



Diana, Silvana (1992) *Alcuni aspetti della biologia della riproduzione del genere Limonium*. *Giornale botanico italiano*, Vol. 126 (2), p. 187-195. ISSN 0017-0070.

<http://eprints.uniss.it/7842/>

GIORNALE BOTANICO ITALIANO

FONDATO NEL 1844



PUBBLICATO DALLA SOCIETÀ BOTANICA ITALIANA
CON IL CONTRIBUTO DEL CONSIGLIO NAZIONALE DELLE RICERCHE

Vol. 126, n. 2, 1992

Società Botanica Italiana

87° CONGRESSO

SASSARI
29 settembre - 3 ottobre 1992

Alcuni aspetti della biologia della riproduzione del genere *Limonium*

SILVANA DIANA

*Dipartimento di Botanica ed Ecologia vegetale.
Università di Sassari. Via Muroni 25, 07100 SASSARI*

ABSTRACT - *Aspects of the reproductive biology of the Limonium genus.* Some factors characterizing the reproductive biology of the genus *Limonium* are here discussed. These are: the apomixis, the pollen-stigma dimorphism (necessary cross-pollination in the amphimictic plants) and the natural trend to hybridation. All these factors caused a differentiation of triploid and polyploid species. Apomixis is an inborn character in the genus and occurs when cross-fertilization is prevented. The role of this phenomena in the *Limonium* genus evolution is also discussed.

Key words: *Limonium*, agamospermy, pollen-stigma dimorphism, polyploidy.

INTRODUZIONE

L'evoluzione del genere *Limonium*, che ha portato al differenziamento di un elevato numero di specie, alcune a larga distribuzione, molte altre endemiche ed estremamente localizzate, è legata a meccanismi di riproduzione complicati condizionati da fattori che, combinandosi, si influenzano vicendevolmente.

Tali fattori sono: la presenza di apomissia, il dimorfismo del polline e dello stigma (e quindi allogamia obbligata per le forme gamiche), la facilità a formare "ibridi", talvolta parzialmente fertili; questa facilità ha portato a una grande differenziazione dei cariotipi nelle varie entità.

APOMISSIA

La presenza di apomissia nel genere *Limonium* è stata descritta per la prima volta da D'AMATO (1949) in *Limonium virgatum* (Willd.) Fourr. (sub *Stative oleifolia* Scop. var. *confusa* Godr.) e correlata al fatto che la specie è triploide. Egli ha messo in evidenza che, mentre nelle cellule madri del polline la meiosi decorre, apparentemente, in maniera regolare con la formazione di tetradi di microspore e, solo eccezionalmente, di pentadi ed eptadi, nelle cellule madri delle megaspore si realizza generalmente un nucleo di restituzione, da cui traggono origine gametofiti 8-nucleati non ridotti, del tipo *Ixeris*. Per quanto riguarda lo sviluppo dell'embrione questo è sempre autonomo, cioè non influenzato dalla penetrazione del tubetto pollinico; questo si deduce dal fatto che, in presenza di embrioni ai primi stadi, le sinergidi sono ancora

perfettamente integre e i nuclei polari permangono, non fusi, nelle regioni polari di rispettiva origine.

L'Autore ha osservato che questa specie è solo parzialmente apomittica, poichè nel 20% dei casi da lui studiati nella cellula madre delle megaspore si compie "un processo meiotico regolare o quasi", che porta alla formazione di un apocizio binucleato, con nuclei piccoli, "aploidi o quasi", che dividendosi formano apocizi 4 o 5-nucleati che evolvono in gametofiti 8-nucleati (tipo *Adoxa*), e talvolta anomali in quanto 9 10-nucleati. La fecondazione però non è stata mai messa in evidenza.

D'Amato, per il fatto che erano già noti in *Limonium* alcuni sviluppi di gametofiti femminili, tipo *Euphorbia dulcis* e *Penaea*, a decorso regolare (FAGERLIND, 1938,1939; D'AMATO, 1940), attribuisce lo sviluppo apomittico alla condizione triploide delle piante da lui studiate. La correlazione tra apomissia e triploidia è stata recepita da tutti gli Autori successivi che, senza basarsi su ulteriori studi embriologici, hanno considerato le entità triploidi di *Limonium* sempre apomittiche, con produzione di semi per agamospermia.

Alcuni studi, svolti come tesi di laurea presso il nostro Dipartimento (MARRAS, 1985; MASIA, 1985), su due entità triploidi di *Limonium* della Sardegna, hanno evidenziato in una specie, *L. tibulatum* Pign., la presenza di apomissia facoltativa, con un comportamento analogo a quello descritto da D'AMATO (1949) sia per quanto riguarda la microsporogenesi e la formazione dei granuli pollinici, che per quanto riguarda la formazione del gametofito femminile. L'apomissia sembra essere invece obbligata, in quanto non sono mai state osservate formazioni di macropore ma sempre nuclei di restituzione, in una popolazione monomorfa autoincompatibile di *L. contortirameum* (Mabille) Erben, (sub *L. articulatum* (Loisel.) O.Kuntze, nome da attribuire ad altra specie, ARRIGONI e DIANA, in stampa).

Con alcune prove sperimentali di coltivazione ho però messo in evidenza che l'agamospermia (in questo caso produzione di semi per apomissia) può verificarsi anche in entità diploidi. Alcuni individui di *L. racemosum* (Lojac.) Diana Corrias, diploide con $2n = 18$ cromosomi, prelevati da una popolazione naturale normalmente allogama (perchè dimorfica) sono stati coltivati isolatamente; nel primo anno di coltura sono risultati sterili, mentre nel secondo hanno prodotto moltissimi semi. Ciò induce a pensare che questi individui fossero in natura normalmente gamici, che il primo anno abbiano avuto meiosi normali con produzione di gametofiti e gameti ridotti e che in mancanza di polline compatibile, non abbiano avuto gamia e quindi non abbiano potuto formare semi. Al secondo anno abbiano formato gametofiti apomittici e gameti femminili non ridotti, che hanno originato direttamente embrioni con produzione di semi fertili. L'apomissia pertanto sembra essere un fenomeno insito nel genere *Limonium* che può attivarsi ogni qualvolta gli individui non riescono a produrre semi per gamia.

Il fenomeno dell'eterostilia e dell'eteromorfismo del polline e dello stimma va interpretato come una realizzazione di barriere morfologica al fine di impedire l'auto-fecondazione, che nelle Angiosperme ha avuto un'origine casuale (BATEMAN, 1954). La si ritrova infatti in una quindicina di famiglie, talvolta in singoli generi o singole specie, non collegate filogeneticamente. Anche secondo BAKER (1964) tale sistema di incompatibilità eteromorfa sarebbe un carattere che è comparso o comunque si è manifestato più volte, indipendentemente, nell'evoluzione delle Angiosperme.

Di norma il dimorfismo degli stimmi si manifesta con una differenza di dimensioni e di forme delle cellule delle superfici stigmatiche, ed il dimorfismo del polline, nella maggior parte dei casi, con una differenza di dimensioni; solo raramente, come in alcune *Sterculiaceae* (KOHLER, 1976) e in parecchie *Plumbaginaceae*, anche in una differente scultura dell'esina. BAKER (1948, 1953), che ha studiato a lungo il problema del dimorfismo e dell'incompatibilità nella famiglia delle *Plumbaginaceae*, descrive per i generi *Armeria* e *Limonium* due tipi di stimmi: "papilloso", con papille piccole e mammellonate, e "a pannocchia", con papille più grosse, rotondeggianti e appressate. Questo dimorfismo dello stimma è correlato ad un dimorfismo del polline, che si presenta di norma tricolpato e con ornamentazioni dell'esina molto differenti. I due tipi di polline sono stati ampiamente descritti dapprima nel genere *Armeria* da ERDTMAN e DUNBAR (1966) e poi con maggior dettaglio anche per *Limonium*, con uno studio al microscopio a scansione, da WEBER (1981): tipo A, con esina reticolata, caratterizzata da un complesso disegno di aree poligonali o irregolari, con columelle sormontate da un tectum echinato; tipo B, finemente reticolato, con areole piccole, irregolari con columelle più fitte e tectum microverrucato.

BAKER (1954, 1966) rileva che nelle specie del genere *Limonium* il sistema di incompatibilità più frequente è di tipo eteromorfo, con 2 combinazioni autoincompatibili distribuite pressocchè in maniera uniforme: polline a reticolatura larga (tipo A) associato con stimmi "a pannocchia" (cob), e polline a reticolatura fine (tipo B) associato a stimmi "papilloso" (pap). In un solo caso, in *L. vulgare* Mill., ritrova anche eterostilia associata a dimorfismo polline-stimma nelle stesse combinazioni su descritte: stili lunghi con stimmi "cob" e polline A, stili corti con stimmi "pap" e polline B. BAKER (1966) interpreta questo rafforzamento del sistema di incompatibilità come il "culmine di una sequenza evolutiva". Individua inoltre un certo numero di specie (17) monomorfe, ma con combinazioni polline-stimma autoincompatibili, che quindi considera apomittiche, ed un altro contingente (15) di specie monomorfe ma autocompatibili. Lo stesso Autore, basandosi su studi genetici compiuti su alcune specie del genere *Armeria*, che presenta un sistema di incompatibilità analogo a

Limonium, ritiene che le reazioni di incompatibilità siano di tipo sporofitico tra i composti della parete del polline e quelli della superficie delle cellule dello stamma e che le varie strutture morfologiche e fisiologiche del sistema siano espressione di due geni ravvicinati e cooperanti in un'unità (supergene), con due alleli ciascuno: un gene controlla la morfologia e la reazione di incompatibilità del polline, mentre l'altro controlla la morfologia stammatica e la sua reazione di incompatibilità. Nelle specie dimorfiche gli individui con combinazione polline "A-cob" sarebbero eterozigoti per il supergene, mentre individui "B-pap" sarebbero omozigoti recessivi. Le piante delle specie monomorfiche con combinazioni autocompatibili "A-pap" e "B-cob", sarebbero anch'esse omozigoti ma con uno dei due geni mutato, in un terzo tipo di allele.

Più recentemente ERBEN (1978), in un ampio studio sui *Limonium* del Mediterraneo sud-occidentale, prendendo in considerazione un elevato numero di specie, conferma quanto già rilevato da Baker: i due tipi di polline e di stimmi danno luogo a quattro possibili combinazioni: due, più frequenti, incompatibili e autosterili e necessariamente allogame ("A-cob" e "B-pap"), e due molto rare, compatibili e quindi autogame ("A-pap" e "B-cob"). Anche quest'Autore ritiene che le popolazioni monomorfiche autoincompatibili siano agamosperiche. Rileva inoltre che le specie diploidi o poliploidi, ma con numeri cromosomici pari, sono dimorfiche e quindi, verosimilmente, di norma gamiche, mentre quelle tri- o poliploidi dispari sono prevalentemente monomorfiche incompatibili e, anche se talvolta dimorfiche, hanno polline quasi completamente sterile, e quindi presumibilmente apomittiche.

Le cose non sembrano però essere così categoriche; infatti recentemente DULBERGER et DVOSKIN-DORON (1989) hanno rilevato in alcune popolazioni israeliane di una specie annuale, *L. thouini* (Viv.) O. Kuntze, comune nei deserti sahariani e arabi, una condizione insolita: i due tipi di stamma, "cob" e "pap" associati sempre solo al polline di tipo B, capace di germinare su entrambi. Semi vengono prodotti sia da fiori impollinati artificialmente, quindi presumibilmente tramite gamia, sia da fiori incappucciati ed emasculati e quindi tramite apomissia. Questi Autori rilevano inoltre la presenza di agamospermia, con elevata produzione di semi, sempre in popolazioni israeliane, di due entità perenni: *L. virgatum* (Willd.) Fourr. (sub *L. oleifolium* Miller), a larga diffusione mediterranea, e *L. graecum* (Poir.) Rech. fil., limitato al Mediterraneo orientale. Queste due specie in Israele sono risultate monomorfiche, mentre altrove risultano essere dimorfiche; prove di auto- e allo-impollinazione hanno evidenziato l'incapacità del polline, di tipo B ad aderire agli stimmi papillosi.

Per cercare di capire quale correlazione ci sia tra specie diploidi e triploidi, presenza di dimorfismo o monomorfismo e agamospermia ho svolto ricerche su alcune entità endemiche sarde e sardo-corse (dati inediti). Sono state analizzate 19 popolazioni dell'aggregatum di *L.*

acutifolium, distribuito sulle coste settentrionali e occidentali della Sardegna e nei dintorni di Bonifacio in Corsica; questo aggregatum comprende 11 specie allopatriche di cui 6 diploidi, 4 triploidi e 1 mista tri- e tetraploide. Tutte le popolazioni delle specie diploidi, eccetto una, sono risultate dimorfiche, con percentuale pressochè uguale delle due combinazioni polline-stimma autoincompatibili, e quindi presumibilmente gamiche; in un'unica specie diploide (*L. bosanum* Arrig. e Diana) una popolazione, su tre studiate, è risultata monomorfica autoincompatibile, con numerosi granuli pollinici anomali, e semi fertili e perciò certamente apomittica. Delle quattro popolazioni triploidi, due sono risultate dimorfiche con percentuali delle due combinazioni polline-stimma di circa il 50%, e quindi con possibilità di impollinazione cfociata e probabilmente anche di gamia; due invece sono risultate monomorfiche, agamospermiche e con granuli pollinici anomali. La popolazione tri- e tetraploide è dimorfica ma con una percentuale differente delle due combinazioni polline stimma (94,4% "A-cob" e 5,6% "B-pap"); questa situazione fa presupporre che sia quasi completamente apomittica. Lo studio cariologico di 50 individui di quest'ultima popolazione ha rivelato inoltre una situazione alquanto insolita (ARRIGONI e DIANA, in stampa): circa il 50% degli individui sono allotetraploidi con $2n = 36$, il 35% allotriploidi $2n = 27$, il 10% circa hanno presentato mixoploidia, $2n = 36$ e $2n = 27$, nel medesimo individuo, ed il 5% corredi aneudiploidi ($2n = 18+1$) e aneutriploidi ($2n = 27 + 1 e + 2$) sempre nel medesimo individuo.

L'ipotesi più probabile per spiegare questa inconsueta situazione cariologica è che ad originarla abbiano contribuito fenomeni sia di ibridazione tra genomi differenti dell'aggregatum di *L. acutifolium*, sia di apomissia, con anomalie della meiosi, e che quindi questa popolazione non abbia ancora raggiunto un equilibrio genetico e riproduttivo.

Un fatto rilevante di questa indagine è il seguente: granuli pollinici anomali, cioè di dimensioni maggiori e tetra- o penta-colpati, quindi probabilmente prodotti da meiosi irregolari, e spesso non ridotti, vengono formati non, come ci si aspetterebbe, solo nelle specie triploidi, ma anche in quelle diploidi, esclusivamente però nelle popolazioni monomorfiche, che nel gruppo *L. acutifolium*, sono autoincompatibili.

NUMERO CROMOSOMICO E FORMAZIONE DI "IBRIDI".

La corretta interpretazione delle entità del genere *Limonium*, i loro rapporti filogenetici, la loro posizione sistematica sono stati possibile solo dopo gli anni '60, quando hanno cominciato ad essere noti i numeri cromosomici di un elevato numero di specie.

DOLCHER e PIGNATTI (1967 e 1971), basandosi su dati cariologici da loro rilevati, sulla forma biologica e sull'habitat, propongono un'ipotesi di evoluzione dei *Limonium* del Mediterraneo. Le entità più antiche sarebbero quelle diploidi e da queste sarebbero derivate quelle tetraploidi.

Poi, in seguito ad un massiccio fenomeno di ibridazione tra diploidi e tetraploidi, si sarebbero originate parecchie entità triploidi, con riproduzione sessuata instabile e progressivamente ridotta. Molte di queste specie, col passaggio progressivo all'apomissia, avrebbero dato luogo ai più recenti fenomeni di microevoluzione. Pertanto per questi Autori l'apomissia dovrebbe essere un fenomeno insorto secondariamente nel genere *Limonium*.

ERBEN (1978, 1979), analizzando anche la morfologia del corredo cromosomico, mise in evidenza che il livello di ploidia varia da quello diploide a quello esaploide, con numeri di base e combinazioni diverse ($2n = 12, 14, 16, 18, 25, 26, 27, 32, 34, 35, 36, 42, 43, 54$). Egli individuò nettamente due gruppi: uno (sezioni *Ctenostachys*, *Jovibarba*, *Pteroclados* e *Myriolepsis*) con specie tutte diploidi, a $2n = 12, 14, 16$ cromosomi, e l'altro, molto più ampio, (sezioni *Limonium*, *Sphaerostachys*, *Polyarthron*, e *Schizhymenium*) dove si hanno diploidi solo a $2n = 16$ e 18 cromosomi con una gamma di entità con numero superiore a 18 (forse con esclusione dei $2n = 32, 36$ e 54). Egli considera le entità di questo gruppo "ibridi" aventi come numero base $x = 8$ e $x = 9$ o anche combinazioni di entrambi. Poichè tutte le combinazioni con $x = 8$ hanno almeno un grande cromosoma metacentrico, assente invece nelle combinazioni con $x = 9$, Erben ipotizza che $x = 8$ sia derivato dalla fusione di due cromosomi piccoli acrocentrici dell' $x = 9$.

Su questa base ERBEN (1979) formula un'ipotesi sull'origine delle entità triploidi: esse sarebbero il prodotto dell'ibridazione tra diplogameti, a $2n = 16$ o 18 cromosomi, con gameti normali, a $n = 8$ o 9 cromosomi, prodotti da due specie diploidi. Infatti le entità con corredo cromosomico $2n = 3x = 25$ ($2 \times 8 + 9$) hanno due lunghi cromosomi metacentrici, quelle con $2n = 3x = 26$ ($2 \times 9 + 8$) ne hanno solo uno, mentre quelle con $2n = 3x = 27$ ne hanno uno. Con analoghe ibridazioni si sarebbero originate le specie a livelli di ploidia superiori: $2n = 4x = 32$ (4×8), $2n = 4x = 34$ ($2 \times 8 + 2 \times 9$), $2n = 4x = 36$ (4×9), $2n = 5x = 43$ ($2 \times 8 + 3 \times 9$), $2n = 6x = 54$ (6×9), dove il numero dei lunghi cromosomi metacentrici corrisponde al numero di $x = 8$ presenti nel genoma.

Erben ritiene questa ipotesi più probabile di quella ipotizzata da DOLCHER e PIGNATTI (1971) per il fatto che le specie triploidi sono molto più abbondanti in natura di quelle tetraploidi, estremamente rare, che dovrebbero essere uno dei progenitori.

Per poter formulare la sua ipotesi Erben quindi ammette implicitamente che l'apomissia sia presente anche nelle specie diploidi, sinora da lui considerate gamiche e che di norma presentano il dimorfismo del polline e dello stamma, con combinazioni nello stesso individuo autoincompatibili.

Ulteriori dati cariologici, ERBEN (1980-1991), BRULLO e PAVONE (1981), BRULLO (1988), BRULLO e ERBEN (1989), ARRIGONI e DIANA (1985-1991), riferiti per la gran parte a *Limonium* del Mediterraneo occidentale, sono in accordo con l'ipotesi di ERBEN (1979). I risultati a cui sono giunti ARTELARI e KAMARI (1986) ne estendono la validità anche al

Mediterraneo orientale: 10 su 13 specie delle coste ioniche della Grecia sono risultate essere diploidi primarie (con $2n = 18$), endemiche, tutte con dimorfismo polline-stimma nelle due combinazioni autoincompatibili, con fertilità pollinica elevata (63-97,5%) e quindi probabilmente con riproduzione sessuata; le altre tre specie presentano situazioni cariologiche differenti: una diploide di origine secondaria ($2n = 16$), una triploide ($2n = 27$), ed un'altra esaploide ($2n = 54$).

In seguito ARTELARI (1989 a, b, c) rileva in alcune specie delle isole Cicladi e di Creta sia livelli di ploidia $2n = 4x = 34$ e $2n = 5x = 43$, già noti per altre entità mediterranee, sia $2n = 6x = 51$ ($3 \times 8 + 3 \times 9$), mai sin'allora riscontrato; tutte queste specie poliploidi, a conferma della tesi di ERBEN (1979), risultano anche essere prevalentemente monomorfe (86%) con bassa fertilità pollinica, quindi presumibilmente apomittiche.

Nell'ambito di popolazioni di specie diverse simpatriche, o nelle zone di contatto dei loro areali, è tutt'ora frequente il ritrovamento di individui con caratteri morfologici intermedi. Questi vengono comunemente interpretati come "nuovi ibridi", effetto di incroci tra specie diploidi e triploidi e, frequentemente tra due triploidi; questo conferma che meiosi normali possono avvenire anche nei triploidi. La diffusione per agamospermia di tali "nuovi ibridi" potrà originare popolazioni più estese che dovranno essere considerate nuove agamospecie.

CONCLUSIONI

Di fronte alla complessa situazione riproduttiva presente nel genere *Limonium* è azzardato tentare di trarre delle conclusioni, ma per lo meno si possono fare alcune considerazioni.

E' difficile capire quale dei tre fenomeni implicati, apomissia, sistema di incompatibilità eteromorfo, formazione di "ibridi" con conseguente poliploidia, sia insorto per primo e forse abbia indotto gli altri.

BAKER (1966) che ha compiuto studi non solo nel genere *Limonium*, ma in tutta la famiglia delle *Plumbaginaceae*, e vi ha ritrovato modelli riferibili a tutte le tappe evolutive da lui ipotizzate. Probabilmente tutto sarebbe scaturito dall'instaurarsi del sistema di incompatibilità eteromorfo che egli ritiene essersi affermato per tappe: dapprima si sarebbe differenziato un sistema di incompatibilità fisiologico, in un secondo momento il dimorfismo del polline a cui avrebbe fatto seguito quello dello stimma ed infine si sarebbe instaurata l'eterostilia, presente in una sola specie di *Limonium*. Il sistema eteromorfo però sarebbe secondo lui fallito più volte secondo due vie: attraverso una mutazione con la produzione di entità monomorfe autocompatibili, e per l'insorgenza dell'apomissia. Egli considererebbe quindi l'apomissia un fenomeno secondario, e cioè una strategia insorta in seguito al fallimento del sistema di incompatibilità.

Secondo quanto ho già espresso, l'apomissia è un carattere insito nel genere, che può manifestarsi quando le singole piante non abbiano la possibilità, per cause quanto mai diverse, di avere gamia. Ciò è dimostrato, per esempio, dal fatto che specie diploidi, dimorfiche e normalmente gamiche in natura, se isolate in coltura diventano agamospermeiche. Si può ritenere che questa strategia abbia perciò favorito, con la produzione di gameti non ridotti, fecondati poi da gameti normali, l'origine delle specie triploidi. A loro volta i triploidi, spesso apomittici facoltativi, avrebbero originato, alternando gamia e apomissia, "ibridi" a livelli di ploidia sempre superiori.

Ciò che appare insolito è che, contrapposto ad un efficiente sistema eteromorfo di incompatibilità intraspecifica, non esista, o per lo meno sia molto debole e non ancora ben differenziato, un valido sistema di incompatibilità interspecifica. Questo si può presumere dal fatto che in natura le specie triploidi, presumibilmente di origine ibridogena, sono abbastanza più frequenti dei diploidi, per lo meno in certe aree geografiche: per esempio, nel complesso sardo-corso, su 41 specie di *Limonium* presenti 21 sono triploidi, 17 diploidi, 2 tetraploidi ed una mixoploide.

Due fatti alquanto rilevanti emergono quindi da tutte queste considerazioni: che l'apomissia è nel genere *Limonium* più frequente di quanto non si supponesse e che anche entità triploidi abbiano meiosi più o meno regolari e che formino gametofiti e gameti ridotti.

BIBLIOGRAFIA

- ARRIGONI P.V., DIANA S., 1985-91 - *Le piante endemiche della Sardegna*. Boll. Soc. Sarda Sci. Nat., 24 (1985): 273-309; 25 (1986): 165-180; 27 (1990): 279-282; 28 (1991): 317-327.
- ARRIGONI P.V., DIANA S., 1992 - *Contribution à la con-naissance du genre Limonium in Corse*. Candollea., (in stampa).
- ARTELARI R., 1989a - *Biosystematic study of the genus Limonium (Plumbaginaceae) in the Aegean area (Greece). I. Some Limonium species from the Kikladhes islands*. Willdenowia, 18 (2): 399-407.
- ARTELARI R., 1989b - *Biosystematic study of the genus Limonium (Plumbaginaceae) in the Aegean area (Greece). II. Limonium hierapetrae Rech. fil. from Kriti island*. Webbia, 43 (1): 33-40.
- ARTELARI R., 1989c - *Limonium creticum (Plumbaginaceae), a new species from Kriti island (Aegean sea) Greece*. Candollea, 44 (2): 415-421.
- ARTELARI R., KAMARI G., 1986 - *A karyological study of ten Limonium species (Plumbaginaceae) endemic in the Jonian area, Greece*. Willdenowia, 15(2): 497-513.
- BAKER H.G., 1948 - *Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginaceae. I: A survey of the family*. Ann. Bot. (London), 17: 433-455.
- BAKER H.G., 1953 - *Pollen and stigma in the genus Limonium*. Ann. Bot. (London), 12: 207-219.
- BAKER H.G., 1954 - *Dimorphism and incompatibility in the Plumbaginaceae*. Proc. VIII Int. Bot. Congr., Paris, sect. 10: 138-145.
- BAKER H.G., 1966 - *The evolution, functioning and break-down of eteromorphic incompatibility sistem. I: The Plumbaginaceae*. Evolution, 20: 349-368.

- BATEMAN A.J., 1954 - *The diversity of incompatibility systems in flowering plants*. Proc. VIII Int. Bot. Congr., Paris, sect. 10: 138-145.
- BRULLO S., 1988 - *Miscellaneous notes on the genus Limonium (Plumbaginaceae)*. Willdenowia, 17(1-2): 11-18.
- BRULLO S., PAVONE P., 1981 - *Chromosome numbers in the Sicilian species of Limonium Miller (Plumbaginaceae)*. Anales Jard. Bot. Madrid, 37: 535-555.
- BRULLO S., ERBEN M., 1989 - *The genus Limonium (Plumbaginaceae) in Tunisia*. Mitt. Bot. Staatssamml, Munchen, 28: 419-500.
- D'AMATO F., 1940 - *Contributo all'embriologia delle Plumbaginaceae*. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 47(2): 349-382.
- D'AMATO F., 1949 - *Triploidia e apomissia in Statice oleifolia Scop. var. confusa Godr.* Caryologia., 2(1): 71-84.
- DOLCHER T., PIGNATTI S., 1967 - *Numeri cromosomici di alcune specie italiane del genere Limonium*. Giorn. Bot. Ital., 101 (5): 294-295.
- DOLCHER T., PIGNATTI S., 1971 - *Un'ipotesi sull'evoluzione dei Limonium del bacino del Mediterraneo*. Giorn. Bot. Ital., 105(2): 95-107.
- DULBERGER R., DVOSKIN-DORON S., 1989 - *Agamospermy in Limonium graecum, L. oleifolium and L. thouinii*. Amer. J. Bot., suppl., 76(6): 287.
- ERBEN M., 1978 - *Die gattung Limonium im sudwestmediterranen raum*. Mitt. Bot. Staatssamml, Munchen, 14: 361-631.
- ERBEN M., 1979 - *Karyotype differentiation and its consequences in mediterranean "Limonium"*. Webbia, 34(1): 409-417.
- ERBEN M., 1980-91 - *Bemerkungen zur taxonomie der gattung Limonium I-VI*. Mitt. Bot. Staatssamml, Munchen, 16(1980): 547-563; 17(1981): 485-510; 22(1986): 459-478; 27(1988): 381-406; 28(1989): 313-417; 30(1991): 459-478.
- ERDTMAN G., DUNBAR A., 1966 - *Notes on electron micrographs illustrating the pollen morphology in Armeria maritima and Armeria sibirica*. Grana Palynol., 6(3): 338-354.
- FAGERLIND F., 1938 - *Wo kommen tetrasporische durch drei teilungsschritte vollentwickelte Embriosacke unter der Angiospermen vor?*. Bot. Not., 6: 461-498.
- FAGERLIND F., 1939 - *Drei beispiele des Fritillaria-typs*. Svensk Bot. Tidskr., 33(2): 188-204.
- KOHELER E., 1976 - *Pollen dimorphism and heterostyly in the genus Walteria L. (Sterculiaceae)*. In: FERGUSON I.K., MULLER J. (Ed.): *The evolutionary significance of the exina*. Academic Press, London.
- MARRAS M.M., 1985 - *Ricerche sulla riproduzione di Limonium tibulatum (Pign.) Pign.*. Tesi di laurea.
- MASIA D., 1985 - *Ricerche sulla riproduzione di Limonium articulatum (Loisel.) O. Kuntze*. Tesi di laurea.
- WEBER M.O., 1981 - *Pollen diversity and identification in some Plumbaginaceae*. Pollen & Spores, 23(3-4): 321-348.