Xanthium sub. Xanthium et Helichrysum italicum, deux cas taxonomiques ardus

Autor(en): **Jeanmonod, D.**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **53 (1998)**

Heft 2

PDF erstellt am: **01.06.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-879504

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.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Xanthium subg. Xanthium et Helichrysum italicum, deux cas taxonomiques ardus

D. JEANMONOD

RÉSUMÉ

JEANMONOD, D. (1996). Xanthium subg. Xanthium et Helichrysum italicum, deux cas taxonomiques ardus. *Candollea* 53: 435-457. En français, résumés français et anglais.

Les populations corses de *Xanthium* subg. *Xanthium* sont analysées à la lumière des diverses monographies et travaux sur *Xanthium*. Il est démontré que *X. strumarium* a régressé et presque disparu au profit de *X. italicum*. Les aspects chorologiques comme la variabilité observée au sein des deux taxons (morphotypes *strumarium* et *brasilicum* dans *X. strumarium*, et morphotypes *italicum* et *saccharatum* dans *X. italicum*) conduisent à deux hypothèses dans une optique d'évolution et de spéciation hybridogène. Les populations corses d'*Helichrysum italicum* sont également étudiées sous leur aspect chorologique et taxonomique dans le cadre du bassin méditerranéen. La variabilité observée, les données écologiques et le phénomène d'introgression entre *H. italicum* subsp. *italicum* et subsp. *microphyllum* montrent de grandes divergences entre les diverses îles méditerranéennes. Deux interprétations sont données dans le cadre des processus d'adaptation et de microspéciation. A la lumière de ces deux cas taxonomiques, c'est l'approche de la notion d'espèce qui est discuté.

ABSTRACT

JEANMONOD, D. (1996). Xanthium subg. Xanthium and Helichrysum italicum, 2 difficult taxonomical cases. *Candollea* 53: 435-457. In French, French and English abstracts.

Populations of *Xanthium* subg. *Xanthium* on the island of Corsica (F) were analyzed on a morphological basis. It has been shown that nowadays the american *X. italicum* is the dominant species at the expense of the indigenous taxon *X. strumarium*, itself in strong regression. Chorological studies and the observed variability among the two taxa (morphotype *strumarium* and *brasilicum* in *X. strumarium*, morphotype *italicum* and *saccharatum* in *X. italicum*) suggest two interpretations in the framework of their evolution and speciation. The same study could be done on *Helichrysum italicum* on Corsica with further considerations in connection with the whole mediterranean area. On the basis of the observed variability, the data on ecology and the existing introgessive processes between *H. italicum* subsp. *italicum* and subsp. *microphyllum*, high degree of divergence could be detected between populations living on the various mediterranean islands. Two interpretations of the reasons for these divergences are given, taking into account adaptative and microspeciation processes. Species concepts are discussed at the light of these two examples.

KEY-WORDS: Xanthium – Helichrysum – Speciation – Adaptation.

Introduction

Dans le cadre de nos travaux monographiques sur la flore de Corse, en particulier dans la révision des *Asteraceae*, dont le traitement de la première partie vient de paraître (GAMISANS & JEANMONOD, 1998), nous avons été confrontés à plusieurs cas taxonomiques ardus. Leur

CODEN: CNDLAR
53(2) 435 (1998)
ISSN: 0373-2967

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1998

résolution nous a souvent amené à déborder largement du cadre de la Corse et à entreprendre une réflexion sur l'ensemble des données disponibles sur toute l'aire de répartition, voire une étude sur leur variabilité. Ces travaux ne trouvaient pas leur place dans l'édition des compléments au Prodrome de la Flore de Corse dont ils débordaient le cadre. D'autre part, certains de ces cas, notamment les deux traités ici, soulèvent des réflexions qui débordent largement du cadre géographique de la Corse, voire des deux cas taxonomiques précis, pris en exemple ici. L'analyse juxtaposée de ces deux cas peut paraître incongrue, mais ils présentent, à nos yeux, deux aspects de la même problématique: l'appréhension de la notion d'espèce. La confrontation de ces deux cas (un agrégat d'annuelles en pleine évolution d'une part et une chaméphyte en fin d'évolution d'autre part) apportent, de ce fait, des éclairages qui se complètent.

Le genre *Xanthium:* données taxonomiques

Le genre *Xanthium* L. (*Asteraceae* de la tribu des *Heliantheae*) est composé de plantes monoïques, annuelles, qui produisent, souvent tardivement dans la saison (plantes de jours courts), des diaspores épineuses facilement disséminées par les animaux, mais aussi par l'eau. Ce sont généralement des plantes colonisatrices qui affectionnent les terrains souvent temporairement un peu humides, sablonneux ou graveleux, comme, par exemple, les bords de cours d'eau, les berges des plans d'eau de niveau variable, les arrières-plages, etc. Leur capacité colonisatrice est telle qu'on les retrouve souvent au bord des routes, dans des friches, voire dans des pâtures. Elles sont souvent liées à un photopériodisme bien défini (McMILLAN, 1974), moins marqué cependant en Europe qu'en Amérique. Tous les taxons dont la cytologie a été étudiée ont montré $2n = 36$ chromosomes. Ce genre est divisé en deux sous-genres, l'un "*Acanthoxanthium*" surtout connu en Europe par *X. spinosum* L., l'autre "*Xanthium*", qui réunit l'essentiel des espèces décrites (> 80) et qui présente d'énormes difficultés taxonomiques et nomenclaturales. Ces dernières sont illustrées par les divers traitements proposés, dont aucun n'est, à notre avis, totalement satisfaisant, que ce soit à l'échelle mondiale (WIDDER, 1923), américaine (MILLSPAUGH & SHERFF, 1919, CRONQUIST, 1945, SCOGGAN, 1979), australienne (McMILLAN, 1975) ou européenne (LÖVE & DANSEREAU, 1959, Löve in TUTIN & al., 1976, WISSKIRCHEN, 1995). Une partie d'entre eux sont d'ailleurs qualifiés de provisoires par leurs auteurs eux-mêmes.

De fait, deux systèmes s'affrontent. L'un est très diviseur avec de nombreuses espèces (env. 25) reconnues (WIDDER, 1923), généralement suivi par les auteurs germaniques, l'autre est extrêmement simplificateur et réduit pratiquement un sous-genre entier (env. 20 espèces au sens de Widder) à une seule espèce (CRONQUIST, 1945; LÖVE & DANSEREAU, 1959), suivi en général par les auteurs anglo-saxons. Ainsi, le traitement donné par Löve dans "Flora europaea" (TUTIN & al., 1976), à la suite de l'analyse de LÖVE & DANSEREAU (1959), est simplificateur et fortement contesté comme le rappelle WISSKIRCHEN (1995). En effet, ce traitement ne permet pas d'analyser correctement des taxons qui présentent pourtant des spécificités non seulement morphologiques mais également chorologiques et sociologiques. De plus, le rassemblement en une seule espèce de deux groupes, l'un manifestement du vieux monde (*X. strumarium* L.), l'autre du nouveau monde (malgré son nom: *X. italicum* Moretti), paraît décidément bien curieux.

Entre ces deux systèmes, l'analyse de WISSKIRCHEN (1995) pour l'Europe centrale et occidentale est intermédiaire. Cet auteur reconnaît quatre à sept taxons ancestraux dont quatre sont certains (*X. strumarium* L., *X. orientale* L., *X. spinosum* L., *X. ambrosioides* Hooker & Arnott) et trois encore en question: *X. argenteum* Widder, *X. catharticum* Humb., Bonpl. & Kunth et *X. occidentale* Bert. Les nouveaux taxons introduits en Europe (*X. albidum* (Widder) H. Scholz & Sukopp, *X. saccharatum* Wallr., *X. italicum* Moretti, *X. orientale* L. et *X. cavanillesii* Schouw.) sont, d'après lui, à considérer à un niveau infraspécifique (comme variété ou sous-espèce) de *X. orientale*. On retiendra également de ce travail, la mise en évidence de l'énorme variation que présentent les diaspores de *X. italicum* et surtout de *X. saccharatum*. Ce dernier taxon montre au

moins cinq morphotypes très distincts que Wisskirchen a cultivé. La génération suivante produit des diaspores bien différentes des parents se rapprochant tous d'un type "normal" moyen. Cela semble signifier, qu'en condition de culture homogène, on obtient un morphotype bien défini, ou en d'autre termes, que le morphotype dépend directement des conditions du milieu, ce qui rejoint en partie les résultats de KAUL (1965) et McMILLAN (1975). Le dernier point à relever est que ce type "moyen" ressemble à s'y méprendre au *X. italicum*. Ce travail donne une bonne analyse de la situation médioeuropéenne actuelle (qui s'est modifiée depuis le travail monographique de Widder de 1923), en laissant toutefois ouvert un certain nombre de problèmes, comme nous le verrons plus loin. Par ailleurs, il n'aborde pas la région méditerranéenne.

Xanthium subg. *Xanthium:* données de la biologie des populations

La difficulté à traiter *Xanthium* subg. *Xanthium* est due à plusieurs causes, dont la principale est la notion d'espèce, comme le remarquent MILLSPAUGH & SCHERFF (1919): "The species concept in *Xanthium* however, must long remain a perplexing problem". Cela a pour conséquence que l'application de la notion typologique de l'espèce au genre *Xanthium* est inadéquate et la détermination toujours insatisfaisante. Comme l'écrit CRONQUIST (1945) "the determination of species of *Xanthium* has become a formidable task, undertaken by many botanists only when it becomes unavoidable and then with serious misgivings". Pour comprendre tout traitement de ce genre, il est, à notre avis, nécessaire de mettre en évidence les causes biologiques responsables de cette difficulté de traitement taxonomique.

- La distinction entre les espèces se fait quasi exclusivement sur l'aspect de la diaspore, sans que des critères qualitatifs et quantitatifs homogènes, sûrs et comparables, soient donnés par les monographes. Le recours aux diagnoses originales est nettement insuffisant pour comparer les espèces entre elles. Il faut recourir aux types avec les difficultés que cela représente (localisation et obtention difficiles, matériel insuffisant), et avec l'absence de mesure de la variabilité que cette méthode implique.
- Presque tous ces taxons présentent des morphologies très hétérogènes entre les diverses régions considérées. L'analyse, même rapide, des échantillons et des taxons décrits dans les divers pays de l'Eurasie et de l'Afrique du Nord, montre une succession de types morphologiques qui reflètent un cline nord-sud (des régions méditerranéennes aux régions tempérées) et un autre est-ouest. Ces observations nous poussent à interpréter ces divers taxons, non par une approche typologique de l'espèce, mais au travers d'une réflexion sur les concepts d'espèce biologique, de spéciation et de génétique des populations. A notre avis, ces successions de "types morphologiques" s'expliquent par un processus soit de divergence progressive (spéciation clinale), soit au contraire par un processus d'introgression. Il y a manifestement un système de flux génique et d'équilibre qui aboutit localement à des populations relativement homogènes, ceci au moins en l'absence d'introduction de nouveaux taxons (voir point suivant). Ainsi on observe aisément pour l'Europe et le bassin méditerranéen, un cline *"strumarium"* avec, au nord, des diaspores plutôt petites, allongées et aux épines peu nombreuses (*X. strumarium* type), passant à des diaspores un peu plus grandes, plus globuleuses et aux aiguillons plus nombreux vers le sud (nommées *X. brasilicum* Velloso).
- On assiste en Europe, depuis plus d'un siècle, à l'arrivée progressive, en des points distincts, de nouveaux taxons américains représentés par quelques individus, donc à pools génétiques certainement réduits, comparés aux populations américaines. Ces nouveaux arrivants, à forte capacité colonisatrice, envahissent progressivement des régions, dont des continents entiers (Australie par exemple). A partir de ces foyers d'introduction, les zones d'expansion de populations distinctes, finissent par rencontrer des taxons indigènes ou bien d'autres populations également introduites.

- La plupart des taxons d'origine américaine semblent s'hybrider (en Amérique même, mais aussi ailleurs), avec les éventuels taxons indigènes, créant des zones d'introgression, mais cette hybridation n'a pas l'air de se passer dans tous les continents de la même façon. Cela s'explique par le fait que ce que ce ne sont pas exactement les mêmes taxons ou les mêmes pools génétiques, au même moment, qui s'installent, soit parce que les conditions climatiques (et le photopériodisme) créent des morphotypes et des génotypes différents (voir les travaux de KAUL, 1965, McMILLAN, 1974, 1975).
- Des situations décrites ci-dessus, il résulte une pléthore de noms dont l'application change malheureusement selon les régions, les époques, les auteurs. Sur un échantillon donné, il en résultera des déterminations bien différentes, selon les ouvrages consultés.

En Europe et en Méditerranée, la situation semble pourtant plus facile que sur d'autres continents, notamment qu'en Amérique, puisque, apparemment, seuls quelques rares taxons sont arrivés d'Amérique (mais la situation évolue). Un taxon est certainement indigène (*X. strumarium*) et présente lui-même une variabilité assez marquée. L'isolement reproductif entre ce taxon (sous ses diverses formes) et ses voisins américains n'est que partiel (McMILLAN, 1974). Il y a des phénomènes d'hybridation et d'introgression qui conduisent à des formes phénotypiques plus ou moins intermédiaires. Ces hybridations ou introgressions n'ont cependant pas été suffisamment testées et reconnues. Plusieurs espèces décrites, tant américaines qu'eurasiatiques, ne sont probablement que des hybrides ou des formes introgressives! Citons McMILLAN (1974) qui a testé les hybridations pour tenter de comprendre les relations entre les continents à travers l'étude de leur adaptation photopériodique: "the partial genetic incompatibility between Eurasian plants and American plants [...] strongly suggests continental isolation of a Eurasian morphological complex *strumarium*, from various American complexes", puis plus loin: "the reproductive isolation based on hybrid sterility between Eurasian and American plants has been insufficient to maintain separate species after the accidental introduction of plants from the New World".

Le traitement de ce genre pour la Corse (GAMISANS & JEANMONOD, 1998), dans le cadre des "Compléments au Prodrome de la Flore de Corse", est un traitement brut dans lequel les décisions prises ne pouvaient être pleinement explicitées et surtout les questions passionnantes, soulevées par la biologie des populations de ce genre *Xanthium,* développées. Pourtant c'est sur la base de ces données que l'on comprendra et interprétera notre traitement.

Xanthium subg. *Xanthium* en Corse

1. Matériel et méthode

L'étude du genre *Xanthium* en Corse est intéressante d'un point de vue évolutif, puisque la Corse est une île qui subit avec retard l'invasion des taxons étrangers (voir NATALI & JEANMONOD, 1996). Le nombre de taxons présents y est encore faible. En conséquence, les phénomènes de brassage génétique et de compétition, avec un nombre très restreint de taxons, ont lieu depuis peu et on peut observer et analyser le phénomène dans sa phase de développement.

Pour *Xanthium* subg. *Xanthium* en Corse, on trouve mention, dans la littérature ou les herbiers, de sept taxons: *X. fuscescens* Jordan & Fourreau, *X. revelieri* Jordan & Fourreau, *X. brasilicum* Velloso, *X. strumarium* L., *X. italicum* Moretti, *X. saccharatum* Wallr. et "*X. macrocarpum* DC." (= *X. orientale* L.).

Pour notre étude, nous avons examiné, plus d'une centaine d'échantillons d'herbiers (cf. GAMISANS & JEANMONOD, 1998: 184-195), et nous avons été sur place faire des observations de populations, compléter la chorologie des taxons et rechercher activement certaines stations mentionnées dans les herbiers et la littérature. Nous avons porté notre attention essentiellement sur les caractères des diaspores habituellement reconnus comme discriminatoires, en

utilisant le microscope électronique à balayage pour l'étude de la surface des diaspores. Nous avons cherché à mettre en évidence d'autres caractères morphologiques utiles, notamment ceux liés aux feuilles, ainsi que des caractéristiques écologiques. Nous avons enfin confronté les résultats mis en évidence sur des individus (échantillons d'herbier) avec la variabilité que l'on peut observer sur le terrain, au sein de populations entières.

2. Résultats

Il en est résulté que les caractères distinctifs essentiels se mesurent bien sur les diaspores (forme et taille globale, couleur, longueur et forme des deux becs, longueur et nombre d'épines, pilosité). Ces caractères peuvent être mis en relation avec ceux caractérisant les feuilles (taille des lobes et des dents, texture et pilosité), mais ces derniers sont plus difficiles à quantifier, avec un recouvrement partiel entre les deux taxons finalement retenus. Une relation apparaît également avec l'écologie, mais le peu de données disponibles permet difficilement de généraliser ces observations. *X. italicum* se rencontre en de très nombreuses stations dans les arrières-plages, les berges des retenues d'eau, les friches et lieux incultes. *X. strumarium*, relativement fréquent au début du siècle, n'a été retrouvé qu'en une seule station, une pâture humide en bordure d'étang. Mais cette station est-elle bien représentative de l'écologie habituelle de *X. strumarium*? Les étiquettes d'exsiccata de stations aujourd'hui disparues, laissent plutôt penser que cette espèce affectionnait aussi les arrières-plages.

Ainsi, l'observation des caractères morphologiques aboutit à confirmer la présence en Corse de deux taxons au moins qui correspondent aux *X. strumarium* L. et *X. italicum* Moretti pris dans un sens assez large. Leur distinction se base sur l'ensemble des caractères suivants (voir aussi fig. 1 & 2):

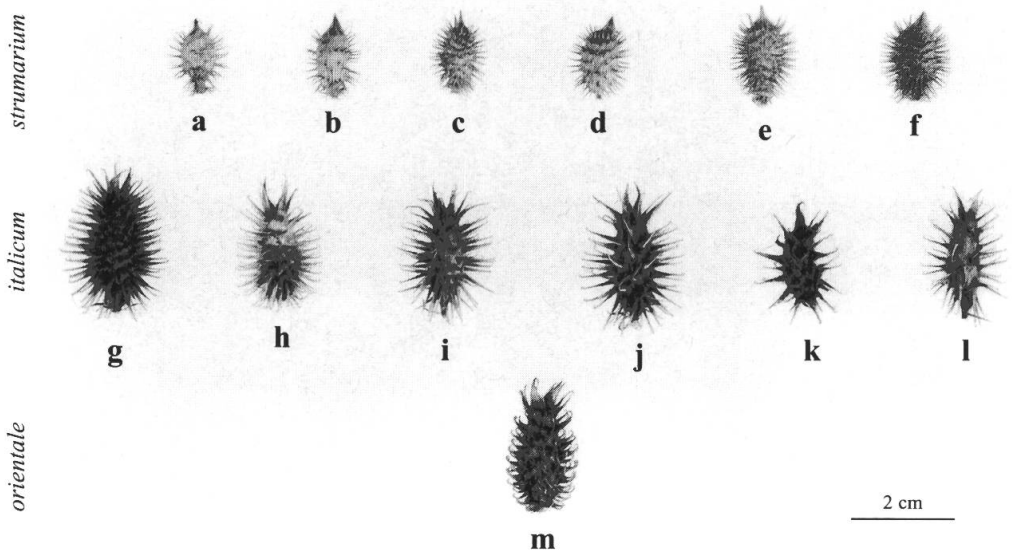


Fig. 1. — Photos des diaspores de *Xanthium strumarium*, du morphotype *strumarium* **(a)** au morphotype *brasilicum* **(f)**, et de *X. italicum*, du morphotype *italicum* **(g)** au morphotype *saccharatum* **(l)** en Corse, ainsi que, par comparaison de *X. orientale* **(m)** en France. **a:** Aleria, Aellen, 4.8.1933; **b-f:** Tanticchia, Jeanmonod, 7.10.1994; **g:** Alzitone, Jeanmonod, 5.10.1994; **h:** Monaccia d'Aullène, Jeanmonod, 13.10.1993; **i:** Teppe Rosse: Jeanmonod: 5.10.1994; **j:** Ortolo, Jeanmonod, 6.10.1994; **k:** Alzitone, Jeanmonod, 5.10.1994; **l:** Alzitone, Deschâtres, 13.10.1993; **m:** rive de la Loire, Renon, 12.9.1864.

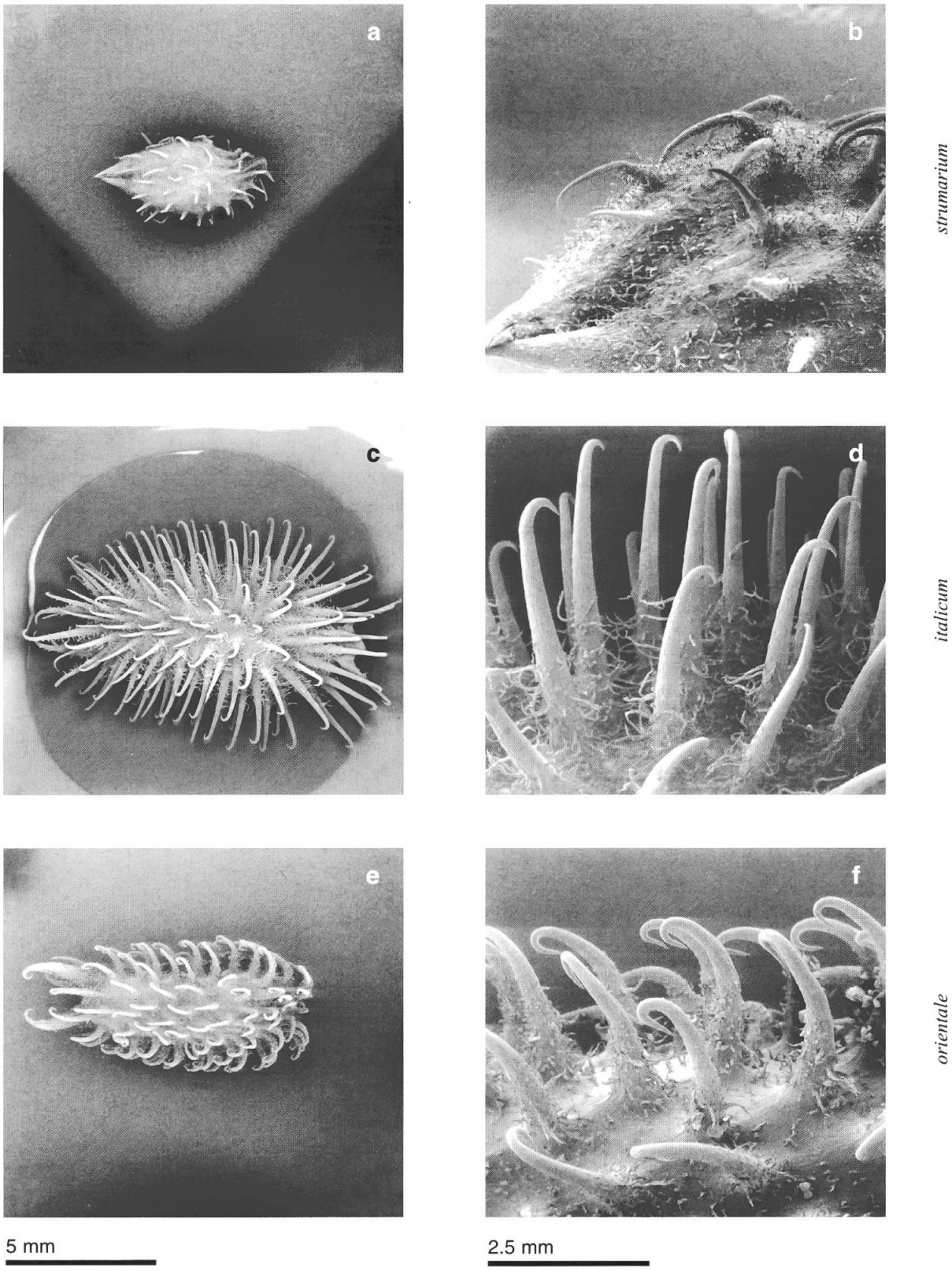


Fig. 2. – Photos des diaspores de *Xanthium strumarium* (**a** & **b**), *X. italicum* (**c** & **d**) et *X. orientale* (**e** & **f**). **a** & **b:** Tanticchia, Jeanmonod, 7.10.1994; **c** & **d:** Alzitone, Jeanmonod, 5.10.1994; **e** & **f:** rive de la Loire, Renon, 12.9.1864.

Caractères	*X. strumarium*	*X. italicum*
Feuilles: lobes	bien marqués (1-1.5 cm)	peu marqués (< 1cm)
– dents	aiguës, bien marquées (1-5 mm)	obtuses, peu marquées (<1mm)
Pilosité	assez rude, non ou à peine blanchâtre	très rude, blanchâtre
Style	sortant directement d'un orifice latéral	sortant à l'aisselle d'un petit bec
Diaspore	ovoïde	ovoïde à elliptique-subcylindrique
– couleur à maturité	vert olivâtre à brun	brun jaune à roux
– taille hors tout	12-17 × 10-14 mm	(20-)23-26 × 16-19 mm
– taille du corps	8-15 × 4-7 mm	(15-)18-21 × 6-8 mm
– taille épines	2-3 mm	4-6 mm
– nombre épines	40-100	120-160
– bec	droit, de 2-3 mm, à base large (2 mm)	arqué, de 5-6 mm, à base étroite (1-1.5 mm)
– pilosité	courte (0.3-0.4 mm), < largeur des épines	longue (0.8-1.1 mm), > largeur des épines

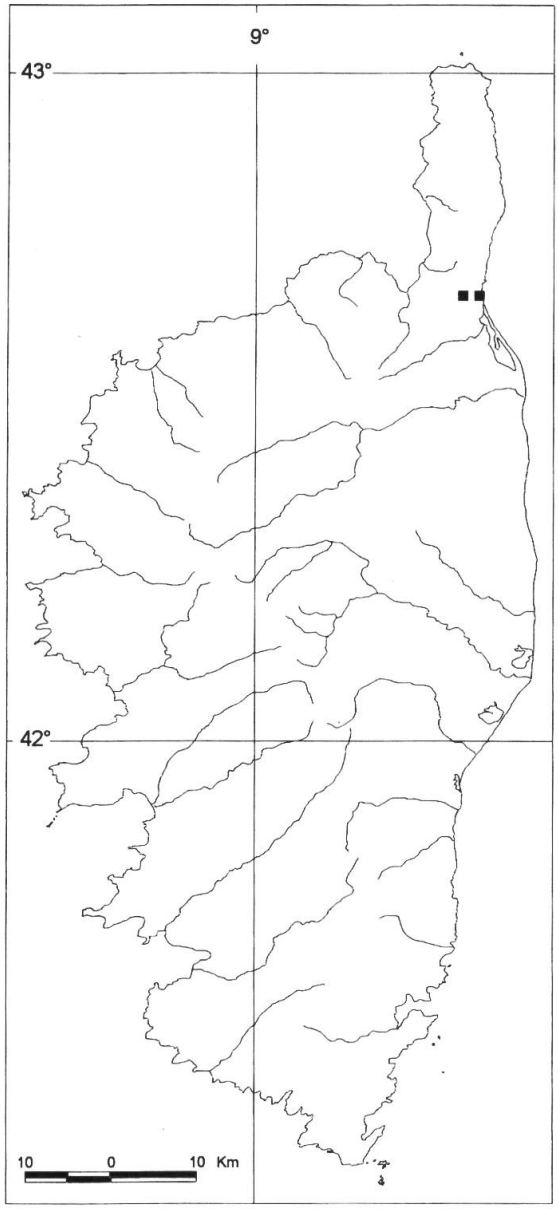
On trouvera dans GAMISANS & JEANMONOD (1998: 184-195) des descriptions plus complètes de ces taxons. Sous *X. strumarium*, nous incluons *X. brasilicum, X. fuscescens* et *X. revelieri* et sous *X. italicum*, nous incluons ce qui a été appelé en Corse *X. saccharatum* et *X. macrocarpum* comme nous le verrons plus loin. Nous retrouvons donc en Corse les deux taxons qui ont été distingués par pratiquement tous les auteurs que ce soit au niveau infraspécifique (TUTIN & al., 1976) ou au niveau de sections différentes (*Xanthium* et *Campylorrhyncha* par WIDDER, 1967).

2.1 Variabilité au sein de Xanthium strumarium L.

Nous avons regroupé sous ce nom, toutes les plantes à petites diaspores, à becs courts, épais et droits, et à épines relativement peu nombreuses, c'est-à-dire les plantes décrites sous les noms de *X. strumarium* s. str. et *X. brasilicum*, mais aussi *X. fuscescens* et *X. revelieri* décrits précisément de Corse (JORDAN & FOURREAU, 1866). En Corse, ces plantes sont relativement peu nombreuses: nous n'avons trouvé que 25 échantillons d'herbier (y compris nos récoltes) et répertorié qu'une quinzaine de stations, qui datent pour la majorité d'entre elles d'avant 1940 (fig. 3). Malgré qu'il soit restreint, ce matériel est assez hétérogène et on peut y reconnaître (sans s'attacher pour l'instant à leur réel rang taxonomique) deux entités reconnues par les anciens auteurs en Europe, l'une de l'Europe tempérée (*X. strumarium* L. sensu stricto), l'autre de la Méditerranée (*X. brasilicum* Velloso). Ces deux taxons se distinguent par la taille des diaspores et le nombre d'épines:

- *X. strumarium s. str.:* diaspore de 12-14 × 10-11 mm (épines comprises), à 40-60 épines de 2 mm de long (fig. 1: a & b).
- *X. brasilicum:* diaspore de 15-17 mm × 11-13 mm (épines comprises), à 70-100 épines de 2-2.5 mm de long (fig. 1: e & f).

L'examen comparatif de nombreux échantillons d'Europe, comme les données bibliographiques (WIDDER, 1925, etc.), montrent que ces deux taxons sont manifestement reliés par des populations intermédiaires qui forment un cline nord-sud dont la délimitation reste très confuse. Si les populations d'Europe tempérée semblent assez clairement se rattacher à *X. strumarium*, et celles d'Afrique du Nord à *X. brasilicum,* en Europe méditerranéenne, notamment en Espagne, on rencontre une énorme variabilité qui reste à étudier mais qu'il est difficile de rattacher à l'un plutôt qu'à l'autre taxon. Dans la Péninsule ibérique, la situation est rendue plus difficile encore par l'introduction de taxons sud-américains qui s'hybrident parfois avec *X. strumarium* s.l. (voir notamment les nombreux hybrides décrits par SENNEN (1917) et d'autres). Ainsi, en Europe et en Afrique du Nord, la valeur des deux entités, leur individualité, leur répartition, les critères de



Xanthium italicum avant 1940

Xanthium italicum après 1940

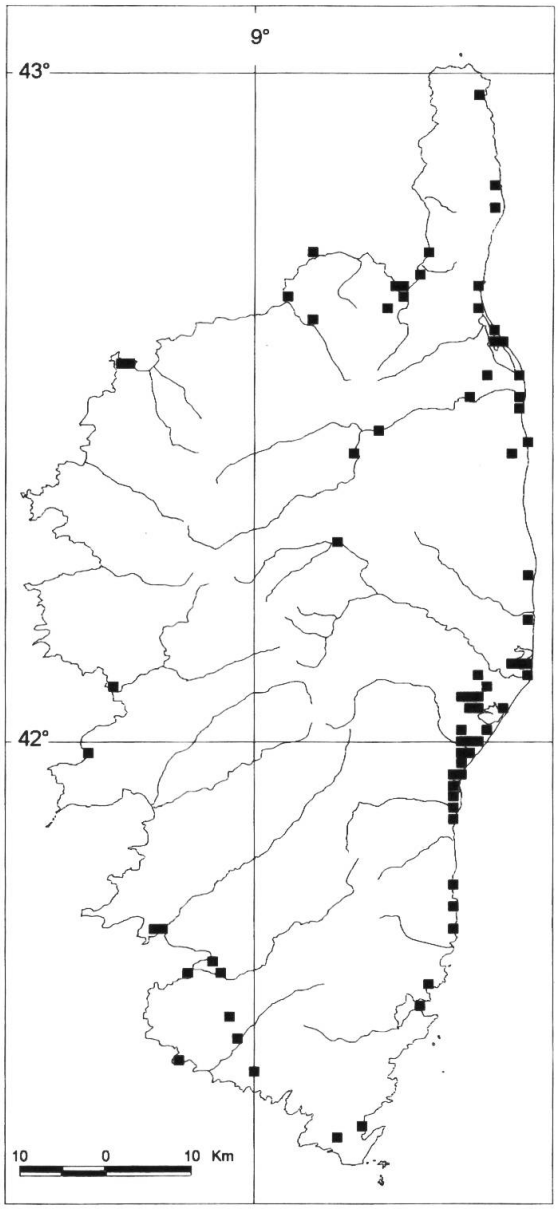
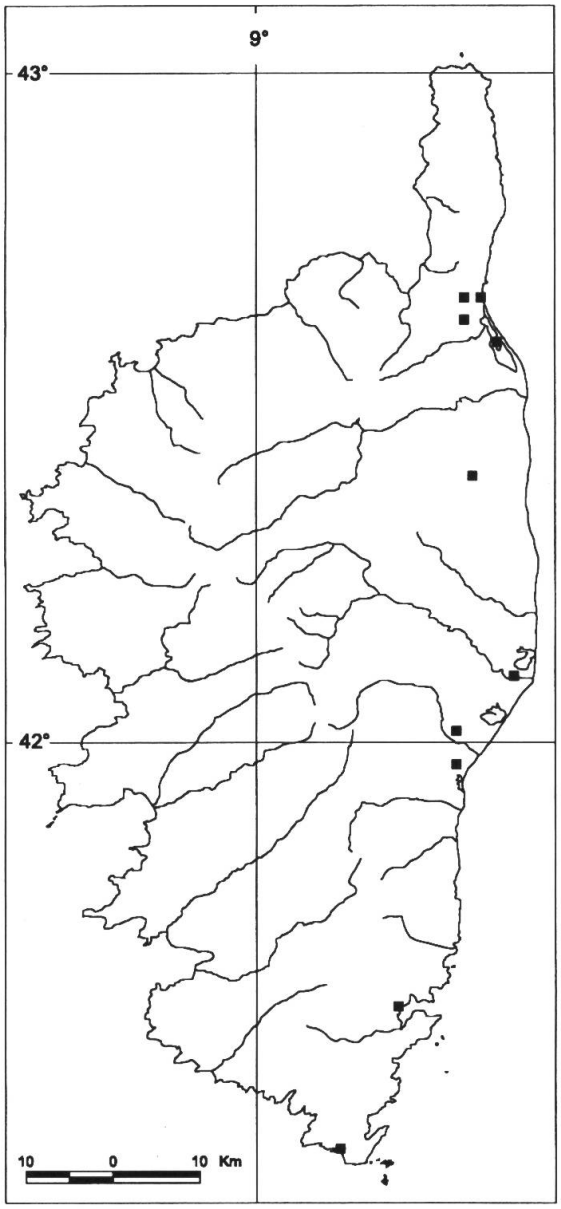
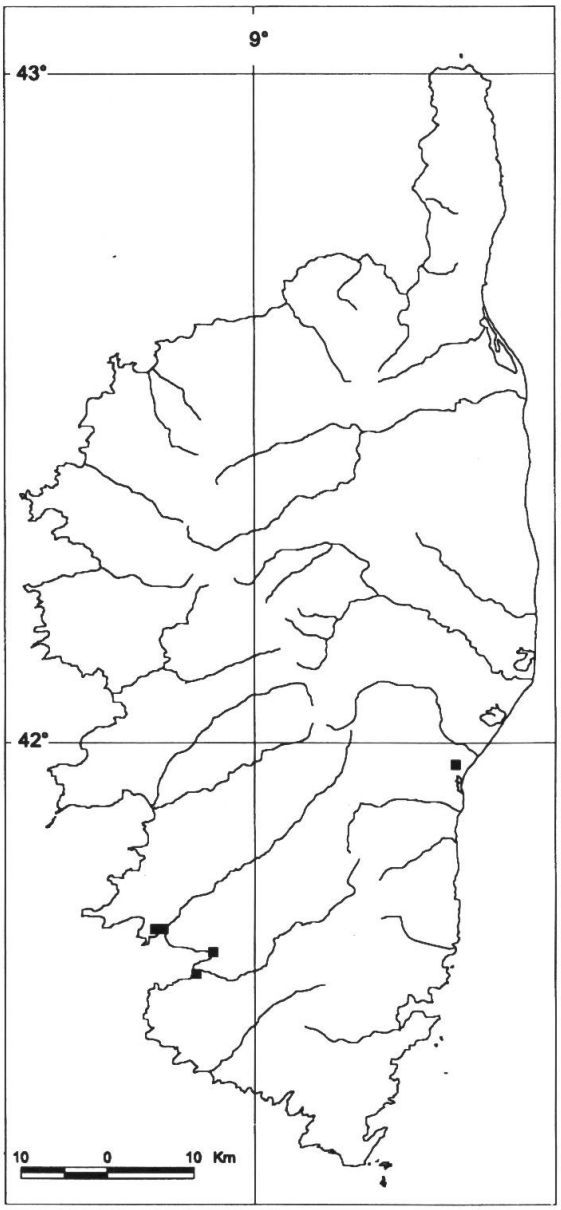


Fig. 3. – Cartes de répartition des *Xanthium italicum* et *X. strumarium*, avant 1940 et après 1940.



Xanthium strumarium avant 1940

Xanthium strumarium après 1940



distinction et le niveau taxonomique à leur accorder restent très largement sujet à discussion et nécessitent des études plus approfondies. Il reste difficile d'admettre un rang spécifique au *X. brasilicum* Velloso, tout au plus un rang sous-spécifique, comme le font BOLÒS & VIGO (1987) sous le nom de *X. strumarium* subsp. *brasilicum* (Velloso) Bolòs & Vigo.

En Corse même, les deux morphotypes sont présents (fig. 1), mais la plupart des plantes se rapprochent davantage du type "*brasilicum*" que du type "*strumarium*". Seuls trois échantillons se rattachent typiquement à ce dernier morphotype par leurs diaspores particulièrement petites (12-14 × 10-11 mm y compris les épines) à épines peu nombreuses (40 à 60): "Etang de Biguglia, 1867, *Mabille 248*; zwischen Pte d'Abatesco und Mignattaja, 1933, *Aellen 1948*; Porto-Vecchio, 1869, *Revelière s.n.*". Malgré nos recherches sur le terrain, le matériel à disposition reste insuffisant pour mettre en évidence la présence de deux taxons plus ou moins distincts ou bien pour mettre en valeur une variabilité infraspécifique globale avec tous les intermédiaires entre les deux types de diaspores. Nous préférons donc ne reconnaître qu'un seul taxon au niveau spécifique: le *X. strumarium* L., avec deux morphotypes extrêmes, le morphotype *strumarium* et le morphotype *brasilicum* (fig. 1: a à f).

Quand aux deux autres taxons décrits précisément de Corse, ils se rapportent indéniablement à *X. strumarium* L.:

- *X. fuscescens* Jordan & Fourreau, dont nous avons vu le type, se rapporte plus précisément au morphotype *brasilicum* (il porte d'ailleurs un déterminavit de Widder sous le nom de *X. brasilicum*);
- *X. revelieri* Jordan & Fourreau, dont nous n'avons pas vu le type mais un exemplaire récolté par le même collecteur (Revelière) au même endroit (Porto-Vecchio), trois ans plus tard (1869), est plutôt une forme à mi-chemin entre les morphotypes *strumarium* et *brasilicum* (il porte un déterminavit de Widder: "*X. brasilicum* Velloso (= *X. antiquorum* Wallr.) [nähert sich etwas dem *X. strumarium* L.] ").

2.2 Variabilité au sein de Xanthium italicum Moretti

Aujourd'hui, sur la côte orientale de Corse, essentiellement en arrière des plages, on rencontre, souvent en grande masse, *Xanthium italicum*. L'examen d'échantillon isolé peut toutefois prêter à confusion car cette espèce montre une variabilité importante dans les caractères suivants:

a) L'habitus: certains pieds fructifiés ne mesurent parfois que 10 cm de haut et sont non ramifiés, tandis que d'autres présentent des pieds de 1 m de haut, fortement ramifiés, avec tous les intermédiaires possibles. Ce polymorphisme est en lien direct avec les conditions écologiques. A titre d'exemple, le lac du barrage d'Alzitone voit son niveau d'eau baisser progressivement au cours de la saison, libérant ainsi peu à peu les berges en pentes douces. En octobre, toute la berge ainsi libérée et fortement limoneuse est envahie par plusieurs milliers de pieds de *X. italicum*, tous en fruits, pratiquement tous au même stade; ceux du haut de la berge sont très grands et très ramifiés, avec un très grand nombre de diaspores, tandis que ceux situés près du plan d'eau sont au contraire très petits, non ramifiés, avec peu de diaspores, et en partie encore en fleurs. Dans l'eau, on peut voir une quantité phénoménale de diaspores, à moitié enfoncées dans le limon. Les diaspores germent au fur et à mesure qu'ils se trouvent hors de l'eau, progressivement, puis se développent. A partir de juillet, la floraison a lieu quelle que soit la taille des individus, suivie de la fructification. Ainsi, les pieds qui ont pu se développer durant de longs mois avant la floraison, sont particulièrement grands et ramifiés, les derniers nés sont au contraire tout petits.

b) La pilosité: elle est généralement nettement plus rude que dans *X. strumarium* avec des poils rigides et blanchâtres, mais certains individus ne sont pas plus rudes ni plus blancs que ceux de *X. strumarium*.

c) La forme des feuilles: le limbe est généralement moins découpé et à lobes plus arrondis que ceux de *X. strumarium*. Quelques individus typiques au niveau des diaspores

montrent pourtant des formes de feuilles à lobes aigus bien proches de cette dernière espèce (par exemple St-Florent, 27.9.1993, *Deschâtres s.n.*, Hb. privé); Casamozza, *Lambinon & al. 78/739*, LG).

d) Les diaspores: certains individus récoltés sont atypiques, avec des diaspores plus étroites, à épines nettement moins nombreuses (60-80) et distantes (1.5-2 mm l'une de l'autre), à coloration tirant davantage sur le vert olivâtre que sur le brun-rouge, à becs plus épaissis à la base (env. 2 mm). Tous les autres caractères (styles, longueur et pilosité de la diaspore, taille des becs et des épines) sont ceux de *X. italicum* typique. Ces individus présentent une morphologie proche de celle de *X. pensylvanicum* (sensu LÖVE & DANSEREAU, 1959 et MILLSPAUGH & SHERFF, 1919) ou de *X. saccharatum* (sensu WIDDER, 1923), taxon auquel ils ont été attribués par Deschâtres. Ils sont si intrigants qu'ils méritent qu'on s'y attarde. Il s'agit des récoltes et des populations suivantes:

- côte orientale, plage au sud de Folelli, 30.9.1984, *Deschâtres, R. s.n.* (Hb. privé): diaspores à morphologie variable, assez proche de celles du *X. italicum* type;
- région de Ghisonaccia, au lac du barrage d'Alzitone, terrain découvert près d'une queue de l'étang, 13.10.1993, *Deschâtres, R. s.n.* (Hb. privé, LG); berge nord du barrage d'Alzitone au nord de Ghisonaccia [42°04'N 9°25'E], berge temporairement dégagée du barrage, limon, très abondant, 60 m, 5.10.1994, *Jeanmonod, D. J5762* (G); observations de terrain en octobre 1994 (fig. 1: k & l);
- entre Sartène et Propriano, bord du Rizzanèse, rive gauche, au PK 74, en compagnie du *X. italicum,* 23.9.1985, *Deschâtres, R. s.n.* (G, LG, Hb. privé);
- étang de Tanticchia au NE de Porto-Pollo, pâture de l'autre côté de la route par rapport à l'étang, en présence de nombreux pieds de *Xanthium strumarium,* 2 pieds, 3 m, 7.10.1994, *Jeanmonod, D. J5774* (G); observations de terrain en octobre 1994;
- au pont de l'Ortolo entre Roccapina et Sartène [41°33'N 8°58'E], pelouse graveleuse de l'aire de repos, quelques pieds, 20 m, 6.10.1994, *Jeanmonod, D. J5769* (G); observations de terrain en octobre 1994.

Les observations sur le terrain ont montré que ces plantes atypiques sont relativement isolées et apparaissent çà et là au sein de populations dont la grande majorité des individus appartiennent typiquement à *X. italicum*. Ces plantes sont reliées aux individus typiques par des individus intermédiaires (fig. 1: g à l). Nous n'avons pas observé de populations isolées ni même de groupes importants et homogènes d'individus présentant cette morphologie. Cette morphologie atypique des diaspores s'étend généralement à l'ensemble des diaspores de l'individu mais nous avons tout de même un échantillon qui présente une assez grande variabilité de diaspores, avec certaines proches des diaspores typiques du *X. italicum* et d'autres très atypiques (plage au sud de Folelli, 30.9.1984, *Deschâtres, R. s.n.,* Hb. privé). Nous n'avons pas pu mettre en évidence un quelconque facteur écologique pouvant expliquer cette morphologie. Par contre nous avons observé de tels individus dans la seule station où sont présents, à la fois, le *X. strumarium* typique et le *X. italicum* typique (étang de Tanticchia). Avant d'interpréter ces variations, il est nécessaire d'analyser les données chorologiques et d'analyser ce que nous savons des *X. macrocarpum* DC. et *X. saccharatum* Wallr.

3. X. saccharatum Wallr. et *Xanthium orientale* L. (= *X. macrocarpum* DC.) en Corse

Comme mentionné dans GAMISANS & JEANMONOD (1998: 190-191), ces deux taxons ont été indiqués parfois en Corse.

Les échantillons de *X. saccharatum* signalés en Corse, correspondent, on l'a vu plus haut, à des individus un peu particuliers de *X. italicum.* Ces résultats entrent parfaitement dans l'analyse de WISSKIRCHEN (1995). Ce taxon, tel qu'il a été interprété en Europe, ne semble donc

n'être qu'une forme extrême et particulière du *X. italicum*, nom qui a, par ailleurs priorité sur lui. Reste à savoir s'il s'agit bien du même taxon que celui qu'on trouve en Amérique, et si, là-bas, ce taxon mérite bien le rang spécifique face à d'autres taxons très proches comme *X. pensylvaticum, X. canadense*, voire *X. cavanillesii*. Les auteurs américains semblent généralement le considérer comme un complexe très large et très polymorphe (lire l'intéressante discussion de LÖVE & DANSEREAU, 1959: 179).

X. macrocarpum DC. est un taxon décrit du Languedoc (France) et se caractérise très bien par ses épines fortement courbées aux extrémités (fig. 1). Depuis WIDDER (1923), on le met en synonymie avec *X. orientale* L., un taxon qui posait de gros problèmes d'identification car le matériel type est immature et peut se rapporter à n'importe quel taxon du groupe *italicum*. Le problème vient toutefois d'être réglé par Wisskirchen (in JARVIS & TURLAND, 1998), grâce à la désignation d'un épitype récolté sur les rives de la Dordogne. Il reste la difficulté de définir la répartition exacte de ce taxon. Bien délimité au début du siècle dans le sud-ouest de la France sur les bords de la Garrone et de la Dordogne, il a ensuite été signalé dans d'autre pays européens et en Amérique du Nord. Ces mentions sont toutefois à prendre avec prudence car elles dépendent de la conception que les auteurs ont de ce taxon. Ainsi MILLPAUGH & SCHERFF (1919) relèvent que les mentions américaines sont dues à des erreurs et insistent en écrivant: "Great confusion has existed heretofore among many botanists as regards the application of the name *X. orientale*". Ailleurs, dans le HEGI (1979: 271) on relèvera que l'illustration donnée pour ce taxon ne correspond pas à *X. orientale s.str.*, mais plutôt à ce qui est généralement appelé *"X. saccharatum" (= X. italicum)*. Si l'on suit WIDDER (1923), *X. orientale* est un taxon introduit en Europe, dont l'origine est peut-être *X. occidentale* d'Amérique centrale. Il serait probablement introduit depuis plusieurs siècles, aurait évolué vers sa forme actuelle, bien distincte des taxons américains. Mais il a aussi été reconnu récemment en Amérique du Nord où certains auteurs le considèrent comme introduit d'Europe (voir SCOGGAN, 1979). Ce serait donc une "rétro-introduction", à partir d'un matériel génétique distinct de celui de l'ancêtre américain.

De plus, si l'on suit l'étude de WISSKIRCHEN (1995), les populations typiques du sud de la France semblent régresser au profit de populations proches de *X. riparium* Lasch, voire de *X. italicum*. WISSKIRCHEN évoque la présence d'une hybridation entre le *X. orientale* et les néotaxons en provenance d'Amérique, ce qui le conduit probablement à opter pour une conception large d'un seul taxon qui englobe tous les taxons introduits qu'il analyse, à savoir *X. italicum, X. albinum, X. saccharatum, X. cavanillesii* et *X. orientale*. Pour des raisons de priorités, il donne à ce néotaxon le nom de *X. orientale* qui prend donc une tout autre conception que celle du départ! Sur ce point, nous sommes en désaccord avec WISSKIRCHEN, car la morphologie de la diaspore est à notre avis très caractéristique (avec ses épines très robustes et très arquées: voir fig. 2: e & f)), et il est regrettable de l'assimiler sans autre aux néotaxons américains. Si l'on admet cette conception, c'est l'ensemble des taxons nord-américains et probablement australiens qu'il faut nommer *X. orientale*. Pour bien comprendre ce point litigieux, reprenons son analyse: dans le sud-ouest de la France (où *S. orientale s. str.* est endémique), WISSKIRCHEN (1995: 61 & 63) distingue très clairement *X. orientale* des populations d'origine étrangère et hybridogène (où il reconnait *saccharatum, italicum, riparium*, et que nous nommerons ici, pour simplifier, *"X. italicum"*). Il cite l'existence d'hybrides entre *X. orientale* et *"X. italicum"* et pense que *X. orientale* est peu à peu remplacé par *"X. italicum"*, analyse que nous partageons et qui montre des analogies avec la situation corse. Plus loin (p. 65), WISSKIRCHEN regroupe tous les néotaxons d'origine américaine *(X. italicum, saccharatum, cavanillesii)* avec le *X. orientale.* Le regroupement des trois néotaxons est pleinement justifié puisqu'il s'appuie sur des cultures expérimentales de chacun de ces taxons en conditions homogènes, avec obtention d'un morphotype commun. Ce n'est toutefois pas le cas pour *X. orientale* dont la morphologie très caractéristique ne se retrouve pas dans les morphotypes obtenus pour tous les taxons américains. De plus, *X. orientale* est présent en Europe depuis plusieurs siècles et absent d'Amérique (du moins jusqu'à récemment où il a été reconnu comme néophyte). Si on admet l'hypothèse (tout-à-fait théorique puisqu'aucune donnée ne l'appuie vraiment) d'une origine ancienne américaine, ce taxon a manifestement évolué depuis son introduction et acquis le statut de nouvelle espèce originale. WIDDER (1923) le classait, non sans raison, dans une série séparée. Nous estimons, qu'en l'absence

de preuves contraires, *X. orientale* doit donc être considéré comme une espèce distincte, et par voie de conséquence le néotaxon américain récent doit être nommé *X. italicum* Moretti.

Quand à la présence de *X. orientale* en Corse, mentionné par BOUCHARD (1978) à Porto-Vecchio, elle n'a jamais pu être vérifiée, et il vaut mieux considérer qu'il s'agit là d'une erreur, et que BOUCHARD a du voir un morphotype un peu particulier du *X. italicum*.

4. Données chorologiques sur un siècle

La grande quantité d'échantillons rassemblés à partir de plusieurs herbiers, ainsi que nos recherches sur le terrain, nous ont permis d'établir une carte relativement précise de la répartition. Force nous a été de constater que la situation a fortement changé en l'espace d'un demi-siècle (fig. 3):

a) *X. strumarium* (incl. *brasilicum*) était manifestement prédominant jusqu'au début du siècle. Il est aujourd'hui devenu rarissime dans l'île (une seule station retrouvée en 1994).

b) *X. italicum* était rare au début du siècle: nous n'avons trouvé que deux stations dans nos exsiccata, datant d'avant 1940, les deux de la région de Bastia, l'une de 1869, l'autre de 1922, alors que pour la même période, nous avons 15 stations de *X. strumarium*. Puis *X. italicum* est devenu très rapidement prédominant dans les années 50. Il est aujourd'hui très fréquent dans l'est de la Corse, mais reste rare dans l'ouest de l'île.

c) Toutes les anciennes stations de *X. strumarium* de la côte Est sont actuellement occupées par *X. italicum*. Nous avons une planche datant de 1922 de Furiani (sud de Bastia) montrant les deux espèces ensemble (confondues par les collecteurs sous le nom de *"X. macrocarpum"*).

d) La seule station encore occupée par *X. strumarium* se trouve dans une zone où *X. italicum* est présent de façon encore discrète.

e) L'analyse fine des dates, ainsi que les observations sur le terrain de ces dernières années, montrent que *X. italicum* envahit progressivement les zones basses de la Corse proche du littoral, et que sa rareté sur la côte occidentale est simplement une question de temps. Il s'y installe progressivement tant par le nord que par le sud.

Ces données sont à mettre en relation avec l'analyse morphologique et le fait que nombre d'individus atypiques ont été observés dans la zone actuelle de contact entre les deux taxons (Porto-Pollo et Propriano).

A partir de ces observations, deux hypothèses sont à relever:

1) Il n'y a que deux taxons en Corse: *X. strumarium* et *X. italicum*. Les deux présentent une variabilité morphologique assez marquée. Le premier régresse au profit du second qui occupe progressivement sa place. Il n'y a pas d'hybridation entre eux, ou celle-ci reste très occasionnelle. Les échantillons appelés *"saccharatum"* ne sont que l'expression d'une variation épisodique au sein du *X. italicum,* soit génétique, soit due à des facteurs externes que nous n'avons pas pu mettre en évidence.

2) Il n'y a que deux taxons en Corse, mais ceux-ci s'hybrident en créant des complexes introgressifs où les gènes propres au *X. strumarium* sont submergés par ceux du *X. italicum*. En ce cas, seuls les exemplaires les plus typiques (à savoir *X. strumarium* s. str. et *X. italicum*) sont purs, tandis que les autres, attribués à *X. brasilicum* et *X. saccharatum,* sont issus d'introgression. Cette hypothèse part de l'observation de la vigueur particulière de *Xanthium italicum* qui submergerait rapidement le *X. strumarium.* Il est en effet possible que le flux génique se fasse nettement en faveur du premier et que,

par voie de conséquence, l'introgression penche en faveur du premier jusqu'à faire disparaître le *X. strumarium.*

La première hypothèse semble la plus plausible. La variation de *X. italicum* observée en Corse correspond parfaitement au morphotype obtenu en culture par WISSKIRCHEN (1995: fig. 16.2 p. 61) à partir de *X. italicum* d'Italie, comme on retrouve le morphotype *italicum* à partir des cultures du *"X. saccharatum"* (WISSKIRCHEN, 1995: fig. 16.1 et 16.2 p. 61, ainsi que fig. 17 et 18 p. 65).

La seconde hypothèse peut paraître théorique, mais mérite qu'on s'y attarde. En effet:

a) Les caractères des diaspores hétérotypiques sont intermédiaires sous certains aspects (largeur de la diaspore, nombre d'épines, couleur, épaisseur de la base du bec), et la présence de tels individus est certifiée en présence des deux parents.

b) Les hybrides en F1 sont partiellement stériles (McMILLAN, 1974), mais une série d'individus fertiles sont sortis en F2 ainsi qu'en rétrocroisement. Cela correspond, à notre avis, à des phénomènes de spéciation hybridogène (voir JEANMONOD, 1984) et peut correspondre aux observations effectuées par WISSKIRCHEN (1995: 60-63) à propos du *X. orientale* et du *X. italicum* dans le sud-ouest de la France. Rappelons en effet que cet auteur a observé d'une part des individus hybrides entre les deux taxons, et d'autre part des individus très hétérogènes qu'il n'arrivait pas à attribuer à l'un ou l'autre des taxons reconnus. Ne s'agit-il pas là d'un complexe introgressif? Or dans un phénomène de spéciation hybridogène, la phase suivante voit généralement l'une des formes hybridogènes, qui possèdera une composition génétique fertile et particulièrement vigoureuse, se développer, coloniser les terrains favorables et progressivement remplacer les formes hybridogènes moins favorables, voire remplacer l'un et/ou l'autre des parents. Notons enfin que les plantes américaines montrent des capacités colonisatrices bien supérieures à celles des plantes d'origine européenne (McMILLAN, 1974) et qu'il paraît logique que ce soit des formes hybridogènes proches des taxons américains qui prennent le dessus.

Discussion taxonomique

Il ressort des multiples travaux sur *Xanthium* subg. *Xanthium* à travers le monde que celui-ci est un taxon à forte plasticité génétique et était, il y a plus d'un siècle, probablement en pleine voie de spéciation évolutive (de type clinale ou mosaïque) avec l'émergence de taxons régionaux peu isolés d'un point de vue reproductif. L'accélération des échanges depuis un siècle a toutefois provoqué des introductions de taxons ou d'individus à pools génétiques restreints, dans des territoires occupés par des taxons à pools génétiques distincts. Il en résulte des brassages et des flux géniques plus ou moins marqués selon le degré d'isolement reproductif existant entre ces diverses populations, créant l'apparition de nouvelles formes (spéciation hybridogène) et atténuant les distinctions entre les formes parentales et ancestrales. Ce phénomène est de surcroît doublé par une compétition pour l'occupation des milieux entre les divers taxons, avec un avantage fréquent pour les taxons américains. Cette situation est présente tant en Europe, avec l'introduction de taxons américains, qu'en Amérique avec l'introduction de taxons européens. Il pourrait même y avoir, rappelons-le, des rétro-introductions, comme dans le cas du *X. orientale*, néoformé en Europe à partir du *X. occidentale* américain, puis réintroduit en Amérique sous sa nouvelle forme. Il est, dès lors, de plus en plus difficile de savoir quels sont les taxons "originaux purs", car ils sont progressivement tous mis en contact avec des taxons xénophytes. Ainsi, bien des taxons décrits durant ce siècle, y compris les nombreux taxons américains décrits par MILLSPAUGH & SCHERFF en 1919, voire même ceux décrits au siècle passé, sont déjà des formes hybridogènes ou des échantillons atypiques introduits. C'est certainement le cas de *X. brasilicum* décrit du Brésil par Velloso en 1831 mais probablement introduit d'Europe, ou encore de *X. italicum* de Moretti, décrit en 1822 d'Italie, mais provenant d'Amérique!

La situation actuelle relève donc d'un processus biologique en pleine évolution, qui s'accorde mal avec la notion d'espèce, avec la hiérarchisation habituellement reconnue (espèce, sous-espèce et variété), et avec le concept de Type (un échantillon précis de référence qui ne reflète pas le pool génétique, même moyen, d'une population, encore moins d'une espèce). Comme biologiste, nous suivons volontiers McMILLAN (1974) qui écrit: "*Xanthium strumarium* [...] may require a flexible taxonomy". En l'absence d'une telle taxonomie, le choix décisionel obligé conduira les divers monographes distincts, à des noms différents imposés par les règles de nomenclature, avec des concepts distincts.

De fait, le botaniste oscillera constamment entre deux tendances. L'une consiste à ne considérer qu'une seule espèce pour des raisons de commodité, ou pour répondre à la notion d'espèce biologique qui met en avant l'isolement reproductif (voir LÖVE, 1964, JEANMONOD, 1984). C'est ce que font des auteurs comme CRONQUIST (1945), LÖVE & DANSEREAU (1959) ou encore ROULEAU (1964): "Toutes nos lampourdes sont ici réunies dans un seul cadre spécifique, ce qui ne peut être qu'une solution temporaire et de commodité". Si cette notion stricte de l'espèce biologique devait être appliquée à l'ensemble des végétaux, elle aurait pour conséquence de diminuer drastiquement le nombre d'espèces relevées dans les flores, et modifierait grandement les taux de diversité biologique et d'endémisme habituellement articulés. Elle a comme autre inconvénient de gommer toute possibilité de comparaison entre une région et une autre, puisque, dans l'exemple de *Xanthium,* presque tous les plantes du monde porterait le même nom spécifique. L'autre tendance est évidemment de nommer toutes les formes, mais on se heurtera constamment à des formes intermédiaires et à de nouvelles formes qui se créent pratiquement sous nos yeux, çà et là.

Le biologiste ne sera pas trop perturbé par cette situation, mais sera plutôt passionné par le phénomène puisqu'il représente un formidable exemple d'évolution et de spéciation permanente. Le botaniste de terrain ne pourra, quant à lui, que se sentir frustré, car il distinguera obligatoirement dans la région où il se trouve, des entités distinctes, mais il ne pourra pas toujours mettre un nom à ces entités, car une approche monographique plus large rend ces entités de plus en plus imperceptibles au fur et à mesure qu'on cherche à les cerner, comme un mirage qui ne cesse de s'éloigner et de s'estomper quand on cherche à l'approcher!

On ne saurait dès lors que conseiller aux botanistes qui donnent un nom à un *Xanthium* observé ou récolté de bien préciser la conception qu'ils ont de ce nom. Par exemple *X. strumarium* au sens strict du type de Linné, ou au sens semi-large de taxon indigène euro-méditerranéen (sens au nous l'entendons personnellement en incluant *X. brasilicum*) ou encore au sens large de "Flora Europaea".

Helichrysum italicum (Roth) G. Don fil. en Corse

L'immortelle d'Italie est, comme *Xanthium*, une *Asteraceae* mais d'une toute autre tribu (*Gnaphalieae*) et avec une biologie bien distincte. C'est un effet une chaméphyte suffrutescente qui vit plusieurs années. C'est par ailleurs une plante typiquement méditerranéenne qui affectionne surtout les fruticées basses ou moyennes avec, également, un comportement de colonisatrice puisqu'on la retrouve notamment dans les cultures abandonnées et les arrières-plages. Elle est généralement très facile à reconnaître sur le terrain. Pourtant, l'examen de matériel de provenances diverses montre vite que cette plante est très polymorphe. Ceci a notamment conduit à la reconnaissance de plusieurs taxons. Sur les îles méditerranéennes, et sur le littoral corse en particulier, on ne peut qu'être surpris de l'aspect que prennent les populations, et s'interroger sur la pertinence de distinguer, d'un point de vue taxonomique, ces populations. En Corse, on reconnaît classiquement *H. italicum* (Roth) G. Don fil. subsp. *italicum* sur l'ensemble de l'île et subsp. *microphyllum* (Willd.) Nyman dans la région de Bonifacio. Mais qu'en est-il lorsque l'on s'éloigne de Bonifacio? Qu'en est-il des populations littorales de La Parata ou du Cap Corse qui se rapprochent indéniablement de *H. italicum* subsp. *microphyllum*, sans qu'on en soit tout-à-fait

convaincu? Est-on finalement réellement en présence de *H. italicum* subsp. *microphyllum* à Bonifacio, alors qu'aux Baléares, *locus classicus*, son écologie comme son aspect sont notablement différents de ceux de Bonifacio!

1. Données taxonomiques et morphologiques

Helichrysum italicum (Roth) G. Don fil. est traité dans "Flora europaea" (TUTIN & al., 1976) comme faisant partie du groupe *H. stoechas* (L.) Moench. *H. italicum* est divisé, selon ces auteurs, en trois taxons considérés au niveau sous-spécifique: subsp. *italicum,* subsp. *microphyllum* (Willd.) Nyman et subsp. *serotinum* (Boiss.) P. Fourn. Les différences entre ces taxons sont loin d'être évidentes; elles sont basées essentiellement sur la présence, ou non, de glandes sur les akènes, sur la taille des capitules et sur celle des feuilles. L'attribution des spécimens corses à l'un ou l'autre de ces taxons pose souvent problème.

H. italicum subsp. *serotinum*, taxon du SW de l'Europe (essentiellement la Péninsule ibérique) n'a jamais été reconnu en Corse. Pourtant, si l'on utilise les critères donnés par "Flora europaea" (akènes non glanduleux, involucre de 3-4 mm, par opposition à akènes glanduleux, involucre de 2-3 mm), on serait tenté d'attribuer certains spécimens corses à ce taxon. En effet les involucres mesurent toujours 3 ± 0.5 mm et, à l'anthèse, la poussée des fleurs écarte la partie sommitale de l'involucre en lui faisant parfois atteindre 4 mm. Par ailleurs on trouve, çà et là, des individus dont une partie au moins des akènes sont non glanduleux. Nous estimons toutefois qu'on doit raisonnablement écarter ce taxon de la flore corse car l'examen de matériel ibérique typique montre que les involucres ont un diamètre rarement inférieur à 3.5 mm et que les feuilles sont généralement très longues (> 3 cm), caractéristiques qu'on ne trouve pas ensemble en Corse, avec l'absence de glandes sur les akènes. Il ne faut donc considérer que les deux autres taxons infraspécifiques: subsp. *italicum* et subsp. *microphyllum*.

H. italicum subsp. *microphyllum* est un taxon plus ou moins répandu dans les îles méditerranéennes. Il est connu de la Crète et des Cyclades à l'Est jusqu'aux Baléares (Majorque) à l'Ouest. Selon les régions, ce taxon se distingue plus ou moins bien du subsp. *italicum*. Il semble en effet qu'aux Baléares (*locus classicus*) où il n'est pas en contact avec *H. italicum s. str.*, il est très bien défini morphologiquement, si bien que l'on a souvent tendance à le considérer comme une bonne espèce. Cela semble aussi être le cas dans les îles grecques, au moins en Crète. En revanche en Corse et en Sardaigne, sa distinction est plus difficile car il est en contact avec le subsp. *italicum*, avec lequel il établit une zone d'introgression très marquée.

En Corse, la distinction entre les deux taxons est évidente lorsque l'on compare des populations éloignées et bien tranchées, mais elle devient difficile sur le littoral. Les populations littorales de l'*H. italicum s.l.* montrent en effet une adaptation morphologique aux conditions difficiles de ce milieu (salinité et anémomorphie). Il convient dès lors de distinguer ce qui est dû à cette adaptation des "vrais" critères morphologiques discriminatoires de *H. italicum* subsp. *microphyllum* vis-à-vis du subsp. *italicum*.

2. Méthodes et résultats

Afin de mieux cerner et comprendre la variation des caractères morphologiques entre les deux taxons, nous avons procédé à l'examen détaillé de plus de 200 échantillons corses (cf. liste des *specimina visa in* GAMISANS & JEANMONOD, 1998: 129-138) et d'une cinquantaine d'échantillons de comparaison de Sardaigne, Baléares et Crète. Nous avons examiné l'ensemble des caractères réputés distinctifs dans la littérature, à savoir:

- Pilosité laineuse dense et couleur blanche très marquée. Bien que souvent présenté comme tel, ce caractère n'est pas inféodé à *H. italicum* subsp. *microphyllum* puisqu'il

apparaît très fréquemment dans les populations littorales du subsp. *italicum* (par ex. Scandola, *Gamisans 10287*). Il s'agit manifestement d'une adaptation aux conditions littorales. Il n'est pas directement corrélé avec les autres caractères cité ci-dessous. Enfin, ce n'est pas une caractéristique des populations du "*microphyllum*" des Baléares.

- Présence de faisceaux de feuilles à l'aisselle des feuilles des rameaux stériles. Ce caractère très évident et très marqué chez *H. italicum* subsp. *microphyllum* des Baléares apparaît très largement en Corse dans les populations du littoral et du méso-méditerranéen de basse altitude. Il est également présent, mais de façon moins marquée et plus sporadique, dans des populations de plus haute altitude dont tous les autres caractères sont typiquement ceux de *H. italicum* subsp. *italicum*. Nous avons entre autres relevé les exemples suivants: "route de Levie à Carbini, 550 m, *Bocquet 18481* (ZT)", "Montagne de Cagna, 950 m, *Bocquet 15495*" (ZT), etc.
- Feuilles très courtes, ne dépassant pas 5 mm dans les populations "*microphyllum*" des Baléares. En Corse, ce caractère n'apparaît, à ce degré, que rarement: uniquement pour quelques individus de quelques populations dans la zone de Bonifacio. Mais même dans cette zone, la plupart des plantes montrent des feuilles atteignant 8 à 10 mm. Elles ont généralement été attribuées au *H. italicum* subsp. *microphyllum*. Mais compte tenu du fait que *H. italicum* subsp. *italicum* typique a des feuilles de 20-25 mm, à quel taxon faut-il attribuer les individus qui ont des feuilles de 12 mm, ou de 14, 16 ou 18 mm, que l'on retrouvera un peu partout en Corse (surtout dans les zones basses). En bref, quelle est la limite de passage entre un taxon et l'autre? N'y a-t-il pas influence du littoral, puisque c'est à proximité du littoral que les feuilles ont tendance à être les plus courtes. Mais d'autre part, les feuilles les plus courtes (5-10 mm) sont essentiellement liées à une région bien définie, celle de Bonifacio.
- Port ramassé, du fait d'une forte ramification et de rameaux annuels courts (atteignant dans les populations des Baléares 5 cm pour les rameaux stériles et 5-10 cm pour les fertiles). Cette caractéristique se retrouve surtout dans les populations littorales de la région de Bonifacio où souffle un vent permanent. Dès que les plantes sont à l'abri ou que l'on s'éloigne quelque peu du littoral, cette caractéristique s'estompe. On la retrouve en revanche dans les zones côtières, fortement ventées, du cap Corse (Barcaggio), et de la région d'Ajaccio (La Parata).
- Petite taille des capitules chez *H. italicum* subsp. *microphyllum*. Ce caractère nous paraît totalement erroné. Nous n'avons observé aucune différence dans la taille des capitules des deux sous-espèces, que ce soit en Corse ou aux Baléares.
- Présence de glandes sur les bractées externes des capitules de *H. italicum* subsp. *microphyllum*. Ce caractère nous paraît également totalement erroné. Nous n'avons observé aucune différence avec *H. italicum* subsp. *italicum* que ce soit en Corse ou aux Baléares, fait qui avait déjà été relevé par BRIQUET & CAVILLIER (1917).

Nous avons ensuite complété cette analyse par deux types de mesures sur un lot restreint et défini d'échantillons:

1) Nous avons observé et récolté des spécimens sur trois transects perpendiculaires à la côte, à Tizzano, à Roccapina et à La Tonnara (fig. 4). On observe parfaitement que *H. italicum* subsp. *microphyllum* reste cantonné à une frange littorale très étroite et cède très vite la place, vers l'arrière, à des individus intermédiaires (50-100 m en arrière); plus en arrière encore (200 m de distance), on trouve des individus appartenant indéniablement au subsp. *italicum*, mais présentant encore certaines caractéristiques du *microphyllum*, à savoir la présence de nombreux faisceaux axillaires de feuilles. Il faut encore s'éloigner à env. 1-2 km de distance pour trouver une morphologie plus ou

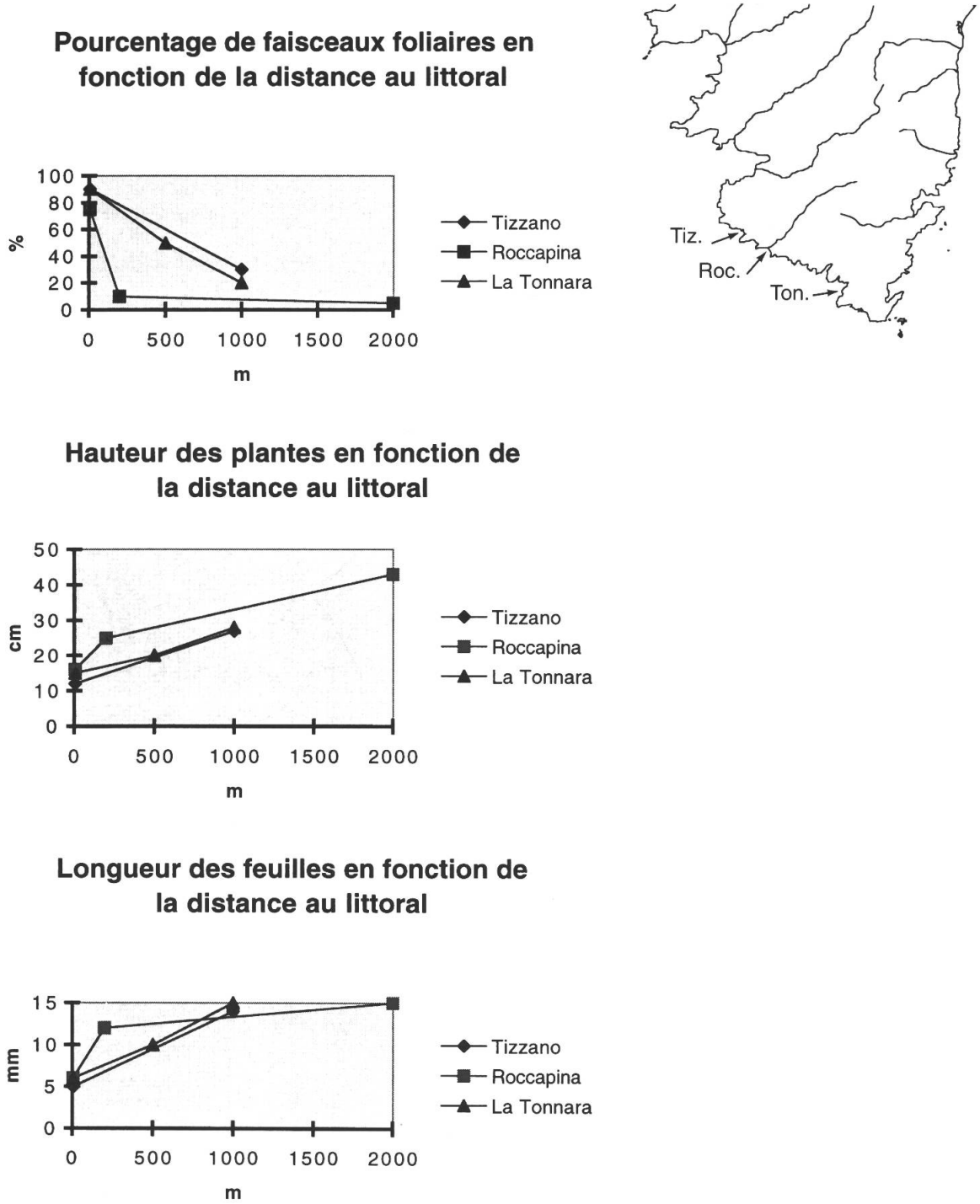


Fig. 4. – Modifications de trois caractères morphologiques de *Helichrysum italicum*, en s'éloignant du littoral, pour trois localités corses: passage progressif du subsp. *microphyllum* au subsp. *italicum*

moins typique de *H. italicum* subsp. *italicum* (plantes élevées, feuilles allongées de 15-20 mm, peu de faisceaux axillaires de feuilles), c'est-à-dire hors de la zone d'influence climatique du littoral.

2) Nous avons mesuré sur l'ensemble de la Corse, la longueur des feuilles (fig. 5) pour les deux sous-espèces. Pour cela, nous avons pris au hasard une plante dans chaque maille de notre système cartographique (maille de une minute de côté, soit environ 1.5 × 2 km, pour laquelle nous avions à disposition au moins un échantillon). Bien que l'on observe une variabilité assez importante à l'intérieur de l'île, rares sont les échantillons avec des feuilles inférieures à 12 mm. En revanche on observe une tendance au raccourcissement des feuilles près du littoral, et un racourcissement net dans le sud de la Corse, quand on se rapproche de la zone à *H. italicum* subsp. *microphyllum*. On remarque aussi que les plantes que nous attribuons au subsp. *microphyllum* (feuilles < 10 mm) se trouvent essentiellement dans la région de Bonifacio, mais aussi dans deux stations isolées: l'extrémité du Cap Corse et la Parata (à l'ouest d'Ajaccio), deux stations littorales très rocheuses et ventées.

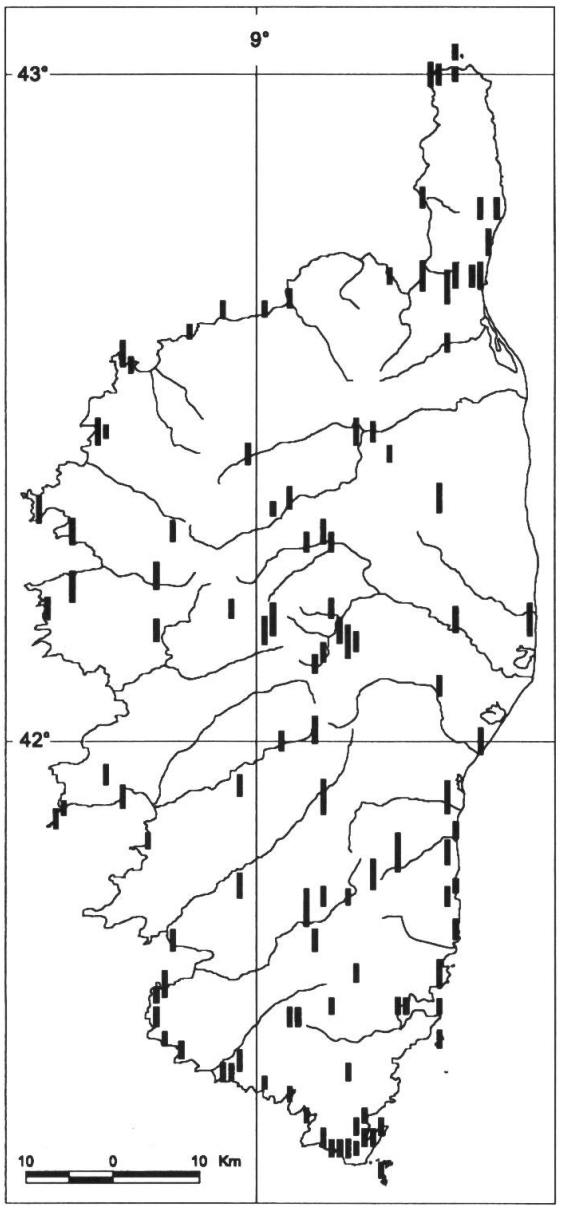
En ce qui concerne la Sardaigne, nous n'avons pas eu à disposition autant de matériel et n'avons pas fait d'études sur le terrain, mais au vu des *exsiccata* d'herbier, nous retrouvons la même situation de contact et d'introgression entre les deux taxons, une morphologie de *H. italicum* subsp. *microphyllum* très semblable à celle des populations corses et le même problème des formes adaptatives dans les situations littorales fortement ventées.

Un autre point important est à relever: l'écologie de *H. italicum* subsp. *microphyllum* en Corse et en Sardaigne n'est pas celle que l'on peut trouver ailleurs, notamment aux deux bouts de la Méditerranée, les Baléares et la Crète. En effet, dans ces deux dernières îles, ce taxon n'est nullement lié au littoral. Au contraire, il pousse à une certaine altitude, entre 900 et 1200 m à Mallorca selon BOLÒS & VIGO (1995: 739) et à (300-)700-2100 m en Crète selon JAHN & SCHÖNFELDER (1995: 309). Notons également que dans ces deux îles, *H. italicum* subsp. *italicum* n'est pas présent.

3. Interprétation des résultats

Les diverses données rassemblées pour la Corse s'interprétent, à notre avis, de la façon suivante: nous assistons à la fois à un système d'adaptation aux conditions du littoral (plante blanche-laineuse, ramassée, basse, très ramifiée et à nombreux rameaux stériles portant des faisceaux axillaires de feuilles), et à un phénomène d'introgression entre deux taxons mal séparés génétiquement: *H. italicum* subsp. *microphyllum,* à feuilles très courtes et nombreux rameaux stériles portant des faisceaux axillaires de feuilles, et d'autre part *H. italicum* subsp. *italicum,* à longues feuilles, peu de rameaux stériles, ceux-ci sans faisceaux axillaires de feuilles. Sans étude biosystématique large sur l'ensemble de l'aire, voire d'études moléculaires, il est difficile de définir la part exacte de ces deux phénomènes. Il est d'ailleurs fort possible que ces deux phénomènes se renforcent, à savoir que les individus génétiquement proches de *H. italicum* subsp. *microphyllum* soient favorisés sur le littoral, tandis que ceux proches du subsp. *italicum* soient favorisés en conditions mésoméditerranéennes.

L'éclairage biogéographique et celui des connaissances des phénomènes de spéciation sont également instructifs. Nous constatons que *H. italicum* subsp. *microphyllum* est un taxon propre aux îles méditerranéennes, mais proche de *H. italicum* subsp. *italicum* qui s'est, quant à lui, développé sur le continent. La chorologie large du subsp. *microphyllum* (de la Crète aux Baléares) semble exclure l'idée que ce taxon soit né à partir du subsp. *italicum* (cela indiquerait un polyphylétisme!). *H. italicum* subsp. *microphyllum* est donc certainement la forme ancestrale qui s'est conservée sur les îles par isolement (durant une longue période) du subsp. *italicum* formé sur le continent (paléoendémisme). Puis, selon les îles, *H. italicum* subsp. *italicum*, non encore totalement isolé génétiquement, a réussi à passer l'obstacle que représente la mer, et est entré en



Helichrysum italicum ssp. italicum

Helichrysum italicum ssp. microphyllum

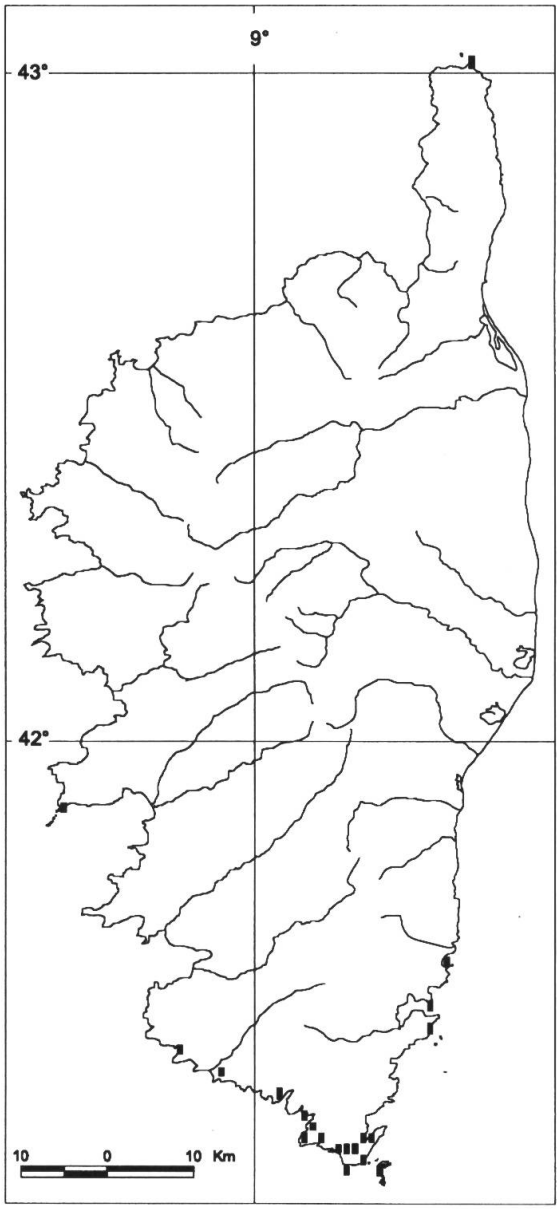


Fig. 5. – Cartes de la longueur des feuilles de *Helichrysum italicum* subsp. *italicum* et subsp. *microphyllum* en Corse. Elles reflètent aussi la chorologie de chacun des deux taxons, le subsp. *italicum* étant toutefois beaucoup plus largement répandu

contact avec le subsp. *microphyllum* (comme en Corse et en Sardaigne), provoquant un certain échange génétique. Ailleurs (comme aux Baléares et en Crète), aucun échange n'ayant eu lieu, *H. italicum* subsp. *microphyllum* est resté totalement "pur". Il reste cependant à comprendre le problème de l'écologie très distincte selon les îles. On peut interpréter cela en termes de concurrence: dans les zones où les deux taxons sont en contact, *H. italicum* subsp. *microphyllum* a pu être contraint de modifier sa niche écologique face à l'occupation par le subsp. *italicum* des niches les plus favorables: il s'est réfugié sur le littoral particulièrement soumis aux dures conditions des embruns marins. Cela corrobore l'idée que *H. italicum* subsp. *microphyllum* est le taxon ancestral qui a disparu du continent suite à la concurrence d'un taxon dérivé, beaucoup plus dynamique: *H. italicum* subsp. *italicum*. Il n'y a cependant pas de polyploïdisation puisque les comptages effectués par CONTANDRIOPOULOS (1962), indiquent $2n = 28$ chromosomes pour les deux sous-espèces.

Bien que cette interprétation nous semble la plus vraisemblable, nous devons en évoquer une autre qui consisterait à ne voir qu'un simple phénomène de convergence entre une endémique des Baléares (et de Crète!) *(H. microphyllum)* et une adaptation particulière de *H. italicum* à des conditions spécialement difficiles, comme on peut les trouver sur certains points du littoral, en Corse. En ce cas, le taxon cyrno-sarde n'appartient pas au *H. microphyllum* et doit éventuellement être décrit comme nouveau taxon infraspécifique.

En admettant cependant l'hypothèse que le "*microphyllum*" est bien un taxon infraspécifique de *H. italicum*, il reste en tous cas illusoire, en Corse, de séparer clairement les deux entités. L'attribution de spécimens à l'un ou l'autre taxon, comme l'établissement de la moindre carte de répartition dépendra strictement de la limite que l'on voudra donner aux valeurs des caractères.

Si l'on ne considère que les plantes basses, ramifiées, à nombreux faisceaux axillaires de feuilles sur les rameaux stériles, et, parmi elles, celles à "feuilles $\leq$ 5 mm", seuls quelques individus très exposés sur le plateau de Pertusato y répondent. Le 99% des plantes habituellement nommées "*microphyllum*" n'y répondent pas. Si l'on applique la valeur "feuilles < 10 mm", c'est pratiquement l'ensemble des individus habituellement nommés "*microphyllum*" dans la région de Bonifacio qui y répondent. Mais il faut également y ajouter certaines populations du littoral rocheux, çà et là jusqu'à Tizzano (au NW) et Pinarello (au NE), ainsi que quelques individus ou populations de La Parata et de Barcaggio. Il faut toutefois écarter nombre de populations de la région de Bonifacio. Enfin, si nous acceptons des tailles de feuilles atteignant 13 mm (tout en considérant toujours des plantes basses et très ramifiées avec présence de nombreux faisceaux axillaires de feuilles), alors il faut y ajouter des populations littorales de bien d'autres zones du littoral occidental et du cap Corse.

Enfin, il y a lieu de remarquer certains comportements atypiques de plantes de la région introgressive, où le développement des faisceaux axillaires de feuilles en rameaux allongés pouvant dépasser 20 cm, donnent à la plante un aspect très particulier (par ex. 2 km au NE de St. Julien, *Dittrich & Dittrich 4360*, G; Punta di Balconcelli, *Bocquet 17312*, ZT).

En conclusion, nous avons personnellement estimé que l'on devait attribuer au *H. italicum* subsp. *microphyllum,* les individus présentant à la fois les caractéristiques suivantes: a) feuilles ne dépassant pas 10 mm; b) présence nette de faisceaux axillaires de feuilles; c) plante basse, ramifiée, à rameaux ne dépassant pas 20 cm. C'est sur cette base que la chorologie et le traitement ont été effectués dans GAMISANS & JEANMONOD (1998: 128-138). On voit alors que ce taxon est essentiellement présent dans la région de Bonifacio, mais aussi en deux points, particulièrement rocheux et ventés: La Parata et l'extrémité du Cap Corse (voir aussi fig. 5 ci-jointe).

Conclusion générale

Les deux cas taxonomiques soulevés ici, montrent, une fois de plus, que les concepts typologiques d'espèce et de sous-espèce s'accordent mal avec les phénomènes d'évolution et de spé-

ciation en cours; ces concepts rendent notamment difficilement compte des microspéciations propres à des territoires isolés comme les îles. La mise en évidence des variations d'un taxon au sein d'un territoire (biodiversité génétique) est nécessaire pour comprendre le taxon et les mécanismes biologiques et évolutifs qui participent à son essence. Le cas de *Xanthium* éclaire celui de *Helichrysum* et de bien d'autres taxons en situation similaire. En effet, dans le cas de *Xanthium*, on assiste aujourd'hui, et on peut suivre à une échelle de temps humaine, les phénomènes de colonisation, de contacts entre des taxons mals séparés d'un point de vue reproductif, d'hybridations, d'introgressions et de spéciations avec pour résultat une chorologie totalement distincte en guère plus d'un siècle, et le remplacement d'un taxon par un ou plusieurs autres taxons. Dans le second cas, nous constatons aujourd'hui une situation plus ou moins figée, mais qui peut se comprendre par le déroulement, dans un passé lointain, de phénomènes évolutifs et chorologiques assez semblables. Par ailleurs, ces deux cas illustrent aussi le fait que l'appréhension des taxons, et par voie de conséquence, les noms attribués à ces taxons, dépendent beaucoup de l'aire géographique considérée. On constate qu'il existe des approches différenciées selon l'échelle considérée (entre une étude régionale et une étude continentale ou mondiale large). Le passage d'une échelle à l'autre remet souvent en question les décisions taxonomiques prises sous l'angle d'une seule des approches. La confrontation des approches se révèle d'ailleurs enrichissante, mais se mue souvent en appel à d'autres études. Ceci ne facilite guère la stabilité et l'universalité des noms, ainsi que la comparaison des données entre les diverses flores. Le problème n'est évidemment pas nouveau et la recherche de solutions réitérante. A ce sujet, on lira avec intérêt la proposition du concept de "potentiel taxa" pour l'utilisation des bases de données (BERENDSOHN, 1995). Toutefois, avant l'utilisation concrète de telles propositions à tous les niveaux, on ne répétera jamais assez, à notre avis, qu'un nom de plante n'est pas seulement une épithète mais recouvre généralement un concept, ainsi que des processus biologiques souvent complexes et évolutifs. On le répètera d'autant plus aujourd'hui à l'ère des grandes banques de données, des autoroutes de l'information, des tableaux comparatifs entre les taux de biodiversité et d'endémisme et des conséquences politiques que l'utilisation de ces données peut impliquer.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERENDSOHN, W. G. (1995). The concept of "potential taxa" in databases. *Taxon* 44: 207-212.

BOLÒS, O. de & J. VIGO (1987). Notes sobre taxonomia i nomenclatura de plantes, III. *Collect. Bot. (Barcelona)* 17: 89-93.

BOLÒS, O. de & J. VIGO (1995). *Flora dels paisos catalans*. Vol. III. Ed. Barino, Barcelona.

BOUCHARD, J. (1978). *Flore pratique de la Corse* (éd. 3). Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse, Bastia.

BRIQUET, J. & F. CAVILLIER (1917). Composées (Achillea-Calendula). *In:* BURNAT, E., *Flore des Alpes Maritimes ou catalogue raisonné des plantes qui croissent spontanément dans la chaîne des Alpes Maritimes y compris le département français de ce nom et une partie de la Ligurie occidentale.* Vol. 6/2. Georg, Genève, Bâle & Lyon.

CONTANDRIOPOULOS, J. (1962). Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. *Ann. Fac. Sci. Marseille* 32: 1-354.

CRONQUIST, A. (1945). Notes on the Compositae of the Northeastern United States. II. Heliantheae and Helenieae. *Rhodora* 47: 396-405.

DESCHÂTRES, R. & J. LAMBINON (1987). Xanthium saccharatum Wallr. *In:* JEANMONOD, D. & H. M. BURDET (éds.). Notes et contributions à la flore de Corse, II. *Candollea* 42: 52.

GAMISANS, J. & D. JEANMONOD (1998). *Asteraceae-I. In:* JEANMONOD, D. & H. M. BURDET. Compléments au Prodrome de la Flore Corse. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Genève.

HEGI, G. (1979). *Illustrierte Flora von Mitteleuropa, VI/3, Ed. 2. Compositae I: Allgemeiner Teil, Eupatorium-Achillea.* P. Parey, Berlin, Hambourg.

JAHN, R. & P. SCHÖNFELDER (1995). *Exkursionsflora für Kreta*. Ed. Eugen Ulmer. Stuttgart.

JARVIS, C. E. & N. J. TURLAND (1998). Typification of Linnaean specific and varietal names in the Compositae (Asteraceae). *Taxon* 47: 347-370.

JEANMONOD, D. (1984). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.

JORDAN, A. & J. P. FOURREAU (1866). *Breviarum Plantarum Novarum sive specierum in horto plerumque cultura recognitarum descriptio contracta ulterius amplianda.* Paris.

KAUL, V. (1965). Physiological Ecology of Xanthium strumarium Linn. II: Physiology of seeds in relation to its distribution. *J. Ind. Bot. Soc.* 44: 365-380.

LINNE, C. fil. (1763). *Plantarum rariorum horti upsaliensis.* Lipsiae.

LÖVE, D. (1964). The biological concept and its evolutionnary structure. *Taxon* 13: 33-45.

LÖVE, D. & P. DANSEREAU (1959). Biosystematic studies on Xanthium: taxonomic appraisal and ecological status. *Canad. J. Bot.* 37: 173-208.

McMILLAN, C. (1974). Photoperiodic adaptation of Xanthium strumarium in Europe, Asia Minor, and northern Africa. *Can. J. Bot.* 52: 1779-1791.

McMILLAN, C. (1975). The Xanthium strumarium Complexes in Australia. *Aust. J. Bot.* 23: 173-192.

MILLPAUGH, C. F. & E. E. SHERFF (1919). Revision of the north american species of Xanthium. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 4: 1-49.

NATALI, A. & D. JEANMONOD (1996). *Flore analytique des plantes introduites en Corse.* Compléments au Prodrome de la Flore Corse, Annexe 4. Ed. Conservatoire et Jardin Botaniques, Genève.

ROULEAU, E. (1964). *Flore Laurentienne.* 2e ed. Montreal.

SCOGGAN, H. J. (1979). Xanthium in The Flora of Canada. Vol. IV. *Mus. Nat. Sci. Nat., Bot.* 7/4: 1624-1626.

SENNEN, E. C. (1917). Flore de Catalogne, additions et commentaires. *Treb. Inst. Catalana Hist. Nat.* 1917: 162-163.

TUTIN, T. G. & al. (1976). *Flora Europaea*, vol. 4. University Press, Cambridge.

VELLOSO, J. M. (1831). *Florae Fluminensis. Icones.* Ed. A. Arrabida, Paris.

WIDDER, F. J. (1923). Die Arten der Gattung Xanthium. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 20: 1-222, 8 tab.

WIDDER, F. J. (1925). Übersicht über die bisher in Europa beobachteten Xanthium-Arten und Bastarde. *Feddes Repert.* 21: 273-305

WIDDER, F. J. (1967). Ostafrikanische Xanthium-Arten. *Phyton* 12: 182-190.

WISSKIRCHEN, R. (1995). Verbreitung und Ökologie von Flussufer-Pioniergesellschaften (Chenopodion rubri) in mittleren und westlichen Europa. *Diss. Bot.* 236: 1-376

Adresse de l'auteur: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE.