

Opinion sur l'espèce végétale, sa taxinomie et sa nomenclature

- **par Philippe Jauzein**

(Ecole nationale supérieure d'horticulture, 4, rue Hardy, 78000 Versailles)
MNHN, Conservatoire botanique du Bassin parisien, 61, rue Buffon, 75005 Paris.
jauzein@mnhn.fr



Rédiger une flore (Jauzein, 1995) est un exercice délicat pour de multiples raisons. Une des principales est la recherche d'un compromis optimal entre l'intégration d'études spécialisées récentes - gage du niveau scientifique - et l'accessibilité du contenu à un large public. Car, si la monographie s'adresse au spécialiste, la flore doit par contre toucher un autre lectorat : scientifiques d'autres domaines utilisateurs de la botanique, amateurs éclairés, néophytes ... Cette démarche pédagogique oblige à s'interroger sur les problèmes taxinomiques, et à rapidement prendre position pour assurer une homogénéité de conception tout au long de l'ouvrage. Comme nous allons le voir, les avis divergent dans ce domaine ; aussi est-il nécessaire, pour chaque document de ce type, de justifier la logique adoptée.

Certains s'attendent peut-être à une tentative pour proposer une nouvelle définition de l'espèce... une de plus ; alors que ma démarche se situe à l'antithèse. Je vais dès à présent décevoir le lecteur en lui annonçant tout de suite la couleur et en supprimant par là-même tout suspense ; je suis fondamentalement convaincu que l'on ne peut pas énoncer de définition de l'espèce (un peu à l'image de Lamarck), au sens où une définition doit cumuler la précision, la concision et l'absence d'ambiguïté. Tout au plus peut-on approcher cette notion, fondamentale à la fois pour la connaissance et la reconnaissance des organismes qui nous entourent.

L'espèce a fait et fera encore couler beaucoup d'encre car elle est au centre des préoccupations du naturaliste. De la connaissance des mécanismes du vivant, au souci de classer pour mieux communiquer, tout passe par elle. Ce maillon sert de fondation à la systématique et à la taxinomie, de point de départ à une double classification : l'une ascendante qui vise à grouper les espèces dans une succession de concepts hiérarchisés de plus en plus synthétiques, l'autre descendante qui cherche à analyser la variabilité.

Mais encore faut-il s'entendre sur le contenu ; et c'est là que les opinions divergent et qu'il me semble important d'apporter régulièrement des avis, même s'ils se contredisent partiellement. Certain esprit scientifique voudrait utopiquement voir dans l'espèce une entité concrète, bien délimitée par des arguments expérimentaux, alors que la force des réalités en fait un concept abstrait par la diversité et le flou des composantes qui permettent de l'appréhender. L'espèce n'est cependant pas qu'une unité de commodité ; indépendamment de notre acharnement classificateur, elle fonctionne naturellement : l'homme n'en est-il pas une preuve ? Je la conçois comme une synthèse multidimensionnelle dont aucune des dimensions n'a de valeur absolue ; chacun des facteurs que nous allons étudier apporte, par une somme d'éléments expérimentaux, des arguments au choix du niveau taxinomique, mais en aucun cas une certitude.

Je n'ai nullement l'intention de rentrer dans une discussion philosophique sur les concepts taxinomiques (se référer par exemple à J.S.L. Gilmour, 1940, in Huxley : *The New Systematics*). Je préfère une approche plus scientifique et avant tout plus pragmatique, plus conforme donc à ma problématique de botaniste de terrain. Je vais donc axer mon propos sur la variabilité, en le canalisant selon deux thèmes : l'un qui analyse la conception

multidimensionnelle en l'étayant par quelques exemples, l'autre en critiquant la transposition nomenclaturale ou taxinomique qui en est faite, nécessaire mais souvent discutable.

1. Approche de l'espèce biologique

Parmi les multiples critères utilisables, je retiendrai quatre axes principaux : l'un plus fondamental, génétique, le second plus traditionnel, descriptif, le troisième plus temporel, historique, le dernier plus à la mode, écologique.

Suivant la spécialité d'un auteur, on sent très bien que la conception de l'espèce s'étire vers tel ou tel axe dominant ; il en résulte des classifications quelquefois très différentes bien que le discours scientifique venant en appui soit toujours rigoureux. L'objectivité aveugle voudrait que chaque axe ait le même poids dans la décision (théorie mathématique). L'objectivité raisonnée du généraliste de terrain est toute autre, car la subtilité et la relativité de l'approche résident dans un dosage variable des composantes suivant le groupe de végétaux considéré ; l'extraordinaire variété du monde végétal rend irréaliste une approche universelle.

Je me permettrai dans la suite quelques allusions anthropomorphiques. Même si de telles comparaisons hérissent quelques scientifiques, c'est à tort. Nous représentons une espèce biologique comme une autre, et ces allusions donnent bien la mesure des excès de formalisation des botanistes : Linné ne s'en est pas privé.

1.1. Composante génétique

Je débute ce chapitre par un postulat qui donne aux caractères génétiques une valeur particulière : *tout niveau taxinomique formalisé doit impérativement avoir une justification génétique !* Donc, tous les critères que nous aborderons auront une origine génétique. La conséquence essentielle est l'exclusion de tout " taxon " basé strictement sur des caractères phénotypiques liés à l'environnement. Cette position n'est pas négligeable quand on songe qu'une proportion importante des " variétés " au sens de Rouy (1893-1913) n'ont sans doute aucune base génétique directe (pour atténuer mon affirmation un peu péremptoire, voir Snaydon, 1973) : les variétés *minor-nana-humilis/major-gigantea, simplex/ramosa, parvifolia-angustifolia/latifolia, procumbens/erecta*, etc.. résultent le plus souvent (mais attention, pas toujours) d'une simple action du milieu. De même Linné basait certaines variétés sur des monstruosité, des sénescences, des cas pathologiques. Toute cette nomenclature encombrante et inutile doit être oubliée. C'est aussi stupide que de donner un nom latin différent à une personne qui serait anorexique une partie de sa vie et boulimique une autre, ou anémiée en hiver et bronzée en été !

J'en profite pour exclure aussi de la nomenclature les noms attribués à certains dimorphismes : la plupart des cas sont liés au sexe (plantes dioïques, plantes monoïques ou polygames à proportions de fleurs variables... le mâle serait-il si différent de la femelle, et l'homme de la femme), mais certains peuvent en être indépendants et doivent alors s'observer sur un même individu (absence ou présence de l'arête des lemnes dans le genre *Gastridium*).

Tout étant génétique, je ne retiendrai dans ce premier paragraphe que certains critères plus directement liés au fonctionnement du génome.

a) L'isolement sexuel (ou l'espèce génétique)

Il est juste, je crois, de placer en tête ce critère essentiel. La spéciation, différenciation permanente de taxons les uns des autres sous l'impulsion de facteurs d'isolement, ne devrait théoriquement être parachevée qu'après un isolement sexuel. Depuis Buffon, de nombreuses définitions génétiques ont été proposées : " l'espèce est un ensemble d'organismes potentiellement capables de se reproduire entre eux et reproductivement isolés des autres groupes " ou " un ensemble de populations normalement isolées sexuellement d'une manière

complète des autres, mais non entre elles ".

Intéressons-nous dans un premier temps à l'isolement le plus efficace : l'impossibilité de former des hybrides entre deux espèces bien distinctes. Cette incompatibilité résulte souvent d'une disparité entre chromosomes (perturbation des divisions cellulaires), quelquefois d'une impossibilité de fécondation (problèmes de germination du pollen, de croissance ou de longueur du tube pollinique...) ou d'une incompatibilité noyau-cytoplasme.

Tableau I. **Pourcentage des taxons retenus dans la Flore des champs cultivés**

Taxons mal définis : hybridation souvent méconnue	14
Taxons morphologiquement bien définis	86
- pas d'hybridation naturelle	73
- hybridation faible	10
- hybridation forte	3

Parmi les taxons répertoriés dans la *Flore des champs cultivés*, et à l'exclusion de ceux, de détermination délicate, dont les capacités d'hybridation sont méconnues, on peut grossièrement considérer trois catégories :

- 73 % des espèces sont, dans la nature, bien isolées sexuellement ;
- 10 % environ peuvent créer de façon sporadique des hybrides en général fortement stériles : on peut donc dire que près de 80 % des espèces répondent correctement à la somme des deux critères " isolement sexuel + hiatus morphologique " ;
- 3 % cependant se croisent facilement en donnant des hybrides plus ou moins fertiles, malgré un hiatus morphologique important.

Il est vrai que ces chiffres traduisent la position synthétique adoptée : le nombre de taxons hybridables est plus important dans certaines flores où le concept d'espèce est plus étroit.

Capacité d'hybridation

Le hasard de la répartition des gènes responsables de l'isolement sexuel dans le règne végétal rend caduc l'espoir de restreindre le concept d'espèce à ce seul critère. Certains genres entiers contiennent des espèces interfertiles : *Carduus* et *Cirsium*, *Quercus*, *Mentha*, *Oenothera*, *Epilobium*, *Rumex*, *Rosa* et *Rubus*, *Salix*, *Verbascum*, *Viola*... Si la tolérance peut être grande pour certains groupes d'espèces, elle devrait être quasiment nulle pour les genres ! Les hybrides intergénériques ne devraient théoriquement pas exister (*nothogenus*). Ainsi les hybridations entre *Cirsium* et *Carduus* suggèrent que seul le respect d'une tradition justifie le maintien de ces deux genres ; de même, il est évident que les *Lolium* font partie du même genre que les *Festuca* de la section *Bovinae* (Fétuque faux-roseau par exemple). La conception large des genres *Satureja* (hybridation entre *Calamintha* et *Clinopodium*) et *Filago* (inclus *Logfia* et *Evax*) s'explique en partie par l'existence d'hybrides naturels (voir encadré ci-dessous).

Il faut donc avoir une approche modulée. Dans un groupe où les taxons possèdent des gènes qui assurent un bon isolement, toute existence d'hybrides sera un bon indice de proximité des taxons ; dans tout genre où l'hybridation est fréquente, il faut passer la capacité d'hybridation au second plan. Inversement, l'impossibilité d'hybridation n'implique pas nécessairement l'appar-tenance à deux espèces : c'est un caractère ni nécessaire, ni suffisant (voir encadré ci-contre).

Fertilité des hybrides

L'absence d'hybridation ne suffisant pas à définir l'espèce, il est important de vérifier

systématiquement la fertilité des hybrides. Cette fertilité permet des croisements en retour avec les parents et la création d'individus intermédiaires qui peuvent retrouver après quelques générations une bonne fertilité. A de très rares exceptions près, l'existence de populations intermédiaires en l'absence des parents ne devrait pas exister entre deux taxons considérés comme des espèces : je rejoins là l'opinion de Briquet (1899, p. XVIII et 1910, p. XX). Les phénomènes d'introgession (diffusion de quelques gènes d'une espèce à une autre) sont plus tolérables ; même s'ils impliquent l'existence d'hybrides fertiles - prouvant la grande proximité entre deux taxons - ceux-ci peuvent être rapidement " absorbés " par les parents et donc devenir très rares dans la nature.

Le phénomène d'hétérosis (vigueur des hybrides supérieure à celle des parents plus homozygotes) peut servir de marqueur, car il est souvent d'autant plus marqué que les patrimoines génétiques sont différents : il s'observe nettement chez certains hybrides d'épilobes (voir encadré ci-dessous et aussi pa-ragraphe 4.2).

b) Les chromosomes

Voilà encore un critère essentiel souvent utilisé avec trop de rigueur ; il appartient à la cytologie et donc à un niveau phénoménologique nettement inférieur à la morphologie. La stabilité du nombre de chromosomes s'avère toute relative chez les végétaux ; de nombreuses plantes vivaces à multiplication végétative efficace présentent des nombres très variables ; même chez les annuelles, plus de 10 % des espèces possèdent plusieurs niveaux de ploïdie.

Nombre de chromosomes

On observe chez les végétaux deux types de variations fréquentes : des multiplications de stocks chromosomiques complets (euploïdie), ou des excès ou manques de quelques chromosomes (aneuploïdie) exceptionnels chez les diploïdes (inviabilité fréquente) mais banals chez les polyploïdes. Ainsi peut-on noter chez *Caltha palustris* $2n = 16, 28, 32, 35, 40, 44, 48, 52, 53, 54, 56, 60, 62, 64, 70$, etc. sans qu'aucun botaniste ne conteste actuellement qu'il s'agit d'une seule espèce (Smit, 1973). Il y a ainsi chez le populage deux nombres de base différents ($n=7$ et $n=8$), des niveaux allant de diploïdes à des décaploïdes (10 fois le stock), et des aneuploïdes dérivés des différents polyploïdes.

Les cas d'espèces possédant deux nombres de base sont rares et chacun mérite une analyse poussée pour vérifier si deux taxons affines ne sont pas mélangés (*Aristolochia paucinervis*, *Atriplex prostrata*, nombreux trèfles et luzernes, *Vicia sativa*, *Turgenia*, les brachypodes vivaces, *Cynodon*...). Un autre cas tout aussi intéressant est la fixation de polyploïdes impairs, théoriquement stériles, par retour aneuploïde à un nombre pair : *Lomelosia simplex* a pu se former ainsi, mais de nombreux autres nombres curieux chez les annuelles pourraient s'interpréter de la même manière.

Un taxon tétraploïde, à stock chromosomique double des diploïdes, peut se former soit par hybridation de deux taxons assez différents (allotétraploïde, dont je reparlerai plus loin : 3.3), soit par simple doublement d'un stock chromosomique de base (autotétraploïde). Certes ce doublement induit très souvent un isolement génétique, puisque les hybrides triploïdes présentent en général un fort degré de stérilité. Cette constatation conduit de nombreux taxinomistes à créer trop facilement des sous-espèces ; cette conception ne peut être tolérée que si le niveau de ploïdie est corrélé à des caractères morphologiques très nets, ou à une écologie particulière. On réalise le peu de valeur d'un doublement chromosomique en le synthétisant *in vitro* par action de certaines matières actives comme la colchicine : pure routine en amélioration des plantes. De simples traumatismes ou des conditions environnementales extrêmes (thermiques en parti-culier) suffisent pour favoriser l'apparition de tétraploïdes ou d'autres désordres chromosomiques ; la multiplication végétative aide ensuite à fixer ces variants.

Donc, le critère d'isolement sexuel a une valeur nettement supérieure dans la comparaison de

deux taxons de même niveau de ploïdie ; il doit être utilisé avec circonspection dès qu'il s'agit de croiser des taxons de niveaux différents (voir encadré ci-contre).

Quantité de matériel génétique

Certaines espèces présentent une forte variabilité de la longueur des chromosomes (*Silene latifolia*). La tendance évolutive va vers l'augmentation de l'hétérochromatine et la duplication de certains fragments (voir encadré ci-dessous).

c) Biologie de la reproduction

Nous avons vu que l'isolement pouvait être dû à la difficulté ou à l'impossibilité de croisement entre deux taxons ; les causes en sont variées (voir en a). Mais d'autres processus, liés à la biologie florale, aboutissent aussi à un isolement des populations ou des individus.

L'autofécondation

La fécondation croisée a l'avantage de brasser continuellement le pool génique d'une espèce, et en particulier de faire migrer rapidement toute nouvelle mutation. D'un côté, elle entretient une variabilité dans les populations et les métapopulations, de l'autre elle aide à une disparition rapide des combinaisons récessives ou défavorables (dans des conditions environnementales données). De nombreuses adaptations favorisent l'allogamie : amélioration de la libération ou du transport du pollen, attraction des agents pollinisateurs (morphologie, couleur, odeur...), décalage dans le temps ou dans l'espace des organes mâles et femelles, séparation des sexes, etc. Mais l'adaptation la plus efficace semble l'existence de gènes d'autoincompatibilité qui empêchent toute fécondation d'un individu par son propre pollen. Ces gènes, fréquents chez les espèces vivaces à forte multiplication végétative, disparaissent chez de nombreuses espèces annuelles.

L'autogamie entretient un autre type de variabilité. Elle fixe des caractères éventuellement récessifs et inadaptés dans l'immédiat. Pour une espèce pionnière, elle pourrait contribuer au maintien de lignées homozygotes bien adaptées à une niche écologique fugace. Elle a aussi d'autres avantages indéniables : possibilité de création d'une population à partir d'un seul individu, fertilité même en l'absence des agents pollinisateurs. Elle peut quelquefois conduire à la situation extrême de cléistogamie où le développement des pièces florales est interrompu. Malheureusement pour le typologiste, la nature n'étant que transitions, il est impossible de classer tous les végétaux en allogames ou autogames. Tout au plus peut-on approcher un pourcentage d'autogamie moyen. Ces variations, pour partie d'origine génétique (efficacité plus ou moins nette des gènes d'autoincompatibilité...), fluctuent souvent avec les conditions de milieu (encadré ci-dessus).

Parmi les annuelles, chaque espèce doit être étudiée séparément. Une importante variabilité morphologique s'observe aussi bien chez une espèce plutôt allogame (record avec *Papaver rhoeas*, le Grand coquelicot) que chez une espèce autogame (record avec *Polygonum lapathifolium*). Dans un même milieu - céréale d'hiver ou de printemps sur sol limono-argileux avec désherbage intensif - peuvent se côtoyer une espèce allogame et autoincompatible très homogène (*Alopecurus myosuroides* : Vulpin) et une espèce autogame (*Avena* : Folle-avoine).

Ce discours ayant, je l'espère, bien démontré la relativité de l'autogamie, il s'agit maintenant d'en tirer les conséquences sur la délimitation des espèces. Plus on s'approche d'une autogamie stricte, et plus les taxinomistes utilisent ce critère pour séparer des " microespèces ". Il est indiscutable que, par l'isolement génétique qu'elle induit, l'autogamie intervient dans la spéciation. Mais je pense qu'elle doit passer au second plan, derrière la possibilité d'hybridation : malheureusement, il est souvent très difficile de tester les croisements entre taxons autogames. Je préfère donc parler de lignées plutôt que de microespèces autogames (encadré ci-dessous).

Un pas supplémentaire vers la spéciation est franchi quand des dérives chromosomiques se

produisent sur certaines lignées.

L'apomixie

On regroupe sous ce terme tous les cas de formation de graines sans fécondation : il s'agit d'une sorte de multiplication végétative embryonnaire permettant un isolement sexuel absolu, et ayant les mêmes avantages que l'autogamie. Chaque mutation peut ainsi être fixée par un individu dont la descendance correspond à un jordanon. La situation se complique dès que l'apomixie n'est pas absolue et que des phases d'allogamie, quelquefois très anciennes, créent des hybrides ensuite stabilisés par apomixie (cas du genre *Hieracium*). La taxinomie de ces groupes n'est en général accessible qu'à des spécialistes car il est facile de multiplier les taxons ; on assiste actuellement à une pulvérisation des genres *Limonium* ou *Nigritella* préjudiciable à mon avis à la clarté requise pour toute classification systématique (voir encadré ci-après).

On inclut aussi dans l'apomixie les cas de multiplication végétative (clonage) dont l'efficacité n'est atteinte qu'au détriment de la reproduction sexuée. Ainsi, la plupart des ails à bulbilles d'inflorescence forment éventuellement quelques fleurs mais stériles. Des géno-types non balancés (triploïdes par exemple) se maintiennent alors et peuvent dominer dans certaines régions (voir aussi *Chondrilla* ci-dessus).

Le maître mot dans cette partie a été l'isolement sexuel. J'espère avoir montré avec quelles précautions cette notion doit être utilisée. Si elle permet de délimiter facilement 80 % des espèces, elle débouche aussi sur des difficultés insolubles : la position à donner à des taxons autogames ou apomictiques, qui ne sont pas des espèces au sens classique du terme, et qui ne peuvent que très difficilement être inclus dans une nomenclature linnéenne (voir le paragraphe b de la deuxième partie).

Si l'on se doit de reconnaître à " l'espèce génétique " le statut de concept biologique fondamental, on doit aussi reconnaître que la systématique des espèces ne peut être intégralement fondée sur lui (Guinochet, 1973).

1.2. Composante descriptive

Toute la taxinomie est basée sur la description des taxons. Le chapitre précédent, nécessitant une approche plus expérimentale, implique sur le terrain une longue observation, impossible à mener sur tous les taxons ; la reconnaissance rapide est et restera morphologique.

a) La morphologie

Intuitivement, pratiquement et historiquement la morphologie sert de fondation à la classification. Le concept d'espèce repose donc essentiellement sur le *couple isolement sexuel/solution de continuité morphologique*. Comme je l'ai déjà mentionné, les deux sont étroitement corrélés par le postulat énoncé au chapitre précédent ; on ne retiendra que les caractères stables en toutes circonstances. Heureusement, dans la plupart des cas, la netteté du hiatus morphologique entre deux taxons exprime assez fidèlement l'importance de l'isolement sexuel : " la morphologie traduit généralement la constitution intime de l'être " (Maire, 1952, p. 9).

Plus les résultats expérimentaux s'accumulent et plus s'affirme la puissance d'information de la morphologie. Guinochet (1955, 1973) en vient même à affirmer que " vouloir à tout prix fonder la systématique sur d'autres niveaux phénoménologiques que la morphologie relève d'une mentalité obstinément réductionniste ".

Je ne pense pas pouvoir citer d'exemple, chez les végétaux, de pression de sélection suffisamment forte sur les fleurs pour envisager des cas de convergence tels qu'ils font sous-estimer la distance génétique entre deux taxons au point d'avoir des difficultés à les différencier (espèces jumelles). Le cas le plus spectaculaire s'observe chez les *Ophrys* où l'intimité et la spécificité sont telles entre la fleur et l'insecte que des taxons assez éloignés

présentent des profils identiques.

Cet exemple soulève le problème de la hiérarchisation des caractères : celle-ci dépend du but que l'on se fixe. Dans *la Flore des champs cultivés*, j'ai construit la clé en optant pour une hiérarchisation d'efficacité, le but étant d'optimiser la qualité de la détermination. Une hiérarchisation très différente est nécessaire pour décrire fondamentalement les différents niveaux taxinomiques ; elle doit s'inspirer de la parenté entre taxons (voir le chapitre suivant) et doit privilégier les caractères homologues aux caractères analogues (convergences adaptatives) ; elle doit être repensée pour chaque groupe de végétaux.

Cette hiérarchisation à géométrie variable me paraît indispensable, pédagogique. Je regrette que certains puristes calquent trop les clés de détermination sur la classification naturelle des taxons, au détriment de l'efficacité. Certes, ma démarche implique une augmentation de la subjectivité des caractères morphologiques, déjà imposée par l'incertitude sur la " valeur " réelle des caractères ; le tout est d'en avoir conscience.

Macromorphologie

L'observation macroscopique suffit généralement à décrire les végétaux vasculaires. J'y inclus tous les caractères observables à la loupe, quelquefois indispensables pour certifier une détermination. Certains pourraient me reprocher d'utiliser la taille des étamines pour séparer les deux *Apera* : ce caractère, absent de la plupart des flores, me paraît pourtant le seul à permettre de certifier la détermination. Il faut savoir ce que l'on recherche : approcher la détermination, ou la confirmer !

Traditionnellement, on inclut dans ce niveau phénoménologique les caractères faisant appel à tous les sens : couleur, odeur, goût, toucher.

La morphologie des " plantules ", et en particulier des cotylédons, a une valeur taxinomique non négligeable : mais attention à sa grande variabilité dans une même famille (par exemple ombellifères ou renonculacées) voire dans un même genre (*Erodium*).

Micromorphologie

Je classe dans cette catégorie tout caractère dont l'observation nécessite un microscope : admettons tout grossissement supérieur à 50. Rares sont les cas où elle est indispensable. Elle est classiquement utilisée par les ptéridologues : la taille et la conformation des spores permettent de repérer certains taxons polyploïdes. Mais elle aura surtout son utilité dans des domaines très spécialisés d'utilisation de la botanique, et en particulier dans toute discipline nécessitant une reconnaissance basée sur des débris végétaux : paléontologie, pollinologie, archéologie... On peut très bien concevoir un paragraphe micromorphologique dans la description de chaque taxon ; mais une telle connaissance est encore fragmentaire. Les grands groupes morphologiques de pollens auront surtout un intérêt dans la phylogénie des grandes unités systématiques.

b) L'anatomie

Briquet (1899, p. XXVIII) montre bien la limite ambiguë entre morphologie et anatomie. Plus on avance dans la précision, plus on se rapproche de caractères fondamentaux, mais moins il y a d'information et plus on s'éloigne des impératifs pratiques de la botanique de terrain. Ce qui veut dire que l'anatomie est rarement utile à définir une espèce (pour les végétaux vasculaires), mais est par contre très précieuse pour rechercher des homologies, préciser des parentés, et argumenter donc des hypothèses d'arbres généalogiques. Elle sert surtout d'appui à une classification supraspécifique.

Dans le cadre de cet article, elle n'est utilisée que dans des groupes difficiles où la notion d'espèce nécessite une argumentation multiple : exemple des fétuques " ovines " (*Festuca* groupe *ovina*) dont la détermination précise n'est souvent possible qu'à partir d'une coupe de limbe foliaire montrant la répartition des îlots de sclérenchyme (Kerguelen et Plonka, 1989). Plus détaillée encore, la cytologie n'apporte que peu d'arguments sauf à travers sa composante caryologique dont j'ai déjà parlé (1.1.b).

c) La physiologie et la biochimie (se reporter au paragraphe 1.4).

On entre là dans un domaine trop précis pour qu'il soit utile dans la définition d'une espèce. Tout au plus pourra-t-on utiliser la présence de telle ou telle substance pour confirmer une option taxinomique basée sur des caractères plus accessibles.

Comme les caractères anatomiques, les caractères biochimiques ont une grande valeur phylogénétique (présence d'alcaloïdes, de coumarines...). Ils ont tout autant de poids, et souvent plus, que certains caractères morphologiques mineurs pour analyser la variabilité d'une espèce (analyse des isoenzymes par exemple) ; leur étude constitue un outil indispensable dans les recherches sur la biologie des populations.

Pour des raisons pratiques, toute espèce doit être définie par des caractères morphologiques, et les anciennes définitions de l'espèce gardent toujours une certaine actualité. Les caractères anatomiques ou biochimiques ne doivent, à de rares exceptions près, être réservés qu'à une analyse de la variabilité infraspécifique ; souvent ils ne servent d'ailleurs qu'à confirmer des hypothèses basées sur la variabilité morphologique. La description d'une espèce doit tenir compte de cette variabilité, *sur l'ensemble de l'aire de répartition*. Il ne faut pas oublier que l'espèce est mouvante, qu'elle a une histoire ; il ne faut pas l'enfermer dans une définition trop fixiste.

Parmi les taxons bien isolés sexuellement et à hiatus morphologique net, on peut estimer qu'environ 1 sur 2 présente une variabilité morphologique importante. Les espèces protégées et autres espèces rares appartiennent le plus souvent à la moitié peu variable. Là encore on aperçoit bien cette corrélation entre une variabilité génotypique permettant à une espèce de réussir son expansion, et la variabilité morphologique qui en découle souvent.

1.3. Composante historique

Les théories sur l'évolution, maintenant universellement admises dans leurs grandes lignes, obligent à adopter une conception évolutive de l'espèce. Le souci de préserver la nomenclature se heurte quelquefois à cette vision mouvante. Car la classification linnéenne est originellement fixiste, et le seul besoin de décrire une espèce risque de la figer dans un carcan morphologique qui n'a qu'une valeur instantanée.

Il s'agit donc de trouver un compromis entre la nécessité de classer les organismes tels qu'ils existent de nos jours, et la nécessité d'intégrer l'historique de leur formation. Je laisse aux paléontologues le problème crucial d'une nomenclature généalogique qui ne devrait peut-être pas rester linnéenne. J'en reste, pour la délimitation des espèces, à des techniques d'appréciation de la distance génétique.

a) Recherche du nombre de gènes codant pour un caractère

Un des défauts essentiels de l'utilisation des caractères morphologiques est le risque d'erreur quant au " poids " génétique qu'ils représentent. Si, globalement, la corrélation entre isolement sexuel et hiatus morphologique est bonne, il faut cependant rester très prudent dans la hiérarchisation des caractères. Il faut savoir privilégier des caractères strictement liés à l'isolement sexuel, et minimiser ceux qui en sont indépendants ; ce qui revient à séparer les caractères spécifiques du taxon mais généralement répartis à toutes ses populations, des caractères, quelquefois très spectaculaires, traduisant une simple variabilité intrapopulationnelle.

Ce travail demande une grande expérience de terrain, et demanderait une énorme expérimentation pour être génétiquement confirmé. Comme il est utopique d'espérer connaître le déterminisme génétique de chaque caractère, l'estimation empirique prévaudra toujours. Prouver l'origine génétique des différents états d'un caractère n'est déjà pas facile ! Alors, rechercher le nombre de gènes en cause, leur dominance, leur liaison avec d'autres gènes plus fondamentaux...

Régulièrement, des expérimentations permettent d'atténuer la valeur taxinomique de certains

caractères spectaculaires en fait déterminés par un seul gène : couleur des baies de *Solanum*, barbes accrochantes des soies de *Setaria verticillata*, pilosité des gousses de *Medicago ciliaris*, couleur des fleurs d'*Anagallis arvensis* (voir aussi 2.2.b). De nombreux travaux ont par exemple été menés avec les ray-grass (Terrell, 1966).

b). Calcul de la distance par des méthodes statistiques

Le nombre de gènes permettant de séparer deux taxons étant considérable, seules les méthodes statistiques arrivent à proposer une estimation de la distance génétique. Je n'entrerai pas dans la discussion complexe qui oppose les tenants de méthodes purement mathématiques (phénétiens : Guinocet, 1955, 1973), de ceux prônant l'analyse cladistique multivariable (cladisticiens : Wiley, 1981 ou Delforge, 1994 p. 19-20). Dans les deux cas, le problème essentiel est celui de la hiérarchisation des caractères : lien du caractère avec un évènement de spéciation (caractère causal, ou simplement lié, ou neutre), caractères homologues et caractères analogues, caractères archaïques et caractères évolués... Dans tous les cas, une méthode statistique ne peut proposer qu'une *hypothèse*, d'autant plus litigieuse qu'elle se veut objective au départ. Je suis donc plutôt partisan d'une analyse cladistique qui ne donne pas le même poids à chaque paire de caractères homologues, ce poids ne pouvant être déterminé que par compréhension de la valeur adaptative des caractères et de leur polarité ; seules de multiples comparaisons biogéographiques ou paléontologiques, et de fastidieuses observations biologiques, permettent de rapprocher progressivement la généalogie théorique de la généalogie naturelle.

c) Compréhension de l'espèce en fonction de l'arbre généalogique

La connaissance de l'origine d'une espèce peut quelquefois amener à modifier une conception taxinomique. Il faudrait respecter la règle de toute classification naturelle : un taxon bien défini doit être monophylétique (c'est-à-dire issu d'une seule souche). Il ne s'agit souvent que d'un problème d'échelle : on arrive toujours, en regroupant des taxons, à obtenir un groupe monophylétique (cf. encadré ci-après).

Arbre à rameaux divergents

" Une espèce est un ensemble de populations se ressemblant plus entre elles qu'elles ne ressemblent aux autres ". Cette définition classique traduit simplement la notion de distance génétique basée sur les caractères morphologiques ; la comparaison des taxons deux à deux permet d'établir un classement de proximité en général bien corrélé à la généalogie : deux taxons morphologiquement plus distincts correspondent à deux branches séparées plus anciennement. L'intérêt majeur de l'analyse cladistique est d'intégrer si possible des caractères non morphologiques plus aptes quelquefois à ré-soudre les problèmes difficiles de parenté. A titre d'exemple, il est pour moi évident qu'il faut regrouper dans un même binôme linnéen les plantes cultivées et les espèces sauvages dont elles sont issues : en sous-espèces si la morphologie est très différente et si un début d'isolement génétique apparaît, en variétés si les taxons sauvage/cultivé échangent librement leurs gènes. Or, pour les plantes tempérées, l'ancêtre sauvage est souvent connu : betterave (Flore p. 182), moutardes (p. 335), radis (p. 482), sétaire (p. 786). Les plantes fourragères, souvent nettement moins sélectionnées et incluses dans des systèmes cultureux favorisant les échanges avec les populations sauvages, ne méritent pas plus qu'un rang variétal : la plupart des trèfles (*T. hybridum*, *T. incarnatum*, *T. pratense*, *T. repens*), les ray-grass, etc.

La décision du nombre de branches à inclure dans une même espèce reste arbitraire ; la seule consigne est d'opter pour des " ensembles suffisamment extensifs et nettement circonscrits ".

Arbre à rameaux anastomosés

Les anastomoses correspondent à des hybridations entre deux branches pouvant donner naissance à de nouvelles branches (encadré ci-dessous).

En général, les hybrides étant plus ou moins stériles, la création d'une nouvelle branche implique un doublement du nombre de chromosomes : formation d'allopolyploïdes. Beaucoup de travail reste à faire pour déterminer si les nombreux taxons tétraploïdes ou hexaploïdes sont des auto- (même branche) ou des allopolyploïdes.

Dans la plupart des cas d'allopolyploïdie, les taxinomistes modernes distinguent trois espèces, estimant que la rareté et la faible fertilité des hybrides avec les parents prouvent un isolement sexuel. A l'inverse, j'ai souvent pris une position plus synthétique estimant que la possibilité de création d'un allotétraploïde implique l'existence d'hybrides naturels partiellement fertiles et prouve donc la proximité génétique ; je reconnais cependant que, comme pour l'introgession, ces phénomènes peuvent intervenir accidentellement entre deux taxons éloignés et justifier alors un niveau spécifique. Indépendamment de ces positions toutes deux défendables, mon souhait de voir adoptées des options plus synthétiques est soutenu par un souci de stabilité nomenclaturale dont je parlerai dans la deuxième partie de cet article. Dans le cas le plus simple, une seule branche allopolyploïde est créée (preuve difficile). J'ai opté pour trois sous-espèces dès que j'ai estimé insuffisante la distance entre les parents, surtout quand ils présentent une variabilité parallèle (pilosité par exemple) indice d'anciens échanges génétiques : *Cerastium brachypetalum*, *Minuartia hybrida* (Flore p. 164), *Petrorhagia prolifera*, *Stellaria media* (p. 165), *Veronica cymbalaria* (p. 664)... Quelquefois l'allotétraploïde a été rattaché à un des parents s'il s'en rapproche trop morphologiquement, ou quand l'autre parent n'est pas connu ; cette position, théoriquement criticable car déséquilibrée, ne se justifie que par la difficulté pratique de détermination : *Myosotis discolor* (p. 128), *Plantago coronopus* (p. 556), *Kickxia elatine* (p. 665), *Setaria verticillata* (p. 786)... A l'inverse, la distance génétique peut être suffisante pour admettre trois espèces : *Sonchus oleraceus*, sans doute *Malva alcea*, peut-être *Avena barbata*.

Souvent, les taxons allopolyploïdes présentent une variabilité qui peut être l'indice d'échanges de gènes avec les parents (? *Veronica hederifolia*), de plusieurs lignées créées indépendamment (? *Lamium hybridum* ou *Chenopodium rubrum*), de nombreux remaniements chromosomiques consécutifs à des stocks parentaux dissemblables (*Diploaxis muralis* issu de *D. viminea* n = 10 et *D. tenuifolia* n = 7) (encadré ci-dessous)

Dans quelques cas, enfin, la preuve est faite de l'existence de plusieurs branches indépendantes : le hasard des hybridations plus ou moins complexes génère différentes souches allopolyploïdes quelquefois très distinctes quand les parents sont morphologiquement éloignés (encadré ci-dessous).

Prenant en compte le maximum de caractères diversifiés, la généalogie est synthétique et donc très informante. Mais les lacunes importantes de la connaissance historique des espèces rendent ses conclusions trop hypothétiques. Il n'y a bien sûr qu'un seul arbre généalogique valable... encore faut-il pouvoir l'établir ! La valeur attribuée aux caractères détermine un arbre théorique précis, et inversement. Des ajustements seront longtemps nécessaires qui, s'ils sont trop rapidement considérés comme définitifs, conduisent à une instabilité de la nomenclature d'espèces non collectives.

1.4. Composante écologique

La spéciation, si l'on excepte les cas d'allopolyploïdie que nous venons de parcourir, nécessite un grand nombre d'étapes progressives dont le terme ultime est l'isolement sexuel parfait.

Suivant les plantes, l'ordre de ces étapes varie considérablement ; ainsi les cas d'autogamie ou d'apomixie instituent un isolement sexuel préexistant. Pour les taxons allogames, les différenciations morphologiques ou physiologiques et l'isolement sexuel n'apparaîtront qu'après une phase d'isolement spatial.

L'isolement peut simplement résulter d'une *différenciation phénologique* : séparation de populations précoces et tardives. Généralement, ce mode d'isolement reste imparfait, les deux

types pouvant cohabiter, et ne peut aboutir qu'à une variabilité infraspécifique : cas des scrophulariacées hémiparasites (*Rhinanthus*). Si l'on fait la preuve d'une corrélation étroite entre le type et un réel isolement génétique, un niveau de sous-espèce peut se justifier : cas à confirmer de *Odontites rubra* qui présente deux niveaux de ploïdie. Pour les rhinanthes, la pression de sélection pourrait résulter d'une gestion du milieu (dates de fauche...).

a) Spécificité biologique

La spécificité d'un pollinisateur constitue un facteur d'isolement quelquefois efficace : l'exemple le plus intéressant est celui des *Ophrys* (Delforge, 1994). L'évolution de la spéciation d'un des partenaires peut provoquer une étape de spéciation chez l'autre. On rejoint le cas précédent lorsque deux pollinisateurs présents à des saisons différentes induisent la divergence de races phénologiques : ce qui permet aux orchidophiles analytiques de créer des " espèces " saisonnières.

Un exemple voisin est celui des espèces végétales parasites (*Orobanche*) isolées par leur spécificité plus ou moins marquée à un hôte préférentiel. L'homogénéité des orobanchacées ajoutée à une spécificité parasitaire très variable rendent difficile la taxinomie de cette famille ; le repérage délicat d'hybrides éventuels, la culture trop complexe limitant les expériences de croisements, la méconnaissance du déterminisme de la spécificité freinent la précision des limites entre espèces. Inversement, la spécificité des autres organismes parasites ou symbiotes (champignons, virus, insectes...) peut préciser les parentés entre taxons (Meuse, 1973). Les cas d'isolement les plus fréquents et les plus efficaces s'observent avec les autres facteurs environnementaux qui peuvent être synthétisés à travers *l'appartenance phytosociologique*.

b) Facteurs géographiques et climatiques

Il s'agit indiscutablement des facteurs principaux de spéciation. La dérive des continents, la surrection des chaînes de montagne, les glaciations et variations du niveau des mers ont séparé ou regroupé les populations végétales au cours des temps géologiques, forçant ainsi leur diversification soit par simple isolement spatial, soit en les soumettant à des modifications climatiques importantes (migrations N-S ou en altitude, impliquant des variations de température et de disponibilité en eau). Je ne détaillerai pas ici la diversité des modalités suivant la biologie de chaque espèce ou la structure des populations.

Cet isolement spatial n'implique pas systématiquement un isolement sexuel. Cela dépend entre autres de l'existence, dans les populations, des gènes d'incompatibilité (encadré ci-dessous).

Trop souvent, les taxinomistes utilisent l'excuse d'un isolement spatial - certes très efficace, mais cependant *externe à la plante* - pour élever le grade de certains taxons endémiques. Je pense que le concept d'espèce biologique n'a aucune raison d'être perturbé par les aléas géologiques : si deux taxons ont été séparés géographiquement tout en restant interfertiles, ils continuent - même si des caractères morphologiques ou physiologiques divergents apparaissent - à appartenir à la même espèce ! Les hasards du passé ne doivent pas occulter les hasards de l'avenir qui pourront rapprocher ces entités parentes, d'autant que l'homme joue un rôle de plus en plus crucial dans les transplantations de végétaux allopatriques.

L'insularité est l'exemple le plus remarquable de cet isolement géographique. On y observe tous les cas possibles depuis des plantes qui ont très peu évolué, malgré l'absence d'échanges avec les populations continentales, jusqu'à des taxons vicariants suffisamment distincts pour constituer des espèces à part entière. Une population strictement autogame située sur une île est doublement isolée : il n'est pas question d'en faire pour autant une espèce. La détermination du rang doit impérativement faire appel à des expériences de croisements pour vérifier la facilité d'hybridation et la fertilité des hybrides : penser aux aborigènes d'Australie. Une corrélation entre polyploïdie et isolement géographique permet d'opter pour un niveau

taxinomique important (sous-espèce ou espèce suivant le hiatus morphologique) : cas des sous-espèces de *Elytrigia juncea* (= *Agropyron junceum*), l'une diploïde au bord de la mer Noire, deux tétraploïdes (Grèce et Océan atlantique) la dernière hexa- ou octoploïde méditerranéenne.

Il faut enfin souligner l'intérêt de la géologie historique qui, en datant les événements, permet d'estimer l'âge de l'isolement et donc d'affiner l'arbre généalogique.

c) Facteurs édaphiques

Chez des taxons sympatriques, que l'on rencontre donc dans une même région, l'isolement peut être lié à des exigences écologiques très précises. Rares sont les divergences dues à une opposition entre populations héliophiles ou sciaphiles ; plus fréquents sont les isollements liés à la disponibilité en eau : xérophiles et hygrophiles. Mais la spéciation intervient surtout par une adaptation aux caractères physico-chimiques du sol ou à son instabilité.

Caractères physico-chimiques

Le principal facteur d'isolement est la présence ou non de calcaire. Il existe de nombreux exemples de vicariance calcicoles/calcifuges, surtout dans les massifs montagneux. L'intérêt de la phytosociologie (Guinochet 1955, 1973) comme moyen d'analyse taxinomique prend ici toute sa valeur ; chaque fois qu'un taxon appartient à deux groupements végétaux vicariants, il faut s'interroger sur sa variabilité et essayer de corrélérer cette vicariance à d'autres caractères, génétiques ou morphologiques. On met ainsi en évidence des écotypes qui, même peu discernables morphologiquement, peuvent constituer des variétés notables (encadré ci-dessous).

La pollution du substrat peut aider à la différenciation de certains taxons. Les excès en métaux lourds à proximité de sites industriels, toxiques pour la plupart des végétaux, sélectionnent des écotypes tolérants dits " calaminaires ".

Instabilité du substrat

Des perturbations fréquentes du milieu sélectionnent des groupes biologiques aptes à survivre à une destruction partielle (vivaces) ou totale (annuelles) des individus. Les plantes vivaces dynamiques, certainement dérivées d'hémicryptophytes de milieux plus stables, ne supportent en général pas la compétition et se trouvent ainsi isolées spatialement dans un milieu ouvert, et souvent isolées sexuellement par un clonage végétatif accompagné d'une autoincompatibilité. *Silene vulgaris* représente un complexe de taxons plus ou moins adaptés à des substrats instables (dunes, éboulis). Un autre exemple remarquable est *Arrhenatherum elatius* qui possède deux types de populations : des populations cespiteuses, à faible accumulation de réserves, localisées aux lieux herbeux fauchés (Avoine élevée) et des populations, tubérisant au niveau des entre-noeuds du plateau de tallage, adaptées aux champs labourés et peut-être, originellement, aux alluvions remaniées (Avoine à chapelets) ; l'interfertilité montre qu'il s'agit d'une même espèce biologique.

L'évolution d'un hémicryptophyte vers un thérophyte s'observe chez les flouves (Flore p. 786-787) : la Flouve aristée représente une adaptation de la Flouve odorante à des sols sablonneux régulièrement perturbés.

Les isollements géographiques ou écologiques ne doivent être utilisés, au même titre que la phytosociologie, que comme des outils de repérage taxinomique et non comme des arguments de degré de spéciation (voir aussi Snaydon, 1973). La multiplication de microespèces endémiques me paraît une démarche excessive dès qu'elle n'est pas étayée par des expériences de croisements. L'endémisme n'étant pas développé dans les champs cultivés, il y a peu d'exemples à citer parmi les mauvaises herbes, mais la position synthétique adoptée pour la Bryone (Flore p. 342) participe de cette démarche.

2. Le binom linnéen ou l'espèce nominale

2.1. L'instabilité nomenclaturale

Linné a certes mérité d'être reconnu comme le fondateur de la nomenclature binomiale, et d'être désigné comme la référence en ce domaine. Il n'était pas le seul à souhaiter clarifier une situation confuse (le binom - ou binôme - est utilisé dès 1619 par Bauhin), mais il a su imposer ce système. La plupart des ouvrages " prélinnéens " utilisaient comme dénomination une courte diagnose, méthode fastidieuse et difficilement mémorisable, d'autant plus que ces polynômes descriptifs variaient suivant les auteurs. Linné était en fait un pédagogue qui a su défendre sa nomenclature parce qu'elle associait la nécessité pratique d'appeler les choses et les êtres par un nom, la simplicité, l'ébauche d'une systématique (nom de genre puis non d'espèce - principe comparable dans sa logique et ses finalités au patronyme et au prénom), enfin le message (le nom d'espèce représente souvent un caractère morphologique, biologique ou écologique). Son souci me paraît avant tout médiatique : ces noms sont créés pour communiquer, pour se comprendre.

La déviation de cette ambition louable oblige à constater que le but est encore loin d'être atteint (Flore p. 26). D'une part le message transmis par le nom d'espèce a subi un appauvrissement préjudiciable : à la fierté du taxinomiste enclin à décrire un taxon nouveau, s'ajoute la fierté du découvreur ou de collègues impatients de voir leur nom latinisé pour la postérité. Certains botanistes ont pris le parti d'en rire en caricaturant cet obscurantisme (par exemple Farille *et al.* avec les ombellifères de l'Himalaya), en basant les noms spécifiques soit sur des noms locaux imprononçables, soit sur des barbarismes latins alambiqués (*Similisinocarum pimpinellisimulacrum*).

Mais le mal vient surtout des taxinomistes analytiques qui prennent le prétexte de l'objectivité des moyens modernes d'investigation pour remettre en cause périodiquement la classification. Je sais bien que cette critique a l'efficacité d'un coup d'épée dans l'eau : l'ambition de chercher à justifier une classification est louable, tout autant qu'est souhaitable l'avancée de la connaissance botanique. J'ai pourtant le sentiment que les conséquences dépassent trop souvent l'utilité et que les spécialistes ont oublié l'essence même de la nomenclature - savoir communiquer entre tous les hommes - et portent ainsi atteinte à l'esprit du binom linnéen. L'idéal serait de faire coïncider espèce biologique (définie par un intervalle de variation) et espèce nominale (définie par un type). Mais cette utopie théorique butte sur le désaccord des biologistes, et leur tendance à vouloir (inconsciemment ?) préserver leur privilège de spécialiste en rendant l'approche inaccessible. Ce n'est donc surtout pas au spécialiste d'imposer sa logique analytique, mais au généraliste averti de trouver le compromis optimal pour que la botanique ne s'enferme pas dans son ésotérisme. C'est pourquoi je suis plutôt partisan, au risque de passer pour un détracteur d'une botanique moderne, de flores synthétiques rédigées par un auteur unique ; alors que les documents actuels de référence, très ambitieux, font appel pour chaque groupe au spécialiste qui fait autorité et introduisent ainsi une hétérogénéité de conception.

La taxinomie est donc aujourd'hui l'ennemi numéro un de la nomenclature. Mais la nomenclature a parfois aussi en son sein ses propres maux. Les meilleurs spécialistes ne sont déjà pas tous d'accord sur l'interprétation du *Code international* et créent des imbroglios nomenclaturaux dont la solution ne peut être qu'arbitraire. L'interprétation des échantillons de référence des vieux herbiers ou des diagnoses de livres anciens s'avère subjective. Des modifications récentes de la nomenclature des sous-espèces résultent de la décision d'un botaniste qui, un peu par chauvinisme, a estimé que les taxons infraspécifiques d'un auteur ancien méritaient ce rang, ce qui est loin d'être évident à la lecture de l'ouvrage. De telles décisions devraient être plus raisonnées.

Tant que cette instabilité ne touche que les botanistes qui testent leurs capacités de mémorisation, et bien souvent constatent leurs incapacités de communication, on ne fait qu'entretenir avec efficacité l'image du naturaliste abscons en train de se gargariser de son

jargon spécialisé et donc inaccessible. Mais on voit combien cette démarche confine à l'absurde quand il s'agit justement de faire jouer à la nomenclature le rôle qui devrait toujours rester le sien : savoir communiquer vers l'extérieur. Je prendrai pour seul exemple la responsabilité légalement nouvelle et essentielle des botanistes de veiller à la sauvegarde de l'immense richesse biologique et patrimoniale de notre flore. Des textes officiels sont régulièrement publiés, des textes servant de base à des actions en justice et qui doivent donc à la fois être *crédibles* et précis si l'on veut tout simplement qu'ils soient applicables :

- la crédibilité peut être liée au bon choix des espèces. La plupart des listes d'espèces protégées ont été dressées par d'excellents botanistes et les imprudences sont rares. La liste la plus critiquable était la liste nationale qui a récemment été révisée et dont la nouvelle version a effacé certaines erreurs d'appréciation. Quelques unes traînent dans les listes régionales (par exemple *Arenaria serpyllifolia* pour la région Bretagne) ;
- en fait les imprudences touchent surtout des taxons mal définis, ou ayant changé de dénomination : peut-être aurait-il fallu proscrire les taxons mal définis ? Ils sont encore trop nombreux dans la nouvelle liste nationale (voir encadré ci-contre).

Heureusement, les espèces rares sont plus souvent des espèces monotypiques, indiscutables et stabilisées au niveau de leur nomenclature. Les cas litigieux restent donc rares ; mais plus les listes seront élargies (listes rouges par exemple) et plus ils seront nombreux. La phytosociologie, dont le jargon dérive des binômes d'espèces caractéristiques, souffre terriblement de ces modifications.

2.2. Taxons infraspécifiques

A l'intérieur des espèces, les taxons infraspécifiques servent à décrire la variabilité dans tous les cas où celle-ci présente des hiatus ; ces unités subordonnées correspondent à des sous-ensembles à hiatus morphologique moins net et/ou incomplètement isolés. La définition d'une espèce n'a de valeur qu'après avoir bien analysé sa variabilité, et donc après avoir défini les taxons infraspécifiques.

a) Souci de simplification

Au début du siècle, différents botanistes analytiques ont usé et abusé des taxons infraspécifiques.

Il faut dire que le *Code international* autorise trois niveaux de base : espèce, variété et forme, mais aussi trois niveaux intermédiaires : sous-espèce, sous-variété et sous-forme. Ce travail d'analyse était et reste indispensable sur le fond, mais l'excès de formalisation rend cette nomenclature lourde et peu pratique. L'adoption de solutions plus synthétiques me paraît souhaitable, et trois niveaux sont amplement suffisants : sous-espèce, variété, forme (ce dernier devant être réservé à des monographies détaillées). Les concepts de " race ", " jordanon ", " écotype " viennent en surnombre et ne doivent pas être considérés comme des niveaux taxinomiques.

Certains botanistes trouvent cette hiérarchisation encore trop lourde. Ils prennent souvent l'excuse d'une simplification nomenclaturale (suppression des taxons infraspécifiques) pour multiplier le nombre d'espèces (en particulier chez les autogames et les endémiques vicariantes). Ainsi *Flora Iranica* évite-t-elle soigneusement la notion de sous-espèce. On trouve même certains arguments pour nier toute valeur évolutive aux niveaux taxinomiques " variété " et " sous-espèce " (Delforge, 1994). Si sur le fond je suis d'accord avec cet auteur - tout niveau taxinomique doit avoir une valeur évolutive -, sur la forme je suis formellement opposé à une dépréciation des niveaux infraspécifiques qui, contrairement à sa volonté (p. 27), déstabilise complètement la conception classique de l'espèce et donc la nomenclature. Le respect de la nomenclature classique et de sa stabilité, le respect des codes de nomenclature, le respect d'une réalité naturelle faite de transitions me convainquent de

maintenir les deux niveaux infraspécifiques " sous-espèce " et " variété " en leur donnant obligatoirement une valeur évolutive.

Il semble bien que dans beaucoup d'ouvrages floristiques, un consensus général ait adopté cette simplification, dictée par un souci pédagogique.

b) Approche inférieure : la forme...

... ou pourquoi les botanistes sont-ils si analytiques ?

Si l'on part de l'individu et si l'on effectue une classification ascendante, on passe à la population, puis à la métapopulation (ensemble de populations pouvant échanger librement une information génétique) avant d'arriver à des niveaux taxinomiques impliquant un isolement. La notion de forme (incluse la sous-forme) permet de décrire la variabilité des individus, populations et métapopulations.

La variabilité la plus simple correspond aux mutations n'affectant qu'un gène ou deux : découpures des pétales ou des feuilles de *Chelidonium*, découpures des feuilles de *Lactuca serriola* ou d'*Ammi majus*, couleur des fleurs (albinisme), soies accrochantes de *Setaria verticillata*, déhiscence des pyxides d'*Amaranthus*, production d'une essence (nombreuses labiées), résistance aux herbicides des mauvaises herbes... Des mutations quelquefois spectaculaires peuvent, quand le pourcentage d'autofécondation augmente, s'individualiser : dimorphisme des fruits de valérianacées (Martin et Mathez, 1990). Il pourrait en être ainsi de *Astragalus sesameus* et *A. stella*, la seconde ne représentant sans doute qu'une variation à longs pédoncules de la première : si la preuve en est faite, il faudra la supprimer en tant qu'espèce. La définition de Rouy des variétés et sous-variétés (tome X, p. 3-4) correspond exactement, pour celles d'origine génétique, à notre définition de la forme !

Plusieurs raisons me poussent cependant à rejeter ce niveau taxinomique, ou en tout cas à le réserver à des monographies, à l'y tolérer (encadré ci-contre).

Chez les espèces allogames, l'interfertilité des populations permet l'échange de nombreux caractères génétiques plus ou moins indépendants. La notion de forme me semble alors absurde : deux individus différents sans doute par des centaines ou des milliers d'allèles - la variabilité *individuelle* dépasse alors largement le pouvoir informatif de la forme - et la descendance d'un individu n'appartient pas à la même forme que le pied-mère. D'autre part, l'information génétique liée à la forme peut être beaucoup plus faible que celle séparant deux populations phénotypiquement semblables (appartenant donc à la même forme) mais poussant sur des milieux différents (nombreux caractères physiologiques) : cela conduit à une erreur de hiérarchisation des caractères sélectifs.

Chez l'homme, une telle formalisation conduirait à donner des noms latins différents suivant la couleur des yeux, suivant la couleur de la peau, suivant la couleur ou l'aspect des cheveux, suivant l'appartenance à un groupe sanguin... Alors, comment nommer un individu ayant les yeux bleus, la peau blanche, les cheveux blonds et raides et du sang A+ ?

Chez les espèces autogames, la notion de forme peut sembler plus logique car elle permet de donner un cadre descriptif à chaque lignée non isolée géographiquement ou écologiquement. Mais l'autogamie étant rarement stricte, les croisements de caractères restent très nombreux ce qui rend toute classification impraticable (cas d'*Erophila verna*). La notion de jordanon pourrait être remplacée par celle de forme autogame ou apomictique.

c) Approche supérieure : l'espèce collective ...

... ou comment détourner le Code de nomenclature

L'adoption d'une définition restrictive de l'espèce, et donc la multiplication des " petites espèces ", oblige le taxinomiste à effectuer des regroupements informels comme les " agrégats ", les " groupes ", les " grex ". Cette position apporte une ambiguïté néfaste à une homogénéisation de la nomenclature.

Dans beaucoup de cas, le binom linnéen devrait être utilisé pour ces groupes, et non pour les " petites espèces " constituantes (surtout en cas d'autogamie ou d'apomixie), sans pour autant revenir à des espèces trop extensives (les arguments génétiques prennent là toute leur valeur). Les pissenlits (*Taraxacum*) sont représentés par une multitude de populations apomictiques : le binom linnéen, tel que je le conçois, correspond parfaitement aux " sections " des spécialistes.

En pratique, l'approche supérieure ne doit pas dépasser la limite *d'identification facile*.

d) Variétés et sous-espèces

L'homme, espèce biologique bien délimitée, a engendré par ses migrations des isolements de populations qui ont acquis au cours des siècles un ensemble de caractères distinctifs. Des tentatives d'analyse ont abouti à la notion de races, mais ont aussi échoué devant la complexité du problème ; car, après mélange de populations, même si les barrières culturelles maintiennent un isolement, le brassage génétique s'opère tôt ou tard et l'absence totale d'isolement sexuel efface progressivement le hiatus. Les races humaines les mieux typées pourraient presque constituer des variétés : les botanistes en ont souvent une acception voisine. Mais on sait bien que l'emprise humaine finira par briser la plupart des barrières et que notre espèce fonctionnera comme une grande population dont la variabilité ne doit pas être formalisée. Nombre de variétés botaniques, et même de sous-espèces endémiques, n'ont pas plus de valeur !

La définition de Rouy (tome I p. XI et tome X p. 3-4) de la race fait appel à l'hérédité des caractères distinctifs et à une corrélation avec soit la région, soit l'habitat, soit le substratum. Sans autre précision, cette définition correspond à la notion d'écotype et donc à mon avis au niveau taxinomique variétal.

Une variété se distingue donc du type par au moins deux classes de caractères : morphologie + répartition géographique ou écologie ou chromosomes... Le problème essentiel, est la vérification de l'origine génétique des caractères discriminants : ne pas confondre écomorphose (phénotype non héréditaire à exclure des niveaux taxinomiques) et écotype.

Avec *Polygonum aviculare*, Meerts *et al.* (1990, 1991) illustrent bien cette difficulté.

Une sous-espèce se distingue plutôt par trois classes de caractères, mais en modulant suivant les groupes de végétaux. Par exemple : morphologie + écologie ou chorologie + isolement sexuel partiel (nombre de chromosomes, ou peu d'hybrides, ou autogamie/apomixie).

S'obliger à classer la variabilité dans trois niveaux infraspécifiques au maximum vise la recherche d'une nomenclature communicable. C'est quelquefois mettre dans un même panier des éléments peu comparables. Le tout est d'en avoir conscience et de savoir que la " variété " regroupe plusieurs acceptions : l'écotype (ou écodème), le cytotype (ou cytodème)...

Dans la *Flore des champs cultivés*, j'ai essayé de respecter ces consignes : conception synthétique de l'espèce, mise en valeur des sous-espèces conçues comme un niveau taxinomique important, sélection éventuelle de quelques variétés saillantes pour rendre compte de la variabilité, abandon de la forme (sauf p. 667, un peu par dérision).

En conclusion

La notion d'espèce a énormément varié selon les auteurs depuis le début du siècle (conception très étroite de Jordan, très analytique de Rouy, synthétique et raisonnée de Briquet) jusqu'à nos jours où son acception est loin d'être partagée. L'approche que j'en ai donnée rejoint singulièrement celle de Briquet et Burnat (1899 et 1910), remarquables botanistes de terrain qui, malgré une génétique encore balbutiante, ont su trouver la mesure la mieux adaptée entre taxinomie et utilisation pratique.

La finalité même de la botanique systématique, science d'amont, et le rôle médiatique du nom

scientifique se rejoignent pour impliquer une accessibilité aux non-spécialistes et donc :

- une reconnaissance des espèces *sans ambiguïté* : peut-être doit-on tolérer quelques cas de genres difficiles (?)
- une nomenclature définitivement *stabilisée*.

Ces deux buts ne peuvent être atteints que si l'espèce est prise dans un sens collectif ! L'autre intérêt de ce principe est d'éviter que ne s'installe une botanique à deux niveaux : l'une très détaillée et approfondie dans les pays industrialisés, l'autre beaucoup plus superficielle dans les pays en voie de développement. Le binom linnéen doit servir de dénominateur commun. Mais l'expérience montre qu'il est plus difficile de synthétiser que d'analyser...

Les efforts de tous les partenaires de la botanique pour améliorer nos connaissances du monde végétal doivent être encouragés, dans toutes les disciplines (génétique, écologie, physiologie et biochimie...), autant que doivent être découragées les incidences de ces études fondamentales sur l'outil de communication que constitue la nomenclature. On doit rechercher le meilleur compromis entre connaissance et communication.

Essayer de satisfaire tous ces partenaires, c'est accepter une taxinomie multidimensionnelle, et non plus rigoureusement morphologique ; c'est rechercher le dénominateur commun, génétique, entre toutes les approches. Qui dit dénominateur commun, dit abandon d'une taxinomie trop fine, non informante pour un des utilisateurs (l'écologiste se moque bien d'une mutation albinos).

L'espèce doit être un concept pluridisciplinaire intercommunicable et donc par nécessité synthétique.

Exceptions (encadré1)

- Cistacées : la très grande facilité d'hybridation dans cette famille peut justifier quelques hybrides intergénériques
- Orchidées : malgré la multiplicité des hybrides qui permet là aussi d'accepter les hybrides intergénériques, tous les genres se justifient-ils ?

Exemple - *Echinochloa crus-galli* (Flore p. 766) (encadré2)

La variabilité d'*Echinochloa crus-galli* s'explique en partie par l'autogamie préférentielle, en partie par l'origine allopolyploïde pluriphylétique : la subsp. *hispidula* provient sans doute d'une souche indépendante mais qui échange des gènes avec la subsp. *crus-galli*. Les lignées conservent des caractères morphologiques mineurs : longueur des arêtes, port de la plante (2 gènes), couleur, pilosité.... YABUNO (1966) a montré que l'hexaploïde *E. crus-galli* contient le stock complet tétraploïde de *E. phyllopogon* qui est donc un des parents, mais n'a pu déterminer d'où provenaient les chromosomes restants (stock d'un diploïde maintenant disparu, ou portion d'un stock de tétraploïde ?). Le résultat des hybridations montre que les croisements sont faciles à obtenir entre *E. crus-galli* et son parent *E. phyllopogon*. Par contre, la variabilité de *E. crus-galli* conduit à des isolements plus ou moins nets : les tentatives d'hybridations entre deux populations éloignées géographiquement peuvent conduire à des échecs ou à des hybrides stériles alors qu'il n'est même pas réaliste de parler de variétés !

Exemples - *Setaria viridis* (Flore p. 726).(encadré3)

Des croisements entre les sétaires cultivées (subsp. *italica*) et les sétaires sauvages donnent des hybrides plus ou moins stériles ; mais des croisements entre cultivars géographiquement éloignés arrivent au même résultat. Ainsi, l'isolement sexuel consécutif à une sélection ancestrale à l'intérieur de la subsp. *italica* peut être plus important que l'isolement sexuel entre populations sauvages et cultivées (DARMENCY et al., 1984). Un autre argument pour ne concevoir qu'une espèce biologique globale est fourni par la subsp. *pyncocoma* (= var. *major*) ; ce taxon très robuste ne peut se distinguer morphologiquement des hybrides entre les deux autres sous-espèces, mais sa fertilité le rend parfaitement autonome. Indépendamment de ce taxon hybridogène diploïde (voir aussi paragraphe 3.3.2), le complexe *viridis* a pu participer à la formation d'allotétraploïdes : *S. verticillata* (type) avec la subsp. *viridis*, *S. faberii* avec la subsp. *italica*.

- genres *Elytrigia* et *Holcus*

La multiplication végétative efficace de ces graminées à rhizomes permet un clonage des hybrides stériles, et

donne une fausse impression de leur fréquence : les berges de la Loire en sont souvent envahies. La Houlique molle nuisible dans les champs est en fait un hybride pentaploïde favorisé par les travaux du sol (Flore p. 806).

Exemples : - *Polygonum aviculare* (Flore p. 590) (encadré 4)

Les travaux de MEERTS et al. (1990) illustrent bien ma position taxinomique et le contenu de cet article. Même avec un niveau de ploïdie différent, la subsp. *depressum* ne peut pas être admise à un niveau spécifique ; certains auteurs ont signalé les deux niveaux de ploïdie dans les deux sous-espèces (MEERTS, 1992) ce qui annule l'argument du nombre de chromosomes (comme chez les *Anthoxanthum odoratum* vivaces). Par contre, *P. rurivagum* possède des caractères morphologiques plus saillants ; le nombre hexaploïde, identique à la plupart des populations de la subsp. *aviculare*, suggère un isolement plus net... mais comme il s'agit d'un complexe autogame, des recherches complémentaires sont nécessaires (intermédiaires naturels ?) pour décider si le niveau d'espèce n'est pas excessif.

- *Potentilla crantzii* possède des populations tétraploïdes souvent fertiles et d'autres hexaploïdes ou octoploïdes souvent apomictiques. Les polyploïdes élevés sont donc parfaitement isolés, alors que les tétraploïdes s'hybrident avec de nombreuses autres espèces de potentilles très différentes.

- Parmi les centaurees jacées existent de nombreux intermédiaires entre *Centaurea jacea*, *C. debeauxii*, *C. nigra*... Mais ce groupe montre deux niveaux de ploïdie ($2n = 22$ et $2n = 44$) plus ou moins isolés, alors que les diploïdes s'hybrident naturellement avec des centaurees bien distinctes comme *C. uniflora* ou *C. pectinata*.

Exemple : - *Lolium* (Thomas, 1981) (encadré 5)

L. rigidum possède des chromosomes plus longs que ceux du groupe *perenne-multiflorum*, mais les croisements sont malgré tout fertiles. Les chromosomes nettement plus longs des autogames, surtout du groupe *temulentum-persicum* expliquent en partie l'isolement génétique. Les autogames dériveraient donc des allogames, et le groupe *temulentum-persicum* serait le plus évolué.

Exemples : - *Chenopodium album* (encadré 6)

Dans une population de chénopodes clairsemée, où les pieds sont espacés de plus de 3 m, l'autofécondation est totale. Plus la population est dense et plus la fécondation croisée par le vent s'améliore (pollen sans doute assez lourd) jusqu'à atteindre près de 50 % quand les pieds s'enchevêtrent.

- *Lamium et Viola*

Le Lamier amplexicaule et de nombreuses violettes présentent des phases saisonnières de cléistogamie : pendant la saison défavorable où les insectes pollinisateurs sont rares, l'autofécondation totale s'accompagne d'un avortement des pièces florales.

- *Senecio vulgaris*

Le Sénéçon commun est sans doute devenu secondairement une espèce autogame. Cette évolution s'est accompagnée d'une perte des fleurs ligulées présentes chez toutes les espèces voisines. Des populations littorales de Sénéçon commun possèdent de telles ligules ; interprétées comme le résultat d'une introgression par certains auteurs, elles me paraissent plutôt ancestrales ; il serait intéressant de vérifier si ces populations ont gardé un certain pourcentage d'allogamie.

Exemples - *Lolium* (Charmet et Balfourier, 1994) (encadré 7)

On distingue chez les ray-grass trois taxons allogames habituellement traités en espèces - mais se comportant comme des sous-espèces (NAYLOR, 1960) - et un complexe de taxons autogames sans doute partiellement dérivé de *L. rigidum*. Le nombre de ces autogames augmente dans certaines flores et je doute que cette prolifération soit justifiée. Ils constituent deux groupes distincts : l'un cultural (groupe de *L. temulentum* avec deux lignées : une messicole, et une linicole), l'autre affectionnant les pelouses arides littorales ou steppiques depuis le Portugal (*L. parabolicae* Samp.) jusqu'en Asie centrale (*L. persicum* Boiss. et Hohen : ancêtre de *L. temulentum*), avec en Méditerranée centrale *L. loliaceum* Bory et Chaub. et *L. subulatum* Vis. très proches de *L. rigidum*. Indépendamment de l'autogamie - déterminée par quelques gènes que les sélectionneurs essaient de faire migrer chez les allogames - il serait intéressant de tester l'isolement allogames/autogames (Jenkin et Thomas, 1938 ont obtenu jusqu'à 15-20 % de pollen fertile) et d'établir un arbre généalogique précis. *L. loliaceum* (inclus *L. subulatum*) pourrait être ramené en sous-espèce de *L. rigidum* (subsp. *lepturoides* (Boiss.) Sennen et Mauricio). *L. parabolicae* pourrait être un hybride fixé par autogamie : son caractère foliaire se retrouve chez des hybrides *loliaceum x temulentum*.

Exemples - les crucifères autogames : *Capsella*, *Clypeola*, *Camelina* et *Erophila* (Flore p. 303-304). (encadré 8)

Chez *Capsella* et *Clypeola* existent des euploïdes, diploïdes ou tétraploïdes : les hybrides triploïdes sont stériles (*Capsella x gracilis*) mais les niveaux de ploïdie ne sont pas corrélés à d'autres caractères. Les camélines

possèdent pour la plupart $2n = 40$ chromosomes ; la subsp. *rumelica* se distingue par un nombre très différent $2n = 12$ (et 26) bien que morphologiquement très voisine de la subsp. *microcarpa*.

Chez *Erophila verna*, le nombre de chromosomes varie de $2n = 14$ à $2n = 64$ avec divers aneuploïdes. Cette espèce avait servi de modèle au célèbre botaniste JORDAN qui basait sa définition de l'espèce sur la stabilité génétique : chaque lignée autogame de Drave représentait donc pour lui une espèce... plus de 200 ont ainsi été décrites en Eurasie (appelées ensuite " jordanons "). Bien que gêné par cette prolifération, Jordan n'admettra jamais l'impraticabilité de sa théorie, aveuglé qu'il était par ses convictions métaphysiques (voir Briquet, 1899, p. VI à XII).

Minuartia hybrida (Flore p. 164-165)

Ce groupe autogame, étudié par Favargerr et Garraud(1992), comprend en France 2 taxons diploïdes ou autotétraploïdes, 2 taxons tétraploïdes ayant perdu une paire de chromosomes et 1 taxon allopolyploïde. L'isolement entre ces trois groupes est total mais l'autogamie, la parenté extrême soulignée par des variabilités parallèles, et l'origine certainement monophylétique et récente m'ont conduit à ne considérer que des sous-espèces (voir paragraphe 3.3) ; cette position respecte ainsi les anciennes dénominations souvent prises au sens large, traduit bien les difficultés de détermination et permet de ne pas compliquer la nomenclature des espèces.

Exemples : - *Alchemilla* (encadré 9)

Ce genre a donné lieu à la description d'une multitude de taxons. L'agamospermie des alchémilles s'accompagne d'une stérilité des organes sexuels ; il est donc impossible de vérifier le degré de parenté par des croisements.

- *Chondrilla* (Flore p. 273)

La Chondrilla survit dans les vignobles caillouteux par l'émission de bourgeons épiradiculaires sur le pivot racinaire. Mais elle se multiplie et se dissémine par ses graines. Les diploïdes originels n'existent pas en France où l'on trouve surtout des populations triploïdes, fertiles par apomixie ; ce mode de multiplication entretient aussi une forte variabilité, en particulier de la largeur des feuilles caulinaires (*Chondrilla latifolia* de certains auteurs).

Exemple - genre *Myosotis* (encadré 10)

La convergence de l'architecture des inflorescences entre le groupe de *M. arvensis* et celui de *M. discolor* rend quelquefois la détermination difficile ; le pollen permet dans ce cas précis de confirmer l'appartenance de certains taxons.

Exemple - *Vicia* groupe *narbonensis* (Flore p. 476) (encadré 11)

Les remarquables études de Schäffer (1973) montrent bien l'existence de 5 taxons dans le complexe *V. narbonensis* (excepté *V. faba*) ; l'auteur en fait des espèces sur la base d'un isolement dû à la fois à l'autogamie et à la stérilité des hybrides. Pour ne pas perturber l'acception classique synthétique de nombreuses flores, j'ai opté cependant pour un niveau de sous-espèces. En effet, il est évident que ce groupe très homogène a une origine monophylétique récente, confirmée par des stades juvéniles identiques jusqu'à 4-6 feuilles. Pour des taxons tous diploïdes, c'est certainement l'autogamie qui a permis une spéciation car il n'y a (pour les trois taxons présents en France en tout cas) aucun isolement géographique ou écologique ; il serait intéressant d'étudier le déterminisme de l'isolement sexuel. Enfin, les caractères discriminants non adaptatifs semblent répartis un peu au hasard (conséquence de l'autogamie suivant une ancienne phase allogame) ; il suffit de voir la variabilité de la taille des fruits et des graines de la subsp. *narbonensis* (Schäffer, p. 228-229), la variabilité de la couleur des fleurs (les " variétés " de la subsp. *johannis* conçues par Schäffer ne représentent que des mutations oligogéniques), la variabilité du port de la subsp. *serratifolia*... Le niveau " sous-espèces " illustre très bien le polygone relationnel que Schäffer présente à la fin de son article.

Exemples : - *Setaria viridis* (Flore p. 786 et paragraphe 1.1.2.). (encadré 12)

- *Galeopsis ladanum* (Flore p. 392-393)

La plupart des flores modernes considèrent trois espèces dans ce groupe : *G. ladanum*, *G. angustifolia* et *G. dubia*. Cette position se justifie dans la partie Nord de l'aire de répartition où l'isolement semble assez bon. Par contre, dans le Sud de la France, existent des populations intermédiaires formées par hybridation, puis génétiquement stabilisées. Le fait, par ailleurs, qu'aucun caractère vraiment saillant ne permette de définir ces taxons sans ambiguïté m'a conduit à les considérer comme trois sous-espèces.

- de très nombreux exemples de taxons hybridogènes fixés existent chez les orchidées, en particulier dans le genre *Ophrys*.

Exemple - *Viola tricolor* (p. 693) (encadré 13)

Indépendamment du fait que les trois sous-espèces de *V. tricolor* ont différencié des jordanons par autogamie, et qu'elles ont certainement échangé des gènes dans des phases d'allogamie, CLAUSEN (1931) a proposé un schéma évolutif assez complexe. La subsp. *tricolor* serait tétraploïde-aneuploïde avec $n = 2 \times 6 + 1$; la subsp.

arvensis serait allohexaploïde -aneuploïde avec $n = 3 \times 6 - 1$ contenant le stock de la subsp. *tricolor* plus 6 chromosomes sans doute hérités de la subsp. *minima* ; cette dernière regroupe une série polyploïde-aneuploïde allant du niveau diploïde au niveau octoploïde.

Exemples (encadré 14)

- *Echinochloa crus-galli* (voir paragraphe 1.1.1.)

- *Poa annua* (p. 835-836) : Le complexe du Pâturin annuel comprend deux diploïdes parents, d'écologie très différente, et plusieurs branches allotétraploïdes (CHRTEK et JIRASEK, 1962) : si deux d'entre elles paraissent monophylétiques (endémiques des montagnes d'Afrique du Nord), il n'en est peut-être pas de même de la subsp. *annua*, mauvaise herbe ubiquiste très polymorphe. La somme de tous ces allopolyploïdes permet de passer graduellement de la subsp. *exilis* à la subsp. *supina*, les deux parents diploïdes.

- *Galeopsis tetrahit* (p. 398) : *G. pubescens* et *G. speciosa* se distinguent suffisamment bien pour être admis comme deux espèces. Ces parents diploïdes ont donné naissance à deux branches allotétraploïdes que j'ai regroupées sous le nom de *G. tetrahit*. MÜNTZING (1924-1941), a réussi à recréer par plusieurs étapes d'hybridation la subsp. *tetrahit*. La subsp. *bifida*, plus proche de *G. speciosa*, ne représente qu'une combinaison différente des caractères parentaux, suffisamment divergente pour induire un certain isolement sexuel.

Exemple - *Epilobium ciliatum* (Jauzein, 1987) (encadré 15)

Tous les épilobes français s'hybrident aisément, mais les hybrides partiellement stériles ne dominent jamais et ne s'observent qu'avec les parents. Cette faiblesse des barrières se retrouve avec les épilobes du Nouveau-Monde puisque *E. ciliatum*, espèce introduite de plus en plus répandue, s'hybride encore plus facilement avec les espèces indigènes, en particulier avec *E. parviflorum* et *E. montanum*.

Exemple (encadré 16)

- *Myosotis alpestris* possède dans les Alpes deux types de populations très proches morphologiquement, les unes alpines calcifuges et diploïdes, les autres subalpines inféodées aux roches sédimentaires, tétraploïdes. La corrélation avec la polyploïdie justifie de créer deux sous-espèces.

- *Polygonum aviculare* (Meerts, 1992)

Dans ce cas les deux écotypes ne sont pas vraiment liés à deux types de sols, mais sont plutôt adaptés à des stades différents de successions secondaires. Le cytotype tétraploïde, peu compétitif, plus pionnier, alloue un potentiel important à la reproduction et termine rapidement son cycle. Le relais est pris par le cytotype hexaploïde, plus ramifié, qui prolonge son développement jusqu'à l'envahissement par d'autres rudérales estivales ; l'allocation importante pour survivre à la compétition est investie au détriment d'une dissémination rapide. Le cytotype tétraploïde semble avantagé sur des sols sableux très pauvres.

Exemples (encadré 17)

- La liste régionale " Provence-Alpes-Côte d'Azur ", très récente, a adopté les découpages des genres *Senecio* (*Tephrosia balbisiana*) ou *Thlaspi* (*Nocca praecox*), mais inversement l'inclusion du genre *Tetragonolobus* dans le genre *Lotus*.

- Différentes listes contiennent ainsi la même plante sous différents noms : plusieurs cas parmi les fougères dont la classification change pratiquement à chaque monographie.

- Les Pays de la Loire protègent *Plantago holosteum* Scop., le Centre *Plantago subulata* L., la Bretagne *Plantago holosteum* auct. alors qu'il s'agit sans doute de la même plante ; par contre la Côte d'Azur protège *Plantago subulata* L. vraisemblablement différent de celui du Centre.

Exemples (encadré 18)

- Rouy (1893-1913)

Espèce ® Sous-Espèce ® Forme (avant 1905) = Race (après 1905) ® Variété ® Sous-variété

- monographies de Hackel ou St Yves sur les fétuques

Festuca ovina subsp. *eu-ovina* var. *vulgaris* subvar. *firmula* f. *teneri*

Exemple (encadré 19)

- Genre *Medicago* (LESINS et LESINS, 1979)

De nombreux auteurs ont formalisé la variabilité des fruits de luzernes (Heyn, Ursan, Rouy...). Or des travaux de croisements ont montré que le caractère épineux était régulé par 1 gène dominant, que le sens de rotation (dextroverse/sinistrorse) n'est régulé que par 1 gène, que le nombre de tours de spire n'est régulé que par 1 gène.... Ces gènes étant indépendants, on obtient déjà 8 combinaisons. Si l'on ajoute la pilosité (nulle, courte ou longue, déterminée par 1 ou 2 gènes) on multiplie le tout par trois...

- *Cerastium semidecandrum* (Flore p. 164).

Les trois " espèces " *C. semidecandrum*, *C. balearicum* et *C. pentandrum* ne semblent se différencier que par des caractères indépendants qui se croisent ; le manque de corrélations rend même difficile l'adoption d'un niveau variétal.

Note

(1) Flore des champs cultivés. INRA Editions, 898 p.



Références bibliographiques

- Briquet J., 1899. Observations critiques sur les conceptions actuelles de l'espèce végétale au point de vue systématique. In Burnate :, Flore des Alpes-Maritimes, III (1). Ed. Georg et Cie, pp. V-XXXVI.
- Briquet J., 1910. *Prodrome de la flore corse*, V. Ed. Lechevalier, pp. XIX-XXIII.
- Charmet G, Balfourier., 1994. Isozyme variation and species relationships in the genus *Lolium* L. (ryegrasses, Gramineae). *Theor. Appl. Genet.* : 1-9.
- Chrték, Jirasek, 1962. Contribution to the systematics of species of the *Poa* L. genus, section *Ochlopoa* (A. et Gr.) Jiras. *Preslia* 34 : 40-68.
- Clausen, 1931. Cytogenetic and taxonomic investigations on *Melanium* violets. *Hereditas* 15 : 219-308..
- Darmency H. *et al.*, 1984. Relations génétiques dans le complexe *Setaria viridis*. 7ème Coll. int. Ecol. Biol. et Syst. des mauvaises herbes. Columa-Ewrs : 235-242.
- Delforge P., 1994. *Guide des orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient*. Ed. Delachaux et Niestlé, 480 p.
- Favarger C., Garraud L., 1992. Morphologie et écologie de trois cytotypes de *Minuartia hybrida* (Vill.) Schishkin. *Bauhinia* 10 : 91-98.
- Guinochet M., 1955. Logique et dynamique du peuplement végétal. Ed. Masson et Cie, 144 p.
- Guinochet M., 1973 a. Remarques générales . In Guinochet M. & De Vilmorin R. : *Flore de France*, I. Ed. C.N.R.S., p.p. 13-26.
- Guinochet M., 1973 b. Phytosociologie et Systématique. In Heywood V.H. : *Taxonomy and ecology*. Ed. Academic Press, pp. 121-140.
- Jauzein P., 1987. Compléments sur *Epilobium ciliatum* Rafin. et sur les espèces spontanées voisines. *Le Monde des Plantes*, 427-428. : 16-18.
- Jauzein P., 1995. *Flore des champs cultivés*. Ed. INRA., 892 p.
- Jenkin T.J., Thomas P.T., 1938. The breeding affinities and cytology of *Lolium* species. *Journ. Bot.* 76 : 10-12.
- Kerguelen M., Plonka F., 1989. Les *Festuca* de la flore de France. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, nouv. sér., n° spécial 10.
- Lesins K.A. , Lesins I., 1979. Genus *Medicago* (Leguminosae) : a taxogenetic study. Ed. Junk, 228 p.
- Maire R., 1952. Flore de l'Afrique du Nord, I. Ed. Lechevalier.
- Martin A., Mathez J., 1990. Polymorphisme et taxinomie chez les *Valerianaceae* : quelques indications sur les valérianelles proches de *Valerianella coronata*. *Naturalia monspeliensia*, sér. Bot. 55 : 61-75.
- Meerts P., Briane J.P. , Lafebvre C., 1990. A numerical taxonomic study of the *Polygonum aviculare* complex (*Polygonaceae*) in Belgium. *Ph. Syst. Ecol.* 173 : 71-89.
- Meerts P., Vekemans X., 1991. Phenotypic plasticity as related to trampling within a natural population of *Polygonum aviculare* subsp. *aequale*. *Acta Oecologica* 12 (2) : 203-212.
- Meerts P., 1992. An experimental investigation of life history and plasticity in two cytotypes of *Polygonum aviculare* L. subsp. *aviculare* that coexist in an abandoned arable field. *Oecologia*, 92 : 442-449.
- Meeuse A.D.J., 1973. Co-evolution of plant hosts and their parasites as a taxonomic tool. In HEYWOOD V.H. *Taxonomy and ecology*. Ed. Academic Press, pp. 289-316.
- Müntzig A., 1924-1941. Divers travaux sur le genre *Galeopsis* publiés dans *Hereditas* 5 à 27.
- Naylor B., 1960. Species differentiation in the genus *Lolium*. *Heredity* 15 : 219-233.
- Rouy G., Foucaud J., 1893-1913. *Flore de France*. Ed. Soc. sc. nat. Charente-Inférieure.
- Schäffer H.I., 1973. Zur Taxinomie der *Vicia narbonensis* Gruppe. *Kulturpflanze* XXI : 211-273.
- Smit P.G., 1973. Taxinomial and ecological studies in *Caltha palustris* L. *Blumea* 21 : 119-150..
- Snaydon R.W., 1973. Ecological factors, genetic variation and speciation in plants. In HEYWOOD V.H. : *Taxonomy and ecology*. Ed. Academic Press, pp. 1-29.
- Terrell E.E., 1966. Taxinomic implications of genetics in rye grasses (*Lolium*). *Bot. Rev.* 66 : 138-164.
- Thomas H.M., 1981. The giemsa C-band karyotypes of six *Lolium* species. *Heredity* 46 : 263-267.
- Wiley E.O., 1981. *Phylogenetics*. Ed. J. Wiley and Sons, 439 p.

Yabunot, 1966. Biosystematic study of the genus *Echinochloa*. *Jap. J. Bot.*, 19 : 277-323.

