

| | |
|---------------------|---|
| Zeitschrift: | Boissiera : mémoires de botanique systématique |
| Herausgeber: | Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève |
| Band: | 24 (1975-1976) |
| Heft: | 1 |
| Artikel: | A propos des caractères phytosociologiques et écologiques d'Aristida meccana, d'Aristida mutabilis (Graminées) et de leurs implications |
| Autor: | Bourreil, Pierre / Quézel, Pierre / Gillet, Hubert |
| DOI: | https://doi.org/10.5169/seals-895506 |

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 05.01.2026

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

A propos des caractères phytosociologiques et écologiques d'*Aristida meccana*, d'*Aristida mutabilis* (Graminées) et de leurs implications¹

PIERRE BOURREIL, HUBERT GILLET, PIERRE QUÉZEL

RÉSUMÉ

Les auteurs confirment, par leurs observations phytoécologiques, phénologiques et morphologiques, les différences appréciables existant entre *Aristida meccana* et *A. mutabilis*.

SUMMARY

By phytoecological, phenological, and morphological observations, the authors confirm the appreciable differences between *Aristida meccana* and *A. mutabilis*.

***Aristida meccana* et *Aristida mutabilis* au Sahara et en Afrique sahélienne** par Pierre Quézel

A peu près tous les botanistes et phytosociologues qui ont travaillé au Sahara méridional, ainsi que sur les hauts sommets sahariens, sont d'accord pour admettre la réalité des taxons *meccana* et *mutabilis* au sein du genre *Aristida*. Malheureusement, si en une station donnée, ces deux espèces se reconnaissent aisément, il n'en est pas de même lorsque l'on s'adresse à des populations d'origine différente et d'écologie dissemblable. C'est sans doute cette particularité qui peut expliquer la mise en synonymie de ces deux taxons par divers auteurs.

En fait, comme l'a montré l'un de nous (Bourreil, 1969a), un examen tant soit peu précis permet de distinguer assez facilement ces deux espèces.

Il nous a paru intéressant de chercher à préciser si les exigences phytosociologiques de ces deux plantes sont nettement distinctes, en particulier au Sahara où elles figurent dans de très nombreux relevés effectués par l'un de nous (Quézel). Malheureusement, les déterminations antérieures au travail cité plus haut restent toujours sujettes à caution, ce qui a nécessité un nouvel examen d'innombrables feuilles d'herbiers.

Si l'on ne tient compte que des plantes dont la détermination a été confirmée, plusieurs séries de faits apparaissent avec netteté.

¹ Résultats scientifiques obtenus à partir de: *missions en Afrique* (Quézel, 1953 [Hoggar], 1956-58-60 [Tibesti]; Gillet, 1957-58-59 [Ennedi]; Quézel & Bourreil, 1967 [Darfour]); *examen de matériel d'herbier* (Jardin botanique national de Belgique; Laboratoire de phanérogamie du Muséum national d'histoire naturelle [Paris]; Royal Botanic Gardens [Kew]); *étude de sachets de graines pour culture* (C.A.Z.R.I. [Jodhpur] et Indian Agricultural Research Institute [New Delhi-Pin]).

Les aires de répartition

Du point de vue des aires de répartition au Sahara, *Aristida meccana* doit être considérée comme une sud-saharienne typique irradiée toutefois dans certaines parties arides ou très arides de l'Afrique orientale, et à la majeure partie de la péninsule arabique (fig. 1 & 2). Elle ne sort guère, en effet, du Sahara occidental et du Sahara méridional et ne s'aventure que tout à fait exceptionnellement au sud de l'isohyète des 150 mm généralement retenu comme limite méridionale du Sahara.

Au Sahara occidental, elle atteint le Zemmour où elle paraît rare et occupe largement par contre la Kedia d'Ijlil, l'Adrar de Mauritanie et le Tagant.

Au Sahara méridional, elle est connue avec certitude du Hoggar sud-occidental, y compris le Teffedest, de l'Aïr septentrional, de tout le Tibesti sud-occidental, et du revers septentrional de l'Ennedi.

Plus à l'est, elle existe également en haute Egypte et sur le littoral de la mer Rouge et paraît abonder dans tout le centre et le sud de la péninsule arabique. Sa présence dans la péninsule indienne vient également d'être confirmée.

En Afrique tropicale, d'indiscutables échantillons proviennent de diverses localités d'Ethiopie, surtout nord-orientale, et de toute la vaste dépression aride s'étendant de l'Omo jusqu'au revers oriental du Kilimandjaro.

Aristida mutabilis présente une aire de répartition beaucoup plus vaste et nettement plus méridionale.

Au Sahara proprement dit, elle n'existe que dans l'Adrar de Mauritanie et ses annexes, le revers méridional du Hoggar, le revers sud-occidental du Tibesti, le Tamesna et le Djado. Elle s'infiltra également en zone saharienne, à partir des massifs de l'Aïr et de l'Ennedi. Plus à l'est, elle pénètre au Sahara par la vallée du Nil jusqu'en Egypte moyenne et occupe également les chaînes côtières bordant la mer Rouge.

En Afrique Sahélienne, *Aristida mutabilis* est une plante extrêmement répandue du Sénégal à l'Ethiopie, à la Somalie et, peut-être, au Tanganyika. Elle apparaît partout en abondance dès que l'on quitte la région saharienne pour le Sahel, et s'étend vers le sud jusqu'à l'isohyète des 400-450 mm en moyenne.

En Asie, *Aristida mutabilis* occupe essentiellement l'Arabie tropicale sud-orientale et les zones semi-arides de la péninsule indienne.

L'écologie

Du point de vue écologique, il n'est pas douteux que ces différences au niveau des aires de répartition, traduisent des exigences nettement distinctes en particulier vis-à-vis des facteurs hydriques.

Aristida meccana, du moins au niveau de son aire saharienne, occupe donc grossièrement une bande plus ou moins continue de territoire s'étendant de l'Atlantique à la Mer Rouge, dont la largeur atteint environ un millier de kilomètres, et qui est caractérisée par des précipitations n'excédant généralement pas 150 mm et ne dépassant sans doute jamais 200 mm. En fait, dans toute cette aire, *Aristida meccana* se localise électivement au niveau des zones rocallieuses et des massifs montagneux, ce qui l'exclut à peu près totalement des zones dépressionnaires hyperarides du Sahara méridional, en général ennoyées de sables ou de sédiments limoneux.

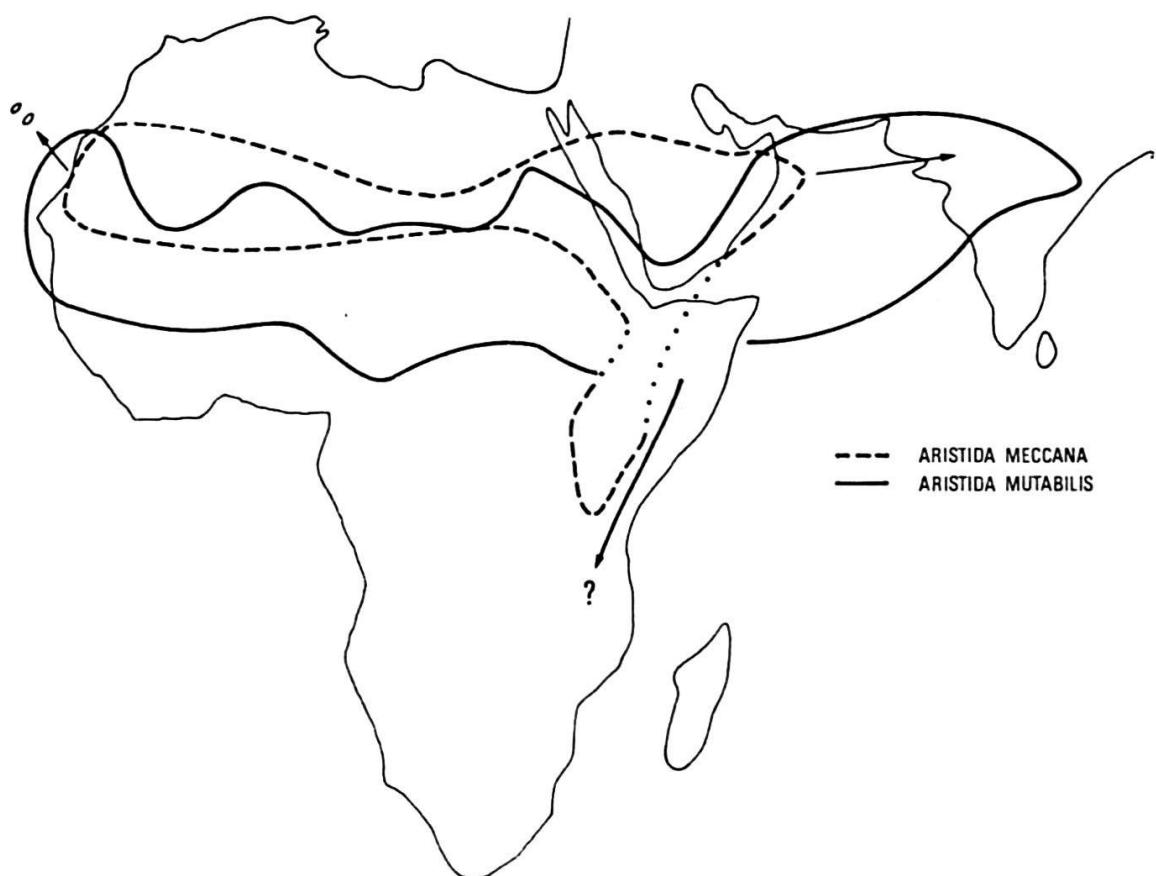


Fig. 1. — Aire générale de répartition d'*Aristida meccana* et d'*Aristida mutabilis*.

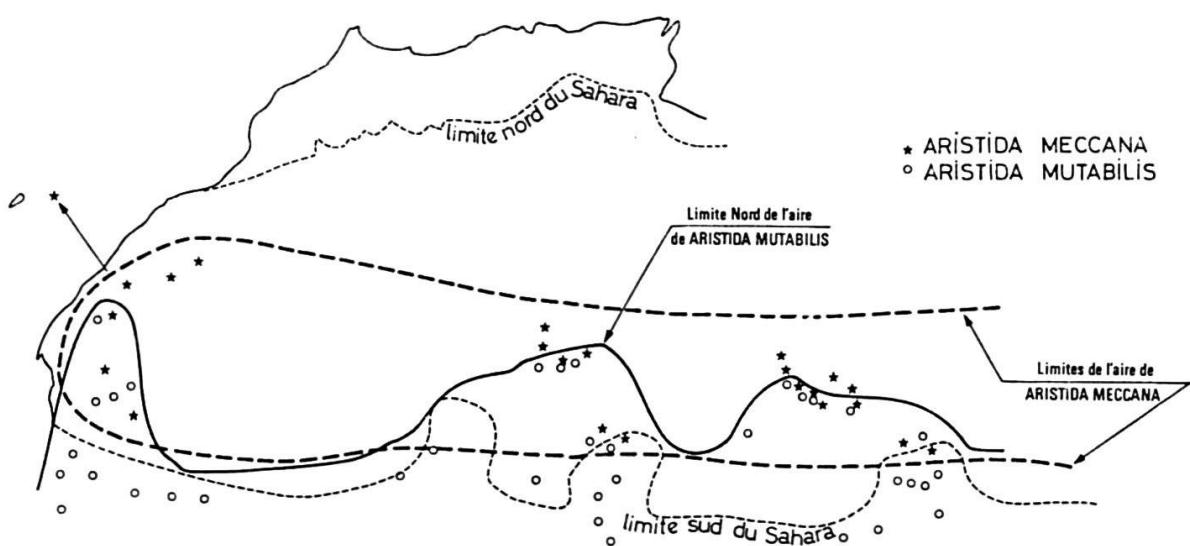


Fig. 2. — Aperçu de la répartition d'*Aristida meccana* et d'*Aristida mutabilis* en Afrique boréale.

La limite septentrionale de l'aire d'*Aristida meccana* au Sahara pose, par contre, un certain nombre de problèmes dont la solution n'est pas évidente. En effet, si l'on est tenté de mettre en avant des critères thermiques, la présence de cette espèce sur le massif du Hoggar, en particulier, à des altitudes pouvant atteindre 1700 m, et, sur le versant méridional de l'Emi Koussi, au Tibesti, à plus de 2000 m, c'est-à-dire largement à l'intérieur des zones à gelées hivernales, ne permet pas d'expliquer son absence de la majeure partie du Sahara septentrional où les conditions thermiques ne sont pas plus rudes. Il semble, par contre, possible d'expliquer sa répartition actuelle par ses exigences vis-à-vis du rythme des précipitations. En effet, *Aristida meccana* offre toujours au Sahara un rythme biologique inféodé aux pluies du front tropical. Elle se développe exclusivement après des pluies estivales et accomplit son cycle en deux mois au maximum, généralement durant une période inclue dans l'intervalle août-octobre et persiste à l'état de vie ralenti jusqu'en hiver. Cette particularité est évidente sur le Hoggar qui bénéficie, à la fois de façon épisodique, de pluies du front tropical et de pluies du front polaire; comme nous avons pu l'observer sur le terrain, seules les premières induisent le développement de cette espèce, et il est infiniment probable qu'il s'agit là du facteur limitant son extension au Sahara.

Les critères édaphiques et stationnels sont également importants pour *Aristida meccana*. Cette plante se localise, en effet, électivement sur les sols graveleux légèrement ensablés ou encore dans les fissures des rocallles; elle est totalement absente des sols franchement sablonneux et à plus forte raison des sols limono-sablonneux. Son optimum écologique se situe essentiellement au niveau des ravinelles pluviales de faible inclinaison qui entaillent toutes les zones rocheuses des principaux massifs sud-sahariens.

Aristida mutabilis (sensu lato) offre des exigences écologiques assez différentes, ce qui, en fait, empêche, le plus souvent, la coexistence de cette espèce avec *Aristida meccana*. En effet, comme le laissait supposer son aire de répartition africaine, il s'agit d'une espèce franchement sahélienne essentiellement localisée entre les isohyètes 150 et 400-450 mm; son infiltration en zone saharienne ne s'effectue que grâce à des conditions microclimatiques particulières, et notamment sur les revers sud-occidentaux des massifs du Hoggar et surtout du Tibesti directement exposés aux influences des moussons, et où la végétation offre des caractères très particuliers.

Du point de vue thermique, *Aristida mutabilis* présente une amplitude assez comparable à celle d'*Aristida meccana*, puisque sur le Hoggar, en particulier, elle s'élève, aussi, à plus de 1500 m d'altitude.

Du point de vue édaphique, *Aristida mutabilis* se rencontre électivement dans les zones sableuses, et, essentiellement, comme c'est le cas très généralement en Afrique nord-sahélienne, sur les sables plus ou moins chargés en limons; absente le plus souvent des sables vifs, elle apparaît, par contre, dans les dépressions et les zones d'épandage où s'installe une végétation de type nettement tropical; elle n'est cependant pas absente des ravinelles pluviales où elle se localise surtout (cf. *infra*) dans les portions centrales.

Les données phytosociologiques

Du point de vue phytosociologique, les différences déjà signalées, en particulier, au cours de l'étude écologique, déterminent pour ces deux espèces, des habitats nettement distincts dans toute la zone sud-saharienne.

Aristida meccana, là où sa signification phytosociologique a pu être établie, paraît à peu près exclusivement liée à la végétation de ravinelles pluviales sur les massifs montagneux, et à la végétation des sables fixés dans les zones de piémont, notamment au Tibesti.

Au Hoggar, elle participe électivement à l'association à *Aristida mutabilis* et *Enneapogon scaber* et, de là, peut atteindre certains petits oueds colonisés par la savane désertique à *Cassia aschrek* et *Panicum turgidum*. Remarquons à ce propos, que, si cette espèce ne figure pas dans le tableau de l'association des ravinelles pluviales au Hoggar (Quézel, 1965 : 189), cela est lié au fait que la mise en synonymie entre *Aristida meccana* et *Aristida mutabilis* var. *hoggariensis* n'avait pas été faite lors de la mission effectuée par l'un de nous (Quézel) au Hoggar en novembre 1953. Heureusement, la plupart des échantillons ayant été récoltés et mis en herbier, il nous a été possible de rétablir en grande partie, la réalité, pour un type de végétation particulièrement remarquable pour la question qui nous intéresse ici, et sur lequel nous aurons l'occasion de revenir plus loin.

Au Tibesti, *Aristida meccana* se rencontre également dans les ravinelles pluviales entre 800 et 2000 m, mais elle paraît nettement plus rare que sur le Hoggar, du moins lors des années de notre passage (Quézel sept.-oct. 1956, oct. 1958, oct. 1960) et il est difficile à ce niveau de lui trouver une signification phytosociologique aussi précise qu'au Hoggar.

Par contre, toujours au Tibesti, *Aristida meccana* est relativement abondante sur toute la lisière sud-occidentale du massif au niveau de l'association à *Aristida funiculata* et *Indigofera sessiliflora* (650-1200 m), qui est, en fait, rappelons-le, une savane à épineux avec *Acacia seyal* et *A. raddiana*, de type pratiquement sahélien (cf. Quézel, 1965 : 298) et, où, d'ailleurs, *Aristida mutabilis* est également présente.

Aristida mutabilis est au contraire liée, au Hoggar et au Tibesti surtout où elle est beaucoup plus fréquente, à la végétation de savane désertique, tout spécialement dans les zones où cette savanne est fortement infiltrée d'éléments tropicaux. Elle existe toutefois aussi au niveau des ravinelles pluviales, et c'est à ce niveau qu'elle se rencontre le plus souvent associée à *Aristida meccana*.

Au Hoggar (Quézel, 1954), elle apparaît au niveau de la savane désertique à *Acacia-Panicum*, mais uniquement au niveau de l'association à *Cassia lanceolata* et *Tephrosia leptostachya* qui, rappelons-le, représente sur ce massif un type de savane désertique assez largement infiltrée d'éléments tropicaux (40 % des espèces constituant le cortège floristique total); au contraire, cette espèce fait défaut au niveau du groupement à *Cassia aschrek* et *Panicum turgidum* beaucoup plus fréquent, et où l'élément tropical est beaucoup plus rare (12 %).

Toujours, sur le revers méridional du Hoggar, comme nous l'avons dit, *Aristida mutabilis* apparaît également au niveau des ravinelles pluviales où elle cohabite précisément avec *Aristida meccana*. Ce cas est particulièrement remarquable puisqu'une analyse des échantillons d'herbier a permis de montrer que ces deux espèces offrent à ce niveau des exigences nettement distinctes: rappelons qu'au niveau de ce groupement (Quézel, 1954 : 98), il est possible de distinguer, en fait, deux sous-associations. La sous-association type colonise essentiellement les ravinelles peu profondes et d'inclinaison assez forte; au niveau des ravinelles plus accusées, elle se répartit dans les portions périphériques; cette sous-association est floristiquement assez riche, et

diverses Aristides, notamment *Stipagrostis sahelica*, *S. plumosa* var. *floccosa*, *S. ciliata* et *S. hirtigluma* y apparaissent plus ou moins régulièrement; c'est à ce niveau, que prospère *Aristida meccana*, en général en grande abondance, associée encore à *Eremopogon foveolatus* et divers *Enneapogon*. La seconde sous-association (à *Lotus roudairei*), beaucoup moins fréquente, occupe les ravineaux plus profonds et de faible inclinaison, plus ou moins ensablés, et établit, en fait, la liaison entre la sous-association précédente et la savane désertique à *Acacia*. Elle est caractérisée par *Lotus roudairei*, *Cymbopogon schoenanthus* et *Fagonia isotricha*; les Aristides sont, ici, beaucoup moins abondantes et c'est à ce niveau, que paraît se localiser à peu près exclusivement *Aristida mutabilis*. Cette distinction au niveau de la valeur phytosociologique de nos deux *Aristida* est particulièrement remarquable, puisque dans la même localité, des différences minimes des conditions écologiques et édaphiques, sélectionnent respectivement *Aristida meccana*, dans les zones périphériques à sol très superficiel, graveleux et d'inclinaison assez forte, alors que *Aristida mutabilis* apparaît au contraire dans de petits thalwegs plus ou moins ensablés et d'inclinaison plus faible. *Aristida meccana* offre ici des conditions de vie beaucoup plus sévères que *Aristida mutabilis*, et en schématisant à l'extrême, on peut dire que la première végète en milieu écologiquement saharien, alors que la seconde met à profit des zones moins défavorisées, proches du milieu nord-sahélien.

Au Tibesti, *Aristida mutabilis* se développe essentiellement dans toute la zone sud-occidentale du massif, entre Tougouma et Sherda, zone qui doit être considérée comme une véritable enclave de végétation sahélienne. A ce niveau, elle participe essentiellement à la savane à épineux sur sols sablonneux, constituée du point de vue phytosociologique par l'association à *Aristida funiculata* et *Indigofera sessiliflora* (Quézel, 1965 : 298) où s'observent un grand nombre d'espèces typiquement sahéliennes.

En dehors de cette zone, *Aristida mutabilis* paraît peu répandue, voire absente, du massif du Tibesti, alors que *Aristida meccana* atteint 2000 m sur le revers méridional de l'Emi Koussi.

* * *

Aristida meccana et Aristida mutabilis, deux taxons phénologiquement et écologiquement différents

par Hubert Gillet

Le genre *Aristida* est un genre de Graminées qui compte de nombreuses espèces (cf. Henrard, 1926, 1927 & 1929; Bourreil, 1970), particulièrement bien représentées dans les régions sèches de l'Afrique tropicale (Sahara méridional, Sahel, cf. Bourreil, 1969b). Cela tient au fait que les *Aristida* et en particulier celles de la section *Pseudarthatherum* qui nous intéressent plus particulièrement, ici, possèdent des caractères xéromorphiques très poussés: leurs chaumes sont filiformes et durs, leurs feuilles étroites, étalées au moment des pluies mais très vite repliées en gouttière, leurs diaspores sont munies d'un callus qui leur permet de se fixer dans le sable ou d'être retenues par des menus obstacles (3 arêtes non plumeuses). Les graines sont à la fois anémochores et zoothores mais demandent, pour avoir de bonnes chances de se

répandre, de vastes espaces nus. C'est précisément le cas au Sahara méridional et au Nord Sahel où le coefficient de recouvrement de la végétation est très faible.

Mais ces conditions sont moins bien remplies dans la zone sud sahélienne, tout au moins pendant la saison des pluies, où existe un tapis végétal pluristratifié de plantes annuelles, chaque plante, au moment de son complet développement, étant en contact par ses parties aériennes avec les voisines.

Or dans l'un et l'autre milieux, il existe un groupe d'*Aristida* différencié en deux taxons qui tout en présentant des caractères communs n'en apparaissent pas moins bien différenciés sur le plan phénotypique et sur le plan aussi du bilan écologique. Le premier taxon, en suivant la nomenclature de la "Flora of West Tropical Africa", (Hutchinson & Dalziel, 1936: 534) est *Aristida meccana* Hochst. ex Trin. & Rupr. Le deuxième est *Aristida mutabilis* Trin. & Rupr.

Phénologie et écologie des deux espèces au nord du 13^e parallèle

a) *Stations planitaires du Tchad*

Aristida meccana est une espèce annuelle que l'on rencontre en pieds isolés, souvent plus ou moins alignés le long d'une ancienne ravinelle pluviale, chacun ressemblant à une petite touffe d'une vingtaine de centimètres de hauteur. La touffe est plus ou moins contractée à la base puis s'épanouit en une minuscule gerbe de feuilles courtes, serrées, rigides, aciculaires, entremêlées de tiges florifères ou fructifères dressées lesquelles émergent de quelques cm au-dessus des feuilles. Ces tiges portent des pédoncules dressés courts, solitaires, terminés par les épillets. Quand la plante est en pleine fructification, les épillets semblent sortir des touffes. Ce port ne peut être confondu et, à plusieurs mètres de distance, un botaniste familiarisé avec la flore sud saharienne reconnaît la plante.

Aristida mutabilis est l'une des constantes en pâturages sud sahéliens situés entre les isohyètes 300 et 350 mm. On la rencontre, par exemple, à près d'un million d'exemplaires à l'hectare sur sols sablonneux, mêlée à *Eragrostis tremula* et *Monsonia senegalensis* dans le Ranch de l'O. Rimé situé à 60 km au nord d'Ati (Tchad). L'*Aristida mutabilis* est une plante annuelle. Les feuilles de la base, surtout quand la plante est jeune, atteignent 10 cm (même 18 !) et forment une touffe aérée. De cette base se détachent un ou plusieurs axes florifères de 20 à 40 cm de hauteur, car la plante talle plus ou moins à la base selon la pluvirosité (de 2 à 12 unités talles par pied). Ces axes sont terminés par une inflorescence bien reconnaissable lorsqu'elle est épanouie, les fleurs étant concentrées à l'extrémité des pédoncules insérés à angles droits sur l'axe principal. Cette disposition semble spécifique; en tout cas, elle ne se retrouve chez aucune autre *Aristida* de la zone sahélienne.

Ainsi, tout du moins au Tchad, où nous avons eu l'occasion d'effectuer un certain nombre de missions, *Aristida meccana* et *Aristida mutabilis* apparaissent comme deux entités qui s'épanouissent chacune dans des stations écologiquement différenciées.

b) *Le massif de l'Ennedi*

Le massif montagneux de l'Ennedi, dans lequel les deux taxons existent constitue un magnifique terrain d'observation car, en raison du relief qui multiplie les niches

écologiques, la ségrégation écologique des espèces est, là, beaucoup plus marquée que dans les stations planitaires.

Aristida meccana n'existe que sur le versant nord, celui qui regarde la dépression du Mourdi laquelle appartient déjà au Sahara méridional, alors que l'Ennedi peut être considéré comme une enclave sud sahélienne située en pleine zone nord sahélienne (Carvalho & Gillet, 1960; Gillet, 1968).

Cette espèce a été récoltée dans les trois stations mentionnées sur le tableau 1.

| Lieu dit | Type de sol | Coordonnées | Date | Nº d'herbier |
|--|-------------|--------------------|-----------|--------------|
| Nord gta. Tourkou. | Caillouteux | 17°35'N 22°15'E | 18.9.1957 | 807 |
| Eliché au N de Toura. | Reg | 17°30'N 21°45'E | 27.9.1957 | 869 |
| Plateau sec dominant le haut cours de l'O. Dogouro. | Reg | 17°20'N 21°58'E | 30.9.1957 | 882 |

Tableau 1. — *Aristida meccana*. Stations de récolte.

Ces stations sont comparables. Ce sont toutes les trois des stations sèches sur sol caillouteux en faible pente. La végétation est très diffuse et les plantes s'accrochent là où elles peuvent, c'est-à-dire sur les plages réduites, d'accumulation d'éléments plus fins. Comme le sol ne retient pas l'eau sinon que faiblement, il faut une série de pluies répétées pour qu'il s'humidifie et que la végétation puisse démarrer. Le cortège floristique est, en général, composé de plantes à affinité nord sahélienne, toujours, en tout cas, d'espèces nettement xérophiles. C'est le domaine de *Stipagrostis hirtigluma*, *Aristida funiculata*, *Monsonia nivea*, *Morettia canescens*, souvent aussi d'*Eremopogon foveolatus*, *Tephrosia vicioides*, *Glossonema boveanum* et, de place en place, *Seddera latifolia* et *Pavonia triloba*.

Tout se passe comme si l'*Aristida meccana* qui est une plante des traînées pluviales, d'affinité saharo-sindienne ne pouvait prendre place dans l'Ennedi que dans les stations les plus sèches c'est-à-dire les regs pierreux, expression réelle de son tempérament désertique.

Sa floraison, comme celle de toutes les plantes qui l'accompagnent, est tardive et les épillets, les dates de récolte le montrent bien, ne sont visibles que fin septembre, c'est-à-dire après la fin de la saison des pluies. Nous soupçonnons la plante de demeurer dans un état d'activité ralenti pendant toute la saison fraîche. D'ailleurs, elle est tout à fait apte à supporter un certain temps, sans déprécier les assauts de l'harmattan. Les feuilles dressées raides et serrées, insérées sur plusieurs rangs, constituent autant de clôtures qui isolent l'espace intérieur; la base et la partie moyenne des axes fructifères sont ainsi enfermés dans une microenceinte et restent les dernières parties à mourir. La plante donne un peu l'impression de se refermer sur elle-même, pour mieux se protéger.

Aristida mutabilis a, dans l'Ennedi, un tempérament écologique tout à fait différent. Nous possédons dix récoltes de cette plante, quatre sous la forme *longiflora* et six sous la forme *aequilonga* (tableau 2).

Forme longiflora

| Lieu-dit | Type de sol | Coordonnées | Date | Nº d'herbier |
|--|--------------------|--------------------|-----------|-----------------|
| Gorge Archei. | Sable d'oued | 16°54'N 21°45'E | 4.8.1957 | 114 |
| O. Amdiguin. | Plaine sablonneuse | 16°57'E 21°51'E | 17.8.1958 | 1053 |
| A mi-chemin entre Nohi Chilio et Nohi Merguet. | Plaine sablonneuse | 16°48'N 21°58'E | 30.8.1958 | 1136 et 1139 |

Forme aequilonga

| Lieu-dit | Type de sol | Coordonnées | Date | Nº d'herbier |
|--------------------|--------------------|--------------------|-----------|--------------|
| Bachikele. | Trainées de sables | 16°30'N 22°23'E | 21.8.1957 | 387 |
| Dépression Mourdi. | Dune fixée | 17°50'N 21°38'E | 23.9.1957 | 849 |
| Marmorigna. | Dune fixée | 17°45'N 21°35'E | 26.9.1957 | 861 |
| Nohi Ohi. | Plaine sablonneuse | 16°48'N 21°57'E | 25.8.1958 | 1115 |
| O. Archi. | Banquette d'oued | 17°45'N 22°10'E | 20.9.1959 | 1641 |
| O. Okkoi. | Plaine sablonneuse | 17°10'N 21°37'E | 7.10.1959 | 1737 |

Tableau 2. — *Aristida mutabilis*. Stations de récolte (cf. texte p. 180-181).

Dans les dix cas, la plante est récoltée exclusivement sur sable. *Aristida mutabilis* est un psammophyte théophyte dont le développement est lié strictement aux pluies et moussons estivales. Sitôt que le sable a été humidifié par deux ou trois bonnes averses, les graines de l'*Aristida* germent, et les plantules continuent sans interruption leur développement d'une façon continue. D'autres pluies surviennent, la plante talle, mais très rapidement les axes florifères se dégagent des feuilles basales et s'élèvent sans aucune protection. Les inflorescences sont toutes bien dégagées et se dessèchent sitôt que cessent les conditions d'humidité. *Aristida mutabilis* s'épanouit uniquement pendant la très courte période humide de l'été sahélien. Elle n'a aucune capacité de résistance à la sécheresse totale, et se momifie en paillasson sec dès le retour de l'harmattan. La floraison de l'*Aristida* suit les pluies, elle a lieu fin août au sud de l'Ennedi et en septembre dans le nord.

L'*Aristida* appartient à ce groupement de plantes annuelles qui occupe les espaces nus de sable laissés entre les touffes de *Panicum turgidum*.

Si nous nous référons à un relevé effectué le 7 octobre 1959 dans la plaine de l'O. Okkoi à 8 km à l'est de Fada (cf. tableau 2), nous trouvons l'*Aristida mutabilis* en

mélange avec *A. stipoides*, *A. longiflora*, *Cenchrus prieurii*, *Brachiaria hagerupii*, *Cenchrus biflorus*, *Polygala erioptera*, *Polycarpaea corymbosa* et *Tragus berteronianus*; la végétation pérenne étant constituée par *Acacia raddiana*, *Leptadenia spartium*, *Panicum turgidum*, *Aristida pallida*, *Aerva persica*, et *Heliotropium zeylanicum*.

Dans la large vallée de l'O. Nohi (30 août 1958) fréquentée assidûment par le bétail, qui peut se ravitailler en eau au puits de Nohi Chilio, l'*Aristida mutabilis* prend place dans un groupement de psammophytes typiques (*Cenchrus biflorus*, *Tragus berteronianus*, *Gisekia pharnaceoides*, *Fimbristylis hispidula*, *Limeum viscosum*, *Dactyloctenium aegyptiacum*).

Il est évident que l'*Aristida* se trouve dans l'Ennedi et, en particulier, dans les dunes fixées qui s'étendent entre le massif et la dépression de Bagada, sur la limite nord de son aire géographique continue.

Le comportement d'*Aristida mutabilis* au niveau et au sud du 13^e parallèle

La zone sahélienne et, en particulier, la région au niveau de la charnière 13-14^e parallèle est vraiment le domaine d'élection d'*Aristida mutabilis*. Là, toujours sur sable, l'*Aristida* peut être considérée avec l'*Eragrostis tremula* comme le chef de file d'une association très appréciée des éleveurs en raison de ses qualités agrostologiques. D'ailleurs l'association s'enrichit au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'aire optimale.

Au niveau de l'O. Kharma (26 août 1963) elle ne comprend que six représentants principaux: *Dactyloctenium aegyptiacum*, *Indigofera hochstetteri*, *I. viscosa* et *Cyamopsis senegalensis* en plus des 2 caractéristiques.

Au niveau du 14°20' (Kamem, sud puits Begel, oct. 1961), l'association compte plus de onze espèces dans les plaines les plus riches à *Aristida mutabilis*, et vingt-sept espèces dans sa totalité, et au niveau du 13°40' (Ranch de l'O. Rimé), on arrive à une association comprenant régulièrement une trentaine d'espèces.

Conclusion

Voici donc deux plantes, l'une appelée *Aristida meccana*, l'autre *Aristida mutabilis* (maintenant confondues sous la dénomination unique d'*A. mutabilis*), qui vivent l'une et l'autre dans des stations biogéographiquement bien différenciées, qui prospèrent dans des zones climatiques fondamentalement distinctes. Voici encore deux plantes qui réagissent à l'arrivée de la sécheresse d'une manière différente, l'une en se desséchant immédiatement, l'autre en continuant à végéter un certain temps (cf. par. ex. Turesson, 1922b, 1925, 1930 & 1961; Clausen & al., 1957). Voici enfin deux plantes qui peuvent être reconnues l'une de l'autre au premier coup d'œil par la disposition des épillets dans l'inflorescence (sans compter la longueur de la colonne de la diaspore). Ce sont toutes là, à notre avis, d'excellentes raisons pour maintenir ces deux taxons, chacun à un niveau spécifique à part entière.

* * *

La différenciation des entités *Aristida meccana*, *Aristida mutabilis* en espèces taxonomiques distinctes

par Pierre Bourreil

Nous nous proposons ici de démontrer la nature spécifique de l'une et l'autre entités que nous dénommons *Aristida meccana*, *Aristida mutabilis*, et pour lesquelles nous avons déjà établi un certain nombre de synonymies (Bourreil, 1969a). Pour bien situer la difficulté de nos premières recherches, il suffit de rappeler, par exemple, qu'*Aristida mutabilis* Trin. & Rupr. var. *hoggariensis* (Batt. & Trab.) Henr. est, en fait, *Aristida meccana* et qu'*Aristida meccana* Hochst. var. *lauriolii* Maire est, par contre, *Aristida mutabilis*.

Les discontinuités morphologiques

Si par l'orientation des unités élémentaires de son inflorescence (épillets apprimés constituant des bouquets pseudo-spiciformes terminant l'axe et les rameaux des panicules), *Aristida mutabilis* peut se distinguer d'*Aristida meccana* (aspect plus divergent des épillets constituant des bouquets subspiciformes), il existe d'autres critères de distinction au niveau des glumes et des caryopses.

Le critère (G2-G1) des glumes

Le critère G2-G1 maximum relatif (= distance maximale relative des apex des glumes couplées sur un épillet appréciée au jugé, puis mesurée au cours de l'étude de chaque pousse de différentes régions de l'aire) nous avait donné les résultats présentés ici sur le tableau 3 (inspiré de Bourreil, 1969a).

| Critère G2-G1 maximum relatif | | |
|-------------------------------------|------------------------|---------------------|
| Espèce | Amplitude de variation | Moyenne des valeurs |
| <i>A. meccana</i> (27 pousses) | 2.5-4.5 mm | # 3.6 mm |
| <i>A. mutabilis</i> (59 pousses) | 0.20-2.25 mm | # 1.1 mm |

Tableau 3. — *Aristida*. Critère des glumes.

Le critère G2-G1 ($n = 100$ épillets) permet de mieux trouver la valeur maximale (G2-G1 max. absolu) pour chaque plant. Cela avait été réalisé sur une pousse d'herbier de chaque espèce, et, il s'agissait, précisément, de celles auxquelles se référaient les valeurs bornes en regard du critère biométrique G2-G1 max. rel. [2.25 mm pour l'échantillon b 36 d'*A. mutabilis*, 2.5 mm pour l'échantillon a 25 d'*A. meccana*]. Il s'ensuivait que de nouvelles limites de séparation des entités étaient obtenues (cf. tableau 4).

Nous avions montré l'importance taxonomique de cette coupure morphologique en appliquant les tests statistiques à du matériel des deux espèces cultivées côte à côte dans des conditions de milieu identique.

| | <i>A. mutabilis</i> | <i>A. meccana</i> |
|---|---------------------|-------------------|
| G2-G1 maximum absolu | 3 mm au maximum | 4 mm au minimum |
| Amplitude de variation du mode des échantillonnages G2-G1 | 0.5-2 mm | 3-4 mm |

Tableau 4. — *Aristida*. Critère des glumes.

Depuis la parution de notre travail, Clayton (1972: 381) appliquant probablement, comme nous l'avions fait en partie, le critère au jugé, retient pour les échantillons africains les valeurs données sur le tableau 5.

| | G2-G1 maximum * | |
|---------|---------------------|-------------------|
| Espèces | <i>A. mutabilis</i> | <i>A. meccana</i> |
| Valeurs | 0.2-2.2 mm | 2.2-4.2 mm |

* Il s'agit probablement du G2-G1 maximum relatif

Tableau 5. — *Aristida*. Critère des glumes d'après Clayton, 1972.

Il constate, dès lors, que les mesures effectuées sur du matériel indien rentrent dans un intervalle de variation chevauchant ceux des deux espèces. Il en déduit que les deux entités doivent, quant à l'échelon espèce, être placées en synonymie et qu'elles correspondent plutôt à des races géographiques.

Nous avons examiné avec la plus grande attention le matériel de l'Inde et du Pakistan en provenance de l'herbier de Kew, et retenu, comme caractéristiques de références celles du tableau 4 (1^{re} ligne), car nous estimons, vu le temps passé à observer, que nous avons pu mesurer le G2-G1 max. absolu. Pour *Aristida mutabilis*, les valeurs n'excèdent pas 3 mm et, de ce fait, concordent avec les résultats mentionnés sur le tableau précédent. Sur une planche d'herbier portant la référence *A. mutabilis* (Jodhpur) nous avons reconnu, *A. meccana*, grâce à la silhouette du caryopse et au contour de la glume inférieure des pousses. Sur ces échantillons aux glumes assez endommagées, nous n'avons pu mesurer qu'une distance maximale G2-G1 de 3 mm. Cela nous oblige déjà à déplacer la borne inférieure d'*A. meccana* de 1 mm (3 mm au minimum au lieu de 4 mm, cf. tableau 4, 1^{re} ligne).

Finalement, à notre avis, ce n'est pas en Inde que se pose le problème du chevauchement des intervalles, mais plutôt dans la région du Kenya et de la Tanzanie d'où nous avons pu examiner quelques spécimens que nous rapportons à *A. meccana*. En effet, nous avons mesuré très attentivement sur ce matériel des valeurs du G2-G1 max. s'échelonnant de 2.8 mm à 3.5 mm en fonction des stations (c'est peut-être, pour cela que Clayton (1972) écrit: "African populations clearly show modal values corresponding to one or both of these ranges, but the distinction is not sharp"). Cependant, nous avons remarqué que la classe modale de G2-G1 semblait être très proche de celle de la classe borne supérieure (histogramme de fréquence probablement abrupt et étroit). (Une étude statistique exhaustive ne peut être effectuée sur du matériel de prêt, car il faudrait tout au moins détacher la pousse fixée sur la planche par des procédés divers.)

Ces nouveaux résultats — et c'est là le mérite de l'annotation de Clayton (1972) — nous obligent à formuler les rectifications présentées sur le tableau 6.

| | <i>A. mutabilis</i> | <i>A. meccana</i> |
|---|---------------------|-------------------|
| G2-G1 max. absolu | 3 mm au maximum | 2.8 mm au minimum |
| Amplitude de variation du mode des échantillonnages G2-G1 | 0.2-2.2 mm | 2.5-4 mm |

Tableau 6. — *Aristida*. Critère des glumes — rectifications (cf. texte p. 184 et tableau 5)

Les caractéristiques de la glume inférieure (G1)

Pour chaque plant examiné, les recherches ont porté sur la glume inférieure des couples glumaires dont le critère G2-G1 paraît prendre la valeur de la classe modale¹. Pour les mensurations, on a choisi les pièces G1 de configuration la plus fréquente (la glume inférieure a été sectionnée au ras de son insertion sur le pédicelle glumaire. Au cours des manipulations, nous nous sommes rendu compte qu'elle pouvait facilement se détacher avec des pinces fines sans procéder à une incision au scalpel. La pièce G1 est ensuite étalée sur un fragment de ruban scotch puis plaquée contre une lamelle).

a) Révision des mensurations antérieures

A la lumière de cette nouvelle analyse, les caractéristiques dimensionnelles mentionnées antérieurement sont rectifiées (cf. tableau 7).

| <i>Caractéristiques de G1</i> | <i>A. mutabilis</i> | <i>A. meccana</i> |
|--|---------------------------------------|---|
| Longueur (corps + arête). | 3.8—7.8 mm | 3.5—6.6 mm (au lieu de 3.5—6 mm) |
| Longueur du corps. | 3.5—6.0 mm | 2.7—4.75 mm (au lieu de 3.0—4.75 mm) |
| Dimension transversale (niveau le + large). | 0.75—1.3 mm (au lieu de 0.75—1 mm) | 0.9—1.25 mm (au lieu de 1—1.25 mm) |

Tableau 7. — *Aristida*. Critère des glumes.

Nous précisons ici que la longueur des pièces G1 des échantillons du Kenya et de la Tanzanie varie, pour les couples glumaires examinés, de 3.8 à 4.5 mm. Etant donné les valeurs du critère G2-G1 max. calculées, on en déduit que la glume supérieure varie, là, de 6.6 à 7.6 mm. Cet étalement des valeurs correspond à la partie la plus faible de l'intervalle de variation de G2 donné antérieurement pour l'espèce (6.75-9.50 mm).

¹ Pour l'énumération du matériel examiné, les symboles ci-joints renvoient à la liste de référence du matériel d'herbier.

A. meccana: (A1), (B), (C), (F3), (G1), (G2), (H2), (J4), (L1), (M); en outre, échantillons du Tibesti (Koudou, Quézel an. 1956) et de l'Ennedi (Gillet 882!).

A. mutabilis: (N8), (O7), (P), (Q5), (U), (R), (W1 à W9); en outre, échantillons du Tibesti (Gouaké, Quézel an. 1956), de l'Ennedi (Gillet 1737!) et du Soudan (Goz en jachère près du terrain d'aviation d'El Fasher, Bourreil & Quézel an. 1967).

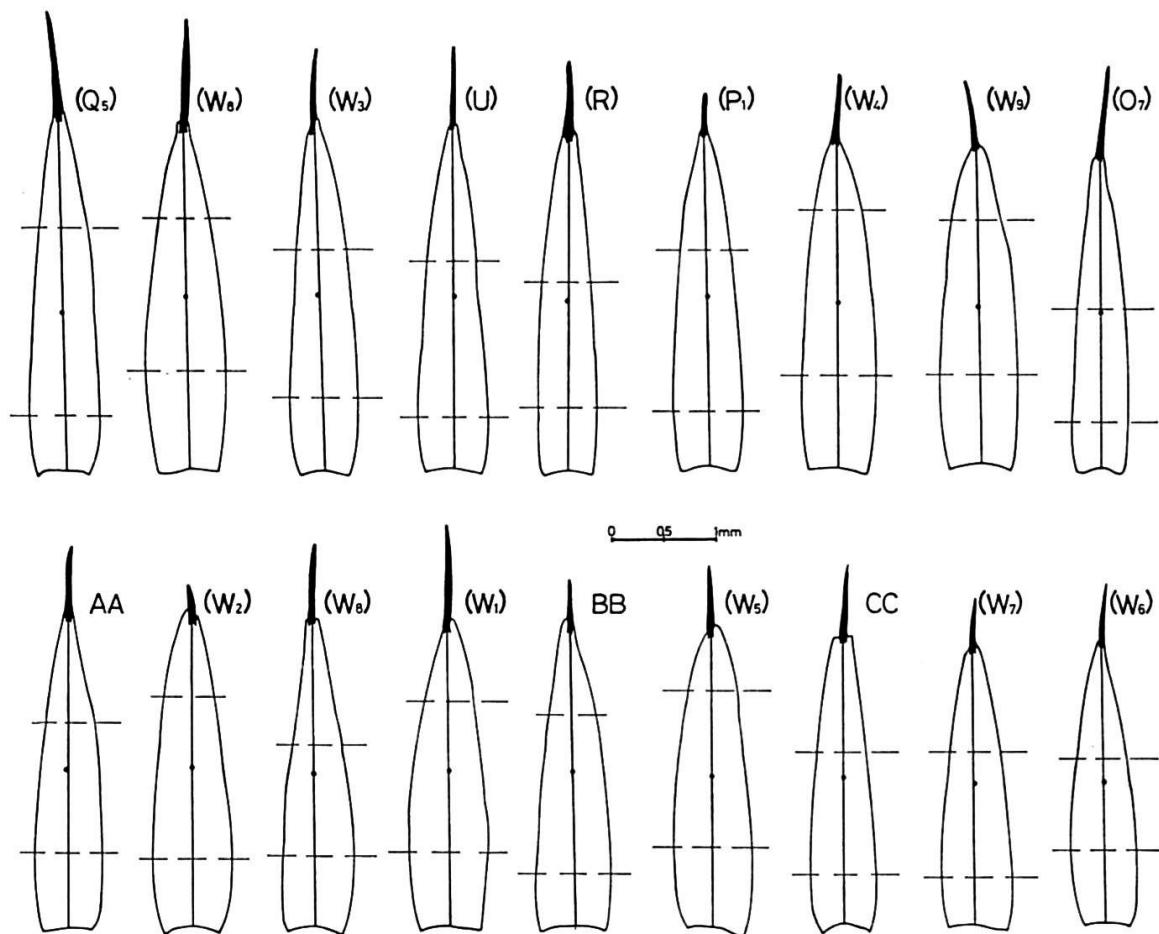


Fig. 3. — Silhouette de glumes G1 étalées d'épillets d'*A. mutabilis*.

Pour l'origine des figures flanquées d'une lettre entre parenthèses, se rapporter à l'index du matériel d'herbier. Par contre, pour les autres caractères, nous précisons ici les références: AA (Goz en jachère près du terrain d'aviation d'El Fasher), BB (Ennedi, Gillet 1737 !), CC (Gouaké, Tibesti).

b) Nouveaux critères de discontinuité

Les glumes G1 étalées et dessinées d'*A. mutabilis* (cf. fig. 3) paraissent moins larges ou tout aussi larges que celles d'*A. meccana* (cf. fig. 4) pour une longueur du corps souvent plus grande.

Le corps des glumes G1 d'*A. mutabilis* a plutôt un contour lancéolé du type long et gracile progressivement rétréci vers l'apex (remarquer la position du trait horizontal supérieur de chaque dessin. Il est tracé au niveau où le corps de la glume a une largeur de 0.75 mm). Les deux points de rebroussement des courbes marginales (niveau le plus large de la glume) sont relativement éloignés du milieu du corps.

Le corps des glumes G1 d'*A. meccana* a plutôt un contour lancéolé du type court et massif, plus brusquement rétréci vers l'apex. Les deux points de rebroussement des courbes marginales sont relativement proches du milieu du corps.

Si l'on fait abstraction de la zone d'insertion, le contour du corps des glumes de ces espèces ressemble assez à celui de la projection horizontale du caryopse observé par la face adaxiale (côté sulcature; cf. fig. 4).

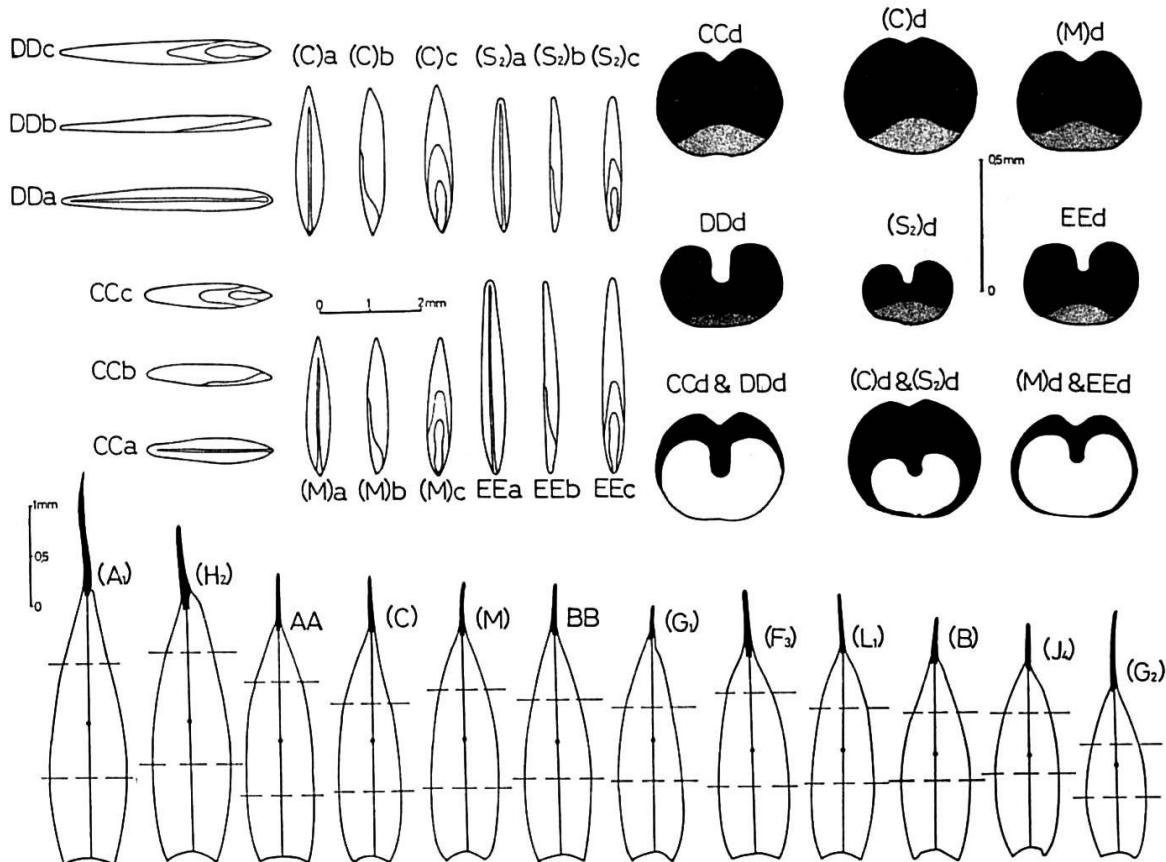


Fig. 4. — Silhouettes de glumes G1 d'*A. meccana* et caryopses d'*A. meccana*, d'*A. mutabilis*.

Pour les références, voir les conventions de la fig. 3. En outre, AA (Koudou, Tibesti), BB (Ennedi, Gillet 882 !). Silhouettes des caryopses (mêmes conventions des références). En outre, CC (*A. meccana*, aire de Daski-Sherda, Tibesti), DD (*A. mutabilis*, aire de Daski-Sherda), EE (*A. mutabilis*, Jodhpur, Inde). Nb. Signification des lettres minuscules complétant les lettres majuscules des références des silhouettes des caryopses: a (vue de la face adaxiale), b (vue latérale), c (vue de la face abaxiale), d (coupe transversale).

Critères simples

Le segment b

L'ordonnée (parfois, au lieu du niveau le plus large caractérisé par une horizontale, on a une bande rectangulaire horizontale; dans ce cas, nous convenons de retenir comme ordonnée la médiane de ce rectangle perpendiculaire à l'axe du corps glumaire) du niveau le plus large de G1 est pour *A. mutabilis*, plus éloignée du milieu de la longueur¹ du corps glumaire que pour *A. meccana*. Nous appelons cette distance le segment b. Ce segment est donc plus long chez *A. mutabilis* (cf. fig. 3, 4 & 5).

L'angle ô

L'angle ô, formé par le point médian de la longueur du corps glumaire (sommet) et par les segments passant par O et les points marginaux de la zone la plus large de la glume est nettement plus petit chez *A. mutabilis* (cf. fig. 5).

¹ Lorsque les feuillets latéraux du glumaire ne se terminent pas au même niveau contre la nervure axiale, nous choisissons comme origine l'ordonnée la plus distante du bas de la glume. Nous convenons de considérer comme point basal de la longueur du corps glumaire le point où la nervure axiale s'insère sur le pédicelle glumaire. C'est sur nos dessins l'extrémité basale de cette nervure.

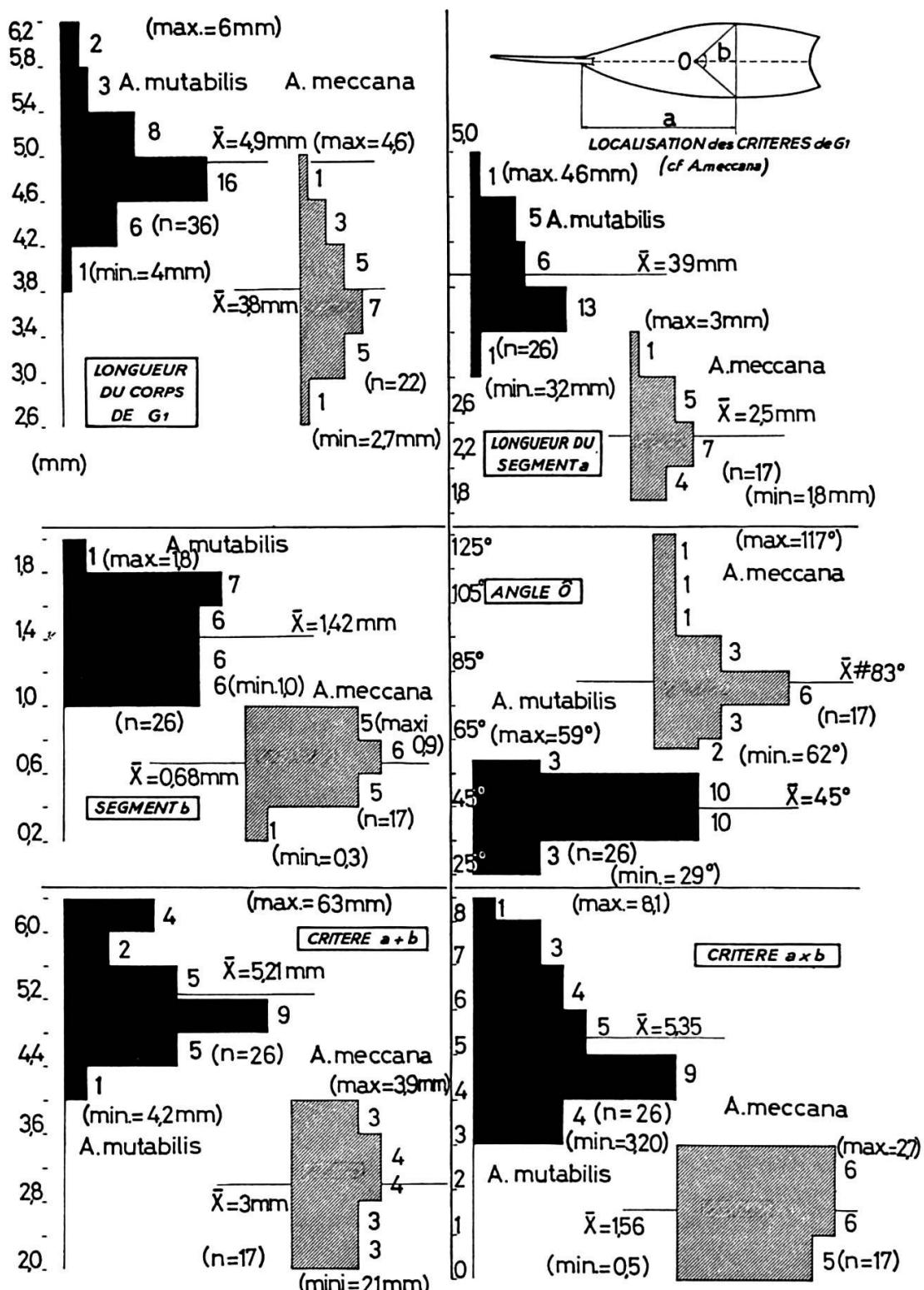


Fig. 5. — Caractéristiques de la glume inférieure (voir texte p. 187-189).

Critères composés

Le segment a, étant la distance séparant le sommet du corps glumaire de l'ordonnée correspondant à sa partie la plus large, les critères composés retenus sont la somme $a + b$ et le produit $a \times b$. Dans les deux cas, on remarque un regroupement des valeurs sans zone de chevauchement (valeurs plus fortes pour *A. mutabilis*, cf. fig. 5).

Le rapport h/s des caryopses

Le rapport h/s des caryopses peut être évalué lorsqu'on a effectué au niveau le plus large une coupe transversale perpendiculaire au plan de symétrie (h étant la hauteur et s la profondeur de la sulcature, cf. fig. 4). Ce rapport traduit le bombement caractéristique du caryopse faiblement sulqué d'*A. meccana* opposé à l'aplatissement dorsiventral de celui d'*A. mutabilis* profondément sulqué (pour ce genre de mesures, il faut choisir des grains normalement constitués, non échaudés).

Nous confirmons nos précédentes conclusions (Bourreil, 1969a) à la suite de l'examen du nouveau matériel d'herbier. Ces dernières observations accroissent sensiblement le nombre des stations pour lesquelles nous avons pu observer les caryopses des deux espèces (cf. tableau 8).

| | Observations antérieures (Bourreil, 1969) | Observations actuelles | Total |
|---------------------|---|------------------------|-------------|
| <i>A. meccana</i> | 17 stations | 27 stations | 44 stations |
| <i>A. mutabilis</i> | 36 stations | 30 stations | 66 stations |

Tableau 8. — *Aristida*. Nombre de stations pour des observations des caryopses.

De plus il convient de préciser ici que toutes les pousses de la péninsule indienne que nous avons rapportées à *A. mutabilis* portent des épillets à caryopses typiques.

Enfin, nous donnons en complément les dimensions et rapport des caryopses dessinés sur la figure 4 (cf. tableau 9).

| | L. totale (mm) | L. scutellum (mm) | L. axe embryonnaire (mm) | I. max. (μ) | h (μ) | s (μ) | R. h/s |
|-----------------------|----------------|-------------------|--------------------------|-------------------|-------------|-------------|--------|
| <i>A. mutabilis</i> | | | | | | | |
| Jodhpur (Inde).* | 3.8 | 1.8 | 1.3 | 436 | 307 | 119 | 2.6 |
| Tchad (S2). | 2.6 | 1.6 | 0.8 | 356 | 218 | 99 | 2.2 |
| Daski (Tibesti). | 4.1 | 2.1 | 1.2 | 436 | 277 | 119 | 2.3 |
| <i>A. meccana</i> | | | | | | | |
| Jodhpur (Inde) (M),** | 2.7 | 2.2 | 1.7 | 455 | 356 | 59 | 6.0 |
| Atbara (C). | 2.9 | 1.45 | 1.0 | 495 | 436 | 40 | 10.9 |
| Tibesti. | 2.5 | 1.35 | 0.95 | 475 | 396 | 40 | 9.9 |

* Graines de l'I. A. R. I. (New Delhi-Pin).

** Autres valeurs mesurées sur un autre caryopse: Longueur (L.) = 2.4 mm — Longueur scutellum = 2.2 mm — Longueur axe embryonnaire = 0.9 mm.

Tableau 9. — Caractéristiques de quelques caryopses d'*Aristida meccana* et d'*A. mutabilis*.

Discontinuité génétique

Principe de répartition des espèces génétiques d'un même genre

Des entités d'un même genre à régime panmictique appartenant à des cénoespèces différentes d'un même *comparium* (Stebbins, 1957) peuvent éventuellement coexister sur une même aire au sein d'un même groupement végétal puisqu'elles ne peuvent normalement qu'engendrer avec difficulté des hybrides F1 stériles (exceptionnellement il peut se former des graines amphidiploïdes lorsqu'il y a formation de noyaux de restitution — absence de réduction chromatique — au cours de la mitose hétérotypique des meioses mâles et femelles. Cela conduit tout au moins à des individus viables à cytotype nouveau). Elles gardent intégralement, là, tout leur cachet spécifique. C'est un principe déjà formulé par Clausen & al. (1945) et, à nouveau, par Clausen dans son ouvrage sur l'évolution des espèces végétales (1967).

Réciproquement, des entités d'un même genre à régime panmictique, qui coexistent, à la même période, sur une même aire, dans un même groupement végétal, et conservent tout leur cachet spécifique, appartiennent au moins à des cénoespèces différentes d'un même *comparium* si ce n'est à deux *comparia* différents. De telles entités aux barrières d'isolement interne évoluées constituent des espèces génétiques (cf. par ex. Turesson, 1922a; Clausen & Hiesey, 1958).

*Application à l'association à *Aristida funiculata* et *Indigofera sessiliflora**

L'association à *Aristida funiculata* et *Indigofera sessiliflora* individualisée par Quézel sur la lisière sud-occidentale du massif du Tibesti couvre une aire de plus de 200 km de long entre 650 et 1200 m d'altitude. Elle prospère sur des zones d'épandage sablonneuses en dehors des lits d'oueds et d'inclinaison nulle ou atteignant 15 %. Là, les pluies de moussons s'échelonnent d'août à octobre et le bioclimat est du type aride inférieur (précipitations moyennes annuelles variant entre 100 et 200 mm par an). Ceci implique que les annuelles sont du type thérophytique et doivent accomplir leur biocycle en au maximum 3 mois. En ce qui concerne *A. meccana* et *A. mutabilis*, nous disposons à l'heure actuelle d'un certain nombre de données qui nous permettront d'affirmer que leur coexistence dans l'espace et le temps est le fait de leur interstérilité.

a) Les déterminations du matériel récolté des deux Aristides

La détermination du matériel récolté en quasi totalité par Quézel dans l'aire de l'association, mais pas toujours à l'emplacement où ont été effectués les relevés, conduit à la localisation ponctuelle suivante.

Aristida mutabilis : Sherda, Daski, Enneri Maro, Gouaké, Korom.

Aristida meccana : Zouar (coll. Guichard), Daski, Sherda, Gouaké, Tougouma.

Sur la totalité de ces pousses (il a été ramassé 1 à 2 plants par station pour *A. meccana* et 2 à 3 pour *A. mutabilis*), on reconnaît, sans aucune ambiguïté, les caractéristiques spécifiques que nous avons définies (critères G2-G1, aspect et rapport h/s des caryopses (durant les quelques années précédentes nous avons prélevé pour tester leur longévité une quantité de caryopses relativement importante sur les plants d'*A. meccana* en provenance de l'aire de l'association)). De plus, le port d'*A. mutabilis*

est, en général, identique à celui de l'échantillon Léonard 3739 du djebel Oueinat (Bourreil, 1969a: 526, fig. A) tandis que les exemplaires d'*A. meccana* ressemblent beaucoup aux échantillons récoltés par Léonard au djebel Arkenu et par Volkonsky au Hoggar (Bourreil, 1969a: 524, fig. B échantillon à gauche et fig. A).

b) L'analyse des relevés phytosociologiques de l'association

Du tableau des relevés phytosociologiques de l'association à *Aristida funiculata* et *Indigofera sessiliflora* (Quézel, 1965: 298), on déduit qu'*A. meccana* et *A. mutabilis* coexistent sur le terrain 11 fois sur 15 (soit dans 73 % des cas), mais 6 fois sur 15 de manière très significative (37 % des cas si l'on exclut les présences non chiffrables symbolisées par le signe +). Par ailleurs, on remarque que, pour une coexistence significative, la sociabilité de l'une des espèces est constante — 2 — tandis que pour l'autre, cette caractéristique phytosociologique varie de 2 à 4 (2 = individus en petits groupes, 3 = individus en groupes plus compacts, 4 = individus en colonies ± denses). Sur l'aire de l'association, elles constituent des îlots soit voisins, soit contigus, voire se chevauchant et il serait étonnant qu'ils ne s'interpénètrent pas parfois.

c) La culture expérimentale des deux espèces

Au sein d'une même contexture écologique, les 2 espèces ont une latence de germination quasi-identique : 2 à 4 jours quand les graines sont placées alternativement à l'étuve (50°) et sur une paillasse du laboratoire (15°), 4 à 6 jours lorsqu'elles sont semées en serre humide (température de l'air et de la surface du sol variant entre 15° et 36°C, et, moyenne d'approximativement 25°C).

Dans cette dernière enceinte, le premier couple glumaire d'*A. meccana* apparaît au bout de 3 mois tandis que celui d'*A. mutabilis* fait saillie au bout de 5 mois (Bourreil, 1967).

Nous venons ces jours-ci d'observer en serre chaude le déroulement de la germination de graines d'herbier prélevées sur un échantillon d'*A. meccana* [réf. (G1)]. Après avoir arrosé les caryopses une à deux fois quotidiennement durant près d'une semaine, nous avons observé l'apparition de la première feuille d'une plantule. Ayant stoppé l'arrosage durant trois jours, une dizaine de plantules ont émis leur première feuille laminée au-dessus du sol superficiellement sec. Ces faits relatent bien le comportement xérique de cette espèce qui nécessite, pour germer de manière optimale, une bonne hydratation préalable suivie d'un dessèchement progressif du sol. Il semble d'après ce que nous avons observé jusqu'ici en culture qu'*A. mutabilis* ne nécessite pas pour germer de manière optimale de tels contrastes du bilan hydrique.

*d) L'isolement génétique d'*Aristida meccana* et d'*Aristida mutabilis**

En attendant la preuve expérimentale devant parfaire la démonstration, les données précédentes et celles qui suivent montrent qu'une barrière interne isole l'une de l'autre, *A. meccana* et *A. mutabilis*. Ces entités coexistent, donc, d'une part dans l'espace au Tibesti. Là, d'autre part, leur biocycle — en particulier, la période de floraison — ne peut que superposer ou tout au moins se chevaucher dans le temps. En effet, dans ces contrées, les premières précipitations importantes ont lieu, les années où il pleut, au mois d'août. Lors du passage de Quézel, octobre 1956, et conformément

au matériel récolté, les pousses de l'une et l'autre espèces ou bien portaient des graines ou bien étaient en pleine floraison (étape précédant l'anthèse) ou bien étaient dans un stade intermédiaire (caryopses vers l'apex des panicules et étamines exsertes ou incluses au-dessous).

Quoique son biocycle soit plus accéléré, nous pensons qu'*A. meccana* germe plus tard qu'*A. mutabilis* sur l'aire des zones d'épandage (sables colmatés par du limon en surface) où l'eau peut stagner un certain temps après le passage d'une tornade. Par contre, *A. mutabilis* doit très bien calquer son biocycle sur la période humide de l'été sahélien (Gillet; voir ci-dessus p. 181), et, les fortes températures aidant, elle peut mûrir ses graines en une période bien plus courte que celle mise en évidence en serre humide. De plus, comme le montrent les échantillons déterminés, ces espèces tallent, là, assez facilement et cela provoque un échelonnement très graduel de la période de floraison des différentes panicules d'une même pousse. Toutes ces précisions impliquent finalement la nécessité d'une période de coïncidence de l'anthèse des deux taxons au cours de laquelle des pollinisations croisées interspécifiques doivent fréquemment se produire. Comme ces entités conservent malgré cela leur individualité spécifique, nous en concluons que ce sont des espèces génétiques distinctes.

Conclusion

A partir de nos observations phyto-écologiques, phénologiques et morphologiques sur deux Aristides de la section *Pseudarthatherum* du genre *Aristida*, nous avons confirmé que ces deux entités constituent deux espèces typiques.

Elles ont une aire de répartition le plus souvent distincte, parfois voisine comme c'est le cas pour deux sous-associations du Hoggar, et cela est imputable à leurs exigences écologiques et à leur comportement physiologique différent. Cependant, elles végètent en cohabitation dans la partie sud-occidentale du Tibesti et ce fait nous suggère que ce sont deux espèces génétiques¹ dotées l'une vis-à-vis de l'autre d'une barrière interne d'isolement. Les critères morphologiques de différenciation que nous avons explicités concernent des coupures morphologiques appréciables quantitativement et permettent de considérer *A. meccana* et *A. mutabilis* comme des espèces phénétiques de la systématique classique. La coexistence de discontinuités morphologiques et génétiques séparant ces deux taxons fait qu'elles satisfont pleinement au concept d'espèce de la taxonomie moderne. C'est pourquoi nous les appelons espèces taxonomiques, tout en sachant bien, comme l'écrit Guinochet (1969) que certaines entités ont un déphasage de leur composantes évolutives comme les *Salix* chez lesquels les différenciations morphologiques et écophysiologiques l'emportent sur la différenciation génétique et qui méritent, néanmoins, le qualificatif d'espèce. Ce sont, plus précisément, des écoespèces.

Reste à traiter succinctement des affinités des deux taxons avec les autres espèces. *Aristida mutabilis* a des caractères phénotypiques affines de ceux d'*Aristida kunthiana*

¹ A propos de la gradation de la spéciation biologique, nous avons, en 1969, mal interprété le sens du mot écotype (Bourreil, 1969b: 323 & 365) car nous avions défini le genre *Stipagrostis* comme un écotype du genre *Aristida* pour préciser qu'il dérivait de la section *Arthratherum* de l'autre par structure écophylétique. En fait, le terme d'écotype concerne un rang inférieur à celui d'espèce biologique ou génétique.

(Bourreil, 1970; Clayton, 1972)¹ tandis que sur *Aristida meccana*, on note une série de caractères (port souvent flexueux des rameaux paniculaires à épillets faiblement apprimés) très semblables à ceux d'*Aristida barbicollis*. Mais cette dernière entité sur le rang taxonomique de laquelle il faudra que l'un de nous se prononce (en effet, De Winter [1965] considère cette entité comme une sous-espèce d'*Aristida congesta* tandis que Clayton [1970] la replace au rang spécifique) a un caryopse nettement différent, des anthères plus longues pour les échantillons les plus caractéristiques (1.70 mm contre 1.2 mm environ chez *A. meccana* et un biocycle de plante pérenne).

Origine du matériel d'herbier examiné

Liste complémentaire de celle mentionnée dans Bourreil, 1969a

Aristida meccana Hochst. var. *meccana*

Afrique

Mauritanie

Herb. P. (A1) Atar, 20 févr. 1957, J. G. Adam 13223 ! — (A2) Tamagot, 17 févr. 1957, J. G. Adam 13127 !

Niger

Herb. P. (B) Iférouane (nord Aïr), 25 nov. 1936, De Wailly 5241 !

Soudan

Herb. P. (C) Entre Atbara et la mer Rouge, 8 févr. 1866, G. Schweinfurth 1074 !

Ethiopie

Herb. P. (D) Terre Agow, vers Goelleb, alt. 3000', 25 août 1854, Schimper.

Herb. BR. (E) Près de Tandaho, 11°41'N, 40°58'E, alt. ca. 400m, août-sept. 1970, H. Klingel 45 !

Kenya

Herb. BR. (F1) Baringo (K3), 6 km au N de Marigat, ca. 0°30'N, 35°59'E, alt. 3500', 23 oct. 1964, Leippert 5189 ! — (F2) Masai, à 3 miles de Magadi, sur la route de Nairobi, alt. 2450', 30 juin 1962, Glover, Samuel & Wateridge 2987 ! — (F3) Masai, Madagi, 23 oct. 1955, E. Milne-Redhead & P. Taylor 7118 ! — (F4) Masai, mont Olkemunke, route de Magadi, à environ 38 miles de Nairobi, 16 juil. 1962, P. E. Glover & Samuel 2796 ! — (F5) Melka-Bulfayo-Merti, 0°52'N, 38°25'E, 21 mars 1952, Bally 8943 !

Tanzanie

Herb. BR. (G1) District Masai, Engaruka, rivière Mbuka, alt. 914 m, 28 févr. 1970, Mrs M. Richard 25570 ! — (G2) Est de la route entre Ndungu et Kihurio, distr. Pare, alt. 1700', 11 déc. 1961, Greenway 10401 !

Egypte

Herb. K. (H1) Wadi Ghadir, vers le bord de mer, 5 févr. 1961, V. Täckholm, M. Kassas, M. Samy, W. A. Girgis & M. A. Zahran 164 ! — (H2) Entre Kosser et Ras-Benass, en 1864, G. Schweinfurth 2517 ! — (H3) Haute Egypte, en 1947, Figari.

Peninsule arabique

Herb. K. (I) Non localisé exactement; Aire d'Amriga, Dar al Kudeimi, 1350', 18 mars 1952, ???, 4301 !

¹ Etant donné que chez les Aristides de la section *Aristida*, on dénombre des espèces à lemme rectiligne et sans colonne, des espèces à colonne tortillée (16 espèces), il est illogique de conserver à la section *Pseudochaetaria* Henrard (*A. cardosoi* Coutinho, *A. hordeacea* Kunth, *A. kunthiana* Trin. & Rupr.) son statut. C'est pourquoi nous avons inféodé ses espèces à la section *Pseudarthatherum* (Bourreil, 1969a).

Arabie Saoudite

Herb. K. (J1) Djeddah, en août 1881, *J. Zohrab*. — (J2) Plaine à proximité de Djeddah, en févr. 1940, *A. C. Trott 17* ! — (J3) Oasis de Hadda au NE de Djeddah, alt. 300', en déc. 1939, *A. C. Trott 76* ! — (J4) Djeddah, 10 janv. 1940, *A. C. Trott 148* ! — (J5) Wadi Hafram, à 40 miles au NE de Djeddah, 21 janv. 1940, *A. C. Trott 266* ! — (J6) Crête à 5 miles au N de Djeddah, 7 janv. 1950, *A. C. Trott 1294* ! — (J7) Dix miles à l'E de Djeddah, alt. 150', *A. C. Trott 1316* ! — (J8) A 25 km de Djeddah, bord de la route en direction de Mecca, alt. 400', *A. C. Trott 1356* ! — (J9) Buraiman, à 15 miles au NE de Djeddah, alt. 300', *A. C. Trott 1364* ! — (J10) Kilomètre 12 sur la route de Djeddah à Mecca, alt. 300', *A. C. Trott 1396* ! — (J11) Hadda, 30 miles, à l'E de Djeddah, alt. 0, 3 févr. 1950, *A. C. Trott 1577* ! — (J12 à 13) 25 miles au NE de Djeddah, alt. 400', 13-21 janv. 1950, *A. C. Trott 1578 & 1579* ! — (J14) Usfan, entre Djeddah et Hedjaz, 20 janv. 1946, *D. Vesey Fitzgerald 15292/2* ! — (J15) Kaabt el Bagaa, à 13 miles au S de Darb..., 17°44'N, 42°13'E, 20 oct. 1946, *D. Vesey Fitzgerald 16188/5* !

Etats de l'Arabie du Sud

Herb. K. (K1) Aden, vallée Pold Mahur, en juillet 1897, *W. S. Birwood 102* ! — (K2) Aden, en 1890, *W. S. Birwood*. — (K3) Umshaebi, plaine côtière à l'W d'Aden en 1936. (K4) *R. C. Darling Maxwell 160* !

Etat de Muscat et Oman

Herb. K. (L1) Widei Dam, Oman, 25 mars 1949, *W. Thesiger*. — (L2) De Ghaizan à Talij el Hadith, Oman, 13 nov. 1925, *J. Fernandez 1535* ! — (L3 et L4) De Sahaila à Uhi, Oman, 22 déc. 1925, *J. Fernandez 1042 & 1766* !

Inde

Herb. K. (M) Jodhpoor, en mars 1868, *D. B. King*.

Aristida mutabilis Trin. & Rupr.

Afrique

Mauritanie

Herb. P. (N1) 21 déc. 1928, *A. Chevalier 34712* ! (coll. Lt Amilhat). — (N2) Sbeyat (dunes), 16 févr. 1957, *J. G. Adam 13105* ! — (N3) Entre Sbeyat et Akjoujt (km 510), 16 févr. 1957, *J. G. Adam 13110bis* ! — (N4) Entre Nouakchot et Akjoujt (km 825), 22 oct. 1963, *J. G. Adam 19429* ! — (N5 et N6) Sur l'itinéraire Akjoujt-Atar, 23 et 30 oct. 1963, *J. G. Adam 19446 & 19536/3* ! — (N7) entre Atar et la passe de Timzak, 24 oct. 1963, *J. G. Adam 19488* ! — (N8) Atar, parcelle I.F.A.N. 6.7, 24 oct. 1963, *J. G. Adam 19503* !

Herb. BR. (N9) Tagant, entre Tijikja et Tichitt, 27 mai 1959, *Popov 63* !

Sénégal

Herb. P. (O1) 17 sept. 1874, ? ?, 322 ! — (O2 et O3) *Leprieur 67 & 92* ! — (O4) Région du fleuve Sénégala (St-Louis), oct. 1951, *R. P. Berhaut 1699* ! — (O5) Pont Diaoudom, 16 déc. 1933, *J. Trochain 2093* ! — (O6) Savane, vers Keur-Monar-Sarr, 9 sept. 1934, *J. Trochain 4477* ! — (O7) Région de M'bayene, 28 sept. 1934, *J. Trochain 5332* !

Mali

Herb. P. (P1) Adrar des Iforhas, 27 sept. 1932, *A. Chevalier 42718* ! (coll. *A. Leclercq*).

Herb. BR. (P2 et P3) Région nord (désert et Sahel) en 1932, *A. Chevalier 42658 & 42718* ! (coll. *A. Leclercq*).

Niger

Herb. P. (Q1 et Q2) Sud de l'Aïr, d'Agadès à Tasolé, 7-10 févr. 1932, *A. Chevalier 44195* ! — (Q4) Agadès, 7 août 1932, *A. Leclercq 42630* ! — (Q5) 7 août 1934, *Marchal 40* !

Cameroun

Herb. BR. (R) A environ 25 km au NW de Maroua, le long de la route de Mokolo, alt. ± 400 m, 3 sept. 1964, *W. J. J. O. De Wilde & B. E. E. De Wilde-Dufjes 3025* !

Tchad

Herb. P. (S1) Vers le Chari, au N d'El Hadjer, 6-9 sept. 1903, *A. Chevalier* 9735 ! — (S2) Aire du Ranch de l'Ouadi Rimé, du Kanem à 100 km au nord de Moussoro, autour du puits K17, 13 oct. 1960, *H. Gillet*.

Soudan

Herb. BR. (T1) Nubie, Aniba, 14-18 nov. 1963, *Täckholm*, *L. Boulos & M. Zahran*.
Herb. P. (T2) Kordofan, *Steudel* 103 !

Péninsule arabique**Arabie Saoudite**

Herb. K. (U) Wadi Arika, Rub al Khali, 12 févr. 1946, *W. Thesiger*.

Pakistan

Herb. K. (V) Dargai, distr. Mardan, 10 avril 1954, *S. Ali* 26063 !

Inde

Herb. K. (W1) Ludhiana (Punjab), en 1922, *J. R. Drummond* 21336 ! — (W2) Distr. Linnevelly, au S de l'Inde (Madras), en juillet 1899, Sir A. G. & Lady Bourne. — (W3) Pennukonda, distr. Anantapur, au S de l'Inde (Madras), en 1917, *Madras herb.* 14324 ! — (W4) Anantapur (Madras), en juillet 1915, Sir A. G. & Lady Bourne. — (W5) Cuddapah (Madras), en juillet 1915, Sir A. G. & Lady Bourne. — (W6) Distr. Duhalu-Nellare (Madras), alt. 300', en mars 1918, *C. E. Fischer* 4304 ! — (W7) Sud de l'Inde (Madras), en février 1872, *Herb. Rottlerianum*. — (W8) Sud de l'Inde (Madras), en 1871, *Wight*. — (W9) Papanaikenpalayam, distr. de Coimbatore (Madras), 9 août 1902, *C. A. Barber*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bourreil, P. (1967) Sur l'écologie, la germination et la culture de quelques Graminées africaines du genre *Aristida* L. *Ann. Fac. Sci. Marseille* 39: 45-84.
- (1969a) Première révision du complexe *Aristida meccana*, *Aristida mutabilis* (Gramineae). *Taxon* 18: 501-526.
- (1969b) Morphologie et anatomie comparées des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Ecophylétisme du genre *Stipagrostis*. Phylogénèse et chronologie des sections des Aristides (Graminées). *Ann. Fac. Sci. Marseille* 42: 323-382.
- (1970) *Recherches taxinomiques sur les Aristides (Graminées) de l'Ancien-Monde*. Article de coordination et de synthèse. Thèse de Doct. d'Etat ès-Sci. Nat. déposée au Centre de Documentation du C. N. R. S. sous le N° A. O 1386.
- Carvalho, G. & H. Gillet (1960) Catalogue raisonné et commenté des plantes de l'Ennedi (Tchad septentrional). *Lab. Agron. Trop. Mus. Natl. Hist. Nat. & Lab. Centr. Off. Anti-Aridien, Bull. hors-série*, janv.-août.
- Clausen, J. (1967) *Stages in the evolution of plant species*. Ed. 2. Hafner, New York.
- & W. M. Hiesey (1958) Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic Structure of ecological races. *Publ. Carnegie Inst.* 615.
- D. D. Keck & W. M. Hiesey (1945) Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with examples from the Madiinae. *Ibid.* 564.
- D. D. Keck & W. M. Hiesey (1957) Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. *Ibid.* 581.
- Clayton, W. D. (1970) Gramineae (Part 1). In E. Milne-Redhead & R. M. Polhill (eds.), *Flora of Tropical East Africa*. Crown Agents, London.
- (1972) Gramineae. In J. Hutchinson & J. M. Dalziel (eds.), *Flora of West Tropical Africa*. Ed. 2, ed. F. N. Hepper. 3/2: 349-512.
- De Winter, B. (1965) The South African Stipeae and Aristideae (Gramineae). An anatomical, cytological and taxonomic study. *Bothalia* 8: 205-394.

