

## Caractères morphologiques distinctifs du genre *Festuca* et de ses 3 groupes dans le Massif Armoricain

Daniel CHICOUENE\*

**Résumé :** Un bilan des problèmes de description, délimitation et détermination du genre *Festuca* et de ses 3 groupes (*Schedonorus*, *ovina*, *rubra*) est fait. Des clés récentes telles que celle de *Flora Europaea* pour les genres restent insuffisantes ; les restructurations anciennes du genre semblent en être à l'origine. Des tableaux comparatifs des 3 groupes sont dressés pour la bibliographie et pour les observations. Des états de caractères (tallage, type de tiges plagiotropes) proposés en Europe de l'ouest sont réévalués. Des solutions provisoires pour la détermination et la nomenclature sont proposées, en particulier pour le groupe *rubra*.

**Mots-clés :** morphologie comparée, *Gramineae*, *Schedonorus*, tallage, rhizome, stolon.

**Abstract :** Distinctive morphological characters for genus *Festuca* and its three groups in the Armorican Range.

Assessment of the description, delimitation and determination problems for *Festuca* and its three groups (*Schedonorus*, *ovina*, *rubra*) is established. Keys such as that in *Flora Europaea* for genera are deficient ; former genus arrangements seem to be the origin of it. Comparative tables for the three groups are established for literature and for observations. Character assessments (tillering, plagiotropic stem type) usually admitted in Western Europe are reappraised estimated. Temporary solutions for determination and nomenclature are proposed, especially for the *rubra* group.

**Key-words :** comparative morphology, *Gramineae*, *Schedonorus*, tillering, rhizome, stolon.

---

\* D. C. : La Ville Odie, 22250 LANRELAS

## Introduction

Décrit depuis Linné, le genre *Festuca* a souvent la réputation d'être d'une approche difficile. Tous les auteurs ne délimitent pas ce genre de la même façon. Il fait régulièrement l'objet de diverses restructurations en même temps que de nouveaux critères distinctifs apparaissent. Toutefois, la description précise retenue par WATSON & DALLWITZ (1992) dans leur monographie des genres mondiaux de *Gramineae* coïncide avec la structure du genre *Festuca*<sup>1</sup> qui domine le XX<sup>ème</sup> siècle en Europe de l'ouest (ROUY, 1913, COSTE, 1906, FOURNIER, 1934, CLAUSTRES et HUON, 1971, TUTIN & al., 1980, KERGUÉLEN & PLONKA, 1989, LAMBINON & al., 1992, STACE & al., 1992).

En appliquant cette conception à la flore armoricaine, trois grands groupes y sont schématiquement reconnus par de nombreux auteurs ; toutefois, dans *Flora Europaea* (TUTIN & al., 1980), ces groupes ne sont pas formalisés. Chacun de ces groupes a un statut taxonomique variable selon les auteurs, allant de l'espèce à la section, au sous-genre et au genre indépendant. De nombreux écrits traitent spécialement de ce genre dans le Massif Armoricain ; citons pour les récents ceux de HUON (1971 en particulier pour une synthèse) et KERGUÉLEN (1993) qui correspondent à la structure du genre de WATSON & DALLWITZ (*loc. cit.*) même si les descriptions ne sont pas exactement les mêmes. Ces 3 groupes largement admis sont :

- *Schedonorus*, traité comme sous-genre par plusieurs auteurs dont KERGUÉLEN & PLONKA (1989) et rassemblant le groupe *elatior* et *F. gigantea* de HUON (*loc. cit.*),
- groupe *ovina* (correspondant à *F. ovina sensu* HACKEL, 1882),
- groupe *rubra* (correspondant à *F. rubra sensu* HACKEL, *loc. cit.*),

Les 2 derniers groupes sont généralement placés dans le sous-genre *Festuca*, par exemple dans l'ouvrage de KERGUÉLEN & PLONKA (*loc. cit.*). Les clés et descriptions souvent succinctes de ces 3 groupes présentent quelques différences selon les auteurs. La liste des critères distinctifs ne fait pas non plus l'unanimité.

Un bilan des principaux critères de morphologie externe de ces différents taxons est indispensable pour la détermination des *Festuca* spontanées et cultivées. Hiérarchiser les caractères qui peuvent servir pour cerner précisément le genre et chacun des 3 groupes serait pratique. Ici, une compilation de caractères appliqués à la morphologie comparée des *Monocotyledonae*, *Gramineae* et *Festuca*, pour la région et de façon générale, est confrontée à des observations de terrain dans le Massif Armoricain, exclusivement pour des stations non cultivées. Le point est fait

<sup>1</sup> - Le genre *Festuca* conçu ainsi est d'une grande importance écologique, agronomique et ornementale par les espèces dominantes dans certains milieux secs ou humides et des cultivars pour le fourrage, l'épuration des excédents de déjections animales, la couverture de jachères, la protection de talus récents contre l'érosion, les pelouses ornementales et les terrains de sports.

d'abord pour la délimitation du genre, à partir de la bibliographie, puis pour la délimitation des 3 groupes à partir d'observations régionales.

## I. Délimitation du genre

L'évolution de la structure du genre permet de comprendre et d'éclaircir les caractères communs des *Festuca* et différentiels des genres voisins.

### Conceptions de la structure du genre

Depuis le XVIII<sup>ème</sup> siècle, les conceptions de *Festuca* L. subissent deux tendances inverses :

- des ajouts adoptés par une majorité d'auteurs depuis la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle, en particulier de *Bromus giganteus* devenu *Festuca gigantea* car le caractère distinctif entre les 2 genres n'est plus l'insertion de l'arête mais l'appendice terminal de l'ovaire (absent chez *Festuca*),
- le retrait de ce qui est classé dans la plupart des ouvrages du XX<sup>ème</sup> siècle en *Vulpia*, *Scleropoa*, *Desmazeria*, *Micropyrum*, *Catapodium*, *Nardurus*,... ; toutefois, les *Schedonorus* dissociés par PALISOT DE BEAUVOIS (1812) sont remplacés avec les *Festuca* en tant que sous-genre dans la littérature dominant le XX<sup>ème</sup> siècle (ceci bien que des auteurs du début du XIX<sup>ème</sup> les aient placés dans les *Bromus*).

Une restructuration par rapport au genre *Lolium* est également envisagée par certains spécialistes ; DARBYSHIRE (1993) propose un regroupement entre *Schedonorus* et *Lolium*.

Ici, *Festuca* est utilisé *sensu* WATSON & DALLWITZ (1992), c'est-à-dire selon les conceptions dominantes du XX<sup>ème</sup> siècle, conservant les *Schedonorus*. Certaines convergences avec *Flora Europaea* (1980), KERGUÉLEN & PLONKA (1989), STACE (1992) et LAMBINON & al. (1992) sont nettes, bien que les caractères généraux donnés pour le genre révèlent certaines différences discutées après un aperçu historique des clés des genres.

### Historique des clés des genres

La première clé (LAMARCK, 1778) correspond à la conception des genres *Festuca* et *Bromus* de LINNÉ. Les clés parues au XX<sup>ème</sup> siècle coïncidant à peu près avec la conception du genre de WATSON & DALLWITZ (*loc. cit.*) d'après les listes des espèces sont de constructions variées.

Les plus anciennes sont à accès unique. Celle de ROUY (1913) est exacte par rapport à l'insertion de l'arête des lemmes et des stigmates<sup>2</sup> ; elle permet en cela de bien distinguer les *Festuca* des *Bromeae*. Mais, celles de COSTE (1906) et de

<sup>2</sup> Dans le groupe qu'il appelle "*Glycerieae*" (c'est-à-dire un groupe de genres voisins à lemme "arrondi sur le dos (parfois plus ou moins carénée vers son sommet)", le genre *Festuca* est à lemme "à arête ordinairement terminale (rarement insérée au-dessous du sommet), ou mutique,... stigmates terminaux".

FOURNIER (1934) se basent sur une lemme "mutique ou à arête terminale" pour *Festuca*, la structure du gynécée n'étant pas prise en compte ; elles rappellent donc celles de LAMARCK et de LINNÉ. Celle de CLAUSTRES (1971) est ressemblante, mais comporte une incohérence supplémentaire, à savoir que la lemme est "non bifide" pour *Festuca*.

Des clés plus récentes sont à accès multiples. Dans *Flora Europaea*, hormis les épillets prolifères, l'accès est quadruple, basé sur la longueur de l'arête des lemmes et, en cas d'arête supérieure à 2 mm, sur la pilosité de l'ovaire, et, pour l'ovaire glabre, sur la présence/absence de l'arête. Pour la solution "avec arête", le choix (n° 159) par rapport à *Bromus* revient en partie à LAMARCK et LINNÉ avec :

- des *Festuca* qui doivent être à "arête à l'apex de la lemme ; ovaire à apex velu",

- à l'opposé, les conditions pour les *Bromus* qui sont "arête au fond ou sous le sinus... ; ovaire avec un appendice velu". Le botaniste qui dispose d'un échantillon (correspondant à ce qui est souvent appelé *F. gigantea*) avec une arête dans un sinus et un ovaire sans appendice, c'est-à-dire qui combine des critères cités pour 2 genres, ne peut donc utiliser avec succès cette clé.

Malgré un accès double (basé sur la partition entre présence et absence de l'arête des lemmes), la "Nouvelle Flore de Belgique" (LAMBINON & al., 1992) ramène le lecteur à l'époque de Lamarck et Linné par (choix n° 71) :

- la "lemme entière... arête terminale ou mutique" pour l'accès aux *Festuca* (alors que la lemme échancrée ou bifide y est réservée au genre *Bromus*),
- l'absence de prise en compte de la structure du gynécée.

La clé de STACE (1992), à 4 accès, est la plus complexe. Le plus important problème est qu'elle comporte un accès par "l'ovaire à appendice terminal", les *Bromeae* étant différenciées par de nombreux autres critères. Pour l'appendice de l'ovaire absent, la première partition concerne la soudure des gaines (permettant d'isoler le groupe *rubra*) ; pour le reste, la seconde est la présence/absence de l'arête (où les *Schedonorus* et le groupe *oviria* sont mélangés).

Parmi les ouvrages comportant une clé anachronique (par une régression de 2 siècles) entre *Festuca* et les *Bromeae*, certains comportent des contradictions internes :

- entre la clé des genres et la description du genre, cas de *Flora Europaea* (où la description du genre est "lemme... avec ou sans une arête terminale ou subterminale"),
- entre la clé des genres et la clé des espèces (la "Nouvelle Flore de Belgique" de LAMBINON & al., avec une "lemme pourvue d'une arête subterminale" dans le choix n° 2).

Donc, parmi les ouvrages passés en revue, seul celui de ROUY est à la fois cohérent et conforme à la conception retenue par WATSON & DALLWITZ (*loc. cit.*).

Les critères distinctifs avec les genres voisins autres que les *Bromeae* ne posent pas tant de problèmes remettant en cause la structure du genre *Festuca*. Mais ils varient selon les clés, c'est pourquoi un bilan des critères différentiels mentionnés classiquement doit être conforme à une conception donnée des genres, envisagée ci-après.

## Bilan des critères différentiels par rapport aux taxons voisins

Des critères distinctifs de sous-famille, tribu, genre sont extraits de la littérature classique et leur hiérarchisation en fonction du rang taxonomique est tentée. Ces taxons sont surtout décrits par l'inflorescence et l'épillet, l'appareil végétatif étant plutôt accessoire en général.

### • caractères communs des tribus de morphologie voisine (*Poeae*, *Bromeae*, *Brachypodieae*)

Comme beaucoup de *Gramineae Pooideae*, les *Poeae*, *Bromeae* et *Brachypodieae* n'ont pas de véritable tige aérienne allongée d'emblée et la ligule est membraneuse. L'inflorescence est distique et les entre-noeuds de l'axe principal ont une longueur de séquence obéissant à une suite géométrique de raison supérieure à 1 en partant du sommet (CHICOUENE, 1998 b).

Les épillets (glumes et lemmes) sont à symétrie bilatérale (différence par rapport aux *Triticeae*), à fleurs fertiles hermaphrodites. L'épillet est pluriflore, à fleurs avortées terminales, comprimé latéralement ; ces attributs permettent de distinguer les *Aveneae - Agrostideae* qui ont des épillets uniflores ou pauciflores, à fleurs avortées non forcément terminales. Un autre caractère, accessoire, est l'insertion de l'arête des lemmes, cette arête étant facultative ; elle est terminale, subterminale ou au fond d'un sinus chez les *Poeae*, *Bromeae* et *Brachypodieae* tandis qu'elle est généralement dorsale chez les *Aveneae - Agrostideae*. De plus chez ces dernières, l'arête est généralement genouillée, à base vrillée, tandis que dans les 3 autres tribus elle est simple (ni genouillée, ni vrillée).

### • distinction entre ces 3 tribus principales

Dans ce groupe de 3 tribus, les *Poeae* peuvent schématiquement être considérées comme tout ce qui ne correspond pas aux 2 autres tribus.

Les *Bromeae* ont pour originalité la présence d'un appendice surmontant l'ovaire ; cet appendice, d'environ 1/2 à 1 mm, à poils d'environ 1/10 mm a fait dire dans des ouvrages anciens (par exemple celui de ROUY, 1913) que les stigmates étaient insérés sous le sommet de l'ovaire. Pour les autres caractères morphologiques, certaines *Bromeae* sont identiques à des *Festuca*. L'existence de *x Bromofestuca* est controversée (WATSON & DALLWITZ, *loc. cit.*) ; les preuves pour valider ce nothogénère sont insuffisantes.

Les *Brachypodieae* (*Brachypodium*) sont caractérisées par une combinaison de plusieurs critères ; leur appréhension est donc plus difficile. Les principaux critères sont :

- les noeuds du chaume velus,
- l'inflorescence généralement en grappe pyramidale à indice de largeur très faible (de l'ordre de 1/100 ; cf. CHICOUENE, 1998 b), les pédicelles étant beaucoup plus courts que les épillets,
- l'épillet peu comprimé (glumes et lemmes non carénées),
- les glumes à nervures nombreuses (5 à 9).
- la palea pectinée d'après la clé de *Flora Europaea* (mais ce caractère n'est pas mentionné par WATSON & DALLWITZ, *loc. cit.*).

• genres voisins parmi les *Poeae*

Le genre qui produit le plus d'hybrides intergénériques avec *Festuca* est *Lolium sensu* WATSON & DALLWITZ (*loc. cit.*), se croisant avec des *Schedonorus*. Ce genre *Lolium* s'individualise parmi les *Poeae* d'Europe de l'ouest par ses inflorescences normalement en épi (les épillets étant à symétrie bilatérale et la glume adaxiale étant plus ou moins avortée), ses glumes développées beaucoup plus longues (1,5 à 2 fois) que les lemmes, les glumes et les lemmes à nervures généralement nombreuses (5 à 9). Les hybrides  $\times$ *Festulolium*, à grappe ou panicule, se distinguent généralement bien des *Festuca* subgen. *Schedonorus* par une glume légèrement plus longue que les lemmes (généralement d'environ 1/4).

Plusieurs autres genres de *Poeae* à épillets pédicellés (*Poa*, *Dactylis*, *Puccinellia*, *Micropyrum*, *Desmazeria*, *Vulpia*,  $\times$ *Festulpia*) sont morphologiquement proches des *Festuca* par :

- une inflorescence à axe principal plus ou moins trigone (cf. CHICOUENE, 1998 b),
- la glume inférieure plus courte que la glume supérieure (de 2/3-3/4 chez *Festuca* pour tous les épillets ou presque),
- la glume supérieure aussi longue ou presque que les lemmes,
- les glumes et les lemmes à peu près droites,
- la glume inférieure à 1-3 nervures,
- la glume supérieure à (1-) 3 (-5) nervures,
- la lemme à (3-) 5 (-7) nervures (WATSON & DALLWITZ indiquent même 3-7 pour *Festuca*).

Chez *Festuca*, les glumes sont pour la plupart bien carénées alors que les lemmes le sont peu ou pas du tout. Sur ce caractère des lemmes, certaines nuances entre auteurs apparaissent, et même dans *Flora Europaea*, l'appréciation est une "lemme non carénée" dans les caractères généraux mais "une lemme arrondie ou à dos légèrement caréné" dans la clé (choix n° 197) ; l'aspect est limité avec une nervure centrale souvent proéminente, surtout dans la moitié supérieure, comme chez *F. arundinacea sensu Flora Europaea*.

La forme du hile des *Festuca* ne fait pas l'unanimité ; celui-ci est "allongé-linéaire" pour KERGUÉLEN & PLONKA mais il est "linéaire aussi long que le caryopse, rarement elliptique et correspondant à la moitié du caryopse" dans *Flora Europaea* ; WATSON & DALLWITZ ont une expression voisine de cette dernière. Cette différence provient peut-être d'une conception de la structure du genre un peu différente.

La distinction des autres genres n'est pas toujours évidente. Elle se fait bien pour *Poa*, *Dactylis* et dans une moindre mesure *Desmazeria* qui ont des glumes et des lemmes très carénées sur toute leur longueur ou presque. En revanche, les lemmes sont peu ou pas carénées pour 4 genres voisins des *Festuca* présents dans le Massif Armoricain et les régions voisines, à savoir *Puccinellia*, *Micropyrum*, *Vulpia*<sup>3</sup>,  $\times$ *Festulpia*.

<sup>3</sup> - Dans *Flora Europaea*, la description des *Vulpia* est rendue ambiguë par une incohérence à propos de l'arête des lemmes entre les caractères généraux mentionnés pour le genre (à savoir une arête longue) et la description de toutes les espèces qui le constituent (l'arête pouvant être facultative ou courte pour *Vulpia* section *Nardurus*).

La distinction de ces genres peut se faire par plusieurs caractères. La préfoliation présente quelques variations différentes pour ces genres, mais parfois, des difficultés d'appréciation font que son utilisation n'est pas simple. La forme du hile, prise en compte dans la clé de *Flora Europaea*, est peu pratique à utiliser, le caryopse devant être disponible et observé à la loupe.

La longueur de la baguette (entre-noeud de la rachéole) par rapport à la lemme est une donnée indicative simple ; chez *Puccinellia*, ce rapport est élevé (environ 1/3 pour la plupart des pièces) tandis qu'il est plus faible pour les autres genres (1/4 à 1/6). Un autre critère indicatif est le rapport longueur/largeur de la lemme à maturité (en vue externe, sans dissection ni déroulement des bords) ; il est d'environ 3-4 pour *Puccinellia*, *Desmazeria*, *Micropyrum*, de 4-5 pour *Festuca* et de 5-6 pour *Vulpia*. La forme de la partie supérieure des lemmes et de leur nervation semble liée à l'allongement ; les lemmes longues se terminent plus en coin et les nervures se resserrent vers le sommet, tandis que pour les lemmes courtes les nervures restent presque parallèles et équidistantes.

Aucun caractère morphologique simple pris isolément ne permet de différencier à coup sûr une fétuque de certains des autres genres voisins. En particulier, pour éliminer les *Vulpia* et les  $\times$ *Festulpia*, il est nécessaire de comparer des combinaisons de caractères et de considérer indépendamment chaque sous-genre de *Festuca* et de *Vulpia*.

La plupart des *Vulpia* diffèrent des *Festuca* par les longueurs respectives des 2 glumes : leur glume inférieure est beaucoup plus courte que la glume supérieure (différence de plus des 2/3, caractère partagé aussi avec  $\times$ *Festulolium*). Sinon les *Vulpia* (au moins la plupart des sections) se distinguent :

- des *Festuca* subgen. *Festuca* par la longue arête des lemmes (souvent plus longue que la lemme), celle des *Festuca* subgen. *Festuca* étant nulle ou plus courte que la lemme,
- des *Festuca* subgen. *Schedonorus* par l'absence d'oreillettes ; de plus, si l'arête est plus longue que la lemme, elle peut être subterminale pour les *Festuca*.

Dans les clés de *Flora Europaea* et de STACE, la seule distinction entre *Festuca* et *Vulpia* repose sur la durée de vie ; dans la "Nouvelle Flore de Belgique", celle-ci est accompagnée d'autres critères un peu vagues (à propos des glumes, des lemmes et de la densité de l'inflorescence). Ce critère biologique est d'application difficile (en particulier sur de jeunes *Festuca* en année de sécheresse) et il n'est pas universel ; en effet, des *Festuca* peuvent être annuelles (KERGUÉLEN & PLONKA, 1989, p. 19) et des *Vulpia* pérennes (WATSON & DALLWITZ, *loc. cit.*). Dans les flores de ROUY, de COSTE et de FOURNIER, c'est la lemme (en fait l'épillet dans le dernier ouvrage) dite carénée chez *Vulpia* (au moins pour la plupart des sections) et non carénée pour *Festuca* qui sert pour trancher. En fait, dans ces 2 genres, l'appréciation peut être à la limite des 2 types dans certains cas et la clé devient donc incertaine. Certains auteurs admettent aussi la longueur respective des 2 glumes comme différentielle entre ces 2 genres, la glume inférieure étant généralement beaucoup plus courte pour *Vulpia*. Mais, étant donné que le rapport peut atteindre les 2/3 pour *Vulpia bromoides*, il chevauche celui des *Festuca*. Le nombre différent d'étamines ne

fait pas l'unanimité, même si pour *Festuca* un consensus de 3 étamines semble établi ; pour WATSON & DALLWITZ, il est de 1-2 (rarement 3) pour *Vulpia* mais pour STACE & COTTON (dans *Flora Europaea*), il est de 3 dans la section *Nardurus* et peut atteindre 3 dans les autres sections.

Les *×Festulpia* se distinguent des *Festuca* également de façon variée. Les critères les plus prudents, rappelant les *Vulpia* section *Vulpia*, sont probablement :

- les lemmes à arête plus courte qu'elles pour *Festuca* subgen. *Festuca* (les arêtes sont en principe plus longues pour *×Festulpia*),
- la présence d'oreillettes pour *Festuca* subgen. *Schedonorus* (absentes chez *×Festulpia*).

Hormis des caractères communs à plusieurs genres voisins, aucun caractère morphologique n'apparaît comme propre à toutes les espèces de *Festuca*. Les caractères variant à l'intérieur des *Festuca*, éventuellement utilisables pour la taxonomie infragénérique, sont vus ci-après. Des clés simples des genres doivent donc être à accès multiple. Et, la structure des genres inspirée de *Flora Europaea* et de WATSON & DALLWITZ, la plus utilisée actuellement, apparaît difficile à défendre par la morphologie car :

- le bilan des caractères distinctifs passe par la comparaison des sous-genres ou même d'espèces,
- les intermédiaires morphologiques entre genres (hybrides intergénériques) ne concernent en fait que des sous-genres ou des espèces particulières.

C'est précisément l'examen des sous-genres et groupes qui fait l'objet de la partie suivante.

## II. Les trois groupes

### Aperçu bibliographique

Dans la littérature récente, la terminologie employée pour les caractères morphologiques décrivant les taxons infraspécifiques de *Festuca* fait aussi l'objet de confusions pour une majorité de caractères (CHICOUENE, à paraître)<sup>4</sup>. Ici, le vocabulaire est supposé éclairci et suit le lexique de CHICOUENE (1998 a).

Les clés et descriptions des 3 groupes sont généralement succinctes et prennent en compte une liste de caractères variant selon les auteurs. Elles sont analysées d'abord pour les 2 sous-genres puis pour les groupes *ovina* et *rubra* ; elles sont comparées respectivement dans les tableaux I et II.

#### 1. Les 2 sous-genres

Pour la distinction des 2 sous-genres (tableau I), en se limitant aux taxons spontanés dans le Massif Armoricaïn, aucune des 6 références analysées ici ne

<sup>4</sup> Une discussion au sujet de la terminologie est prévue dans l'ouvrage collectif de R. PORTAL (à paraître).



propose de description complète. Sur les 3 groupes de caractères utilisés en tout, si 2 références les comportent tous, l'état ou les états manquent pour au moins un sous-genre. Trois références n'ont qu'un caractère.

- L'aspect des limbes d'innovation sert le plus souvent (dans 5 références) ; il est à subdiviser en 2 caractères qui sont la largeur et la forme de la coupe transversale. La forme de cette coupe est le seul caractère employé par HUON (1971) et LAMBINON & al. (1992) pour discriminer les 2 sous-genres. Les différences d'aspect du limbe pour *Festuca* subgen. *Festuca* proviennent aussi de la prise en compte, par quelques auteurs, de taxons introduits, cultivés ; la présence de limbes plans n'assure plus la distinction des 2 taxons.
- La préfoliation est retenue dans 3 références en complément du caractère précédent mais seul FOURNIER précise qu'il ne décrit que les feuilles de la rosette, les autres ne distinguant pas les feuilles de la rosette et les feuilles culmaires.
- Les oreillettes<sup>5</sup> (ou prolongements du limbe au delà du plan de la gaine), figurent dans 3 références qui s'accordent pour le sous-genre *Schedonorus*. Mais la présence de ces organes n'est véritablement comparée que par STACE.

Les ambiguïtés entre références proviennent surtout de l'imprécision dans la définition de chaque caractère. De plus, quand un caractère n'est envisagé que pour un sous-genre dans une clé, le lecteur peut probablement considérer implicitement

**Tableau 1 : Comparaison des caractères de sous-genres dans la littérature applicable au Massif Armoricain**

	limbes adultes "feuilles" d'innovation		préfoliation		oreillettes	
	<i>Schedon.</i>	<i>Festuca</i>	<i>Schedon.</i>	<i>Festuca</i>	<i>Schedon.</i>	<i>Festuca</i>
<b>HUON</b>	planes	condupliquées fines à junciformes	-	-	-	-
<b>LAMBINON &amp; al.</b>	planes...	planes, enroulées, pliées	-	-	-	-
<b>FOURNIER</b>	toutes planes	jonciformes, ...	radicales enroulées	radicales pliées	-	-
<b>KERGUELEN &amp; PLONKA</b>	larges, > (3) 5 mm	généralement < 3 mm	enroulée	pliée	embrassantes	-
<b>KERGUELEN</b>	larges, ≥ 5 mm	pliées, planes...	enroulée	-	embrassantes	"pratiquement sans oreillettes" ou "petites oreillettes"
<b>STACE</b>	-	-	-	-	embrassantes	sans

<sup>5</sup> Remarque de terminologie : les oreillettes sont appelées "oreillettes embrassantes" par plusieurs auteurs et les stipules "épaulements de la gaine" par KERGUÉLEN & PLONKA et "oreillettes" par KERGUÉLEN, STACE & al.

que son état est, soit différent, soit polymorphe pour l'autre taxon mais le principe n'est pas explicité ; en effet, quand les clés comportent plusieurs caractères à chaque choix, les combinaisons de caractères sont la base du raisonnement.

## 2. Les groupes *rubra* et *ovina*

En ce qui concerne la distinction des 2 groupes de *Festuca* subgen. *Festuca*, pour 6 références, 6 principaux groupes de caractères sont consignés dans le tableau II. Le classement des références y est fait par le nombre de critères dans chacune et celui des critères d'après le nombre de fois où ils apparaissent. Comme pour les sous-genres, les états des caractères ne sont parfois précisés que pour l'un des 2 taxons.

La référence qui fournit la description la plus complète est la mise au point récente de STACE & *al.* Ils considèrent 5 caractères dont 2 "infaillibles" qui sont la soudure des gaines et les modes de tallage.

- La soudure totale des gaines dans le groupe *rubra* est reconnue par tous les auteurs ; toutefois, STACE & *al.* précisent qu'ils n'envisagent que les feuilles d'innovation. Pour le groupe *ovina*, l'existence d'un bord recouvert et d'un bord recouvrant fait l'unanimité mais la proportion de zone soudée a une estimation fluctuante.

- Le tallage est considéré mixte ou extravaginal pour *rubra* et intravaginal pour *ovina* dans tous les écrits sélectionnés dans le tableau. Par contre, en Amérique du Nord, DUBE & MORISSET (1996 b) classent dans *F. rubra s.l.* des individus à tallage intravaginal (qu'ils appellent *F. nigrescens*)

- La présence de rhizomes est partiellement différentielle, les rhizomes n'étant considérés présents que chez certaines plantes du groupe *rubra*. STACE précise "sans stolons" pour le groupe *rubra* alors que DUBE & MORISSET (1996 a) étudient des *F. rubra s.l.* stolonifères en Amérique du Nord. De tels individus existent aussi dans le Massif Armoricain d'après DUBE (comm. pers.) et CHICOUENE (1996).

- Les "oreillettes" qu'il faut en fait comprendre comme étant les stipules (ou épaulements de la gaine de KERGUÉLEN & PLONKA) au sens où les spécialistes de morphologie végétale l'entendent, caractérisent le groupe *ovina*. L'appréciation de leur présence est parfois délicate et gagnerait à être précisée par la biométrie.

- L'anatomie du limbe coïncide en partie au moins avec certains aspects externes. Les limbes à face externe plus ou moins polygonale vont de pair avec un sclérenchyme abaxial concentré dans les angles.

- L'aspect des gaines comporte la couleur et la sclérisation. Cette dernière rappelle un peu l'aspect de la sclérisation des limbes. L'âge de la feuille et la portion de la gaine ne sont pas précisés.

Ainsi, sur les 6 principaux caractères de morphologie externe pris en compte dans le tableau, seule l'absence de rhizome ne serait pas toujours différentielle. L'absence de désaccords fondamentaux entre les références incomplètes traitant d'Europe de l'Ouest est ainsi constatée. Mais, pour des chercheurs d'Amérique du Nord des divergences de conception de ces 2 groupes portent sur le tallage (pourtant classé dans les caractères infaillibles par STACE & *al.*) et sur les types de tiges plagiotropes.

**Tableau II : Comparaison de 6 caractères des groupes *rubra* et *ovina* dans la littérature d'Europe de l'Ouest**

	tiges plagiotropes		soudure des gaines		tallage		coupe transversale du limbe		aspect des gaines		stipules	
	<i>rubra</i>	<i>ovina</i>	<i>rubra</i>	<i>ovina</i>	<i>rubra</i>	<i>ovina</i>	<i>rubra</i>	<i>ovina</i>	<i>rubra</i>	<i>ovina</i>	<i>rubra</i>	<i>ovina</i>
FOURNIER	souche cespiteuse ou rampante stolonifère	cespiteuse	entières jusqu'au sommet	fendues au moins jusqu'au 1/4 inférieur	-	-	-	-	-	-	-	-
KERGUÉLEN & PLONKA (1)	cespiteuse ou non	toujours cespiteuse	soudées	non entièrement soudées	-	-	-	-	-	-	-	-
KERGUÉLEN (2)	-	-	tubulaires	fendues	-	tout intravaginal	scélérénchyme sous-épidermique : en ilots proéminents, ordinairement plus de 3, exceptionnellement confluent ou 3 ilots massifs		-	-	-	-
HUON	rhizomateuse ou cespiteuse	toujours cespiteuse	-	-	-	-	souvent striés (section polygonale)	-	brunâtres fibreuses	blanchâtres, non fibreuses	pratiquement sans oreillettes	petites oreillettes
LAMBINON & al.	souvent rhizomateuse	toujours cespiteuse	soudées sur toute leur hauteur	soudées seulement dans le bas	pousses stériles extra., parfois mêlées intravaginal		-	-	rougeâtres à brunâtres	généralement brun clair	-	-
STACE & al.	souvent des rhizomes	sans rhizomes	innovation : en tube jusqu'au sommet	innovation : marge libre pour au moins 40 % sup.	quelques ou toutes les talles extra.	tout intravaginal	scélérénchyme continu/discontinu piliers vers les nervures et/ou faisceaux adaxiaux (3)		-	-	oreillettes virtuellement absentes	extensions arrondies distinctes

(1) choix n° 10 de la clé

(2) choix n° 4 de la clé

(3) si faisceaux discrets, alors feuille très anguleuse

abréviations :

intra. = intravaginal

extra. = extravaginal

faisc. = faisceaux

### Observations de morphologie comparée de 3 groupes

Les résultats sont présentés pour des plantes adultes (qui ont au moins fleuri une fois), principalement en phase végétative et à maturité ; peu d'observations concernent la montaison. Les prospections concernent surtout le Massif Armoricaïn, avec en outre des visites de stations réputées pour des taxons variés ; l'herbier de LLOYD a aussi été consulté. Les plantes cultivées ne sont pas prises en compte.

Comme il apparaît impossible de classer tout le matériel étudié avec les références précitées, une solution qui assure une partition complète est préférable. Aussi, les 3 groupes comparés dans le tableau I sont distingués d'après la clé abrégée suivante :

- des oreillettes = *Schedonorus*,
- pas d'oreillettes ; des gaines d'innovation soudées en tube sur au moins les 9/10 = groupe *rubra* et *cf. rubra*,
- pas d'oreillettes ; des gaines d'innovation fendues au moins dans leur tiers supérieur = groupe *ovina*.

La délimitation entre les 2 groupes de *Festuca* subgen. *Festuca* est donc originale. Le matériel appelé *cf. rubra* ressemble à *rubra sensu* HACKEL ou STACE & al. sauf qu'il comporte les individus stolonifères<sup>6</sup>, certains de ceux-ci au moins étant à tallage uniquement intravaginal (pour les quelques plantes disséquées). Cette dénomination prudente et provisoire est faite pour prévenir d'éventuelles confusions, ceci bien que M. DUBE place dans le groupe *rubra* les plantes stolonifères armoricaines de prairies littorales que nous avons parcourues ensemble voici quelques années. Quelques repères morphologiques à l'intérieur du groupe "*rubra* et *cf. rubra*" ayant trait principalement aux formes biologiques sont présentés en annexe ; des observations plus complètes seraient nécessaires pour être plus précis.

Le tableau III, non exhaustif, ne comporte pas l'ensemble des caractères intéressants pour la taxonomie à l'intérieur des groupes. Les descripteurs supplémentaires aux tableaux I et II sont nombreux. Plusieurs descripteurs de la littérature sont en effet ici scindés afin de lever des ambiguïtés. Par exemple, la description des gaines prend en compte séparément pour les innovations adultes, d'une part les feuilles adultes vivantes et les mortes et d'autre part, les parties supérieure et inférieure de chaque gaine. Les stipules ne sont caractérisées qu'en terme de présence/absence, et non par la biométrie faute de mesures suffisantes.

Les quelques variables continues se chevauchent entre groupes. Les descripteurs qualitatifs comportent pour la plupart 2 états. Leur état est généralement monomorphe dans un groupe. Pour les caractères polymorphes au sein d'un groupe, la valeur taxonomique à l'intérieur de ce groupe a encore besoin d'être étudiée. Aucun critère n'assure donc à lui seul la discrimination de chacun des groupes. Les plus performants apparaissent être ceux retenus dans la clé abrégée ci-dessus.

<sup>6</sup> Les *Festuca rubra* s.l. stolonifères sont omises de l'inventaire des *Gramineae* stolonifères de CHICOUENE (1989).

Tableau III : Comparaison de 3 "groupes" de *Festuca*

	<i>Schedonorus</i>	<i>rubra</i> et cf. <i>rubra</i>	<i>ovina</i>
<b>PHASE VEGETATIVE :</b>			
tallage	variable	variable	intravaginal
tiges plagiotropes : - absence - rhizomes - stolons	parfois parfois non	parfois parfois parfois	oui non non
gainés : - pilosité - soudure - chlorophylle - anthocyanes - aspect des gainés mortes (texture, couleur)	non non oui souvent variable	parfois <b>toujours &gt; 9/10</b> peu ou pas parfois généralement des faisceaux blanchâtres de sclérenchyme (Ø 0,2 mm) tous les 1 mm, le reste étant de tendance membraneuse, brun clair	parfois non ou mixte (< 2/3) peu ou pas peu ou pas au moins la moitié supé- rieure blanchâtre, assez uniformément coriace ; moitié inférieure souvent ressemblante au groupe <i>rubra</i>
zone ligulaire : - longueur ligule - oreillettes - stipules (feuille adulte)	0,5-2 (3) mm <b>toujours</b> non	≤ 0,5 mm non non	≤ 0,5 mm non <u>toujours plus ou moins</u>
limbes des innovations adultes - préfoliation - largeur - forme ext. de la coupe transversale d'un adulte	enroulée plusieurs mm ± plane (non en cylindre fendu)	convolutive Ø 0,5-1,5 mm cylindre fendu polygonal, glt comprimé latéralement	convolutive Ø 0,3-1,5 mm cylindre fendu arrondi, glt comprimé latéralement
<b>CHAUME et INFLORESCENCE :</b>			
hauteur du chaume	de l'ordre de 1 m	1/2 (-1) m	1/2 m
préfoliation des limbes culinaires	enroulée	pliée, en partie au moins	pliée, en partie au moins
longueur de la lemme	6-9 mm	(4-) 5-9 (-10) mm	3-5 mm
arête de la lemme - présence - longueur - insertion	variable jusqu'à lemme ± subterminale	variable < lemme terminale	variable < lemme terminale

Abréviations :  
 ext. : externe  
 glt : généralement  
 ± : plus ou moins  
 Ø : diamètre

### **Comparaison avec la bibliographie et discussion**

Plusieurs caractères utilisés dans la bibliographie sont confirmés dans leur intérêt pour la description des 3 groupes mais :

- certains ont des états supplémentaires,
- les combinaisons des états des caractères des 3 groupes observés diffèrent parfois.

L'utilisation de caractères insuffisamment précis explique une partie des difficultés. Ainsi, pour la description des gaines, les différences d'opinions entre auteurs peuvent provenir de ce que l'un se réfère peut-être aux innovations et l'autre au chaume, l'un à des vivantes et l'autre à des mortes, l'un à leur partie inférieure et l'autre à leur partie supérieure.

Mais trois principaux caractères occasionnent les problèmes fondamentaux de délimitation des groupes rencontrés dans la bibliographie.

#### **• les différences de types de tallage entre *ovina* et *rubra* :**

Les différences de types de tallage ne seraient peut-être pas toujours différentielles. Dans la littérature, les différences de description des groupes entre l'Europe et l'Amérique peuvent provenir d'observations insuffisantes, mais la difficulté est de savoir pour quelle situation. Le problème fondamental pour le statut mixte est d'évaluer à partir de combien de talles ou à quel stade de développement de la plante les observations taxonomiques sont possibles.

L'autre hypothèse serait l'existence d'hybrides intergroupes probablement fixés qui combindraient la gaine de *rubra* et le tallage d'*ovina*.

#### **• les tiges plagiotropes de type "stolons" :**

Etant donné que des échantillons ayant à la fois des rhizomes et des stolons n'ont pas été trouvés lors de nos prospections, l'omission seulement des stolons dans la littérature est peu probable. La conclusion serait que ces plantes, pourtant dominantes dans certains milieux (en particulier la *Festuca rubra* "stolonifère à grandes lemnes" *sensu* l'annexe), ne sont pas mentionnées dans la littérature valable pour la région. Une hypothèse serait l'extension récente et brutale de taxons auparavant inexistantes ou méconnus (la méconnaissance pouvant être liée à des milieux peu fréquentés des botanistes). Les tiges plagiotropes sont souvent difficiles à vérifier dans les herbiers anciens car le prélèvement des échantillons n'est pas toujours correct.

#### **• la préfoliation et le type de feuilles :**

Les différences de préfoliation admises entre les sous-genres par certains auteurs apparaissent tranchées pour les innovations. Sur certains chaumes au moins dans les groupes *rubra* et *ovina*, la préfoliation devient franchement pliée. Les feuilles culmaires du groupe *rubra* ont aussi tendance à posséder des oreillettes bien différenciées. Les 2 types de feuilles (d'innovations et culmaires) ont donc besoin d'être bien discernés dans les clés.

La distinction des groupes n'est donc pas aisée dans la littérature. La description des *Schedonorus*, bien que souvent vague, ne fait pas l'objet de

divergences flagrantes. Mais pour les autres, des différences notables avec les observations reportées dans le tableau III invalident des clés d'Europe de l'Ouest.

### Conclusion

Malgré l'impression que laissent certains écrits récents lors d'une lecture rapide, le genre *Festuca* demeure mal connu ; le progrès passe d'abord par une estimation, d'une part, des limites des connaissances, d'autre part, des incertitudes à élucider pour une délimitation univoque du genre et des groupes. Dans la littérature classique d'Europe de l'Ouest, plusieurs clés et descriptions récentes du genre *Festuca* et de ses 3 groupes s'appliquent mal au matériel étudié. Des omissions se sont glissées dans les états de certains caractères. Mais parfois le doute subsiste quant aux limites du taxon concerné et des précisions sont encore nécessaires. De nombreuses clés récentes du genre ne sont pas adaptées aux délimitations datant de la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle. Les principaux risques de confusion avec des genres voisins dépendent du groupe de *Festuca* considéré ; aussi une clé simple du genre suppose des accès multiples, en fonction des groupes de *Festuca*.

Pour comparer les groupes, de nombreux caractères peuvent être employés. Leur liste ne fait pas l'unanimité, probablement en partie au moins, à cause d'imprécisions dans la formulation du caractère. Hormis les problèmes de terminologie, l'amélioration de la précision de certains caractères consiste à les subdiviser, par exemple, en dissociant la description des feuilles d'innovation et des feuilles culmaires. Pour la délimitation des groupes, les propositions portent aussi sur une remise en cause de combinaisons d'états des caractères et sur l'ajout d'états supplémentaires à d'autres caractères. La valeur taxonomique de plusieurs caractères utilisables sur le terrain est mal connue, tant par rapport à la délimitation des groupes qu'à l'intérieur de chaque groupe. Le manque de résultats de travaux expérimentaux (avec des essais en culture) sur ces caractères morphologiques est à déplorer. La liste des caractères qui seraient à étudier et donc à prendre en compte dans un échantillonnage peut être améliorée.

Face à plusieurs incertitudes de détermination, la nomenclature proposée ici est provisoire avec l'emploi de "cf.", ce qui montre le besoin d'une mise au point sur la nomenclature et sur les diagnoses, en particulier pour la délimitation entre les "groupes" *rubra* et *ovina*. Des observations de terrain présentées pour le Massif Armoricaïn confirment celles d'auteurs américains. Toutefois, le besoin de références expérimentales basées sur des protocoles rigoureux (comme ceux de DUBE & MORISSET appliqués à l'anatomie) semble nécessaire, en particulier pour le tallage (suivi des types de tallage sur des touffes en fonction des saisons) et pour l'éventuel effet de l'humidité sur les types de tiges plagiotropes. Les observations précises de terrain sont aussi à étendre à d'autres

territoires géographiques et aux autres groupes (tels que ceux de montagne), ce qui permettrait de comparer avec la taxonomie infragénérique de certains spécialistes mondiaux.

### Bibliographie

- AUQUIER, P., 1977 - Taxonomie et nomenclature de quelques *Festuca* tétraploïdes du groupe de *F. ovina* L. s.l. (*Poaceae*) en Europe moyenne. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **47** : 99-116.
- CHICOUENE, D., 1989 - Révision des caractères morphologiques des Graminées rampantes armoricaines : espèces stolonifères et rhizomateuses. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France*. n.s. **11** : 139-150.
- CHICOUENE, D., 1996 - Compléments pour la détermination des Joncacées, Graminées et Cypéracées armoricaines. *E.R.I.C.A. Bulletin de botanique armoricaine*, **8** : 51-82.
- CHICOUENE, D., 1998 a - Introduction aux problèmes de détermination des familles et genres des *Gramineae* et *Cyperaceae*. *E.R.I.C.A. Bulletin de botanique armoricaine*, **10** : 17-34.
- CHICOUENE, D., 1998 b - Distinction des genres de *Gramineae* armoricaines d'après les inflorescences. *E.R.I.C.A. Bulletin de botanique armoricaine*, **10** : 57-76.
- CLAUSTRES, G., 1971 - Graminées (clé des genres). In *Flore et Végétation du Massif Armoricain*. Tome 1, Flore Vasculaire, DES ABBAYES, H. & al., Presses Universitaires de Saint-Brieuc, 952-960.
- COSTE, H., 1906 - Graminées. In *Flore descriptive et illustrée de France*. Librairie des Sciences et Arts, Paris. Tome 3 : 520-674.
- DARBYSHIRE, S.J., 1993 - Re-alignment of *Festuca* subgenus *Schedonorus* with the genus *Lolium* (*Poaceae*). *Novon*, **3** : 239-243.
- DUBE, M., MORISSET, P., 1996 a - La variation des caractères épidermiques foliaires chez le *Festuca rubra sensu lato* (*Poaceae*) dans l'est du Canada. *Can. J. Bot.*, **74** : 1425-1438.
- DUBE, M., MORISSET, P., 1996 b - La plasticité phénotypique des caractères anatomiques foliaires chez le *Festuca rubra* L. (*Poaceae*). *Can. J. Bot.*, **74** : 1289-1294.
- FOURNIER, P.V., 1934 - Graminacées. in *Les Quatre Flores de France*. Poinson-les-Grancey. 24-94.
- HACKEL, E., 1882 - *Monographia Festucarum Europaeorum*. Fischer, Kassel und Berlin, 216 p.
- HUON, A., 1971 - *Festuca*. In *Flore et Végétation du Massif Armoricain*. Tome 1, Flore Vasculaire, DES ABBAYES, H. & al., Presses Universitaires de Saint-Brieuc, 990-1001.
- KERGUÉLEN, M., 1993 - Les fétuques du Massif Armoricain. *E.R.I.C.A. Bulletin de botanique armoricaine*, **3** : 7-20.



- KERGUÉLEN, M., PLONKA, F., 1989 - Les *Festuca* de la flore de France. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, n° spécial, **10**, 369 p.
- LAMARCK, 1778 - Flore française. 3 vol. Paris.
- LAMBINON, J., DE LANGHE, J. E., DELVOSALLE, L., DUVIGNEAUD, J., 1992 - *Poaceae*. in Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). Jardin botanique national de Belgique, Meise, 4<sup>ème</sup> éd., 814-899.
- PALISOT DE BEAUVOIS, A.M.F.J., 1812 - Essai d'une nouvelle agrostographie ou nouveaux genres de Graminées. Fain, Paris, 184 p.
- ROUY, G., 1913 - Graminées. In Flore de France. Deyrolle, Paris. Tome XIV : 1-352.
- STACE, C.A., 1992 - New flora of the British Isles. Cambridge University Press, 1228 p.
- STACE, C.A., AL-BERMANI, K.K.A., WILKINSON, M.J., 1992 - The distinction between the *Festuca ovina* L. and *Festuca rubra* L. aggregates in the British Isles. *Watsonia*, **19** : 107-112.
- TUTIN, T. G. & al., 1980 - Gramineae. In Flora Europaea, Cambridge University Press, vol. 5 : 118-267.
- WATSON, L., DALLWITZ, M. J., 1992 - The grass genera of the world. Cambridge University Press, 1038 p.

### Remerciements :

L'auteur témoigne sa reconnaissance à Martin DUBE, de l'Université de Moncton, à Edmundston (Canada) pour son aide documentaire et ses conseils avisés, et à Laurent BEILLARD, Ivan BERNEZ, Didier LE COEUR et Jérémie VAN ES pour leurs remarques sur le manuscrit.

## ANNEXE

**Quelques repères pour les *Festuca* à gaine soudée  
à partir des formes biologiques**

A partir d'observations encore succinctes dans le Massif Armoricain, insuffisantes pour apprécier les intermédiaires, quelques repères morphologiques sont proposés pour le groupe "*rubra* et *cf. rubra*" sensu tableau III. Une comparaison est tentée avec les noms de l'ouvrage de STACE (1992), référence récente comportant le moins de problèmes. Une indication de milieux où ces plantes ont été observées est mentionnée mais elle n'est pas forcément exhaustive.

- 1.- plantes **cespiteuses ou presque** (rhizomes  $\leq 1/2$  limbe)
  - 1.1.- **cespiteuses.** *cf. rubra* subsp. *commutata* + *heterophylla*
  - 1.2.- **courtement rhizomateuses.** *cf. rubra* subsp. *juncea*
  
- 2.- plantes longuement **rhizomateuses** (longueur des rhizomes > limbes)
  - 2.1.- **à grande lemme** (environ 8 mm) *cf. arenaria* (+ *cf. rubra* subsp. *litoralis* ?) (plutôt dunes vives)
  - 2.2.- **à petite lemme** (environ 6 mm). *cf. rubra* subsp. *rubra* (généralement psammophile, héliophile)
  
- 3.- plantes **stolonifères** (stolons > limbes)
  - 3.1.- **à grande lemme** (environ 8 mm) ; (prairies littorales)
  - 3.2.- **à petite lemme** (environ 6 mm) ; (prairies non spécialement littorales)