



Les espèces d'*Opuntia* (Cactaceae) naturalisées dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire)

Dr. Luc G. BULOT

FRE CNRS 6019 – Centre de Sédimentologie-Paléontologie
Université de Provence – F-13331 Marseille cedex – lucgbulot@aol.com

A. Introduction.

L'objet de la présente contribution est de faire le point sur la systématique des représentants du genre *Opuntia* (Famille des Cactaceae) naturalisés dans la haute vallée de l'Allier depuis les environs de Langeac jusqu'à Villeneuve-d'Allier.

L'étude *in-situ* des populations les plus significatives (Saint-Arcons-sur-Allier, Langeac, Chilhac, Blassac, etc.), nous a montré que l'interprétation taxonomique généralement retenue pour ces espèces, tant dans la littérature botanique régionale que dans les ouvrages naturalistes de vulgarisation, est le plus souvent inexacte. Indépendamment d'erreurs manifestes d'identification (interprétation erronée de *Opuntia humifusa*), les auteurs n'ont généralement pas pris en compte les révisions récentes des Opuntioïdés nord-américaines comme en témoigne la citation quasi-systématique de *Opuntia vulgaris* Mill. et de *Opuntia compressa* (Salisb.) Mc Bride.

Dans la réalité, les populations étudiées appartiennent aux espèces *Opuntia humifusa* (Rafin.) Rafin. et *Opuntia macrorhiza* var. *grandiflora* (Eng.) Bulot. Ces deux taxons possèdent dans leur habitat naturel une vaste répartition géographique qui sera discutée dans les paragraphes suivants.

B. Systématique.

La complexité de la taxonomie des *Opuntia* a été évoquée par de nombreux auteurs. Bien qu'il existe des travaux monographiques majeurs sur les représentants nord-américains de ce taxon (Benson 1982, Pinkava 2002), des études régionales récentes ont montré que la mise en synonymie de nombreuses espèces par ces auteurs est sûrement excessive et ne reflète pas la diversité du genre (Powell & Weedon 2004). Cette problématique dépasse bien évidemment très largement le cadre de cet article mais affecte dans une certaine mesure le choix nomenclatural que j'ai retenu pour nommer les deux espèces naturalisées en Haute-Loire.

En ce qui concerne les deux espèces qui nous préoccupent il existe globalement un consensus entre les auteurs quand à la variabilité d'*Opuntia humifusa*. Deux variétés sont maintenant acceptées dans la littérature. La forme type correspond à des individus généralement non épineux et à port rampant, tandis que la variété *ammophilia* correspond à une morphologie assez épineuse et érigée caractéristique des populations de Floride et de la côte du Golfe du Mexique (Pinkava 2002).

Un consensus taxonomique est très loin d'être atteint en ce qui concerne *Opuntia macrorhiza*. Ce problème est lié à la grande variabilité de la densité de spination chez cette espèce comme cela a été souligné par Arp (1973) et McClain & Koelling (1992). C'est cette variabilité

qui m'a conduit en collaboration avec mon collègue David J. Ferguson du Jardin Botanique d'Albuquerque (Nouveau Mexique) à individualiser clairement deux variétés (var. *grandiflora* et var. *greenii*) pour les populations les plus septentrionales et orientales de *O. macrorhiza* (Bulot, 2002, p. p. 30-32).

1. *Opuntia humifusa* (Rafinesque) Rafinesque Med. Fl. 2: 247. 1830

Basionyme. *Cactus humifusus* Rafinesque, Ann. Nat. 1: 15. 1820

Description : Espèce rampante, faiblement buissonnante et ramifiée, dépassant rarement 30 à 40 cm de haut. Cladodes aplatis ronds à obovales ou elliptiques, verts toujours plus ou moins jaunâtres, de 4 à 10 cm de long sur 4 à 6 cm de large et 1 cm d'épaisseur. En hiver l'épiderme des articles est souvent fripé et le bord externe montre une pigmentation rougeâtre plus ou moins marquée.

Aréoles peu nombreuses et espacées, réparties sur toute la surface, séparées de 1 à 2 cm. Feuilles coniques jusqu'à 8 mm de long, appliquées contre la surface, non persistantes. Glochides courtes, peu nombreuses, presque absentes sur les jeunes articles, blanc jaunâtre à grisâtres. Epines totalement absentes sur la variété type.

Floraison diurne au printemps et en été, très étalée dans le temps du fait de la vaste distribution géographique de l'espèce dans son habitat (février à août). Fleurs uniformément jaunes (pâle à citron, voire or), parfois doubles, de 3 à 4 cm de long et de diamètre. Etamines à filaments jaunes, anthères jaune pâle à beige, réagissant au contact des insectes (filaments sensitifs). Pistil entièrement blanc.

Fruits charnus rouge carmin vif à pourpres, pyriformes, de 1,5 à 4 cm de long sur 2 à 3 cm de diamètre, aux aréoles portant des glochides. Graines plates à arille blanche et épaisse de 3,5 à 5,5 mm de diamètre (6 à 33 par fruit). Nombre chromosomique : $2n = 44$

Habitat naturel. Habitats sableux et rocheux des zones ouvertes sèches, parfois boisées de l'étage collinaire; 0-1000 m ; Ontario (Canada) ; Alabama, Arkansas, Connecticut, Delaware, Florida, Georgia, Illinois, Indiana, Iowa, Kansas, Kentucky, Louisiana, Maryland, Massachusetts, Michigan, Minnesota, Missouri, Montana, Nebraska, New Jersey, New York, North Carolina, Ohio, Oklahoma, Pennsylvania,

Rhode Island, South Carolina, South Dakota, Tennessee, Texas, Virginia, Western Virginia, Wisconsin.

Remarques. Cette espèce a le plus souvent été décrite comme *Opuntia vulgaris* dans la littérature régionale française (Berthet 1990, Bano 2002) tandis que les formes figurées comme *Opuntia humifusa* correspondent en fait à *O. macrorhiza* var. *grandiflora* décrite ci-dessous. L'acceptation actuelle de *Opuntia humifusa* repose sur la révision de Kalmbacher (1976) et la désignation formelle d'un néotype par Leuenberger (1993, p. 426).

2. *Opuntia macrorhiza* Engelman var. **grandiflora** (Engelmann) Bulot. Succulentas, n°spécial : 39. 2002.

Basionyme. *Opuntia rafinesquei* Engelman & Bigelow var. *grandiflora* Engelman, in Engelman & Bigelow, *Description of the Cactaceae*, in Whipple, *Reports of exploration and surveys* 4 (5) : 55, pl. 11, figs. 2-3. 1856.

Description. Espèce rampante à faiblement érigée, buissonnante et ramifiée, dépassant rarement 50 cm de haut. Cladodes aplatis discoïdes à elliptiques, vert sombre, parfois un peu bleutés, de 5 à 10 cm de long sur 5 à 7 cm de large et 1 cm d'épaisseur. En hiver les articles sont souvent fripés et le bord externe montre une pigmentation rougeâtre plus ou moins marquée.

Aréoles peu nombreuses réparties sur toute la surface, séparées de 1 à 2 cm. Feuilles coniques de 8 mm de long, formant un angle de 45° avec la surface de l'article, non persistantes. Glochides nombreuses, de couleur brun roux, formant des coussinets denses, surtout sur les articles âgés. Epines marron ou grises à noires, de 2 à 5 cm de long, souvent absentes, naissant, lorsqu'il y en a, des aréoles situées sur le pourtour de l'article.

Floraison diurne à la fin du printemps et en été (juin à août dans l'habitat). Fleurs jaune citron, plus rarement jaune d'or, de 5 à 7 cm de long et de diamètre. La base de pétales est marquée par une lunule orange à rouge plus ou moins étendue et marquée. Etamines réagissant au contact des insectes (ou d'un doigt : filaments sensitifs).

Fruits charnus brun-rougeâtre à chocolat clair, pyriformes, de 1,5 à 4 cm de long sur 2 à 3 cm de diamètre, aux aréoles portant des glochides. Graines plates à arille blanche et épaisse (6-33 par fruit). Nombre chromosomique : $2n = 44$.

Habitat naturel. Plaines et prairies du Middle West, généralement sur loess et sols sableux ; 100-1000 m ; Alabama, Arkansas, Illinois ? Indiana, Iowa, Kansas, Kentucky ? Louisiana, Maryland, Massachusetts, Michigan, Minnesota, Missouri, Nebraska ? Ohio, Oklahoma, South Dakota, Tennessee, Texas, Wisconsin.

Remarques. D'un point de vue morphologique, il est à noter que l'existence de racines tubéreuses qui a donné son nom à cette espèce n'est pas un caractère distinctif. Cette morphologie de la racine est aussi connue chez *Opuntia humifusa* (Arp 1973, Pinkava 2002).

O. macrorhiza a longtemps été désigné dans la littérature américaine sous le nom de *O. rafinesquei* Engelm., cette dénomination est invalide car *O. rafinesquei* a été initialement introduit comme nom de remplacement pour *O. humifusa* dont il est un synonyme objectif.

Telle qu'elle est acceptée par Coulter (1896, p. 428-429), *Opuntia mesacantha* Raf., initialement introduit pour des populations du Kentucky, pourrait être un synonyme plus ancien de *O. macrorhiza*. En l'absence d'une révision des *Opuntia* du Kentucky et faute de type, l'interprétation de ce taxon est très délicate (*nomen dubium*) et son utilisation a été abandonnée depuis que Benson (1982, p. 923) a considéré qu'il s'agissait d'un synonyme de *O. humifusa*. Il en est de même pour *O. caespitosa* Raf.

3. Hybridation.

La répartition géographique de *O. humifusa* et celle de *O. macrorhiza* var. *grandiflora* semblent se chevaucher très largement dans l'habitat naturel. Pourtant à ma connaissance aucun hybride naturel entre les deux espèces n'a jamais été signalé dans la littérature, bien que des hybridations entre *O. macrorhiza* et *O. polyacantha* Haw., ou *O. humifusa* et *O. fragilis* (Nutt.) Haw. soit connus. Selon Dave Ferguson (communication personnelle, 2000), les deux espèces restent totalement distinctes et sans intermédiaire même quand elles poussent à proximité l'une de l'autre.

Cette ségrégation pourrait être due à une légère différence dans les habitats. Bien que l'écologie comparative des deux espèces n'ait pas fait l'objet d'études détaillées, il semble que globalement *Opuntia macrorhiza* préfère les sols très sableux, parfois dans des zones très herbeuses et relativement humides, tandis que *Opuntia humifusa* pousse plutôt dans des zones plus rocheuses et escarpées en milieu plus ouvert et sec (Hanks & Fairbrothers 1969a-b,

Wallace & Fairbrothers 1989, Mc Clain & Koelling 1992, Wyatt 1997, Abella & Jaeger 2004).

Cette différence d'habitat est bien évidemment moins flagrante dans les populations de Haute-Loire et la proximité géographique des deux espèces a probablement permis des hybridations naturelles comme en témoigne l'existence de plantes possédant des caractères intermédiaires entre les deux espèces (Chilhac par exemple). Cette hypothèse de travail reste à vérifier et ne pourrait être confirmée que par comparaison avec les populations américaines orientales de *O. macrorhiza* (Appalaches par exemple) qui restent très mal connues et qui ont souvent été confondues avec *O. humifusa*.

C. Conclusions et perspectives.

La présente contribution permet une mise au point sur la nomenclature des représentants du genre *Opuntia* naturalisés dans la haute vallée de l'Allier (Haute-Loire) prenant en compte la systématique récente de ces espèces nord-américaines. Deux espèces sont reconnues (*Opuntia humifusa* et *Opuntia macrorhiza* var. *grandiflora*). L'existence d'hybrides potentiels est suggérée par la présence de plantes dont la morphologie combine des caractères des deux taxons.

Maintenant que les caractères morphologiques des deux espèces sont bien établis, un recensement systématique de toutes les populations serait souhaitable de manière à préciser leur distribution géographique et d'étayer l'hypothèse de la présence d'hybrides naturels.

D. Remerciements. A l'issue de la rédaction de cet article, j'ai une pensée particulière pour Mme Maryse Tort et M. Sébastien Bano qui m'ont fait découvrir cet élément si particulier de la flore de la Haute-Loire que sont les *Opuntia*. Mes remerciements vont aussi à M. Emmanuel Dufumier et sa compagne pour leur hospitalité lors de mes séjours en Haute-Loire. Les opinions scientifiques exprimées dans cet article ont grandement bénéficié de longs échanges sur les Opuntioïdés avec mon collègue et ami David J. Ferguson. L'accès à la littérature botanique nécessaire à cette publication m'a été grandement facilité par M. Jean-Marie Sollichon, actuel directeur du Jardin Exotique de Monaco. Un grand merci à mon épouse pour son aide lors des travaux de terrain.

E. Références bibliographiques.

ABELLA, S. R. & JAEGER, J. F. 2004. Ecology of eastern prickly pear cactus (*Opuntia humifusa*) in

Oak Openings Preserve, northwestern Ohio.
Michigan Botanist 43, 1-11.

ARP, G. 1973. Studies in Colorado Cacti IV. *Opuntia compressa* and *Opuntia macrorhiza*. *Cactus & Succulent Journal (U.S.)* 45, pp. 27-28.

BANO, S. 2002. Un paradis de succulentes en Auvergne. *Succulentes numéro spécial* 2002, pp. 42-50.

BENSON, L. 1982. The cacti of the United States and Canada. 1044 pp. Stanford University Press (Stanford, CA).

BERTHET, P. 1990. Les deux espèces d'*Opuntia* naturalisées dans le bassin moyen du Rhône. *Succulentes*, pp. 7-11.

BULOT, L. G. 2002. Aperçu sur l'écologie et la biogéographie des Cactaceae nord-américaines : une clé pour le choix de clones résistants au froid. *Succulentes numéro spécial* 2002, pp. 21-41.

COULTER, J. M. 1896. Preliminary revision of the North America species of *Echinocactus*, *Cereus* and *Opuntia*. *Contributions from the U.S. National Herbarium* 3/7, pp. 355-462.

HANKS, S., & FAIRBROTHERS D. E. 1969a. Habitats and associations of *Opuntia compressa* (Salisb.) Macbr. in New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 96, pp. 592-596.

HANKS, S. & FAIRBROTHERS D. E. 1969b. Diversity of populations of *Opuntia compressa* (Salisb.) Macbr. in New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 96, pp. 641-652.

KALMBACHER G. 1976. Correct name for the *Opuntia* of the Eastern U.S.. *Cactus & Succulent Journal (U.S.)* 48, pp. 27-28.

LEUENBERGER B. E. 1993. Interpretation and typification of *Cactus opuntia* L., *Opuntia vulgaris* Mill., and *O. humifusa* (Rafin.) Rafin. (Cactaceae). *Taxon* 42, pp. 419-429.

MCCLAIN, W. E. & KOELLING, A. C. 1992. The Plains Prickly-Pear (*Opuntia macrorhiza* Engelm.) in Illinois. *Castanea* 57/4, pp. 287-290.

PINKAVA D. J. 2003 . *Opuntia. Fumaria*. In: Flora of North America Editorial Committee, eds. 1993+. Flora of North America North of Mexico. 12+ vols. New York and Oxford. Vol. 4, p. 123-147.

POWELL, A. M. & WEEDIN, J. F. 2004. Cacti of the Trans-Pecos and adjacent area. 509 pp. Texas Tech University Press (Lubbock, TX).

WALLACE, R. S. & FAIRBROTHERS, D. E. 1987. The New England distribution of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. *Rhodora* 89, pp. 327-332.

WYATT, R. 1997. Reproductive ecology of granite outcrop plants from the south-eastern United States. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80/3, pp. 123-129.

Opuntia macrorhiza Engelm var. *grandiflora*
(Engelm) Bulot sur un vieux mur de Saint-Arcons-
d'Allier. Septembre 2005.

