

Approches des intermédiaires morphologiques entre taxons inférieurs : cas de Flores Vasculaires du Massif armoricain ou contrées voisines.

Daniel Chicouène, 13 Kerbeneuc, F-22250 Lanrelas. Octobre 2021

Mots-clés : notho-espèce, hybride, fertilité, morphologie comparée, taxonomie, jordanisme.

Résumé :

L'ouvrage "*Hybrid Flora of the British Isles*" de Stace & al. (2015) est présenté par comparaison à des publications de régions géographiquement voisines, au traitement du Massif armoricain, aux intermédiaires morphologiques en général, à leurs interprétations génétiques. Des nothotaxons non retenus dans cet ouvrage sont cités. Selon les Flores, les nombres de taxons intermédiaires (cumulant parfois jordanisme et notho-espèces) et de caractères fluctuent tant au XIX^{ème} qu'au XXI^{ème} siècle ; il en est de même dans l'usage d'états qualitatifs ou binaires *vs.* quantitatifs. Les conséquences concernent la botanique fondamentale et appliquée. Il faudrait un consensus sur les façons d'établir une liste de caractères différentiels quantitatifs (anciens ou nouveaux) par groupe de taxons inférieurs.

Keywords: nothospecies, hybrid, fertility, comparative morphology, taxonomy, jordanism.

Abstract: **Approaches concerning morphological intermediates between inferior taxa: case of the Vascular Flora of the Armorican Massif or neighbouring territories.**

The "*Hybrid Flora of the British Isles*" by Stace & al. (2015) is compared with publications from geographically neighbouring regions, with the treatment of the Armorican Massif, morphological intermediates in general and their genetic interpretation. Nothotaxa not selected in Stace's work are quoted. Depending on the different Flora, the number of intermediate taxa (sometimes lumping jordanism and nothospecies together) and characteristics vary both in the 19th and 20th centuries. The same applies for the use of qualitative or binary states *versus* quantitative states. The consequences concern fundamental and applied botany. There should be a consensus about the methods used to establish a list of discriminating characteristics (old or new) for each group of inferior taxa.

INTRODUCTION.

Les individus qui combinent des états de caractères différentiels entre taxons inférieurs proches font l'objet d'approches variées. Leurs problématiques théoriques possibles sont récapitulées par Wilson (1992) qui met en garde vis-à-vis d'interprétations génétiques hâtives. Pourtant le Code International de Nomenclature Botanique (Turland & al. 2018) supposerait au travers de l'article H (spécialement H.4.1) de placer tous ces intermédiaires en hybrides. Cette réduction de tous les types d'intermédiaires entre 2 ou plusieurs taxons à la seule considération d'hybrides semblerait commune au titre de l'ouvrage "*Hybrid Flora of the British Isles*" [Flore hybride des Iles Britanniques] (Stace, Preston & Pearman 2015). Cet ouvrage consacré d'après le titre aux nothotaxons de Plantes Vasculaires des Iles Britanniques traite 909 "hybrids", avec une bibliographie de 3000 références, des indications de morphologie et de fertilité. Parfois des parties non britanniques du Massif Armoricain y sont citées (comme le Cap Fréhel en Bretagne pour *Asplenium scolopendrium x A. adiantum-nigrum*) ; de même, la répartition en Europe y est parfois évoquée (cas de *Crataegus*). Il semble correspondre à une nouvelle édition considérablement augmentée et fort remaniée de "*Hybridization and the Flora of the British Isles*" [l'hybridation et la flore des Iles Britanniques] de Stace (1975).

Comme pour n'importe quelle région du monde, dans le Massif armoricain et les régions voisines, plusieurs auteurs de Flores scrupuleux ont dû s'intéresser à cette problématique incontournable des intermédiaires morphologiques en floristique (allant des espèces endémiques aux cosmopolites). Cette prise en compte combine leur taxonomie plus ou moins complexe et leurs descriptions plus ou moins longues (fort variable au sein des Flores d'Anjou comparées par Chicouène 2011). Dans la Flore de Boreau (1857), les jordanons et autres taxons inférieurs nommés par Jordan et par Boreau totalisent 377 binômes (cf. tableau 1).

Plusieurs auteurs de Flores du Massif armoricain et contrées voisines (en

plus de Boreau, citons Sauzé & Maillard, Hy, Leveillé) ont développé le jordanisme (cf. synthèse de Matagne, 2011, à propos des "faiseurs d'espèces" de l'Ouest), ou étudié des intermédiaires au XIX^{ème} siècle ; leurs noms nouveaux sont parfois cités par Stace & al. (2015) et Stace (2010 et 2019) ; ce dernier auteur reprend en notho-espèces certains des binômes latins que ces prédécesseurs ont créés (par exemple *Epilobium x probstii* H. Lév.). Les types de correspondances entre les "hybrides" de Stace & al. (2015) et les nombreuses espèces issues du jordanisme et retenues par exemple par Boreau (1857) seraient à envisager.

Rhizophytes in Boreau 1857	total* *certains binômes sont en nothoespèces in Stace & al.	dont binômes de Jordan*	dont binômes de Boreau* .
total	2871	300	77
dont <i>Ranunculus</i> (incl. <i>Ficaria</i>)	45	6	3
dont <i>Viola</i>	43	22	4
dont <i>Mentha</i>	55	0	7
dont <i>Hieracium</i>	149	128	4

Pour l'ensemble du Massif Armoricaïn (dont une petite partie, les Iles Anglo-Normandes, fait partie administrativement des Iles Britanniques) et les régions voisines à climat ressemblant, une part conséquente de la bibliographie de cet ouvrage de 2015 sur des aspects de descriptions différentielles en délimitation des taxons pourrait a priori s'appliquer ; il en va de même des fréquences de répartition géographique. Il convient donc dans une étape de comparer les conceptions ou approches générales de diverses références datant du début du XIX^{ème} au début du XXI^{ème} siècle. Aussi, après une présentation de l'ouvrage de Stace & al. (2015), des exemples pour quelques groupes taxonomiques vont servir à comparer leurs traitements avec une autre littérature armoricaine ou voisine ; puis une discussion générale va en être dégagée.

PRÉSENTATION DU LIVRE DE STACE & AL. (2015).

L'ouvrage "*Hybrid Flora of the British Isles*" est un volume de bibliothèque, de grand format extérieur (25 x 32 x 4 cm), contenant 421 pages de 28 x 21 cm de texte descriptif chacune ; y sont incluses quelques illustrations qui occupent environ 1/5 de la page. Ces illustrations se composent souvent de tableaux de fertilités, de cartes de répartition pour les Iles Britanniques et de quelques photographies d'individus. La correspondance est de 1/2 page ou environ 1000 mots par nothotaxon en moyenne. C'est beaucoup plus que dans les 4 éditions de "*New flora of the British Isles*" de Stace où le nom du nothotaxon est seulement accompagné de quelques mots.

La traçabilité des informations fournies permet une remontée de la bibliographie. Parmi celle-ci, la littérature biologique y est souvent générale, non spécifique des Iles Britanniques.

Le texte est caractérisé par une compilation d'informations et une synthèse bibliographique récente. Par rapport à l'édition antérieure de la "*New Flora of the British Isles*" (Stace 2010), hormis la bibliographie supplémentaire présentée, il y a plusieurs types d'ajouts :

- des intermédiaires cités en plus (par exemple entre les 2 *Hymenophyllum*),
- des caractères supplémentaires pour de nombreux nothotaxons, parfois utiles pour repérer les plantes de loin ; par exemple pour *Dryopteris carthusiana x D. dilatata*, le port des frondes vient compléter leur position

plus ou moins haut perchée, ainsi que la variabilité de la fertilité ("*the spores are mostly abortive but often a few are fully formed*" [les spores sont pour la plupart avortées mais souvent quelques unes sont parfaitement formées]) ;

-la présentation de la bibliographie est plus dialectique que dans la précédente édition de 1975 grâce à la citation de références aux conclusions parfois divergentes entre hybrides stériles et introgressions (ainsi pour *Poa annua* x *P. infirma*, en sachant qu'une vérification des types nomenclaturaux des deux espèces reste indispensable). Ces dernières sont plus fréquemment indiquées que dans l'édition de 1975.

De nombreux résultats sur les taux de fertilité contribuent aux notions d'intermédiaires. Plusieurs niveaux de précision en sont fournis : la formation des fleurs ou du périanthe (chez *Rumex crispus* x *R. rupestris*), du pollen à de nombreuses reprises, des graines (de 0 à 12 par capsule pour *Sagina x micrantha* Boreau), de leur capacité de germination et de la survie des plantules (pour *Epilobium x mentians*).

La photographie pour *Asplenium scolopendrium* x *A. adiantum-nigrum* (à Guernesey) attire l'attention sur les risques de confusion avec *Asplenium marinum* et, grâce au texte explicatif supplémentaire, avec *Asplenium scolopendrium* x *A. obovatum* subsp. *lanceolatum*.

La plupart des notho-espèces sont interprétées entre 2 espèces (citons *Salix cinerea* x *S. aurita*, *S. cinerea* x *S. repens*, *S. aurita* x *S. repens*), rarement plus (ainsi entre ces 3 *Salix* : *S. cinerea* x *S. aurita* x *S. repens*).

En se basant sur un millier d'intermédiaires entre 2 taxons extrêmes, soit 2 milliers de ces derniers, ce serait donc un effectif total de 3 milliers de taxons concernés. Le rang taxonomique presque toujours utilisé est l'espèce ; les notho-sous-espèces y sont rarement retenues.

Pour la détermination des parents présumés, cet ouvrage se réfère a priori, sauf indication contraire, à la précédente Flore de Stace (2010).

Exemples d'intermédiaires non signalés par Stace & al. (2015) :

Stace (2010 et 2019) indique des intermédiaires ["*intermediate occur*"] entre les 2 taxons du groupe de *Urtica dioica*, mais ce groupe ne figure pas dans Stace & al. (2015).

D'autres nothotaxons signalés dans la bibliographie antérieure du Massif armoricain ne sont pas indiqués dans cet ouvrage de 2015 ; citons 4 exemples ici :

-entre *Bromus diandrus* et *B. rigidus* in Dupont (2001), tout en sachant que leurs descriptions dans *Flora Europaea* (Tutin & al. 1980) par exemple nécessitent des mises au point vis-à-vis des types nomenclaturaux, des longueurs absolues de lemnes, des longueurs respectives d'arêtes (les moyennes indiquées sont probablement inversées par comparaison à des articles spécialisés et divers échantillons de la littérature mondiale ou de la région) par rapport à la lemme, et ceci en fonction de la position de cette dernière dans l'inflorescence ;

-entre *Juncus foliosus* et *J. bufonius* in Chicouène (1996) ;

-entre *Festuca* groupes *rubra* et *ovina*, insuffisamment définis par Stace (2010 et 2019) (cf. Chicouène 2002, à propos des types de tallage et de tiges plagiotropes) ;

-entre *Avena fatua* et *A. ludoviciana* par le recours à plusieurs descripteurs d'épillets selon Chicouène (2013).

EXEMPLES DE TAXONS À INTERMÉDIAIRES PRÉSUMÉS AVEC TRAITEMENT VARIABLE SELON LES FLORES.

Au travers de 9 exemples vont être illustrés des types de situations comparatives en taxonomie, caractères et leurs états.

Groupe de *Hypericum perforatum* :

Pour "*Hypericum perforatum* L. x *H. maculatum* Crantz = *H. x desetangsii* Lamotte (Des Etangs' St John's-wort)", décrit à l'origine au sud de la Loire, la présentation de la carte de répartition par Stace & al. ("*not only widespread but also extends into areas from which H. maculatum is absent*") [non seulement répandu mais également étendu à des aires d'où *H. maculatum* est absent]), de même que "*partially fertile and backcrossing... often found in absence of 1 or both parents*" [partiellement fertile et avec rétrocroisements... souvent trouvé en l'absence d'1 ou de tous les parents] (Stace 2019) nécessiterait d'être mieux relié aux critères distinctifs ; en effet, "*intermediate in all characters*" [intermédiaire par tous les caractères] suppose de connaître les états suivis pour la détermination. En effet, la clé des 2 dernières éditions de Stace (2010 et 2019) utilise seulement les côtes sur la section de la "tige" avec :

- n° 14 : "2 légères et 2 fortes" = *H. x desetangsii*,
- n° 14 : "section quadrangulaire, 4 fortes" = *H. maculatum*,
- n°20 : "2" = *H. perforatum*.

Plus loin, la description de "*H. maculatum* - Imperforate St John's-wort" comporte "*leaves with 0 or very few translucent glands* [feuilles avec 0 ou très peu de glandes translucides]".

Quand les glandes à hyperforine sont prises en compte (cf. tableau 2), c'est soit pour des feuilles quelconques, soit précisément pour les feuilles supérieures (qui sont a priori celles où leur probabilité de présence est la plus forte) ; ces glandes y sont considérées absentes vs. possibles comme critère de ce taxon extrême ; la délimitation du nothotaxon intermédiaire avec *H. perforatum* (considéré dans les références consultées comme présentant à la fois une forte densité de glandes à hyperforine et une faible densité -en comparaison de *H. maculatum*- de vésicules à hypéricine) s'en trouve modifiée.

Par ailleurs, dans les ouvrages retenus en bibliographie, les descriptions de *Androsaemum officinale* (= *Hypericum androsaemum*) ne comportent pas d'information sur les glandes.

Tableau 2 : Description de présence des "glandes" à hyperforine dans les feuilles de <i>Hypericum gr. perforatum</i> .			
	<i>H. perforatum</i> L.	intermédiaire probable	<i>H. quadrangulum</i> L., <i>H. maculatum</i> Crantz, <i>H. dubium</i>
Bastard 1809	à glandes transparentes	<i>H. quadangulum</i> Lin. : <u>munies</u> de glandes transparentes	<i>H.d.</i> Decand. : <u>dépourvues</u> de glandes transparentes
Desvaux 1827	<u>nombreuses</u> lacunes	-	<i>H. d.</i> Vill. : <u>non</u> lacuneuse
Guépin 1845	<u>plante toute couverte</u> de pores glanduleux, noirâtres, transparents	-	<i>H.q.</i> : feuilles <u>sans</u> pores glanduleux
Le Gall 1852	<u>parsemées</u> de glandes translucides bien visibles, ponctuées de noir sur les bords	-	<i>H.q.</i> : <u>privées</u> de glandes translucides
Boreau 1857	<u>toutes</u> couvertes de points glanduleux translucides et de quelques glandes noires <i>H. microphyllum</i> : parsemées de nombreux points translucides, et de quelques glandes noires	<i>H. lineolatum</i> Jordan : parsemées de points glanduleux translucides larges et de glandes noires <u>assez nombreuses</u>	<i>H.q.</i> : ponctuées de noir, à glandes translucides <u>éparses ou nulles</u>

de Brébisson 1879	à points pellucides	-	<i>H.q.</i> : <u>sans</u> pores pellucides ; clé "non parsemées de points diaphanes"
Sauzé & Maillard 1872-80	toutes ponctuées-pellucides, portant en dessus et sur les bords quelques glandes noires sessiles, éparses	-	-
Corbière 1893	toutes ponctuées pellucides, parsemées (surtout aux bords) de points noirs glanduleux. -var. lineolatum Jord. et var. microphyllum Jord.	-	<i>H.q.</i> : sur le contour une ligne de points noirs glanduleux ; <u>non</u> ponctuées-pellucides, ou les <u>sup. seules</u> pourvues de rares punctuations pellucides plus grandes que dans <i>H. tetrapterum</i>
Lloyd 1897	très ponctuées-transparentes	<i>H. Desetangsii</i> Lamotte : ponctuées-transparentes	<i>H.q.</i> : <u>peu ou point</u> ponctuées-transparentes
Des Abbayes & al. 1971	très ponctuées-transparentes	<i>H. Desetangsii</i> Lamotte : ponctuées-transparentes	<i>H.m.</i> : <u>peu ou pas</u> ponctuées-transparentes
Stace 2019	<u>abundant translucent glands</u> [glandes translucides abondantes]	<i>H. x desetangsii</i> Lamotte : <i>variously intermediate</i> [intermédiaires variés]	<i>H.m.</i> : <u>0 or very few translucent glands</u> [0 ou quelques glandes translucides]

Le groupe de *Viola odorata* L. et *V. hirta* L. :

Le tableau 3 montre que le nombre de taxons intermédiaires va de 0 à plus de 10 en même temps que des états binaires vs. intermédiaires sont décrits.

nombre d'intermédiaires et taxonomie	référence	distinction dans la clé
0 : seulement les 2 noms de Linné, chaque espèce est "plante polymorphe"	Des Abbayes & al. 1971	basée sur des caractères à états peu précis "fleurs odorantes" vs. "inodores", "stolons..." etc.
1 : les 2 noms de Linné + 1 nothoespèce entre les 2 : " <i>V. x scabra</i> F. Braun (<i>V. x permixta</i> Jord.) partially fertile" [partiellement fertile]"	Stace 2019	entre autres 2 caractères qualitatifs binaires entre les 2 sp., à état intermédiaire non explicité pour la nothoespèce (" <i>intermediate in most characters... stolons... flower scent</i> " [intermédiaire par la plupart des caractères... stolons... parfum des fleurs]"
15 sp. : les 2 noms de Linné et une majorité de Jordan et de Boreau pour les autres	Boreau 1857	caractères à états ayant de nombreuses nuances subjectives de parfum (clé n°5 et 16 "peu odorante", n° 15 "subinodore"), couleur de pétales ou de capsule, forme de capsule, etc.

Le genre *Arrhenatherum* :

Le tableau 4a montre que la taxonomie est variée et que les tubercules servent dans toutes les références, toutefois leur considération est souvent restreinte à la seule présence/absence : la variation des coefficients de leur allongement en fonction de leur emplacement dans la chaîne n'est pas abordée. En plus, d'autres caractères sont utilisés sauf par Stace (2019). Ce genre n'apparaît pas in Stace & al. (2015). Boreau et Sauzé & Maillard recourent à des délimitations différentes (tableau 4b) ; ainsi les intermédiaires éventuels changent d'espèce selon la fréquence retenue pour le critère.

Tableau 4a : Comparaisons dans le genre <i>Arrhenatherum</i> : a) Aperçu de caractères différentiels d'après quelques références.		
taxonomie	références	descripteurs différentiels
1 sp. avec 1 var. (<i>A. elatius</i> var. <i>bulbosum</i>)	Guépin 1850	nombreux caractères dont "5-6 tubercules ou noeuds arrondis, superposés en chapelet"
1 sp. avec 1 var. (<i>A. elatius</i> var. <i>bulbosum</i>)	Stace 2019	que le caractère de tubercule (en présence-absence)
2 var. : <i>A. elatius</i> var. <i>elatius</i> et var. <i>bulbosum</i>	Des Abbayes & al. 1971	2 caractères dont "2-6 bulbes superposés"
2 subsp. placées dans <i>A. elatius</i> (subsp. <i>elatius</i> et subsp. <i>bulbosum</i>)	Tutin & al. 1980	2 caractères dont " <i>stems with (1)2-6(8) swollen, globose basal internodes 6-10 mm in diameter</i> "
2 sp. : <i>A. elatius</i> et <i>A. bulbosum</i>	Boreau 1857, Sauzé & Maillard 1880	nombreux caractères dont "bulbes superposés"

Tableau 4b : Comparaisons dans le genre <i>Arrhenatherum</i> : b) Caractères différentiels d'après Boreau (1857) et Sauzé & al. (1880).		
	Boreau 1857	Sauzé & Maillard 1880
<i>A. elatius</i>	-tige glabre -feuilles glabres	-glabres aux noeuds -feuilles un peu velues à la face supérieure [identique pour les 2 taxons]
<i>A. bulbosum</i>	-noeuds inférieurs de la tige pubescents	-chaumes [...] à noeuds inférieurs souvent pubescents

Rorippa groupe *anceps* :

Rorippa anceps est placé en extrême par Boreau (1857) mais ce binôme désigne une nothoespèce pour Stace (cf. tableau 5a). Le discernement entre radicigemme et rhizomateux souffre de contradictions internes en comparant les publications de 2015 et 2019. Entre les références citées pour le XIX^{ème} et le XXI^{ème} siècle, des divergences de descriptions sont constatées (tableaux 5b et 5c) ; les caractéristiques de feuilles sont inversées.

Tableau 5a : Comparaisons de caractères différentiels pour <i>Rorippa sp.pl.</i> dans 2 références : a) taxonomie et caractères principaux.		
auteurs	Boreau 1857	Stace & al. (2015)
taxonomie	" <i>Nasturtium anceps</i> . DC [...] (Cresson à deux faces) Reich. [...] <i>Sisymbrium anceps</i> Walhenb."	" <i>Rorippa x anceps</i> (Wahlenb.) Rchb. (<i>R. sylvestris</i> x <i>R. amphibia</i>)"
biologie	"racine rampante stolonifère [...]"	"usually plenty of good seeds [...] backcrossing [...] general habit of <i>R. sylvestris</i> [...] hybrids inherit to varying degree the rhizomatous character of <i>R. sylvestris</i> [...]"* *(Stace 2019 : <i>R. sylvestris</i> "shoots arising from creeping roots")

Tableau 5b : Comparaisons de caractères différentiels pour <i>Rorippa sp.pl.</i> dans 2 références : b) longueur et port des pédicelles.		
	<i>R. (ou N.) anceps</i>	<i>R. (ou N.) sylvestris</i>
Boreau 1857, clé + descriptions	silique <<, jusqu'à 1/2 pédicelle, étalé ou décliné	c. = pédicelle, étalé-dressé
Stace 2019, descriptions	fruits c. = pédicelles, réfléchis	2 fois les pédicelles, étalés à dressés-étalés

Tableau 5c : Comparaisons de caractères différentiels pour <i>Rorippa sp.pl.</i> dans 2 références : c) forme des limbes supérieurs.		
---	--	--

feuilles supérieures	<i>R. (ou N.) amphibia</i>	<i>R. (ou N.) anceps</i>
Boreau 1857, clé	entières ou non profondément pinnatides	profondément pinnatides
Stace 2019, descriptions	dentées mais non lobées	lobées

Genre *Typha* :

Pour Boreau (1857), le genre *Typha* comporte 2 espèces portant les binômes de Linné et une 3ème dont il est le parrain et qui semblerait intermédiaire entre les 2 autres. Stace (2019 par exemple) a une notho-espèce entre les 2 espèces désignées par les noms de Linné et mentionne en plus "non complètement stérile". Stace & al. (2015) précisent "*hybrids have a varied selection of the characters of the two parents rather than being intermediate in each character*" [les hybrides ont une sélection variée de caractères des 2 parents plutôt qu'être intermédiaires dans chaque caractère].

Genre *Pyrus* :

Dans le genre *Pyrus*, l'épithète à l'origine infraspécifique "*cordata*" de Desvaux (1827) au sein de *P. communis* est élevée au rang d'espèce par de nombreux auteurs (cas in Stace 2019) sans citation de l'auteur ayant changé le rang taxonomique. Les critères distinctifs entre espèces voisines fluctuent dans les références (pétioles, limbes, pétales, proportions de fruits à calice plus ou moins persistant). Ce nom "*P. cordata*" ne figure pas in Stace & al. (2015).

Prunus subgen. *Cerasus* :

Prunus subgen. *Cerasus* comporte une notho-espèce entre *P. avium* et *P. cerasus* dans *Flora Europaea* (Tutin & al. 1964-1991), mais pas dans Stace (2010, 2019), ni dans Stace & al. (2015) où aucun intermédiaire de ce groupe n'est évoqué.

Groupe de *Potentilla reptans* et *P. erecta* :

Entre ces 2 taxons (de description variable selon les références), plusieurs auteurs admettent un intermédiaire "fixé" (*P. anglica*), soit comme seul intermédiaire (cas pour Des Abbayes & al. 1971), soit parmi d'autres, en notho-espèces par Stace (2019) avec *P. x suberecta* (qui pourrait correspondre approximativement à *Tormentilla reptans* d'auteurs régionaux du XIXème siècle), *P. anglica*, *P. x italica* (avec l'indication "*probably not morphologically distinguishable from P. anglica x P. reptans* [probablement impossible à distinguer par la morphologie]"), *P. x mixta*. Approximativement, *P. anglica* et *P. x italica* seraient à mi chemin entre *P. reptans* et *P. erecta*, *P. x suberecta* serait plus proche de *P. erecta* et *P. x mixta* serait plus proche de *P. reptans*. Les proportions de caractères reposent entre autres sur des caractères directement quantitatifs comme les longueurs ou largeurs respectives du calicule par rapport au calice, ou sur une appréciation de fréquence entre fleurs tétramères et pentamères chez l'individu examiné.

Groupe *Agrostis stolonifera* :

Les descriptions différentielles peuvent également souffrir d'états insuffisamment explicités ou confus. Le cas des divers intermédiaires entre *Agrostis stolonifera* et *A. capillaris* est flagrant. L'ouvrage retient *A. x murbeckii* (*Agrostis stolonifera x A. capillaris*), *A. capillaris x A. gigantea*, *A. gigantea x A. stolonifera*. Poser la question de caractères distinctifs suffisamment intelligibles est une première étape pour sortir de cette situation délicate :

-les tiges plagiotropes nécessitent absolument des descripteurs minimaux

(cf. distinction entre les rhizomes de *Gramineae* arvales in Chicouène 2010) de valeurs absolues des entre-noeuds, de leurs allongements, de leurs nombres, d'organes intermédiaires possibles ;

-les ports d'inflorescences et surtout d'infructescences sont impératifs à dissocier ; concernant les infructescences, il est indispensable d'évaluer et comparer le développement du pulvinus à chaque ordre de ramifications (soit tous identiques chez deux taxons extrêmes a priori, soit différents entre des branches principales et des ramifications ultimes précisément explicitées par leur nombre d'ordres concernés) afin de vérifier dans quelle mesure *Agrostis gigantea* est un cas d'intermédiaire parmi la variabilité de *A. x murbeckii* entre autre.

DISCUSSION GENERALE.

La synthèse bibliographique de Stace & al. (2015), relativement vaste sur des individus intermédiaires, n'est pas exhaustive en se basant sur d'autres références régionales. Leurs comparaisons est l'occasion de soulever plusieurs types de questions à l'échelle de régions voisines d'Europe de l'Ouest tempérée ; elles concernent simultanément des sujets propres à certains taxons inférieurs et d'autres plus généraux.

Comparaisons globales de Flores.

Disparités de taxonomie et de descriptions au cas par cas :

Entre les Flores comparées, la taxonomie diffère en allant de 0 à 1 ou plusieurs taxons intermédiaires entre 2 extrêmes en général (cf. tableau 7, critère n°1). La majorité des taxons inférieurs supposés intermédiaires par la morphologie sont placés au rang d'espèces mais de conceptions différentes : plusieurs jordanons plus ou moins précis (comme les *Viola* in Boreau 1857) vs. un nothotaxon sensé englober tous les intermédiaires entre taxons extrêmes dont il mélange des caractères (*Viola* in Stace 2019). L'approche semble parfois mixte en combinant ces 2 conceptions simultanément dans certains groupes (cas de *Potentilla* in Stace 2019).

Tableau 6 : Exemples de caractères à états binaires ou non dans quelques Flores pour certains groupes de taxons.			
taxons	caractère	2 états en présence/absence seulement	au moins un état intermédiaire évoqué ou quantitatif
1) <i>Hypericum gr. maculatum</i>	glandes à hyperforine	de Brébisson 1879	-sans taxon intermédiaire : Desvaux 1827, Corbière 1893 -avec taxon intermédiaire : Boreau 1857, Lloyd 1897, Des Abbayes & al. 1971, Stace 2019
2) <i>Arrhenatherum</i>	tubercules	Boreau (1857), Stace (2019)	Guépin (1850), Tutin & al. 1980
3) <i>Viola gr. odorata</i>	parfum des fleurs	Des Abbayes & al. (1971)	-Boreau (1857) est explicite pour certaines espèces -Stace (2019) est implicite
4)"	tiges plagiotropes pachymorphes et leptomorphes	toutes les références, parfois confus	-
5) <i>Agrostis gr. stolonifera</i>	tiges plagiotropes	toutes les références	-
6)"	port d'infructescences	toutes les références, où c'est confus	-

	(pulvinus)	
--	------------	--

Le tableau 6 résume 3 cas (n° 4 à 6) sur les 6 exemples où des auteurs ne recourent qu'à des états binaires pour des groupes de taxons où des intermédiaires peuvent être évoqués par ailleurs. Dans cette dernière situation, la description de certains caractères comporte au moins un état intermédiaire pour d'autres auteurs tant au XIX^{ème} qu'au XXI^{ème} siècle.

La précision rencontrée en descriptions différentielles est abordée aux n° 2 et 3 du tableau 7, respectivement par le nombre de caractères et leurs états.

La remarque "*using the whole range of characters to obtain a reliable determination*" [l'usage de l'ensemble des caractères pour obtenir une détermination valable] spécialement pour le genre *Typha* paraît trop restrictive vis à vis des autres groupes taxonomiques. Elle suppose logiquement un certain inventaire dans la liste de caractères différentiels et, de plus, des états quantitatifs. Or la procédure correspondante n'est pas précisée. Et l'ensemble de la démarche devrait logiquement être étendu au moins à tout genre ou groupe où des intermédiaires sont soupçonnés.

Tableau 7 : Tendances chronologiques de 5 descripteurs de pratiques dans les ouvrages de détermination retenus.	
type de chronologie :	critères :
indépendant de la date de publication	<p>(1) <u>nombre de taxons intermédiaires</u> : très fluctuant à toutes époques :</p> <p>-<i>Typha</i>, <i>Hypericum gr. maculatum</i> : toujours bas, soit 0 (dans certaines références du XIX^{ème}) ou soit 1</p> <p>-<i>Potentilla gr. reptans</i> : généralement 1 dans les références régionales, 4 in Stace (2019)</p> <p>-<i>Viola gr. odorata</i> : > 10 in Boreau (1857), 0 in Des Abbayes & al. (1971), 1 in Stace & al. (2015) et Stace (2019)</p> <p>(2) <u>nombre de caractères morphologiques différentiels proposés</u> : très variable au XIX^{ème} (maximum in Sauzé & Maillard d'après Chicouène 2011), surtout moyen (quelques caractères) au XXI^{ème}</p> <p>(3) <u>états des caractères</u> : seulement binaires ou avec intermédiaire(-s) : cf. tableau 6</p>
surtout abordés dans des références les plus récentes	<p>(4) <u>niveaux de fertilité</u> :</p> <p>-synthèses absentes des références retenues pour le XIX^{ème}</p> <p>-pour les nothotaxons explicites, systématiques et généralement précis in Stace & al. (2015), fréquents et succincts in Stace (2010 et 2019)</p> <p>(5) <u>interprétation génétique</u> par introgression : augmentation au XXI^{ème}</p>

Chronologie des descripteurs :

Le tableau 7 indique que, depuis le début du XIX^{ème}, le nombre de taxons intermédiaires et le nombre de caractères morphologiques employés par outil de détermination restent très variables selon les auteurs. Par contre, le recours systématique à leurs fertilités se développe dans les Flores les plus récentes. Ces synthèses manquent dans les plus anciennes ; pourtant des données sur la fertilité existent dans des articles des mêmes auteurs (Léveillé, Hy) ou d'autres (Préaubert, Bouvet) de la même région, angevine.

Par comparaison à Boreau (1857) qui ne fait pas allusion à la fertilité, y compris dans les cas d'espèces qu'il décrit et nomme, Stace & al. rapportent des suppléments sur cet aspect ; le contenu de ces derniers est varié :

-pour *Verbascum x godronii* Boreau (*V. thapsus x V. pulverulentum*) et *Verbascum x lemaitrei* Boreau (*V. virgatum x V. thapsus*), ils fournissent pour

chacune une référence affirmant la stérilité ;

-pour *Sagina x micrantha* Boreau (*S. subulata x S. procumbens*), ils reprennent des données sur le niveau de fertilité du pollen et la variabilité du nombre de graines formées par capsule ;

-pour *Rosa x biturigensis* Boreau (*R. pimpinelloides x R. rubiginosa*), ils rapportent que le rétrocroisement est plus fertile que la génération F1.

Approches générales :

La question de l'éloignement génétique en relation aux niveaux de fertilités obtenus en comparant la génération F1 et les rétrocroisements expérimentaux (cf. des citations in Stace & al. 2015) mettrait en évidence l'utilité de situer les individus vis-à-vis des taxons extrêmes. Cette attitude peut être pratique dès la phase végétative ou si l'individu ne produit pas d'inflorescence. Pour cela, il convient de disposer d'une gamme de caractères différentiels adaptés à cette situation en étant autres que strictement binaires.

Le groupe de *Ranunculus acris* tel qu'il est repris par Boreau (1857) à partir du traitement de Jordan oppose 2 espèces entre autres selon qu'elles ont ou pas une propagation végétative par tiges plagiotropes ; la formulation binaire de ces auteurs évoque juste 2 architectures caulinaires susceptibles d'être extrêmes ; le placement en sous-espèces retenu par Stace (2019) ne lève pas le doute. Plus généralement, les espèces décrites par Boreau et celles qu'il emprunte à Jordan ne se restreignent pas exclusivement à des micro-espèces comme le suggèreraient certains auteurs tels que Matagne (2011) ou parfois à des situations incluses dans des notho-espèces que Stace peut retenir ; leurs valeurs taxonomiques sont possiblement variées en allant éventuellement jusqu'à des états ou des entités extrêmes non abordés par leurs prédécesseurs.

Le thème de la qualité ou de la précision des descriptions différentielles suivies se pose donc au moins à 2 niveaux :

-la liste des critères diagnostiques puisque logiquement plus on utilise de critères distinctifs entre taxons proches et plus on a de probabilités de diagnostiquer des individus qui combinent des états entre ces taxons extrêmes,

-de même, la précision dans les états de chaque caractère influence la mise en évidence des intermédiaires. Ainsi, la considération des tubercules du genre *Arrhenatherum* devrait passer par leur nombre et leur coefficient d'allongement au milieu de leur chaîne dans le cadre d'un cycle normal avec tubérisation en mars.

Les outils de détermination reposant uniquement sur des états qualitatifs entravent le diagnostic d'états et d'individus intermédiaires. Toutefois, des appréciations de l'observateur fluctuent éventuellement entre diverses pousses appartenant à un même individu. La détermination devient donc équivoque.

Les problématiques reposent sur 2 aspects ou étapes possibles :

(1) Les états de caractères insuffisamment quantitatifs dans de nombreuses références empêchent d'apprécier des états extrêmes et intermédiaires. Concomitamment, il s'agit autant de s'assurer de l'absence d'intermédiaire entre taxons inférieurs proches. Aussi, pour ces 2 alternatives de la réalité biologique, une formulation *a minima* quantitative des états est souhaitable.

(2) En taxonomie, quand un seul nothotaxon avec introgression est proposé à la place de plusieurs jordanons, l'indice d'hybridité serait une pratique complémentaire les remplaçant dans une certaine mesure. Ce type d'évaluation des proportions entre états des 2 "parents" suppose une compilation minimale de caractères différentiels. Cette pratique n'est guère permise avec les Flores examinées ici, si ce n'est celle de Sauzé & Maillard (1872-84) qui s'en rapprocherait (cf. Chicouène 2011).

Conséquences des pratiques en descriptions différentielles pour les sciences naturelles.

Les démarches pour les déterminations de taxons :

Autour des concepts d'intermédiaires morphologiques tels qu'ils sont présentés par Wilson (1992), si les ouvrages de détermination analysés pour le XXIème introduisent régulièrement les niveaux de fertilité ou des interprétations d'introggression, il y reste des négligences par rapport à des pratiques ou notions de sciences biologiques datant du début du XXème (indice d'hybridité délaissé), voire du XIXème pour certains (états différentiels quantitatifs peu usités, spéciation progressive divergente non retenue). Face à une certaine cacophonie persistant dans les démarches descriptives de taxons, une formalisation de l'élaboration de nouvelles démarches apparaîtrait nécessaire.

Toute référence de détermination requerrait une qualité minimale en nombre de caractères quantitatifs des taxons extrêmes. Disposer de descriptions différentielles suffisantes pour calculer un indice d'hybridité servirait autant aux interprétations génétiques qu'à vérifier l'absence d'intermédiaires entre certains taxons inférieurs. Un outil de détermination est logiquement conçu en prenant en compte les aléas de preuves dans la bibliographie antérieure. L'orientation de recherches afin de vérifier ou préciser des caractères dans les descriptions différentielles serait d'approfondir par groupe de taxons inférieurs. Ceci peut être réalisé en partant des diagnoses, des protologues, puis des outils de détermination ultérieurs. Des vérifications par examens d'échantillons sont susceptibles de porter sur des types nomenclaturaux où certains caractères peuvent être révisés ou précisés, en parallèle d'observations d'autres caractères et de suivis de plantes vivantes sur le terrain.

Les besoins en diagnostics d'intermédiaires morphologiques portent sur plusieurs niveaux :

- pour la recherche en systématique où il faut savoir suffisamment définir par la morphologie quel est le matériel testé ou étudié, sa fertilité,
- en pratique courante de floristique fondamentale ou appliquée.

Alors, la performance des repérages sur le terrain s'avère nécessaire à plusieurs titres pour une fiabilité des bases de données résultantes (cf. Chicouène 2019) :

- pour les précautions à comparer les fréquences provenant du dire d'experts ou d'échantillonnage entre entités biogéographiques : des divergences d'évaluations attirent l'attention sur une diversité de délimitations d'entités de même nom ;
- pour la cartographie de taxons : au moins pour les extrêmes, la démarche serait d'explicitier précisément les déterminations. Par exemple, selon les délimitations retenues, il y aurait *Hypericum maculatum* sans glandes translucides probablement autrement plus rare en dire d'expert que la possibilité incluant quelques glandes à l'apex des limbes supérieurs (a priori intégrés au sein de l'entité cartographiée dans l'Ouest de la France).

L'importance des taxons intermédiaires en botanique appliquée :

La capacité de rendre compte des niveaux de proximité des individus par rapport aux taxons les plus proches a plusieurs domaines d'applications. En voici pour quelques exemples de taxons venant d'être abordés :

- aromatiques : l'arôme est plus ou moins fort à l'intérieur du groupe de *Viola odorata*, et a priori le plus fort se situe chez *Viola odorata s.s.* (sec. Boreau ou Stace) selon une liste de caractères morphologiques distinctifs ;
- toxiques et médicinales en santé animale et humaine : entre glandes à hyperforine et vésicules à hypéricine, le nom *Hypericum maculatum* désigne des conceptions différentes selon les auteurs ; de même, *Urtica galeopsifolia*

au sens large englobe des individus pourvus de poils urticants (et de leurs toxines) qui sont classés en intermédiaires avec *U. dioica* quand la délimitation est dans un sens strict ;

-arboriculture : *Prunus subgen. Cerasus* et *Pyrus* offrent une diversité de cultivars et porte-greffes ;

-sylviculture : le genre *Quercus* où Hy (1895) a étudié plusieurs intermédiaires entre espèces ;

-gestion prairiale : chez *Festuca* et *Agrostis*, les vigueurs respectives des rhizomes et des stolons par clône influençant a priori les réponses au surpâturage vs. sous-exploitation et au renouvellement éventuel de la prairie ;

-malherbologie en cultures annuelles : le genre *Arrhenatherum* a des dimensions de tubercules plus ou moins adaptés à l'enfouissement par le labour et à la réaction au déchaumage mécanique par sécheresse estivale ; de même, au sein du genre *Agrostis*, des réactions aux pratiques culturales vont différer ;

-gestion conservatoire des stations selon les organes de propagation : ainsi les rhizomes peuvent être plus vigoureux chez *Hypericum maculatum* que chez l'intermédiaire avec *H. perforatum* et le niveau de reproduction par graines est susceptible de changer.

CONCLUSION.

Les approches des individus intermédiaires entre taxons proches sont disparates dans la littérature floristique analysée pour le Massif Armoricain ou des régions voisines, y compris en comparant à une Flore supposée spécialisée sur les nothotaxons. Cette constatation est indépendante de la chronologie des publications par les nombres fluctuants de caractères, les appréciations des états tant extrêmes qu'intermédiaires (autrement dit binaires vs. quantitatifs), les nombres fluctuants de taxons intermédiaires retenus entre 2 taxons extrêmes ; par contre, la fertilité déjà étudiée au XIX^{ème} entre autres par des auteurs mêmes de Flores ne fait l'objet de synthèses que dans celles publiées au XXI^{ème} siècle.

Sur tous ces points descriptifs, des consensus d'approches manquent, que ce soit au cas par cas par groupes de taxons inférieurs donnés, ou en démarche générale. Ces aspects sont pourtant précieux en ayant des conséquences tant fondamentales (descriptions différentielles, présence d'intermédiaires ou non, biogéographie) qu'appliquées (plantes toxiques, médicinales, aromatiques, alimentaires, sylvicoles, nuisibles en agriculture, etc.). Des recommandations devraient porter sur quelle compilation de caractères différentiels, en particulier quantitatifs, qu'ils soient anciens ou nouveaux, à adopter ; pour cela la morphologie comparée et les niveaux de fertilité semblent importants à retenir. Ces perspectives générales pourraient peut-être s'étendre à d'autres aires géographiques et d'autres taxons que les Plantes Vasculaires.

Bibliographie.

- BOREAU A. 1857 - Flore du Centre de la France et du bassin de la Loire. Roret, Paris, 3^e éd. 2 vol. 356 et 772 p.
- BASTARD M.T., 1809 - Essai sur la flore du département de Maine-et-Loire. Angers, 415 p.
- BREBISSON A. DE 1879 - Flore de la Normandie. 5^e éd. Le Blanc-Hardel, Caen, 518 p.
- CHICOUENE D. 1996 - Compléments pour la détermination des Joncacées, Graminées et Cypéracées armoricaines. I. Le groupe de *Juncus bufonius* E.R.I.C.A., *Bulletin de botanique armoricaine* 8 : 52-56.
- CHICOUENE D. 2000 - Comment déterminer et nommer les plantes dans l'état actuel de la botanique pour s'y retrouver au mieux. E.R.I.C.A., *Bulletin de botanique armoricaine* 13 : 13-28.
- CHICOUENE D. 2002 - Les modes de tallage des *Festuca rubra* s.l. déterminées par A. Huon dans l'herbier de Lloyd. *Bull. Soc. Et. Sc. d'Anjou* n.s., 131^e année, tome XVII : 141-149

- [errata : photo 2, au lieu de "intravaginal", mettre "extravaginal".
- CHICOUENE D., 2006 - Les architectures des tiges végétatives des *Ranunculus acris* agg. : Examen d'échantillons de Jordan. *Bull. Soc. Et. Sc. d'Anjou* n.s. **XX** : 107-118.
- CHICOUENE D. 2007 - Catalogue de remarques concernant l'utilisation de "New Flora of the British Isles" de STACE (1997) dans le Massif armoricain. *E.R.I.C.A., Bulletin de botanique armoricaine* **20** : 65-82.
- CHICOUENE D. 2011 - Comparaison succincte des 26 Flores régionales pour le Maine-et-Loire et de leur distinction entre Graminées et Cypéracées. *Bull. Soc. Et. Sc. d'Anjou* n.s. **XXV** : 81-102 Errata : Fig 1, en ligne B1 (= "Boreau") supprimer "1" en colonne "1840" (car cette première édition ne concerne pas vraiment le Maine-et-Loire) ; p.85, dernière ligne, ajouter "Hy, Desvaux (1827)" ; Tableau III, le nombre "11" (figurant en lignes "Des Abbayes & al" et "Corillion") serait à remplacer par "12" ; p.96, ligne 6, remplacer "Elles ne comportent" par "Ces dernières ne comportent".
- CHICOUENE D. 2010 - Morphologie végétative comparée de 25 principales *Gramineae* pérennes à rhizomes ou à stolons des champs d'Europe de l'ouest tempérée. AFPP - Vingt et unième conférence du COLUMA, Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Dijon - 8 et 9 décembre 2010. 166-176.
- CHICOUENE D. 2013 - Contribution à la morphologie comparée des avoines à fleurs mûres caduques (*Avena fatua*, *A. ludoviciana*, *A. sterilis*, *A. barbata*) : observations en Anjou et environs. *Bull. Soc. Et. Sc. d'Anjou* n.s. **XXVI** : 97-132.
- CHICOUENE D. 2019 - Problématiques de comparaisons entre cartes publiées et avis d'experts : des exemples de plantes patrimoniales dans le Massif Armoricain. Colloque international en hommage au professeur Pierre Dupont, 7/8 juin 2019, Université de Nantes : "La cartographie de la flore, un outil au service des politiques publiques de la biodiversité". poster <http://www.cbnbrest.fr/files/Colloque-2019-F-Problematisques_de_comparaisons_entre_cartes_publiees_et_avis_experts.pdf >
- DESVAUX A.N., 1827 - Flore de l'Anjou. Fourier-Mame, Angers, 369 p.
- DUPONT P. 2001 - Atlas floristique de la Loire-Atlantique et de la Vendée. Siloe, Nantes, tome 2 (cartes et commentaires) 559 p.
- GUEPIN M. 1845-1850 - Flore de Maine et Loire. Ed. 3, Lainé Frères, Angers, 440 p. + supplément 43 p.
- HY F. 1895 - Sur quelques chênes hybrides observés aux environs d'Angers. *Bull. Soc. Bot. France* 552-560.
- MATAGNE P. 2011 - Les botanistes de l'Ouest et les "faisceaux d'espèces". *Bull. Hist. Epistém. Sci. Vie* 18 (2) 157-168.
- SAUZE J.C., MAILLARD P.N. 1872-1884 - Flore du département des Deux-Sèvres. 1ère partie. Manuel analytique. 1884 (2è éd.) Baillière, Paris, et Clouzot, Niort, 343 p. 2ème partie. Flore descriptive. Tome 1, Clouzot, Niort, 501 p.1. Tome 2, Clouzot, Niort, 478 p.
- STACE C. 1975 - Hybridization and the flora of the British Isles. Academic Press, London, 626 p.
- STACE C. 2010 - New flora of the British Isles. Cambridge University Press, ed. 3. 1235 p.
- STACE C. 2019 - New flora of the British Isles. Cambridge University Press, ed. 4, 1266 p.
- STACE C.A., PRESTON C.D., PEARMAN D.A. 2015 - Hybrid Flora of the British Isles. Botanical Society of the British Isles, 501 p.
- TURLAND N. J. & al. (eds.) 2018 - *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) July 2017*. Regnum Vegetabile 159.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. 1964-1993 - Flora Europaea - Cambridge University Press, 6 vol.
- WILSON P. 1992 - On inferring hybridity from morphological intermediacy. *Taxon* 41 : 11-23.
- Remerciements** : à Martin Fillan pour la traduction du résumé en anglais et à Martine Davoust pour sa relecture.
- Erratum** : CHICOUENE D. 2019 - Morphologie comparée des fruits de *Barbarea intermedia* Boreau et de *Barbarea sp. pl. (Crucifereae Dicotyledonae)* d'après l'herbier de A. Boreau. *Bull. Soc. Et. Sc. d'Anjou* **XXIX** : 137-151. Erratum : Tableau 1 ; ligne "Stace, 2019" ; colonne "*B. intermedia*" : au lieu de "mm", mettre "cm".