; FONT QUER, 1962, p. 620; WERNER, 1964, p. 459; PEREZ CHISCANO, 1982, p. 37.

Floraison

Mai — juin, fructification dès le mois de juin.

Specimina visa

ESPAGNE. — **Badajoz:** Sierra de Tudia (Badajoz), 02.6.1952, *Rivas Goday, S. s.n.* (MAF); **Ciudad Real:** Sierra Morena, mai 1920, *Pau, C. s.n.* (BM); Sierra de Corral de Calatrava, rocas cuarcíticas siluricas, 10.6.1967, *Borja Carbonell & Rivas Goday s.n.* (MAF); Sa. de Coral Calatrava, roquedos graníticos, 01.6.1967, *Borja, J. & S. Rivas Goday s.n.* (MA); Puertollana, Monte del Tio Pedrillo, en fisuras de rocas cuarcíticas, 850 m, 13.6.1980, *Lopez Lopez, J. 146* (G); Sierra Morena N420 westlich von Puertollano, zwischen Brazatortas und Retamar, Felsformation in der Steppe, auf den Felsblöcken, 700 m, 11.7.1979, *Kiefer, H. 23280-23285* (ZT); Sierra de la Alcudia, zwischen Alamillo und San Benito, Felsformation, an der senkrechten gegen Osten exponierten Wand, in Felsspalten, 10.7.1979, *Kiefer, H. 23271, 23275-23278* (ZT); Sierra de Puertollano, fissuras de roquedos umbreas, 29.3.1950, *Rivas, Monasterio & Galiano s.n.* (MAF); Sierra Madrona (Sierra Morena), Westgrat gegen den Puerto de Valderrepisa hin, Population in Felsspalte (ca. 1,50 m tief), zwischen 3 grossen Felsblöcken, 1050 m, 12.7.1979, *Kiefer, H. 23305-23307* (ZT); Sierra Morena Strasse von Puertollano nach Andújar, zwischen Mestanza und Solana del Pino: Puerto de los Rehoyos, den Pass dominierende Felsen, von Cistus-und Quercus ilex — Maquis umgeben, 1000 m, 11.7.1979, *Kiefer, H. 23288-23293* (ZT); Sierra Madrona: Solana del Pino, 28.5.1950, *Rivas Goday, S. s.n.* (G, MA, MAF); Sierra Madrona: Solano del Pino, juin 1948, *Rivas Goday, S. & Borja Carbonell s.n.* (MAF); Cardenas, Despeñaperros, muros de cuarcitas, 13.6.1936, *Gonzalez Albo, J. s.n.* (MA); Venta de Cardenas, juin, *Lazaro, B. 6708* (MAF); Sierra Morena, N420 von Villa del Rio nach Puertollano, 1,2 km vor Fuencaliente, Felsformation des Rio Cereda-Tales, in Felsritzen an senkrechten Felsflächen, alle Expositionen, 700 m, 10.7.1979, *Kiefer, H. 23279* (ZT); Sierra Morena, Fuencaliente, gegen Peña de Don Rodrigo, Felsspalten, 900 m, 09.7.1979, *Kiefer, H. 23268* (ZT); en al desfiladero del rio, a 1 km de Fuencaliente, 700 m, 07.6.1963, *Montserrat, P. s.n.* (JACA); Sierra Morena, Fuencaliente, Valle del Rio de la Yegua, on dry bushy silicious slopes with Quercus, Cistus, Arbutus Halimum, Pteraspertum, 07.6.1963, *Sandwith, N.Y. s.n.* (K); Despeñaperros, 500 m, 28.5.1967, *Ball, P.W. 1643* (BM); Rocks by the roadside at the head of the pass at Despeñaperros between La Carolina and Valdepeñas, 28.5.1967, *Ferguson, I.K. 1733* (BM); Sierra Morena, le long de la NIV de Valdepeñas à Andújar, environ 1 km au nord du "Desfiladero de Despeñaperros" (km 245),



Fig. 7. — *D. mariana* subsp. *mariana*.



Fig. 8. — Habitat du *D. mariana* subsp. *mariana*.

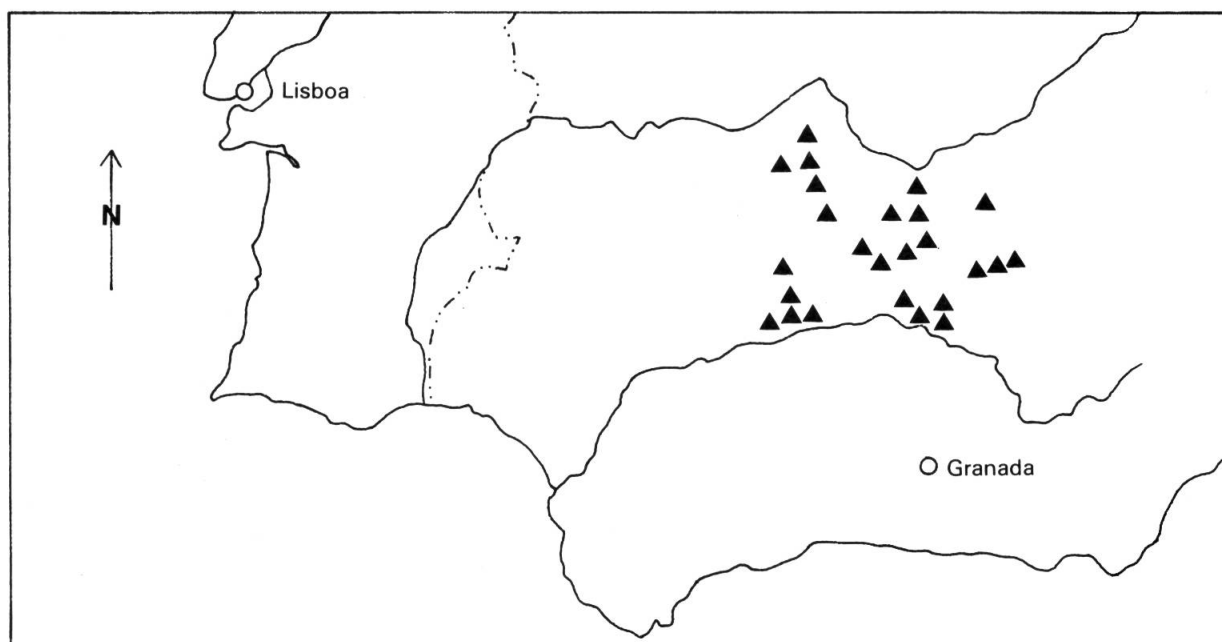


Fig. 9. — Carte de répartition du *D. mariana* subsp. *mariana*.

falaise au bord de la route, pelite, 680 m, 22.5.1984, *Hinz, P.-A. 57* (G); Sierra Morena, la puerta de Despeñaperros in rupibus, juillet 1848, *Link s.n.* (G, K); Sierra Morena in fissuris rupium schistosus ... pulcherrimum in faucibus puerto de Despeñaperros, 29.8.1849, *Willkomm, M. 1025* (COI-WIL); Sierra Morena gorge of Despeñaperros, 02.6.1927, *Wilmott & Lacaita s.n.* (BM); Puerta de Despeñaperros (Morena), 18.6.1876, *Winkler, M. s.n.* (COI-WIL); Sierra Morena (Ciudad Real), 01.6.1936, *Gonzalez Albo, J. s.n.* (MA); Sierra Morena, subida à la Rebollera, 30S VH 0753, 630 m, 12.7.1976, *Castroviejo, S. & E. Valdes Bermejo 676EV* (MA); Despeñaperros, Valdeazores, 24.5.1967, *Bellot & Casaseca s.n.* (G, MA); Versant exposé à l'est du Defilé de Despeñaperros, rocaïles au-dessus de la route, 725 m, 20.8.1978, *Bocquet, G. 21194-21203, 21207* (ZT); Sierra Morena, Despeñaperros, 01.5.1983, *Cuatrecasas, J. 3596* (MAF); Salto de Fraile, Despeñaperros, muros de cuarcitas, 13.6.1936, *Gonzalez Albo, J. s.n.* (MA); Despeñaperros, mai 1905, *ign. s.n.* (MAF); Despeñaperros, juin 1909, *ign. 2729* (MAF); Sierra Morena, Despeñaperros, 1837, *obsc. s.n.* (G); Despeñaperros, 19.5.1873, *obsc. s.n.* (G-BU); Paso de Despeñaperros, 03.6.1983, *Perez Chiscano, J.L. 3985* (Hb. privé); Despeñaperros, clasica Portilla (Jaen), 08.6.1965, *Rivas Goday, Borja & Ladero s.n.* (MAF); Portilla de Despeñaperros, 12.6.1942, *Rivas Goday, S. & F. Bellot s.n.* (MAF); **Cordoba:** Valle de S. Francisco (Sierra Morena), mai, *Amor, F. s.n.* (C); Sierra Morena, au nord de Cordoba, le long de la route 411 entre Espiel et Alcaracejos, environ 500 m au-dessous du col Puerto de Calatraveño (côté nord), chênaie claire, avec gros blocs, quartzite, 725 m, 25.5.1984, *Hinz, P.-A. 82, 85* (G); Sierra Morena, au nord de Cordoba, le long de la route 411-1 de Villaviciosa de Cordoba à Espiel, juste au-dessous de la jonction de la 411-1 avec la route 432, rochers dans le maquis, poudingue (gallets quartzitique, matrise pelitique), 605 m, 25.5.1984, *Hinz, P.-A. 90, 91* (G); Sierra Morena : Cuenca del Guadalupe, 600 m, 13.5.1920, *Pau, C. 4170* (BM, G, RNG); Sierra Morena, au nord-ouest de Cordoba, Cuenca de Guadiato, près du pont de la route de Cordoba à Villaviciosa sur le rio Guadiato, côté sud-est de la gorge, falaise, microgranite, 300 m, 24.5.1984, *Hinz, P.-A. 73* (G); Sierra Morena, au nord-ouest de Cordoba le long de la route de Santa Maria de Tras-Sierra à Villaviciosa de Cordoba, dans la gorge du rio Guadiato près du pont de la route, falaise, argilite schisteuse, 180 m, 24.5.1984, *Hinz, P.-A. 78-80* (G); Sierra Morena, le long de la route de Cordoba à Villaviciosa de Cordoba entre Los Morales et le pont sur le rio Guadiato (vers km 12,5), en bordure du maquis, sur un rocher, granite, 500 m, 24.5.1984, *Hinz, P.-A. 66, 71, 72* (G); 1 km à l'est du Puerto Calatravano, pentes en boisement clairsemé de *Quercus suber*, rocaïles, terre nue, avec maquis maigre (*Cistus, Rosmarinus* etc.), 740 m, 18.8.1978, *Bocquet, G. 21186-21191* (ZT); Sa. Morena,

01.4.1936, *Albo, G. s.n.* (ZT); **Jaen:** Montée de Despeñaperros au "Collado de los Jardines", dans les rocailles culminantes avec maquis, 900 m, 20.8.1978, *Bocquet, G. 21210* (ZT); Collado de los Jardines, rochers siliceux, 860 m, 25.5.1982, *Charpin, A. & C. Defferrard AC 17145* (G); Sierra de la Desesperada, rochers sur les pentes sud entre Despeñaperros et Aldeaquemada, pied rocher, 975 m, 21.8.1978, *Bocquet, G. 21214-21218* (ZT); En grietas de rocas del Molino de la Cimbarra, en Aldeaquemada, 27.5.1953, *Galiano, E. F. 547* (MAF); Sierra Morena cliffs W station of Sta Elena, 07.6.1923, *Lacaita s.n.* (BM); Sta. Ma de la Cabeza, Sa Morena, 686 m, 15.5.1953, *Rodriguez, A. s.n.* (G); Sierra Morena, au nord d'Andújar, à Santa Maria de la Cabeza, pâturage au pied nord du monastère avec gros blocs, au pied des rochers, granite, 610 m, 23.5.1984, *Hinz, P.-A. 62-64* (G); Andújar, pantano del Jandula (30S VH 1324), matorral sobre terreno siliceo, 280 m, 04.5.1983, *Pastigo, E. 83-620 a 83-643* (MA); Sierra Morena, le long de la route d'Andújar à Santa Maria de la Cabeza, près de la Ermita de la Concepción, en face de la bifurcation de la route au barrage "Embalse de Jandula", pâturage avec gros blocs, granite, 500 m, 23.5.1984, *Hinz, P.-A. 59, 60* (G); Sierra Morena, le long de la route d'Andújar à Santa Maria de la Cabeza, près de la Ermita de la Concepción, juste derrière la bifurcation de la route au barrage "Embalse de Jandula", falaise, granite, 500 m, 23.5.1984, *Hinz, P.-A. 61* (G); La Nava, Baños de la Encina, 04.5.1981, *Blanca, G. & F. Valle 10700* (GDA); Navamorqui, Baños de la Encina, avril 1978, *Blanca, G., O. Socorro & F. Valle 6542, 6543* (GDA); Navamorquin, Baños de la Encina, 05.4.1977, *Gil, J. A., G. Blanca & F. Valle 3244, 3245* (GDA); Bailen, pr. Huerta del Gato, 500 m, 08.6.1982, *Diaz, C. & F. Valle s.n.* (GDA).

Specimina culta

cult. in horto Valleyres (ex Hispan.), 08.7.1871, *Barbey, W. s.n.* (ZT); cultivée dans le jardin de Valeyres, de graines recueillies dans la Sierra Morena, 1841, *obsc. s.n.* (lectotypus: G).

Obs. 1. Dans l'herbier de Madrid (MAF), il existe une planche provenant du col "Puerto de Navacerrada" que nous rapportons sans aucune doute au *D. mariana* subsp. *mariana*. A notre connaissance une telle population n'existe pas dans le Sistema Central, mais seulement dans la Sierra Morena. De toute vraisemblance, il s'agit d'une erreur d'étiquetage (Puerto de Navacerrada, s.d., *Cuatrecasas, J. 2972*).

Remarque

Le *Digitalis mariana* Boiss. subsp. *mariana* et le *Digitalis purpurea* L. ainsi que le *Digitalis thapsi* L. s'hybrident parfois entre eux lorsque qu'ils entrent en contact. Parmi les échantillons examinés certains sont issus de ces phénomènes d'hybridation et d'introggression et peuvent difficilement être attribués à l'un ou l'autre taxon.

Populations introgressives entre le Digitalis mariana Boiss. subsp. mariana et le Digitalis thapsi L.

Badajoz: Sierra de Garbayuela, 13.4.1977, *Perez Chiscano, J.L. 1696* (Hb. privé); Sierra de Orellana (Orellana de la Sierra), 06.5.1980, *Perez Chiscano, J.L. s.n.* (JACA).

Digitalis mariana Boiss. subsp. **heywoodii** (Pinto da Silva & Silva) Hinz, **comb. nov.**

≡ *Digitalis purpurea* L. subsp. *heywoodii* Pinto da Silva & M. Silva, Agron. Lusit. 20: 239. 1959. **Typus:** "In Lusitania transtagana (prov. Alto Alentejo) inter Reguengos de Monsaraz et Mourão in fissuris et ad rupes graniticas" (LISU, holotypus). ≡ *Digitalis heywoodii* (Pinto da Silva & M. Silva) Pinto da Silva & M. Silva, Index Seminum. Est. Agron. Nat. Lusit. Sacavem: 11. 1961. ≡ *Digitalis purpurea* L. subsp. *heywoodii* Pinto da Silva & M. Silva in: Pinto da Silva & B. Valdes, Lagasalia 41: 158-159. 1986.

Hémicryptophyte à rosette, pérennant, souvent cespiteux. *Souche* ligneuse, ramifiée, jusqu'à 10 hampes florales par individu, portant des rosettes basales. *Hampe* dressée à hauteur variable, 40 à 140 cm de haut, parfois légèrement pigmentée, à pilosité dense, poils glanduleux très courts (inférieurs à 0.2 mm), poils sans glandes très longs (supérieur à 2mm). *Feuilles* basales et caulinaires

semblables, graduellement réduites et sessiles vers le haut. *Feuilles caulinaires* subitement atténuées en pétiole (20 à 80 mm x 6 à 12 mm), en général non décurrent, exceptionnellement légèrement décurrent, limbe largement ovale (50 à 200 mm x 30 à 80 mm), 2 à 3 fois plus longue que large, marge fortement crénelée à légèrement dentée, sur la face inférieure pilosité très dense, poils glanduleux courts (inférieurs à 0.2 mm), poils sans glandes très longs (supérieurs à 2 mm). *Inflorescence* en grappe unilatérale à hauteur variable (10 à 80 cm), rarement ramifiée, pauciflore à multiflore (10 à 100 fleurs par grappe terminale), longueur d'entre-noeuds de 5 à 15 mm. Pilosité dense, présence de poils glanduleux courts (inférieurs à 0.2 mm), poils sans glandes très longs (supérieurs à 2 mm). *Bractées* de longueur variable (9 à 14 mm au milieu de l'inflorescence), semblables aux feuilles supérieures de la tige, graduellement réduites. *Pédoncule* dressé, de longueur variable (8 à 15 mm), bractée et pédoncule correspondant en général de même longueur. *Calice* légèrement à fortement décollé de la corolle, pubescent, à 5 sépales aigus, sépales latéraux (8 à 11 mm x 4 à 6 mm) 1.5 à 2.5 fois plus longs que larges, poils sans glandes de longueur moyenne à longue (0.4 à 0.8 mm, supérieurs à 0.8 mm). *Corolle* subitement rétrécie à la base, blanchâtre, parfois légèrement teintée de rose, glabre à l'extérieur. *Ornementation* dans la gorge à points pourpres, de taille minuscule à petite, pas d'auréoles, quelques cils à l'entrée du tube. Tube (30 à 40 mm de long, 18 à 24 mm de large) 1.5 à 2 fois plus long que large. *Lèvre supérieure* entière. *Pétales latéraux* bien développés. *Lèvre inférieure* allongée, 7 à 10 mm de long. *Étamines*: 4. *Ovaire* à 2 carpelles, lisse. *Style* glabre. *Capsule* ovoïde à allongée (12 à 15 mm x 7 à 9 mm), environ 1.5 à 2.5 fois plus longue que large, à maturité en général plus longue que le calice (fig. 10).

Le subsp. *heywoodii* se distingue du subsp. *mariana* par sa taille plus élevée, par sa pilosité plus longue (poils non-glanduleux dépassant 2 mm de long) et non-glanduleuse, notamment au niveau de l'inflorescence, par la longueur de la bractée égalant le pédoncule correspondant et par la couleur de la corolle.

Nombres chromosomiques

$2n = 56$ d'après LUNGEANU & al. (1963) et TARNAVSCHI & LUNGEANU (1967).

Iconographie

PINTO DA SILVA & SILVA 1959, après p. 240, t. 1.

Habitat

Fissures de rochers, endroits rocheux, dans les boisements clairs à *Quercus lusitanica* ou à *Olea europaea*, généralement sur granite, entre 150 et 400 m (fig. 11).

Distribution

Endémique de la partie occidentale de la Sierra Morena. Au Portugal, aux environs de Reguengos de Monsaraz, sur les rochers granitiques ou au pied de grands blocs. En Espagne, aux environs de Jerez de los Caballeros et dans la gorge du rio Ardila (fig. 12).

Cartes

WERNER, 1964, p. 459; PEREZ CHISCANO, 1982, p. 37; FERNANDEZ CASAS, 1985, p. 28.

Floraison

Mi-mai à juin, fructification dès mi-juin.

Specimina visa

PORTUGAL. — **Evora:** Strasse von Caridade nach Reguengos de Monsaraz, ca. 1 km ausserhalb von Caridade, Granitblöcke rechter Hand im Kulturland, 230 m, 21.6.1979, *Kiefer, H. 23105* (ZT); Reguengos de Monsaraz vs Monsaraz, ad rupes graniticas, 200 m, 23.5.1975, *Pinto da Silva, A.R., M. Helena Ramos Lopes & M. A. Pina 9369* (GDA, ZT); Environs de Reguengos de Monsaraz, au sud-est d'Evora, le long de la route de Reguengos de Monsaraz à Monsaraz, der-

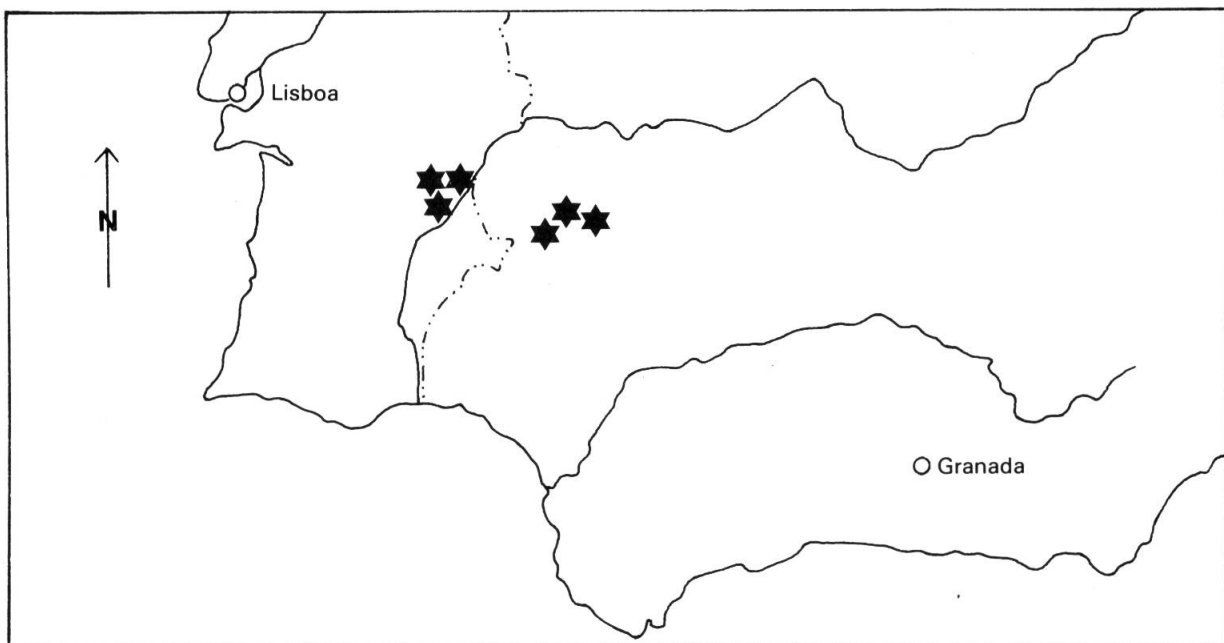


Fig. 10. — *D. mariana* subsp. *heywoodii*.



Fig. 11. — Habitat du *D. mariana* subsp. *heywoodii*.

Fig. 12. — Carte de répartition du *D. mariana* subsp. *heywoodii*.



rière San Pedro do Corval, chênaie claire avec des gros blocs, granite, 190 m, 04.6.1984, *Hinz, P.-A.* 202, 203 (G); Alentejo : Reguengos de Monsaraz, fisuras anchas de berrocales graníticos, 22.4.1981, *Casaseca, Ladero & F. Navarro s.n.* (MAF); Arred. de Reguengos, mai 1906, *Cayeux, H. s.n.* (LISU); Arredores de Reguengos de Monsaraz: Herdade dos Perdigoës, mai 1911, *Palhinha, R. & F. Mendez s.n.* (LISU); Reguengos de Monsaraz, 09.4.1980, *Perez Chiscano, J. L.* 2620 (Hb. privé); Environs de Reguengos de Monsaraz, au sud-est d'Evora, le long de la route N 256 de Mourão à Evora, entre le pont sur le rio Guadiana et Reguengos de Monsaraz (vers km 28,5), au pied des gros blocs, granite, 160 m, 03.6.1984, *Hinz, P.-A.* 192, 193 (G); Environs de Reguengos de Monsaraz, au sud-est d'Evora, le long de la route N 256 de Mourão à Evora, entre le pont sur le rio Guadiana et Reguengos de Monsaraz (vers km 31,5), dans une oliveraie, au pied des gros blocs, granite, 190 m, 03.6.1984, *Hinz, P.-A.* 190, 191 (G); Environs de Reguengos de Monsaraz, au sud-est d'Evora, le long de la route N 255 de Reguengos de Monsaraz à Sao Marcos do Campo, circa 3 km au sud de Reguengos, dans une chênaie avec des gros blocs, granite, 200 m, 04.6.1984, *Hinz, P.-A.* 198-200 (G); Environs de Reguengos de Monsaraz, au sud-est d'Evora, le long de la route N 255 de Reguengos de Monsaraz à Sao Marcos do Campo, circa 2 km au sud de Reguengos, dans une chênaie claire avec des gros blocs, granite, 190 m, 04.6.1984, *Hinz, P.-A.* 194, 195 (G); Reguengos de Monsaraz vs. S. Marcos do Campo, ad rupes graníticas, granite, 23.5.1975, *Silva, P., Mc. Helena, R. Lopes & M.A. Pina* 9376 (ZT); le long d'un petit rio entre Mourão et Reguengos (Alentejo), pays généralement plat avec rocaïlles parsemées de granit, prairie sèche, 27.7.1977, *Bocquet, G.* 20433 (ZT); Entre Reguengos e Mourão, junto os afloramentos graníticos, 12.5.1959, *Malato-Beliz, A. Raimundo & J.A. Guerra* 4851 (MA, MAF); Alto Alentejo, Reguengos de Monsaraz inter Reguengos de Monsaraz et Mourão, in fissuris et ad rupes graníticos, 230 m, 07.5.1958, *Silva, M.* 1558 (isotypii: BM, G, LISU, MA, MAF); Reguengos de Monsaraz: inter Reguengos de Monsaraz et S. Marcos do Campo, ad rupes graníticas, 220 m, 10.5.1958, *Silva, M.* 1610 (paratypus: LISU); Reguengos de Monsaraz, S. Pedro do Corval, à côté des rochers granitiques, 170 m, 18.5.1981, *Malato-Beliz, J.* 16341 (G).

ESPAGNE. — **Badajoz:** Termino de Burguillos del Cerro, granitos, 11.6.1980, *Perez Chiscano, J.L. s.n.* (MA); Sierra Morena, au sud-ouest de Zafra, le long de la route de Burguillos del Cerro à Valverde de Burguillos juste au sud de Burguillos del Cerro, rochers au bord de la route, granite, 400 m, 02.6.1984, *Hinz, P.-A.* 183 (G); Granitos de Brovales (Jerez de los Caballeros), nueva para extremadura, granite, 07.5.1980, *Perez Chiscano, J.L. s.n.* (JACA); Granitos de Brovales (Jerez de los Caballeros), granit, 11.6.1980, *Perez Chiscano, J.L.* 2674 (Hb. privé); Sierra Morena, au sud-ouest de Zafra, le long de la route C 4311 de Jerez de los Caballeros à Burguillos del Cerro, entre le premier passage de la voie ferrée et le ruisseau de Brovales, bord de la route, granodiorite, 330 m, 01.6.1984, *Hinz, P.-A.* 181, 182 (G); Sierra Morena, au sud-ouest de Zafra, le long de la route N435 de Fregenal de la Sierra à Jerez de los Caballeros dans la gorge du rio Ardila, entre les rochers, schiste bleu, 300 m, 01.6.1984, *Hinz, P.-A.* 176, 179, 180 (G).

Populations introgressives entre le D. mariana et le D. purpurea

Distribution

Partie occidentale de la Sierra Morena: Sierra de Aracena (fig. 13).

Specimina visa

ESPAGNE. — **Huelva:** Arroyo molinos de Leon, 26.6.1975, *Cabezudo, B.* 2663 75 (ZT); Hinojales, in locis umbrosis, 20.5.1953, *Vicioso, C. s.n.* (MA); Sierra de Aracena, le long de la route N435 de Jabugo à Fregenal de la Sierra, entre le village La Nava et la gare Estación de la Nava, en bordure du maquis, au pied d'un rocher, schiste bleu, 500 m, 01.6.1984, *Hinz, P.-A.* 175 (G); Sierra de Aracena, le long de la route N435 de Jabugo à Fregenal de la Sierra, juste à la jonction de cette route avec la route à Las Chinas, dans la gorge du rio Murtiga, talus rocheux de la gorge, schiste bleu, 500 m, 01.6.1984, *Hinz, P.-A.* 174 (G); Huelva: Galaroza, 28.5.1931, *Gros* 8209 (BC, BM, G, MA, MAF); Sierra de Aracena, environs d'Aracena, au-dessous de Corteconcepción, le long de la route de Corteconcepción au barrage d'Aracena, environ 500 m avant le pont sur un ruisseau, bois clair de Quercus suber avec prairie en sous-bois, schiste, 360 m, 31.5.1984, *Hinz, P.-A.* 160-165 (G); Sierra de Aracena, le long de la route N433 entre Aracena et Jabugo, environ 500 m

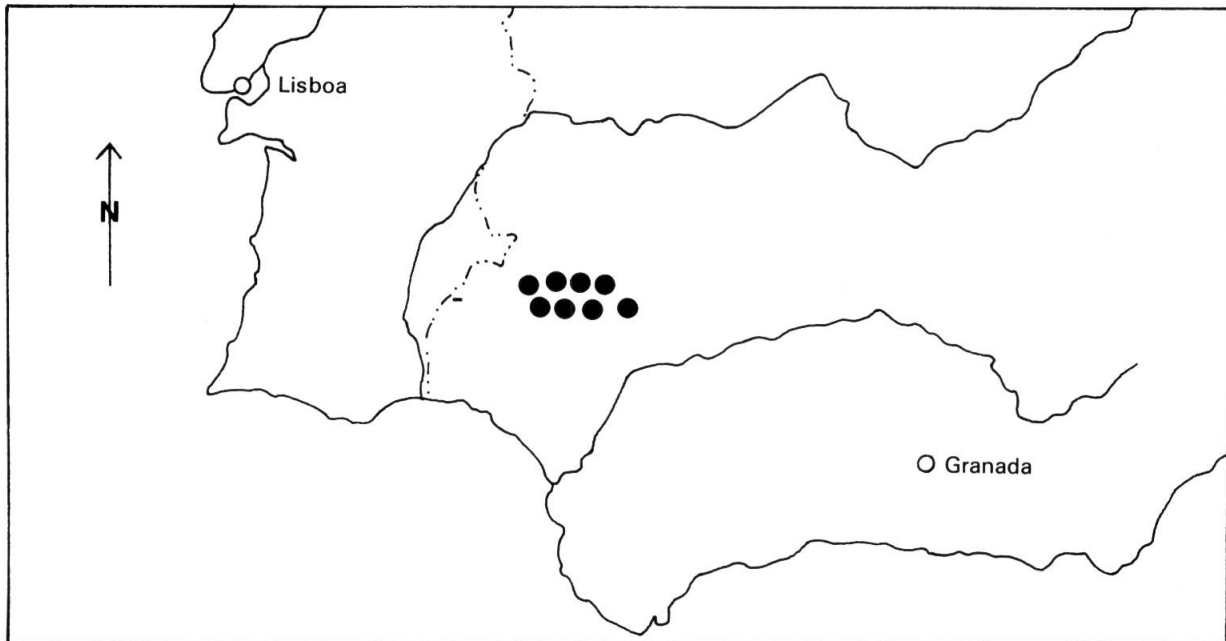


Fig. 13. — Carte de répartition des populations introgressives entre le *D. purpurea* et le *D. mariana*.

après la première bifurcation à Fuenteheridos (env. 11 km derrière Aracena), talus de la route, schiste, 800 m, 01.6.1984, *Hinz, P.-A. 172* (G); Los Marines (Huelva), in rupestribus umbrosis, 21.6.1942, *Vicioso, C. s.n.* (MA); Barrage d'Aracena, gorge dans les pentes boisées de *Quercus suber*, en dessous de Corteconcepción, en sous-bois à l'entrée inférieure d'une ravine, 600 m, 16.8.1978, *Bocquet, G. 21176-21182* (ZT); Barrage d'Aracena, pentes boisées de *Quercus suber* au-dessus de Corteconcepción, (forêt plutôt claire), schiste, 700 m, 16.8.1978, *Bocquet, G. 21165-21167* (ZT); Huelva : entre Corte-Concepción y el Pantano de Aracena, 02.5.1975, *Cabezudo, B., S. Talavera & B. Valdes 1449 75* (ZT); Sierra de Aracena, environs d'Aracena, au-dessous de Corteconcepción, le long de la route au barrage d'Aracena au bord d'un ruisseau dans une petite ravine, bois clair de *Quercus suber*, pelite schisteuse (légèrement bitumineuse), 530 m, 31.5.1984, *Hinz, P.-A. 151, 156, 158* (G); Entre Santa Ana la Real et Almonaster la Real, terrains siliceux, 500 m, 21.5.1982, *Charpin, A., C. Defferrard & B. Valdes AC 17034* (G); Sierra de El Castano (Huelva), in rupestribus nemorosis, 30.6.1942, *Vicioso, C. s.n.* (MA); **Sevilla**: Sierra Padrona (Sevilla), in rupestribus glareosisque, 07.6.1933, *Vicioso, C. s.n.* (MA).

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre reconnaissance au Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique pour son appui (projet n° 3.519-0.86). Nos remerciements s'adressent également aux institutions botaniques qui nous ont accordé des prêts de longue durée. Nous tenons aussi à remercier le D^r U. Straumann (Université de Zürich) de sa précieuse collaboration dans les questions informatiques et les D^r J.-M. Mascherpa et D^r D. Aeschmann de la lecture critique du manuscrit. Nous remercions M^{mes} D. Wüst-Calame et S. Zurek-van Hove de leur collaboration à la réalisation des dessins et M^{me} M. Kolakowski à celle des documents photographiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLANCA LOPES, G. & F. VALLE TENDERO (1981). Aportaciones al estudio de la flora de Andalucía Oriental: Provincia de Jaen (España). *Bol. Soc. Brot. (sér. 2)* 53: 1013-1036.
- BOISSIER, E. (1841). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne*. Tome II: *Énumération des plantes du royaume de Grenade*. Gide et Cie, Paris, p.465-466.
- DURIETZ, G.E. (1930). The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk. Bot. Tidskr.* 24: 333-428.

- FERNANDEZ CASAS, J. (1985). Asientos para un atlas corológico de la flora occidental. *Fontqueria* 8: 23-30.
- FERNANDEZ CASAS, J. & A. CEBALLOS JIMENEZ (1982). *Plantas silvestres de la Península Ibérica. Rupícolas*. H. Blume, Madrid, 432 pp.
- FONT QUER, P. (1925). Datos acerca de las Dedaleras Españolas. *Bol. Farm. Militar* 3: 3-16.
- FONT QUER, P. (1962). *Plantas medicinales. El Dioscorides renovado*. Labor S. A., Barcelona, 1033 pp.
- GILMOUR, J. S. L. & J. W. GREGOR (1939). Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144: 333-334.
- GILMOUR, J. S. L. & J. HESLOP-HARRISON (1954). The deme terminology and the units of micro-evolutionary change. *Genetica* 27: 147-161.
- HINZ, P.-A. (1987a). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. III. Types nomenclaturaux. *Candollea* 42: 167-183.
- HINZ, P.-A. (1987b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VIII. *Digitalis minor* L. — endémique des Baléares. *Candollea* 42: 693-716.
- HINZ, P.-A. (1988a). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VI. Variabilité comparée de part et d'autre du 44e parallèle. *Candollea* 43: 223-247.
- HINZ, P.-A. (1988b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VII. Mise en évidence des groupements naturels. *Candollea* 43: 587-643.
- HINZ, P.-A., G. BOCQUET & J.-M. MASCHERPA (1986). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. II. Méthodologie. *Candollea* 41: 339-368.
- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD (1981). Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the World. Ed. 7. *Regnum Veg.* 106: 1-452.
- LUNGEANU, I., V. CALCANDI & I. CALCANDI (1963). Karyologische und phytochemische Untersuchungen über *D. purpurea* subsp. *heywoodii*. *Naturwissenschaften* 50: 673.
- MOLERO MESA, J., F. PEREZ RAYA, O. SOCORRO ABREU & M. CASARES PORCEL (1981). Apuntes corológicos para la flora de Andalucía oriental. *Trab. Dep. Bot. Univ. Granada* 6: 99-106.
- PAU, C. (1921). Diez días en Sierra Morena (Del 12 al 22 de Mayo 1920). *Real Soc. Esp. Hist. Nat. Tom. extraord.*: 287-298.
- PEREZ CHISCANO, J. L. (1982). Las digitales de la cuenca extremeña del Guadiana. *Stud. Bot. (Salamanca)* 1: 33-39.
- PINTO DA SILVA, A. R. & M. SILVA (1959). Plantas novas e novas áreas para a flora de Portugal. *V. Agron. Lusit.* 20: 217-247.
- PINTO DA SILVA, A. R. & M. SILVA (1961). *Digitalis heywoodii*. *Index Seminum. Est. Agron. Nat. Lusit. Sacavem* 1961: 11.
- RAUNKIAER, C. (1937). *Plant life forms*. Clarendon, Oxford, 104 pp.
- RECHINGER, K.-H. (1983). Betrachtungen über geographische Rassen vom Standpunkt der Flora Iranica. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 93: 193-194.
- RIVAS GODAY, S. (1946). Sobre la Habitación de la "Digitalis purpurea L. (sensu lato)". *Farmacognosia* 5(9): 123-154.
- RIVAS GODAY, S. (1954). Aportaciones a la Fitosociología hispanica (Proyectos de comunidades hispanicas). *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 13: 335-422.
- RIVAS GODAY, S. & F. BELLOT RODRIGUEZ (1944). Estudios sobre la Vegetación y Flora de la comarca Despeñaperros-Santa Elena. Capitulo I-III. *Anales Jard. Bot. Madrid* 5: 377-503.
- RIVERA, J. & B. CABEZUDO (1985). Aportaciones al conocimiento florístico de la Sierra de Aracena (Huelva, España). *Acta Bot. Malacitana* 10: 61-78.
- SANCHEZ JURADO, A. & A. MENDEZ CAMACHO (1945). La *Digitalis tomentosa* en la prov. de Huelva. *Farmacognosia* 4(7): 105-118.
- TARNAVSCHI, I. T. & I. LUNGEANU (1967). Beiträge zur Karyologie einiger Arten der Gattung *Digitalis* L. *Contr. Bot. Cluj* 1967: 425-430.
- VALDES, B., S. TALAVERA & E. FERNANDEZ GALIANO (1987). *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. 1-3. Ed. Ketres, Barcelona.
- WERNER, K. (1962). Die kultivierten *Digitalis*-Arten. *Kulturpflanze Beih.* 3: 167-182.
- WERNER, K. (1964). Die Verbreitung der *Digitalis*-Arten. *Wiss. Z. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Naturwiss. Reihe* 13: 453-486.