



Résumé

Un hybride spontané entre *Linaria arvensis* et *L. simplex* a été trouvé à Saint-Jean-de-Fos (Hérault) dans des pelouses et friches décalcifiées en situation post-culturelle (vignes abandonnées). Il s'agit de la seconde observation de l'hybride après sa description dans sa station unique connue en Espagne. Sa description est donnée, ainsi que les caractères permettant de le distinguer de ses deux parents. Le contexte floristique et écologique dans lequel il a été trouvé est précisé. Les perspectives d'observations de l'hybride ailleurs en France sont discutées en fonction de la chorologie, de la biologie et de l'écologie des espèces parentes.

Abstract

A natural hybrid between *Linaria arvensis* and *Linaria simplex* was found at Saint-Jean-de-Fos (Hérault) region of France in decalcified fallow land in a post-cultivation situation (abandoned vineyard). This is the second observation of the hybrid after its description in its unique known location in Spain. Its description is given as well as the characters that distinguish it from its two parents. The floristic and ecological context in which the hybrid was found is specified. The prospects for observations of the hybrid elsewhere in France are then discussed according to the chorology, biology and ecology of the parent species.

1. Introduction

Le 8 avril 2013, en herborisant en bordure d'une vigne abandonnée à Saint-Jean-de-Fos (Hérault), nous sommes attirés par la présence de *Linaria arvensis* (L.) Desf. (Plantaginaceae). Ce taxon acidiphile n'était alors pas connu dans la moyenne vallée de l'Hérault. Les stations les plus proches se trouvent autour du lac du Salagou qui marque approximativement la limite est de présence principale de l'espèce dans l'Hérault. *L. arvensis* est plus fréquente dans les zones siliceuses de l'ouest du département, ainsi que dans les Pyrénées-Orientales, en Provence siliceuse et en Corse. Ailleurs en France, cette petite espèce annuelle des sols oligotrophes est rare, en régression (Delaigue, 1996 ; Jauzein & Nawrot, 2011) voire disparue dans les zones où elle n'était probablement qu'une messicole instable (Fried, 2009).

La même bordure de vigne comprenait également le taxon très proche et plus commun qu'est *Linaria simplex* (Willd.) DC, plutôt calcicole. L'examen attentif du site a révélé la présence de quelques individus présentant des caractères intermédiaires entre les deux plantes, suggérant la présence d'un taxon hybride (figure 1).

2. Aperçu du genre *Linaria* et des autres hybrides signalés en France

Le genre *Linaria* Mill. appartient à la tribu des Antirrhineae au sein de la famille des Plantaginaceae. Il comprend environ cent cinquante espèces avec une distribution essentiellement centrée sur l'Europe, le nord de l'Afrique et le centre et l'ouest de l'Asie (Fernández-Mazuecos *et al.*, 2013). Pour la France métropolitaine, la synthèse la plus récente comptabilise seize espèces (Tison & de Foucault, 2014).

Les espèces du genre *Linaria* présentes en France métropolitaine appartiennent à sept sections confirmées par les dernières études phylogénétiques du genre (e.g. Fernández-Mazuecos *et al.*, 2013) : *Macrocentrum* (*L. chalepensis*), *Pelisserianae* (*L. pelisseriana*), *Versicolores* (*L. spartae*), *Linaria* (*L. angustissima*, *L. vulgaris*), *Speciosae* (*L. repens*), *Diffusae* (*L. flava*, *L. reflexa*, *L. triphylla*) et *Supinae* (*L. arenaria*, *L. arvensis*, *L. simplex*, *L. supina*, *L. thymifolia*).

La capacité d'hybridation au sein du genre *Linaria* est connue depuis longtemps avec la description de nombreux hybrides entre espèces d'une même section ou de section différentes (Bruun, 1937 ; Viano, 1978). En France, *Flora Gallica* (Tison & de Foucault, 2014) liste trois hybrides appartenant aux sections *Linaria* et *Speciosae*. *L. ×oligotricha* Borbás, l'hybride entre *L. angustissima* et *L. vulgaris*, deux espèces de la section *Linaria*, est même inclus dans la clé de *Flora Gallica* du fait de sa prédominance par rapport aux parents dans le sud des Alpes. Deux autres hybrides sont cités. *Linaria repens* (section *Speciosae*) est l'un des parents dans les deux cas, l'autre étant i) d'une part *L. angustissima* et ii) d'autre part *L. vulgaris*, ce dernier nommé *L. ×sepium* G.J. Allman étant probablement l'hybride le plus connu et répandu en France (Dillemann, 1949 ; Jovet & Kerguelen, 1990 ; Jauzein & Nawrot, 2011).

Outre les hybrides indiqués dans *Flora Gallica*, Fournier (1947) signalait également un hybride entre *L. alpina* et *L. supina* (*L. ×rocheri* P. Fourn.) dans les Hautes-Pyrénées et entre *L. arvensis* et *L. vulgaris* (*L. ×heribaudii* E.G. Camus) dans le Puy-de-Dôme. Ce dernier est cependant le seul hybride naturel qui n'a pas pu être réalisé expérimentalement (Viano, 1978).



Figure 1. *Linaria xjalancina* au milieu, entouré de *Linaria simplex* à gauche et *Linaria arvensis* à droite. Saint-Jean-de-Fos (34), les Cabanis, le 06-03-2016 ; © Guillaume Fried.

3. Description de l'hybride *Linaria xjalancina*

En 2017, une équipe espagnole publie le nom de *Linaria xjalancina* (Gómez Navarro *et al.*, 2017) suite à la découverte en 2015 d'un individu hybride entre *Linaria arvensis* et *L. simplex* à Jalence, près de Valence (Espagne). Les auteurs ont montré que les graines produites par l'hybride étaient viables et que les descendants produisaient également des graines fertiles. La description de cet hybride correspond parfaitement aux caractéristiques des individus intermédiaires observées et mesurées à Saint-Jean-de-Fos (tableau 1). Un échange de photos avec l'auteur principal ayant décrit l'hybride a permis de conforter cette hypothèse (José Gómez Navarro, *comm. pers.*).

Linaria arvensis et *L. simplex* sont deux espèces très proches, difficiles à distinguer avant floraison ou lorsqu'elles sont déflorées, la différence ne reposant alors que sur la taille des graines (tableau 1). Fournier (1947) les traite en sous-espèces, rejoignant un avis déjà exprimé par certains botanistes du XIX^e siècle (*e.g.* Loret & Barrandon, 1897).

Les flores récentes les considèrent comme des espèces distinctes (Jauzein, 1995 ; Tison & de Foucault, 2014). Quel que soit le niveau retenu, leur forte proximité est confirmée par les études phylogéniques récentes qui placent ces deux espèces avec *Linaria micrantha* au sein de la nouvelle sous-section *Arvenses* au sein de la section *Supinae* (Fernández-Mazuecos *et al.*, 2013).

Les distinctions les plus visibles entre l'hybride et ses parents sont la couleur de la corolle et la courbure de l'éperon (figures 2 et 3). La corolle a des lèvres supérieures violettes avec des nervures plus foncées et un palais fermant la gorge jaune veinée de violet. L'éperon a une courbure intermédiaire entre celle de *L. arvensis* (très courbé) et celle de *L. simplex* (droit ou à peine courbé). La taille des graines est intermédiaire chez l'hybride (1,4-1,6 mm), plus petite chez *L. arvensis* (< 1,5 mm), et plus grande chez *L. simplex* (> 1,5 mm). Le tableau 1 résume les distinctions entre les trois taxons.

Alors que la plante n'a été vue qu'une seule fois *in situ* en Espagne (Gómez Navarro *et al.*, 2017), nous avons revu l'hybride plusieurs années durant à Saint-Jean-de-Fos. Après sa découverte en 2013, nous l'avons revu le 16/03/2014 dans le même site ainsi que le 06/03/2016. Il n'a en revanche pas été observé en 2015 ni entre 2017 et 2019, mais à nouveau le 29/02/2020. Une deuxième station comprenant cinq individus dispersés a également été mise à jour le 07/03/2020.

4. Description des deux stations

La première station se situe à 85 m d'altitude dans un paysage dominé par la vigne et des friches post-culturelles (vignes abandonnées) à proximité des premières habitations de Saint-Jean-de-Fos, au lieu-dit Cabanis. Le sous-sol géologique est un glaucis de piémont correspondant à un épandage de cailloutis calcaires d'origine cryoclastique. Le sol est très minéral et en partie décalcifié en surface, ce qui peut expliquer ici la co-occurrence d'espèces plutôt calcicoles (*Linaria simplex*) et d'autres plutôt calcifuges (*Linaria arvensis*). La végétation mélange des thérophytes vernaies de sols acides et oligotrophes et des espèces rudérales et adventices des vignes à plus grande amplitude écologique :

Andryala integrifolia L.
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.
Calendula arvensis L.
Carduus pycnocephalus L.
Cerastium glomeratum Thuill.
Crepis sancta (L.) Bornm.
Dactylis glomerata subsp. *hispanica* (Roth) Nyman
Dittrichia viscosa (L.) Greuter
Draba verna L.
Echium vulgare L.
Erodium ciconium (L.) L'Hér.
Erodium moschatum (L.) L'Hér.
Erodium malacoides (L.) L'Hér.
Geranium rotundifolium L.

Helichrysum stoechas (L.) Moench
Linaria arvensis (L.) Desf.
Linaria simplex (Willd.) DC.
***Linaria xjalancina* Gómez Nav., R.Roselló, A.Guillén, P.P.Ferrer, E.Laguna & J.B. Peris**
Medicago minima (L.) L.
Muscari neglectum Guss. ex Ten.
Papaver rhoeas L.
Poa infirma Kunth
Sonchus oleraceus L.
Verbascum sinuatum L.
Veronica arvensis L.
Veronica polita Fr.
Vicia hybrida L.



Figure 2. Comparaison des corolles de *Linaria arvensis* (à gauche), *L. xjalancina* (au milieu) et *L. simplex* (à droite). Saint-Jean-de-Fos (34), les Cabanis, le 29/02/2020 ; © Guillaume Fried.

La deuxième station située de l'autre côté du chemin des Cabanis, à environ 100 m à vol d'oiseau, correspond à une pelouse rase qui s'est développée entre une vigne plus anciennement arrachée et une pinède. Nous y avons noté :

Cerastium glomeratum Thuill.
Crepis sancta (L.) Bornm.
Geranium molle L.
Helichrysum stoechas (L.) Moench
Hypochaeris glabra L.
Jasione montana L.
Linaria arvensis (L.) Desf.
Linaria simplex (Willd.) DC.

***Linaria xjalancina* Gómez Nav., R.Roselló, A.Guillén, P.P.Ferrer, E.Laguna & J.B. Peris**
Misopates orontium (L.) Raf.
Muscari neglectum Guss. ex Ten.
Tolpis umbellata Bertol.
Veronica arvensis L.
Vicia lathyroides L.
Vulpia ciliata Dumort.



Figure 3. Comparaison des corolles de *L. arvensis*, *L. xjalancina* et *L. simplex*.
 Noter les différences de courbures de l'éperon ; © Guillaume Fried.

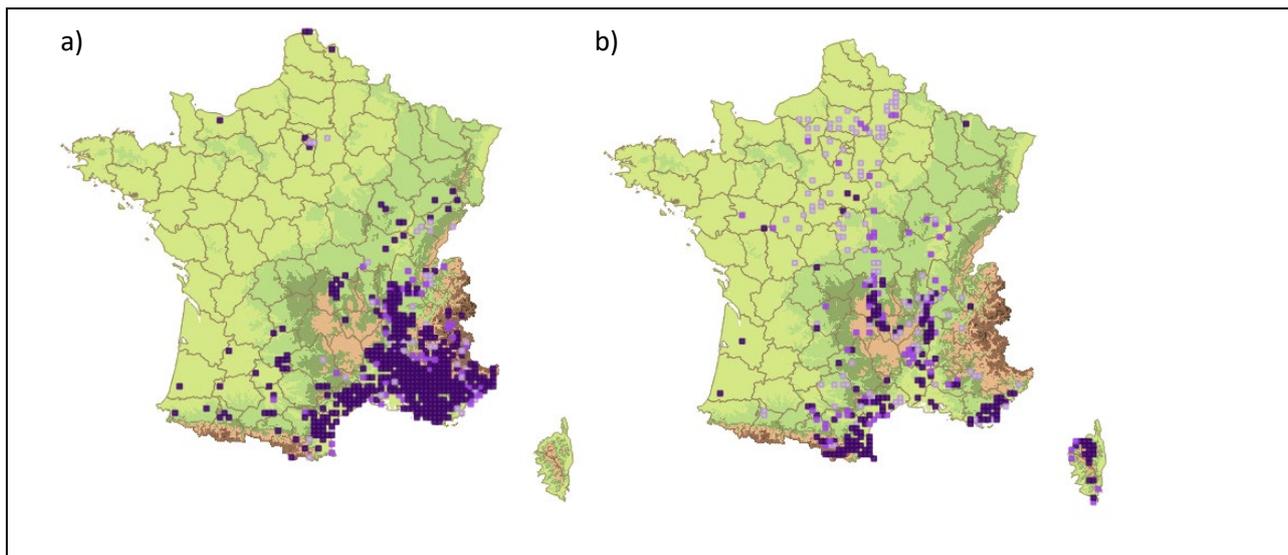


Figure 4. a) carte de répartition de *Linaria simplex* et b) de *Linaria arvensis* en France métropolitaine. © Si-Flore, FCBN. Un carré correspond à une maille de 10x10 km. Le violet foncé correspond aux observations postérieures à 2000, le violet intermédiaire aux observations effectuées entre 1950 et 2000, et le violet clair aux observations antérieures à 1950.

Il existe plusieurs autres sites où les deux espèces coexistent dans les environs proches, à l'échelle de la commune de Saint-Jean-de-Fos (lieux-dits les Figaiettes, les Pommières, Prats Devès...) et dans d'autres sites de l'Hérault comme sur les ruffes du lac du Salagou. À l'occasion de relevés floristiques dans un réseau de parcelles de vigne, nous avons confirmé en mars 2020 la présence de *Linaria arvensis* à Saint-Georges-d'Orques sur sols décalcifiés (lieux-dits les Gousses, les Serres) où elle n'était plus signalée depuis 1886 (Loret & Barrandon, 1886). Cela peut indiquer une potentielle sous-observation de ce taxon discret dont l'expression dépend aussi du niveau de précipitation en début de saison. Là encore, *L. arvensis* se trouvait en compagnie de *Linaria simplex*. La coexistence locale des deux taxons a également été observée ailleurs en France (figure 4) comme dans la vallée du Rhône à Ponsas (Delaigue, 1996). Toutefois, à ce jour, nous n'avons pu déceler la présence de l'hybride dans aucune autre station.

Tableau 1. Principaux caractères distinctifs entre *Linaria arvensis*, *Linaria xjalancina* et *Linaria simplex*. Les indications suivies d'astérisques (*, **, ***) correspondent à nos observations à Saint-Jean-de-Fos sur des individus mis en herbier (Fried, * : n° 20010, ** : n° 20011, *** : n° 20012, 07/III/2020), ^a *Flora Gallica*, ^b Gómez Navarro *et al.*, 2017).

Traits	<i>L. arvensis</i>	<i>L. xjalancina</i>	<i>L. simplex</i>
Hauteur de la plante (cm)	17,6 *	19,8 **	24,5 ***
	10-40 ^a		10-60 ^a
	2-35 ^b	10-27 (40) ^b	4-45 (60) ^b
Feuilles des tiges fertiles (mm)	10 × 1,0 *	15 × 1,5 **	18,5 × 2,1 ***
	7-20(30) × 0,5-2(2,5) ^b	10-20 (25) × 0,5-2(2,2)	(1,8)4-30 × (0,3)0,5-2,5(3)
Sépales à l'anthèse (mm)	2,5 × 0,7 *	2,8 × 0,4 **	3 × 0,7 ***
	2,2-3,3 × 0,5-1,5 ^b	2-3 × 0,4-0,6 ^b	1,8-5 × 0,4-1
Sépales à la fructification (mm)	4 × 0,9 *	3,5 × 0,9 **	5 × 0,8 ***
	2,5-4 × 0,6-1,1 ^b	3-4 × 0,6-0,9 ^b	3-5,2 × 0,6-1 ^b
Corolle (longueur) (mm)	6,1 *	6,9 **	8,8 ***
	4-7	5-7	4,5-11
Couleur des corolles	bleu violet pâle avec un palais plus clair ou blanchâtre, généralement avec des veines violettes plus foncées, parfois blanc ou violet	violacé sur la lèvre supérieure, le tube et l'éperon, avec des veines plus foncées sur la lèvre supérieure, jaunâtre veiné de violet sur la lèvre inférieure et la gorge	jaune, généralement avec des veines violettes ou bleues
Longueur de l'éperon (mm)	3*	3,5**	4***
	1,5-3 ^b	2,5-3 ^b	2,5-4,6 ^b
Forme de l'éperon	Fortement courbé	Légèrement courbé	Généralement droit
Capsules (mm)	4-5,7 × 4,1-5,7	4-5 × 3,5-4	3,5-6(7) × 3,5-6(6,7)
Graines (diamètre) (mm)	1,3 × 1,3 *	1,5 × 1,5 **	1,8 × 1,6 **
	1,1-1,5 × 1,1-1,5 ^b	1,4-1,6 × 1,4-1,6 ^b	1,5-2,3 × 1,4-2 ^b
Aile des graines (mm)	0,3-0,5 ^b	0,3-0,4 ^b	0,3-0,7 ^b

5. Perspectives

Bien qu'en partie sympatriques, ces deux taxons sont assez peu syntopiques sur l'ensemble de leur aire commune, *Linaria arvensis* étant plutôt silicicole et *Linaria simplex* plutôt calcicole. Cela peut être une première piste écologique pouvant expliquer la rareté de formation de l'hybride. Les zones décalcifiées semblent cependant favorables à la coexistence des deux taxons, qui ne semble pas rare au moins dans l'Hérault. La pollinisation de *Linaria arvensis* et de *Linaria simplex* est réputée entomogame (Julve, 1998), en lien avec la morphologie des corolles adaptées à l'accueil des insectes (effectif chez d'autres espèces du genre comme *Linaria vulgaris*). Il s'agit d'un caractère hérité qui n'est plus qu'en partie fonctionnel du fait de la très petite taille des corolles chez les espèces de la sous-section *Arvenses* qui laisse supposer une tendance vers la cléistogamie et une reproduction partiellement voire majoritairement autogame (Hill, 1909). Cela constitue une seconde piste, biologique cette fois, qui limiterait les possibilités d'hybridation et expliquerait la rareté de l'hybride *Linaria xjalancina* du fait d'un faible pourcentage d'allogamie. Enfin, repérer l'hybride au sein de populations mixtes de *L. arvensis* et *L. simplex* nécessite un œil exercé et un peu de chance : il est très facile

de passer à côté sans le voir et il se peut donc aussi que ce taxon soit sous-observé, notamment dans les vignes, où nous avons noté de nombreuses populations de *L. arvensis* non signalées.

Néanmoins, l'observation de cet hybride en Espagne et dans deux stations de l'Hérault à Saint-Jean-de-Fos, où la population, bien que faible, est stable depuis 2013, laisse penser que cette nouvelle nothospèce fertile pourrait se maintenir et être revue ailleurs. Nous espérons que cette note incitera les botanistes à examiner plus attentivement les sites où *Linaria arvensis* et *Linaria simplex* coexistent.

Bibliographie

- Bruun H. G., 1937. Genetical notes on *Linaria*, I-II. *Hereditas* **22** (3) : 395-400.
- Delaigue, J., 1996. La basse vallée de la Cance (Ardèche, France). Étude botanique. *Publications de la Société linnéenne de Lyon* **65** (2) : 28-69.
- Dillemann G., 1949. Remarques sur l'hybridation spontanée de *Linaria vulgaris* Mill. et de *L. striata* DC. dans la nature. *Bulletin de la Société botanique de France* **96** :1-3, 48-49.
- Fernández-Mazuecos M., Blanco-Pastor J. L., & Vargas P., 2013. A phylogeny of toadflaxes (*Linaria* Mill.) based on nuclear internal transcribed spacer sequences: systematic and evolutionary consequences. *International Journal of Plant Sciences* **174** (2) : 234-249.
- Fournier P., 1947. *Les quatre flores de France*. Ed. Lechevalier, Paris, 1104 p.
- Fried G., 2009. *Les plantes messicoles et les plantes remarquables des cultures en Alsace. Atlas écologique et floristique*. Ed. DIREN Alsace – Conseil général du Bas-Rhin – Université Louis Pasteur de Strasbourg – Société botanique d'Alsace, Strasbourg, 174 p.
- Gómez Navarro J., Roselló Gimeno R., Guillén Bas A., Ferrer-Gallego P.P., Laguna Lumbreras E. & Peris Gisbert J.B., 2017. *Linaria xjalancina* (Plataginaceae), nuevo híbrido natural para la Península Ibérica. *Sabuco, Revista de estudios albacetenses* **12** : 127-147.
- Hill E. J., 1909. Pollination in *Linaria* with special reference to cleistogamy. *Botanical Gazette* **47** (6) : 454-466.
- Jauzein Ph., 1995. Flore des hamps cultivés. Ed. Quae, Paris, 898 p.
- Jauzein Ph. & Nawrot O., 2011. *Flore d'Île-de-France*, 1. Ed. Quae, Paris, 972 p.
- Jovet P. & Kerguelen M., 1990. *Flore descriptive et illustrée de la France de H. Coste, septième supplément (révision du 4^e supplément)*. Ed. Librairie scientifique et technique A. Blanchard, Paris, 128 p.
- Julve Ph., 1998 ff. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Loret H. & Barrandon A., 1886. *Flore de Montpellier ou analyse descriptive des plantes vasculaires de l'Hérault*, 2^e édition revue et corrigée. Ed. Calas, Montpellier, lxxv + 663 p.
- Tison J.-M. & de Foucault B., 2014. *Flora Gallica, Flore de France*. Ed. Biotope, Mèze, xx + 1196 p.
- Viano J., 1978. Croisements expérimentaux interspécifiques au sein du genre *Linaria*. *Caryologia* **31** (4) : 383-425.

Remerciements

Merci à Eric Mosnier pour m'avoir signalé la publication de Gómez Navarro, merci à José Gómez Navarro pour la confirmation de l'identité du taxon hybride à Saint-Jean-de-Fos et à Jean-Marc Tison et Bruno de Foucault pour leur relecture du manuscrit.