



HAL
open science

Les Cistanches du Maghreb

Zahora Attioui, Mimoun Bachiri, Salima Benhouhou, Cyrille Chatelain,
Gianniantonio Domina, Abdelmonaim Homrani-Bakali, Claude Lemmel,
Mohamed Djamel Miara, Ridha El Mokni, Khellaf Rebbas, et al.

► **To cite this version:**

Zahora Attioui, Mimoun Bachiri, Salima Benhouhou, Cyrille Chatelain, Gianniantonio Domina, et al.. Les Cistanches du Maghreb. *Al Yasmina*, 2022, 3 (2), pp.1-101. hal-04175825

HAL Id: hal-04175825

<https://hal.inrae.fr/hal-04175825>

Submitted on 2 Aug 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Les Cistanches du Maghreb

Un dossier collaboratif rassemblé par Al Yasmina avec la participation de :
Zahora Attioui - Mimoun Bachiri - Salima Benhouhou - Cyrille Chatelain
Gianniantonio Domina - Annie Garcin - Abdelmonaim Homrani-Bakali
Claude Lemmel - Mohamed Djamel Miara - Ridha El Mokni
Khellaf Rebbas - Errol Vela

Al Yasmina 3:2 (2022)

Avant-propos



Ci-dessus : fleur ouverte d'une Cistanche violette pour mettre en évidence ses adaptations à une fécondation croisée par les insectes.

Photo de couverture : la Cistanche du Grand-tamaris, la plus grande et la plus spectaculaire de toutes les fleurs du paléarctique, une espèce pourtant mal connue sur le plan biologique et ni correctement décrite, ni correctement nommée par la science !

Lors de nos explorations botaniques dans le Maghreb, nous avons rencontré de nombreuses populations de cistanches d'écologie et de morphologie variées, parasitant des hôtes différents aussi bien en bord de mer que dans les steppes arides du Sud de la zone méditerranéenne ou dans les oueds sahariens.

Les flores classiques de Mauritanie, du Maroc, d'Algérie et de Tunisie dont nous disposions décrivaient deux espèces de cistanches à fleurs violettes et une seule à fleurs jaunes. Pourtant l'évidence sur le terrain était qu'il existait plusieurs populations de cistanches à fleurs jaunes distinctes par leur morphologie ou leur écologie et que -pour tout compliquer- la distinction entre cistanches à fleurs violettes et cistanches à fleurs jaunes devait être réévaluée car elles s'hybridaient lorsqu'elles entraient en sympatrie !

L'étude de la bibliographie et notamment la thèse de Najibeh Ataei encadrée par Dietmar Quandt et Gerald Schneeweiss, *Molecular systematics and evolution of the non-photosynthetic parasitic Cistanche* (2017) et *A multilocus phylogeny of the non-photosynthetic parasitic plant Cistanche* (2020) - une révision des cistanches à l'échelle mondiale - nous a rapidement convaincus que l'étude des cistanches nord-africaines ne pouvait être valablement menée qu'à une échelle géographique englobant l'ensemble du Maghreb et de la péninsule ibérique.

L'article de Gonzalo Moreno Moral, Óscar Sánchez Pedraja & Renata Piwowarczyk, *Contributions to the knowledge of Cistanche (Orobanchaceae) in the Western Palearctic* (2018) faisait une synthèse pour les populations portugaises et espagnoles. Restait à faire une étude détaillée des cistanches du Maghreb.

Notre travail prend largement en compte ces deux publications antérieures, même si le cadre géographique de notre étude, différent du leur, nous a conduits à préciser des faits et à aboutir à des conclusions qui peuvent diverger des leurs, notamment en matière taxonomique.

Avec le soutien de Errol Vela (tela-botanica) et de Cyrille Chatelain (Conservatoire botanique de Genève), une équipe de botanistes présents en Afrique du Nord a été constituée : Zahora Attioui et Claude Lemmel (Maroc & Mauritanie), Annie Garcin (Sahara océanique), Abdelmonaim Homrani-Bakali (Tafilalet), Mimoun Bachiri (Nador), Mohamed Djamel Miara (Oranais et Sud Algérien), Khellaf Rebbas (Atlas Saharien et Kabylie), Salima Benhouhou (Saoura), Ridha El Mokni et Gianniantonio Domina (Tunisie).

Une recherche aussi exhaustive que possible a été menée sur Internet en consultant les sites teline.fr, gbif.org, recolnat.org et inaturalist.org qui nous ont fourni des centaines d'exsicatas ou de photographies en sus de nos archives personnelles.

Ce gros dossier collaboratif publié dans *Al Yasmina* a pour ambition de faire l'état des connaissances sur les cistanches du Maghreb et d'exposer les évidences de terrain que devra prendre en compte une révision taxonomique de ce genre pour l'Afrique du Nord.

Cette révision (à publier dans une revue scientifique ad hoc) ne pourra intervenir que dans un deuxième temps, après que les nouvelles populations mises en évidence par notre travail de terrain auront pu être collectées, mises en herbier, valablement décrites et incorporées aux analyses phylogénétiques.



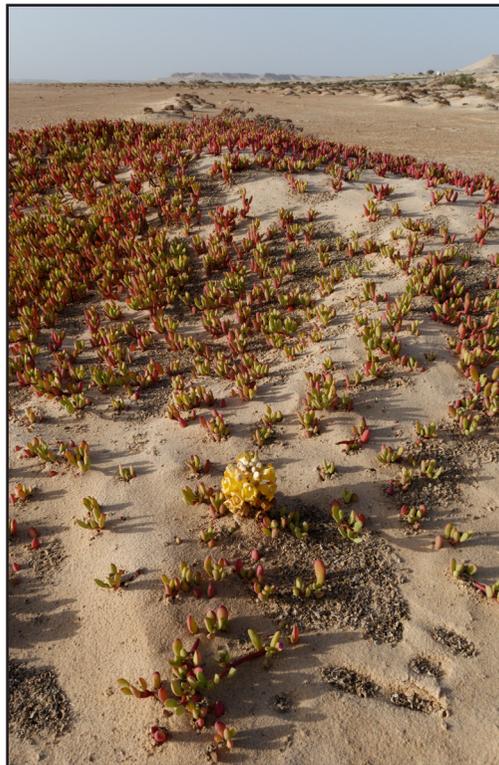
Cistanche sp1 parasitant *Atriplex halimus* dans l'Atlas saharien



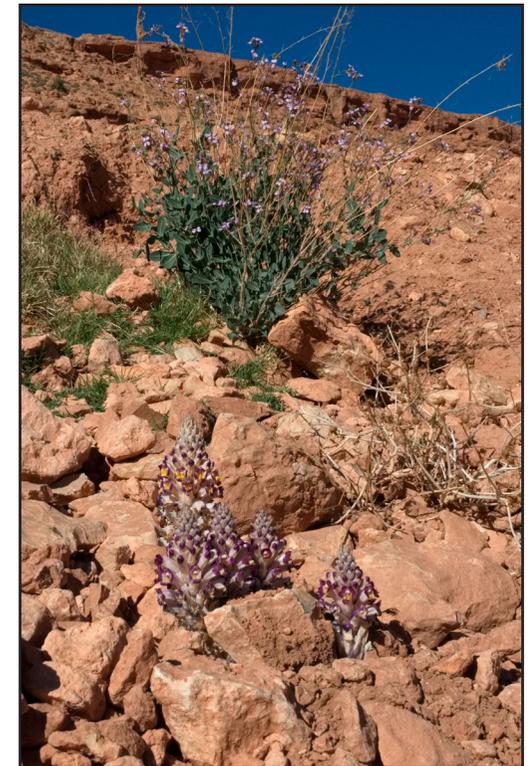
Cistanche mauritanica sur la côte méditerranéenne



Cistanche sp2 parasitant des racines traçantes d'un grand-tamaris dans un oued saharien



Cistanche sp3 parasitant *Sesuvium portulacastrum* dans le Sahara océanique



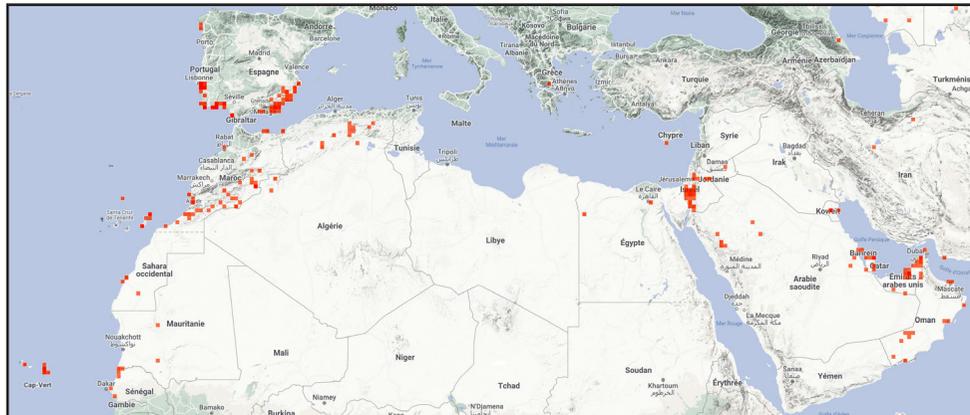
Cistanche violacea dans la vallée du Ziz



Cistanche phelypaea parasitant les plantes de la sansouire dans une lagune de la côte atlantique

Les bases de données disponibles sur Internet sont une source d'information précieuse mais à manier avec esprit critique car pour un genre comme Cistanche les déterminations spécifiques y sont largement aléatoires.

Selon l'époque, la flore utilisée, la compétence du déterminateur, la même station pourra être cataloguée sous plusieurs noms différents et inversement plusieurs espèces différentes pourront être cataloguées sous le même nom.



<https://www.inaturalist.org/> est un site de photographies alimenté par des naturalistes amateurs ou professionnels. Les déterminations peuvent être faites par l'auteur de la photo ou par d'autres contributeurs.

Pour les Cistanches la qualité des photos et la qualité des déterminations sont inégales et beaucoup de données doivent être écartées.

Par contre on trouve des photos qui permettent de bien visualiser le port de la plante et son milieu, parfois même de déterminer avec précision la plante-hôte.



<https://africanplantdatabase.ch/> est avant tout un index synonymique de référence. Ses cartes sont les plus fournies pour l'Afrique. C'est une base purement bibliographique. Un clic sur un point permet de savoir qui a fourni la donnée, mais ne permet pas d'accéder à la planche d'herbier ou à la photographie. Dans des genres dont la taxonomie est mouvante ou qui ont besoin d'être révisés, les cartes de répartition de APD doivent être utilisées de façon critique.



<https://www.gbif.org/> regroupe des données d'herbiers (dont celles des herbiers français également disponibles sur recolnat.org) ainsi que les photos de [inaturalist.org](https://www.inaturalist.org/). C'est le site le plus parlant pour avoir une vision d'ensemble de la répartition d'une espèce à l'échelle mondiale, mais aussi le plus dangereux car il cumule les erreurs et les imprécisions de tous les autres.

Le contexte botanique

Les Cistanches dans les flores les plus récentes

Cistanche phelypaea Cout.

Cistanche lutea (Desf.)

Cistanche violacea (Desf.) Hoffmanns. & Link

Cistanche tinctoria (Forssk.) Defflers

Comment nommer les cistanches des steppes arides et sahariennes ?

Les apports de la phylogénétique

Le contexte botanique

Les cistanches à fleurs violettes sont bien décrites dans les flores et font consensus ; ce n'est pas le cas des cistanches à fleurs jaunes qui sont l'objet de beaucoup de confusions.

La plupart des botanistes systématiseurs travaillent à partir de plantes sèches conservées en herbier. Mais pour les cistanches cela s'avère compliqué : ce sont des plantes à tiges épaisses, gorgées d'eau, qu'il est difficile d'aplatir et de faire sécher.

Les cistanches sont des plantes parasites ; leur tige souterraine et l'haustorium par lequel elles sont reliées à leur hôte sont du plus grand intérêt. Mais le plus souvent les planches d'herbier ne comportent que la partie aérienne.



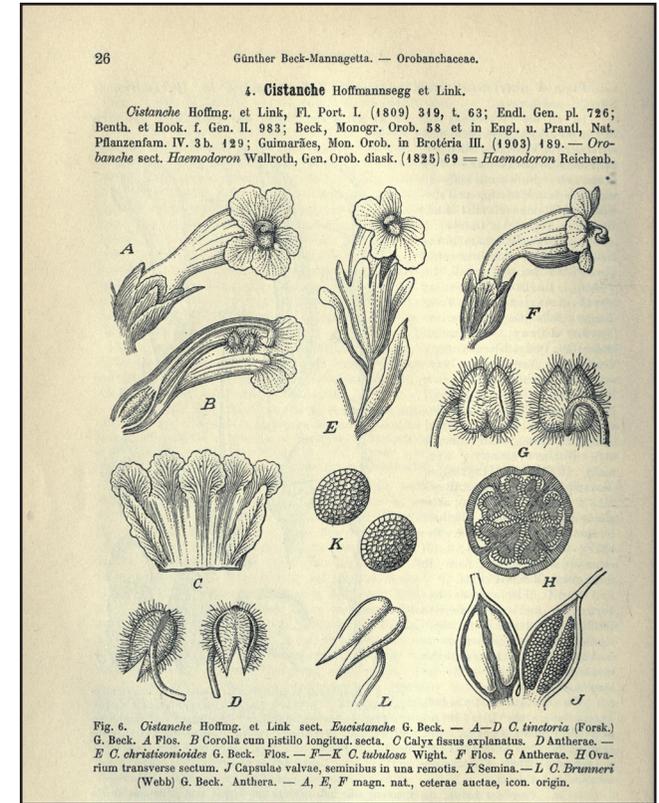
Plusieurs raisons à cela :

- les botanistes n'ont pas toujours le rythme de travail (et la pelle ou la pioche !) pour déterrer les parties souterraines des plantes ;
- les cistanches sont souvent plus grandes que les presses et les fourres ; la tentation est alors grande de ne récolter que l'épi floral ;
- lorsqu'une cistanche est récoltée en entier, la partie aérienne gorgée d'eau sèche difficilement mais finit par sécher ; par contre la partie souterraine gorgée de sucre moisit facilement ou est parasitée par des larves d'insectes.

Les systématiseurs se sont alors polarisés sur la morphologie florale des cistanches, mais pour ce genre (comme pour de nombreux genres de Brassicacées ou d'Astéracées) les fleurs sont très semblables d'une espèce à l'autre et ne permettent pas toujours de les différencier.

Des espèces qui se distinguent facilement dans la nature peuvent alors être confondues par qui ne les connaît qu'en herbarium.

Il faut recourir à d'autres critères ; nous verrons que pour les cistanches leur écologie et leur adaptation aux plantes hôtes sont des critères importants.



Page extraite de la monographie des Orobanchaceae de G. Beck-Mannagetta (1930). Cet ouvrage ne comporte aucune illustration de cistanche en pied, ni des parties souterraines. La morphologie des fleurs de cistanche est complexe et passionnante à étudier d'un point de vue biologique, mais elle ne suffit pas dans des études taxonomiques.

Le contexte botanique : les Cistanches dans les flores les plus récentes

Flore du Sahara Ozenda (1991-2004)			<i>C. tinctoria</i>		<i>C. violacea</i>
Flore pratique du Maroc Tome 2 (2007)	<i>C. mauritanica</i>	<i>C. phelypaea</i>			<i>C. violacea</i>
Extrait de Ataei - 2 (2017) Molecular phylogenetic	Northwest african clade (<i>C. mauritanica</i>) <i>C. nov. sp.</i>	Clade J			
		<i>C. phelypaea</i> + nov. subsp.	<i>C. lutea</i> ¹ <i>C. lutea</i> ³ <i>C. lutea</i> ⁴	<i>C. violacea</i> ¹ <i>C. violacea</i> ²	
		<i>C. lutea</i> ³ x <i>C. violacea</i>			
Extrait de Ataei - 4 (2017) Taxonomic revisions	<i>C. mauritanica</i> <i>C. macrocalycinum</i>	<i>C. phelypaea</i> + subsp. <i>naviculata</i>	<i>C. tinctoria</i> <i>C. algeriensis</i>	<i>C. tinctoria</i> <i>C. almeriensis</i>	<i>C. violacea</i>
Moreno-Moral & al. (2018)	<i>C. mauritanica</i>	<i>C. phelypaea</i>	<i>C. tinctoria</i>	<i>C. lutea</i> var. <i>lutea</i> + var <i>violaceoides</i>	<i>C. violacea</i>
Remarques :	<i>C. mauritanica</i> fait consensus Cette espèce est très localisée sur la côte méditerranéenne, entre Nador et Oran. Elle n'est connue que par un petit nombre de planches d'herbier. Ataei scinde cette espèce, ce qui mériterait validation lorsqu'on en connaîtra plus d'exemplaires.	Maire et la Flore pratique du Maroc ne distinguent qu'une seule espèce de cistanche à fleurs jaunes. En fait <i>C. phelypaea</i> , espèce des sansouires de la côte nord-atlantique se distingue bien par sa morphologie, par son écologie et par la génétique des cistanches à fleurs jaunes des steppes arides et sahariennes.	Les cistanches à fleurs jaunes des steppes arides et sahariennes ont une taxonomie confuse. Il y a en fait plusieurs taxons cryptiques et, pour tout compliquer, aucun des noms qu'on leur attribue ne semble valide. <i>C. tinctoria</i> a été décrit par Forsskal (1775) sous le nom d' <i>Orobanche tinctoria</i> ; c'est une plante des montagnes du Yemen qui appartient en fait à un groupe de Cistanches arabiques et asiatiques qui n'est pas représenté au Maghreb. <i>C. lutea</i> a été décrit sous le nom de <i>Phelipaea lutea</i> par Desfontaines (1795). C'est un taxon de milieux humides, proche ou synonyme de <i>C. phelypaea</i> . Les espagnoles <i>C. almeriensis</i> = <i>C. lutea</i> var <i>violaceoides</i> ressemblent beaucoup aux hybrides marocaines entre cistanches jaune et violette décrites plus loin.	<i>C. violacea</i> fait consensus. La génétique montre que ce taxon est composé de 2 sous-populations, une marocaine et l'autre répandue dans le reste de l'Afrique du Nord. <i>C. violacea</i> appartient à un clade qui contient aussi des cistanches à fleurs jaunes et s'hybride avec elles.	

La situation est à peu près claire pour *Cistanche phelypaea*, *C. mauritanica* et *C. violacea*. Elle est tout à fait confuse pour les cistanches des steppes arides et sahariennes, notamment dans la révision de Ataei (2017) qui les nomme «*lutea*» dans son chapitre sur la phylogénie et «*tinctoria*» dans son chapitre sur la taxonomie.

Le contexte botanique : *Cistanche phelypaea* Cout.

Les flores classiques du Maghreb regroupent sous *Cistanche phelypaea* la totalité des cistanches à fleurs jaunes, ce qui est abusif. Revenons aux sources pour bien établir à quelles populations ce nom doit s'appliquer.

Ce taxon a d'abord été nommée *Lathraea phelypaea* par Linné dans le *Species Plantarum* (1753) d'après le *Phelypaea lusitanica flore luteo* de Tournefort (1700) et l'*Orobanche elegantissima flore luteo verna* de Morison (1699).

Foley (2001) en a désigné comme néotype la planche reproduite ci-contre, collectée par Tournefort au Portugal en 1688-89.

Phelypæa. 2. LATHRÆA corollis campanulato-patentibus.
 Phælypæa lusitanica, flore luteo. *Tournef. cor. 47.*
 Orobanche elegantissima verna, flore luteo. *Grisl. lusit.*
*Morif. hist. 3. p. 502.**
 β Phelypæa orientalis, flore coccineo, *Tournef. cor 47.*
Habitat in Lusitaniæ umbrosis. 24.

Extrait de Linnaeus, *Species plantarum* (1753) P. 606

P H E L Y P Æ A.

Phelypæa est plantæ genus, flore A monopetalo, anomalo, personato, *Tab. 479.* in duo lobia distincto, quorum superius A bifidum, erectum, inferius vero B tripartitum. Ex calyce autem C surgit pistillum D posticæ floris parti E adinstar clavi infixum, quod deinde abit in fructum F subrotundum, bifariam dehiscentem G, seminibusque factum H ut plurimum exiguis I.

Phelypææ species sunt.
 Phelypæa Orientalis, flore coccineo.
 Phelypæa Lusitanica, flore luteo.
Phelypæa ab Illustrissima Phelypæorum Gente, ex qua tot prodiere Regni Administrari, quos inter maxime conspicendi summus ille Galliarum Cancellarius Ludovicus Phelypæus, & Hieronymus Phelypæus Rei Navalis Præfectus, hujus avi Macenates.

Extrait de Tournefort, *Institutiones rei herbaria - Corollarium* (1700) P. 47

6. Orobanche elegantissima flore luteo verna, *Gab. Grisley. Viridar. Lusit.* Plantam hanc teneram, succofam, sesquipalmarem, *D. Tournefort Parisiensis* in Lusitanicis suis perambulationibus feliciter detexit. Caulis foliolis ad basin latioribus & in mucronem definitibus, mollibus, & aquosis, crebrius obitus affurgit. Ista autem foliola usque ad summitatem contigua sibi conspiciuntur. E summitate tres quatuorve proveniunt flores tubulosi, infundibuli fere forma, ore quinque segmentis diviso, uncialis aut sesuncialis longitudinis, omnino luteo colore micantes.

Extrait de Morison, *Plantarum historia pars tertia* (1699) P. 502



Hoffmannsegg dans sa Flore Portugaise (1809), après avoir créé le nouveau genre de *Cistanche*, a nommé la plante portugaise *Cistanche lutea* en se référant à trois espèces qu'il pensait être identiques :

le *Lathraea phelypaea* décrit par Linné (1753),

l'*Orobanche tinctoria* décrit par Forsskal au Yemen (1775)

et le *Phelypaea lutea* décrit par Desfontaines en Algérie (1798).

CISTANCHE.	CISTANCHE.
Caractère.	Character.
<p>Calyce quadrifide. Corolle à tube long, à limbe quinquefide, presque labié. Quatre étamines; anthères pointues, très-velues. Capsule bivalve, à 4 spermophores. Semences à test spongieux.</p>	<p>Calyx quadrifidus. Corolla tubo longo, limbo quinquefido, sublabiato. Stamina 4, antheris acutatis, hirsutissimis. Capsula bivalvis, spermophoris 4. Semina testá spongiosá.</p>
OBSERVATIONS.	
<p>1°. Aucun des noms génériques donnés à cette plante par les différens Auteurs n'ayant pu lui rester, il a fallu en former un nouveau. Ce nom est dérivé des deux mots Grecs: <i>κίσει</i>, <i>Ciste</i>, et <i>άγχοει</i>, je suffoque, d'après l'analogie d'<i>Orobanche</i>.</p>	
<p>2°. <i>Caulis</i> basi tuberculans, parasiticus. <i>Folia</i> abbreviata, squamiformia, sessilia, lanceolata et oblonga, scariosa, fuscescentia aut flava. <i>Spica</i> terminalis. <i>Florescentia</i> basiflora. — Ab <i>Orobanche corollae</i> formá sat differt, nec non <i>antheris</i> hirsutissimis.</p>	

CLASSIS I. PERIANTHAE.		319
8. OROBANCHINAE.	8. OROBANCHINES.	
II. CISTANCHE.	II. CISTANCHE.	
CISTANCHE LUTEA.	CISTANCHE JAUNE.	
Tabula 63.	Planche 63.	
Character.	Caractère.	
<p>Spicá multiflora, bracteis ternis, calycis laciniis obtusissimis apice laceris, corolla flava, tubo tenui.</p>	<p>Épi multiflore. Bractées à 3. Lanières du calyce très-obtuses, déchirées au bout. Corolle jaune, à tube mince.</p>	
Diagnosis.	Diagnose.	
<p>Caulis simplex, sulcatus, glaber. Folia oblonga, obtusa, crispula, glabra. Spica floribus densis. Bractea fulciens foliis, duae appositae laciniis calycinis simillimae. Calyx corollá multo brevior, glaber. Corolla lutea, splendens; tubo tenui, sensim dilatato; limbo ampliato, lobis rotundatis; tuberculis 2 juxta laciniam infumam. Stamina corollam subaequantia, ad basin hirsuta. Ovarium annulo cinctum, glabrum. Stylus glaber; stigma dilatato-capitatum. Annua.</p>	<p>Tige simple, sillonnée, glabre. Feuilles oblongues, obtuses, un peu crispées, glabres. Épi à fleurs denses. Bractée soutenante très-semblable aux feuilles, les deux bractées apposées ressemblant infiniment aux lanières calyinales. Calyce beaucoup plus court que la corolle, glabre. Corolle jaune, luisante; tube mince, peu-à-peu évasé; limbe dilaté, à lobes arrondis; 2 tubercules à côté de la lanière inférieure. Étamines égalant presque la corolle, velues à la base. Ovaire entouré d'un anneau, glabre. Style glabre; stigmate dilaté-en-tête. Annuelle.</p>	
<p>Phelypaea lutea. DESFONT. atl. II. p. 61.</p>		
<p>Lathraea Phelypaea. LINN. Sp. II. p. 844. — BROU. lusit. I. p. 184.</p>		
<p>Orobanche tinctoria. VAHL Symb. II. p. 70. — LINN. Sp. Ed. WILLD. III. p. 353.</p>		
<p>Phelypaea lusitanica, flore luteo. TOURNEF. cor. p. 47.</p>		
<p>NOM PORTUGAIS systématique: CISTANCHE LUTEA.</p>		
<p>LIEU NATAL. Fréquente dans les sables près de <i>Lisbonne</i> de l'autre côté du Tage, surtout entre <i>Setuval</i> et <i>Comporta</i>. Elle croît ordinairement sur les Cistes.</p>		
<p>FLORAISON. Avril, Mai.</p>		

320

CLASSE I. PÉRIANTHÉES.

8. OROBANCHINES. II. CISTANCHE.

8. OROBANCHINAE. II. CISTANCHE.

Explication de la Planche 63.

Fig. 1. La fleur avec ses bractées.
 Fig. 2. Le calyce avec les mêmes.
 Fig. 3. La corolle.
 Fig. 4. La fleur, sans le calyce et les bractées, fendue, pour faire voir les étamines et le pistil;
 Fig. 5. Une étamine;
 Fig. 6. Le pistil;

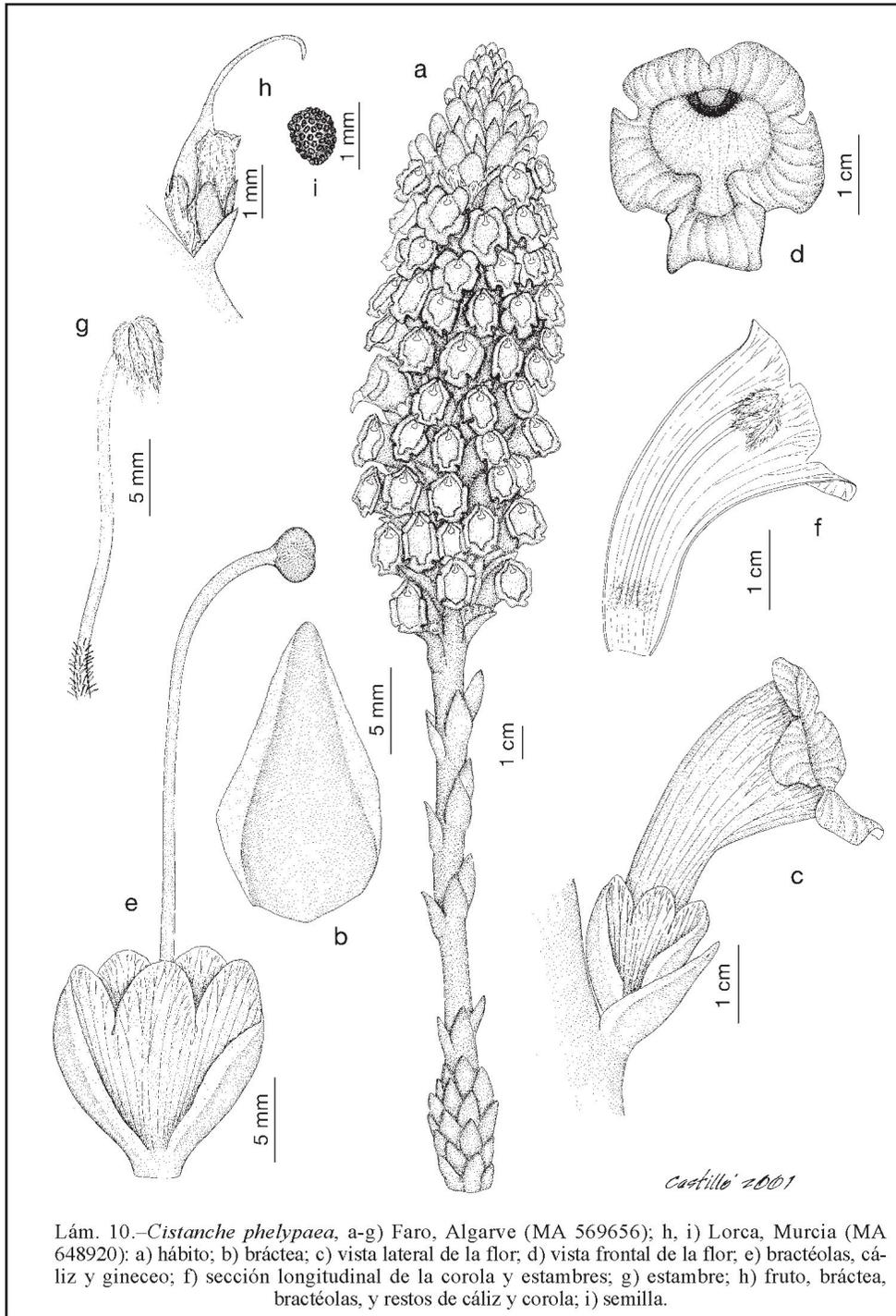
} grossis.

OBSERVATIONS.

1°. Cette plante est d'une beauté frappante, soit par son port singulier, svelte et élégant, soit par le superbe jaune d'or luisant de ses fleurs. On la rencontre sur le bord de la mer, entre les dunes sur les sables profonds, avec d'autant plus de plaisir, que ces sites, comme partout, ne donnent naissance qu'à un petit nombre de végétaux.

2°. A *Cistanche violacéa* (*Phelypaea violacéa* DESFONT. — *Orobancha Phelypaea* LINN. *Sp. Ed. WILLD.*) non solum tubo corollae tenui, ipsiusque corollae colore, sed calycis quoque laciniis obtusissimis fere truncatis apice laceris differt. *Orobancha coccinea* LINN. *Sp. Ed. WILLD.* autem Genere discrepat.





Lám. 10.—*Cistanche phelypaea*, a-g) Faro, Algarve (MA 569656); h, i) Lorca, Murcia (MA 648920): a) hábito; b) bráctea; c) vista lateral de la flor; d) vista frontal de la flor; e) bractéolas, cáliz y gineceo; f) sección longitudinal de la corola y estambres; g) estambre; h) fruto, bráctea, bractéolas, y restos de cáliz y corola; i) semilla.



Le nom de genre *Cistanche* allait perdurer jusqu'à aujourd'hui, mais Couthino dans sa Flora de Portugal (1913) renommait une dernière fois cette espèce en *Cistanche phelypaea* (L.) Cout.

Et puis, par un renversement bizarre des choses, le nom de *C. lutea* a été réutilisé par Ataei (2017) puis par Moreno-Moral (2018) pour désigner une plante différente de *C. phelypaea* !

Ataei (2017) dans son analyse génétique décrit un clade J dans lequel il distingue un «*C. phelypaea*» et un «*C. lutea*» polyphylétique qui apparaît dans plusieurs sous-clades distincts mélangé avec des *C. violaceae*. Puis dans sa révision taxonomique il regroupe tous ces divers *lutea* sous *C. tinctoria* ...

Quant à Moreno-Moral & al. (2018), ils nomment :

[*Cistanche lutea* (Desf.) Hoffmanns. & Link, Fl. Portug. 1: 319. 1813]

un taxon qu'ils veulent distinguer de

[*Cistanche phelypaea* (L.) Cout., Fl. Portugal: 571. 1913]

alors que ces deux noms sont de parfaits synonymes...

Pour finir de désembrouiller cette histoire, il reste à comparer les types de *Cistanche phelypaea* Cout. et de *Phelipaea lutea* Desf. pour vérifier s'il s'agit bien de la même espèce.

Le contexte botanique : *Cistanche lutea* (Desf.)

Cette espèce a été décrite par Desfontaines en 1800 dans la *Flora atlantica* sous le nom de *Phelipaea lutea*. Cet auteur n'en donne qu'une diagnose succincte dans la mesure où la plante est illustrée d'un dessin.

Desfontaines précise «*tubo inferne angustiore, infra limbum ampliato*», ce qu'il illustre par le détail n°2 : la corolle est composée d'un tube inférieur très étroit qui s'élargit brutalement à angle droit pour former un cône. Il faut aussi noter que l'épi est composé de fleurs lâchement espacées, que la tige est mince avec des bractées espacées.

Il note à juste titre que cette espèce est affine (= semblable) à la *Phelipaea lusitanica flore luteo* décrite par Tournefort pour les côtes portugaises.

Desfontaines indique le milieu dans lequel elle a été trouvée : «*Habitat in arenis humentibus ad littora fluminis Elhammah prope Mascar*», «Habite dans les sables humides sur les rives du fleuve Elhammah près de Mascara».

PHELIPÆA LUTEA. Tab. 146.

PHELIPÆA scapo carnososo, sulcato; bracteis ternis; corollis arcuatis, inferne angustatis.

Phelipæa lusitanica flore luteo. *T. Cor.* 47.

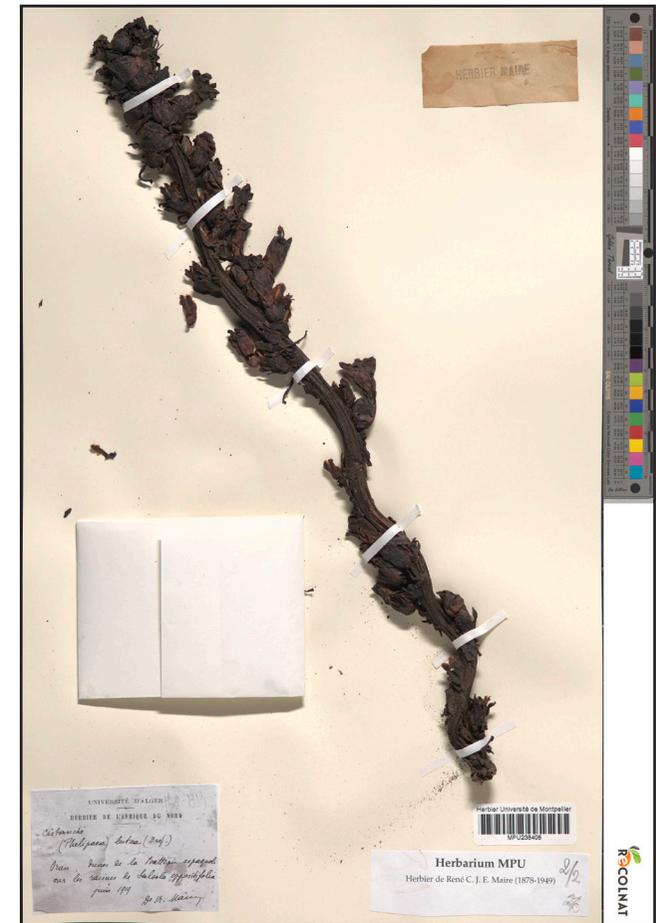
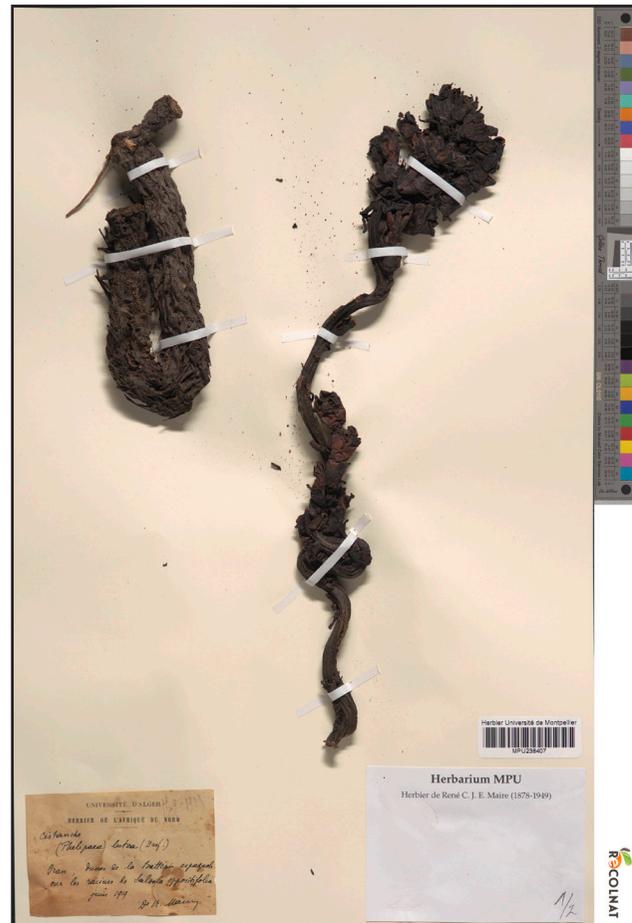
AFFINIS præcedenti. Differt corollâ flavâ; tubo inferne angustiore, infra limbum ampliato.

HABITAT in arenis humentibus ad littora fluminis Elhammah prope Mascar.





Phelipaea lutea est connue par plusieurs exsiccatas du XIXe siècle provenant «des falaises argileuses de la batterie espagnole à Oran» ; elle n'a pas été revue depuis plus de 150 ans ; il est à craindre que ses stations aient été détruites par l'anthropisation des côtes et des zones humides.



Les tiges minces, les bractées espacées, le petit nombre de fleurs dans l'inflorescence, la corolle nettement arquées, l'écologie confirme la proximité de la plante des côtes de l'Oranais avec celle des côtes du Portugal.





Dans l'état actuel de nos connaissances nous considérons que les noms de *Phelypaea lutea* \equiv *Cistanche lutea* doivent être réservés pour décrire les plantes des côtes et des milieux humides de l'Oranais.

Par leur morphologie et par leur écologie ces plantes ne se distinguent pas du *Cistanche phelypaea* des côtes atlantiques du Portugal ou du Maroc et nous mettrons donc en synonymie :

Phelipaea lutea Desf.

\equiv *Phelipaea lusitanica flore luteo* Tournefort

\equiv *Lathraea phelypaea* L.

\equiv *Cistanche lutea* Hoffmannsegg

\equiv *Cistanche phelypaea* (L.) Cout.

Nous considérons donc que *C. lutea sensu* Ataei (2017/2020) et *C. lutea sensu* Moreno-Moral (2018) sont des mésappliances.

La seule station connue assimilable à *Phelipaea lutea* est située sur l'île Rachgoun, au large des côtes oranaises (photos Errol Vela).

Par son port et par la forme de sa corolle elle est à la fois semblable aux exsicatas historiques de *P. lutea* et aux pieds de *Cistanche phelypaea* que l'on peut observer sur les côtes atlantiques du Portugal ou du Maroc.

Le contexte botanique : *Cistanche violacea* (Desf.) Hoffmanns. & Link

Il ne fait de doute pour personne que :

Phelipaea violacea Desf. = *Cistanche violacea* (Desf.) Hoffmanns. & Link.

PHELIPÆA VIOLACEA. Tab. 145.

PHELIPÆA scapo carnosu, sulcato; bracteis ternatis; corollis arcuatis.

SCAPUS carnosus, sulcatus, 3 decimetr., nunc simplex, nunc basi ramosus, crassitie pollicis quandoque etiam brachii. Squamæ lanceolatæ, obtusiusculæ, sparsæ, numerosæ, erectæ. Flores sessiles, spicati. Spica conica, crassa, densa, 1—2 decimetr. Bracteæ coloratæ, ternæ, ovato-oblongæ; mediâ lateralibus majore, longitudine calycis. Calyx semiquinquefidus; laciniis ellipticis, obtusis. Corolla violacea, magnitudine Antirrhini majoris Lin. Tubus læviter arcuatus. Limbus irregularis, quinquelobus; lobis rotundatis, subæqualibus. Dentes duo flavescens ad faucem labii inferioris. Stamina 4, didynama, corollâ paulo breviora. Filamenta apice incurva. Antheræ crassæ, oblongæ, didymæ, villosæ, approximata. Stylus 1, staminibus paulo longior. Stigma crassum, bilobum. Germen ovatum. Capsula ovata, obtusa, compressa, bilocularis, polysperma. Semina minima. Planta pulcherrima. Floret Hyeme.

HABITAT in arenis deserti prope Tozzer.

Par contre les analyses génétiques de Ataei (2017-2020) indiquent que *Cistanche violacea* recouvre en fait deux taxons cryptiques, un occidental, limité au Maroc, et un taxon oriental présent de l'Algérie et la Tunisie jusqu'en Jordanie.



Le contexte botanique : *Cistanche tinctoria* (Forssk.) Deflers

Cette espèce a été décrite par Forsskal (1775) dans la *Flora aegyptiaco-arabica* sous le nom d'*Orobanche tinctoria* à partir d'une récolte dans les montagnes du Yemen. La diagnose est détaillée, mais insuffisante pour discriminer entre les différentes espèces de cistanches à fleurs jaunes :

«OROBANCHE TINCTORIA,

Descr., *Planta parasitica radicum veterum; succulenta.*

Caulis simplicissimus, pedalis, imbricatus bracteis & floribus, glaber. **Bracteae** ad singulum florem lanceolatae, obtusae, pollicares, erectae, margine denticulatae, decurrentes in caule, carina elata prismatica, extrorsum triedra, sesquipoll. **Flores** ordine spirali caulem cingunt. **Calyx** : exterior diphyllus: lacinae ad utrumque latus singulae, complicatae, lineari-lanceolatae ; interior tubulosus, 5-fidus, obtufos, erectus, flavo-fuscus, corolla brevior. **Corolla** flava, **tubotereti**, sesquipoll, **limbus** patens, 5-fidus, obtusus, aequalis, subtus 2 cavitatibus. **Antherae** transversae, hirsutae, conglutinatae. **Filamenta** basi villosa. **Germen** oblongum, basi annufo flavo cinctum. **Stylus** staminibus longior, apice curvus. **Stigma** capitatum, truncatum, flavum, oblongum. *Ad urbem. Môr. Arab. Hödar: aliis Zybb alkaa.»*

Les cartes de répartition dans Ataei (2017) font apparaître une nette séparation entre les espèces arabo-asiatiques et les espèces africaines.

Moreno-Moral (2018) rapporte «The examination of the type of *Orobanche tinctoria* Forssk. (C 10002702), a species described from Yemen (Forsskål 1775), has convinced us that this material pertains to the species traditionally known as *Cistanche tubulosa*.»

Nous en concluons que *C. tinctoria* est une espèce arabo-asiatique et que ce nom ne peut pas être appliqué aux cistanches des steppes arides et sahariennes du Maghreb.



Cette part originale de Forsskal peut être considérée comme le type de *C. tinctoria*. Cette plante du Yemen a des dimensions et un port très différents de ceux des plantes du Maghreb.



P02983472-3, deux parts de *C. tinctoria* rapportée par Deflers de son voyage dans le Yemen en 1887.

Le contexte botanique : comment nommer les cistanches des steppes arides et sahariennes ?

Les cistanches des steppes arides et sahariennes sont connues depuis des millénaires par les populations locales qui en consommaient les tiges en période de disette ou les utilisaient comme plantes médicinales.

Maire connaissait bien ces plantes et a fait le choix de les assimiler à *C. phelypaea* dans *Mission du Hoggar II - Etudes sur la flore et la végétation du Sahara central* (1933), le *Catalogue des plantes du Maroc* (1934), ou *Etudes sur la Flore et la végétation du Tibesti* (1950, en collaboration avec Monod qui note que les espèces parasitées sont *Tamarix* et *Salvadora*).

Cistanche Phelipaea (L.) P. Cout. — *Lathraea Phelipaea* L. — *Phelipaea lutea* Desf. — *P. lusitanica* Schultz — *P. senegalensis* Reut. — *P. lutea* var. *major* Reut. in DC. — *C. tinctoria* (Forsk.) Beck — Sur les racines des Chénopodiacées (2), des *Calligonum* et *Tamarix aphylla*, dans les halipèdes, les dunes et les pâturages arides du littoral et des régions steppiques et désertiques — Mars-mai.

ED. ES. T. WN. WS. SW. H. S. WD.

Aire géogr. — Espagne mérid. Portugal. Canaries. Afrique septentr. Arabie Pétrée. Palestine. Syrie désertique.

Extrait de *Catalogue des plantes du Maroc* (1934)

OROBANCHACEAE

Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. — *C. lutea* (Desf.) Hoffm. et Link — *C. tinctoria* (Forsk.) G. Beck — *Lathraea Phelypaea* L. (excl. var. β). var. *transiens* Maire, n. var. — Bracteis et bracteolis lanceolatis ad var. *tubulosam* (Schenk = *Cistanche tubulosa* R. Wight; Beck, Pflanzenreich, 96, p. 32) accedit; sed ab ea antheris plerumque acuminatis, nec non corolla undique lutea recedit. Caulis, squamae caulinares et bracteae, praesertim juveniles, violaceo suffusi. Antherae brevius acuminatae quam in typo (var. *lusitanica* Coss. pro sp., Maire, comb. nov.), interdum obtusae (in specimine ad radices *Calligoni* lecto).

Très répandu dans les lits d'oueds de l'étage tropical et de l'étage méditerranéen inférieur, où il vit en parasite sur les racines d'*Atriplex Halimus* L., de *Calligonum comosum* L'Hér., de *Tamarix aphylla* (L.) Karst.

Hoggar: entre In-Amgel et Tit, 1130 m, n° 912; Tamanghasset, 1400-1500 m, n° 913; Oued Amsa, 2300 m, Oued Ilaman, 2000-2100 m; Issek-karassen, 2070 m; Imarera, 1900-2000 m; O. In-Deleï, 2300 m; O. Tarouda, 2150 m; Tezzeït, 1700-1800 m.

Tefedest: Oued Ahetes, 1100-1200 m. n° 1139.

Collines cristallines au N du Hoggar: Oued Ahellagan (GEYR).

Tassili-n-Ajjer: In-Kelmet (GEYR).

Tadmait: fréquent dans les lits d'oueds (CHEVALLIER); Aïn-el-Hadjadj, 600 m.

Aire géographique — Péninsule ibérique. Afrique du Nord. Egypte. Arabie. Palestine. Afrique tropicale.

Obs. Cette plante (arabe: *danoun*) est récoltée jeune par les indigènes, puis placée dans le sable sous une couche de drinn (*Aristida pungens*) jusqu'à noircissement et dessiccation. Le produit sec est moulu et utilisé dans l'alimentation (VOINOT).

Extrait de *Mission du Hoggar II - Etudes sur la flore et la végétation du Sahara central* (1933) Maire basait sa description des espèces principalement sur la morphologie florale. Il nomme ici var *lusitanica* les plantes côtières et var *transiens* celles du Sahara. Il note avec précision les plantes hôtes, *Atriplex halimus*, *Calligonum comosum* et *Tamarix aphylla* et indique même que les anthères de plantes parasitant *Calligonum* n'ont pas la forme habituelle, mais il n'en tient pas compte sur le plan taxonomique.

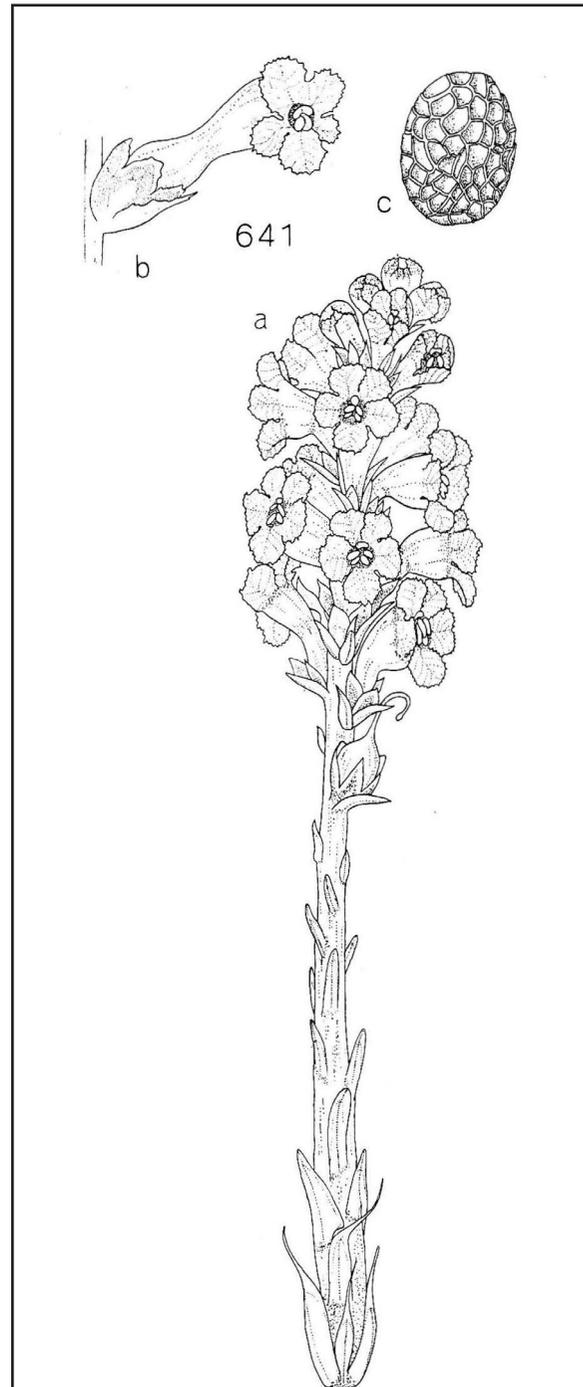
Paul Ozenda été le premier à distinguer les cistanches sahariennes de celles du bord de mer, mais au lieu de les élever directement comme nouvelle espèce, il a cru devoir les assimiler à *Cistanche tinctoria* décrite par Forsskal du Yemen.

La planche de «*Cistanche tinctoria*» d'Ozenda est dessinée d'après un spécimen parasitant *Atriplex halimus*.

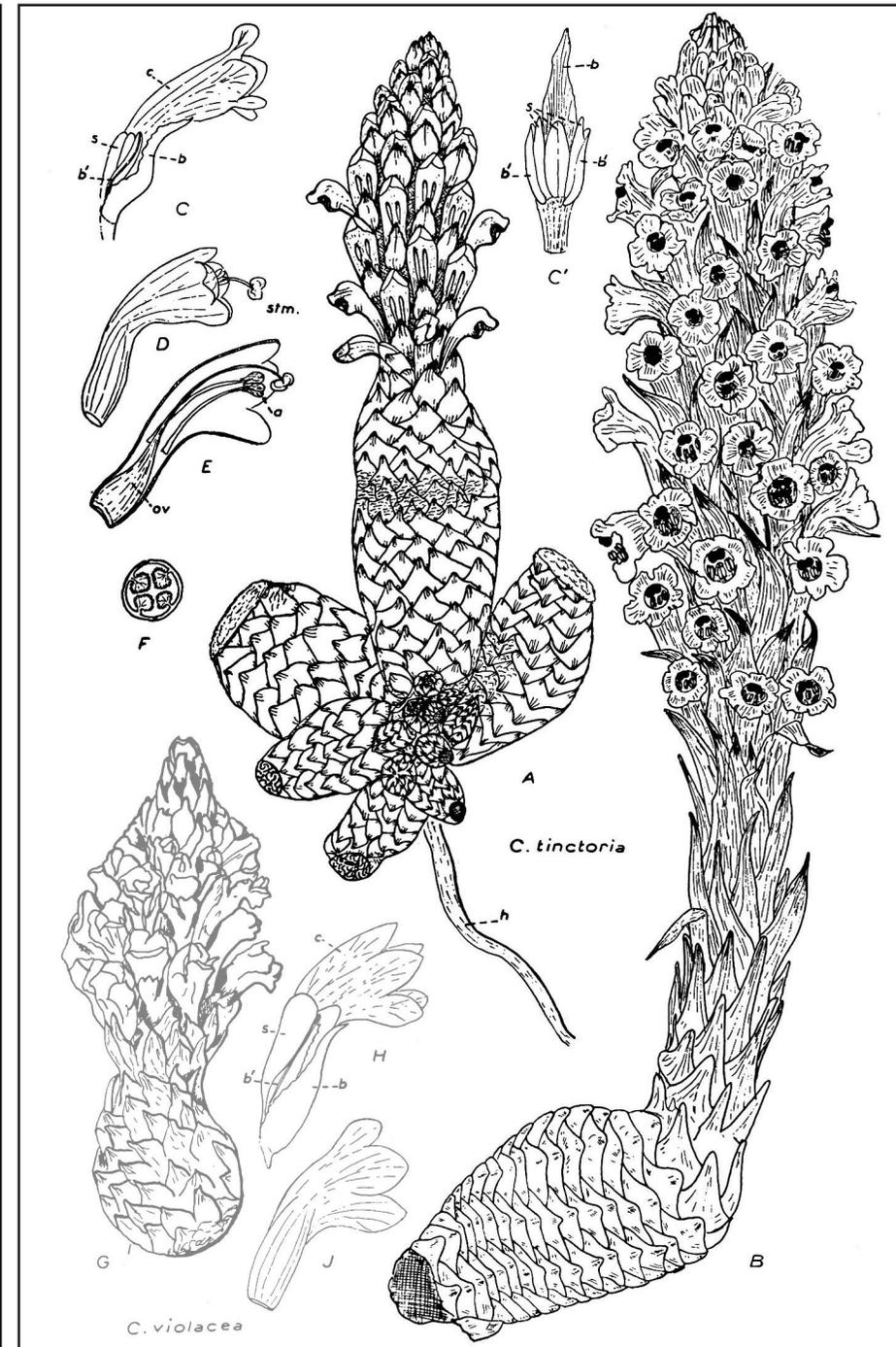
Dans son texte Ozenda note «Parasites sur les Chénopodiacées, plus rarement sur les *Tamarix*».

Nous savons aujourd'hui que la cistanche parasitant *Tamarix* est différente génétiquement de celle parasitant *Atriplex* bien que ne différant morphologiquement que par une taille plus considérable.

Dans le Tafilalet où les deux espèces coexistent, leurs aires de répartition sont disjointes : la «cistanche de la grande arroche» est présente au Nord dans des biotopes à gelées hivernales aux côtés de *Atriplex halimus*, *Hammada articulata* ou *Anabasis aretioides*. Plus au Sud dans les zones sans gelées hivernales, caractérisées par *Acacia raddiana* et *Tamarix aphylla*, nous n'avons jamais rencontré de cistanche parasitant les chénopodiacées pourtant abondantes, mais seulement la «cistanche du grand-tamaris».

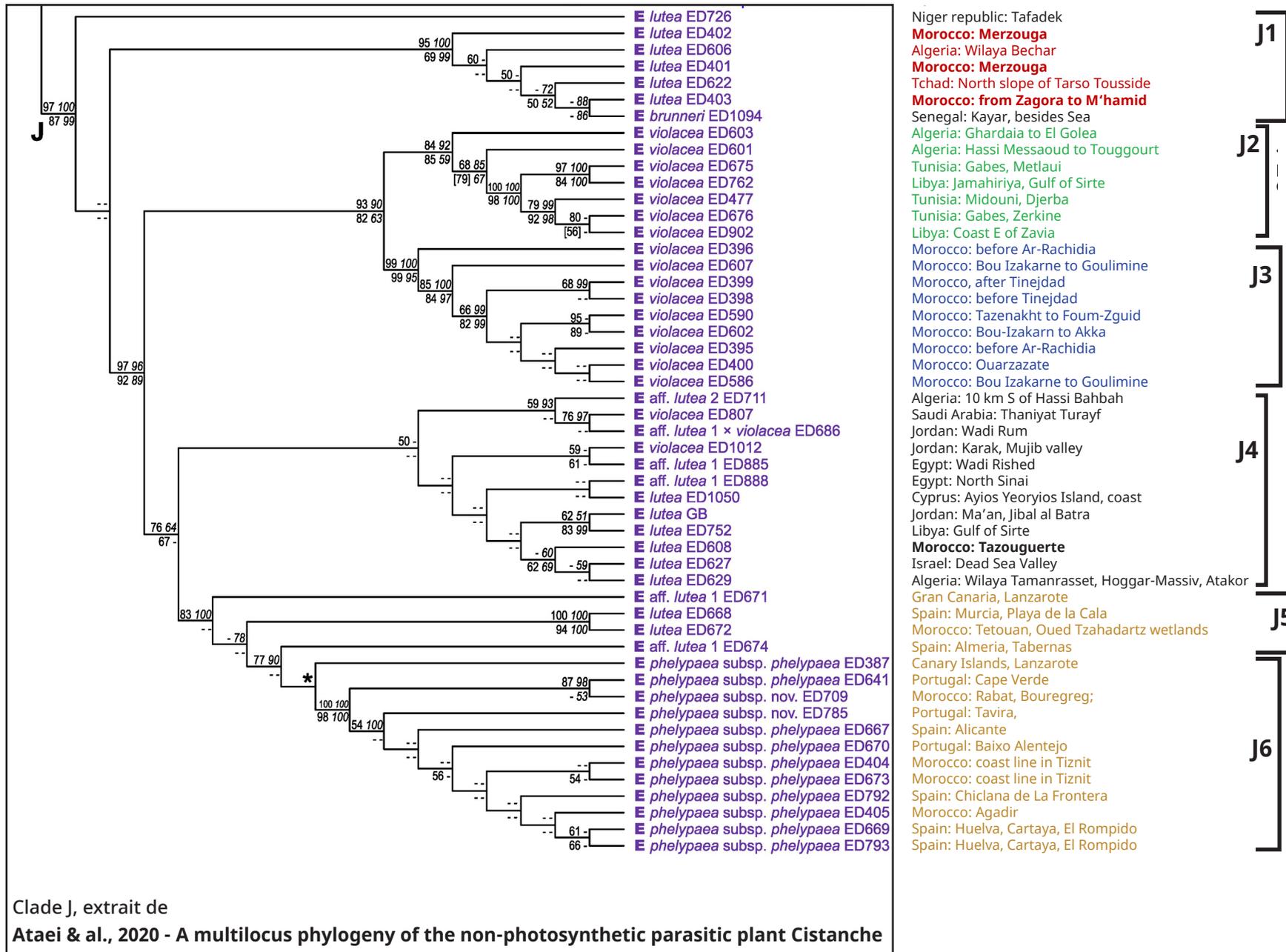


Cistanche phelypaea, dans la *Petite flore des régions arides du Maroc occidental* de R. Nègre, 1961



Cistanche tinctoria dans la *Flore du Sahara* de Paul Ozenda, 1977 (dessin d'après un pied de cistanche parasitant *Atriplex halimus*)

Le contexte botanique : les apports de la phylogénétique



- Niger republic: Tafadek
- Morocco: Merzouga**
- Algeria: Wilaya Bechar
- Morocco: Merzouga**
- Tchad: North slope of Tarso Tousside
- Morocco: from Zagora to M'hamid**
- Senegal: Kayar, besides Sea
- Algeria: Ghardaia to El Golea
- Algeria: Hassi Messaoud to Touggourt
- Tunisia: Gabes, Metloui
- Libya: Jamahiriya, Gulf of Sirte
- Tunisia: Midouni, Djerba
- Tunisia: Gabes, Zerkine
- Libya: Coast E of Zavia
- Morocco: before Ar-Rachidia
- Morocco: Bou Izakarne to Goulimine
- Morocco, after Tinejda
- Morocco: before Tinejda
- Morocco: Tazenakht to Foum-Zguid
- Morocco: Bou-Izakarn to Akka
- Morocco: before Ar-Rachidia
- Morocco: Ouarzazate
- Morocco: Bou Izakarne to Goulimine
- Algeria: 10 km S of Hassi Bahbah
- Saudi Arabia: Thaniyat Turayf
- Jordan: Wadi Rum
- Jordan: Karak, Mujib valley
- Egypt: Wadi Rished
- Egypt: North Sinai
- Cyprus: Ayios Yeoryios Island, coast
- Jordan: Ma'an, Jibal al Batra
- Libya: Gulf of Sirte
- Morocco: Tazouguerte**
- Israel: Dead Sea Valley
- Algeria: Wilaya Tamanrasset, Hoggar-Massiv, Atakor
- Gran Canaria, Lanzarote
- Spain: Murcia, Playa de la Cala
- Morocco: Tetouan, Oued Tzahadartz wetlands
- Spain: Almeria, Tabernas
- Canary Islands, Lanzarote
- Portugal: Cape Verde
- Morocco: Rabat, Bouregreg;
- Portugal: Tavira,
- Spain: Alicante
- Portugal: Baixo Alentejo
- Morocco: coast line in Tiznit
- Morocco: coast line in Tiznit
- Spain: Chiclana de La Frontera
- Morocco: Agadir
- Spain: Huelva, Cartaya, El Rompido
- Spain: Huelva, Cartaya, El Rompido

Nous avons reporté à côté du clade J de Ataei la localisation de ses spécimens ; ce clade se décompose de toute évidence en d'une part les sous-clades J1 à J4 qui regroupent des populations des milieux arides et sahariens, et d'autre part les sous-clades J5-J6 qui regroupent des populations des côtes atlantiques du Portugal, d'Espagne et du Nord du Maroc.

Dans le **sous-clade J1**, ED401, ED402 et ED403 sont des cistanches du Tafilalet parasitant *Tamarix aphylla* (com. pers. Dietmar Quandt) ; avec ED606 en provenance de Bechar nous pouvons conclure à l'existence d'un taxon que nous nommerons provisoirement «*la cistanche du grand-tamaris*» sans préjuger de savoir si ce taxon doit être défini comme une espèce ou comme une sous-espèce. Nous ne connaissons pas l'hôte ou l'écologie des autres spécimens de ce sous-clade.

Le **sous-clade J2** regroupe des populations de cistanches à fleurs violettes d'Algérie, Tunisie et Libye. Il s'agit de toute évidence de *Cistanche violacea* (Defs.) Beck dont le type a été décrit par Desfontaines sous le nom de *Phelipaea violacea* «*in arenis deserti prope Tozzer*», «dans les sables désertiques près de Tozzer» en Tunisie.

Le **sous-clade J3** regroupe des populations de cistanches à fleurs violettes du Maroc, très semblables morphologiquement à l'espèce type, mais distinctes génétiquement. Nous les nommerons provisoirement «*cistanche violacea occidentalis*».

Le **sous-clade J4** regroupe des spécimens en provenance d'une vaste zone géographique, de l'Arabie au Maroc. A ce stade nous pouvons penser que :

- il s'agit de populations des steppes arides et sahariennes
- ces populations sont majoritairement à fleurs jaunes plus ou moins mêlées de violet sans qu'à ce stade on puisse faire la part entre variabilité intraspécifique, hybridation ou introgression.
- le seul spécimen dont nous connaissons l'écologie et la plante hôte est le ED608 ; la population de cistanches de Tazougarte parasite exclusivement *Atriplex halimus* ; morphologiquement elle est indiscernable -sauf par sa taille moindre- de la *Cistanche du grand-tamaris* ; on a là un exemple bien documenté de taxons cryptiques.

Nous nommerons provisoirement les populations de ce sous-clade «*cistanches de la grande-arroche*».

Le **sous-clade J5** regroupe des spécimens proches du *Cistanche phelypaea* des côtes atlantiques.

Le **sous-clade J6** est de toute évidence le *Cistanche phelypaea* (L.) Cout.

Il existe des populations de cistanches qui ne sont pas représentées dans le cladogramme d'Ataei et qui seront décrites plus loin dans ce travail :

- les cistanches à fleurs jaunes plus ou moins lavées de violet des côtes du Sahara océanique
- les populations de cistanches andalouses décrites par Ataei sous le nom de «*cistanche almeriensis*» et par Moreno-Moral & al. sous les noms de «*cistanche lutea var. lutea*» et «*cistanche lutea var. violaceoides*»
- une petite population atypique de cistanches à fleurs violettes de la région de Nador
- des hybrides «cistanche de la grande arroche» x *C. violacea* qui seront décrits plus loin
- ... et vraisemblablement d'autres à découvrir !

Pour y voir plus clair dans cette abondance de taxons, il est indispensable de bien comprendre :

- **quelle peut être la variabilité intraspécifique = des plantes morphologiquement différentes appartenant à la même espèce**
- **comment peuvent se créer des espèces cryptiques = des plantes morphologiquement semblables appartenant à des espèces différentes**

Ce sera l'objet du prochain chapitre consacré à la biologie et à l'écologie des cistanches du Maghreb.

Biologie & écologie

Les graines et leur dispersion

La formation de l'haustorium

La vie souterraine

Les différentes zones de la tige

Les bractées, les bractéoles et le calice

La corolle

Le style et les anthères

La pollinisation

Comment analyser les différences ou les ressemblances entre populations ?

Les (sous-)espèces cryptiques

Quelles sont les pressions de sélection qui font évoluer les Cistanches ?

Les graines et leur dispersion

Les cistanches qui ont les plus grosses fleurs de toute la flore saharienne, ont aussi les plus petites graines, à peine 0,6mm de diamètre !

Mais ces graines sont produites en nombre considérable: un carpelle contient environ 5000 graines, un épi floral moyen compte 80 fleurs et produirait donc jusqu'à 400 000 graines... à condition de ne pas être parasité par des insectes, ce qui est parfois le cas.

Ces graines fines comme des poussières sont facilement emportées par les vents. Mais comment font-elles pour atteindre ce qui est leur but ultime : se retrouver au contact d'une racine d'une plante hôte et y germer ?

Pendant longtemps nous avons supposé que les graines s'infiltraient dans le sol jusqu'à atteindre une racine ; mais nous ne trouvions aucun mécanisme capable d'assurer ce mouvement. Jusqu'à ce que nous réalisions que c'est le contraire qui se produit. Ce n'est pas la graine qui va à la racine, mais la racine qui va à la graine.

Les graines sont dans le sol, en attente, pendant des années, qu'une racine croisse et vienne à leur rencontre. Et lorsque cette rencontre a eu lieu, ce sont les exsudats racinaires de l'hôte qui déclenchent la germination.

En fait cette explication était évidente en pensant aux orobanches parasites des cultures annuelles. Dans ce cas il est clair que les graines du parasite pré-existent à la racine de l'hôte. Et on sait même que les graines d'orobanches peuvent subsister plus de dix ans dans le sol, si bien qu'un champs contaminé ne peut

plus être ressemé avec la même culture pendant des années.

Lorsqu'on observe avec un fort grossissement des graines d'orobanchacées, on voit quelles sont recouvertes d'une multitude de petites cupules ; ces cupules forment autant de ventouses qui permettent à une graine d'adhérer à un grain de sable et d'être entraîné avec lui par les vents ou par les eaux.

Pour *C. phelypaea* dans les sansouires ou pour les cistanches jaunes sur les plages à *Sesuvium portulacastrum*, c'est le mouvement des marées qui enfouit les graines dans la vase ou dans le sable.

Le vent est directement responsable de l'enfouissement des graines pour les cistanches parasitant *Traganum moquini* sur les plages du Sahara atlantique ou *Atriplex nummularia* dans la station d'hybrides de Aïn Beni Matar.

Les crues enfouissent profondément les graines qui parasiteront les grands tamaris dans les lits d'oueds, et les labours dans les parcelles cultivées des oasis.

Ce mécanisme de transport et d'enfouissement explique pourquoi les cistanches se rencontrent sur des hôtes qui colonisent des terrains remués alors qu'elles seront absentes des grandes stations de ces mêmes hôtes lorsque les sols sont consolidés.



Carpelle de *Cistanche violacea*. Les graines sont d'abord jaunes puis noircissent en mûrissant.

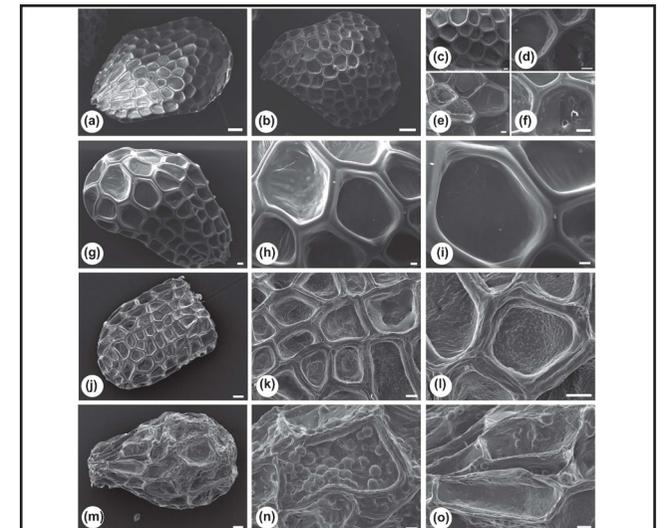


Figure 4. Seed ornamentation in the tribe Orobanchaceae (SEM). Type II: (a)–(f) *Cistanche salsa* (BM 3075), (g)–(j) *Orobanche anatolica* (GZ 571), Type IV: (k)–(l) *Diphelypaea coccinea* (AAD 10676), (m)–(o) *Diphelypaea sornefortii* (H. Peşman 1973); Scale bars: 100 µm (A, B), 20 µm (c, d, e, f, g, j, k, m, n), 10 µm (h, i, l).

Graines d'orobanchacées vues au microscope électronique. L'ornementation permet de déterminer les espèces.

Extrait de : Zare G & Dönmez AA, 2016 - Fruit and seed morphology of the tribe Orobanchaceae.

Voir aussi : Eriksson O & Kainulainen K, 2011 - The evolutionary ecology of dust seeds.

Piwowarczyk R., 2015 - Seed micromorphology of Central Europe Orobanche and Phelipanche

La formation de l'haustorium

Le premier stade de germination de la graine de cistanche sur la racine de son hôte n'est pas observable dans la nature. Mais très rapidement il se forme une zone de de contact qui permet de détourner la sève de la racine vers des bourgeons de tiges.

Sur la photo du haut on voit différents stades de croissance.

Sur la photo du bas on voit que le diamètre de la racine grossit du côté qui apporte la sève descendante alors que l'extrémité qui apporte la sève montante s'étiolle et finit par disparaître.

On pourrait penser que lorsqu'une racine n'alimente plus une plante en sève montante, la plante la laisse dépérir, mais dans le cas d'une racine parasitée c'est le contraire qui se produit.

Il faut supposer que la cistanche ne se contente pas de sucer passivement la racine mais renvoie à l'hôte des signaux chimiques qui induisent une augmentation du volume de sève descendante.

Une telle manipulation de l'hôte par un parasite fait penser -toutes proportions gardées- aux piqûres d'insectes cécidogènes qui induisent la croissance de galles pour héberger leurs larves.



Racines du grand-tamaris parasitées par des cistanches. 20190424, Begaa, gps 30.9293,-3.9740.





Sur ces différentes photos d'haustorium de la *Cistanche du grand-tamaris*, on voit que le tamaris a développé un organe optimisé pour la communication de sève avec la cistanche.

La racine s'élargit selon un cône et se termine par un plateau où les canaux conducteurs de la racine communiquent avec les canaux conducteurs de la cistanche.

Le développement d'un organe aussi complexe par le tamaris n'est certainement pas inscrit dans son patrimoine génétique mais a dû être induit par la cistanche.



20210319 - Boudnib, gps 31.9685,-3.6629,984
Cistanche violaceae sur *Hammada articulata*
 L'haustorium a une structure identique à celui de
 Cistanche du grand-tamaris.



20211129 - Baie de Dakhla, gps 23.7332,-15.7914,1
Cistanche sp sur *Sesuvium portulacastrum*
 L'haustorium est peu développé mais on observe une fois
 encore un épaississement de la racine de l'hôte



20211229 - Oualidia, gps 32.7500,-9.0274,1
Cistanche phelypaea sur une plante de la sansouire.
 L'haustorium n'est pas visible entre les deux tiges. La
 racine n'a pas été coupée, mais elle est plus forte côté sève
 descendante.

La vie souterraine

A partir de la formation de l'haustorium, la cistanche va mener une vie souterraine plus ou moins longue qui se traduit par la formation de bourgeons sur l'haustorium puis par la croissance de tiges à partir de ces bourgeons.

Ces tiges vont croître sous terre pendant un laps de temps plus ou moins long qui se chiffre en mois pour des haustoriums qui sont près de la surface du sol et dont les tiges vont rapidement émerger ou en années pour des haustoriums profondément enfouis et dont les tiges vont avoir plusieurs phases de croissance.

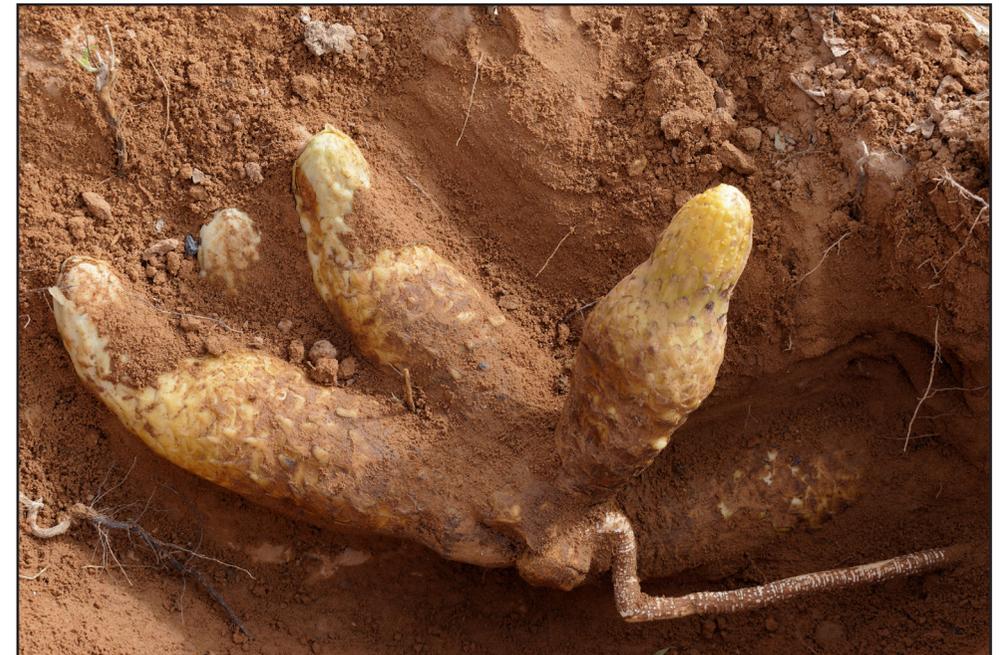
Pendant cette vie souterraine les tiges de cistanches accumulent les réserves nutritives qui permettront plus tard leur émergence et leur floraison.



Cistanche parasitant *Atriplex nummularia*



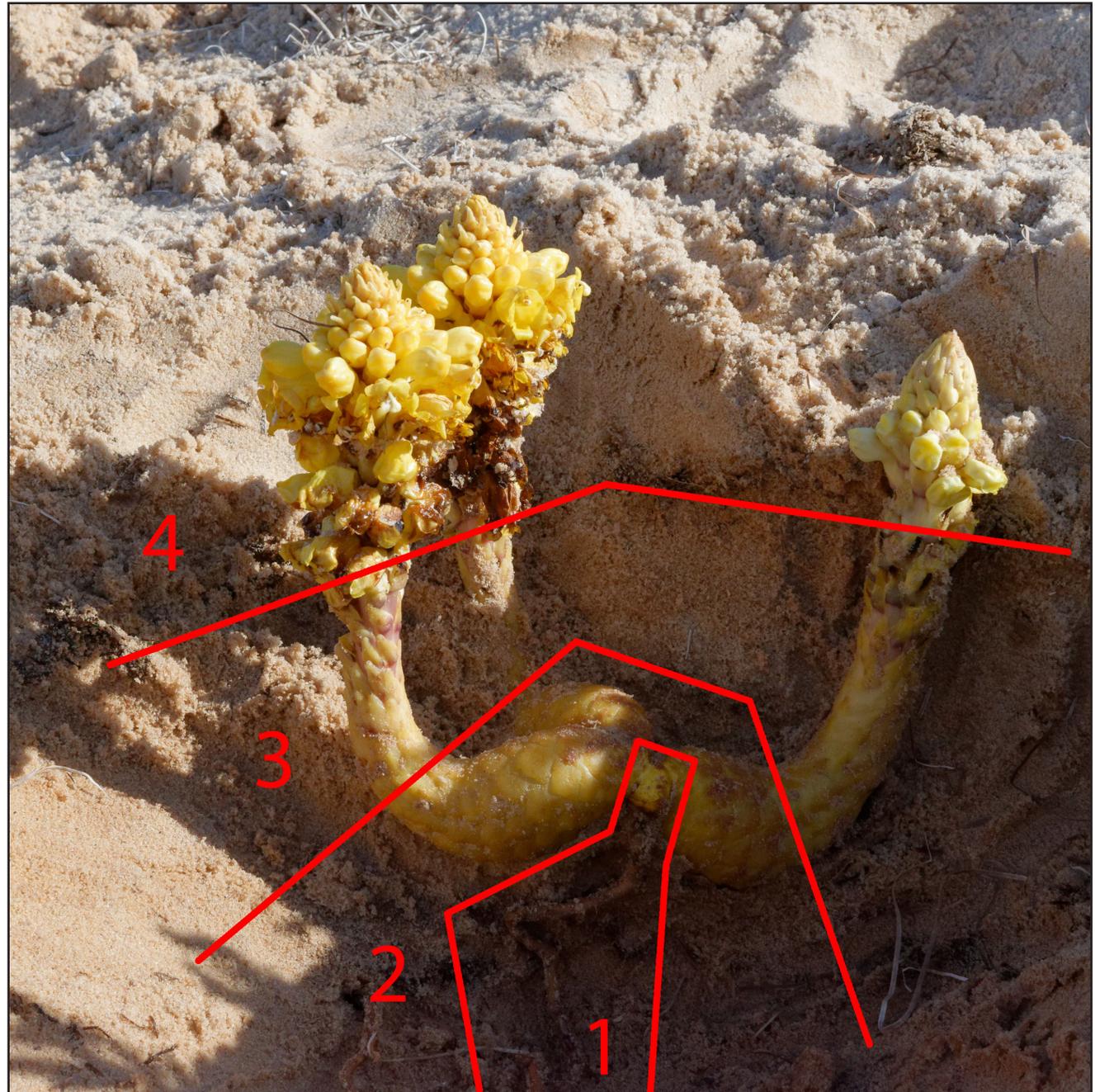
Cistanche parasitant *Tamarix aphylla*



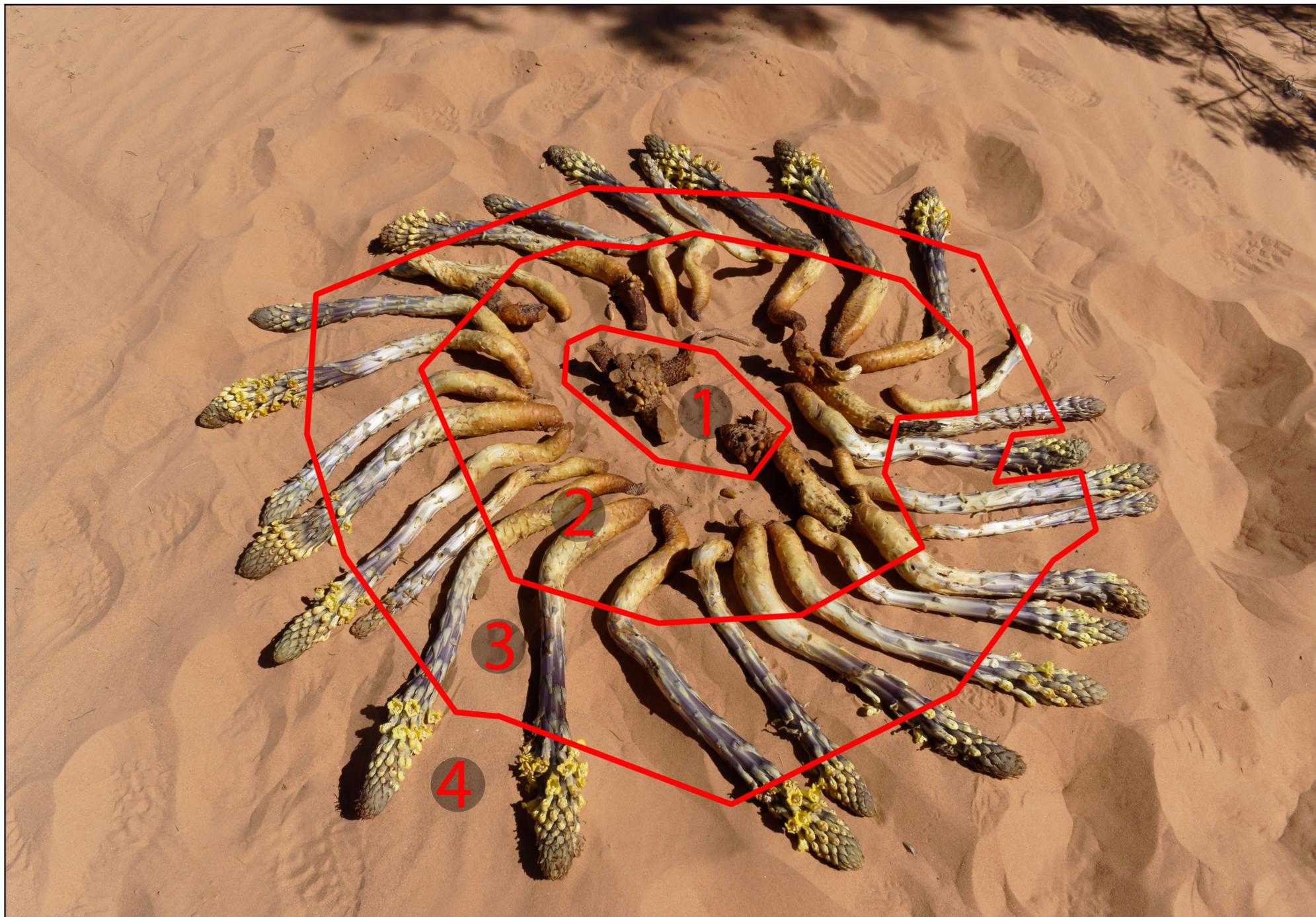
Cistanche parasitant *Tamarix aphylla*

Les différentes zones de la tige

- 1 - **L'haustorium** communique avec la racine de la plante-hôte pour en capter la sève et émet les bourgeons qui donnent naissance aux tiges
- 2 - **La tige dormante** mène une vie souterraine pendant laquelle elle accumule des réserves nourricières. Lorsque les tiges dormantes sont peu nombreuses, elles sont le plus souvent horizontales. Pour des haustoriums profondément enfouis et générant de très nombreux bourgeons, les tiges dormantes peuvent prendre n'importe quelle direction et même être dirigées vers le bas.
- 3 - **La tige émergente** se développe en hiver. Elle commence par prendre une orientation verticale puis traverse l'épaisseur du sol. Dans le cas d'un haustorium pas trop enfoui la tige émerge en fin d'hiver ou au début du printemps. Dans le cas d'un haustorium trop profondément enfoui, la tige peut marquer des pauses et pousser en plusieurs phases sur plusieurs années.
- 4 - **La tige aérienne** apparaît en fin d'hiver ou au début du printemps. Elle peut comporter 2 zones :
 - 4a une partie basse non fleurie ; cette partie basse est longue chez *C. phelypaea* ; elle est courte, voire absente chez les autres espèces.
 - 4b un épi floral terminal



Cistanche parasitant *Sesuvium portulacastrum*



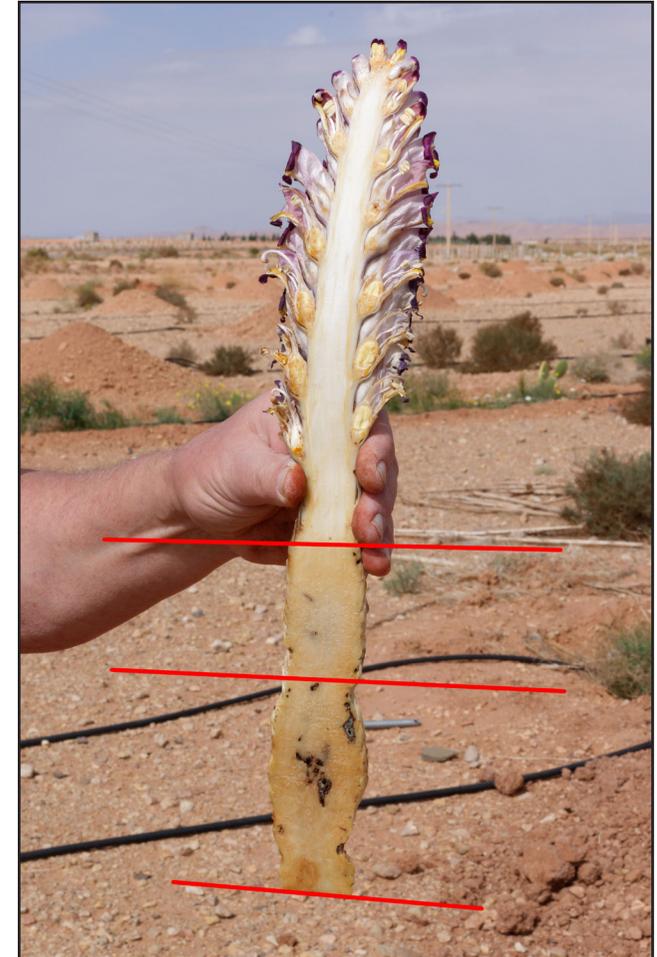
Cistanche parasitant *Tamarix aphylla*



Sur ce pied de *Cistanche phelypaea* les zones dormantes et émergentes sont très courtes car l'haustorium était très peu enfoui. La tige aérienne est très longue ; elle comporte une partie inférieure seulement recouverte de bractées brunes et un court épi floral lâche.



Sur ce pied de *Cistanche violacea* la différence entre zones dormantes et zones émergentes n'est marquée que par un léger étranglement qui correspond vraisemblablement à une pause de croissance pendant l'été.



Coupe dans une de tiges de la photo ci-contre.



20211129, Baie-de-Dakhla, gps 23.7332,-15.7914
Cistanche parasitant *Sesuvium portulacastrum*

La tige est couverte de feuilles sur toute sa longueur. Ces feuilles sont qualifiées «d'écailles» sur la tige nourricière et de «bractées» sur la tige aérienne quand il pousse une fleur à leur aisselle.

La couleur et la forme des feuilles varie progressivement tout au cours de la croissance de la tige.



20170217 - Chegaga - gps: 9.832014,-5.844032,530 (parasitant *Tamarix aphylla*)

Lors de la croissance des tiges, les bourgeons foliaires donnent naissance successivement à des écailles, des feuilles puis des bractées dont la couleur et la forme varient continuellement.

Cela se traduit au stade final par des tiges dont les bractées varient en forme et en couleur en fonction des différences parfois minimes de vitesse avec laquelle elles ont poussé.



20220322 - Jorf, gps 31.4445,-4.3312,795 (parasitant *Tamarix aphylla*)

Les bractées, les bractéoles et le calice

Les bractées sont les feuilles à l'aisselle desquelles apparait une fleur ; elles protègent la fleur aux premiers stades de sa croissance.

Les bractéoles sont deux petites feuilles qui poussent à la base du calice.

Bractéoles et calice sont des organes vestigiaux chez les cistanches. Leurs tissus sont réduits au strict minimum et ils ne jouent plus aucun rôle ni de soutien, ni de protection.

Sur le plan taxonomique ils jouent un rôle d'organes «fossiles» car ils se sont différenciés à un stade ancien de l'évolution des cistanches. De ce fait ils ont été utilisés par les premiers botanistes (Beck, 1930) pour tenter d'illustrer la phylogénie de ce genre. Aujourd'hui la génétique apporte des informations plus fiables qui ont en partie infirmé les résultats de la morphologie (Ataei, 2017).

Sur les 4 grands clades décrits par la génétique, trois se caractérisent par des bractées, bractéoles et calice plus ou moins poilus, dont celui auquel appartient *Cistanche mauritanica*. Ces organes sont glabres dans le quatrième clade auquel se rattachent les autres cistanches violettes ou jaunes du Maghreb.



20220215, Nador-Ghassassa gps 35.2770,-3.0919
Bractée, bractéoles et calice de *Cistanche mauritanica*



20210401 Mengoub, 32.2698,-2.3494. Calice et bractéoles de la *Cistanche de la grande-arroche*.



20210308, Boudnib, gps 31.9880,-3.6722.
Bractéoles et calice de *Cistanche violacea*

La corolle



Cistanche phelypaea



Cistanche mauritanica



Cistanche violacea

Cistanche de la grande-arroche



Cistanche du grand-tamaris



La forme de la corolle est constante pour toutes ces cistanches.

Les 5 pétales sont soudés ; à la base ils forment un tube cylindrique étroit qui a à peu près la même longueur que le calice. Ensuite ce tube forme un coude et s'évase pour former un cône.

Les extrémités libres des pétales sont recourbées vers l'arrière. Le pétale inférieur comporte une gorge plus ou moins marquée.

Le style (l'organe femelle de la fleur), recourbé en forme de crosse, affleure à l'extrémité de la corolle. Les anthères (les organes mâles) sont plus courtes que le style et regroupées juste derrière lui.

Un insecte qui pénètre dans la fleur frotera donc le style avant de froter les anthères. Le plus souvent une fleur sera pollinisée par le pollen d'une autre fleur et non par le sien.



Le pétale inférieur comporte un repli plus ou moins marqué.
On pourrait penser que cette gorge guide les insectes qui pénètrent dans la fleur, mais nous n'avons pas observé qu'elle soit utilisée par les hyménoptères ou les coléoptères.

Le style et les anthères



Le style se termine par un stigmate sur lequel viennent se coller les grains de pollen.

Les 4 anthères sont couvertes de poils entremêlés comme du velcro. Un insecte qui pénètre dans la fleur ne pourra pas prélever le pollen pour s'en nourrir. Par contre il sera attiré par le nectar qui suinte plus bas dans la corolle. En se frayant un chemin il secouera les filets des anthères et sera saupoudré de pollen.





La pollinisation



Les cistanches sont très activement visitées par les insectes. Dans les sansouires, sur les plages, comme dans les steppes arides ou sahariennes, ce sont souvent les seules fleurs disponibles. Leur grande taille et leurs couleurs vives attirent sans peine les hyménoptères sauvages, les abeilles domestiques et les coléoptères.

Ce succès explique que la forme et l'organisation des fleurs est remarquablement constante entre toutes les espèces, il n'y a en effet aucune pression évolutive pour transformer une morphologie parfaitement efficace.

Le seul paramètre variable est celui de la couleur, jaune, violette ou panachée pour les cistanches africaines, ou même blanche ou rose pour les cistanches asiatiques.

Ces différences de couleur ne semblent pas avoir une grande importance car dans la station de cistanches hybrides de Aïn-Beni-Mathar les mêmes insectes fréquentent avec la même assiduité les cistanches des différentes couleurs.

Cette stabilité dans la conformation florale explique que des botanistes travaillant sur des planches d'herbier n'aient pas fait la différence entre des espèces de cistanches pourtant très différentes par leur écologie.



Cistanche parasitant *Atriplex nummularia*

Comment analyser les différences ou les ressemblances entre populations ?

Sur le terrain nous constatons une grande variabilité entre les différentes populations de cistanches et parfois même entre les différents pieds d'une même population.

A quoi sont dues ces variations ? Il peut y avoir différentes causes :

1) variabilité entre populations

- 1a : ces populations appartiennent à des **espèces** différentes avec des patrimoines génétiques différents fixés dans le temps ; ces espèces sont pas ou peu interfécondes et peuvent coexister dans un même milieu
- 1b : ces populations appartiennent à la même espèce, mais poussant dans des milieux différents elles ont évolué localement pour former des **sous-espèces** différentes ; ces populations sont encore très interfécondes et s'hybrident facilement si elles entrent en contact

Certainly no clear line of demarcation has yet been drawn between species and sub-species - that is, the forms which in the opinion of some naturalists come very near, but no quite arrive at, the rank of species ; or again, between sub-species and well-marked varieties and individual differences. These differences blend into each other by an insensible series...

Charles Darwin (1859)
On the origin of species by means of natural selection

2) variabilité à l'intérieur d'une population

- 2a : **variabilité génétique** liée à la reproduction sexuée ; différents pieds provenant du même stock de graines et poussant dans les mêmes conditions peuvent varier sur des points morphologiques mineurs
- 2b : **variabilité édaphique** liée aux conditions du sol
- 2c : **variabilité écologique** liée à la plante-hôte
- 2d : **variabilité biologique** liée au stade de croissance

Dans la nature les choses sont souvent plus subtiles ou plus floues que ces catégories bien tranchées ; chacune de ces causes peut jouer plus ou moins fortement et plusieurs causes peuvent interagir simultanément.

Pour les Cistanches nous avons vu que la principale cause de variabilité était la profondeur d'enfouissement de l'haustorium qui conditionne la durée nécessaire à la croissance, la longueur des tiges, la forme et la couleur des écailles/feuilles/bractées.

3) inversement on parlera de **(sous-)espèces cryptiques** lorsque des populations ne sont pas discernables morphologiquement alors qu'elles diffèrent par leur écologie et par leur génétique.

Bibliographie

- Mayr E., Populations, espèces et évolution - Herman 1974, 496 p.
- Gould S.J., L'équilibre ponctué - Folio essai 2012, 899 p.
- Briggs D. & Walters S.M., Plant variation and Evolution, Fourth Ed. - Cambridge University press 2016, 578p.

Les (sous-)espèces cryptiques

L'analyse phylogénétique de Ataei a mis en évidence deux cas de populations cryptiques qui n'étaient pas différenciables morphologiquement alors qu'elles appartenaient à des sous-clades différents :

- les sous-clades J2 et J3 peuvent être analysés comme deux sous-espèces géographiques de *Cistanche violacea*.

Une étude détaillée de leurs populations devra chercher à établir si il existe des différences morphologiques minimales et quelles sont les plantes-hôtes parasitées.

- les sous-clades J1 et J4 regroupent chacun des populations géographiquement dispersées. Pour le Tafilalet nous savons que le sous-clade J1 contient les cistanches qui parasitent le Grand-Tamaris, *Tamarix aphylla*, alors que le sous-clade J4 contient les cistanches qui parasitent la Grande-Arroche, *Atriplex halimus*.



20220305 - OuedBouKhechba, gps 30.6567,-4.8653,672



20220321 - Tazougarte, gps 32.0475,-3.772,1044

A gauche des (petits) pieds de la «cistanche du grand-tamaris», à droite des (grands) pieds de la «cistanche de la grande-arroche» parasitant *Atriplex halimus*. Ces deux taxons ne se distinguent morphologiquement que par leur taille, la «cistanche du grand-tamaris» étant habituellement plus massive que l'autre. Mais il existe une zone de recouvrement et les petits pieds de l'une ont les mêmes dimensions que les grands pieds de l'autre.

En herbier ces deux taxons ne sont pas différenciables. En laboratoire on peut les discriminer par une analyse génétique. Sur le terrain c'est la plante-hôte qui donnera la seule indication.

Quelles sont les pressions de sélection qui font évoluer les Cistanches ?

L'écologie des cistanches se résume essentiellement à leur relation avec la plante hôte.

Le plus long de leur existence se passe sous-terre ; les conditions d'humidité et de température y sont relativement stables.

Les cistanches n'ayant pas de racines, elles ne dépendent pas de la nature chimique du sol ni de sa teneur en eau. Elles peuvent coloniser aussi bien les sols gorgés d'eau salée des sansouires que les sols hypersecs des déserts.

Les cistanches sont dépourvues de chlorophylle et n'ont pas d'activité photosynthétique. Leurs feuilles sont réduites à des bractées qui protègent le bourgeon terminal pendant l'émergence à travers le sol puis les fleurs au début de leur croissance.

Les fleurs sont très efficaces à attirer tous les pollinisateurs présents dans leur milieu.

La pression de sélection sur les cistanches s'exerce donc principalement sur leur capacité à parasiter leurs hôtes ce qui s'opère en deux temps :

- d'abord vaincre les défenses de l'hôte pour pouvoir mettre en place un haustorium
- ensuite établir des connections efficaces entre les vaisseaux conducteurs du parasite et ceux de l'hôte.

Dans le sous-clade J des cistanches nord-africaines, les cistanches qui ont évolué de la façon la plus différente sont *Cistanche phelypaea* et la «*cistanche du grand-tamaris*».

Cistanche phelypaea vit dans la sansouire, un milieu densément peuplé par des plantes assez petites. Elle est capable de parasiter la plupart des plantes présentes mais chacun de ses pieds ne comporte qu'un petit nombre de tiges n'ayant qu'un petit nombre de fleurs.

Cistanche phelypaea est un parasite généraliste qui compense la petite taille des pieds par leur grand nombre.

La «*cistanche du grand-tamaris*» vit dans des oueds désertiques où le grand-tamaris représente la quasi-totalité de la phytomasse. Elle ne donne naissance qu'à un petit nombre de pieds, mais elle est capable d'induire dans le grand-tamaris la formation d'un plateau racinaire qui va l'alimenter abondamment en sève ; chacun de ses pieds comporte un grand nombre de tiges ayant un grand nombre de fleurs.

La «*cistanche du grand-tamaris*» est un parasite spécialisé qui compense le petit nombre des pieds par leur grande taille.

La spéciation dans les cistanches nord-africaine apparaît donc comme étant pilotée par leur relation à l'hôte, avec deux options : généraliste ou spécialisée.

Dans la littérature consacrée aux orobanchacées l'expression «*host driven speciation*» s'adresse aux parasites que la pression de sélection a conduit à co-évoluer avec un hôte en se spécialisant. Ce phénomène bien décrit pour le genre *Orobanche* est donc aussi présent dans le genre *Cistanche*.

Les cistanches des sous-clades J2 à J4 (*Cistanche violaceae* et «*cistanche de la grande-arroche*») sont intermédiaires par leur bio-géographie et par leur taille entre *Cistanche phelypaea* et la «*cistanche du grand-tamaris*». On peut s'attendre à ce qu'elles aient des stratégies évolutives tantôt généraliste, tantôt spécialisée.



Cistanche phelypaea dans la sansouire, beaucoup de petits pieds avec peu de tiges et peu de fleurs parasitant tous les hôtes disponibles : stratégie généraliste



Cistanche du grand-tamaris, un énorme pied avec beaucoup de tiges et beaucoup de fleurs parasitant le seul hôte disponible : stratégie spécialisée

Bibliographie :

- Press M.C. & al., 1990 - Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher plant hosts
 Schneider A.C. & al., 2016 - Cryptic host-specific diversity among western hemisphere broomrapes (Orobanche)

Inventaire des populations connues

Cistanche mauritanica (Coss. & Durieu) Beck

Cistanche violacea (Desf.) Hoffmanns. & Link

Cistanche violacea subsp. *violacea*

Cistanche violacea subsp. *occidentalis*

Les cistanches violettes de Ghassassa

Cistanche phelypaea (L.) Couthino

La «*cistanche du Sahara océanique*»

La «*cistanche du grand-tamaris*»

La «*cistanche de la grande-arroche*»

Les cistanches hybrides : Mürbeck

Les cistanches hybrides : Schweinfurth

Les cistanches hybrides parasitant *Atriplex nummularia*

Les cistanches d'Almeiria

Cistanche mauritanica (Coss. & Durieu) Beck

Cistanche mauritanica est une espèce rare et très localisée qui pousse sur la côte méditerranéenne de part et d'autre de la frontière algéro-marocaine, entre Nador et Oran. Les citations de GBIF.org pour la Libye et l'Espagne sont des erreurs flagrantes d'identification.

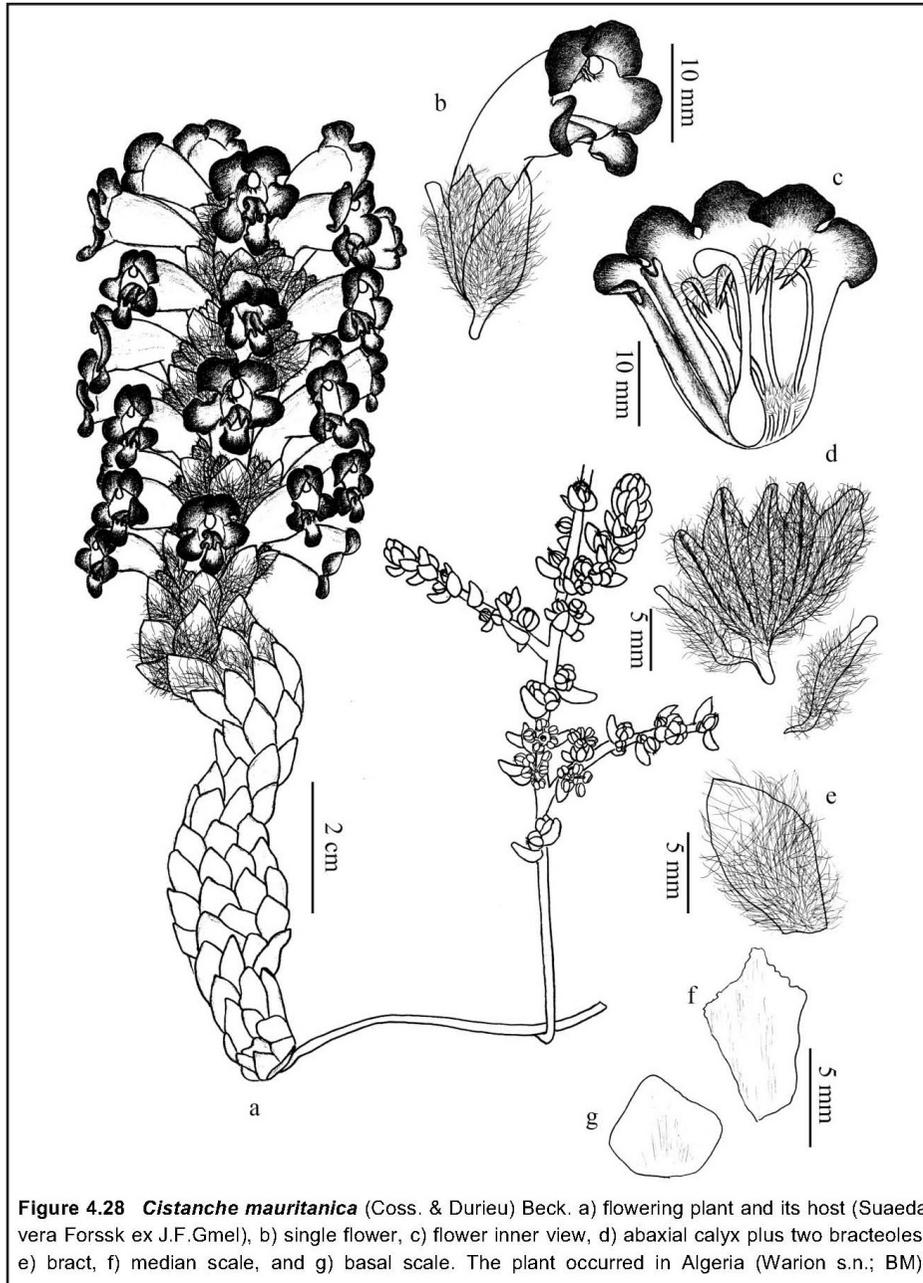
Cette espèce n'était connue que par quelques rares planches d'herbier jusqu'à ce que Mimoun Bachiri, un naturaliste de Nador, en publie des photos sur son site nador-ciel-terre.com.

Cette cistanche a des fleurs violettes à gorge jaune semblables à celles de *C. violacea*, mais elle s'en distingue nettement par ses bractées, ses bractéoles et son calice couverts d'un feutrage de poils.

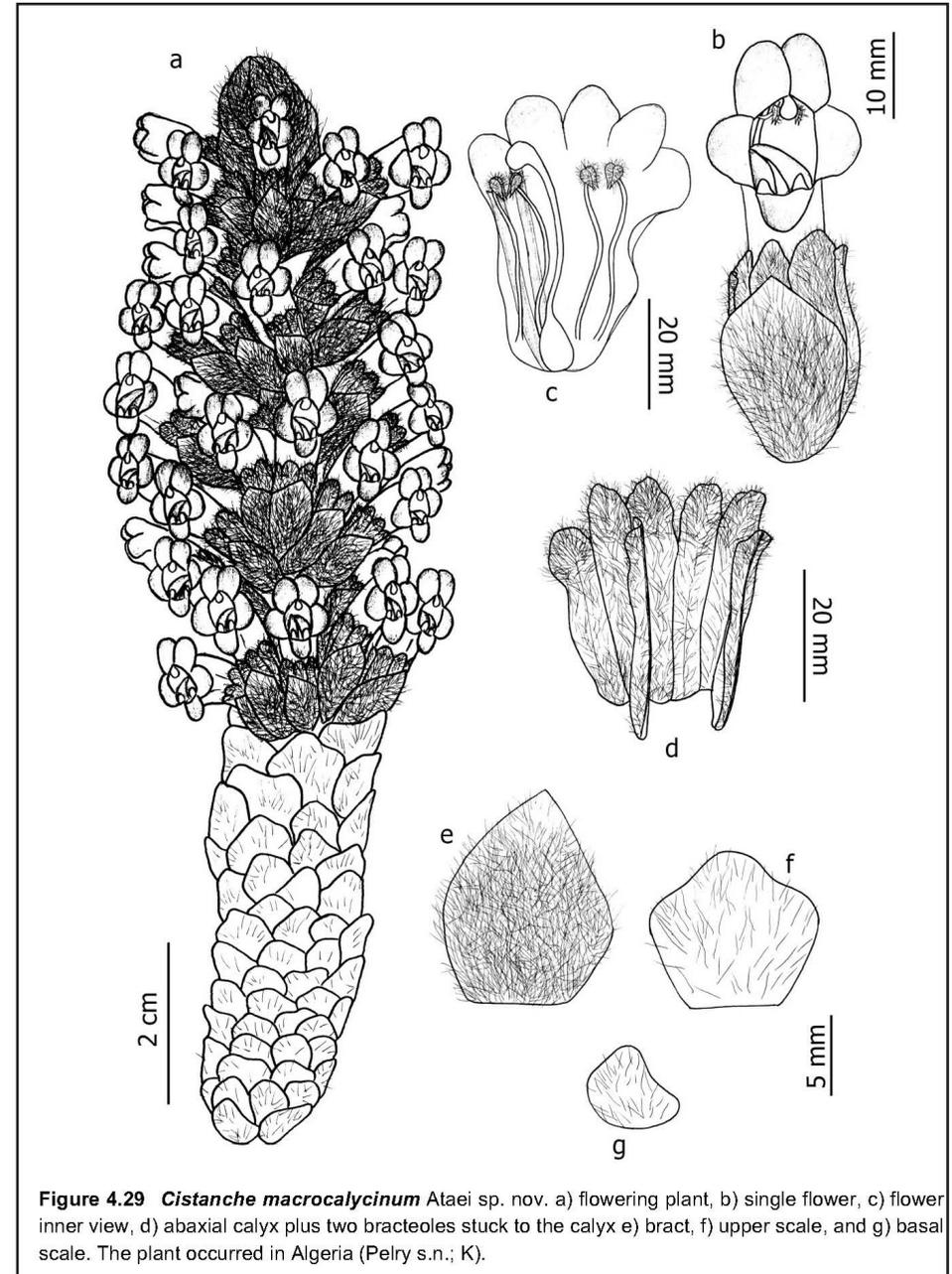
Au Maroc elle est présente par petites stations très localisées, sur des sols humides et salés ; sa floraison est fugace, en janvier-février. Mimoun Bachiri a publié des photos prises sur le site de Beni Sidel Louta ; nous publions ici des photos prises sur le site de Ghassassa qu'il a découvert et qu'il nous a fait visiter.

Ataei (2017) a montré dans son analyse phylogénétique que *C. mauritanica* appartient à un clade bien différencié, «Northwest African clade». Il a trouvé au sein des échantillons de *C. mauritanica* disponibles en herbier deux individus un peu différents qu'il a érigés en une nouvelle espèce, *C. macrocalycinum*. Une étude des populations sur le terrain serait nécessaire pour valider ce nouveau taxon.



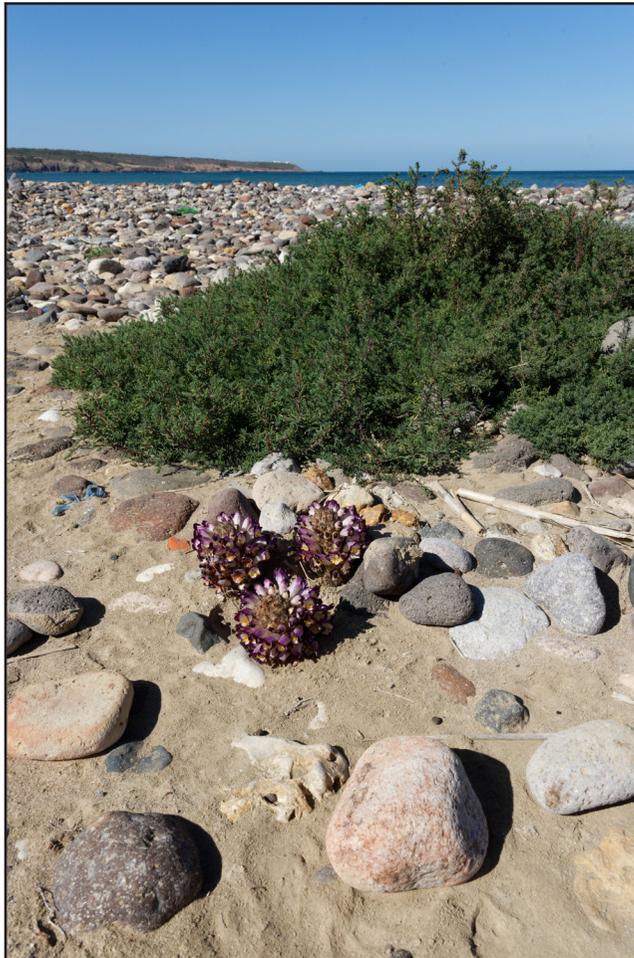


Dessins extraits de la thèse de Najibeh Ataei (2017). Il est peu vraisemblable que deux espèces endémiques rares puissent coexister dans un même espace restreint, sinon



elles se seraient probablement hybridées. Il est plus vraisemblable qu'il n'y a qu'une seule espèce dont les dessins de Ataei indiquent l'amplitude de variation.

Cistanche mauritanica sur la plage de Ghassassa



C. mauritanica parasitant *Suaeda maritima*.



La base des bractées, les bractéoles et le calice sont recouverts d'un feutrage dense qui élimine tout risque de confusion avec *Cistanche violacea*.





En haut une grosse touffe de 9 tiges fleuries à partir du même haustorium.
 En bas une petite touffe de 3 tiges fleuries. La cistanche a parasité une racine de *Suaeda maritima* ;
 le côté de la racine qui captait la sève montante s'est atrophié et a disparu ; la cistanche est alimentée
 par la sève descendante de son hôte.

Un haustorium peut donner naissance à plusieurs générations de tiges qui auront une vie souterraine de plusieurs années avant d'émerger, de porter un épi floral, puis de dépérir. En haut et en bas deux tiges d'âges différents. A leur base on distingue les cicatrices noires de tiges passées et les bourgeons de tiges futures.



Cistanche violacea (Desf.) Hoffmanns. & Link

La génétique a montré que *Cistanche violacea* était composée de deux taxons morphologiquement très semblables.

Ces deux taxons peuvent-ils encore être considérés comme des sous-espèces d'un taxon ancestral qui se serait différencié géographiquement ou doivent-ils être considérés comme deux espèces distinctes ? A ce stade nous n'en savons rien et pour ne pas encombrer la taxonomie avec de nouveaux noms qui risquent d'être superflus, le mieux est de traiter ces deux taxons au niveau sub-spécifique :

- *Cistanche violacea* subsp. *violacea* pour l'espèce-type décrite en Tunisie et occupant une zone qui s'étend de l'Algérie à la Palestine
- *Cistanche violacea* subsp. *occidentalis* pour les populations marocaines.



Cistanches violettes appartenant à l'espèce type algérienne et tunisienne

La couleur de la corolle des cistanches violettes n'est vraisemblablement pas affectée par les conditions de leur croissance mais seulement par des différences d'ordre génétique.

Le tube de la corolle est habituellement blanc, parfois lavé de violet.

Les lobes de la corolle varient du violet-pâle au violet-vif. Le lobe inférieur de la corolle comporte deux plis jaunes.

On observe les mêmes variations de couleur dans les populations de l'espèce type que dans les populations marocaines.

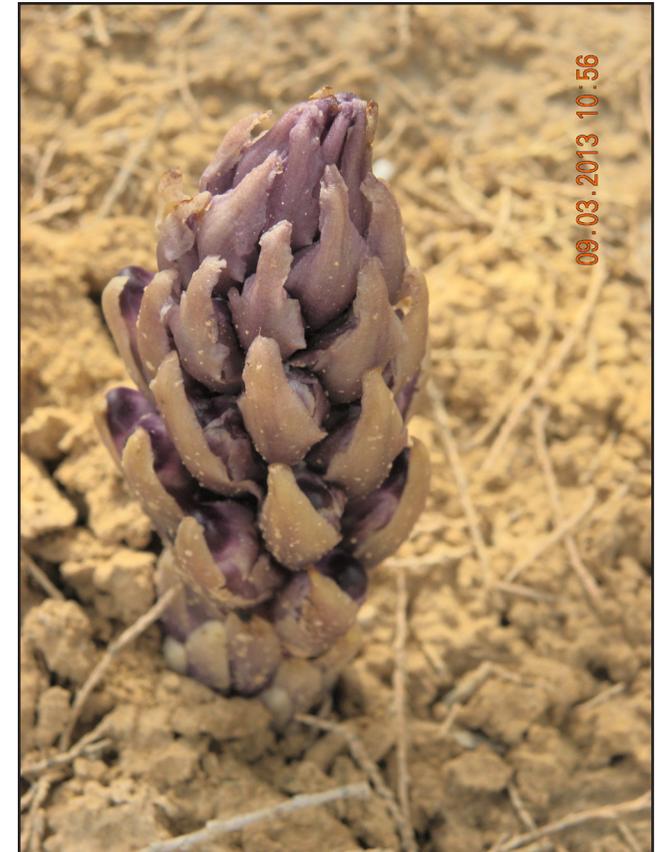


Cistanches violettes appartenant aux populations marocaines

Les cistanches violettes en Tunisie : *Cistanche violacea* subsp. *violacea*



Cistanche violacea subsp. violacea en Tunisie : Chenini, Gabes (2013)



Dans cette station sur sol salé, près de la mer, *Cistanche violacea* parasite *Limoniastrum guyonianum* Boiss.

Ces cistanches ne sont pas très grandes, peut-être parce que leur hôte est lui même de taille modeste.

(Photos Ridha El Mokni)

Cistanche violacea subsp. violacea en Tunisie : Borj El Khadra, Tataouine (2021)



Dans cette saharienne, au point le plus méridional de la Tunisie, *Cistanche violacea* parasite *Tetraena alba* (L.fil.) Beier & Thulin.

(Photos Ridha El Mokni)

Cistanche violacea subsp. violacea en Algérie



Photo inaturalist.org / Souhila
Batna
Hôte inconnu



Photo inaturalist.org / Zaidi
Bechar
Hôte inconnu

Cistanche violacea subsp. violacea en Algérie



Photo inaturalist.org / Khellaf Rebbas

Biskra

Hôte : probablement *Astragalus armatus* Willd.



Photo inaturalist.org / Khellaf Rebbas

Biskra - rare exemple de *Cistanche violacea* partiellement albinos

Hôte : probablement *Hammada articulata* (Moq.) O. Bolòs & Vigo

Cistanche violacea subsp. violacea en Algérie



Photo inaturalist.org / Khellaf Rebbas
Chott el Hodna
Hôte : inconnu



Photo inaturalist.org / Larbi Afoutni
Maarif
Hôte : *Hammada articulata* (Moq.) O. Bolòs & Vigo



Photo inaturalist.org / Mohamed Mebarki
Hassi Messaoud
Hôte : *Hammada articulata* (Moq.) O. Bolòs & Vigo

Cistanche violacea subsp. violacea en Algérie



Saoura
Hôte : inconnu
(Photos Salima Benhouhou)

Cistanche violacea subsp. occidentalis dans l'ouest du Maroc



20150303, Taidalt, gps 28.7611,-9.7738. Sur cette photo on voit que le vent a mis au jour de nombreuses racines traçantes dont on ne sait pas à quelle espèce elles appartiennent. Impossible de dire si la cistanche parasite un des lupins tout proche ou une plante plus lointaine.



Cistanche violacea subsp. occidentalis dans l'ouest du Maroc



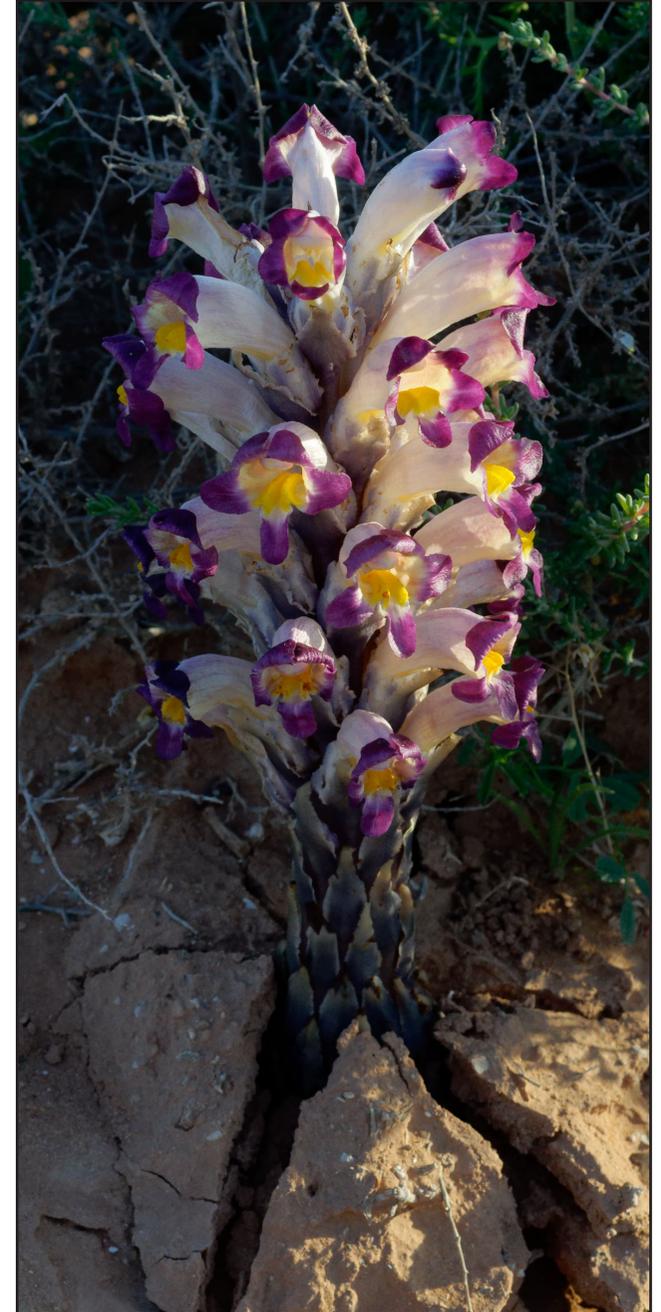
20150306, Route Tata-Igherm-Taliouine. Sur cette photo la cistanche a pour voisins une asphodèle (à gauche), une matthiole (au premier plan) et *Hammada articulata* (en arrière) dont on peut supposer que c'est lui qui est parasité.



Cistanche violacea subsp. occidentalis dans l'ouest du Maroc



20150302, Tighmert, gps 28.9501,-9.9352. Cistanche violette parasitant un pied de *Salsola* sp.



Cistanche violacea subsp. occidentalis parasitant *Hammada articulata* dans le Tafilalet

Dans le Tafilalet, les cistanches violettes ne sont pas rares ; elles sont en tous points semblables à celles que nous vues dans l'Ouest du Maroc.

Un fait qui mérite d'être noté, c'est que dans le Tafilalet nous avons **toujours** rencontré les cistanches violettes parasitant *Hammada articulata*. C'est une caractéristique locale puisque dans l'Ouest du Maroc les cistanches violettes parasitent différentes espèces, pourtant présentes dans le Tafilalet mais pour lesquelles nous n'avons pas d'observation dans une zone que nous parcourons intensivement et que nous connaissons assez bien.

Un autre fait qui mérite d'être noté, c'est que nous avons toujours trouvé les cistanches violettes dans des milieux plus ou moins perturbés où *Hammada articulata* est une pionnière ; nous ne les avons pas trouvées dans les grands regs où les populations bien installées de *Hammada articulata* sont dominantes.



20170329, AinChouater, gps 31.8035,-3.3354



20170317, Boudnib, gps 32.0002,-3.7593



20180323, Vallée-du-Ziz



20210312, Boudnib-nouveaux-jardins, gps 31.9835,-3.669



20210406, Bouarfa, gps 32.4563,-2.0920

***Cistanche violacea subsp. occidentalis* parasitant *Hammada articulata* dans le Tafilalet**



20210319, Boudnib-nouveaux-jardins, gps 31.9685,-3.6629. Les cistanches violettes sont souvent plus petites que les cistanches jaunes. Mais ce n'est pas toujours le cas comme on le voit ici pour un pied de cistanche qui a pu profiter d'un hôte qui disposait de beaucoup d'eau dans un jardin où le goutte à goutte vient d'être installé.

Les cistanches violettes de Ghassassa

Le site de Ghassassa (gps 35.2770,-3.0919), une plage près de Nador, est celui où nous avons observé *Cistanche mauritanica*. Dans ce même site il y a une population de cistanches violettes très différente des sous-espèces déjà décrites.

S'agit-il d'une variation locale de *Cistanche violacea* ou d'un nouveau taxon ?



Les cistanches jaunes de la lagune de Oualidia : *Cistanche phelypaea* (L.) Couthino

Nous avons inventorié des cistanches de la lagune de Oualidia fin décembre 2021. Les cistanches étaient en train d'émerger en grand nombre ; certaines étaient déjà bien fleuries mais aucune n'avait encore fructifié.

Le milieu est une sansouire recouverte par la mer lors des grandes marées, exondée le reste du temps. Les plantes parasitées sont des chénopodiacées (*Arthrocaulon*, *Sarcocornia*, *Halimione*, *Suaeda*, ...) ainsi que la zygothylacée *Tetraena fontanesii*.

Les haustoriums étaient enfouis dans 5 à 15cm de sable vaseux et comportaient de 1 à 6 tiges ; il est possible que des pieds enfouis plus profondément nous aient échappés car non encore émergés.

Les tiges ont un diamètre de 10 à 15mm ; elles sont couvertes d'écaillés puis de bractées jaune pâle dans la partie enterrée et de bractées brun-clair à brun-noirâtre à marge brun-clair dans la partie aérienne.

Les fleurs sont d'un jaune vif uniforme.

Ces plantes sont conformes à celles qui occupent les autres sansouires de la côte atlantique du Nord du Maroc et du Portugal et doivent être nommées *Cistanche phelypaea* (L.) Coutinho.

Nous avons observé cette cistanche vers le Sud jusque dans les sansouires du PN de Khnifiss et de la baie de Dakhla où elle est rare.





Parasitant *Arthrocaulon macrostachyum*

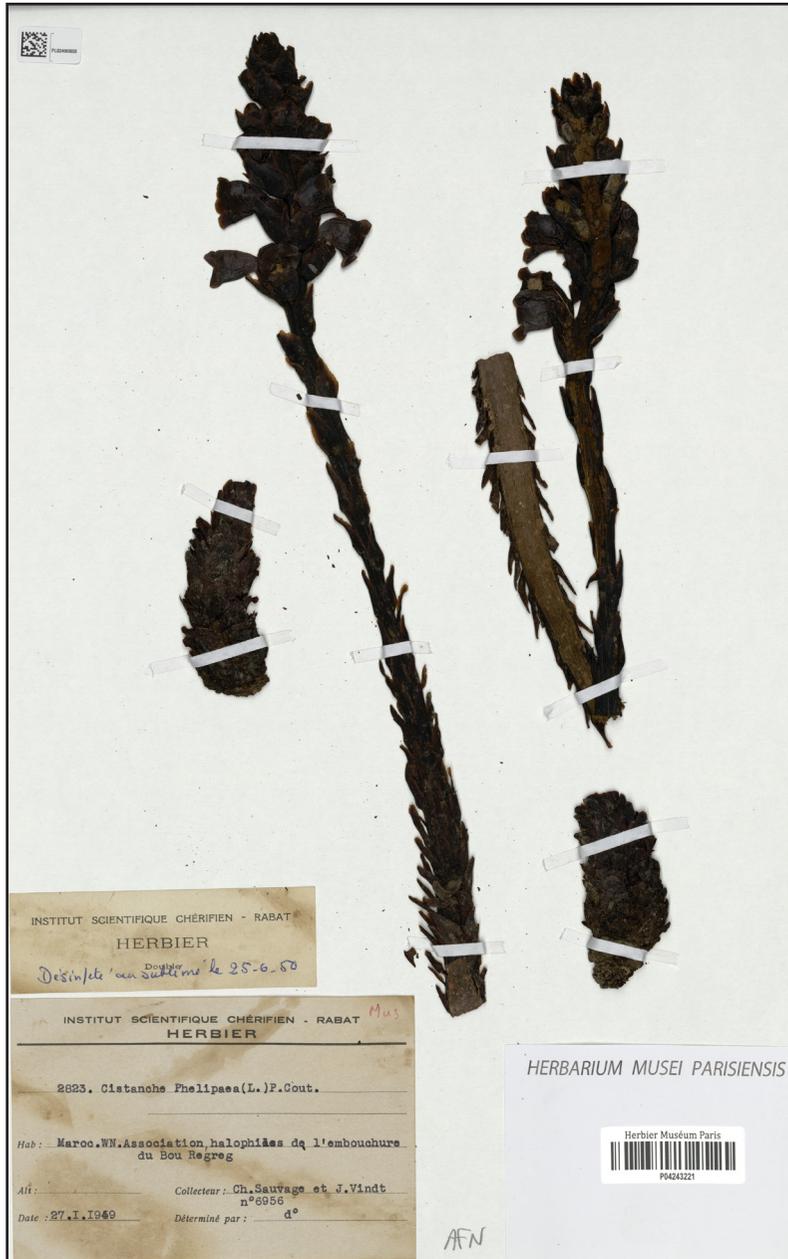


Avec *Sarcocornia* sp., *Tetraena fontanesii*
et *Halimione portulacoides*



Avec *Halimione portulacoides* et *Suaeda cf. maritima*

Dans les sansouires, sauf à déterrer la cistanche et suivre la racine de la plante hôte dans le fouillis de toutes les racines qui s'entrecroisent, il est difficile de savoir quelle est l'espèce parasitée.



Embouchure du Bou Regreg



Lagune de Oualidia



Cistanche phelpaia \equiv *C. lutea*, planche extraite de la Flore portugaise de J.C. von Hoffmannsegg (1809-1840)

La «*cistanche du Sahara océanique*»

Sur les plages et sur les dunes d'arrière-plage du Sahara atlantique, on rencontre régulièrement des petites stations de cistanches sur des plantes très variées.

Ces «*cistanches du Sahara océanique*» sont proches par leur écologie de *Cistanche phelypaea* mais par leur morphologie elles sont proches de la «*cistanche de la grande-arroche*».



20170222 entre ElOuatia et Boujdour, gps 28.2503,-11.6703. Parasitant la caryophyllacée *Polycarpaea nivea* (Aiton) Webb, une espèce commune des plages et arrières-plages du Sahara atlantique.



20170223 entre Boujdour et Dakhla, gps 25.8620,-14.5557. Parasitant l'amaranthacée *Salsola gymnomaschala* Maire





Sur *Traganum moquinii* Webb ex Moq. les cistanches peuvent être grandes à très grandes en fonction de la profondeur d'enfouissement. Les fleurs sont jaune vif avec des lobes plus ou moins lavés de violet ou de brun.



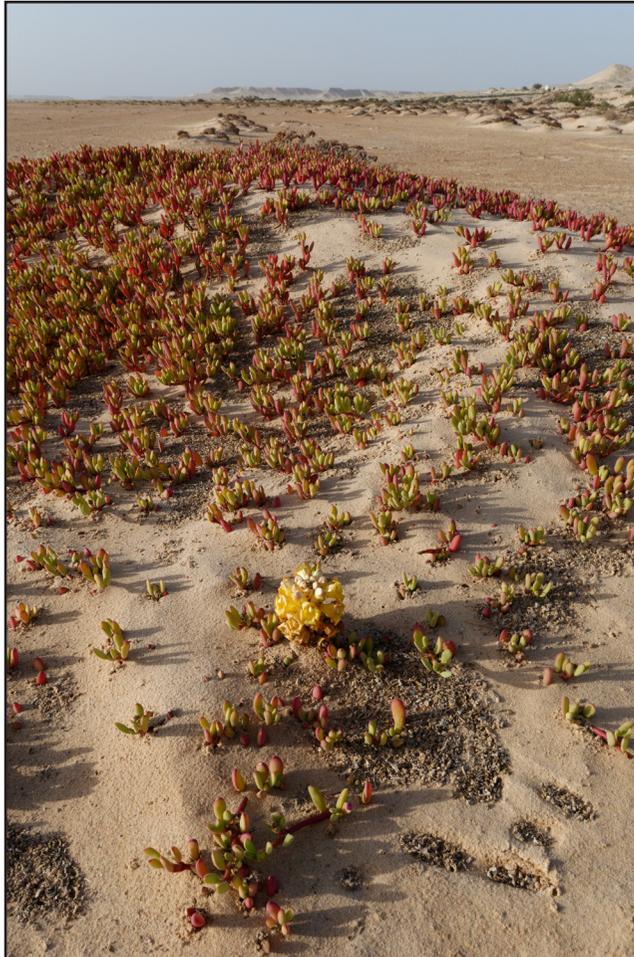


201912, Parc national du Banc d'Arguin, Mauritanie.

Cistanches parasitant la zygophyllacée *Tetraena gaetula* subsp. *waterlotii* (Maire) Beier & Thulin.

La taille des cistanches est variable, en fonction de la profondeur à laquelle est enfouie la racine de leur hôte.

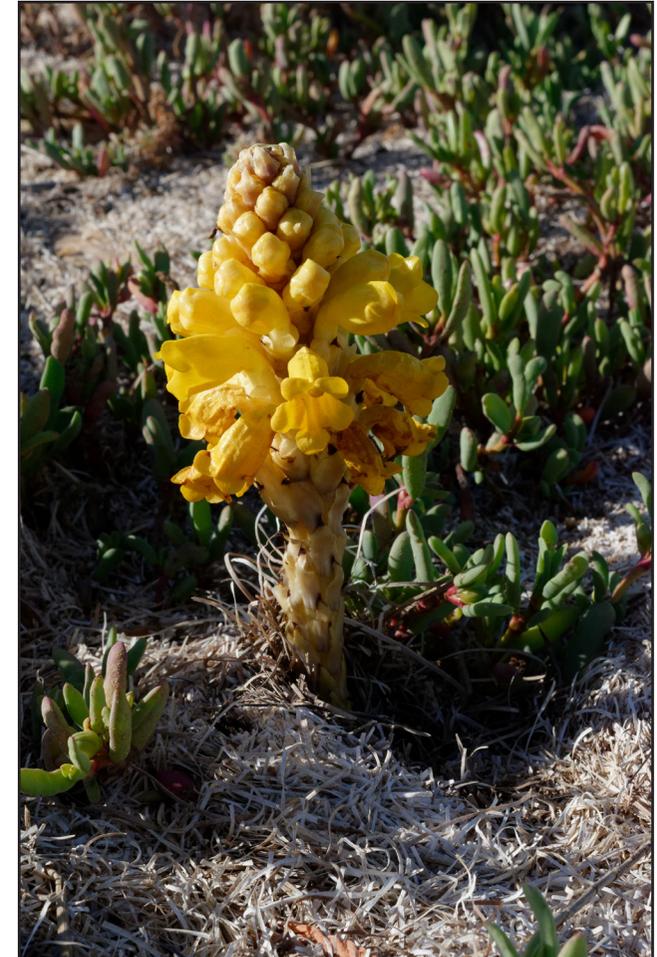




20170223, Baie de Dakhla, gps 23.8958,-15.7122.



20211129, Baie de Dakhla, gps 23.7332,-15.7914.



20211129, Baie de Dakhla, gps 23.7332,-15.7914.

Ces Cistanches parasitant l'aizoacée *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. sont très semblables à celles parasitant la caryophyllacée *Polycarpea nivea*, la zygophyllacée *Tetraena waterlotti* ou les amaranthacée *Salsola gymnomaschala* ou *Traganum moquini*.

Face aux plages du Sahara océanique, les îles arides du Cap-Vert et des Canaries abritent des populations de cistanches très semblables à celles du continent.

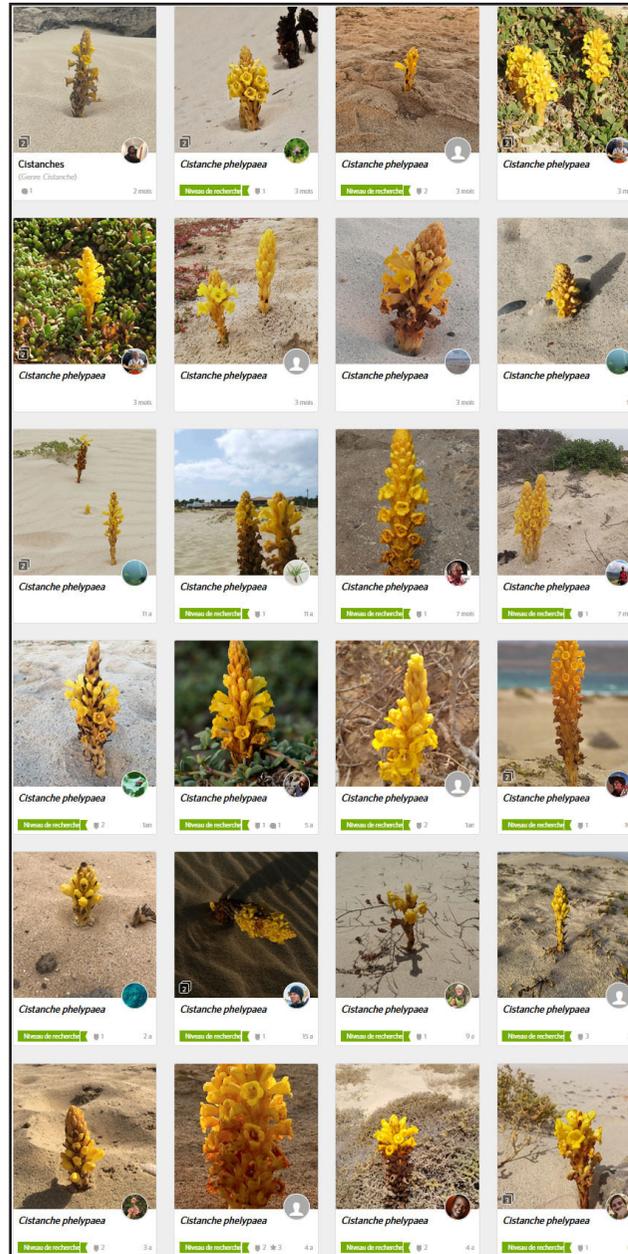
Dans la littérature ces cistanches ont reçu une foule de noms : *C. phelypaea*, *C. lutea*, *C. almeriensis*, *C. tubulosa* (Ataei 2017).

Il est peu vraisemblable que des îles accueillent un tel nombre d'espèces, sinon elles se seraient probablement hybridées pour former une espèce nouvelle.

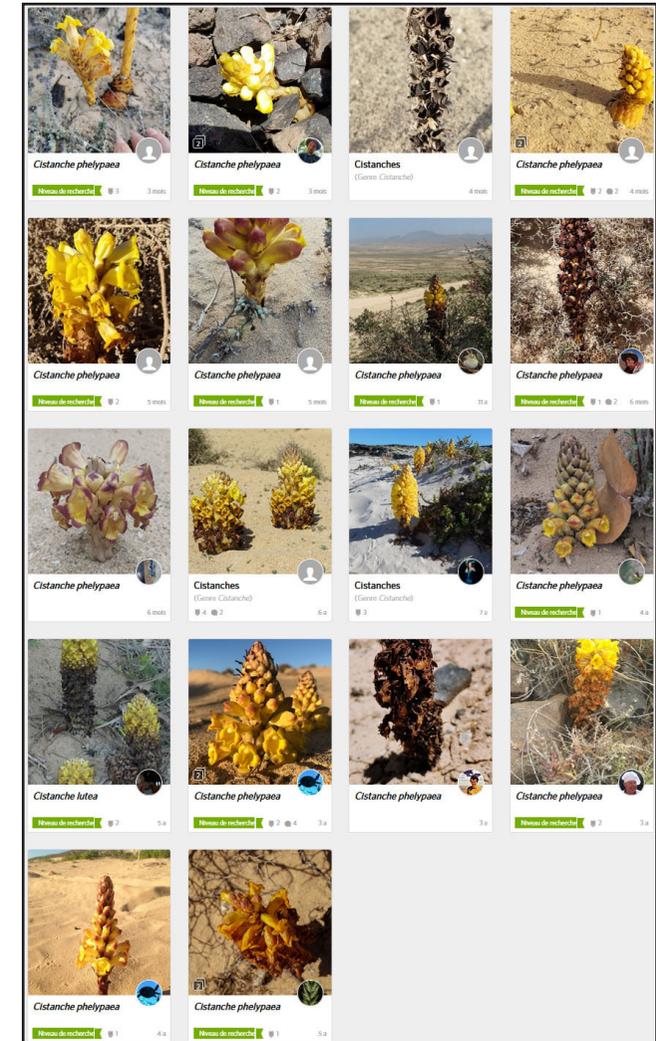
Il est plus vraisemblable que les populations des plages du Sahara océanique, des îles du Cap-Vert et des Canaries ne forment qu'une seule espèce très variable.

Par leur écologie et leur stratégie généraliste, les «cistanches du Sahara océanique» sont proches de *Cistanche phelypaea* ; par leur morphologie elles sont plus proches de la «cistanche de la grande-arroche».

Des prélèvements de ces populations et leur analyse génétique seront nécessaires pour confirmer s'il n'y a bien qu'une seule espèce et quelle est sa position phylogénétique.



A gauche, Cistanches du Cap-Vert dans le site inaturalist.org le 08/08/2022
https://www.inaturalist.org/observations?nelat=17.319176&nelng=-22.593388&swlat=14.727073&swlng=-25.383911&taxon_id=49557



A droite, Cistanches des îles Canaries dans le site inaturalist.org le 08/08/2022
https://www.inaturalist.org/observations?nelat=29.463514&nelng=-13.31543&swlat=27.425414&swlng=-18.391113&taxon_id=49557

La «*cistanche du grand-tamaris*»



Les grand oueds qui descendent de l'Atlas et pénètrent dans le Sahara, Saoura, Ziz, Gheris, Draa, ont par endroits des lits de sable profonds avec une nappe phréatique qui permet à des grands tamaris, *Tamarix aphylla* (L.) H. Karst., de s'installer.

Les racines de ces tamaris peuvent être parasitées par des cistanches énormes. Un même pied peut comporter jusqu'à une trentaine de tiges d'un diamètre d'environ 5cm et d'une longueur qui peut atteindre 100 à 150cm.

La couleur des bractées varie du jaune au violet sombre, elles sont presque toujours très effilées. Les fleurs sont toujours jaune vif.

Ces cistanches peuvent pousser en masse au pied des tamaris ou au contraire par gros pieds isolés à quelques dizaines, voire une centaine de mètres des arbres sur des racines traçantes horizontales.

Dans ces oueds le grand-tamaris est la seule plante hôte. Nous n'avons jamais observé ni que d'autres espèces de tamaris, ni que des chénopodiacées -pourtant abondantes- soient parasitées.



20190223, Begaa, gps 30.9293,-3.9740

Les cistanches sahariennes sont des espèces idéales pour étudier les interactions hôte/parasite car on peut dégager assez facilement l'haustorium du parasite et connaître avec certitude l'identité de l'hôte.

Le grand-tamaris, *Tamarix aphylla*, a deux systèmes racinaires :

- des racines pivots, verticales, qui peuvent aller chercher l'eau de la nappe phréatique jusqu'à quelques dizaines de mètres de profondeur
- des racines traçantes, horizontales, qui courent à quelques décimètres sous la surface du sol sur des distances qui peuvent dépasser la centaine de mètres, pour capter l'eau des pluies ou des crues des oueds.

Les deux systèmes racinaires peuvent être parasités, si bien qu'on peut trouver les cistanches aussi bien au coeur des tamaris que fort loin d'eux.



20220305, Oued Bou Khechba, gps 30.6567,-4.8653. Au coeur d'une tamarizaie sur une dune latérale de l'oued.



20190223, Jdaïd, gps 30.8523,-4.1646. En lisière d'une haie coupe-vent dans une oasis



20170217, Chegaga, gps 29.8320,-5.8440. Sur une racine traçante dans l'erg.



20211029, Taous, gps 30.9033,-4.0072. Sur une racine traçante d'un tamaris coupe-vent dans un champ de maïs.



20170411, Mssici, gps 31.215838,-4.815657. Sur les racines traçantes d'un tamaris dans un champ de fenouil.

La *cistanche du grand-tamaris* est présente au Maroc au long des oueds Draa, Gheris et Ziz.

Elle est présente en Algérie dans la Saouara et dans le Hoggar.

Dans la *Flora libyca* elle citée sous le nom de *Cistanche phelypaea* comme «*A variable species, parasiting on Tamarix, Calligonum etc.*» et sous le nom de *C. tubulosa* «*A species confined to the southern desert areas of Libya and parasiting on roots of Tamarix aphylla, Flower colour varies from purplish~yellow to white.*».

Elle est citée et certainement présente dans le Sahara central algérien et dans le Hoggar, mais Maire regroupait sous le nom de *Cistanche phelypaea var transiens* les cistanches parasitant *Atriplex halimus*, *Calligonum comosum* et *Tamarix aphylla*.

Les données les plus complètes sur ces taxons sont à trouver dans les travaux de l'ethnologue Marceau Gast dans son livre «*Moissons du désert*» que l'on peut consulter sur le site <https://uses.plantnet-project.org> et dont nous extrayons la page suivante.



Cistanche parasitant le grand-tamaris dans la Saoura
(Photos Salima Benhouhou)



Photo extraite du site voyagesaventures.com/voyages-au-sahara/item-227/mars-2006-tadart.

Impossible de savoir quelle est la plante parasitée par cette cistanche du Sud algérien !

Extrait de «Moissons du désert», Marceau Gast, 2000

ĀHLIOU ou ĀHAHEL / Āhliu / danoun / cistanche

L'ĀHLIOU ou *danoun* (en arabe) est très connu dans le Sahara et dans tout le Maghreb. Ses dénominations régionales sont nombreuses et parfois pittoresques ; car rien de plus inattendue que cette tige épaisse (3 à 4 cm), blanche, rose ou jaunâtre qui sort de terre, nue, sans feuillage voisin, d'un aspect appétissant. On la prendrait pour une grosse asperge. Sa hauteur varie de 20 à 30 cm et atteint parfois même 40 cm.

La plante comprend trois parties :

- la tige florale aérienne qui n'est pas consommée : *TAHALAHELT*
- la partie plus ou moins verticale qui va du niveau du sol jusqu'à ce que les Sahariens appellent «la racine mère» : *ĀKOUNEF (IKOUNEFEN)*
- «la racine mère» vieille d'au moins un an, de couleur brunâtre, qui sort presque horizontalement au niveau de la racine sur laquelle ce parasite pompe sa sève. Cette dernière partie s'appelle *DORI* (pluriel : *DORITEN*) ; elle n'est consommée que dans les périodes de grands besoins. Elle se fixe à environ 60 cm ou même 1 m de profondeur.

Les cistanches poussent de décembre à mars. On les reconnaît avant la sortie de la partie aérienne, aux petits bourrelets qu'elles font à la surface du sable dans les lits d'oueds, aux environs des végétaux sur les racines desquels elles vivent. Les nomades disent qu'elles atteignent le «maturité» en avril ; c'est-à-dire qu'après cette époque la plante commence à se dessécher. Il est intéressant de noter que cette plante croît et se développe durant les mois les plus difficiles au point de vue alimentaire. Chacun ne manque pas d'en faire usage en Ahaggar pour allonger les farines dont les stocks s'épuisent, en attendant les caravanes ou les récoltes des jardins.

Les racines de cistanche sont consommées quelquefois comme un légume, bouillies à l'eau, ou rôties, mais le plus souvent après un rouissage qui dure plusieurs jours, en raison de la forte amertume de leur pulpe.

Les pousses encore blanches (*ĀHLIOUEN IMELOULNIN*) sont cueillies, épluchées, mises à tremper dans l'eau (parfois dans un couffin de palme appelé *el qef* en arabe), puis cuites à l'eau salée agrémentée de piment.

On y ajoute, lorsque cela est possible, un peu de beurre fondu, des grains de mil ou de blé concassé pour épaissir cette soupe grossière qui garde toujours une certaine amertume. Cette recette est surtout employée par les sédentaires originaires du Touat et du Tidikelt. Les nomades de l'Ahaggar ont des préparations moins élaborées. Ces mêmes racines sont aussi mises à rôtir sous les braises du foyer. Epluchées après cuisson et immédiatement consommées elles sont, dit-on, «douces comme des pommes de terre». Ainsi préparées, elles sont appelées: *ĀHLIOUEN QUIN KOUNEFEN* ou *IKOUNEFEN*.

Mais l'usage le plus courant de l'ĀHLIOU concerne la racine (*ĀKOUNEF*) cueillie avant son flétrissement, au moment où elle commence à brunir. Elle est écrasée à la pierre sur les rochers lisses appelés *ESALI*, puis recouverte de feuilles de *TANETFERT (Pulicaria crispa Forsk.)*, le tout chargé de blocs fixant ainsi ce lit de végétaux. La même opération se pratique dans le sable d'oued. Le produit brun clair obtenu est laissé à macérer de 5 à 10 jours, parfois davantage ; il devient alors noirâtre et a perdu une partie de son humidité, mais c'est surtout son amertume qui a disparu ; il est appelé *TA-N-TA* ou *ĀHLIOUEN ISSETAFNIN* [L'expression *ta-n-ta* désigne dans certaines formes de langage une chose laide à voir] ; cette opération s'appelle en tamâhaq *ALAKAS OUAN ASAKHEMAR N AHLIOUEN* [*ALAKAS* : «Fait d'être battu à coups redoublés dans un mortier» cf. FOUCAULD, Dict. t.-f., t. III, p. 1060. L'expression ci-dessus pourrait se traduire : «Macération de marmelade de cistanche»]. Ce produit est mis à sécher un jour ou deux, puis pilé au mortier de bois ou broyé à la meule dormante. On mêle parfois sous la molette, au moment du broyage, des grains de blé, d'orge ou de mil. Cette farine est apprêtée en bouillie ou en galette, mêlée ou non à d'autres farines, ou, lorsque cela est possible, à des dattes sèches pilées.

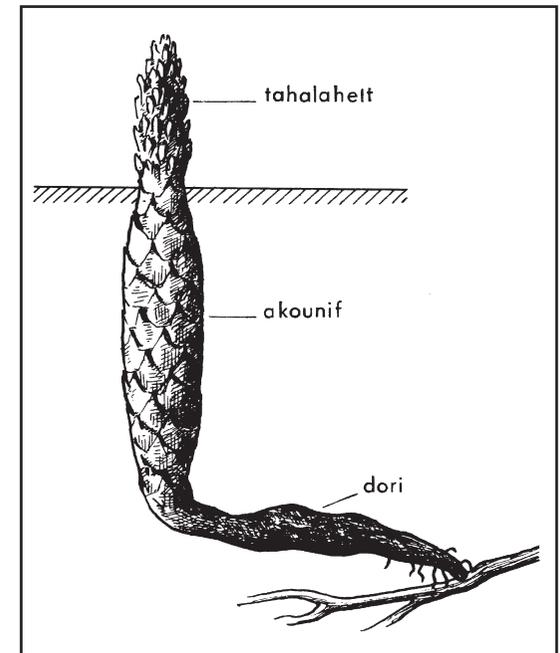
Les racines broyées mises à rouir et séchées, sont parfois stockées en sac, ou déposées dans les réserves des villages. Leur conservation peut aller de 1 à 6 ans sans dommage. J'ai goûté une galette d'ĀHLIOUEN vieux de 5 ans, d'aspect pas très appétissant ; mais son goût, assez peu défini, était fort tolérable.

Quand la famine est aiguë et que les racines les plus accessibles de cistanches sont déjà consommées, les Kel

Ahaggar creusent profondément le sol pour retrouver les racines appelées *DORITEN*, vieilles de un à quatre ans. Elles sont broyées à la pierre, mises à sécher, consommées en bouillie. Ces racines ont très mauvais goût ; leur consommation donne le degré de famine d'une époque.

Beaucoup d'hommes et de femmes, nomades et sédentaires, nous ont dit s'être nourris très souvent et en grande quantité, de cistanches et d'orobanches durant toute leur vie, du Tassili n Ajjer à l'Ahaggar, de l'Adrar des Iforas au Touat.

Cistanche phelypaea (L.) vit en parasite sur les racines des plantes suivantes: *Atriplex halimus* L. (*ĀRAMAS*), *Calligonum comosum* L'Hér. (*ARESSOU*), *Tamarix aphylla* (L.) Karst (*TĀBAREKKAT*), *Tamarix gallica* L. (*ĀZAOUA*), *Aristida pungens* Desf. (*TOULLOULT*), *Salsola foetida* Del. (*ISSIN*). Certains prétendent que la cistanche poussée sur les racines du *TABAREKKAT (Tamarix aphylla* (L.) Karst.) est meilleure.



ĀHLIOU ou Danoun. Seule est appréciée la partie centrale ĀKOUNEF «qui se cuit sous la cendre» (vient du verbe EKNEF : cuire sous la cendre). Dessin de Yvette Assié.

Les Cistanches du Maghreb

Marceau Gast, comme le site Sahara-Nature aujourd'hui disparu (cf ci-contre) confirment la présence de la «*cistanche du grand-tamaris*» dans le Hoggar, mais indiquent que beaucoup d'autres espèces sont aussi parasitées par des cistanches : *Atriplex halimus*, *Calligonum comosum*, *Tamarix gallica*, *Aristida pungens*, *Salsola foetida*, *Pulicaria sp.*, *Cleome sp.*

Notons enfin que Monod et Maire dans *Etudes sur la flore et la végétation du Tibesti* (1950) indiquent p.53 une cistanche parasitant *Tamarix* et p.129 une cistanche parasitant *Salvadora*, *Aristida pungens*, *Eragrostis cilianensis*.

Si la phylogénétique ne nous avait pas indiqué que ce sont deux taxons différents qui parasitent *Tamarix aphylla* et *Atriplex halimus*, nous aurions envisagé une grande espèce variable parasitant toutes les plantes du Hoggar.

A ce stade nous devons supposer qu'il y a dans le Sud-algérien au moins 3 taxons :

- la «*cistanche du grand-tamaris*» parasitant *Tamarix aphylla* et peut être *Calligonum comosum*.
- la «*cistanche de la grande-arroche*» parasitant *Atriplex halimus* et peut être d'autres *chénopodiacées*.
- une cistanche inconnue, appelée «*tamzelit*»* en tamahaq, parasitant *Pulicaria* et *Cleome*.

On peut faire l'hypothèse que ces taxons seraient en radiation évolutive récente sous l'effet de la redistribution de la flore avec la désertification du Sahara au cours des six mille dernières années. Le moteur de cette évolution serait la «*host driven speciation*» qui conduirait à scinder en sous-espèces puis en espèces «spécialisées» un taxon ancestral «généraliste».

La *cistanche du grand-tamaris* serait alors le terme le plus évolué de cette spéciation avec une différenciation déjà inscrite dans la génétique.

* cette mention d'une cistanche parasitant *Pulicaria* et *Cleome* dans le Hoggar est surprenante car rien de semblable n'a été observé dans le reste du Sahara. L'auteure du site sahara-nature botanisait avec des informateurs touaregs qui peuvent nommer les plantes selon des critères différents de ceux des botanistes. Dans le Tafilalet, «n'zilo» désigne en tamazight les cistanches mais également toutes les autres plantes parasites à tiges souterraines des genres *Orobanche*, *Phelipanche* et même *Cynomorium*.



Cistanche phelypaea

Orobanchaceae

Nom tamahaq : Alhéwan

Nom français : Asperge sauvage



Situation : Espèce saharo-méditerranéenne, commune au Sahara septentrional, plus rare au Sahara occidental, central et méridional.

Taille : 60 cm de haut



Plante parasite, la tige se fixe par un suçoir sur la racine de la plante hôte. La plante a un aspect différent en fonction de la plante hôte. Les tiges sont pleines, épaisses, cylindriques, sans chlorophylle.

Les feuilles sont réduites à des écailles jaunâtres. Magnifique hampe florale formée de fleurs jaunes aux corolles en tube.

La plante est petite sur *Pulicaria*, petite et fine sur *Cleome*, moyenne sur *Calligonum*, grosse sur *Tamarix*.

Les noms tamahaq diffèrent selon la plante parasitée : tamzelit pour les cistanches sur *Pulicaria* et *Cleome*, alhéwan pour les deux autres.



On consomme la partie souterraine des jeunes pousses cuite sous la cendre. La plante est amère et fibreuse si on consomme les tiges alors qu'elles sont sorties du sol (voir photo). Les plantes doivent être ramassées avant leur sortie du sol.

Les cistanches qui parasitent *Pulicaria* sont les meilleures, les cistanches qui parasitent *Calligonum* sont plus amères, elles sont riches en féculent.

Les cistanches qui parasitent *Cleome* sont toxiques.

La «cistanche de la grande-arroche»

Les herbiers et la littérature botanique du Maghreb abondent en citations d'une grande cistanche à fleurs jaunes parasitant principalement la grande-arroche, *Atriplex halimus*, parfois d'autres chénopodiacées comme des *Salsola*.

Ces plantes sont nommée «*Cistanche phelypaea* var *transiens*» par Maire ou «*Cistanche tinctoria*» par Ozenda.

Nous avons vu qu'un spécimen de ce taxon, récolté à Tazougarte dans le Tafilalet, tombait dans le sous-clade J4 de Ataei (2020) qui l'inclut dans son «*Cistanche lutea*» polyphylétique.

1. CISTANCHE (voir fig. 140).

A. Fleurs jaunes, ainsi que toute la plante; tube de la corolle s'évasant brusquement au-dessus de l'insertion des étamines; plante puissante de 3 à 12 dm, à tiges souvent en touffes. Parasites sur les Chénopodiacées, plus rarement sur les Tamarix. Sols meubles ou sablonneux. — Assez commun dans tous les Hauts-Plateaux et le Sahara sept., plus rare au Sahara occid., cent. et mérid. *Sah.-mérid.* (*C. lutea* Hoffm. et Link., *Phelypaea lutea* Desf.) **C. tinctoria** (Desf.) Beck.

B. Fleurs bleues-violettes, ainsi que toute la plante, corolle à tube s'évasant progressivement; espèce plus petite que la précédente, de 2 à 5 dm; parasite sur les Chénopodiacées et les *Limoniastrum*. — Plus rare que le précédent: Sahara sept., au Mزاب et dans la région de Biskra; très rare au Sahara cent. *Endém. nord-af.* (*Ph. violacea* Desf.). **C. violacea** (Desf.) Beck.

Une troisième espèce, le *C. tubulosa* R. Whrigt. existe peut-être au Sahara central, sur *Tamarix* et *Calligonum* (Tassili des Ajjer ?).

Clef des cistanches dans la Flore du Sahara d'Ozenda.

Noter que Ozenda ne sait pas trop comment traiter les cistanches qui parasitent les *Tamarix* et qu'il les cite une fois sous *C. tinctoria* et une autre sous *C. tubulosa* avec un point d'interrogation.

En fait *C. tinctoria* = *C. tubulosa* sont deux noms pour désigner les mêmes populations de cistanches présentes de l'Arabie à l'Iran.

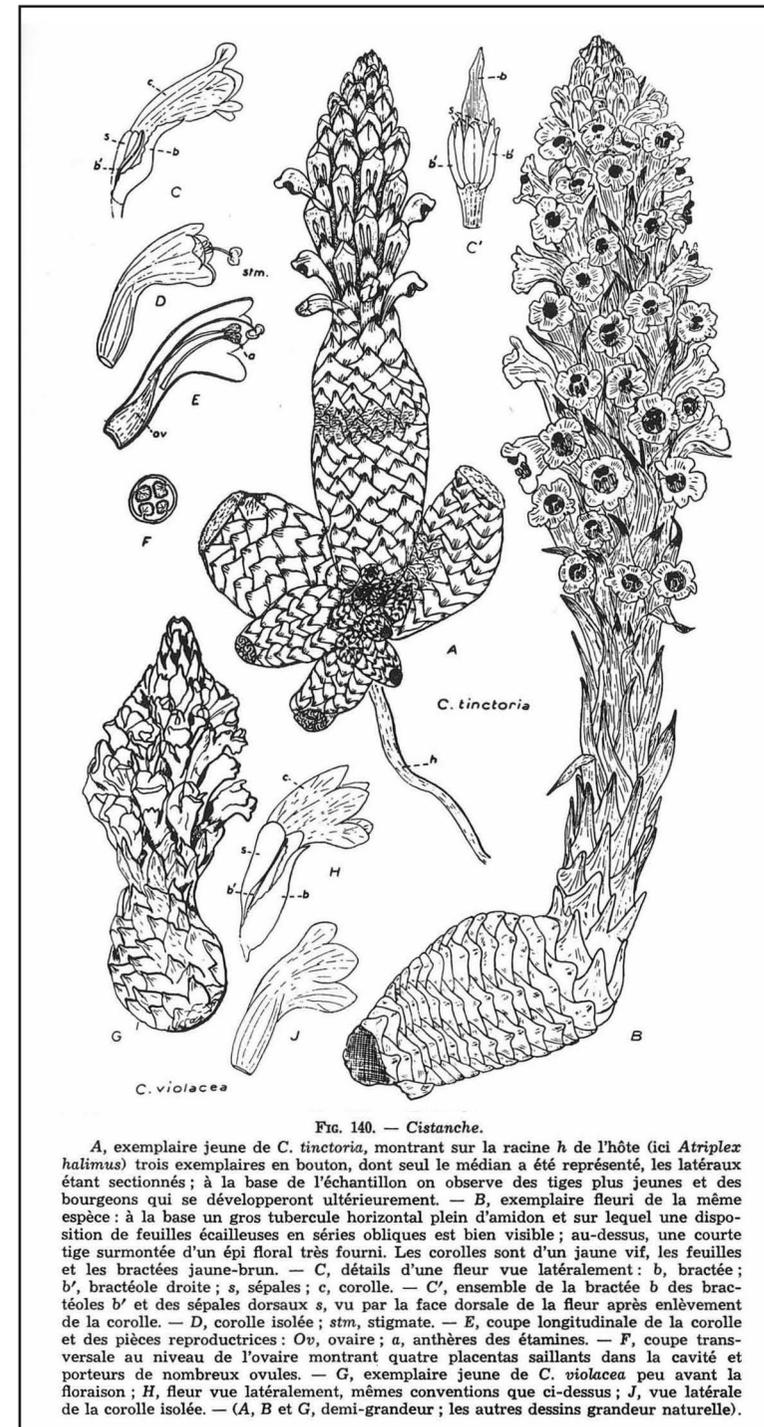


FIG. 140. — Cistanche.

A. exemplaire jeune de *C. tinctoria*, montrant sur la racine *h* de l'hôte (ici *Atriplex halimus*) trois exemplaires en bouton, dont seul le médian a été représenté, les latéraux étant sectionnés; à la base de l'échantillon on observe des tiges plus jeunes et des bourgeons qui se développeront ultérieurement. — **B.** exemplaire fleuri de la même espèce: à la base un gros tubercule horizontal plein d'amidon et sur lequel une disposition de feuilles écailleuses en séries obliques est bien visible; au-dessus, une courte tige surmontée d'un épi floral très fourni. Les corolles sont d'un jaune vif, les feuilles et les bractées jaune-brun. — **C.** détails d'une fleur vue latéralement: *b*, bractée; *b'*, bractéole droite; *s*, sépales; *c*, corolle. — **C'**, ensemble de la bractée *b* des bractéoles *b'* et des sépales dorsaux *s*, vu par la face dorsale de la fleur après enlèvement de la corolle. — **D.** corolle isolée; *stm*, stigmate. — **E.** coupe longitudinale de la corolle et des pièces reproductrices: *Ov*, ovaire; *a*, anthères des étamines. — **F.** coupe transversale au niveau de l'ovaire montrant quatre placentas saillants dans la cavité et porteurs de nombreux ovules. — **G.** exemplaire jeune de *C. violacea* peu avant la floraison; **H.** fleur vue latéralement, mêmes conventions que ci-dessus; **J.** vue latérale de la corolle isolée. — (**A.**, **B.** et **G.** demi-grandeur; les autres dessins grandeur naturelle).

Illustration des cistanches dans la Flore du Sahara d'Ozenda.

La «cistanche de la grande-arroche» en Tunisie



La «cistanche de la grande-arroche» en Tunisie



Photos Ridha El Mokni

La «cistanche de la grande-arroche» en Tunisie



Photos Ridha El Mokni

La «cistanche de la grande-arroche» en Algérie



La «cistanche de la grande-arroche» en Algérie



La «*cistanche de la grande-arroche*» en Algérie



Station de Msila (inaturalist. org / Khellaf Rebbas)

La «cistanche de la grande-arroche» en Algérie



Station de Msila (inaturalist. org / Khellaf Rebbas)

La «cistanche de la grande-arroche» au Maroc

Dans les steppes semi-désertiques ou arides au piémont du Haut-Atlas nous avons observé des cistanches jaunes parasitant *Atriplex halimus*.

Morphologiquement elles sont semblables à certaines des cistanches jaunes du Sahara atlantique ou à des versions réduites des cistanches du grand-tamaris: les pieds ne comportent qu'un petit nombre de tiges d'environ 3cm de diamètre et de 40 à 70cm de long. Les épis floraux sont très semblables avec des bractées effilées et des fleurs jaunes vif.

Nous avons observé ces cistanches jaunes sur des pieds isolés d'*Atriplex halimus* en situation pionnière dans des milieux plus ou moins perturbés ; nous les avons cherchées en vain dans les grandes stations d'*Atriplex* qui colonisent certains cimetières ou des terrasses d'oueds. [Cette observation, qui nous a d'abord étonnés, a trouvé son explication quand nous avons compris que la dissémination des graines se faisait par transport et enfouissement par les vents de sable ou par le ruissellement de l'eau].



20210401, Mengoub, gps 32.2698,-2.3494, altitude 996m.
Cistanche parasitant *Atriplex* sur un accotement routier.



20210401, Mengoub, gps 32.2698,-2.3494, altitude 996m.



20190327, Tamlelt, gps 32.2679,-2.3854, altitude 987m.
Cistanche parasitant *Atriplex* dans un fossé en contrebas de la route N10.

La «cistanche de la grande-arroche» au Maroc



Tazougarte - 32.0475,-3.772,1044

Station de la «cistanche de la grande-arroche» dont provient le spécimen ED608 de l'analyse phylogénétique de Ataei (2020)

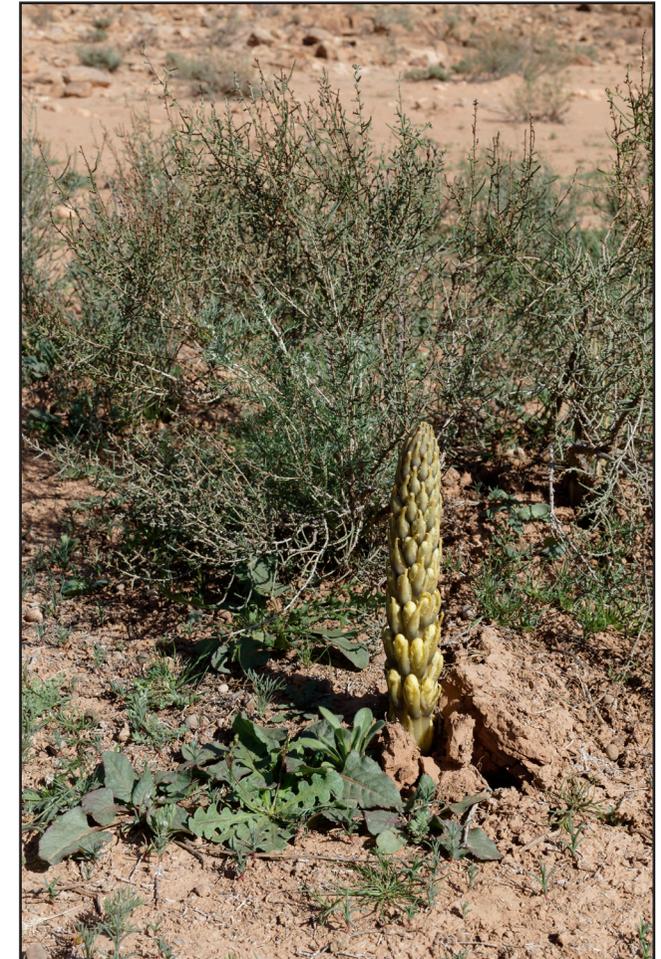
Ci-dessus photo prise le 2022/03/21, à droite photos du même pied le 2022/04/13



La «cistanche de la grande-arroche» au Maroc



20090413 - Taliouine -parasitant *Salsola webbi*



20220328 - Assaki - gps 30.3989 -8.1455,1185
parasitant *Hammada articulata*

Des steppes arides de la Tunisie au Tafilalet, *Atriplex halimus* est majoritairement, voire exclusivement, l'espèce parasitée. Dans l'Anti-Atlas d'autres chénopodiacées sont parasitées.

Mais nous ne connaissons avec certitude l'espèce parasitée que dans un trop petit nombre de cas pour en tirer des conclusions.

Les cistanches hybrides : Mürbeck

Svante Samuel Murbeck, un botaniste suédois a publié dans *Contributions à la connaissance de la flore du nord-ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie* le résultat de ses voyages d'étude dans le Maghreb entre 1897-1900. Il y donne la diagnose d'un hybride entre une cistanche jaune et une cistanche violette.

Cet hybride fut renommé *Cistanche hybrida* par Beck (1930) puis ignoré dans les flores ultérieures.

Moreno-Moral (2018) a mis en doute l'identification de Murbeck «*Our type studies revealed that 'C. hybrida' fits well within the range of variation of C. violacea*».

Murbeck était un botaniste consciencieux et précis ; l'abondance de détails qu'il donne dans sa diagnose d'une plante qu'il a étudiée fraîche sont convaincants.

Le problème vient de ce que Murbeck comme Moreno-Moral ne faisaient pas la différence entre «*lutea*» espèce de bord de mer et «*la cistanche de la grande-arroche*», espèce steppique très proche génétiquement et morphologiquement (la couleur mise à part) de *C. violacea*.

Ceci dit le fait que Murbeck n'ait observé qu'un seul exemplaire indique qu'en Tunisie les deux taxons steppiques à fleurs jaunes ou violettes, soit sont peu interféconds, soit produisent des hybrides moins bien adaptés que leurs géniteurs.



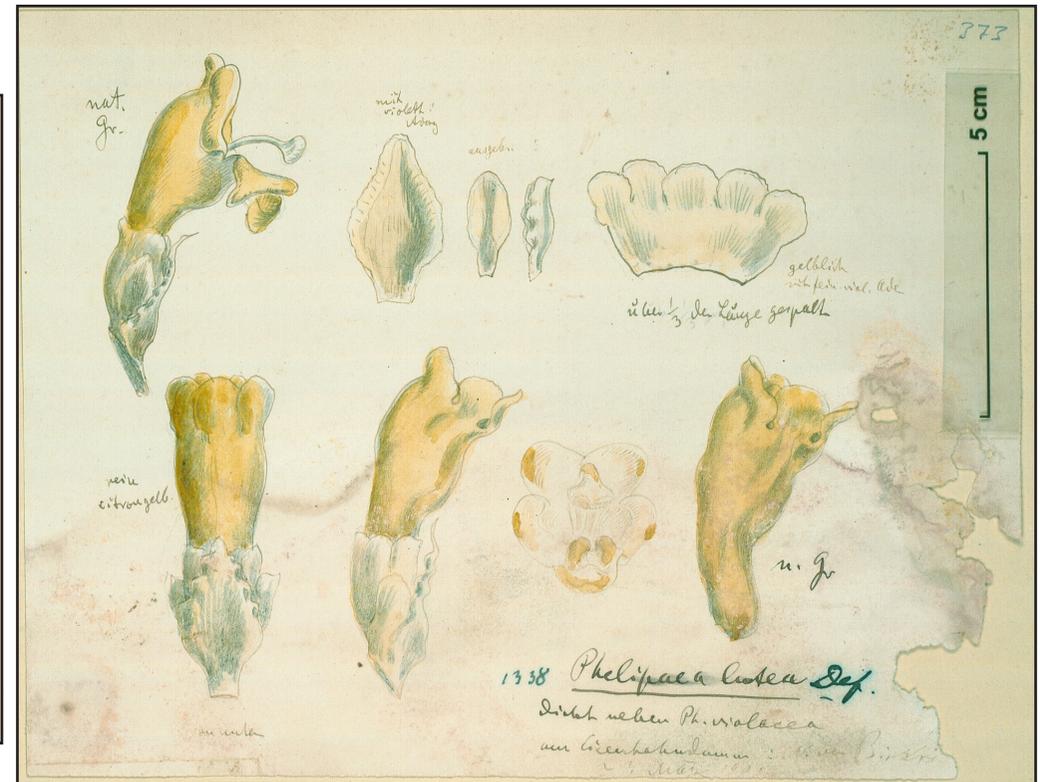
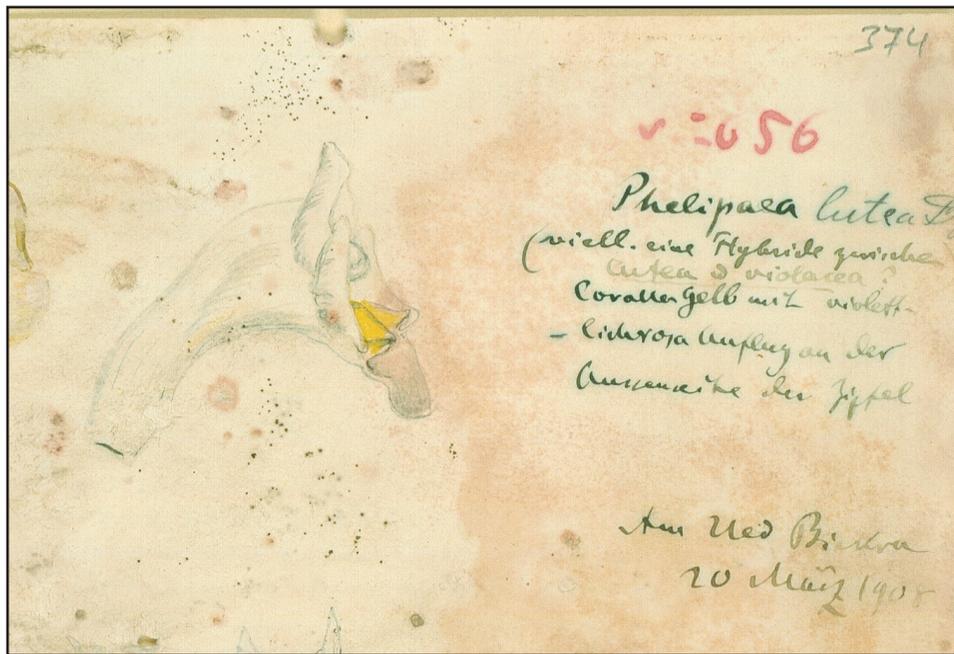
Extrait de Murbeck S.S., 1897-1900 - Contributions à la connaissance de la flore du nord-ouest de l'Afrique et plus spécialement de la Tunisie

***Phelypaea lutea* Desf. X *violacea* Desf. — Nova hybr. —**
 Tiges, écailles, bractées, bractéoles et calices comme dans les parents. Tube de la corolle moins brusquement évasé au-dessus du milieu que dans le *Ph. lutea*, mais plus élargi dans la partie supérieure que dans le *Ph. violacea* (limbe large de 19 à 22 mm., dans le *Ph. lutea* de 20 à 25 mm., dans le *Ph. violacea* de 15 à 18 mm.); lèvres inférieures avec deux plis longitudinaux, formant deux côtes arrondies-obtuses, qui descendent jusqu'au milieu de la corolle en atteignant une longueur de 13 à 15 mm. (dans le *Ph. lutea* ces plis sont peu ou à peine marqués, formant des côtes très obtuses, longues de 8 à 10 mm seulement et qui n'occupent que le tiers supérieur de la corolle; dans le *Ph. violacea* ils sont très hauts, formant deux carènes aiguës qui descendent jusqu'au tiers inférieur de la corolle en atteignant une longueur de 17 à 18 mm.). Anthères à tomentum moins dense que dans le *Ph. lutea*, mais plus abondant que dans le *Ph. violacea*; les loges un peu moins larges et moins brusquement contractées en mucron que dans le premier, mais un peu plus larges et à mucron plus court que dans le dernier. La couleur de la corolle parfaitement intermédiaire: le tube jaunâtre ou d'un blanc sale, avec deux stries latérales d'un violet très pâle (dans le *Ph. lutea* jaunâtre, sans stries violacées; dans le *Ph. violacea* d'un violet pâle ou presque blanc, avec deux stries latérales d'un violet plus foncé); le limbe d'une couleur mélangée de jaune et de violet foncé (dans le *Ph. lutea* jaune, dans le *Ph. violacea* d'un violet foncé brunâtre).

Tunisie. Un seul individu observé près du caravansérail de Bir Saad, dans un endroit où les deux espèces génératrices se trouvent en abondance.

Bien que la faculté de reproduction sexuelle, du moins pour les organes masculins, se soit montrée à peu près normale dans cette plante, je n'hésite pas à la considérer comme une hybride, l'état presque parfait du pollen pouvant très bien s'expliquer par les étroites affinités que présentent entre eux les *Ph. lutea* et *violacea*.

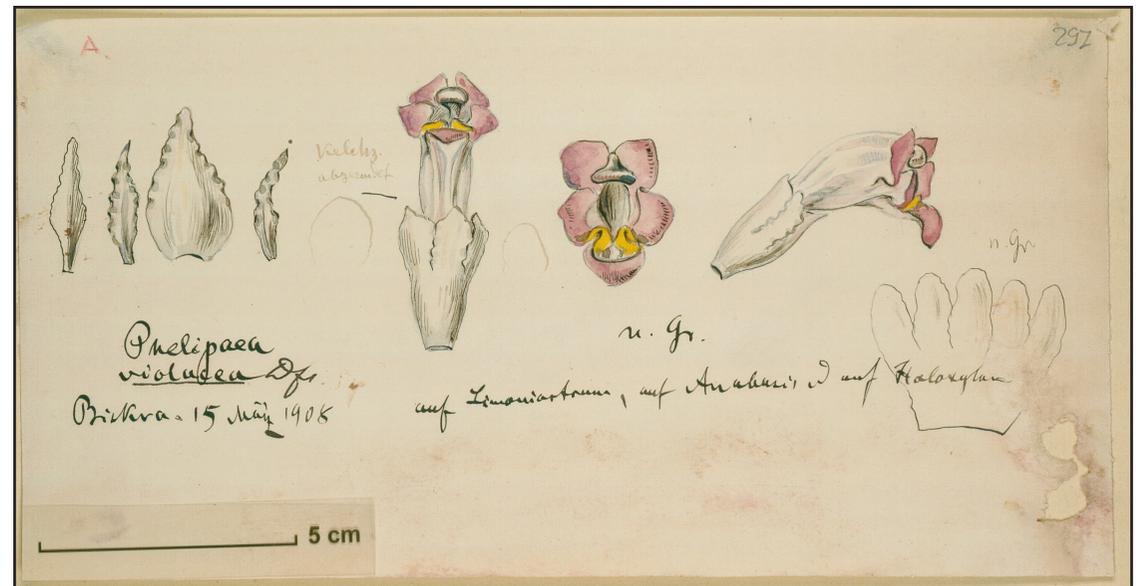
Les cistanches hybrides : Schweinfurth



Schweinfurth, un botaniste allemand, a étudié et dessiné les cistanches dans la région de Biskra, en Algérie, dans les années 1901 à 1908.

Un dessin daté du 20 mars 1905, malheureusement en mauvais état de conservation, représente une fleur à corolle jaune et violette qu'il note comme étant «vielleicht eine Hybride zwischen lutea & violacea?», «peut être un hybride entre jaune et violette?».

Il faut ensuite attendre 2014 pour que Ataei dans analyse génétique interprète son spécimen ED686 comme «aff lutea 1 x violacea».



Les cistanches hybrides parasitant *Atriplex nummularia*

Dans l'Oriental, au Sud de Ain-Beni-Mathar, nous avons trouvé une grande station de «cistanche de la grande-arroche» et *Cistanche violacea* avec leurs hybrides dans une plantation d'*Atriplex nummularia*, une arroche australienne utilisée pour la réhabilitation des pâturages.

L'histoire de cette station peut être retracée :

- 1- au départ on a une croupe caillouteuse recouverte par une steppe lâche d'armoises surpâturées ; le sol est encroûté et peu perméable.
- 2- les *Atriplex nummularia* ont été plantés pour réhabiliter ce milieu.
- 3- le vent, freiné par les *Atriplex*, a déposé une couche de sable d'une vingtaine de centimètres d'épaisseur ; par la même occasion il a dû apporter des graines de cistanches.
- 4- lors des pluies, l'eau s'infiltre dans le sable jusqu'au sol encroûté et forme une couche humide.
- 5- les *Atriplex* développent des racines traçantes horizontales dans cette couche humide.
- 6- les cistanches jaunes et violettes réussissent à parasiter cet hôte nouveau pour elles mais appartenant à même famille des chénopodiacées que leurs hôtes habituels.

Nous avons observé que les mêmes insectes fréquentent indifféremment les deux plantes et sont donc responsables de leur fécondation croisée.

En avril 2021 les pieds de cistanches jaunes se comptaient en centaines, les pieds d'hybrides en dizaines et les pieds de cistanches violettes en unités. L'hybridation des cistanches a commencé il y a plusieurs années car nous avons observé non seulement des hybrides «moitié/moitié» entre les cistanches jaunes et violettes, mais aussi des rehybridations entre les hybrides et un des parents. Il faut donc en conclure que les hybrides sont fertiles.





Deux pieds d'hybrides bien vigoureux. On reconnaît qu'il s'agit d'un hybride car le tube de la corolle est jaune, comme dans la «cistanche de la grande-arroche» (il est blanc pour *C. violacea*) alors que les lobes sont violets comme dans *C. violacea* (ils sont jaunes dans la «cistanche de la grande-arroche»).



Les deux espèces originelles. Noter comment le tube de la corolle de la cistanche violette est blanc pur à l'extérieur



Noter comment le tube de la corolle de l'hybride est jaune; cet hybride semble bien intermédiaire entre les deux parents.



Rehybridation entre l'hybride et la «cistanche de la grande-arroche».



Rehybridation entre l'hybride et la *Cistanche violacea*.

Il faut en conclure que les hybrides sont fertiles.



Collecte pour la mise en herbier.

Les cistanches d'Almeiria

Il existe dans le Sud-Est de l'Espagne, depuis les côtes méditerranéenne du golfe d'Almeiria jusqu'au «Désert de Tabernas» des populations de cistanches qui ont provoqué bien des discussions chez nos collègues espagnols (cf illustration page suivante).

Classiquement les botanistes espagnols reconnaissaient *Cistanche phelypaea* (L.) Cout. présente sur les côtes atlantiques.

Au moment de la rédaction de la Flora europaea, Fernandez Casas & Lainz (1973) signalent qu'il existe en Andalousie un autre taxon qu'ils ont nommé *Cistanche phelypaeae* subsp. *lutea*. Cet adjectif de «*lutea*» était malencontreux car il créait une confusion avec le taxon décrit par Desfontaines en Algérie.

Puis en 1974 Fernandez Casas & Ruiz Rejon signalent la présence de *Cistanche violacea* dans la même zone.

Foley, qui a rédigé le chapitre sur les cistanches dans la Flora iberica, prend une position ambiguë : il décrit une *Cistanche phelypaea* qui serait variable en couleur et cite *Cistanche violacea* comme vraisemblable mais à confirmer...

L'affirmation d'une *Cistanche phelypaea* variable en couleur n'est pas satisfaisante car au Portugal comme au Maroc ce taxon est imperturbablement jaune vif sans la moindre trace de violet.

Ataei (2017) signale dans cette zone deux taxons, l'un qu'il nomme tantôt *lutea*, tantôt *tinctoria* et l'autre pour lequel il crée l'espèce, *Cistanche almeriensis*.

Moreno-Moral & al. (2018) après avoir rejeté la perspective de cistanches hybrides, puis la présence de *C. violacea* en Espagne, créent deux nouveaux

taxons *Cistanche lutea* (Desf.) Hoffmanns. & Link, pour les plantes à fleurs jaunes et *Cistanche lutea* var. *violaceoides* Moreno Mor., Ó. Sánchez & Piwow. pour les plantes à fleurs de couleurs mélangées.

Le choix de nommer les cistanches jaunes andalouses «*cistanche lutea*» nous semble malencontreux pour deux raisons :

- historiquement *Cistanche lutea* (Desf.) Hoffmanns. & Link ≡ *Cistanche phelypaea* (L.) Cout.

- le choix de Moreno-Moral & al. pourrait se comprendre si il était établi que les plantes andalouses sont identiques aux plantes algériennes décrites par Desfontaines sous le nom de *Phelipaea lutea*. Mais autant que les planches d'herbier historique permettent d'en juger, le «*lutea*» de Moreno-Moral est différent du «*lutea*» de Desfontaines.

L'examen de 45 photos de cistanches présentes dans la zone d'Almeiria sur le site inaturalist, à défaut d'apporter des réponses, amène à se poser des questions.

On distingue nettement un pôle avec des plantes à fleurs jaune vif, un pôle avec des fleurs blanches et un pôle avec des fleurs très semblables à certaines *C. violacea* nord-africaines très pâles.

L'existence d'une station marocaine de cistanches hybrides jaune x violette amène à se demander si les facéties des vents de sables n'auraient pas quelque chose à voir avec les populations de cistanches d'Almeiria.

Dans l'état actuel de nos connaissances l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer les populations de cistanches d'Almeiria serait qu'il y ait près de la côte

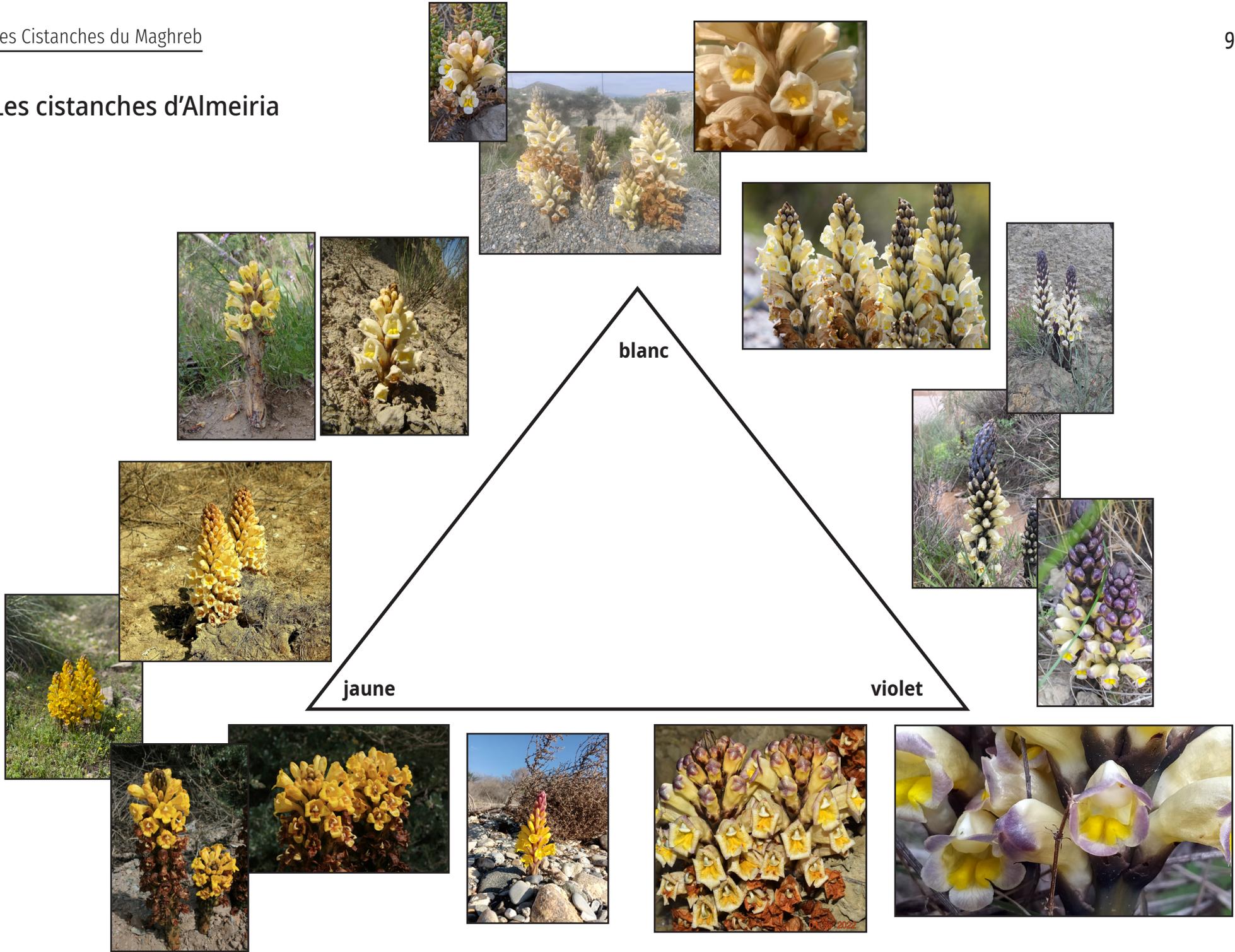
une population de cistanches jaunes, dans l'intérieur des terres une population de cistanches variant du blanc au violet et entre les deux des populations hybrides.

Il s'agit d'une hypothèse et comme toutes les hypothèses il est nécessaire d'envisager le moyen de la vérifier ou de l'infirmier. Pour cela il nous semblerait nécessaire de collecter dans le Sud-Est de l'Espagne des cistanches jaunes, blanches et violettes, de les analyser génétiquement et de les comparer à leurs pendants africains, la «*cistanche de la grande arroche*» et *C. violacea*.



Cette cistanche espagnole à bractées violet-sombre et corolle blanche lavée de violet mérite une étude phylogénétique.

Les cistanches d'Almeiria



Conclusions

En résumé

Nous avons d'abord constaté que les flores actuelles ne rendaient pas compte de l'existence de plusieurs populations de cistanches identifiables par leur écologie et par leur génétique.

L'analyse des pressions de sélection qui faisaient évoluer les cistanches a mis en évidence que le facteur déterminant était l'adaptation aux plantes-hôtes et que cette adaptation pouvait conduire à des stratégies généralistes (*Cistanche phelypaea*) ou spécialisées (la «*cistanche du grand-tamaris*»). Cette analyse a permis de comprendre comment des populations cryptiques pouvaient apparaître.

L'analyse de la variabilité intra-spécifique a montré que les pieds de cistanches pouvaient être variables en taille des tiges, en coloration et en forme des bractées avec pour facteur déterminant la profondeur d'enfouissement de l'haustorium. Cette analyse nous a permis de mettre en doute des taxons décrits trop rapidement sur une base uniquement morphologique.

La description des populations de cistanches connues jusqu'ici dans le Maghreb et la péninsule ibérique nous a permis de confirmer la validité et la circonscription de certains taxons historiquement bien décrits (*Cistanche mauritanica*, *C. phelypaea*, *C. violacea*).

Pour le Maghreb nous avons mis en évidence l'existence de trois taxons qui restent à décrire scientifiquement («*cistanche du Sahara atlantique*», «*cistanche du grand-tamaris*», «*cistanche de la grande arroche*»).

Nous avons rencontré toute une série de questions auxquelles nous ne pouvons pas répondre aujourd'hui et pour lesquelles des études complémentaires seront nécessaires :

- nous avons admis que le «*Phelypaea lutea*» décrit par Desfontaines dans l'Oranais était différent des cistanches des zones arides et sahariennes du Maghreb ainsi que des cistanches jaunes du Sud-Est espagnol. Avec des arguments morphologiques et écologiques plus ou moins solides, nous avons rapproché ce taxon du *Cistanche phelypaea* (L.) Cout. Ces deux points mériteraient d'être approfondis.
- nous avons décrit les populations d'une «*cistanche du Sahara océanique*» très variable. Il faudrait vérifier la monophylie de ces populations et leur relation avec les populations de cistanches du Cap-Vert et des Canaries.
- le Hoggar et le Tassili n'Ajjer sont des zones où les cistanches ont joué un rôle ethnobotanique important mais sont insuffisamment connues sur le plan botanique.
- la station de cistanche hybrides parasitant *Atriplex nummularia* dans l'Oriental marocain est d'un grand intérêt scientifique et devra être suivie dans le temps pour voir comment évoluent les relations entre les parents et leurs hybrides.
- les cistanches d'Almeiria nous semblent mériter une étude plus approfondie qui n'exclut *a priori* ni la possibilité qu'il y ait en fait plusieurs taxons présents dans cette zone, ni la possibilité que ces taxons s'hybrident.

Les cistanches des zones arides et sahariennes sont des plantes qui offrent un intérêt scientifique tout particulier :

- ces plantes sont vraisemblablement dans une phase active de spéciation (une ponctuation au sens des équilibres ponctués de Gould) liée aux changements climatiques brutaux du Sahara depuis six mille ans, changements qui semblent encore s'accélérer aujourd'hui.
 - par leur grande taille et par la facilité à déterrer leur haustorium, ces cistanches constituent des bonnes populations pour étudier les interactions entre des parasites et leurs hôtes.
 - la station d'Aïn Beni Mathar est du plus grand intérêt pour étudier les phénomènes d'hybridation.
- Ces perspectives devraient motiver certains de nos collègues universitaires à la recherche de terrains pour leurs étudiants !

Comment continuer ?

Cette étude n'a été possible qu'en cumulant les contributions d'un grand nombre de collègues marocains, algériens et tunisiens, en s'appuyant sur le support technique de *tela-botanica* et des CJB de Genève et en faisant appel aux données historiques ou contemporaines mises en ligne sur Internet.

Cette dimension collaborative doit être poursuivie car elle seule permet de travailler sur une zone géographique aussi vaste que le Maghreb et la Péninsule ibérique.

Les cistanches ont toujours été reconnues comme un genre difficile à étudier sur le plan morphologique. Une approche moderne de ce genre doit cumuler les études morphologiques, écologiques, populationnelles et génétiques.

La prochaine étape sera de collecter des spécimens parfaitement définis par leur écologie (description de la station et de la plante-hôte), par leur morphologie (photos couleur et planche d'herbier) puis par leur génétique.

Pistes de recherche

Mauritanie

Collecter dans le PN du Banc d'Arguin.
Collecter vers Atar.

Canaries

Les cistanches des Canaries sont-elles à rapprocher de *C. phelypaea* ou de la *cistanche du sahara océanique* ?

Espagne

Collecter des cistanches jaunes, blanches et violettes entre Almeiria et le désert de Tabernas

Maroc : côte atlantique

Collecter des «*cistanches du Sahara océanique*» entre l'embouchure du Draa et la baie de Dakhla.

Maroc : Oriental

Inventorier la population de cistanches hybrides d'Aïn Beni-Mathar et déterminer les pourcentages des différents taxons.

Collecter la cistanche violette de Ghassassa.

Maroc : Tafilalet

Rechercher si *Calligonum* est parasité.

Algérie : Oranais

Essayer de retrouver les «*Phelipaea lutea*» de Desfontaines à Oran ou à Mascara.

Collecter la cistanche jaune de l'île Rachgoun.

Inventorier *Cistanche mauritanica*.

Algérie : Atlas saharien

Collecter les cistanches jaunes et violettes sur les différents hôtes.

Algérie : Saoura

Rechercher si d'autres espèces de tamaris que *Tamarix aphylla* sont parasitées

Algérie : Tassili n'Ajjer & Hoggar

Collecter des cistanches jaunes sur tous les hôtes avérés (*Tamarix aphylla*, *Calligonum comosum*, *Atriplex halimus*)
Collecter la plante (*Cistanche* ou autre genre ?) qui parasite *Pulicaria* et *Cleome*.

Tunisie

Valider ou invalider les citations de cistanche dans la flore de Mme POTTIER-ALAPETITE.

Inventorier la station du «caravansérail de Bir Saad» où Murbeck a collecté un hybride jaune x violette.

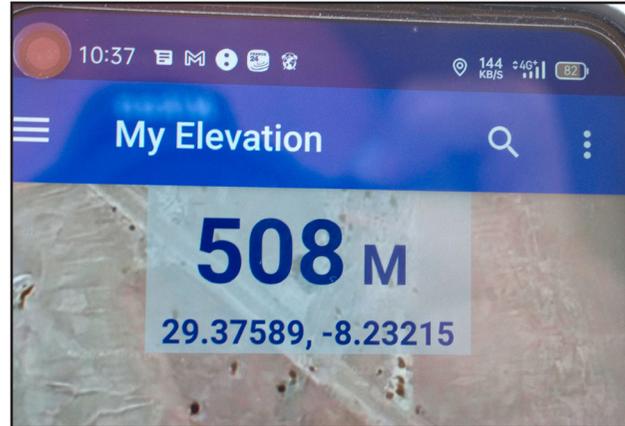
Collecter dans le Sud Tunisien la plante qui parasite *Calligonum* et dont il faudrait vérifier si elle se rattache à la *cistanche du grand-tamaris* ou à un taxon plus oriental.

En pratique

Collecter des cistanches peut être difficile lorsqu'on veut déterrer l'haustorium puis lorsqu'on veut faire sécher la plante entière.

Mais la plupart du temps une procédure plus simple peut-être mise en oeuvre :

- faire une photo de l'écran du gps ou du portable pour avoir les coordonnées gps de la station
- toujours faire une photo large de la cistanche avec sa plante hôte
- éventuellement faire d'autres photos plus rapprochées
- détacher avec un couteau bien affûté une lamelle mince de tige portant quelques fleurs (facile à faire sécher et suffisant pour la génétique)



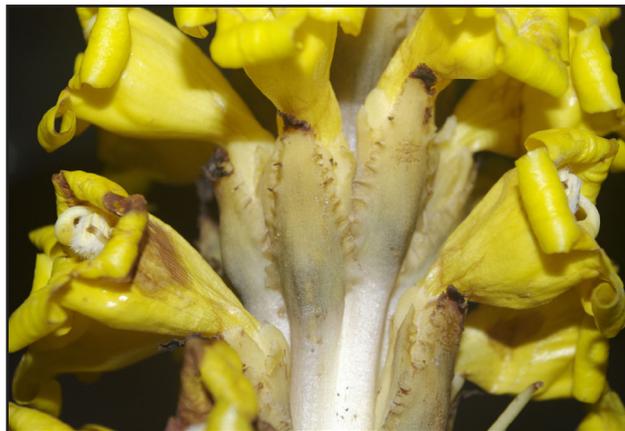
Il existe beaucoup d'applications qui donnent la position gps de l'endroit où l'on se trouve.

Si de plus à cet endroit on a du réseau, une application comme «My elevation» donne une vue satellite de la station et son altitude.



Une photo large est suffisante pour avoir une bonne idée du nombre et de la morphologie des tiges.

La plante hôte est parfois difficile à déterminer ; ce peut être une des plantes qui poussent à proximité de la cistanche, mais nous avons aussi rencontré des cas de cistanches poussant au milieu d'une végétation assez dense et parasitant en réalité la racine d'un tamaris très éloigné.



Si on veut photographier l'épi floral, les informations importantes sont

- la couleur du tube et des lobes de la corolle
- la couleur et la forme des bractées et des bractéoles

Le mieux est de détacher les fleurs du bas de l'épi pour mettre en évidence une vue complète des fleurs supérieures avec leurs bractées.

Bibliographie

Flores consultées

Cistanche ex Boulos Flora of Egypt
 Cistanche ex Bulletin de l'herbier Boissier (1904)
 Cistanche ex Catalogue des plantes du Maroc - tome 3
 Cistanche ex Catalogue synonymique de la flore de Tunisie
 Cistanche ex Flora Iberica
 Cistanche ex Flora of Libya
 Cistanche ex Flore pratique du Maroc
 Cistanche ex Flore du Tchad
 Cistanche ex Flore Maroc aride
 Cistanche ex Hoffmannsegg, 1809 - Flore portugaise I
 Cistanche ex Index synonymique de la Flore d'Afrique du Nord
 Cistanche ex Maire R., 1933 - Mission du Hoggar II -
 Etudes sur la flore et la végétation du Sahara central
 Cistanche ex Quézel & Santa Flore d'Algérie
 Cistanche hybride ex Murbeck S.S., 1898 - Contributions à la
 connaissance de la flore du nord-ouest de l'Afrique et plus
 spécialement de la Tunisie - II - Primulaceae - Labiaceae
 Cistanche violacea ex Curtis, W., Curtis's botanical magazine (1800-1948)
 Lathraea phelypaea ex Linnaeus C., 1763 - Species plantarum II
 Morison, 1699 - Plantarum pars tertia page 502
 Orobanche tinctoria ex Forskal P., 1775 - Flora aegyptiaco-arabica
 Orobanchaceae ex Voyage au Yemen (1889)
 Orobanche tinctoria ex Forskal P., 1775 - Flora aegyptiaco-arabica
 Orobanchaceae ex Defflers, 1889 - Voyage au Yemen
 Phelipaea tubulosa - protologue ex Schenk 1840
 Phélipée ex Dictionnaire classique d'Histoire naturelle (1828)

Articles scientifiques

Ataei N., 2017 - Molecular systematics and evolution of the non-photosynthetic parasitic
 Cistanche
 Ataei N. & al., 2020 - A multilocus phylogeny of the non-photosynthetic parasitic plant Cistanche
 Beck-Mannagetta, 1930 - Orobanchaceae
 Couthino, 1913 - A Flora de Portugal
 Desfontaines, 1798 - Flora atlantica
 Elwakil H.E. & al., - Morphological and molecular genetics characterization of holoparasitic plant
 Cistanche phelypea L. in Siwa oasis, Egypt
 Eriksson O & Kainulainen K, 2011 - The evolutionary ecology of dust seeds
 Fahmi G.M. & al., 1996 - Distribution, host range and biomass of two species of Cistanche and
 Orobanche cernua parasitizing the roots of some Egyptian xerophytes
 Fernandez Casas J & Ruiz Rejon M, 1974 - Estudios caiológicos sobre la flora espanola
 Fernandez Casas & Lainz, 1973 - Cistanche phelypaeae subsp. lutea
 Foley MJY, 2001 - Orobanchaceae in the Flora Iberica area
 Kadri Y. 2020 - Etude ethnobotanique des plantes médicinales et aromatiques dans le sud-ouest
 de l'Algérie
 Kamil M. & al., 2020 - Pharmacognostical studies on aerial parts of Cistanche tubulosa
 Mehrvaerz S.S. & Shavvon R.S., 2008 - Notes on the genus Cistanche in Iran
 Moreno Moral G., Sanchez Pedraja O. & Piwowarczyk R., 2018 - Contributions to the knowledge of
 Cistanche (Orobanchaceae) in the Western Palearctic
 Ozenda P. & Capdepon M., 1977 - Sur quelques particularités anatomiques du genre Cistanche
 Piwowarczyk R. & al., 2016 - Micromorphological intraspecific differentiation of nectar guides and
 landing platform for pollinators in the Iberian parasitic plant Cistanche
 Piwowarczyk R. & al., 2021 - Phylogeny and historical biogeography ... of Orobanchaeae lineages
 Press M.C. & al., 1990 - Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher
 plant hosts
 Schneider A.C. & al., 2016 - Cryptic host-specific diversity among western hemisphere broomrapes
 (Orobanche)
 Shahi Shavvon O. & al., 2010 - Pollen and seed morphology of the genus Cistanche in Iran
 Trabut, 1886 - Fleurs cléistogames et souterraines chez les Orobanchées
 Zare G & Dönmez AA, 2016 - Fruit and seed morphology of the tribe Orobanchaceae