

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 42 (1987)
Heft: 1

Artikel: Contribution à l'étude des espèces littorales du genre Elymus L.
Autor: Thiébaud, Marc-André
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879947>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 08.02.2025

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

Contribution à l'étude des espèces littorales du genre *Elymus* L.

MARC-ANDRÉ THIÉBAUD

RÉSUMÉ

THIÉBAUD, M.-A. (1987). Contribution à l'étude des espèces littorales du genre *Elymus* L. *Candollea* 42: 327-350. En français, résumé anglais.

L'auteur donne un aperçu historique, cytologique, morphologique, anatomique, écologique et phytosociologique du groupe comprenant, selon l'ancienne nomenclature, les espèces vivaces du genre *Triticum*, sorties plus tard de ce genre pour former le genre *Agropyron*, lui-même latinisé en *Agropyrum*, et actuellement rattaché au genre *Elymus*. Il ne traite réellement que les quatre espèces qu'il a rencontrées sur le littoral de la Corse. Il rétablit le *Triticum acutum* décrit par De Candolle en tant que bonne espèce, se basant sur le fait que cet hybride naturel (hexaploïde à $2n = 42$) semble génétiquement et morphologiquement assez stable. Il adapte donc ce taxon à la nomenclature actuelle et forme la combinaison nouvelle: *Elymus acutus* (DC.) M.-A. Thiébaud. Il montre enfin que ce taxon est représenté réellement par deux variétés parfaitement distinctes du point de vue caryologique.

ABSTRACT

THIÉBAUD, M.-A. (1987). Contribution to the study of the coastal species in the genus *Elymus* L. *Candollea* 42: 327-350. In French, English abstract.

Historical, cytological, morphological, anatomical, ecological and phytosociological review of a group including perennial species formerly attributed to *Triticum*, then to *Agropyron* or rather *Agropyrum* and now belonging to the genus *Elymus*. Four species of the Corsican shores are treated. *Triticum acutum* DC., a natural, geneticaly and morphologicaly stable hexaploid hybrid ($2n = 42$) is reestablished as *Elymus acutus* (DC.) M.-A. Thiébaud with two varieties, caryologicaly clearly distinct.

Historique, taxonomie et nomenclature

Au cours de nos recherches sur la flore et la végétation du littoral corse d'une part, et de l'étude des collections d'herbiers des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, nous nous sommes heurté à d'importantes difficultés au sein du genre *Elymus*, ce qui nous a obligé à le revoir d'un peu plus près.

Actuellement quatre espèces du genre *Elymus* sont retenues comme étant caractéristiques des régions littorales méditerranéennes. D'autre espèces peuvent bien entendu exceptionnellement s'y présenter, mais elles ne seront pas retenues ici puisqu'elles n'appartiennent pas normalement à ce milieu. Ces quatre espèces sont les *Elymus farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis, *E. pycnanthus* (Godron) Melderis, *E. elongatus* (Host) Runemark et *E. farctus* × *E. pycnanthus*.

Ces espèces offrent un historique nomenclatural particulièrement confus et difficile. LINNÉ (1753) avait classé les espèces qu'il reconnaissait dans le genre *Triticum* et plus précisément dans le groupe des *Triticum* pérennes: (Section 2 *Perennia*) devenu plus tard section *Agropyron*, ou latinisé en *Agropyrum*. Le nom de section a d'ailleurs très rapidement et très largement été adopté comme nom générique pour les *Triticum* vivaces. La distinction des quelques espèces linéennes ne représentait à l'époque aucune difficulté. Mais par la suite, de nouvelles espèces furent régulièrement nommées, basées sur des critères de détermination peu stables et ne permettant pas de les caractériser véritablement. DESFONTAINES (1804) par exemple, mentionne comme nouvelle espèce le *Triticum glaucum*, qu'il ne définit pas, et que de nombreux auteurs vont reprendre par la suite pour caractériser des taxons du genre *Agropyron* souvent très différents; en effet, la majeure partie des espèces du genre *Agropyron* sont franchement glauques ou du moins peuvent se présenter avec une glauquescence très prononcée.

Certains auteurs rejettent le nom générique *Agropyron* ou *Agropyrum*, en invoquant la non validité d'un nom de genre lorsque ses espèces peuvent s'hybrider avec des espèces d'un autre genre. Or il est vrai que des espèces du genre *Agropyron* s'hybrident non seulement entre elles, mais aussi avec des espèces du genre *Triticum* (s. str.) comme c'est le cas chez le genre *Aegilops* (THIÉBAUD & DESCHATRES, 1986). Les distinctions fondamentales de ces genres par rapport à celles du genre de base *Triticum* sont toutefois si caractéristiques que ces deux entités doivent nécessairement être individualisées. Dans son "Catalogue des plantes vasculaires de la Corse", qui représente actuellement l'ouvrage de références pour les études floristiques de l'île de Beauté, GAMISANS (1985) regroupe tous les *Agropyron* dans le genre *Elymus*, selon la nomenclature de MELDERIS (1980). Cette conception est en accord avec les résultats des travaux de NEVSKI (1933) sur la systématique de la tribu des *Hordeae*. En effet, cet auteur, dans son schéma évolutif faisait directement dériver les *Agropyron* des *Elymus*: les *Agropyron* s'y présentaient donc en position isolée, à la fin d'une lignée évolutive. La conception de Nevski est digne d'intérêt puisque basée sur un concept évolutif; elle est donc bien adaptée à un genre complexe comme celui des *Agropyron*, genre certainement encore en pleine évolution, ce qui favorise les difficultés de travail et les méconnaissances dans ce groupe, et en particulier pour ses hybrides naturels, malgré l'apport des précieux travaux de morphologie, cytogénétiques, cytotaxonomie, évolution, etc. (CAUDERON, 1959; NEVSKI, 1933; PETO, 1936; SIMONET, 1934, 1935; STEBBINS & SINGH, 1950).

Les taxons nouvellement formés sont d'ailleurs fréquemment stériles et se multiplient abondamment et rapidement par voie végétative, et bien souvent au détriment des espèces parentales. Ce fait a favorisé une systématique et par conséquent une nomenclature aussi variée que confuse. Il est toujours surprenant de constater, au cours d'observations de spécimens d'herbier du genre *Agropyron* (*Elymus*), le nombre généralement très élevé d'échantillons non déterminés, et plus invraisemblable encore, le fait que des spécimens bien déterminés peuvent sous un même nom présenter des caractères et des formes aussi différents, rendant le taxon aussi méconnaissable que l'observateur déconcerté! L'iconographie consacrée à ce groupe, malgré une réalisation souvent parfaite et d'une qualité graphique exceptionnelle, est d'ailleurs tout aussi déconcertante et confuse (DUVAL-JOUVE, 1870: 356-359, 363; VESTERGREN, 1925) toujours à cause de la conception même de leurs descripteurs, qui n'ont fait que propager une succession de méprises, de confusions et d'erreurs. Ces multiples controverses descriptives, nomenclaturales et synonymiques ont été remarquablement énoncées par CAUDERON (1959) et DUVAL-JOUVE (1870); ce dernier semble avoir objectivement essayé de résoudre les problèmes ambigus posés par ce groupe, en étayant ses opinions non seulement par des observations morphologiques pures, mais également par des études anatomiques et historiques venant confirmer ou au contraire rejeter certaines observations faites auparavant.

Si certains auteurs ont remarqué dans l'une ou l'autre espèce, des variations extrêmes, et qu'ils ont cité dans leur clé de détermination ou leur description, par exemple, "épillets grands ou petits", ou encore "épis compacts ou lâches", d'autres au contraire sont catégoriques dans leur description et se heurtent naturellement entre eux. Ainsi dans une clé de GODRON (1855: 605), on trouve la mention "feuilles d'un vert gai, planes...", puis dans une autre (COSTE, 1937: 665), pour la même espèce: "feuilles d'un vert glauque, canaliculées puis enroulées en alène...", ou encore: "chaumes droits très élevés avec entrenœuds plus longs que les gaines, épillets distants...", et: "chaumes ascen-

dants, courts, épais, tout couverts par les feuilles, épillets très rapprochés.“ “Cette dernière forme est si étrange qu’elle devient méconnaissable, et qu’en premier abord on la prendrait pour une espèce très distincte“ (DUVAL-JOUVE, op. cit.)!

Pour les espèces corses, si les *Elymus farctus* et *elongatus* sont plus individualisés et ne posent par conséquent que peu de problèmes, il n’en va pas de même pour l’*E. pycnanthus* et surtout pour l’hybride *E. farctus* × *E. pycnanthus* qui correspond à l’ancien *Triticum acutum* DC., devenu *Agropyron acutum* (DC.) Roemer & Schultes. La plus grande confusion semble avoir été engendrée parmi les *Triticum pungens*, *litoreum* et *acutum*. La reconnaissance ou non du genre *Agropyron* ou *Agropyrum* a d’ailleurs conduit à autant de combinaisons nomenclaturales nouvelles qu’il était possible d’en faire avec le nombre d’espèces de *Triticum* vivaces représentés alors dans la section *Agropyron* assujettie à ce genre. Plusieurs auteurs, dont Dethardt, Reichenbach, Fries, par exemple donnaient à l’espèce *pungens* le nom *acutum*, alors que l’espèce *acutum* était nommée *Agropyron affine* par Dethardt et Reichenbach, puis *A. pungens* par Reichenbach et *Triticum laxum* par Fries. La reconnaissance même du binôme de base *Triticum pungens* Pers. n’est pas acceptée unanimement; certains prétendant que la description de PERSOON (1805: 109) n’a qu’un droit de priorité douteuse puisqu’elle se réfère au *Triticum junceum*, malgré son épithète spécifique nouvelle *pungens*.

Quant au *Triticum litoreum*, sans correspondre au même basionyme, il a non seulement été nommé et orthographié *litoreum*, *littoreum*, *litorale* et *littorale*, mais il a entre autre servi à désigner les espèces *junceum*, *repens*, *pycnanthum* et l’*Elymus dasystachys*.

Enfin, le binôme *Triticum acutum* DC. a été attribué à tort aux espèces *pungens*, *repens* et *obtusiusculum*; il a de plus été très souvent confondu avec le *Triticum junceum* avec qui il est d’ailleurs très apparenté. Comme nous l’avons déjà dit plus généralement, cette espèce est aussi sujette à contradiction. En effet, DE CANDOLLE (1815: 282) dans sa description, dit: “feuilles raides, piquantes, roulées sur leurs bords“, ce que confirme COSTE (1937: 665) “feuilles... canaliculées puis enroulées en alène, fermes, rudes“, au contraire, et pour le même taxon, GODRON (1855: 605) dit: “feuilles planes“, et LANGE (1857: 155): “feuilles flasques, planes“. GUINOCHET (1978: 965) ne cite ce taxon “*A. × acutum* (DC.) Roem. et Schult. (incl. *A. Duvalii* (Loret) Rouy et *A. acutiforme* Rouy)“ qu’en tant qu’espèce hybride “dont certains éléments sont, par certains de leurs caractères, proches des *A. junceum* ou *A. elongatum*, d’autres des *A. littorale*, *A. campestre* ou *A. repens*“. Pour plusieurs auteurs, parmi lesquels nous retiendrons BRIQUET (1910: 185-186), l’*Agropyrum acutum* représente l’hybride issu du croisement des *A. junceum* et *A. repens*, ce qui contribue encore à augmenter la confusion, car J. Briquet ne considérait comme bonne espèce que l’*A. repens* aux dépens des *A. littorale* et *A. pycnanthum* qu’il assujettissait à l’*A. repens* respectivement aux rangs variétal et sous-variétal (*A. repens* var. *littorale* subvar. *pycnanthum*).

C’est pourquoi, sans trahir les conceptions de base ni de DUVAL-JOUVE (1870), ni de BRIQUET (1910), ni de MELDERIS (1980), ni enfin de GAMISANS (1985), nous pouvons admettre que l’*Agropyron acutum* correspond bien à l’hybride des *A. junceum* × *A. littorale* (= *A. pycnanthum*), groupe inclu par MELDERIS (op. cit.) dans le genre *Elymus*, et actualisé par GAMISANS (op. cit.) en *E. farctus* × *E. pycnanthus*. Considérant donc cet hybride naturel d’une part comme reconnu depuis fort longtemps déjà, puisque A. P. de Candolle l’avait défini comme une bonne espèce en 1813, et qu’il a été largement suivi dans cette voie par d’autres auteurs, et d’autre part comme ayant une distribution très étendue, une écologie assez caractérisée, possédant une garniture chromosomique stable, hexaploïde à $2n = 42$, dans les régions méditerranéennes, enfin, étant relativement peu variable et distinct des autres espèces, en particulier sur le territoire corse, nous proposons pour ce taxon, dans le but d’actualiser, de simplifier et de régulariser son statut, le nouveau binôme: ***Elymus acutus* (DC.) M.-A. Thiébaud, comb. nov.**

Cytologie

Par rapport à leur complexité taxonomique, relativement peu de comptages chromosomiques ont été réalisés sur les espèces de ce groupe. L’unique nombre de base mis en évidence jusqu’à maintenant correspond à $x = 7$, et l’ensemble du genre montre une très bonne série polyploïde. Les dénombrements connus sont exposés dans le tableau 1 ci-après.

<i>Taxons</i>	<i>Nombres chromosomiques</i>	
<i>Elymus farctus</i> (Viv.) Runemark ex Melderis	$2n = 42, 28$	M. Simonet, 1934, 1935; L. Pardi, 1937; M. Simonet & M. Guinochet, 1938; Y. Cauderon, 1959.
<i>Elymus pycnanthus</i> (Godron) Melderis	$2n = 42$	M. Simonet, 1934, 1935; Y. Cauderon, 1959.
<i>Elymus acutus</i> (DC.) M.-A. Thiébaud	$2n = 35$ $2n = 42$ $2n = 30, 34, 35, 36, 37, 42$	M. Simonet, 1934; Y. Cauderon, 1959. Y. Cauderon, 1959. J. Schulz-Schaeffer & P. Jurasits, 1962.
<i>Elymus elongatus</i> (Host) Runemark	$2n = 14$	M. Simonet, 1935; Y. Cauderon, 1959.

Tableau 1. — Résumé des comptages chromosomiques réalisés sur les espèces littorales du genre *Elymus*.

Jusqu'à présent, dans ce groupe d'*Elymus*, les seuls nombres chromosomiques cités ne correspondant pas toujours à un multiple du nombre de base $x = 7$, proviennent des travaux de SCHULZ-SCHAEFFER & JURASITS (1962). Comme l'origine du matériel ayant servi à leurs dénombrements n'est pas connue, si ce n'est de cultures en jardin botanique à Bruxelles, les nombres chromosomiques $2n = 30, 34, 36, 37$, ne seront pas retenus ici puisque leurs auteurs ne donnent aucun essai d'explication sur cette série, particulière.

L'*Elymus acutus*, hybride naturel hypothétique des *E. farctus* et *E. pycnanthus*, pose d'emblée un problème que seule une étude cytologique peut résoudre. L'un des parents présumés, l'*Elymus farctus* a une aire de répartition très étendue sur laquelle se développent réellement deux taxons infraspécifiques. En effet, sur tous les bords du bassin méditerranéen, cette espèce se présente sous sa sous-espèce typique (*E. farctus* subsp. *farctus*), alors que dans les parties ouest et nordique de l'Europe, elle se présente sous le taxon infraspécifique *E. farctus* subsp. *boreali-atlanticus* (Simonet & Guinochet) Melderis. Les distinctions entre ces deux sous-espèces ont été parfaitement mises en évidence par SIMONET (1935). Or le problème vient du fait que ces deux sous-espèces semblent correspondre à deux races chromosomiques absolument distinctes. En effet, le nombre chromosomique $2n = 42$ a été mis en évidence pour l'*E. farctus* subsp. *farctus* (SIMONET, 1935; CAUDERON, 1959). Quant à l'*E. farctus* subsp. *boreali-atlanticus*, il est caractérisé par le nombre $2n = 28$ (SIMONET, 1934; CAUDERON, 1959). Qu'en est-il donc de l'hybride *Elymus acutus*, avec son aire générale de répartition correspondant approximativement à celle de l'*Elymus farctus* (s.l.)?

Malgré les résultats probants de CAUDERON (op. cit.), cités dans son tableau IV sous le groupe d'espèces nommé "hybrides *A. acutum* D.C. et formes apparentées $2n = 35$ et 42 " et après que cet auteur ait réussi par des essais de croisements artificiels à obtenir des hybrides en F1 à $2n = 42$ à partir des *E. farctus* subsp. *farctus* \times *E. pycnanthus*, (CAUDERON, op. cit.: 57, 61), alors que SIMONET (op. cit.) n'avait dénombré que $2n = 35$ pour cet hybride, mais issu des *E. farctus* subsp. *boreali-atlanticus*, \times *E. pycnanthus*, résultat d'ailleurs également confirmé par des comptages de CAUDERON (op. cit.) sur du matériel de même type que celui de M. Simonet, M^{me} Cauderon ne fait pas ressortir clairement l'hypothèse très probable de l'existence de deux races chromosomiques bien distinctes pour l'*Elymus acutus*, selon qu'elles proviennent du littoral méditerranéen ou du littoral atlantico-nordique. Les résultats des deux auteurs ci-dessus mettent pourtant parfaitement en évidence le fait qu'il existe au sein de cette espèce *acutus* une variation chromosomique en relation directe avec sa répartition géographique, comme c'est le cas pour l'un de ses parents. Ainsi, le *Triticum acutum* de De Candolle, provenant des régions méditerranéennes du sud de la France, correspond à l'hybride naturel issu du croisement de l'*Elymus farctus* (Viv.) Runemark subsp. *farctus*, taxon hexaploïde à $2n = 42$, et de l'*Elymus pycnanthus* (Godron) Melderis, taxon également hexaploïde à $2n = 42$. Cet hybride constitue un taxon relativement stable, toujours hexaploïde à $2n = 42$, qui correspond donc au véritable *Elymus acutus*. Quant à l'*Elymus acutus* provenant des régions atlantico-nordiques, il correspond à l'hybride naturel issu du croisement de l'*Elymus farctus* (Viv.) Runemark subsp. *boreali-atlanticus* (Simonet & Guinochet) Melderis, taxon tétraploïde à $2n = 28$, et de l'*Elymus pycnanthus* (Godron) Melderis, taxon hexaploïde

à $2n = 42$. Ce taxon représente une race chromosomique pentaploïde à $2n = 35$, peu ou pas fertile, mais conservant tout de même quelques caractéristiques morphologiques. Elle se distingue en effet de la précédente par un épi nettement plus long, et par voie de conséquence, par un nombre d'épillets plus élevé, et des glumes plus longues, mais aussi par une forme générale des glumes toujours subobtus, alors qu'elle peut être linéaire-oblongue dans la "variété" méditerranéenne; quant à la moyenne du rapport des longueurs glume/épillet, elle nous paraît correspondre chez la "variété" atlantico-nordique au maximum qu'elle atteint chez les taxons méditerranéens, selon nos propres mensurations sur du matériel en provenance de la Corse. Ces constatations doivent tout de même être interprétées avec prudence, car les seules dimensions des épis et des pièces qui les constituent ne représentent pas un caractère suffisant pour mettre en évidence une bonne variété taxonomique. D'autre part, au cours de nos recherches bibliographiques sur ce taxon, nous avons remarqué que deux variétés (α *microstachyum* et β *megastachyum*) ont déjà été citées, indépendamment et sans distinctions de localités géographiques. Un travail ultérieur nous permettra peut-être de faire ressortir d'autres caractères indispensables à l'individualisation de ces deux races chromosomiques parfaitement distinctes sur le plan caryologique.

D'après les résultats des travaux de ÖSTERGREN (1940) et de CAUDERON (1959), les formules génomiques des *Elymus* littoraux peuvent répondre aux schémas répertoriés dans le tableau 2 ci-dessous.

Distribution

Une étude sur la répartition géographique des espèces de ce groupe, pour le littoral corse, sera entreprise ultérieurement, après examens de différentes stations sur le terrain et de différents herbiers non encore consultés. Nous pouvons cependant relever que, jusqu'à plus amples connaissances, le golfe de Saint-Florent, avec ses plages de sable jouxtant des stations palustres, nous apparaît comme étant la zone littorale la plus riche en espèces du genre *Elymus*, mais aussi la plus complexe puisque toutes les espèces décrites dans cette note y sont représentées sur un territoire de quelques kilomètres de longueur. Cette région est donc à la Corse ce qu'est à la France continentale le littoral du département de l'Hérault, et en particulier la plage de Maguelone, visitée par MM. De Candolle, Duval-Jouve, Godron et Loiseleur-Deslongchamps, qui tous ont étudié, décrit et essayé d'élucider les problèmes complexes posés par ce groupe de plantes.

Notons cependant que l'*Elymus acutus* s.l. s'est généralement bien développé, qu'il a actuellement une aire de distribution très large, puisqu'il se rencontre pratiquement sur toutes les zones littorales sableuses et vaseuses d'Europe occidentale, jusqu'en Suède. L'un de ses parents, l'*E. pycnanthus* a une aire de répartition légèrement plus petite, alors que l'autre, l'*E. farctus*, limitée exclusivement au bassin méditerranéen quant à sa sous-espèce *farctus*, se rencontre également dans les régions atlantiques et du nord de l'Europe avec sa sous-espèce *boreali-atlanticus*. Enfin, l'*Elymus elongatus* est essentiellement représenté sur le pourtour du bassin méditerranéen.

<i>Taxons</i>	<i>Nombres chromosomiques</i>	
<i>Elymus elongatus</i>	$n = 7$	1 génome E
<i>Elymus farctus</i> subsp. <i>boreali-atlanticus</i>	$n = 14$	2 génomes voisins: J1 J2; J provenant d'une espèce diploïde inconnue
<i>Elymus farctus</i> subsp. <i>farctus</i>	$n = 21$	3 génomes: J1, J2, E3
<i>Elymus pycnanthus</i>	$n = 21$	3 génomes: N2, N3 Y1; Y pourrait être apparenté à J
<i>Elymus acutus</i> ("variété" méditerranéenne)	$2n = 42$	J1, J2, E3, N2, N3, Y1
<i>Elymus acutus</i> ("variété" atlantico nordique)	$2n = 35$	J1, J2, N2, N3, Y1

Tableau 2. — Formules génomiques proposées pour les espèces littorales du genre *Elymus*.

Critères de détermination

La nomenclature mouvementée de ce groupe, la variabilité de ses représentants et leur potentiel d'hybridation ayant engendré une compréhension de ce genre et par conséquent une taxonomie très contradictoire, il est donc évident que la détermination des *Elymus* soit aujourd'hui encore particulièrement complexe. Sans avoir la prétention de changer cette situation, il nous paraît toutefois intéressant de proposer une clé analytique abrégée, qui devrait dans la plupart des cas permettre une détermination simple et rapide, sur le terrain, des quatre espèces littorales des régions méditerranéennes et tout spécialement de la Corse.

Remarque

La forme des glumelles inférieures est très variable et ne constitue par conséquent pas un caractère de détermination fiable. Les glumelles peuvent en effet se présenter sous des formes tronquées, obtuses, obovales, mais aussi mucronées, mucronulées ou même aiguës-lancéolées. Il est toutefois important de noter que si ces glumelles inférieures sont franchement, voire longuement aristées, c'est qu'il y a eu hybridation d'une de nos espèces *E. pycnanthus*, *E. acutus* ou *E. elongatus* avec l'*Elymus repens* (L.) Gould. Ce dernier taxon, non traité dans la présente note, puisqu'il n'appartient pas à la flore littorale, peut toutefois se croiser naturellement avec des espèces du bord de mer, et former des hybrides capables de s'adapter aux milieux littoraux; ces hybrides conservent cependant toujours le caractère des glumelles plus ou moins aristées, de leur parent "*repens*".

Clé analytique des quatre espèces littorales *Elymus farctus* s.l., *E. pycnanthus*, *E. acutus* s.l. et *E. elongatus*

- | | | |
|-----|---|---------------------------------|
| 1a. | Epillets beaucoup plus longs que larges, de 15-25 mm de longueur (dépassant souvent 20 mm) | 2 |
| 1b. | Epillets courts, de 8-15 mm de longueur, de largeur peu inférieure à la longueur | 3 |
| 2a. | Souche stolonifère, glumes égalant en moyenne les 2/3 de l'épillet composé de 5 à 7 fleurs | |
| | <i>Elymus farctus</i> | |
| 2b. | Souche fibreuse, glumes n'égalant même pas la moitié de l'épillet composé de 7 à 10 fleurs | |
| | <i>Elymus elongatus</i> | |
| 3a. | Epis très compacts (sauf parfois à la base), presque toujours subtétragones à tétragones, à épillets peu visibles, bien imbriqués les uns sur les autres, 2-4 fois plus longs que les entre-nœuds | <i>Elymus pycnanthus</i> |
| 3b. | Epis lâches, non ou à peine tétragones, à épillets bien distincts, plus ou moins espacés les uns des autres, au maximum 2 fois plus longs que les entre-nœuds | <i>Elymus acutus</i> |

Descriptions des taxons

Les chiffres et qualificatifs utilisés pour la description des quatre espèces d'*Elymus* citées, se réfèrent généralement aux résultats des mesures et comptages effectués en priorité sur du matériel en provenance de la Corse, et secondairement des herbiers de Genève.

- ¹***Elymus farctus*** (Viv.) Runemark ex Melderis s.l., Bot. J. Linn. Soc. 76: 382 (1978) (fig. 1).
 = *Triticum junceum* L., Cent. Pl. 1: 6 (1755) ≡ *Agropyron junceum* (L.) Beauv., Agrost.: 102 (1812), non *Elymus junceus* Fischer, Mém. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1: 25 (1811).
 = *Triticum farctum* Viv., Fl. Ital. Fragm. 1: 28 (1808) ≡ *Agropyron farctum* (Viv.) Boiss. Fl. Orient. 5: 665 (1867).

¹Les synonymies exposées ci-dessous pour les quatre espèces d'*Elymus* décrites ne sont pas exhaustives. Seuls sont cités les synonymes principaux, ou ceux qui peuvent apporter quelques précisions utiles à la compréhension des différents taxons énumérés.

Plante vivace, glauque, de 20 à 70(-80) cm, ascendante ou dressée, à souche profonde et longuement traçante, très résistante, émettant des rejets verticaux, espacés et plus ou moins régulièrement répartis à la surface des sables. *Tiges* rigides, assez épaisses, non fasciculées. *Feuilles* vertes-glauques, de 2-6 mm de largeur, dressées, un peu raides, planes ou canaliculées, puis enroulées en alène, densément pubescentes-veloutées sur leur face supérieure où les nervures saillantes forment des sortes d'ourlets entièrement ciliés (fig. 6A). Leur face inférieure, glabre, relativement riche en stomates, possèdent de petites aspérités ressemblant à des rudiments d'épines (fig. 7A). *Epis* longs de 9-30 cm, raides, érigés, généralement allongés et lâches, à rachis lisses, ayant à la base de chaque entre-nœud une dépression circulaire blanchâtre, qui les rend excessivement fragiles à la maturité. *Épillets* distiques, de (10-)15-26 mm de longueur, parfois assez épais et plats du côté de l'axe, en losanges allongés, comprimés et généralement appliqués contre l'axe, et quelquefois un peu écartés ou arqués à la maturité, principalement au bas de l'épi, en général à peine plus longs que les entre-nœuds dans le haut de l'épi et plus courts dans le bas, formés de 5-9 fleurs mutique. *Glumes* de 10-19 mm de longueur, égalant les 2/3 de l'épillet, obtuses, plus ou moins brusquement arrondies ou obliquement tronquées au sommet, asymétriques, carénées vers le haut, munies de 7-12 nervures n'atteignant normalement pas le sommet et qui sont séparées par des sillons paraissant finement gaufrés, bords à marges scarieuses hyalines. *Glumelles* très inégales, de 10-18 mm de longueur, l'inférieure plus longue, arrondie et lisse à la base, à nervure médiane formant carène, prolongée vers le sommet en un mucron généralement bien développé, arrondi et jamais acuminé, à fines marges scarieuses hyalines, constantes sur presque toute la longueur. Glumelle supérieure plus courte, à sommet obtus, entier ou à peine échancré, à bords ciliés de dents épineuses scarieuses, dépassant parfois très légèrement la marge scarieuse de la glumelle inférieure, mais parfois aussi cachée par cette dernière. *Anthères* longues de 5-9(-10-12) mm.

$2n = 28, 42, 56$ (selon leur rang infraspécifique).

Reproduction

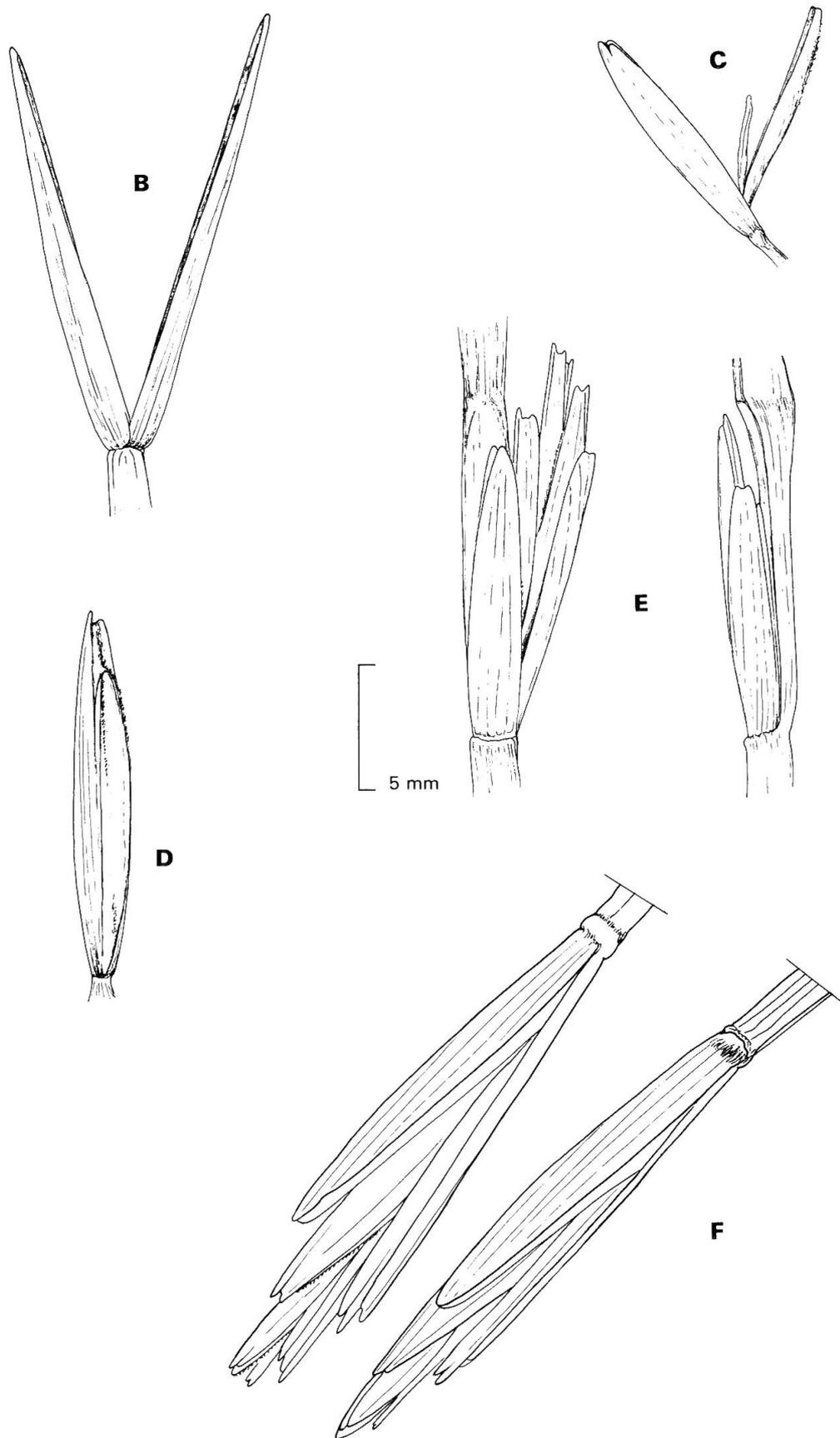
De par les conditions écologiques extrêmes des stations sur lesquelles il se développe, et malgré une garniture chromosomique très stable (hexaploïde à $2n = 42$), la reproduction de l'*Elymus farctus* est avant tout végétative (importante souche souterraine très longuement et rapidement traçante). Seule cette adaptation, qui le caractérise d'ailleurs, lui permet de survivre. Même si la reproduction gamétique peut avoir lieu, ce qui est tout de même fréquent, la proportion de graines qui réussiront à se développer dans les conditions écologiques qui sont les leurs, restera faible par rapport aux espèces voisines du genre.

Ecologie

L'*Elymus farctus*, psammophyte exclusif, représente une espèce pionnière, colonisatrice des sables littoraux vierges et particulièrement des dunes sableuses mobiles, non encore fixées, situées sur le premier front marin, et par conséquent directement soumises aux embruns marins, voire à l'action des vagues les plus fortes en cas de tempêtes ou de coups de vent violents, ainsi qu'à l'activité physique des sables mobiles qui peuvent les ensevelir partiellement ou totalement. Si cette espèce a pu s'adapter à des conditions écologiques aussi extrêmes — qui lui sont d'ailleurs souvent fatales — c'est peut-être parce qu'elle est caractérisée par une hypersensibilité à la concurrence végétale. Elle vit toujours seule ou en colonie, mais sans jamais former de véritables associations végétales. Il n'est pas exagéré de dire que cette plante exerce une perpétuelle survie. Elle se développe en effet très promptement et essaie de se maintenir en surface du sable grâce à un développement végétatif exubérant — émissions de souches rampantes, profondes, longuement et rapidement traçantes — qui lui permettent d'ammorcer une première "préfixation" des sables: acte des plus importants pour sa survie. Toutefois, lorsque cette "préfixation" est commencée, les conditions écologiques deviennent alors plus favorables au développement d'autres végétaux, et en particulier à l'*Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea*, à qui l'*Elymus farctus* finit par céder la place sous la forte concurrence de celle-là. Si aucun accident physiographique n'intervient, l'*Ammophila* va proliférer et fixer plus fermement les dunes sableuses: il s'agit du premier stade de fixation des sables littoraux. Ce



Fig. 1. — *Elymus farctus* subsp. *farctus*. Dessins d'après des échantillons de l'herbier M.-A. Thiébaud 03678, 04433, 04521, 05101 (G). A, vue générale; B, glumes; C, glumelles inférieure et supérieure écartelées, avec étamines; D, glumelles en place; E, épillet de face et de profil; F, épillet terminal, de face et de profil.



stade de fixation n'est pas forcément définitif, et tout peut être remis en question, par une unique tempête qui subitement peut anéantir complètement la nouvelle association végétale en formation: l'*Ammophiletum*, et dans ce cas, tout le processus peut repartir à zéro avec un nouveau développement de l'*Elymus farctus*. Cet exemple est particulièrement fréquent en Corse où les vents sont souvent d'une extrême violence...

Elymus pycnanthus (Godron) Melderis, Bot. J. Linn. Soc. 76: 378 (1978). (fig. 2 + 8A).

- ≡ *Triticum pycnanthum* Godron, Not. Fl. Montp.: 17-18 (1854) ≡ *Agropyron pycnanthum* (Godron) Godron & Grenier, Fl. Fr. 3: 606-607 (1855).
- = *Triticum litorale* Host, Gram. Austr. 4: 5, t. 9 (1809) ≡ *Agropyron litorale* (Host) Dumort., Obs. Gram. Belg.: 97 (1823), nom. illeg. ≡ *A. repens* (L.) Beauv. var. *littorale* (Host) Fiori, Nuovo Fl. Anal. Ital. 1: 156-157 (1923).
- "A. *pungens*" (Pers.) Roemer & Schultes", nom mal appliqué.

Plante vivace, glabre, de (20-)30-100(-120) cm de longueur, à souche rampante moins profonde et moins allongée que celle de l'*E. farctus*. Tige raide, dressée, fasciculée, gazonnante. Tige raide, dressée, fasciculée, gazonnante. Feuilles à gaines lâches, allongées, jusqu'à 35 cm de longueur, et d'une largeur de 2-6 mm, d'un vert souvent glauque, raides, dressées, glabres ou glabrescentes, enroulées par les bords, subulées et presque piquantes au sommet, munies à la face supérieure de nervures saillantes, scabres (fig. 6B), rapprochées ne laissant pratiquement pas voir le limbe. Leur face inférieure, beaucoup plus "lisse" et tout-à-fait glabre (fig. 7B). Epis de longueur très variable (4-)6-17(-20) cm, raides, compacts sauf parfois à la base, le plus souvent subtétragones ou tétragones, avec un rachis glabre mais parfois un peu rude, non fragile, à entre-nœuds courts. Epillets très rapprochés, imbriqués les uns sur les autres, d'une longueur de 10-15(-20) mm, et (1-)2-4 fois plus longs que les entre-nœuds, les inférieurs parfois moins serrés ou un peu écartés, les autres presque dressés, appliqués obliquement contre l'axe, ovales-oblongs, comprimés, très compacts, et comprenant 3-10 fleurs mutiques. Glumes de 6-11 mm de longueur, presque égales, atteignant la moitié de la longueur des épillets multiflores ou les 2/3 des épillets pauciflores, ovales, obtuses ou obtusément mucronées, carénées, munies de 4-7 nervures larges, contiguës et peu saillantes qui atteignent le sommet; la nervure médiane est plus saillante que les autres et souvent pourvue de 2-7 dents en sa partie supérieure. Glumelles inégales, de 4-11 mm de longueur, l'inférieure plus ou moins lancéolée, lisse à la base, scabre au sommet, à nervures latérales très prononcées, la médiane formant une carène rude, se terminant en un mucron arrondi, généralement court mais bien développé; la glumelle supérieure, presque égale en longueur, est un peu plus large, à sommet obtus ou un peu échancré, et fortement ciliée sur ses bords, de petites dents courtes et scarieuses. Anthères longues de 4-5(-7) mm.

$2n = 42$.

Reproduction

Contrairement à l'*Elymus farctus*, cette espèce, qui est aussi hexaploïde à $2n = 42$ et qui possède donc également une garniture chromosomique très stable, est caractérisée par une reproduction gamétique normale et à priori sans problème. Cette plante a cependant aussi un développement végétatif important, en particulier lorsqu'elle croît sur des sables encore mal fixés.

Ecologie

L'*Elymus pycnanthus* n'est plus un psammophyte exclusif comme l'*E. farctus*. Il se développe généralement sur les arrières plages de sables littoraux bien fixés, parfois sur des dunes secondaires en voie de stabilisation, en situation souvent exposée aux vents "du large", mais habituellement abritée des embruns marins. Il affectionne aussi les bords de chemin sableux du littoral et, en situation plus éloignée de la mer, les prairies sableuses fermes, ainsi que les dépressions de terrains vaseux plus ou moins salés se rapprochant des associations de la classe des *Juncetea maritimi* à l'intérieur de laquelle il peut même représenter une espèce caractéristique d'association (*Elymeto-Trifolietum maritimi* = *Agropyreto-Trifolietum maritimi* Br.-Bl. = Association à *Trifolium maritimum* et *Agropyrum pycnanthum*).

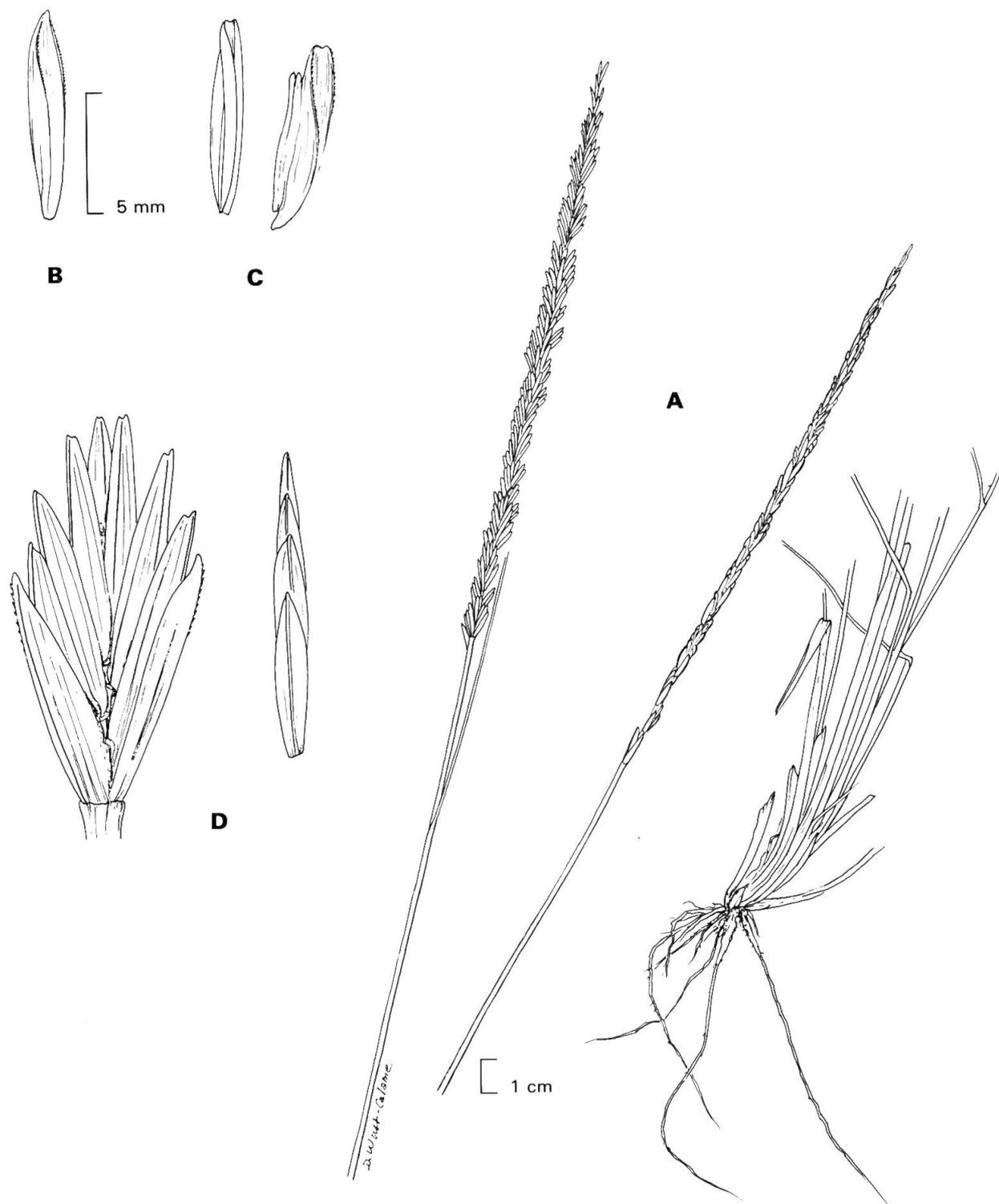


Fig. 2. — *Elymus pycnanthus*. Dessins d'après des échantillons de l'herbier M.-A. Thiébaud 04440 (G). A, vue générale, de face et de profil; B, Glumelle supérieure; C, glumelle supérieure avec étamine; D, épillets, de face et de profil.

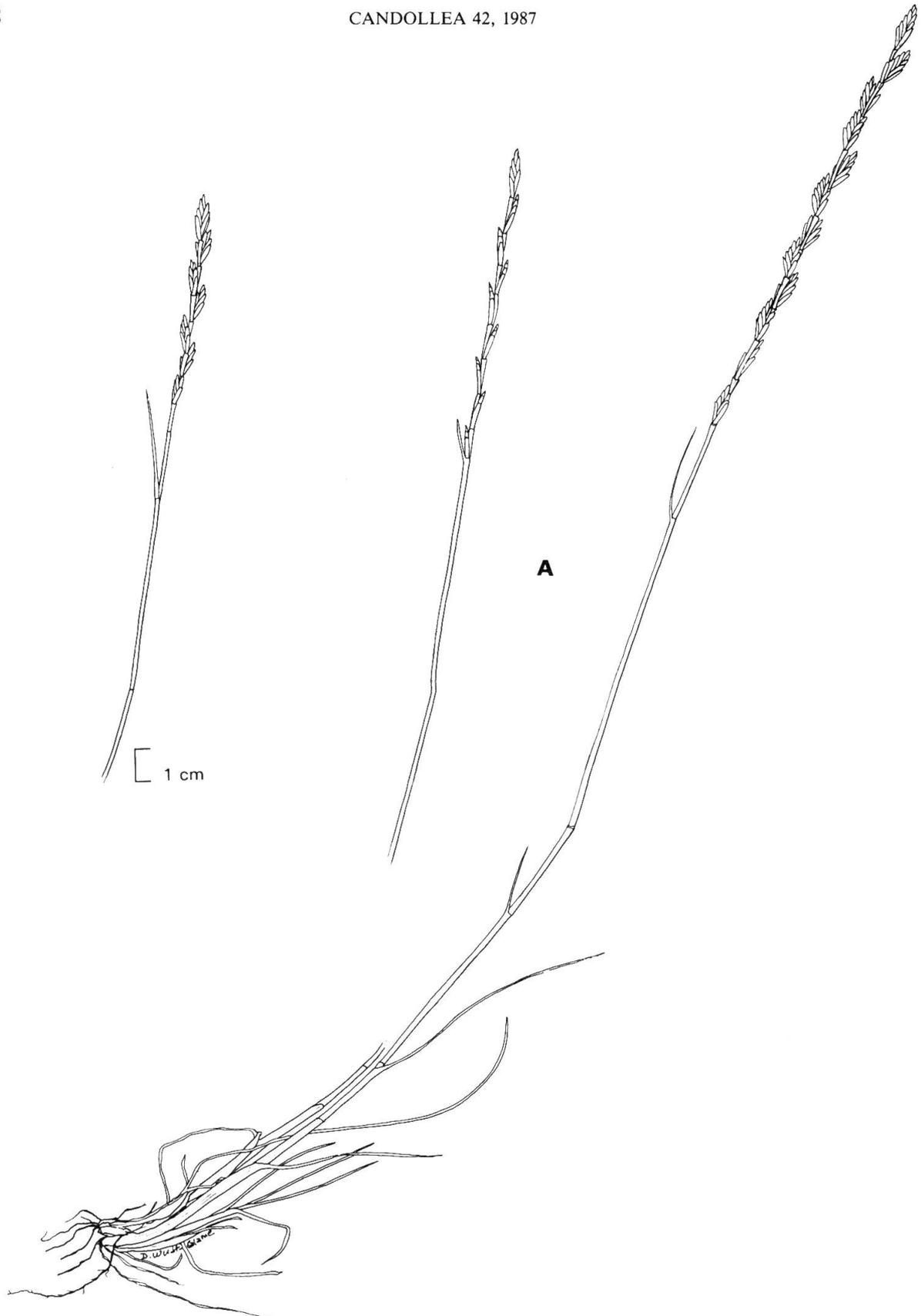
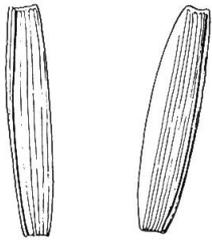


Fig. 3. — *Elymus acutus*. Dessins d'après des échantillons de l'herbier M.-A. Thiébaud 04508 (G). **A**, vue générale, de face et de profil, forme petite, à un stade encore juvénile; **B**, glumes, de forme tronquée; **C**, glumelles supérieures avec étamines, et glumelle inférieure; **D**, glumelles supérieure et inférieure appliquées l'une contre l'autre, vues depuis l'axe de l'épillet coupé; **E**, épillets, de face et de profil; **F**, épillets terminaux.



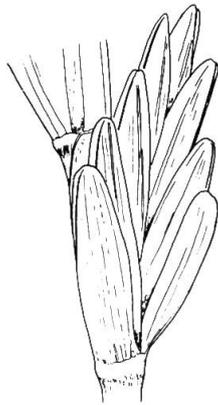
B



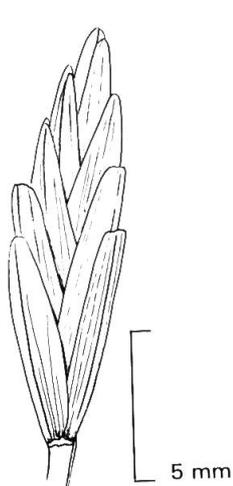
C



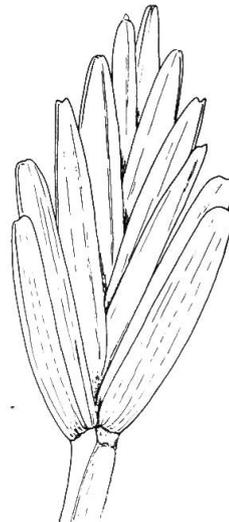
D



E



F



Elymus acutus (DC.) M.-A. Thiébaud, **comb. nov.** (fig. 3 + 8B).

- ≡ *Triticum acutum* DC., Cat. Hort. Monsp.: 153 (1813), non *T. acutum* Dethardt, Consp. Pl. Megalop. 11 (1828), nom. illeg., non *T. acutum* Fries, Summ. Veg. Scand.: 249 (1846-1849), nom. illeg.
- = *Triticum laxum* Fries, Mant. 3: 13 (1842).
- = *Agropyron affine* Dethardt ex Reichenb. fil., Ic. Fl. Germ. 11: 7 (1834-1870).
- = *Elymus farctus* (Viv.) Runemark ex Melderis × *E. pycnanthus* (Godron) Melderis.

Plante vivace, glabre, de 25-65(-80) cm de longueur, à souche rampante, parfois longuement traçante, mais jamais très profondément. *Tiges* couchées à la base, puis dressées ou ascendantes, raides, fasciculées. *Feuilles* vertes ou glauques, de 2-5 mm de largeur, planes, puis canaliculées et enroulées en alène, fermes, très glabres à lisses sur la face inférieure (fig. 7B), et au contraire scabres (fig. 6B), à nervures saillantes nombreuses sur la face supérieure (parfois couvertes de petits points blanchâtres, plus ou moins saillants). *Epis* longs de 5-15(-40) cm, distiques, assez lâches surtout à la base, non ou à peine subtétragones, à axe glabre et lisse, sauf sur les bords anguleux, peu fragiles. *Epillets* distiques, 10-15, appliqués contre l'axe au début, puis un peu arqués latéralement, surtout au bas de l'épi, plus longs que les entre-nœuds, en forme de losanges allongés et comprimés, puis un peu écartés, comprenant 4-7(-9) fleurs mutiques. Axe de l'épillet à entre-nœuds généralement scabres, spinuleux (fig. 8B). *Glumes* de 5-12 mm de longueur, oblongues ou subobtus, égalant la moitié ou les 2/3 de l'épillet, un peu inégales, parfois lancéolées, carénées et souvent scabres sur les carènes, étroitement blanches scarieuses sur les bords; dos arrondi avec 5-7 nervures saillantes dont la médiane, formant la carène à son tiers supérieur, se termine en un rudiment de mucron à pointe arrondie, parfois lancéolée. *Glumelle* inférieure, lisse à la base, à nervure médiane formant une carène à son sommet un peu obtus où elle se prolonge en un mucron bien développé mais toujours arrondi et jamais acuminé. Glumelle supérieure à peine plus courte, à sommet obtus, entier, à bords légèrement repliés, ciliés "en dents de scie" sur les lignes de repli, sur presque tout leur pourtour, sauf à la base. *Anthères* longues de 3.5-4(-5) mm.

$2n = 30, 34, 35, 36, 37, 42.$

Reproduction

L'*Elymus acutus* hybride méditerranéen des deux espèces précédentes, représente également un taxon hexaploïde à $2n = 42$ avec une garniture chromosomique stable, malgré sa nature hybridogène. C'est peut-être cette stabilité génétique qui lui confère des caractéristiques morphologiques et anatomiques, également assez stables: leurs variations étant aussi liées aux adaptations écologiques qu'aux facteurs génétiques. Même au niveau de la reproduction, le facteur écologique semble prépondérant; en effet, sur les sables littoraux et les dunes en voie de stabilisation, la reproduction végétative paraît dominer, alors que sur des sols plus compacts, et en situation plus éloignée de la mer, la reproduction gamétique paraît l'emporter.

Au contraire, l'*Elymus acutus* hybride atlantico-nordique, descendant de l'*Elymus farctus* subsp. *boreali-atlanticus* tetraploïde à $2n = 28$ et de l'*E. pycnanthus* hexaploïde à $2n = 42$, possède un nombre chromosomique correspondant exactement à la somme des stocks de chromosomes haploïdes de ses parents présumés ($n = 14 + n = 21$; $2n = 35$). Ce taxon est donc de type pentaploïde ($5x$) et, possédant un nombre impair de compléments chromosomiques, les chromosomes seront dans l'impossibilité de se répartir en deux groupes homologues au moment de la méiose, entraînant ainsi une stérilité partielle ou totale de ses gamètes. La reproduction végétative de cette variété est donc pratiquement exclusive, ce qui fait que sa stabilité ne paraît pas aussi bonne que chez la variété méditerranéenne, y compris au niveau morphologique.

Ecologie

L'*Elymus acutus* s'adapte à des conditions écologiques moins strictes et plus diversifiées que celles de ses parents: les *E. farctus* et *E. pycnanthus*. Cette plante ne correspond pas à une espèce pionnière des sables littoraux non fixés comme l'*E. farctus*. Elle se développe sur des dunes secondaires, plus ou moins fixées, parfois assez éloignées de la mer, en arrière des dunes primaires déjà

fixées par l'*Ammophila arenaria* subsp. *arundinacea*, ou consolidées encore par les *Juniperus phoenicea* ou *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa*, en situation toujours plus abritée de la mer et du vent, mais par contre où la concurrence végétale devient beaucoup plus forte du fait des conditions écologiques plus clémentes. L'*Elymus acutus* se rencontre également, plus loin encore de la mer, en dehors et à l'arrière des plages littorales, dans des "pelouses" sableuses tout-à-fait stabilisées, correspondant à des zones de transition entre les dunes sableuses et les formations de bas maquis souvent très dégradés en ces situations; ces zones sont en général assez exposées aux vents "du large" mais par contre rarement soumises aux embruns marins, exceptions faites des plus grandes tempêtes, qui se déchainent surtout durant les périodes hivernales. L'*Elymus acutus* se développe enfin — et c'est là qu'il atteint son optimum écologique — dans des stations palustres, de prés salés, toujours en liaison avec le milieu marin, principalement sur des sols de vases salées ou saumâtres, parfois très éloignés de la mer, où il se développe au sein des associations végétales des classes *Salicornietea* et *Juncetea maritimi*. Il se présente comme une bonne espèce caractéristique de la classe des *Salicornietea* et même comme une parfaite caractéristique de l'ordre des *Juncetalia maritimi*.

Elymus elongatus (Host) Runemark s.l., Hereditas 70: 156 (1972) (fig. 4).

- ≡ *Triticum elongatum* Host, Gram. Austr. 2: 18 (1802) ≡ *Agropyron elongatum* (Host) Beauv., Agrost.: 102 (1812) [incl. var. *scirpeum* (C. Presl) Fiori ≡ *A. scirpeum* C. Presl].
- *Triticum rigidum* sensu Schrad., Sem. Hort. Gotting.: 23 (1803).

Plante vivace, glabre, de 30-100 cm de longueur, à souche courte, fibreuse. Tiges robustes, dressées, fasciculées. Feuilles glauques, de 2.5-5 mm de largeur, plates puis enroulées en alène, fermes, scabres en dessus, à nervures inégales très saillantes, parfois légèrement soyeuses ou pubescentes. Epis de 10-25 cm de longueur, érigés, assez grêles, très lâches, à axe lisse et à la fin fragile. Epillets de 10-17 mm de longueur, fortement comprimés latéralement, ovales, de même longueur que les entre-nœuds dans la partie inférieure de l'épi, en général plus courts dans la partie supérieure, formés de (5-)7-10 fleurs mutiques. Glumes de 7-10 mm de longueur, égalant à peine la moitié de l'épillet, très obtuses ou tronquées, munies de 5-11 nervures. Glumelles de 9-10 mm de longueur, munies généralement de 5 nervures, la glumelle inférieure obtuse, tronquée ou émarginée, jamais mucronée, parfois brièvement ciliée dans la partie supérieure de la carène. Anthères longues de 4-4.5 mm.

$2n = 14$.

Reproduction

Ce taxon, diploïde à $2n = 14$ possède également une garniture chromosomique très stable, qui lui confère une excellente fertilité et par voie de conséquence une reproduction gamétique normale et exclusive. En effet, contrairement aux autres espèces du groupe, l'*Elymus elongatus* est caractérisé par sa souche courte, fibreuse, et jamais traçante.

Ecologie

L'*Elymus elongatus* n'est pas un véritable psammophyte, bien qu'il se rencontre occasionnellement sur les arrières dunes des plages de sables littoraux, d'ailleurs toujours assez éloigné de la mer et relativement protégé des zones soumises aux embruns marins, du moins pendant leur saison de végétation. Il se développe normalement dans les zones périphériques des prés salés, sur un substrat plus souvent constitué de terre salée et de vase que de sable, dans les associations végétales des classes *Salicornietea* et *Juncetea maritimi*, où il représente généralement une bonne espèce caractéristique de cette dernière classe, mais parfois aussi une espèce caractéristique d'ordres, d'alliance et même d'association (*Elymeto-Inuletum crithmoidis* = *Agropyreto-Inuletum crithmoidis* Br.-Bl. = *Salicornietum fruticosae* sous-ass. *inuletosum*); dans cette dernière association, se rencontre d'ailleurs aussi l'*Elymus acutus*, mais en tant qu'espèce compagne seulement.

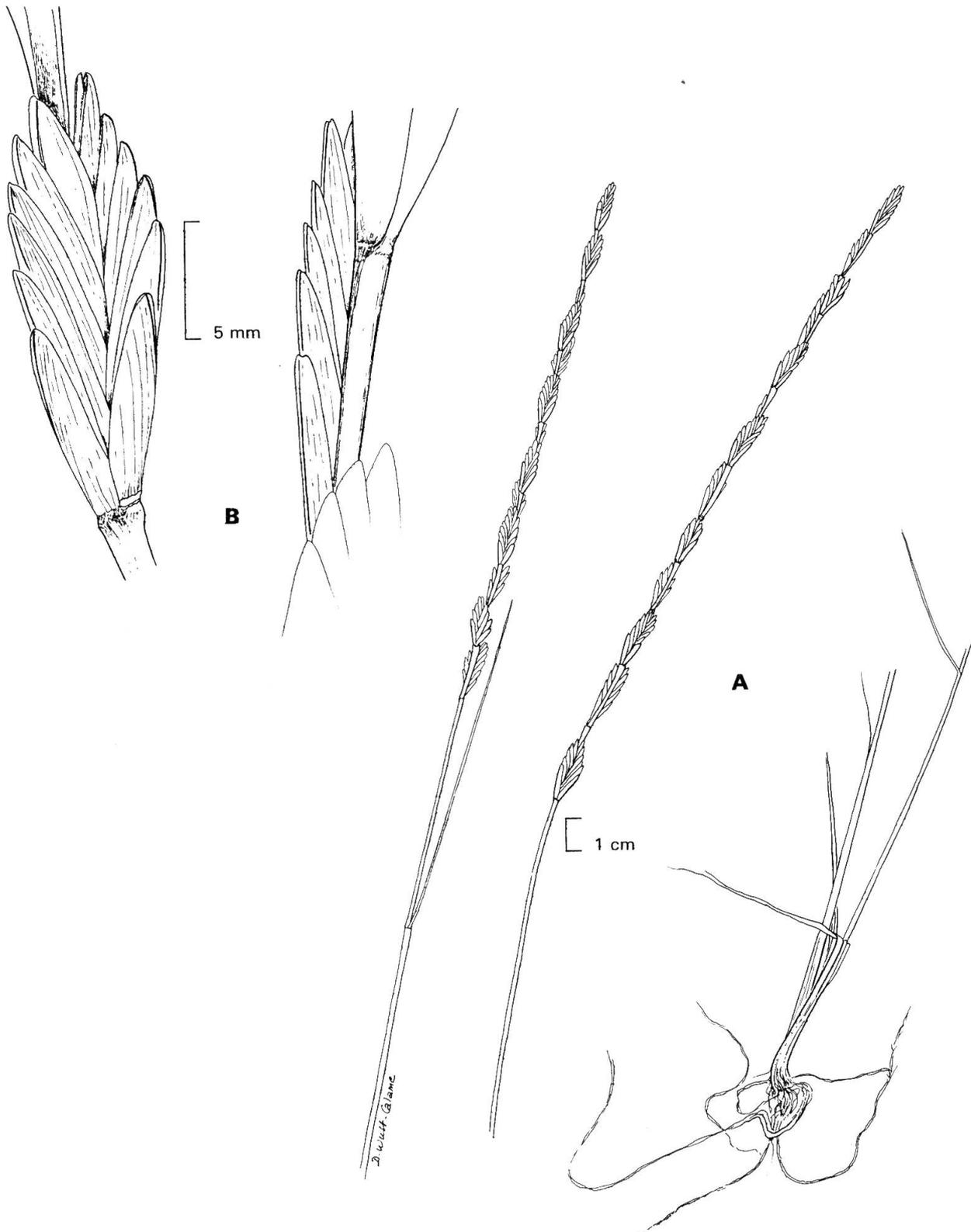


Fig. 4. — *Elymus elongatus*. Dessins d'après des échantillons de l'herbier M.-A. Thiébaud 045531 (G).
A, vue générale; **B**, épillets de face et de profil.

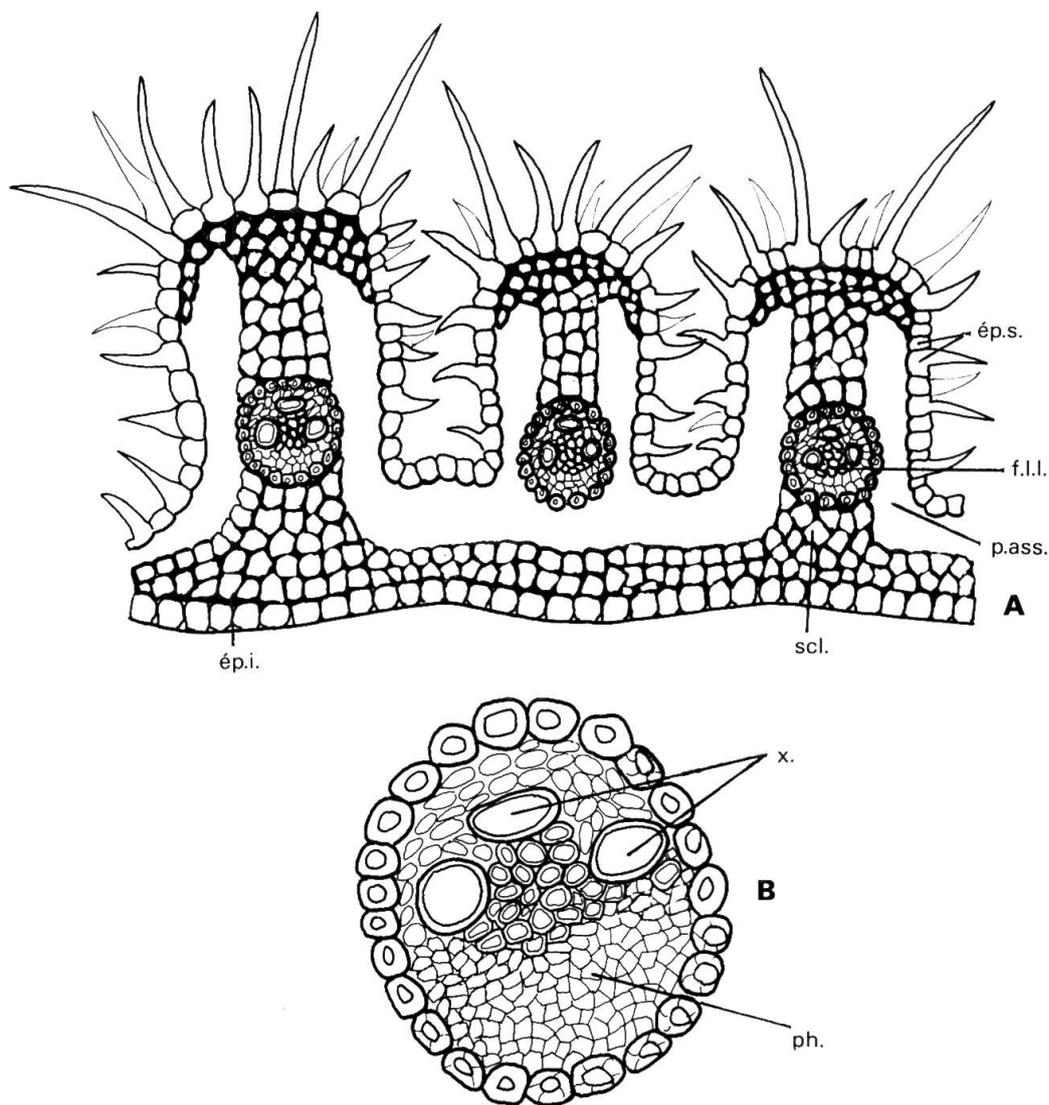


Fig. 5. — **A**, fragment de coupe anatomique transversale du limbe foliaire de *Elymus farctus* s.l., réalisée selon la technique de la double coloration "carmin acétique-vert d'iode"; ép.i.: épiderme inférieur; scl.: sclérenchyme; p.ass.: parenchyme assimilateur (détruit au cours de la préparation anatomique); f.l.l.: faisceau libéro-ligneux; x.: xylème; ph.: phloème; ép.s.: épiderme supérieur hérissé de poils unicellulaires plus ou moins raides. **B**, détail d'un faisceau libéro-ligneux.

Conclusions

D'après nos observations personnelles relevées directement sur le terrain, ou réalisées sur du matériel en provenance du littoral corse, et compte tenu des résultats des auteurs qui nous ont précédés, nous avons pu mettre en évidence quelques remarques qui sont exposées ci-dessous.

Anatomie et variations morphologiques en relation avec certaines conditions écologiques

Feuilles et chaumes

Il est intéressant de relever qu'à une exception près, l'étude morphologique et anatomique comparée des feuilles et des tiges des quatre espèces du genre *Elymus* présentées ici, suivent à peu près le même schéma type (DUVAL-JOUVE, 1870). Les feuilles possèdent toutes sur leur face supérieure d'abondantes nervures saillantes, chacune pourvue d'un faisceau libéro-ligneux (fig. 5), ce dernier entouré latéralement de parenchyme assimilateur (détruit au cours de la préparation anatomique),

et soutenu généralement par son sommet et sa base aux deux épidermes supérieurs et inférieurs, par des “piliers“ scléreux, ce qui confère à la feuille à la fois sa rigidité et sa souplesse, et lui permet de s'enrouler sur elle-même en alène. Quant aux chaumes, ils sont généralement pourvus de deux anneaux concentriques de faisceaux libéro-ligneux, le plus externe, proche de la zone épidermique, est formé de nombreux petits faisceaux rapprochés, l'interne contenant des faisceaux beaucoup plus gros mais un peu plus diffus dans un parenchyme plus aéré.

La seule différence importante se rencontre chez l'*Elymus farctus*, dont la coupe transversale des chaumes ne montre qu'un anneau “extérieur“ de faisceaux libéro-ligneux; les faisceaux intérieurs n'étant en effet pas disposés en anneaux concentriques, mais répartis librement, d'une façon diffuse, non régulière, au milieu et au centre du parenchyme. De plus, les feuilles, toujours construites sur le même schéma type que celui des autres espèces, sont ici densément pubescentes sur toute leur face supérieure (fig. 6A). Il s'agit naturellement pour ce taxon d'une adaptation au milieu si extrême, dans lequel il se développe. En effet, ces poils longs, s'enchevêtrent sur les nervures saillantes et à l'intérieur des sillons formés entre les nervures. Ils constituent une protection efficace et indispensable pour les stomates, précisément réfugiés à l'intérieur des sillons, contre les embruns d'eau salée qui s'abattent régulièrement sur eux et qui entraîneraient rapidement la mort de la plante par déshydratation et asphyxie, si ces poils ne recouvraient pas les zones stomatiques.

Il est d'ailleurs intéressant de remarquer qu'un mécanisme particulier entre en action sur ces feuilles en cas de forte chaleur ou de sécheresse prolongée. Ce même mécanisme est également induit par les embruns marins et peut-être même par l'air marin en cas de forts vents du large. Les feuilles de l'*Elymus farctus* peuvent s'enrouler très fortement en alène et devenir extrêmement coriaces, à tel point qu'il devient impossible de les dérouler sans les casser. Cet état peut durer plusieurs jours, voire plusieurs semaines! Lorsqu'une période pluvieuse survient en l'absence de vents maritimes, et par conséquent sans embruns, les feuilles de cette espèce finissent par se dérouler pour reprendre une forme plus ou moins plane.

Ce processus explique donc probablement le fait que certains auteurs ont décrit au sujet d'un taxon: “feuilles planes“, et d'autres à propos du même taxon: “feuilles enroulées en alène“. DUVAL-JOUE (1870: 367) pense d'ailleurs que la dessiccation “artificielle“ peut altérer les formes des *Elymus* et engendrer ainsi des erreurs ou du moins des incertitudes quant à la détermination des échantillons d'herbier.

Un tel phénomène a été mis en évidence durant le printemps 1982, relativement pluvieux, sur la côte occidentale de la Corse, où les vents marins dominants — mistral et libeccio — conduisent à la sécheresse et à une situation météorologique généralement ensoleillée, au contraire des vents de terre (non thermiques), avec régime établi d'est ou de nord-est, qui conduisent à une situation pluvieuse et humide. Ainsi, sur cette côte occidentale, les facteurs physiques, océanographiques et météorologiques se conjuguent, voire s'additionnent, pour favoriser ce mécanisme foliaire de l'*Elymus farctus*. Si, sur cette côte, ce phénomène est généralisé pour cette espèce, il est probablement moins marqué chez les populations de la côte orientale corse, où la situation est inversée: les vents marins, dans une situation cyclonique du moins, conduisent à un régime pluvieux et humide; ce qui fait que les embruns marins coïncident avec la période humide, ainsi l'effet de dessiccation dû au sel est diminué sur cette côte, contrairement à la côte occidentale où il est augmenté. Toutefois, lorsque la pression atmosphérique est élevée, il se crée fréquemment un phénomène de vents thermiques — une zonation de vents qui ceinturent la Corse — et qui, la journée du moins correspond à des vents marins, ce qui par conséquent favorise les conditions de dessiccation sur toutes les côtes. Le mécanisme foliaire décrit ci-dessus doit donc pouvoir se généraliser sur l'ensemble du littoral corse, même s'il est partiellement atténué sur la côte orientale en période de basses pressions, mais aussi, dans une certaine mesure, en période de hautes pressions, lorsque les vents thermiques sont toujours moins prononcés, voire très faibles ou inexistantes en été sur cette côte.

Des observations méticuleuses simultanées et répétées, permettraient peut-être de mettre en évidence le fait que les limbes foliaires des *Elymus farctus* ne sont pas aussi “plans“ ou du moins pas aussi souvent “plans“ sur les spécimens du littoral oriental que sur ceux de la côte occidentale.

Après de nombreuses observations, et contrairement à ce qui a parfois été écrit, la forte pilosité de la face supérieure du limbe foliaire ne caractérise exclusivement que l'*Elymus farctus* (fig. 6A): espèce présente exclusivement aussi sur les dunes et les sables littoraux non fixés. Cette particularité

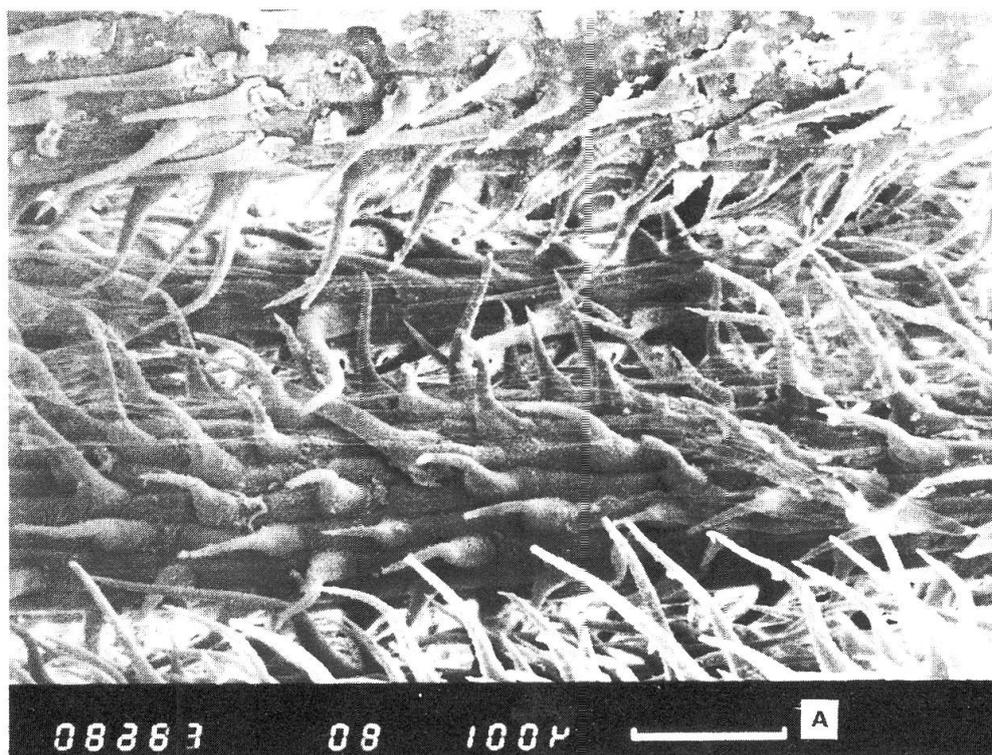
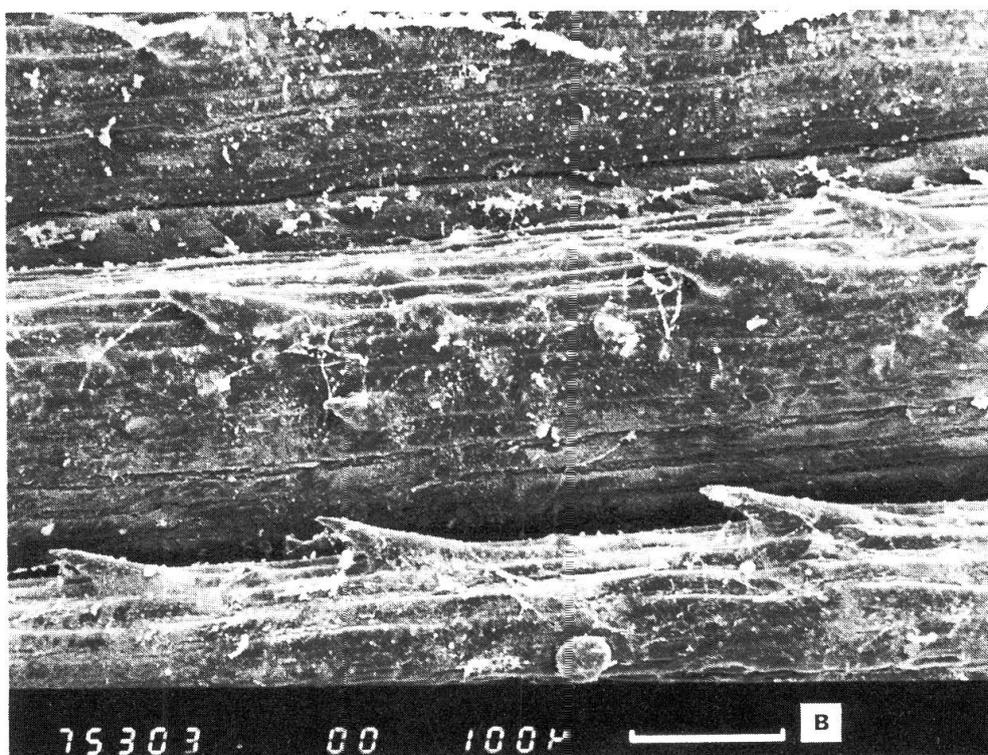


Fig. 6. — Fragments de la face supérieure du limbe foliaire, observés au microscope électronique à balayage.

A, type *Elymus farctus* s.l.;
B, type *Elymus acutus*/*E. pycnanthus*.



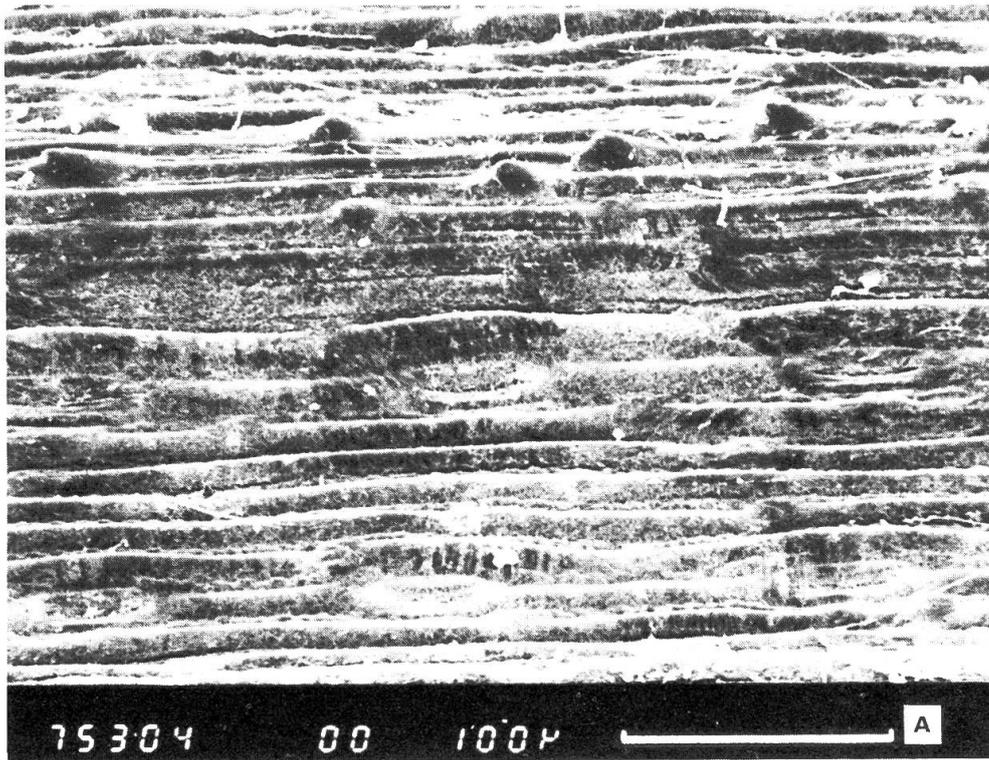
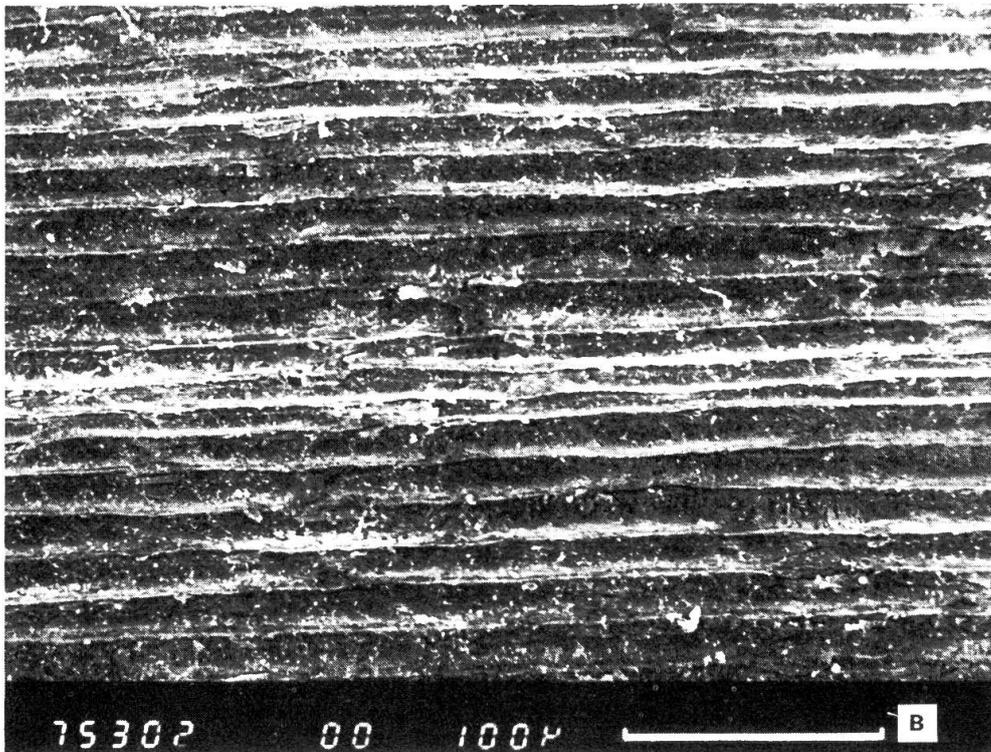


Fig. 7. — Fragments de la face inférieure du limbe foliaire, observés au microscope électronique à balayage.

A, type *Elymus farctus* s.l.;

B, type *Elymus acutus*/*E. pycnanthus*.



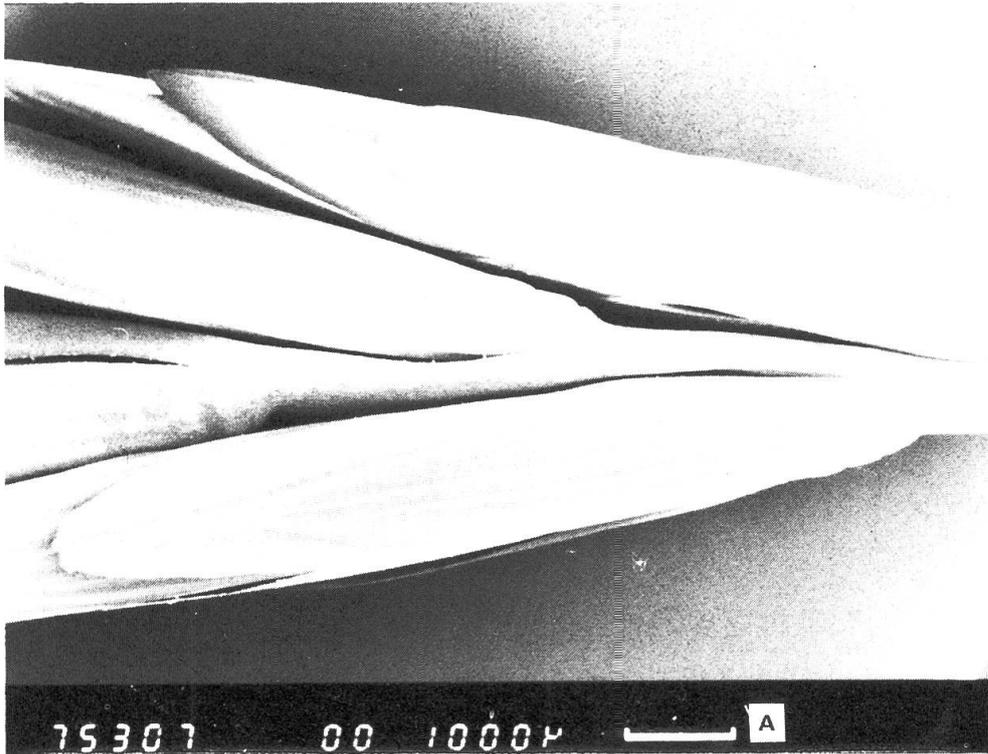
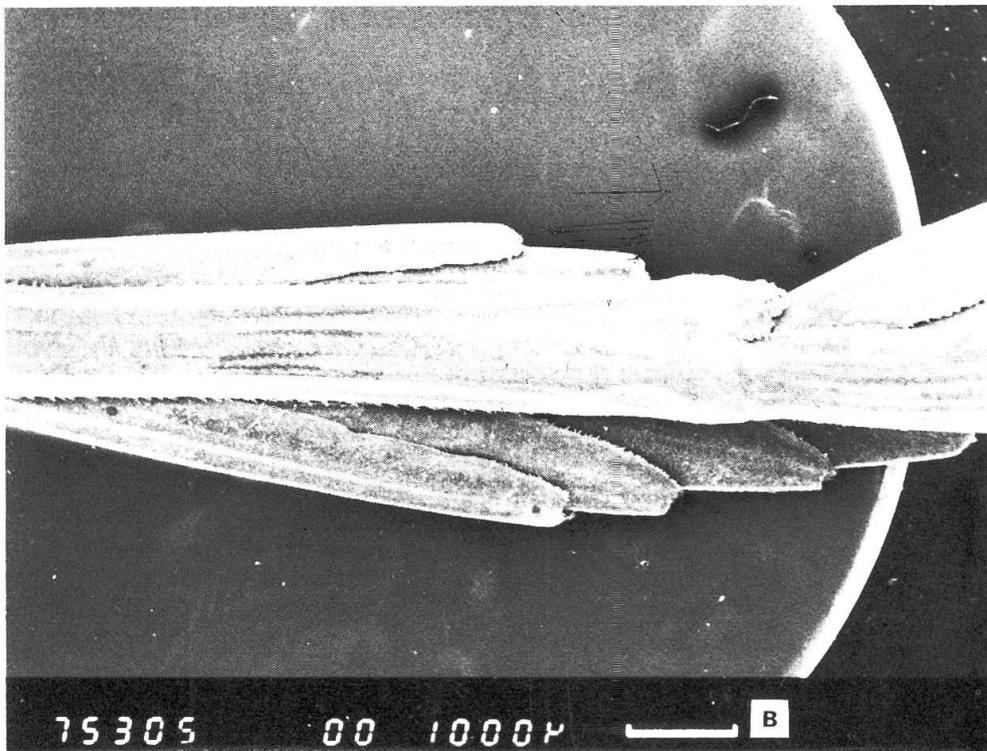


Fig. 8. — Photographies réalisées à l'aide du microscope électronique à balayage, montrant l'implantation des épillets sur l'axe de l'épi, à l'état jeune

- A**, *Elymus pycnanthus*, remarquer la forme carénée ces glumes et glumelles externes;
B, *Elymus acutus*, remarquer l'axe de l'épi et le bord des glumelles très scabres, spinuleux.



anatomique, qui peut sans aucun doute être utilisée comme caractère différentiel, est d'ailleurs typique des espèces pionnières de ce milieu écologique. Ces plantes doivent en effet supporter des conditions extrêmes: contraintes mécaniques et physico-chimiques dues au sable, aux vents, au soleil, aux vagues, au sel, et à l'air marin en général. Leurs feuilles doivent donc obligatoirement être munies d'"organelles" et de propriétés assurant ou du moins favorisant leur protection et leur respiration; la pilosité de la face interne du limbe et l'enroulement en alène de toutes les feuilles ne représentant que deux exemples parmi les plus évidents. Cette relation entre l'écologie et l'anatomie est également discernable sur les autres espèces d'*Elymus*. La glabrescence de la face supérieure des feuilles est généralement plus prononcée chez les individus des prairies sableuses fermes, plus éloignées du milieu marin et moins exposées aux vents et aux embruns et par conséquent moins fortement sujettes à la dessiccation. Cette constatation est valable pour les trois espèces *Elymus acutus*, *E. pycnanthus* et *E. elongatus*, qui toutes les trois cependant peuvent posséder une très légère pilosité foliaire, lorsqu'elles se développent dans des prés salés, donc en milieu particulièrement halophile (*E. elongatus* et *E. acutus*) ou au contraire sur des dunes en voie de stabilisation ou déjà fixées, en zones littorales plus proches de la mer (*E. pycnanthus*).

Glumes et glumelles

Il en va à peu près de même pour ces organes qui ne constituent jamais des caractères différentiels absolus pour la délimitation des espèces. Les glumes et glumelles inférieures sont souvent variables à l'intérieur même d'une espèce. Chez l'*Elymus acutus* par exemple, les glumes sont parfois courtes (1/2 épillet) et tronquées obtuses, mais parfois aussi plus longues (2/3 d'épillet); dans ce dernier cas, elles peuvent être légèrement acuminées, voire mucronées à l'extrémité de la "nervure" principale qui alors, peut marquer un axe de carène, jamais centré au milieu de la glume, mais repoussé près du bord le plus interne de celle-ci: ce fait est dû à l'implantation tordue de l'épillet sur le rachis.

Quant à la variabilité des caractères floraux, DUVAL-JOUVE (1870) pense que des spécimens d'*Elymus farctus*, *E. acutus* ou *E. elongatus* par exemple, dont les épillets sont durs et les organes serrés, qui se flétriraient par la chaleur avant même d'avoir été mis en presses, perdraient leur forme normale par ouverture des épillets, par enroulement des glumes et des glumelles qui deviendraient étroites et presque aiguës alors qu'elles sont larges, obtuses et presque tronquées. "Aussi suis-je convaincu (DUVAL-JOUVE, op. cit.) que, pour arriver à la connaissance sérieuse d'un type, l'étude de sujets desséchés est à elle seule insuffisante, et qu'on y parvient avec chance de certitude que par l'observation fréquemment répétée de la plante vivante, à ses divers états de développement, et dans des lieux différents."

Différenciation spécifique

Les deux espèces à grands épillets *Elymus farctus* et *E. elongatus* se distinguent aisément l'une de l'autre:

1. par leur souche: longuement profondément traçantes pour la première; courte et fibreuse pour la seconde;
2. par la face supérieure de leur limbe foliaire: pubescent pour l'*E. farctus* et glabre ou munie de quelques poils épars seulement pour l'*E. elongatus*;
3. par leur rapport respectif des longueurs glumes/épillets: $\frac{2}{3}$ pour la première et $\frac{1}{2}$ pour la deuxième.

Quant aux deux espèces à petits épillets *E. pycnanthus* et *E. acutus*, elles se distinguent principalement l'une de l'autre par leurs épis: très compacts (sauf à la base), tétragones, à épillets peu distincts pour l'*E. pycnanthus*; et lâches, non tétragones, à épillets bien distincts pour l'*E. acutus*. Cette différence est généralement très nette, même à un stade juvénile (fig. 8).

Les caractéristiques différentielles les plus importantes des quatre espèces du genre *Elymus* représentées sur le littoral corse sont résumées dans le tableau 3.

Une étude cytogénétique et biosystématique plus élaborée permettra certainement de mieux faire ressortir les caractères des deux races chromosomiques de l'*Elymus acutus*, marquant une séparation entre les taxons méditerranéens et les taxons nordiques ou atlantiques, et peut-être

	<i>Elymus farctus</i> s.l.	<i>Elymus pycnanthus</i> s.l.	<i>Elymus acutus</i> s.l.	<i>Elymus elongatus</i> s.l.
<i>Souches</i>	longuement et profondément traçantes	traçantes mais peu profondes	parfois traçantes mais peu profondes	fibreuses, courtes, non traçantes
<i>Feuilles (face sup.)</i>	pubescentes (fig. 6A)	glabres, rudés	glabres, rudés (fig. 6B)	glabres, lisses, ou munies de poils épars
<i>Epis</i>	lâches, fins, allongés; très cassants	compacts, subtétragones ou tétragones; peu cassants	lâches, non ou à peine tétragones; peu cassants	lâches, allongés; non cassants
<i>Épillet</i>	longs, linéaires; très espacés les uns des autres; fragiles	courts, peu distincts; fortement imbriqués les uns sur les autres; peu fragiles	courts, bien distincts; plus ou moins espacés les uns des autres; peu fragiles	grands, assez longs; plus ou moins espacés les uns des autres; peu fragiles
<i>Rapport épillet/entre-nœud</i>	0.7-1.1	1.5-5	> 1	< 1(-2)
<i>Rapport glume/épillet</i>	> 2/3	1/2-2/3	≤ 2/3	≤ 1/2
<i>Ecologie</i>	dunes et sables littoraux non fixés	dunes secondaires et sables littoraux fixés ou en voie de stabilisation; parfois prairies sableuses fermes en dehors des plages; parfois fixés	prés salés; marais saumâtres liés au littoral; prairies sableuses fermes en dehors des plages; parfois dunes secondaires et sables littoraux fixés ou en voie de stabilisation	marais saumâtres; prés salés en liaison avec le littoral; parfois prairies sableuses fermes en bordure des plages de sables littoraux

Tableau 3. — Tableau comparatif des caractères principaux servant à la détermination des quatre espèces littorales du genre *Elymus*.

d'élucider certains problèmes phénotypiques encore existants au sein de cette espèce, et par là même, de mieux connaître l'histoire et l'évolution de ce groupe complexe mais passionnant!

REMERCIEMENTS

Il nous est un agréable devoir de remercier Madame Danielle Wüst-Calame qui a réalisé avec beaucoup de soin et de patience l'iconographie de cette note, ainsi que Monsieur Jean Wuest pour ses remarquables photographies réalisées sur le microscope à balayage du Conservatoire botanique de la Ville de Genève.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRIQUET, J. (1910). *Prodrome de la flore corse*. Vol. 1. Genève, Bâle & Lyon.
- CANDOLLE, A. P. DE (1813). *Catalogus plantarum horti Monspeliensis, addito observationum circa species novas aut non satis cognitatas fasciculo*. Monspeli, Parisiis & Argentorati.
- CANDOLLE, A. P. DE (1815). *Flore française ou descriptions succinctes de toutes les plantes qui croissent naturellement en France*. Vol. 6. Paris.
- CAUDERON, Y. (1959). *Etude cytogénétique des Agropyrum français et de leurs hybrides avec les blés*. (Thèse sér. A, n° 3249. Fac. Sci. Univ. Paris). Paris.
- COSTE, H. (1937). *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Ed. 2. Vol. 3. Paris.
- DEFONTAINES, M. (1804). *Tableau de l'école de botanique du Museum d'histoire naturelle*. Paris.
- DUVAL-JOUVE, J. (1870). Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des Agropyrum de l'Hérault. *Mém. Acad. Sci. Let. Montpellier* 7: 309-408.
- GAMISANS, J. (1985). *Catalogue des plantes vasculaires de la Corse*. Ajaccio.
- GODRON, M. (1856). Graminées. In: GRENIER, M. & M. GODRON, *Flore de France ou description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse*. Vol. 3. Paris & Besançon.
- GUINOCHE, M. (1978). Agropyron Gaertn. In: GUINOCHE, M. & R. DE VILMORIN, *Flore de France*. Vol. 3: 961-965. Paris.
- LANGE, J. (1857). *Haandbog i den Danske Flora*. Anden omarbejdede Udgave. Kjobenhavn.
- LINNÉ, C. (1753). *Species plantarum*. Vol. 1. Holmiae.
- MELDERIS, A. (1980). Elymus. In: TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. M. MOORE, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (eds.), *Flora Europaea*. Vol. 5: 192-198. Cambridge.
- NEVSKI, S. A. (1933). Agrostologische Studien. IV. Über das System der Tribe Hordeae Benth. *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS* 1: 1-32.
- ÖSTERGREN, G. (1940). On the morphology of Agropyron junceum (L.) P. B., A. repens (L.) P. B. and their spontaneous hybrids. *Bot. Not.* 1940: 133-143.
- PARDI, L. (1937). Il numero dei cromosomi dell'"Agropyron junceum" P. B. del litorale atlantico e del litorale mediterraneo. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 44: 645-651.
- PERSOON, C. H. (1805). *Synopsis plantarum seu enchiridium botanicum*. Vol. 1. Parisiis, Lutetiorum & Tubingae.
- PETO, F. H. (1936). Hybridization of Triticum and Agropyron. II. Cytology of the male parents and F1 generation. *Canad. J. Res. C* 14: 203-214.
- SCHULZ-SCHAEFFER, J. & P. JURASITS (1962). Biosystematic investigations in the genus Agropyron. I. Cytological studies of species karyotypes. *Amer. J. Bot.* 49: 940-953.
- SIMONET, M. (1934). Sur la valeur taxinomique de l'Agropyrum acutum Roehm. et S.-Contrôle cytologique. *Bull. Soc. Bot. France* 81: 801-814.
- SIMONET, M. (1935). Observations sur quelques espèces et hybrides d'Agropyrum. I. Révision de l'Agropyrum junceum (L.) P. B. et de l'A. elongatum (Host) P. B. d'après l'étude cytologique. *Bull. Soc. Bot. France* 82: 624-632.
- SIMONET, M. & M. GUINOCHE (1938). Observations sur quelques espèces et hybrides d'Agropyrum. II. Sur la répartition géographique des races caryologiques de l'Agropyrum junceum (L.) P. B. *Bull. Soc. Bot. France* 85: 175-179.
- STEBBINS, G. L. & R. SINGH (1950). Artificial and natural hybrids in the Gramineae, tribe Hordeae. IV. Two triploid hybrids of Agropyron and Elymus. *Amer. J. Bot.* 37: 388-393.
- THIÉBAUD, M.-A. & R. DESCHATRES (1986). Notes sur le genre Aegilops L. en Corse. *Candollea* 41: 54-59.
- VESTERGREN, T. (1925). Agropyron litorale (Host) Dum., en mediterranean-atlantisk art vid nordeuropas kuster. *Svensk Bot. Tidskr.* 19: 263-288.