

**LE GENRE *RUBUS* L. (*ROSACEAE*)
DANS LE MASSIF ARMORICAIN ET SES ABORDS :
UNE NOUVELLE APPROCHE, ET
UNE PREMIERE ESPECE A REVISER, *R. CAESIUS* L.**

David MERCIER¹

Résumé :

Le genre *Rubus* L. (*Rosaceae*) représente dans le Massif armoricain une biodiversité importante, qui n'est qu'à peine prise en compte par les botanistes, faute d'outils de détermination opérationnels et fiables. Pour pallier ce manque, une clé de détermination des principales espèces et groupes est proposée à la fin de cet article. L'approche taxonomique sur laquelle repose cette clé est également présentée, notamment en ce qui concerne le rôle de l'apomixie dans ce genre, le concept de biotype, et le fait que seuls les taxons répandus sur une aire de plus de 50 km d'envergure doivent être reconnus en tant qu'espèces et étudiés, afin de rendre la taxonomie praticable et utile aux sciences corrélées (phytogéographie et phytosociologie). Quelques innovations sont apportées à cette approche taxonomique actuellement adoptée en Europe: d'une part l'abandon de la classification actuellement admise en Europe (KURTTO *et al.*, 2010), clairement remise en cause par deux études phylogéniques (ALICE & CAMPBELL, 1999 ; ALICE *et al.*, 2001), qui est ici remplacée par une approche pratique portée par une nomenclature informelle (*R. fruticosus* aggr. et *R. nemorosus* aggr.) et d'autre part, une redéfinition taxonomique de *R. caesius* L., dont la caractérisation basée sur les fruits pruneux-bleutés ne semble pas suffisante. Un point complémentaire développe les connaissances concernant *R. caesius*, espèce la mieux connue du Massif armoricain après *R. idaeus*. Il est confirmé en particulier que *R. ligerinus* Genev. est bien un synonyme taxonomique de *Rubus caesius* ; il est lectotypifié dans le cadre de cet article.

INTRODUCTION

Préférant des sols sur roches cristallines et des climats humides et doux, la plupart des ronces (genre *Rubus*, incluant la ronce du Mont Ida (*R. idaeus*), plus communément appelé framboisier) sont naturellement bien adaptées au Massif armoricain qui en héberge environ 200 à 300 espèces, sur les 500 à 700 qui sont estimées présentes en France... Oui, vous avez bien lu, **au moins un demi millier d'espèces en France, dont deux à trois centaines dans nos contrées !** Après avoir donné les causes pouvant expliquer cette diversité, et la méthode employée pour l'analyser, je présenterai *R. caesius*, l'une des espèces les mieux connues du Massif armoricain et de ses abords. Je donnerai pour finir une clé de détermination présentant les principaux groupes et espèces présentes dans nos régions.

¹ 2 allée des Moineaux, 49080 Bouchemaine ; davidpmercier@yahoo.fr

1. UNE BIODIVERSITE BIEN VISIBLE (LA MORPHOLOGIE)

1.1 Les éléments à observer

1.1.1 Les primocannes

Les primocannes sont les tiges de première année issues de la souche, allongées, et non ou peu ramifiées, ne portant en principe que des feuilles (pas de fleurs). Ces tiges s'enracinent souvent à l'apex à leur premier automne, émettent ensuite des rameaux florifères l'année suivante, puis, le plus souvent, se dessèchent et meurent à leur deuxième hiver, laissant une nouvelle plante vivante et vigoureuse et bien enracinée à leur extrémité (marcottage). Le terme de « primocanne » (BAILEY, 1941-1945), est préférable à celui de « turion » encore souvent utilisé, mais qui devrait désigner uniquement les tiges en tout début de croissance pourvues de feuilles réduites à l'état d'ébauches, que les ronces produisent également. Les caractéristiques des primocannes étant variables de la base à leur extrémité, les spécialistes actuels ont défini une zone standard à observer afin de pouvoir comparer les descriptions entre elles : cette zone est située vers la mi-longueur, où les feuilles sont les plus développées. Les éléments à regarder sont : la forme de la section, la couleur (à observer de préférence de mi-juin à mi-août), la présence de pruine éventuelle, la pubescence, les glandes stipitées et enfin les aiguillons (*cf.* figure 1).

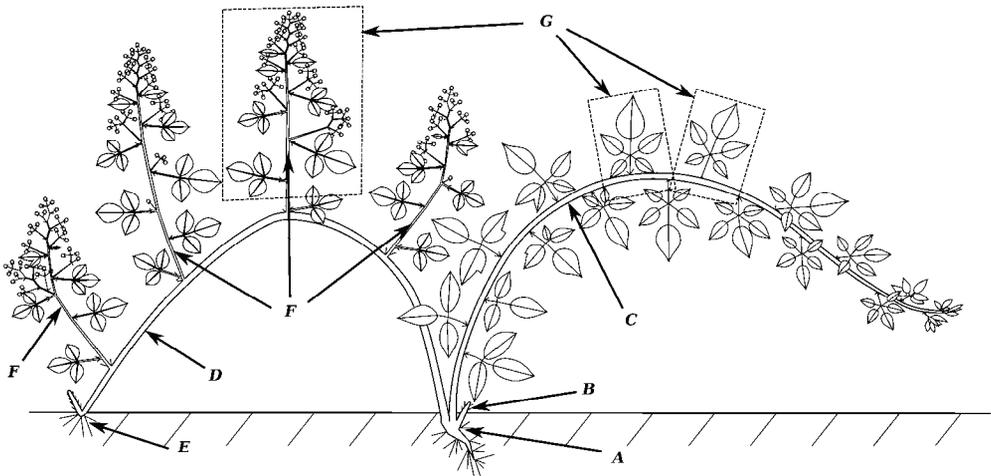


Figure 1 : Structure générale d'un *Rubus* à tiges bisannuelles capables de marcottage (cas le plus fréquent).

A : souche principale ; B : turion vrai ; C : primocanne (tige de première année, ou « turion » au sens des spécialistes européens) ; D : tige de deuxième année ; E : souche secondaire (issue du marcottage) ; F : floricanes ; G : parties à échantillonner.

1.1.2. Les feuilles portées par les primocannes

Ce sont d'abord les feuilles qui captent le regard, et permettent souvent de reconnaître l'espèce lorsqu'on la connaît bien. Elles sont extrêmement variables sur la même plante et il faut choisir celles qui sont les plus développées (c'est-à-dire à folioles les plus grandes et les plus nombreuses et à dents les plus marquées), situées à peu près au milieu des primocannes les plus

vigoureuses et bien exposées à la lumière (à mi ombre pour les espèces les plus sciaphiles, en pleine lumière pour les espèces les plus héliophiles). Un caractère important est, sur la face supérieure du pétiole, le sillon : il peut être localisé à la base, ou s'étendre sur toute la longueur, trahissant alors généralement l'influence génétique de *R. caesius* ou de *R. idaeus*. Le nombre de folioles, et la longueur et l'agencement des pétioles (engendrant des feuilles pennées, digitées ou pédalées) sont à prendre en compte, de même que la taille relative des folioles entre elles. Les autres observations se font sur la foliole terminale : forme générale, texture (réseau de nervures apparent ou non), volume (plane, convexe, à marge ondulée...), longueur de l'apex, dentition, pubescence de la face supérieure et de la face inférieure.

1.1.3. Les floricanes, et leurs feuilles, bractées et ramifications

Les floricanes (BAILEY, 1941-1945) sont les rameaux florifères portés par les tiges de deuxième année (voir sur le schéma). L'axe est à analyser comme pour la primocanne, à une zone standard située à 10-15 cm de l'apex. On regarde également les feuilles (terme incluant par simplification les bractées ayant la structure de feuilles), les bractées (en l'occurrence, celles qui ne sont pas foliacées), la structure des ramifications, les structures épidermiques des pédicelles.

1.1.4. Les fleurs

Des caractères aussi très importants et souvent diagnostiques des espèces proviennent des sépales (forme, port après la floraison, structures épidermiques sur leur dos), des pétales (forme, taille, couleur, pubescence), des étamines (taille, couleur du filet, pubescence des anthères), des carpelles (nombre, couleur des styles, pubescence des ovaires) et du réceptacle (pubescence).

1.1.5. Les fruits

La couleur et la pruine des fruits mûrs permettent de distinguer quelques taxons, mais la plupart des espèces ont des fruits noirs. La grande diversité de parfum des fruits (bien sûr tous comestibles) semble malheureusement difficile à utiliser pour la reconnaissance des espèces, mais aurait sans doute des qualités gastronomiques à ce jour peu explorées !

1.2. Apprendre à voir au delà de la variabilité individuelle

Pour qui les a observées d'assez près, les ronces nous montrent ainsi une grande diversité directement visible par la forme des feuilles, la couleur et la composition des structures épidermiques (poils, glandes et aiguillons) portées par chaque organe, l'architecture florale, etc. Mais cette diversité morphologique n'est pas le reflet de la seule diversité génétique, et l'une des difficultés majeures tient dans le fait que les espèces changent de morphologie selon les conditions du milieu. Ainsi, lorsque les plantes d'espèces différentes sont jeunes ou lorsqu'elles poussent en situation trop ombragée ou trop sèche, leurs morphologies convergent dans les mêmes directions et elles deviennent souvent inséparables morphologiquement. Seules les plantes adultes poussant en situation lumineuse, sur un sol à déficit hydrique nul ou faible, et montrant des tiges feuillées et florifères bien développées, sont les plus représentatives des espèces auxquelles elles appartiennent. Elles se distinguent alors en principe par l'allure générale, et par au moins 3 caractères discriminants vis-à-vis de chacune des autres espèces. Avec cet autre regard posé sur elles, les ronces nous dévoilent alors dans chaque localité une biodiversité faite d'espèces moins nombreuses et plus nettement séparées les unes des autres qu'on ne le pense au départ. Mais d'un autre côté, à mesure que l'on visite des localités différentes, on se rend compte que le nombre de taxons distincts ne cesse de croître...

2. Une biodiversité en effervescence (la taxonomie)

2.1. Un point sur les espèces hybridogènes

Les espèces issues de l'hybridation de deux autres espèces sont appelées espèces hybridogènes. Nous en côtoyons au moins une tous les jours : *Poa annua* L., la graminée annuelle la plus commune de France. C'est une espèce tétraploïde issue de l'hybridation entre deux espèces diploïdes : *P. infirma* Kunth répandue surtout sur le littoral mais présent également à l'intérieur des terres, et *P. supina* Schrad. absente de nos régions (limitées aux montagnes pour ce qui est de la France). Du fait de leur origine commune, ces 3 espèces ont par exemple été rassemblées en une seule par JAUZEIN (1995), mais il s'agit de taxons isolés tant au niveau génétique que morphologique, écologique et géographique. Ainsi, la grande majorité des botanistes s'accorde aujourd'hui à les distinguer au rang d'espèce. Il en est de même de la plupart des taxons hybridogènes, telles que *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott (issue du croisement entre *D. caucasica* (A. Br.) Fraser-Jenk. & M.F.V. Corley et de *D. oreades* Fomin), *Polypodium interjectum* Shivas (issu du croisement entre *P. cambricum* L. et *P. vulgare* L.), et de nombreuses autres plantes, notamment dans les genres *Taraxacum*, *Hieracium*, *Sorbus*, *Alchemilla*, *Rosa*, *Potentilla*,.... et *Rubus*.

2.2. Dans le genre *Rubus*

2.2.1. A l'origine : un grand nombre d'espèces diploïdes

Concernant les *Rubus*, GUSTAFSSON (1943) et la plupart des spécialistes actuels pensent qu'avant les dernières glaciations du Pléistocène, existait en Europe un grand nombre d'espèces diploïdes issues d'une spéciation classique par évolution lente la plupart nettement différenciées, et se reproduisant de façon sexuée classique (production de graines issues de la double fécondation des angiospermes, plus scientifiquement appelée amphimixie). Seulement 6 de ces espèces semblent avoir survécu en Europe (*R. idaeus* L., *R. ulmifolius* Schott, *R. canescens* DC., *R. incanescens* (DC.) Bertol., *R. sanctus* Schreb., *R. arcticus* L., dont les trois premières citées croissent dans le territoire qui nous intéresse ici), et quelques autres qui subsistent également à sa périphérie immédiate (*R. moschus* Juz. dans le Caucase ; *R. bollei* Focke, *R. serrae* Soldano en Macaronésie ; et peut-être *R. hochstetterorum* Seub. dont la diploïdie reste à vérifier, également en Macaronésie). D'après les connaissances dont on dispose aujourd'hui, les autres espèces européennes semblent toutes polyploïdes et hybridogènes, issues de façon plus ou moins ancienne et directe de l'hybridation de ces espèces diploïdes pour la plupart probablement disparues.

2.2.2. Aujourd'hui : quelques espèces diploïdes, et un très grand nombre d'espèces polyplôïdes toutes hybridogènes

Les espèces amphimictiques et leurs hybrides

A côté des espèces diploïdes précédemment citées, certaines des espèces polyploïdes qui vivent aujourd'hui en Europe ont gardé la reproduction sexuée. Dans l'état actuel des connaissances, cela concerne seulement 4 espèces : *R. chamaemorus* L. et *R. humulifolius* C.A. Meyer des régions nordiques (absents de France) ; *R. saxatilis* L. des climats plus tempérés mais limité en France aux montagnes et aux plaines continentales ; et *R. caesius* détaillé plus loin dans cet article (selon certains auteurs, cette dernière espèce pourrait également présenter des populations apomictiques, j'y reviendrai). Bien que l'origine hybridogène n'est prouvée que pour *R. chamaemorus* (AMBROSE

& ALICE, 2006) et *R. saxatilis* (ALICE & CAMPBELL, 1999), il est très probable, au regard de leur polyploïdie, qu'il en soit de même pour *R. humulifolius* et *R. caesius*. Enfin, qu'elles soient diploïdes ou polyploïdes, la plupart de ces espèces amphimictiques produisent des hybrides lorsqu'elles croissent en mélange. Ces hybrides (qui se reconnaissent dans tous les cas à leur morphologie intermédiaire), sont souvent stériles. Mais ils peuvent parfois former des populations plus ou moins fertiles qui ont alors une existence plus ou moins autonome, notamment *R. canescens* × *ulmifolius* et *R. caesius* × *ulmifolius*. Ces populations hybrides fertiles sont caractérisées par une reproduction amphimictique qui se traduit généralement par un grand polymorphisme entre individus dont une partie sont souvent stériles ou presque.

Les espèces apomictiques et les biotypes

- *L'apomixie pseudogame*

Mis à part les espèces hybridogènes et les hybrides signalés précédemment, il semble que toutes les autres ronces hybridogènes se reproduisent au moins partiellement par apomixie pseudogame. Pour l'expliquer simplement, ce mode de reproduction est caractérisé par une production de graines issues de façon clonale, contenant un embryon génétiquement identique aux cellules de la plante mère pour lequel le génome du pollen n'est pas intervenu (= apomixie). Pour compliquer les choses, la fécondation de la fleur par le pollen est toutefois nécessaire à la formation des tissus nourriciers de cet embryon, sans lequel la graine n'est pas viable. Cela donne l'illusion d'une reproduction sexuée, car les fleurs non fécondées ne donnent ni fruits, ni graines. C'est ainsi que ce mode de reproduction, imitant la reproduction classique, est appelé pseudogamie (littéralement : fausse reproduction sexuée). Les raisons du développement de l'apomixie restent un mystère, ainsi que les causes pour lesquelles les taxons apomictiques sont plus fréquents dans les régions froides de l'Europe (HÖRANDL, 2006). Il semble toutefois que la stratégie développée dans la plupart des groupes apomictiques comme les *Rubus*, soit de produire une haute proportion (>80% chez les *Rubus*, d'après KOLLMANN *et al.*, 2000) de graines par apomixie, afin de conserver les caractéristiques des lignées hybridogènes, – ce qui est un avantage lorsqu'elles sont adaptées aux conditions du milieu –, mais de garder une petite production de graines issues de l'amphimixie (=reproduction sexuée habituelle), dans le but de diversifier la combinaison des gènes (lorsqu'il y a auto-fécondation), ou de créer quelques nouvelles lignées pouvant être mieux adaptées au milieu (lorsqu'il y a fécondation par une autre lignée). La plupart des populations sont dites apomictiques facultatives, car elles produisent cette haute proportion de graines par apomixie qui garantit leur isolement et leur stabilité génétique. Mais il existe également certaines populations appelées « entités non stabilisées » (WEBER, 1995), dont les individus produisent une plus faible proportion de graines par apomixie, ce qui aboutit à une formation beaucoup plus importante de plantes hybridogènes. Ces entités non stabilisées se rencontrent principalement en montagne, et sont anecdotiques en plaine, où elles se forment parfois au contact de *R. caesius*.

- *Des croisements engendrant de nouveaux taxons hybridogènes*

Dans les cas les plus rares à l'échelle des individus (ou plus fréquemment chez les entités non stabilisées signalées ci-dessus), une fécondation peut avoir lieu entre taxons différents, ce qui engendre de nouveaux taxons hybridogènes eux-même parfois fertiles et dans ce cas, presque toujours, à reproduction apomictique facultative. C'est ainsi qu'à l'échelle de l'Europe, il se crée chaque année des centaines de nouveaux taxons hybridogènes, et qu'il en existe plusieurs centaines de milliers, voire des millions si on inclut les taxons stériles (ou issus d'entités non stabilisées) représentés par un seul individu (KURTTO *et al.*, 2010).

- *Un inventaire exhaustif impossible*

Si l'idée d'inventaire exhaustif des espèces de *Rubus* a été le moteur de beaucoup de botanistes qui ont tenté d'éclaircir la taxonomie de ce genre, cette idée ne s'est jamais concrétisée. Leurs oeuvres (GENEVIER, 1880 ; BOULAY, 1900 ; SUDRE, 1908-1913 ; BOUVET, 1912-1923 etc.) ont en effet toutes en commun des mises en garde plus ou moins claires sur l'aspect incomplet et provisoire de leurs travaux. En effet, quoi qu'il advienne, aucun inventaire ne sera jamais complet. Du fait de leur diversité, les ronces s'échapperont toujours des boîtes intellectuelles que nous créerons. Et n'est-ce pas merveilleux ainsi : cesser de croire que nous pouvons dominer la nature par notre savoir, et retrouver notre humilité d'être humain lui appartenant ?

- *L'approche actuelle : un concept d'espèce restreint aux taxons les plus répandus*

Face à cette biodiversité dépassant les capacités humaines d'analyse, il a été décidé (WEBER 1977) de limiter l'étude aux seuls taxons pourvus d'une aire de répartition s'étendant sur au moins 50 km dans le sens de leur plus grande extension. Ce seuil de prise en compte peut éventuellement être réduit à 35-40 km, si le taxon participe de façon très importante à la biomasse végétale (WEBER 1996). Ces taxons d'origine hybridogène souvent complexe, isolés morphologiquement et génétiquement les uns des autres, sont alors retenus comme autant d'espèce, puisque cela n'a pas de sens de les rattacher plus à l'une qu'à l'autre des espèces parentes.

- *Des espèces retenues en conséquence relativement peu nombreuses*

Sur ces bases, KURTTO *et al.* (2010) ont cartographié seulement (!) 741 espèces hybridogènes apomictiques pour l'Europe. Cependant, ce nombre est provisoire, car certaines zones comme la péninsule des Balkans, l'Italie et surtout la France, restent très méconnues. D'après la comparaison entre les anciens travaux européens avec les chiffres issus des inventaires à peu près complets de pays comme l'Allemagne ou la Grande-Bretagne, et sachant que les ronces préfèrent les zones océaniques, on peut estimer que la France métropolitaine héberge entre 500 et 700 espèces, dont 200 à 300 pour le Massif armoricain et ses abords. C'est beaucoup, mais c'est relativement peu, si on les compare aux millions de taxons hybridogènes en jeu !

- *Un apport non négligeable à la phytosociologie et à la protection de la nature*

Les espèces retenues sont les seuls taxons pouvant légitimement être considérés comme de formation suffisamment ancienne et d'un intérêt bio-indicateur, phytosociologique et biogéographique assez important pour pouvoir mériter une étude approfondie et un statut d'espèce. H.E. WEBER, à qui l'on doit cette méthodologie, a commencé à s'intéresser aux *Rubus* en tant que phytosociologue, et ce n'est qu'après avoir clarifié la taxonomie, qu'il a pu décrire bon nombre d'associations caractérisées par des espèces de ronces. Il faut signaler en effet que l'apport de la taxonomie des *Rubus* est essentiel à la phytosociologie, comparable en ce domaine à celle des *Festuca* : chaque espèce est pourvue d'une aire de répartition singulière (KURTTO *et al.*, 2010) et d'exigences très précises de climat et de sol (WEBER, 1995) qui permettent de caractériser précisément les végétations. Parmi les autres applications possibles, on peut citer l'étude des corridors biologiques (la propagation des ronces se faisant par certains mammifères et oiseaux qui disséminent les graines) et la délimitation de districts phytogéographiques. Autant de sciences sur lesquelles se base aujourd'hui la justification de la protection des espaces naturels.

- *Une multitude de taxons à ignorer : les biotypes*

Les innombrables autres taxons mis de côté sont pourvus d'une aire plus petite, voire ridicule (jusqu'à un seul buisson couvrant quelques m²) parce qu'ils sont stériles, peu fertiles, inadaptés au milieu, ou de formation récente. Ces taxons d'intérêt secondaire sont appelés « biotypes ». Ils sont

en principe discernables les uns des autres, et nombre d'entre eux ont été nommés par le passé. Les plantes appartenant à ces biotypes ne concernent que 1 à 5 % des individus rencontrés sur le terrain (parfois davantage en montagne). Ainsi, lorsque toutes les espèces d'une région sont connues, comme c'est le cas dans certaines zones d'Allemagne, il est possible de nommer 95 à 99% des individus, et d'identifier les autres comme des biotypes. Lorsque ce travail d'inventaire n'a pas été fait, comme en France, il n'est pas possible de savoir a priori si on a affaire à un biotype ou à une espèce. C'est pourquoi, il est fortement recommandé d'étudier et récolter uniquement les taxons dont on a vu au moins 2 localités distantes de plus de 5 km, afin de mettre d'emblée de côté les biotypes les plus localisés qui sont les plus nombreux.

3. UNE BIODIVERSITE RECONNUE (LA NOMENCLATURE)

3.1. Les noms de travail

Qu'il s'agisse d'une espèce ou d'un taxon répandu sur plus de 5 km dont on ignore si il s'agit d'une espèce, une des choses les plus simples à faire, pour commencer, est de le nommer. Et même si on ne connaît pas son nom scientifique, c'est très simple : il suffit de lui inventer un nom de travail. Cette façon de faire offre l'avantage d'être facile à mettre en oeuvre, moyennant de donner des noms ne prêtant pas à confusion avec des noms scientifiques et mis entre guillemets faisant par exemple référence à l'écologie ou à la localité, tel que *Rubus* « aux-orties », *Rubus* « de-Bouchemaine ». Ces noms de travail sont très utiles pour la publication de premiers résultats, de relevé phytosociologiques et d'atlas floristiques, et les spécialistes européens en font largement usage. A noter que quelle que soit la nomenclature utilisée (nom de travail, ou nom scientifique si il est connu), il faut toujours veiller à garder des spécimens d'herbier de référence, afin de pouvoir conserver la trace des espèces nommées et de comparer les nouvelles récoltes avec ceux-ci en cas de doute.

3.2. Les noms scientifiques

3.2.1. Le principe de la typification

Dans un but de clarification de la nomenclature, l'International Code of Botanical Nomenclature (ICBN) a été créé en 1952, et est régulièrement mis à jour. L'ICBN en vigueur est actuellement celui de Vienne publié en 2006, consultable sur le site internet de l'International Association for Plant Taxonomy (IAPT). Ce code impose depuis le 1er janvier 1958 à l'auteur d'un nouveau nom d'espèce ou de taxon infra-spécifique, de désigner un holotype, c'est à dire un spécimen d'herbier (ou éventuellement une illustration) type, auquel le nom est définitivement relié. Lorsque les concepts taxonomiques évoluent, – ce qui est le cas ici avec *R. caesius* L. dont une définition plus étroite est proposée –, cela permet de mettre à jour la nomenclature à partir d'une nouvelle analyse morphologique des holotypes correspondants. Cette méthode de travail est assez récente dans l'histoire de la botanique, et pour les anciens noms publiés sans désignation de type, il s'agit d'en définir un afin de pouvoir réaliser cet exercice de mise en correspondance des noms avec les taxons. On appelle lectotype le spécimen (ou éventuellement l'illustration) choisi après coup comme type parmi les spécimens (et/ou illustrations) ayant motivé la publication du nouveau nom que l'auteur a choisi pour désigner ce qu'il a interprété comme une espèce ou un taxon infra-spécifique nouveau pour la science. Par définition, ce lectotype doit donc avoir été vu par l'auteur avant la publication du nom. Il s'agit donc, en premier lieu, de retrouver la première publication du nom qui a été faite en accord avec les règles de l'ICBN, afin d'identifier la description originale qui valide le nom et qui sera le point de départ à la recherche de spécimens types.

3.2.2. Relier un nom à une réalité taxonomique (rechercher les individus d'un taxon déjà décrit)

Grâce aux noms de travail, je vous ai montré comment il est possible de donner des noms à des taxons observés au hasard des excursions de terrain. Ici, c'est la démarche inverse, puisqu'il s'agit de partir d'un nom scientifique, et de retrouver à quel taxon il correspond sur le terrain. Dans le cas idéal où il n'y a qu'un seul spécimen type, le but du jeu consiste à retrouver le taxon sur le lieu même de la récolte du spécimen type, en s'aidant de la description et des photos que l'on aura fait au préalable de ce spécimen. Dans le cas de plusieurs spécimens éligibles comme type, il s'agira de prendre garde à une éventuelle hétérogénéité taxonomique de ces spécimens, l'enquête sera souvent plus longue, et des choix taxonomiques seront parfois à faire. Dans tous les cas, à supposer que la plante aura été retrouvée dans sa localité type, c'est en observant le taxon sur le terrain que celui-ci pourra être étudié sur les bases les plus saines et les plus efficaces. Ce sera alors l'occasion d'écrire un article ou de transmettre l'information sur internet, afin de partager ces découvertes. C'est cette démarche qui a récemment permis de retrouver ou confirmer plusieurs taxons de la région Midi-Pyrénées (BELHACENE, 2010 ; BELHACENE, 2011) et du nord-est de la France (J.-M. ROYER, comm. pers.).

3.2.3. Identifier des synonymes

Cette méthode de la typification peut être réalisée avec l'objectif de clarifier la nomenclature et identifier des synonymes. Dans ce cas, le taxon est déjà connu, et l'observateur qui en connaît parfaitement la morphologie n'a pas toujours besoin de retourner sur le terrain pour effectuer le rattachement taxonomique du spécimen type. Cette mise en synonymie permet également de mettre en correspondance un nom de travail avec un nom scientifique, ce dernier étant alors souvent retenu (mais pas toujours, car il peut s'agir d'un nom scientifique inadapté, tel qu'un nom au rang inférieur à l'espèce ou un nom illégitime).

3.2.4. Un exemple de typification : *Rubus ligerinus* Genev.

La nomenclature

L'exercice de la typification est ici réalisé sur le nom *R. ligerinus* Genev., dans le but de vous donner un exemple. Cela vous donnera un aperçu de la somme de travail que représenterai la clarification nomenclaturale des milliers de noms publiés concernant les *Rubus* en France, et dont une très faible proportion sont actuellement typifiés. Cette typification de *R. ligerinus* est relativement simple et n'a pour but que de vérifier si ce nom est bien synonyme de *R. caesius*, comme l'indique KURTTO *et al.* (2010) et comme le laisse effectivement supposer sa description originale (GENEVIER, 1860-1861). La première publication du nom a eu lieu en 1860 dans les *Mémoires de la Société Académique de Maine-et-Loire*, volume 8, page 73. Cette publication répond aux critères d'une publication valide au sens de l'ICBN.

La désignation du lectotype

Les localités indiquées par l'auteur lors de la première publication du nom sont : « Maine-et-Loire : Étang Saint-Nicolas à Angers ; Ile Saint-Jean ; Saumur (plante atypique) ». Selon Taxonomic literature II (STAFLEU *et al.*, consultable sur le site internet Smithsonian libraries), les *Rubus* de l'Herbier Genevievier sont conservés à l'Université de Cambridge en Grande-Bretagne. Cependant, en lisant les lettres de GENEVIER envoyées à BOREAU, et archivées au Muséum d'Angers, on apprend que G. GENEVIER (1830-1880), qui a vécu à Mortagne (Vendée) puis à Nantes (Loire-Atlantique), livrait par colis postal à A. BOREAU (1801-1875) non seulement les manuscrits de ses travaux

botaniques pour leur édition à Angers, mais également au moins un spécimen de référence pour chacun de ses concepts taxonomiques proposés. Des recherches dans l'Herbier Boreau, conservé au Muséum d'Angers, ont permis de mettre à jour un spécimen de référence de *R. ligerinus* Genev. dont l'étiquette écrite de la main de GENEVIER porte le nom de ce taxon, une localité telle que indiquée dans la description originale, et récolté avant sa publication. En outre, ce spécimen correspond en tous points à la description donnée par GENEVIER. Une note laissée par H. SUDRE sur la planche d'herbier, indique « *R. caesius* L. / *R. ligerinus* Genev. ». Le spécimen est en bon état de conservation et est constitué uniquement d'une florissante. Celle-ci est tout à fait typique de *R. caesius*, notamment par l'absence de poils sur les carpelles et les réceptacles floraux, et l'absence de poils étoilés sous les feuilles, ce qui conforte l'interprétation initiale qui avait été faite de ce nom. L'absence de pruine sur les axes qui avait motivé la description de ce concept taxonomique, et qui s'observe sur le spécimen, semble être, d'après mes observations, une variation possible de *R. caesius* dans l'ouest de la France. Il s'agit du seul spécimen éligible comme lectotype de *R. ligerinus* présent dans l'Herbier Boreau. D'autres spécimens également éligibles, existent probablement dans l'Herbier Genevievier, à Cambridge, que je n'ai pas vu car je n'ai pas visité cet herbier. Mais le spécimen de l'Herbier Boreau ayant l'avantage de correspondre sans ambiguïté à l'interprétation taxonomique en usage, et ayant déjà servi de référence à H. SUDRE, je le désigne ici comme lectotype. Une photographie de ce spécimen est publiée dans cet article.

Les données nomenclaturales et taxonomiques

Nom : *Rubus ligerinus* Genev. [1860, *Mém. Soc. Acad. Maine Loire*, 8: 73].

Localités indiquées : « Maine-et-Loire : Étang Saint-Nicolas à Angers ; Ile Saint-Jean ; Saumur (plante atypique). »

Type (cf. planche 1) : « Herb. Gaston Genevievier / *Rubus ligerinus* Gast. Genev. / Saint Nicolas, près d'Angers, M. & L. 17 août 1853 », Muséum d'Angers (ANG), Herbier Boreau, collection *Rubus*, boîte n°24, chemise n°3. Lectotype désigné ici.

Appartenance taxonomique : *R. caesius* L.

Le nom *R. ligerinus* Genev. est donc synonyme de *R. caesius* L.

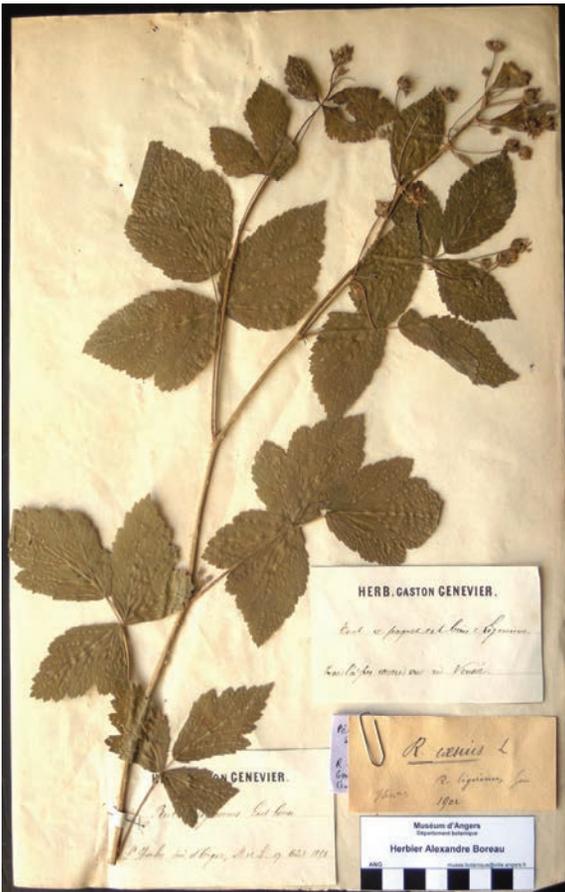


Planche 1 : Lectotype de *Rubus ligerinus* Genev. = *R. caesius* L. Spécimen récolté en Maine-et-Loire à Angers par G. GENEVIER, le 17 août 1853, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle d'Angers (ANG).

Planche 2 : *Rubus caesius* L. Spécimen récolté en Maine-et-Loire à Bouchemaine par G. BOUVET, le 26 juillet 1873, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle d'Angers (ANG). Référencé MBANG2007.2457.



4. UNE BIODIVERSITE STRUCTUREE (LA SYSTEMATIQUE)

4.1. Une systématique à revoir

Selon WEBER (1995), qui reprend les données de la monographie mondiale (Focke, 1911-1914), les *Rubus* sont, à l'échelle mondiale, regroupés en 12 sous-genres. Parmi eux, 2 se rencontrent dans nos régions : « *R. subg. Idaeobatus* (Focke) Focke » incluant *R. idaeus*, et « *R. subg. Rubus* » incluant toutes les autres espèces. Selon WEBER (1995) et KURTTO *et al.* (2010), les espèces du subg. *Rubus* sont rassemblées en 3 sections : « *R. sect. Caesii* Lej. & Courtois » dédiée à *R. caesius*, « *R. sect. Rubus* » rassemblant un grand nombre d'espèces, et *R. sect. Corylifolii* Lindl. destinée à réunir tous les taxons hybridogènes entre les sect. *Caesii* et sect. *Rubus*. Cependant, des études récentes en phylogénie moléculaire remettent en cause la valeur objective de cette classification au niveau des sous-genres (ALICE & CAMPBELL, 1999), et en particulier par l'existence en Europe d'espèces hybridogènes issues de croisement entre *R. idaeus* et *R. caesius* (ALICE *et al.*, 2001). La classification des *Rubus* serait à revoir sur la base de nouvelles études de phylogénie, afin de tenter de reconstituer les filiations avec les espèces ancestrales, et ce, à un niveau mondial de préférence. Il s'agirait en outre de vérifier si *R. caesius* est effectivement une espèce hybridogène comme son niveau de ploïdie le suggère, et, dans ce cas, d'en retrouver la parenté.

4.2. Une nouvelle approche pratique proposée

En attendant une révision phylogénique du genre, une nouvelle approche pratique est proposée. Celle-ci consiste à distinguer le complexe apomictique central, des espèces amphimictiques (= à reproduction sexuée classique) que sont, pour le territoire qui nous concerne, *R. idaeus*, *R. caesius*, *R. canescens* et *R. ulmifolius*. Les taxons paraissant clairement dériver de *R. idaeus* ou d'une espèce proche aujourd'hui disparue (WEBER, 1995 ; H.E. WEBER, comm. pers.), sont également distingués de ce complexe central : il s'agit dans nos contrées de *R. nessensis*, *R. pruinosus*, et *R. idaeus* × *caesius*. Enfin, les séries hybrides entre espèces amphimictiques sont distinguées quand il est possible de le faire facilement : c'est le cas de la série *R. caesius* × *ulmifolius* qui est très fréquente. Le complexe apomictique central, hybridogène, est divisé en deux taxons informels selon l'influence génétique de *R. caesius* : *R. nemorosus* aggr. pour les plantes formées par l'intervention à un moment ou à un autre de *R. caesius*, et *R. fruticosus* aggr. pour les plantes qui n'en sont pas dérivées. Vous noterez probablement le choix que je fais ici de nommer ce premier agrégat *R. nemorosus* aggr. au lieu de « *R. corylifolius* aggr. » comme cela est habituellement fait. Ce choix est motivé par le fait que le nom *R. corylifolius* Sm. est basé sur un type (WEBER, 1981) consistant en une illustration ambiguë, mais montrant assez clairement l'espèce *R. pruinosus* Arrh. distinguée ici de cet agrégat. Toutefois, la typification de *R. corylifolius* est des plus complexe, et demande probablement à être à nouveau évaluée (A. VAN DE BEEK, comm. pers.).

5. UN POINT SUR *RUBUS CAESIUS* L. (cf. planche 2)

5.1. L'une des ronces les mieux connues du Massif armoricain

Sur les 200 à 300 espèces de *Rubus* du Massif armoricain et ses abords, seules 2 d'entre elles sont assez connues pour être cartographiées à peu près correctement : *R. idaeus* et *R. caesius*. Je ne développerai pas ici les caractéristiques de *R. idaeus* dont nos populations indigènes en

Europe occidentale relèvent de la subsp. *idaeus* (KURTTO *et al.*, 2010), et que chacun connaît pour avoir dégusté au moins une fois ses fruits, les framboises. Les feuilles à folioles pennées et régulières, à face inférieure argentée-tomentueuse, sont également tout à fait typiques. On notera toutefois des confusions possibles avec les framboisiers cultivés et les hybrides avec *R. caesius* (voir la clé, au point 6.).

5.2. Au coeur du complexe hybridogène

R. caesius semble être l'espèce européenne capable de former le plus grand nombre d'hybrides ou de taxons hybridogènes, et ce, avec le plus grand nombre d'espèces (apparemment toutes celles présentes en Europe occidentale). Avec *R. caesius*, nous sommes donc au coeur de la complexité des *Rubus*. D'autant plus que ces hybrides (fixés ou non par l'apomixie) sont souvent fertiles et s'hybrident à nouveau, entre eux, avec *R. caesius*, ou bien encore avec des plantes non dérivées de *R. caesius*. Comme signalé précédemment, toutes ces plantes hybrides ou hybridogènes sont réunies ici dans l'agrégat *R. nemorosus* aggr., excepté lorsque *R. idaeus* est également intervenu à leur formation (*R. pruinus* et *R. caesius* × *idaeus*), et excepté la série hybride *R. caesius* × *ulmifolius* relativement bien reconnaissable et très répandue en France.

5.3. Une caractérisation difficile

Les flores indiquent généralement que *R. caesius* est caractérisé par ses fruits recouverts d'une épaisse pruine bleutée, et qu'il est le seul taxon européen à posséder cette particularité. Mais l'analyse des données contenues dans les meilleures monographies européennes, tant modernes (WEBER, 1995 ; BEEK, 1974 ; EDEES & NEWTON, 1988 ; MONASTERIO-HUELIN, 1998) qu'anciennes (BOULAY, 1900 ; GENEVIER, 1880 ; SUDRE, 1908-1913), ainsi que de nombreuses observations personnelles, tendent à montrer que le concept « *R. caesius* » tel qu'il est présenté ainsi, inclut des plantes hybridées par *R. ulmifolius*, avec lequel il forme une série de formes intermédiaires continue et très abondante dans les zones de contact comme en France. C'est ainsi que WEBER (1995) signale une variété, *R. caesius* var. *dunensis* Noeldeke, présente sur le littoral de la Mer du Nord, à fruits bleutés-pruineux tout à fait fertiles, mais à caractères hérités de *R. ulmifolius*, tels que des poils étoilés sur les primocannes et des teintes anthocyanées (=pourvus de pigments de couleur rouge bordeaux) marquées sur les axes, des sépales gris tomenteux. C'est également le cas de *R. sabulosus* Sudre, pourvu d'aiguillons robustes et de pétales roses qui fut initialement distingué au rang d'espèce, et par la suite (SUDRE, 1908-1913) rattaché à *R. caesius* en raison de ses fruits en tout points similaires. Dans ces conditions, une redéfinition des limites morphologiques de *Rubus caesius* apparaît nécessaire. Mais s'agissant d'une espèce amphimictique par définition variable (WEBER, 1995), et en l'absence de données phylogéniques fines sur les taxons en jeu, cette redéfinition de *R. caesius* reste un exercice périlleux !

5.4. Le nom *R. caesius*

Il arrive parfois qu'un taxon reconsidéré dans sa définition doive changer de nom, ce dernier étant basé sur un spécimen n'appartenant en fait plus à ce taxon nouvellement délimité. Fort heureusement, le nom *R. caesius* L. reste ici valable pour désigner cette espèce. La morphologie du lectotype désigné (BEEK, 1974), tel qu'il est possible de le visualiser à la référence LINN 653.7 sur le scan haute définition du site internet The Linnean Collections, correspond parfaitement à cette espèce. Ce spécimen provient en outre de Sibérie, zone où les taxons hybridogènes issus de *R. caesius* sont absents.

5.5. Synonymie de *R. caesius*

La synonymie ci-dessous est issue de Kurtto *et al.* (2010). Sont exclus de cette liste *R. caesius* var. *dunensis* Noeldeke et *R. sabulosus* Sudre signalés au point précédent. Le synonyme *R. ligerinus* Genev. est confirmé dans le présent article. Suite à la redéfinition des limites de l'espèce, d'autres noms serait à vérifier, notamment *R. mitissimus* Genev. et *R. rivalis* Genev.

- Synonymes nomenclaturaux (c'est-à-dire basés sur le même spécimen type que *R. caesius*) :

R. fruticosus L. subsp. *caesius* (L.) Bonnier & Layens ; *R. polymorphus* Spenner var. *caesius* (L.) Spenner ; *Selnorition caesium* (L.) Rafin.

- Synonymes taxonomiques (c'est-à-dire basés sur d'autres spécimens types) :

R. caesius L. var. *agrestis* Weihe & Nees ; *R. caesius* L. var. *annotinus* Sinkova ; *R. caesius* L. var. *aquaticus* Weihe & Nees ; *R. caesius* L. subsp. *aquaticus* (Weihe & Nees) Schübler & Martens ; *R. caesius* L. var. *arenarius* E.H.L. Krause ; *R. caesius* L. var. *arvalis* Reichenb. ; *R. caesius* L. var. *palustris* Weihe ; *R. caesius* L. var. *umbrosus* Reichenb. ; *R. coeruleus* Gilib., nom. inval. ; *R. humilis* Bubani, nom. illeg., non P.J. Müll. ; *R. ligerinus* Genev. ; *R. mitissimus* Genev. ; *R. rivalis* Genev.

5.6. Quelques interrogations sur la biologie de l'espèce

Outre la nomenclature concernant les synonymes, des questions se posent quant à l'existence ou non de populations apomictiques telles que l'ont signalé LIDFORSS (1914) et GUSTAFSSON (1943). S'agissait-il vraiment de *R. caesius*, ou bien de plantes morphologiquement proches à fruits pruneux ? Il est bien sûr possible que *R. caesius* présente des populations apomictiques à côté d'autres amphimictiques, comme c'est le cas pour certaines espèces, telles que *Hieracium pilosella* L. (GADELLA, 1987). En tout cas, DOWRICK (1961, 1965) a montré que les populations des régions les plus tempérées de l'Europe semble complètement amphimictique, comme le confirme le polymorphisme et l'impressionnante capacité d'hybridation observés sur le terrain.

5.7. La reconnaissance pratique de l'espèce

5.7.1. Sur des plantes fleuries, sans fruits mûrs

Dans la pratique, il semble que les plantes dépourvues de fruits mûrs, mais montrant les caractères suivants réunis, pourront être attribués à coup sûr à *R. caesius* : primocannes arrondies, glabres, à aiguillons glabres, longs de 3 mm maximum ; feuilles toutes 3-foliolées, à pétiole à face supérieure pourvue d'un sillon sur toute la longueur ; folioles toutes triangulaires ou presque à l'apex (bords non concaves, sauf très légèrement près de la pointe), les latérales à pétiole nul ou très court (≤ 1 mm), à face inférieure dépourvue de poils étoilés (voir la définition des poils étoilés au point 6.) ; floricane à axes verts ou peu anthocyanés, à folioles à face inférieure dépourvues de poils étoilés ; sépales à dos vert au centre ; pétales blanc pur ; étamines à anthères toutes glabres ; carpelles au nombre de 20 maximum, à styles sans teintes rougeâtre, à ovaires tous glabres ; réceptacle complètement glabre.

5.7.2. Sur des plantes fructifiées

La pruite des fruits ne se développe qu'à leur pleine maturité. Mais lorsque qu'on a la chance de passer au bon moment, la détermination semble plus facile qu'au stade fleur. Il faut cependant vérifier si la plante n'est pas hybridée, en contrôlant la présence des caractères suivants :

primocannes glabres ainsi que les aiguillons, ces derniers longs de 3 mm maximum ; feuilles des primocannes et floricanes toutes 3-foliolées, et à face inférieure sans poils étoilés ; floricanne à axe vert ou peu anthocyané ; sépales à dos verts non tomenteux au centre.

5.8. La répartition de l'espèce

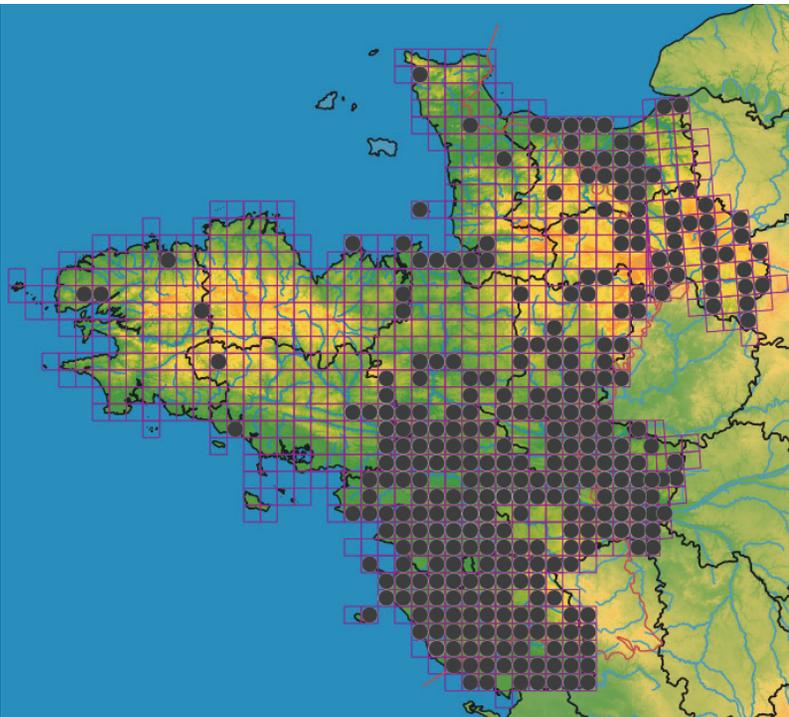
5.8.1. Dans le monde

D'après WEBER (1995), l'aire naturelle de *R. caesius* s'étend depuis le Portugal, la France et l'Irlande à l'ouest, jusqu'aux portes de la Chine à l'est, sur une zone comprise entre les latitudes 35°N et 65°N. Les mentions d'Afrique semblent devoir toutes être à attribuer à des hybrides avec *R. ulmifolius*, d'après Maire (1980). On signale également des naturalisations en Amérique du Nord et en Nouvelle-Zélande (site internet Discover Life).

5.8.2. Dans le Massif armoricain et ses abords

La cartographie de l'espèce

La carte 1 présentée ci-dessous présente la synthèse des données recueillies dans la base de données CALLUNA du Conservatoire botanique national de Brest. Cette carte tend à montrer la difficulté de cette espèce à s'étendre dans le Massif armoricain, alors qu'elle est très commune dans le Bassin parisien. Le Massif armoricain, en effet, est principalement constitué de terrains acidoclines incompatibles pour l'espèce.



Carte 1 : Carte de répartition de *Rubus caesius* L. à la maille UTM 10x10km toutes périodes confondues (base de données Calluna du CBN Brest)

Des confusions avec les taxons proches

Comme signalé précédemment, le caractère des fruits pruneux habituellement utilisé pour distinguer *R. caesius*, n'est pas suffisant. D'autre part, il est probable que peu de botanistes aient vérifié l'absence de poils sur les carpelles et sur le réceptacle, lorsque les plantes étaient dépourvues de fruits mûrs. Ainsi, de nombreuses données « *Rubus caesius* L. » de la base CALLUNA sont probablement à rapporter à des plantes hybrides ou hybridogènes issues de *R. caesius*, qui sont souvent fertiles et peuvent s'étendre dans des zones où *R. caesius* est absent. En outre, les exigences écologiques de ces plantes sont généralement moins strictes que celles de *R. caesius*, ce qui favorise leur extension dans le Massif armoricain.

6. CLE DE DETERMINATION DES *RUBUS* INDIGENES ET NATURALISES DU MASSIF ARMORICAIN ET SES ABORDS

Les taxons présentés concernent le Massif armoricain et ses abords, incluant la totalité des régions Pays-de-la-Loire et Basse-Normandie. Sont distingués les espèces amphimictiques et certains de leurs hybrides, les espèces apomictiques ayant clairement hérité de caractères de *R. idaeus*, et les deux agrégats apomictiques tels que définis précédemment. Pour aller plus loin dans l'exploration de ces agrégats, diverses ressources existent sur le site du CBN de Brest, sur l'« espace des botanistes », et sur le site *Tela Botanica*, sur le projet « *Atelier Rubus* ». Sauf indication contraire, les taxons présentés sont indigènes.

Vocabulaire. – Poils étoilés : poils ramifiés à la base, à branches longues de 0,05-0,3 mm et généralement étalées. – Poils allongés : poils ramifiés à la base ou souvent simples, longs de généralement plus de 0,3 mm et souvent dressés. – Glandes stipitées : glandes portées par un stipe large de plus de 3 rangées de cellules, et généralement plus long que le diamètre de la glande.

1. - Fruits mûrs, si développés, rouge clair, rouge foncé ou rarement noirs (*R. nessensis* p.p., *R. pruinus* p.p.) ; feuilles des primocannes pennées présentes ou bien caractères suivants réunis : primocannes à poils et/ou glandes stipitées nuls ou $\leq 0,3$ mm ; primocannes à aiguillons tous semblables, ≤ 5 mm de large à la base, d'une teinte violet foncé contrastant nettement avec l'épiderme clair. – *R. idaeus* et plantes clairement dérivées de cette espèce ou d'une espèce proche disparue **2**
- 1'. - Fruits mûrs, si développés, noirs ou noir-pruneux (mais rouge foncé au stade immature !) ; feuilles des primocannes jamais pennées ; au moins un des caractères suivants : primocannes à poils et/ou glandes stipitées $\geq 0,5$ mm ; primocannes à aiguillons inégaux, ou au moins certains > 6 mm de large à la base ; primocannes à aiguillons peu ou pas plus foncés que l'épiderme **5**
2. - Fruits mûrs normalement bien développés, rouge clair à maturité, se détachant bien du réceptacle conique ; primocannes sans glandes stipitées (ainsi que toute la plante), inermes ou à aiguillons atteignant 2 mm de long et 1 mm de large ; feuilles pennées généralement présentes (rarement toutes 3-foliolées), à folioles homomorphes, à face inférieure généralement blanche-tomentueuse ; framboisier. – Espèce acidiphile, présente surtout en Basse-Normandie ***R. idaeus* L. subsp. *idaeus***
 Note : la naturalisation des framboisiers cultivés, en partie dérivés d'hybridations et/ou d'autres sous-espèces de *R. idaeus*, est à surveiller ; ces plantes se distinguent généralement par des souches émettant des tiges moins nombreuses (< 20, vs 30-150), souvent florifères dès leur première année, à aiguillons souvent plus gros, des pédicelles et sépales parfois pourvus de glandes stipitées, des fruits en principe plus gros (> 20 mm de diamètre), portés par des réceptacles souvent arrondis.

- 2'. - Fruits mûrs, si développés, rouge foncé ou noir à maturité, adhérents ou se détachant mal du réceptacle conique ; primocannes à aiguillons toujours présents et plus gros ; feuilles pennées absentes, sauf parfois chez *R. ×idaeoides*, dont les folioles sont hétéromorphes et généralement vertes à grisâtres dessous **3**
3. - Primocannes dressées, non pruneuses, glabres, sans glandes stipitées (ainsi que toute la plante) ; plante dépourvue de poils étoilés, sauf sur le bord des sépales – Espèce acidiphile, rare dans la Manche et la Sarthe (KURTTO *et al.*, 2010), à rechercher ailleurs [*R. suberectus* Anders.] **R. nessensis** W. Hall
- 3'. - Primocannes arquées à rampantes, souvent pruneuses, souvent poilues et/ou à glandes stipitées ; plante à poils étoilés abondants, au moins sur les pédicelles et sur toute la face externe des sépales, et généralement à la face inférieure des feuilles **4**
4. - Fruits mûrs normalement à nombreuses drupéoles développées ; primocannes arrondies ou anguleuses, à aiguillons atteignant 4-6 mm ; feuilles toutes à 5 folioles digitées, ou certaines à 7 folioles par division de la foliole terminale, à face inférieure à poils étoilés denses formant un tomentum gris, et à poils simples dense, nettement perceptible au toucher ; pétales atteignant 12-16 mm. – Espèce rare dans le Massif armoricain (KURTTO *et al.*, 2010) **R. pruinus** Arrh.
- 4'. - Fruits avortés ou à 1-2 drupéoles développées ; primocannes toujours arrondies, à aiguillons atteignant 3-4 mm ; feuilles toutes à 3 folioles, ou certaines à 5 folioles pennées, à face inférieure à poils étoilés rares à denses (tomentum absent ou présent), et à poils simples peu denses, non ou peu perceptibles au toucher ; pétales atteignant 4-6 mm. – Hybride à rechercher **R. ×idaeoides** Rüthe [*R. caesius* × *idaeus*, *R. ×pseudoidaeus* (Weihe) Lej., nom. illeg., non F.W. Schmidt]
5. - Fruits mûrs, si développés, pruneux ou non ; caractères suivants réunis : feuilles (des primocannes) à pétiole à face supérieure pourvue d'un sillon sur toute la longueur ; feuilles à pétiolule des feuilles latérales égalant moins de 1/7e de la longueur totale de la foliole terminale (pétiolule inclus) ; feuilles à folioles à face inférieure à poils étoilés absents ou formant un tomentum au plus grisâtre laissant en partie visible l'épiderme du limbe ; pédicelles pourvus de poils étoilés. – *R. caesius* et plantes dérivées **6**
- 5'. - Fruits mûrs, si développés, non pruneux ou rarement avec une pruine mince ne rendant pas le fruit bleuté ; au moins un des caractères suivants : feuilles des primocannes à pétiole à face supérieure pourvue d'un sillon uniquement vers la base ; feuilles des primocannes à pétiolule des feuilles latérales égalant plus de 1/7e de la longueur totale de la foliole terminale ; feuilles à folioles à face inférieure à poils étoilés formant un tomentum blanc ; pédicelles dépourvus de poils étoilés. – Plantes non dérivées de *R. caesius* **8**
6. - Fruits normalement bien développés, noirs recouverts d'une épaisse pruine bleutée à maturité ; caractères suivants réunis : primocannes arrondies, glabres, généralement pruneuses, à aiguillons glabres, longs de 3 mm maximum ; feuilles toutes 3-foliolées ; folioles toutes triangulaires ou presque à l'apex (bords non concaves, sauf très légèrement près la pointe), les latérales à pétiolule nul ou très court (<1 mm), à face inférieure dépourvue de poils étoilés (à branches rayonnantes longues de < 0,3 mm) ; floricane à axes verts ou peu anthocyanés, à folioles à face inférieure dépourvues de poils étoilés ; sépales à dos vert au centre ; pétales blanc pur ; étamines à anthères toutes glabres ; carpelles au nombre de 20 maximum, à styles sans teintes rougeâtre, à ovaires tous glabres ; réceptacle complètement glabre. – Espèce hygrophile et basiphile, rare dans le Massif armoricain, commun à ses abords, montrant parfois des individus atypiques [*R. ligerinus* Genev.] **R. caesius** L.

- 6'. - Fruits, si développés, noirs, souvent pruneux, mais rarement au point de rendre le fruit bleuté ; au moins un des caractères suivants : primocannes anguleuses ; primocannes poilues, au moins sur les aiguillons ; primocannes à aiguillons longs de > 3 mm ; feuilles à 4-5 folioles présentes ; folioles à bords nettement concaves, formant un apex net et allongé ; folioles latérales à pétiole long de > 1 mm ; folioles à face inférieure pourvue de poils étoilés ; floricanne à axes fortement anthocyanés ; floricanne à folioles à face inférieure pourvue de poils étoilés ; sépales à dos gris tomenteux ; pétales roses ; styles à teinte rougeâtre ; fleurs à plus de 20 carpelles ; pétales tous ou la plupart poilus ; présence de poils sur les anthères, les carpelles et/ou le réceptacle 7
7. - Caractères suivants réunis : poils et glandes stipitées (si présentes) tous $\leq 0,5$ mm sur les primocannes, floricannes et pédicelles ; primocannes pruneuses, à poils étoilés (au moins autour des aiguillons) présents ; floricannes et pédicelles à poils tous étoilés ($\leq 0,3$ mm) ou parfois avec 0-1 poil atteignant 0,4-0,5 mm/cm d'axe. – Hybrides très variables, s'étendant en dehors de l'aire de *R. caesius* **R. *xuncinellus*** P.J. Müll. & Lef. [*R. caesius* \times *ulmifolius*, *R. xamplifoliatus* Sudre, *R. xassurgens* Boulay & Bouvet ex Lef.]
Note : le nom proposé ici est à vérifier (*R. uncinellus* n'est pas typifié).
- 7'. - Au moins 1 des caractères suivants : présence de poils > 0,5 mm et/ou de glandes stipitées > 0,5 mm sur les primocannes, les floricannes et/ou les pédicelles ; primocannes non pruneuses ; primocannes dépourvues de poils étoilés ; floricannes et/ou pédicelles avec plus de 2 poils atteignant 0,4-0,5 mm/cm d'axe. – Commun à l'est, plus clairsemé à l'ouest du territoire ; contient de nombreuses espèces et d'innombrables biotypes et entités non stabilisées [*R. corylifolius* aggr. » pro max parte] **R. *nemorosus*** aggr.
Note : les hybrides *R. caesius* \times *canescens* (si ils existent dans le territoire concerné ici), semblent malheureusement indiscernables par des caractères simples de *R. nemorosus* aggr. ; dans un but pratique, ces hybrides sont donc rassemblés à cet agrégat. La désignation du type de « *R. corylifolius* Sm. » est en cours (A. VAN DE BEEK, comm. pers.) mais son interprétation taxonomique reste controversée (il pourrait s'agir d'une illustration de *R. pruinosus*) et c'est pourquoi le nom *R. nemorosus* est utilisé ici pour désigner cet agrégat.
8. - Fruits normalement bien développés, généralement (toujours ?) couvert d'une fine pruine le rendant noir mat ; caractères suivants réunis : primocannes non pruneuses ; primocannes à aiguillons tous ≤ 6 mm de long ; pétioles à face supérieure à sillon médian \pm marqué sur toute la longueur ; folioles à poils étoilés à la face supérieure (au moins celles des floricannes) ; folioles à tomentum épais (velouté au toucher) à la face inférieure ; feuilles ternées des floricannes à pétioles latéraux < 2 mm ; fleurs majoritairement 5-mères ; pétales blancs ; anthères glabres ; fleurs toutes à ≤ 30 carpelles ; styles blanchâtres ; ovaires glabres. – Espèce thermophile, rare dans le sud et l'est du territoire (KURTTO *et al.*, 2010)....
.....[*R. tomentosus* auct., non Borkh.] **R. *canescens*** DC.
Note : le nom *R. canescens* est maintenu ici pour désigner cette espèce, malgré le fait que son lectotype appartienne probablement à *R. canescens* \times *ulmifolius*.
- 8'. - Fruits généralement sans pruine et brillant, ou avortés ; au moins 1 des caractères suivants : primocannes pruneuses ; primocannes à aiguillons en partie > 6 mm de long ; pétioles à face supérieure à sillon médian seulement vers la base ; folioles sans poils étoilés à la face supérieure ; folioles à tomentum mince à nul à la face inférieure ; certaines feuilles ternées des floricannes à pétioles latéraux ≥ 2 mm ; fleurs majoritairement au moins 6-mères ; pétales \pm anthocyanés ; au moins certaines anthères poilues ; au moins certaines fleurs à > 30 carpelles ; styles \pm anthocyanés ; au moins certains ovaires poilus 9

9. - Caractères suivant réunis : primocannes très anthocyanées (sur les zones exposées à la lumière) et généralement pruineuses, donnant une teinte violette caractéristique, généralement couverts de poils étoilés, à poils allongés (> 0,3 mm) parfois présents, mais dans ce cas, toujours bien moins nombreux que les poils étoilés ; feuilles à face inférieure à poils étoilés denses, formant un tomentum blanc et ras cachant l'épiderme, à poils allongés absents ou rares et courts ($\leq 0,5$ mm) restreints aux nervures principales et secondaires ; floricanne à poils étoilés denses et ras, sans poils allongés, ou ceux-ci courts ($\leq 0,5$ mm) et rares (≤ 5 / cm) ; pédicelles (ainsi que toute la plante) sans glandes stipitées. – Espèce héliophile très commune et très variable, montrant parfois des individus atypiques[*R. rusticanus* Mercier] ***R. ulmifolius*** Schott

Note : le nom *R. ulmifolius* est maintenu ici, bien que le lectotype du nom plus ancien *R. inermis* Pourret corresponde probablement à cette espèce.

9'. - Au moins 1 des caractères suivants : primocannes non ou peu anthocyanées ; primocannes à poils tous ou la plupart allongés ; feuilles à face inférieure à poils étoilés absents ou peu présents, laissant visible l'épiderme, et/ou à poils simples plus longs et/ou plus abondants ; floricanne à poils étoilés souvent présents, mais à poils allongés plus longs et/ou plus nombreux ; pédicelles pourvus de glandes stipitées. – Très commun partout, contient de nombreuses espèces et d'innombrables biotypes (mais probablement pas d'entités non stabilisées dans le territoire concerné) ***R. fruticosus*** aggr.

Notes :

1) Les hybrides *R. canescens* × *ulmifolius*, fréquents lorsque ces espèces croissent ensemble, semblent malheureusement indiscernables par des caractères simples de *R. fruticosus* aggr. ; dans un but pratique, ces hybrides sont donc rassemblés à cet agrégat.

2) Deux espèces souvent plantées, sont naturalisées dans le territoire concerné ici, essentiellement par la dissémination des graines par les oiseaux :

– *R. laciniatus* Willd. d'origine inconnue, et depuis longtemps cultivé dans les jardins, est facilement reconnaissable à ses feuilles laciniées, c'est-à-dire à folioles elles-mêmes profondément découpées ou divisées en segments étroits ; naturalisé en Maine-et-Loire (DELAUNAY, 2006) et en d'autres points du territoire.

– *R. armeniacus* Focke provenant du Caucase, planté le long des autoroutes comme obstacle naturel, se reconnaît quant à lui généralement à son gigantisme (jusqu'à 3 m de haut, primocannes atteignant 20-30 mm de diamètre), et lorsque les conditions sont moins favorables, à ses primocannes à teintes rouge vif sur les aiguillons et sur les angles, contrastant nettement avec le reste de l'épiderme vert de l'axe, à ses grandes feuilles à 5 folioles blanches tomenteuses dessous, à ses pédicelles (ainsi que toute la plante) dépourvus de glandes stipitées, et à ses fleurs à pétales roses atteignant 13-20 mm ; naturalisé au moins en Maine-et-Loire (observation D. MERCIER, le 07/09/2011 à Breil).

CONCLUSION

Par les informations données dans cet article, j'espère poser les bases d'une meilleure prise en compte de la biodiversité contenue dans le genre *Rubus*, dont j'estime qu'elle représente, en l'état actuel des connaissances, environ 10% des espèces de la flore vasculaire du Massif armoricain et de ses abords. Mais je suis bien conscient qu'un travail très important reste à accomplir pour réviser et compléter une taxonomie qui n'a pas évolué depuis les travaux de SUDRE (1908-1913) au niveau national, et depuis ceux de BOUVET (1911-1923) au niveau local (Maine-et-Loire). En regard de la cartographie des *Rubus* réalisée ailleurs en Europe (KURTTO *et al.* 2010), et des applications concrètes en bio-indication et phytosociologie, la légitimité et la faisabilité d'une telle étude n'est pas à démontrer, mais elle demande des moyens humains et financiers importants si l'on veut obtenir ces mêmes résultats en France, et à des échéances comparables, c'est-à-dire en deux ou trois décennies. Ces moyens pourraient être couplés au projet de science participative hébergé sur le site internet *Tela Botanica*, appelé « Atelier *Rubus* », dont j'assure la coordination

sur mon temps personnel, comme tout le travail accompli jusqu'ici d'ailleurs. Les sessions de terrain organisées en 2010 pour l'Association *Isatis*31 en Haute-Garonne, et en 2011 pour le personnel du CBN de Brest, puis pour les botanistes amateurs, ont permis de rendre également plus concrète l'application d'un savoir qui ne doit pas rester entre les mains de quelques spécialistes, mais s'étendre à toute la communauté des botanistes. Des moyens financiers restent cependant à trouver pour que la production du savoir nécessaire à cette application sur le terrain, – en d'autres termes, le travail taxonomique de fond –, puisse être réalisé. Voilà mon souhait à l'heure actuelle.

Remerciements : je tiens à remercier en particulier : Abraham van de BEEK et Heinrich WEBER pour les discussions taxonomiques riches et passionnantes que nous avons depuis de nombreuses années ; Jean-Marie ROYER que j'ai eu l'honneur d'initier à la taxonomie des *Rubus* et dont j'apprécie par dessus tout la compagnie lors de nos excursions en Allemagne, et qui a bien voulu relire cet article ; Thomas ROUILLARD du Muséum d'Angers pour son accueil à l'herbier, sa disponibilité et la relecture de cet article ; Julien GESLIN pour ses encouragements, ses conseils et sa relecture attentive ; Sylvie MAGNANON pour ses remarques qui m'ont permis d'affiner mon propos ; Daniel CHICOUENE pour nos discussions au sujet des turions et primocannes ; et Thomas BOUSQUET pour sa contribution aux corrections orthographiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ALICE L.A., CAMPBELL C.S., 1999. *Phylogeny of Rubus (Rosaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences*. American J. Bot., 86(1) : 81-97.
- ALICE L.A., ERIKSSON T., ERIKSEN B., CAMPBELL C.S., 2001. *Hybridization and gene flow between distantly related species of Rubus (Rosaceae) : Evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences*. Systematic Bot., 26(4): 769-778.
- AMBROSE K., ALICE L.A., 2006. *Nuclear GBSSI sequences demonstrate a hybrid origin of 8x Rubus chamaemorus (Rosaceae)*. BOTANY 2006 Conference, Chico, CA. (Poster).
- BAILEY L.H., 1941-1945. *Species batorum. The genus Rubus in North America*. Gentes herbarum, 5(1-10) : 1-918.
- BEEK A. VAN (DE), 1974. *Die Brombeeren des Geldrischen Bezirks innerhalb der Flora der Niederlande*. Mededelingen van het Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht, 415 : 1-193.
- BELHACENE L., 2010. *Présentation de six espèces de ronces (espèces apomictiques et biotypes) retrouvées et confirmées en Haute-Garonne*. *Isatis*, 10 : 71-103.
- BELHACENE L., 2011. *Présentation de six nouvelles espèces de ronces (espèces apomictiques) retrouvées et confirmées en Haute-Garonne et dans les Pyrénées*. *Isatis*, 11 : 40-78.
- BOULAY N., 1900. *Rubus L. in ROUY G. et al., Flore de France*, 6 : 30-149, 465. A compte d'auteur, Asnières.
- BOUVET G., 1911-1923. *Florule des Rubus de l'Anjou*. Bull. Soc. Et. Sc. Angers, 40: 31-64, 41: 9-36, 46: 21-40, 52: 53-86.
- DELAUNAY G., 2006. *Contribution à la flore du Maine-et-Loire : Rubus laciniatus (Weston) Willd., espèce nouvelle pour la dition*. Bull. Soc. Et. Sci. Anjou, 20: 103-106.
- DOWRICK G.J., 1961. *Biology of reproduction in Rubus*. Nature, 1991: 680-682.
- DOWRICK G.J., 1966. *Breeding systems in tetraploid Rubus species*. Genet. Res., 7: 243-253.
- EDEES E.S., NEWTON A., 1988. *Brambles of the British Isles*. The Ray Society, London, 550 p.
- FOCKE W.O., 1911-1914. *Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus*. Bibliotheca botanica, 72:1-223, 83(2): 224-498.

- **GADELLA T.W.J., 1987.** *Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of Hieracium pilosella (Compositae)*. Plant Syst. Evol., 157(3-4): 219-245.
- **GENEVIER G., 1860-1861.** *Essai sur quelques espèces du genre Rubus de Maine-et-Loire et de la Vendée*. Mém. Soc. Acad. Maine Loire, 8: 66-108 (et errata), 10: 17-37.
- **GENEVIER G., 1880.** *Monographie des Rubus du bassin de la Loire, deuxième édition*. Savy, Nantes, p. 1-394.
- **GUSTAFSSON Å, 1943.** *The genesis of the european blackberry flora*. Acta universitatis Lund, 39 : 1-200.
- **HÖRANDL E., 2006.** *The complex causality of geographical parthenogenesis*. New Phytol., 171(3): 525-538.
- **JAUZEIN P., 1995.** *Flore des champs cultivés*. INRA, Paris, 898 p.
- **KOLLMANN J., STEINGER T., ROY B.A., 2000.** *Evidence of sexuality in European Rubus (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis*. Amer. J. Bot., 87(11): 1582-1598.
- **KURTTO A., WEBER H.E., LAMPINEN R., SENNIKOV A.N. (EDS.), 2010.** *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe*. The committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.15. : 1-362.
- **MAIRE R., 1980.** *Rubus L. in MAIRE R., Flore de l'Afrique du Nord.*, Chevalier, Paris. 15 : 146-158.
- **MATZKE-HAJEK G., 1993.** *Die Brombeeren (Rubus fruticosus-Agg.) der Eifel und der Niederrheinischen Bucht*. Decheniana, Beihefte 32: 1-212.
- **MONASTERIO-HUELIN E., 1998.** *Rubus L. in CASTROVIEJO S. et al. (eds.), Flora Iberica*, Real Jardín Botánico, Madrid.VI : 16-71.
- **QUEZEL P., SANTA S., 1962-1963.** *Nouvelle flore d'Algérie et des régions désertiques méridionales*. C.N.R.S., Paris, 2 vol.
- **SUDRE H., 1908-1913.** *Rubi europae*. A compte d'auteur, Albi, en 6 fascicules, p. 1-305, planches 1-215.
- **WEBER H.E., 1977.** *Die ehemalige und jetzige Brombeerflora von Mennighüffen, Kreis Herford, Ausgangsgebiet der europäischen Rubus-Forschung durch K.E.A. Weihe (1779-1834)*. Bericht Naturwissenschaftlichen Vereins, Bielefeld, 23 : 181-193.
- **WEBER H.E., 1981.** *Revision der Sektion Corylifolii (Gattung Rubus, Rosaceae) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa*. Sonderbände Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, 4 : 1-229.
- **WEBER H.E., 1995.** *Rubus L. in HÉGI G. et al. (eds.), Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, Parey, Hamburg. IV-2A (éd. 3) : 284-595.
- **WEBER H.E., 1996.** *Former and modern taxonomic treatment of the apomictic Rubus complex*. Folia Geobotanica, 31 : 373-380.

Sites Internet mentionnés :

Conservatoire botanique national de Brest : <http://www.cbnbrest.fr/>

Discover Life – <http://discoverlife.org>

International Association for Plant Taxonomy – http://www.iapt-taxon.org/index_layer.php

Smithsonian libraries – <http://www.sil.si.edu>

Tela Botanica – <http://www.tela-botanica.org>

The Linnean Collections (The Linnean society of London) – <http://www.linnean-online.org>