



**HAL**  
open science

## Des problèmes dans la classification des chênes, taxonomie en Europe et région méditerranéenne

F. Bussotti, P. Grossoni

### ► To cite this version:

F. Bussotti, P. Grossoni. Des problèmes dans la classification des chênes, taxonomie en Europe et région méditerranéenne. Forêt Méditerranéenne, 1998, XIX (3), pp.267-278. hal-03558065

**HAL Id: hal-03558065**

**<https://hal.science/hal-03558065v1>**

Submitted on 4 Feb 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Des problèmes dans la classification des chênes

## Taxonomie en Europe et région méditerranéenne

par Filippo BUSSOTTI\* et Paolo GROSSONI\*

Traduction Jean BONNIER \*\*

---

### A propos des “ espèces ” forestières méditerranéennes

par Guy BENOIT de COIGNAC \*\*

Lors de nos journées sur “ les sapins en milieu méditerranéen ” en janvier 1998, il a été plusieurs fois question des problèmes posés par la classification systématique (taxonomie) des sapins, genre bien connu pour l'interfécondité de ses “ espèces circum-méditerranéennes ”. Ainsi, dans la plupart des arboretums et dans certaines plantations anciennes d'arbres d'origines variées, on s'aperçoit que les régénérations issues de leurs fructifications sont, en général, difficiles voire impossible à classer, car ce sont tous des “ hybrides ”. Et les exemples de reboisements réalisés autrefois avec des plants hybrides issus de graines récoltées en arboretums ont scandalisé plus d'un forestier puriste. On a crié à la “ pollution génétique ” voire à “ l'abatardissement ” des espèces et cette pratique fut sévèrement réprimée (peuplements classés, semences contrôlées etc ...). Par la suite, on constata que ces hybridations existaient très souvent aussi dans la nature,

notamment dans toutes les régions d'introggression d'une espèce dans l'aire d'une autre (interfertiles). Ainsi apparurent de nouvelles “ espèces ” aux noms des plus poétiques : sapin du roi Boris, de la reine d'Amalias ou du cheval de Troie (voire *A. mas johani*, en Catalogne, croisement entre *A. alba* X *A. pinsapo*, qui donne des sapins de Noël particulièrement élégants !).

Tout ceci n'aurait été qu'amusements (ou querelles) de botanistes, si un élément nouveau n'était survenu, récemment, pour mettre le feu aux poudres : “ la biodiversité spécifique ”. Evidemment tous les spécialistes savent que cette biodiversité spécifique qui se mesure par le nombre d'espèces vivantes (différentes et connues) existant sur un territoire donné, n'est pas la seule à prendre en compte dans l'évaluation de cette ineffable “ Biodiversité ” (avec un B majuscule, célébrée au plus haut niveau, à la Conférence de Rio en 1992). En effet celle-ci englobe à la fois des “ notions de diversité écologiques, de diversité des organismes, de diversité génétique et même de diversité culturelle ” (E. Rigolot 1997)<sup>(1)</sup>. Il n'empêche que, de toutes ces diversités, la plus facile à mesurer (?) et donc la plus connue, est, sans

---

\* Laboratoire de Botanique forestière du département de biologie végétale. Université de Florence - Piazzale delle cas-cine 28 - 50144 Firenze ITALIE

\*\* Forêt méditerranéenne

conteste, la diversité spécifique, et c'est là que le bât blesse ! ... Au fait, qu'est-ce qu'une " espèce " pour les " béotiens " que nous sommes (que je suis) ? Le petit Larousse dit au paragraphe Biologie : " Ensemble d'individus animaux ou végétaux semblables par leur aspect, leur habitat, féconds entre eux mais (ordinairement) stériles avec tout individu d'une autre espèce " ... Tout est dit ! Si l'on met à part (ou entre parenthèses) le " ordinairement " qui laisse supposer quelques exceptions (qui, comme chacun sait " confirmer la règle " à condition de rester " exceptionnelles " !)...

Mais, je m'égare ! Revenons à nos " espèces forestières méditerranéennes ". Et, pour le moment, à notre douzaine de sapins circum-méditerranéens <sup>(2)</sup>. Sont-ils semblables par leur aspect, leur habitat ? Oui, indiscutablement. Sauf si l'on tient compte, de façon drastique, des fameuses " barrières géographiques " et si l'on exclut toute " anthropochorie " (dissémination par l'homme) ce qui est de plus en plus illusoire ... Sont-ils féconds entre eux ? Evidemment, et cette interfécondité est reconnue depuis longtemps. Alors une seule espèce ou plus d'une dizaine ? Tout le problème est là et nous en reparlerons sûrement ...

En attendant et pour nous changer un peu les idées, voyons ce qui se passe ailleurs. Et pourquoi pas chez les chênes ? Ce " genre " mythique qui comprend plus de 400 espèces !

Lorsque Jean Bonnier m'a montré l'article de Filipo Bussotti et Paolo Grossoni paru dans " L'Italia Forestale e Montana " n°4 année 1997, nous avons immédiatement envisagé d'en traduire le résumé, voire quelques passages significatifs, pour permettre à nos lecteurs de se faire une " petite idée " des problèmes taxonomiques concernant ce " genre " prestigieux. Et puis, à la réflexion, nous avons décidé de vous en proposer une traduction exhaustive. C'était en effet, la seule façon de vous donner (non pas une " petite idée ") mais une " idée intégrale et surtout impartiale " du problème.

Ceux que la botanique passionne et même ceux qui se sont

parfois intéressés à la détermination de tel ou tel chêne bizarre au cours d'un voyage à l'étranger, pourront le lire ... et le relire, car il en vaut la peine. C'est du travail d'artistes et surtout de spécialistes avertis et irréfutables.

Ceux, en revanche, qui considèrent la botanique comme une science un peu ésotérique, pourront ne le survoler que rapidement ... Pas trop tout de même car, après le résumé, ils auraient tort de ne pas se pencher, quelques instants, sur les deux premiers (il y côtoieront quelques " connaissances " classiques) et les deux derniers chapitres (à déguster avec modération). Vous verrez que notre douzaine de sapins, c'est de " la roupie de sansonnet " à côté de l'énorme foule des espèces de chênes ... et de leurs hybrides ! C'est la " maison du Trifolium de Dougga <sup>(3)</sup> : les caducifoliés frayent allégrement avec les semper-virens, les lepidobalanus voisinent galamment avec les sclérophylloxydryes, etc ... à la plus grande joie d'une nuée de botanistes qui prennent un malin plaisir à nous décrire toutes leurs turpitudes ... parfaitement naturelles.

Et les " espèces " dans tout ça ? Eh bien ! les auteurs qui se gardent bien de vouloir " réviser la taxonomie du genre Quercus " mais se contentent de nous " fournir une clé de lecture pour s'orienter dans les labyrinthes terminologiques et ne reconnaître qu'un nombre limité d'espèces principales ", arrivent, après cette magnifique démonstration, à réduire ce nombre à une vingtaine et l'on sent qu'ils sont impatients de faire mieux ! On se demande finalement, si ce n'est pas ce bon Carl VON LINNÉ (1707-1778) qui, il y a 320 ans, n'avait pas déjà raison avec ses 5 ou 6 espèces de chênes qui, comme par hasard, font partie des 20 élues (sauf l'illustre Q. gramuntia L. qui hante, comme chacun sait depuis plus de 300 ans la forêt de Montpellier !). Et à la fin des fins, puisque chacun de ces chênes de Linné s'est montré capable de s'hybrider avec au moins l'un des autres, combien reste-il de nos " espèces stricto sensu " ? Au moins UNE (comme pour les sapins !) juste pour ne pas mettre tous les botanistes au chômage, ce qui serait un comble par les temps qui courent ! Je laisse donc la parole à nos amis botanistes italiens non sans avoir rendu un hommage vibrant à Jean Bonnier leur traducteur inspiré mais (malgré tout) fidèle <sup>(4)</sup>.

**G.B.C.**

PS : Je remercie aussi Pierre Quézel pour avoir relu et corrigé le texte traduit et je rappelle à nos lecteurs qu'avec Gilles Bonin, ils avaient déjà essayé de débroussailler cette question en 1980, dans un article de la Revue forestière française (XXX II-3, pp 253-268) «Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen, constitution écologique, situation actuelle, perspective».

---

(1) Cf. Biodiversité et forêt méditerranéenne - Foresterranée'96. FM - Tome XVIII, n°1, février 1997

(2) P. Quézel - La région méditerranéenne française et ses essences forestières. FM - Tome I, n°1, octobre 1979

(3) Cf. André Challot. Tournée en Tunisie. FM - Tome XIX n°1 février, 1998

(4) Ainsi qu'à Emmanuelle Jourdain, notre dévouée secrétaire, qui s'est battue victorieusement avec les ponctuations, les italiques et autres exigences typographiques incontournables de nos chers scientifiques.

# INTRODUCTION

Le genre *Quercus* est sans doute un des genres forestiers les plus riches en espèces, mais aussi un des plus controversés. NIXON (1993) rapporte qu'il existe, selon les critères de classification adoptés, de 394 à 448 espèces toutes réparties dans l'hémisphère boréal : elles occupent surtout les régions tempérées du Nord de l'Amérique, de l'Europe et de l'Asie, mais elles poussent aussi dans certaines zones tropicales et subtropicales en Amérique centro-méridionale, en Afrique du Nord et en Asie. Le nombre des espèces demeure assez imprécis parce qu'il n'y a pas d'accord entre les chercheurs sur la définition des différents *taxons*. Par exemple, ceux qui sont considérés, par certains auteurs, comme des espèces proprement dites, ont par contre, pour d'autres, seulement valeur de sous espèces ou se voient même refuser toute qualité taxonomique. Un cas exemplaire est celui de la flore des chênes siciliens : là où les botanistes du XIX<sup>ème</sup> siècle (Gussone, Tenore, Borzì, Lojacono) avaient dénombré, sur la base de critères morphologiques, plus de 150 entités taxonomiques (reprises ensuite comme espèces ou variétés par des auteurs comme CAMUS, 1936-1939), il est aujourd'hui généralement admis que cette richesse génétique est à attribuer essentiellement à la variabilité existant à l'intérieur du complexe qui comprend *Quercus pubescens* Willd. et *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Selon BURGER (1975) le concept biologique d'espèce relève, dans le genre *Quercus*, d'une définition très difficile à cause des hybridations entre les différents *taxons* et en particulier entre les "soi-disant" espèces<sup>1</sup>.

D'autres problèmes surgissent au plan de la nomenclature. Souvent une même espèce est indiquée avec des noms différents et il est fréquent de trouver dans les herbiers ou dans les collections sur pieds (jardins botaniques et arboretums) des étiquettes portant des noms périmés, pouvant induire en erreur. Le même inconvénient se retrouve quelquefois dans les publications scientifiques, dans lesquelles il n'est pas possible de com-



Photo : *Quercus alpestris*.

Photo J.B.

prendre exactement à quel *taxon* et à quel rang se réfère le chercheur. Quelquefois, le même nom peut désigner des entités différentes et dans ce cas le seul recours ne peut venir que d'une référence correcte à l'auteur, ce qui est, la plupart du temps, omis, non seulement dans les collections botaniques mais aussi dans les publications scientifiques. Au sein de la flore forestière européenne et méditerranéenne (au sens de GREUTER *et al.*, 1986) il existe de très nombreux *taxons* de chênes. En comparant les traités de FIORI (1923-1929) et de CAMUS (1936-1939) à des flores et des manuels plus récents (PIGNATTI, 1982 ; KRÜSSMANN, 1986 ; GREUTER *et al.*, 1986 ; SCHWARZ, 1993 ; AMARAL FRANCO, 1990 ; KLEINSCHMIT, 1993), on peut se rendre compte que la tendance générale est à une simplification de la taxonomie, à la réduction du nombre d' "espèces proprement dites" et au déclassement de différentes entités au rang de sous-espèces<sup>1</sup>. Toutefois, il reste de nombreuses contradictions et, de l'analyse comparée des ouvrages énumérés ci-dessus, une incertitude persiste encore aux niveaux terminologique et taxonomique.

Nous n'avons pas la prétention de réviser la taxonomie du genre

*Quercus*<sup>1</sup> en Europe et dans le bassin méditerranéen : pour cela il faudrait de sérieuses études comparatives entre les espèces voisines. Le présent travail a, essentiellement, un objectif pratique, celui de fournir une "clé de lecture" pour s'orienter dans les labyrinthes terminologiques et ne reconnaître qu'un nombre limité d'espèces principales<sup>1</sup> auxquelles faire référence pour interpréter les nombreux *taxons* plus ou moins controversés. Pour cela, nous ferons référence à la nomenclature utilisée dans les textes les plus récents abordant la systématique du genre *Quercus*, aux niveaux européen et méditerranéen (KRÜSSMANN, 1986 ; GREUTER *et al.*, 1986 ; SCHWARZ, 1964 ; 1993 ; KLEINSCHMIT, 1993) en les confrontant d'abord entre eux, puis avec des textes plus anciens (FIORI, 1923-1929 ; CAMUS, 1936-1939 ; PARDÉ, 1937) et enfin avec les flores nationales (MALEEV, 1936 ; GAUSSEN et GUINOCHET, 1973 ; PIGNATTI, 1982 ; AMARAL FRANCO, 1990 ; HEDGE et YALTIRIK, 1982 ; MEIKLE, 1985). Grâce à cette méthode, il a été possible de limiter l'analyse aux seuls *taxons* encore universellement reconnus aujourd'hui.

1. C'est nous qui soulignons (NDLR)

# PREMIERES TENTATIVES D'ENCADRE- MENTS TAXONOMIQUES<sup>2</sup>

## Sections et sous-genres<sup>2</sup>

La classification des espèces appartenant au genre *Quercus* a comporté et comporte encore, de nombreuses difficultés et l'on trouve souvent des contradictions notables d'un système à l'autre. En ce qui concerne les espèces italiennes, on adopte souvent (cf GELLINI, 1975) le système de FIORI (1923-1929) révisé par CORTI (1955). Il s'agit d'une classification à base morphologique, dans laquelle on distingue trois sections :

- Section Robur : *Q. pedunculata* Ehrh. (= *Q. robur* L.), *Q. sessilis* Ehrh. (= *Q. petraea* [Matt.] Liebl.), *Q. pubescens* Willd., *Q. farnetto* Ten. (= *Q. frainetto* Ten.) ;
- Section Cerris : *Q. cerris* L. ; *Q. trojana* Webb ; *Q. aegilops* Lam. (= *Q. ithaburensis* Decaisne subsp. *macrolepis* (Kotschy) Hedge et Yalt.) ;
- Section Suber : *Q. suber* L. ; *Q. ilex* L. ; *Q. coccifera* L.

A la fin de la présente communication, nous aboutirons, en revanche, aux classifications adoptées par SCHWARZ (1964 ; 1993) et par KRÜSSMANN (1986), qui sont réparties dans les tableaux I a, I b et II. La classification de Schwarz se réfère seulement aux espèces ayant une distribution européenne, toutefois, la confrontation entre les deux systèmes permet de mettre en évidence les analogies et les différences :

- le sous-genre *Quercus* de Schwarz correspond à l'ensemble des deux sections *Robur* et *Gallifera* de Krüssmann ;
- le sous-genre *Cerris* de Schwarz correspond en totalité à la section

Subgen. Quercus	Subgen. Cerris	Subgen. Sclerophyllodrys
<i>Q. mas</i> Thore	<i>Q. suber</i> L.	<i>Q. coccifera</i> L.
<i>Q. polycarpa</i> Schur	<i>Q. trojana</i> Webb	<i>Q. ilex</i> L.
<i>Q. petraea</i> (Matt.) Liebl.	<i>Q. macrolepis</i> Kotschy	<i>Q. rotundifolia</i> Lam.
<i>Q. dalechampii</i> Ten.	<i>Q. cerris</i> L.	
<i>Q. hartwissiana</i> Steven		
<i>Q. robur</i> L.		
<i>Q. pedunculiflora</i> C. Koch		
<i>Q. sicula</i> Borzi		
<i>Q. frainetto</i> Ten.		
<i>Q. pyrenaica</i> Willd.		
<i>Q. congesta</i> C. Presl		
<i>Q. brachyphylla</i> Kotschy		
<i>Q. virgiliana</i> Ten.		
<i>Q. pubescens</i> Willd.		
<i>Q. canariensis</i> Willd.		
<i>Q. faginea</i> Lam.		
<i>Q. fruticosa</i> Brot.		
<i>Q. infectoria</i> Olivier		
<i>Q. lusitanica</i> Lam.		

Tab. I a : Les chênes européens selon SCHWARZ (1964)

Subgen. Quercus	Subgen. Cerris	Subgen. Sclerophyllodrys
<i>Q. mas</i> Thore	<i>Q. suber</i> L.	<i>Q. coccifera</i> L.
<i>Q. polycarpa</i> Schur	<i>Q. trojana</i> Webb	<i>Q. ilex</i> L.
<i>Q. petraea</i> Liebl.	<i>Q. macrolepis</i> Kotschy	
<i>Q. dalechampii</i> Ten.	<i>Q. cerris</i> L.	
<i>Q. hartwissiana</i> Steven		
<i>Q. robur</i> L.		
<i>Q. pedunculiflora</i> C. Koch		
<i>Q. frainetto</i> Ten.		
<i>Q. pyrenaica</i> Willd.		
<i>Q. pubescens</i> Willd.		
<i>Q. canariensis</i> Willd.		
<i>Q. faginea</i> Lam.		
<i>Q. lusitanica</i> Lam.		

Tab. I b : Les chênes européens selon SCHWARZ (1993)

*Cerris* et en partie à la section *Suber* de Krüssmann,

- le sous-genre *Sclerophyllodrys* de Schwarz correspond en totalité à la section *Ilex* et en partie à la section *Suber* de Krüssmann.

En définitive, la différence majeure entre les deux classifications consiste en la présence, chez Krüssmann d'une section *Suber* qui comprend certaines entités que Schwarz considère proches de *Q. cerris* L. (*Q. suber* L.) et d'autres que Schwarz considère proches de *Q. ilex* L., (*Q. coccifera* L., *Q. calliprinos* Webb).

Il est également intéressant de comparer ces classifications à celle de CAMUS (1936-1939) reportée au tableau III pour les seules espèces européennes et méditerranéennes. La tendance à la simplification apparaît évidente. Dans les tableaux IV et V sont résumés les résultats de la comparaison entre les nomenclatures utilisées dans les textes cités ci-dessus. De brèves descriptions des diverses espèces avec indication des principaux aspects et problèmes taxonomiques rencontrés sont reportées ci-après.

2. Titres et sous-titres ajoutés ou modifiés pour une meilleure compréhension (NDLR)

Sect. Robur	Sect. Gallifera	Sect. Cerris	Sect. Suber	Sect. Ilex
Q. canariensis Willd.	Q. faginea Ten.	Q. aegilops Lam.	Q. alnifolia Pocch	Q. x audleyensis Henry
Q. congesta Borzi	Q. fruticosa Brot.	Q. afares Pomel	Q. calliprinos Webb	Q. gramuntia L.
Q. dalechampii Ten.	Q. infectoria Olivier	Q. castaneifolia C.A. Mey.	Q. coccifera L.	Q. x hispanica Lam.
Q. frainetto Ten.		Q. cerris L.	Q. x hispanica Lam.	Q. ilex L.
Q. haas Kotschy		Q. ehrenbergii Kotschy	Q. suber L.	
Q. hartwissiana Steven		Q. x libanerris Boom.		
Q. x hickelii A.Camus		Q. libani Olivier		
Q. iberica M. Bieb.		Q. macrolepis Kotschy		
Q. macranthera Fisch. & C.A. Mey.		Q. pyrami Kotschy		
Q. mas Thore		Q. trojana Webb		
Q. petraea Liebl.		Q. vallonea Kotschy		
Q. pedunculiflora C.Koch.				
Q. polycarpa Schur				
Q. pontica C. Koch.				
Q. pubescens Willd.				
Q. pyrenaica Willd.				
Q. robur L.				
Q. x rosacea Bechst.				
Q. x turneri Willd.				
Q. virgiliana Ten.				

Tab. II : Les chênes européens et méditerranéens selon KRÜSSMANN (1986)

### Le cas du complexe *Q. robur* L.-*Q. petraea* [Matt.] Liebl.-*Q. pubescens* Willd.<sup>2</sup>

CARL VON LINNÉ en 1753 ne décrit, pour ce groupe végétal, que *Q. robur*. FIORI (1923-1929), à son tour dans la "Nouvelle Flore Analytique d'Italie" utilise ce nom pour le complexe tout entier, en le subdivisant toutefois en de nombreux taxons dont nombre d'entre eux sont aujourd'hui tombés dans l'oubli (par ex., *Q. aurea* Wierzb., *Q. decipiens* Bechst., *Q. leptobalana* Guss., *Q. cuneata* D.C., *Q. pinnatifida* Gmel., *Q. ucraiae* Borzi, *Q. vulcanica* Boiss. et H., *Q. tenoreana* Borzi, *Q. cupaniana* Guss.).

Par la suite, DI TELLA (1930) et MERENDI (1930) distinguent le chêne pédonculé (*Q. pedunculata* Ehrh.) et le rouvre (comprenant, dans cette dernière définition, aussi bien *Q. sessilis* Ehrh. que *Q. lanuginosa* Lam.). Toutes ces entités ont été reprises aussi par FIORI (1930a) au sein de *Q. robur* et sont, de façon générique, appelées "les chênes rouvres". FIORI (1930) ajoute, à ce groupe, des espèces voisines (*Q. brutia* Ten., *Q. thomasi* Ten., *Q. tommasinii* Kotschy, *Q. virgiliana* Ten., *Q. pinnatifida* Gmel., *Q. cupaniana* Guss., *Q. sicula* Borzi. et

*Q. toza* Gill. (= *Q. pyrenaica* Willd.). CAMUS (1936-1939) sépare définitivement les trois espèces mais, toutefois, de nombreux problèmes demeurent. DUPOUEY et BADEAU (1993) ont observé que *Q. robur* et *Q. petraea* sont morphologiquement bien séparés, avec cependant une présence limitée (3,5%) d'individus ayant des caractères intermédiaires ; *Q. petraea* et *Q. pubescens*, par contre, forment un continuum, enfin, *Q. pubescens* est totalement séparé de *Q. robur*. La différenciation entre *Q. pubescens* et *Q. petraea*, surtout là où ces deux espèces croissent en même temps, peut présen-

ter beaucoup de difficultés (FILIPELLO et VITTADINI, 1975 ; 1982) à cause de la présence de nombreuses formes intermédiaires et hybrides. Ces formes intermédiaires et hybrides sont également fréquentes en Europe centro-septentrionale entre *Q. robur* et *Q. petraea* (PETIT *et al.*, 1993 ; AAS, 1993 ; BACILIERI *et al.*, 1993 ; STEINHOFF *et al.* 1993). Enfin, étant donné la grande variabilité de chacune des trois espèces principales, il a été décrit un très grand nombre de sous-espèces et de variétés, souvent érigées au rang d'espèces.

## CORRESPONDANCE ENTRE ESPECES PRINCIPALES ET ESPECES INFEODEES<sup>2</sup>

### \* *Quercus robur* L. (= *Q. pedunculata* Ehrh.).

Grand arbre à feuilles caduques dont l'aire de distribution comprend toute l'Europe. A cette espèce sont également liées *Q. haas* Kotschy (Cilicie et Taurus), *Q. thomasi* Ten., *Q. pedunculiflora* C. Koch (Europe orientale), *Q. apennina* Lam. et *Q. brutia* Ten. (ces deux dernières concernant l'Italie méridionale). GREUTER *et al.* (1986)

reconnaissent en plus de la forme type de *Q. robur*, deux sous-espèces :

- subsp. *brutia* (Ten.) O. Schwarz (= *Q. brutia* Ten.) éparse dans l'Italie méridionale et dans les Balkans ;
- subsp. *pedunculiflora* (C. Koch) Menickij (= *Q. pedunculiflora* C. Koch), en Europe orientale et en Anatolie.

Selon KRÜSSMANN (1986), SCHWARZ (1964 ; 1993) et PIGNATTI (1982) les

sous-espèces sont :

- subsp. *robur* qui couvre la totalité de l'aire de cette espèce ;
  - subsp. *brutia* de l'Italie méridionale et des Balkans.
- Enfin CAMUS (1936-1939) décrit les sous-espèces suivantes :
- subsp. *eu-robur* Camus (= *Q. robur* L.), qui coïncide avec la forme type ;
  - subsp. *estremadurensis* Camus (= *Q. estremadurensis* Schwarz), de la région atlantique d'Espagne et du Portugal ;
  - subsp. *fastigiata* (Lam.) Camus (= *Q. fastigiata* Lam.), rarement spontanée, surtout cultivée.

Les formes culturelles sont souvent nombreuses. Les espèces voisines sont *Q. pedunculiflora* C. Koch et *Q. haas* Kotschy :

- *Quercus pedunculiflora* C. Koch. - Arbre décidu diffus dans les Balkans, en Asie Mineure et en Transcaucasie, étroitement lié à *Q. robur* ;
- *Quercus haas* Kotschy. - Arbre décidu étroitement lié à *Q. robur*, diffus en Asie Mineure. Selon GREUTER *et al* (1986) il est synonyme de *Q. robur*.

\* *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (= *Q. sessilis* Ehrh., *Q. sessiliflora* Salisb.)

Grand arbre à feuilles caduques distribué dans toute l'Europe et en Asie Mineure. *Q. petraea* se subdivise selon GREUTER (1986) en 3 sous-espèces suivantes :

- subsp. *iberica* (MB.) Krasil'n (= *Q. dshorochensis* C. Koch ; *Q. iberica* M. Bieb. ; *Q. polycarpa* Schur), éparse en Europe et en Asie Mineure.
- subsp. *petraea*, diffuse dans toute l'aire ;
- subsp. *pinnatiloba* (C. Koch) Menickij (= *Q. cedrorum* Kotschy ; *Q. pinnatiloba* C. Koch), éparse en Asie Mineure et au Proche Orient.

CASTROVIEJO *et al* (1990) reconnaissent par contre, dans la *Flore Ibérique*, les deux sous-espèces :

- subsp. *petraea* (ici elle se reporte aussi à *Q. mas* Thore) ;
- subsp. *huguetiana* Franco et G. López

Les espèces suivantes : *Q. mas* Thore ; *Q. iberica* Bieb. ; *Q. polycarpa* Schur ;

**SECT. CERRIS SPACH**

SUBJECT. CICCIFERAE  
*Q. alnifolia* Poech.  
*Q. coccifera* L.  
*Q. calliprinos* Webb  
*Q. rigida* Willd.  
*Q. pseudorigida* Kotschy  
*Q. aucheri* Jaub. et Spach.  
*Q. bulgurluensis* A. Camus

SUBJECT. SUBER  
*Q. suber* L.  
*Q. occidentalis* G. Gay

SUBJECT. MACROLEPIDES  
*Q. libani* Olivier  
*Q. regia* Lindley  
*Q. vesca* Kotschy  
*Q. persica* Jaubert  
*Q. ehrenbergii* Kotschy  
*Q. aegilops* L.  
*Q. macrolepis* Kotschy  
*Q. vallonea* Kotschy  
*Q. ithaburensis* Decaisne  
*Q. brantii* Lindley  
*Q. oophora* Kotschy  
*Q. pyrami* Kotschy  
*Q. ungeri* Kotschy  
*Q. look* Kotschy  
*Q. castaneifolia* Meyer  
*Q. aitchisoniana* A. Camus  
*Q. afares* Pomel  
*Q. trojana* Jaub. & Spach.

SUBJECT. EUCERRIS  
*Q. cerris* L.

**SECT. MESOBALANUS A. CAMUS**

SUBJECT. PONTICAE  
*Q. pontica* C. Koch

SUBJECT. MACRANTHERAE  
*Q. macranthera* Fisch. & Meyer  
*Q. sypirensis* C. Koch  
*Q. frainetto* Ten.  
*Q. toza* Gill. & Bosc

**SECT. LEPIDOBALANUS ENDL.**

SUBJECT. ILEX  
*Q. ilex* L.

SUBJECT. GALLIFERAE  
*Q. mirbeckii* Dur.  
*Q. alpestris* Boiss.  
*Q. fruticosa* Brot.  
*Q. faginea* Lam.  
*Q. infectoria* Olivier  
*Q. boissieri* Reuter  
*Q. araxina* Gross  
*Q. woronowii* Maleev

SUBJECT. HARTWISSIANAE  
*Q. hartwissiana* Steven

SUBJECT. SESSILIFLORAE  
*Q. sessilis* Ehrh.  
*Q. mas* Thore  
*Q. dshorochensis* C. Koch  
*Q. pinnatiloba* C. Koch  
*Q. komarovii* A. Camus  
*Q. iberica* Steven  
*Q. hypochrysa* Steven  
*Q. mannifera* Lindley  
*Q. atropatena* Schwarz  
*Q. cedrorum* Kotschy  
*Q. lanuginosa* Lam.  
*Q. palensis* Palassou  
*Q. brachyphylla* Kotschy  
*Q. dalechampii* Ten.  
*Q. crispata* Steven  
*Q. kotschiana* Schwarz  
*Q. kozlowsky* Woronow  
*Q. esculiformis* Schwarz

SUBJECT. PEDUNCULATAE  
*Q. robur* L.  
*Q. estremadurensis* A. Camus  
*Q. fastigiata* Lam.  
*Q. brutia* Ten.  
*Q. imeretina* Stev. & Woronow  
*Q. pedunculiflora* K. Koch.  
*Q. rhodopea* Vel.  
*Q. longipes* Steven  
*Q. erucaefolia* Steven  
*Q. haas* Kotschy  
*Q. sicula* Borzi

Tab. III : Les chênes européens et méditerranéens selon CAMUS (1936-1939)

*Q. dalechampii* Ten. sont considérées comme voisines de *Q. petraea* :

- *Quercus mas* Thore - Arbre décidu présent dans le sud ouest de la France et au nord de l'Espagne. Il est considéré comme une sous-espèce de *Q. petraea* ;
- *Quercus polycarpa* Schur - Sud Est de l'Europe, de la péninsule balkanique à la Turquie. Il est étroitement relié à *Q. petraea* dont il est parfois considéré comme une sous-espèce (GREUTER *et al.*, 1986). Selon GREUTER *et al.* (1986) *Q. polycarpa*

est synonyme de *Q. dshorochensis* C. Koch et de *Q. iberica* M. Bieb., et sa distribution concerne l'Europe orientale et l'Asie Mineure. KRÜSSMANN (1986) utilise par contre le nom de *Q. iberica* M. Bieb. comme synonyme de *Q. dshorochensis* Wenz décrivant un arbre décidu présent seulement en Asie Mineure (et non dans la péninsule ibérique comme son nom pourrait le laisser supposer) et étroitement lié à *Q. petraea*. En confrontant ces termes (*Q. iberica* M. Bieb., *Q.*

1. *Q. aegilops* L. (nome ambiguo, aff. *Q. ithaburensis* Decaisne).
2. *Q. aegilops* Lam. (sin. *Q. macrolepis*, aff. *Q. ithaburensis* Decaisne)
3. *Q. afares* Pomel. (aff. *Q. castaneifolia*)
4. ***Q. alnifolia* Poech.**
5. *Q. aucheri* Jaub. & Spach. (aff. *Q. coccifera*)
6. *Q. boissieri* Reut. (aff. *Q. infectoria*)
7. *Q. brachyphylla* Kotschy (aff. *Q. pubescens*)
8. *Q. brantii* Lind. (aff. *Q. ithaburensis* Decaisne)
9. *Q. calliprinos* Webb (aff. *Q. coccifera*)
10. ***Q. canariensis* Willd.**
11. ***Q. castaneifolia* C.A. Mey**
12. *Q. cerrioides* Willk & Costa (aff. *Q. pubescens*; prob. ibrido *Q. pubescens* x *Q. faginea*)
13. ***Q. cerris* L.**
14. ***Q. coccifera* L.**
15. *Q. conferta* Kit. (sin. *Q. frainetto*)
16. *Q. congesta* C. Presl (aff. *Q. pubescens*)
17. *Q. crenata* Lam. (aff. *Q. cerris*; prob. ibrido *Q. cerris* x *Q. suber*)
18. *Q. dalechampii* Ten. (aff. *Q. pubescens* - *Q. petraea*)
19. *Q. dshorochensis* C. Koch (sin. *Q. polycarpa*; e *Q. iberica* selon Greuter et al.; aff. *Q. petraea*)
20. *Q. dshorochensis* Wenz (sin. *Q. iberica* selon Krüssmann; aff. *Q. petraea*)
21. *Q. ehrenbergii* Kotschy (sin. *Q. macrolepis*; Aff. *Q. ithaburensis* Decaisne)
22. ***Q. faginea* Lam.**
23. *Q. fontanesii* Guss. (aff. *Q. cerris* selon Pignatti, 1982; sin. *Q. crenata* selon Greuter, 1986)
24. ***Q. frainetto* Ten.**
25. *Q. fruticosa* Brot. (sin. *Q. lusitanica* Lam. aff. *Q. faginea*)
26. *Q. gramuntia* L. (aff. *Q. dex*) 61.
27. *Q. haas* Kotschy (aff. *Q. robur*)
28. *Q. hartwissiana* Steven aff. *Q. robur* selon Camus; aff. *Q. pubescens* selon Pardé)
29. *Q. humilis* Lam' (sin. *Q. lusitanica* Lam.; aff. *Q. faginea*)
30. *Q. humilis* Miller (sin. *Q. pubescens*)
31. *Q. iberica* M. Bieb. (sin. *Q. polycarpa* selon Greuter et al.; aff. *Q. petraea*)
32. ***Q. ilex* L.**
33. *Q. infectoria* Olivier (aff. *Q. faginea* selon Kriissmann, 1986; aff. *Q. pubescens* secondo Schwarz, 1993)
34. ***Q. ithaburensis* Decaisne**
35. *Q. lanuginosa* Thuill. (sin. *Q. pubescens*)
36. ***Q. libani* Oliv.**
37. *Q. lusitanica* Lam. (aff. *Q. faginea*)
38. *Q. lusitanica* Webb (sin. *Q. faginea* e *Q. canariensis*)
39. *Q. macedonica* A. DC. (sin. *Q. trojana*)
40. ***Q. macranthera* Fisch. & Mey**
41. *Q. macrolepis* Kotschy (sin. *Q. aegilops* Lam., aff. *Q. ithaburensis* Decaisne)
42. *Q. mas* Thore (aff. *Q. petraea*)
43. *Q. mirbeckii* Dur. (sin. *Q. canariensis*)
44. *Q. occidentalis* Gay (aff. *Q. suber*)
45. *Q. pedunculata* Ehrh. (sin. *Q. robur*)
46. *Q. pedunculiflora* C. Koch (aff. *Q. robur*)
47. ***Q. petraea* (Matt.) Liebl.**
48. *Q. polycarpa* Schur (aff. *Q. pubescens* selon Camus; aff. *Q. petraea* selon Krüssmann)
49. ***Q. pontica* C. Koch**
50. ***Q. pubescens* Willd.**
51. *Q. pyrami* Kotschy (aff. *Q. ithaburensis* Decaisne)
52. ***Q. pyrenaica* Willd.**
53. ***Q. robur* L.**
54. *Q. rotundifolia* Lam. (aff. *Q. ilex*)
55. *Q. sessiliflora* Salisb. (sin. *Q. petraea*)
56. *Q. sicula* Borzi (aff. *Q. pubescens*)
57. ***Q. suber* L.**
58. *Q. toza* Bosc (sin. *Q. pyrenaica*)
59. ***Q. trojana* Webb**
60. *Q. virgiliana* Ten. (aff. *Q. pubescens*)
61. *Q. valentina* Cav. (sin. *Q. lusitanica* Lam.; aff. *Q. faginea*)
62. *Q. vallonica* Kotschy (aff. *Q. ithaburensis* Decaisne)
63. *Q. vulcanica* Kotschy (aff. *Q. petraea*)

D'après : CAMUS, 1936-1939 ; AMARAL FRANCO, 1990 ; HEDGE ET YALTIRIK, 1982 ; GREUTER et al., 1986 ; GAUSSEN ET GUINOCHET, 1973 ; MALEEV, 1936 ; KRÜSSMANN, 1986 ; MEIKLE, 1985 ; PARDÉ, 1937 ; PIGNATTI, 1982 ; SCHWARZ, 1964 et 1993.

**Tab. IV : Liste des synonymes spécifiques les plus communément utilisés (aff. = espèces affines à ; sin. = synonyme de). Les espèces principales sont imprimées en gras.**

*dshorochensis* Wenz, *Q. dshorochensis* C. Koch, *Q. polycarpa* Schur) chez KRÜSSMANN (1986) et chez SCHWARZ (1993), on observe que les deux premiers sont considérés comme synonymes et se rapportent à une entité que l'on trouve en Asie ; les deux autres sont généralement considérés comme synonymes et correspondent plutôt à une entité située en Europe orientale. GREUTER et al (1986) proposent, à l'inverse, une entité taxonomique unique qui comprend toute la sous-espèce *iberica* de *Q. petraea* ;

- *Quercus dalechampii* Ten. - Arbre décidu présent en Europe sud-orientale, de la Slovaquie à l'Italie occidentale. Selon PIGNATTI (1982) il est assimilable à *Q. petraea* plutôt qu'à *Q. pubescens* et est facilement supplanté par les hybrides de ces deux espèces ;

- *Quercus vulcanica* (ex BOISS. et HELDR.) Kotschy - Arbre décidu endémique de la Turquie. Selon HEDGE et YALTIRIK (1982) il est synonyme de *Q. sessiliflora* Sm. var. *pinnatifida* sensu Boiss. On admet qu'il correspond à *Q. vulcanica* Webb. dans GREUTER (1986).

**\**Q. pubescens* Willd. (= *Q. lanuginosa* Thuill (non Lam.) ; *Q. humilis* Mill.)**

Arbre décidu de dimensions moyennes. Présent dans toute l'Europe du sud et méditerranéenne et en Asie Mineure. *Q. pubescens* est une espèce extrêmement polymorphe et elle a été subdivisée en de nombreuses sous-espèces et variétés. On trouve aussi des formes de transition entre elle et *Q. petraea*. Dans le passé, le polymorphisme de *Q. pubescens* a conduit à la description de nombreuses entités (CAMUS 1936-1939) qu'aujourd'hui l'on ne reconnaît plus. Selon ARENA (1958) **le polymorphisme de *Q. pubescens* est à attribuer à la grande richesse de son patrimoine génétique et il est incorrect de parler de variétés**<sup>3</sup>. Dans le champ des *Q. pubescens*, SCHWARZ (1964 ; 1993) distingue 3 sous espèces :

- subsp. *anatolica* O. Schwarz, de la partie orientale de la péninsule balkanique et de Crimée ;

<sup>3</sup>; C'est nous qui soulignons (NDLR)

SPECIE PRINCIPALE	SPECIE AFFINI
<b>Q. robur L.</b> = <i>Q. pedunculata</i> Ehrh.	<b>Q. pedunculiflora C. Koch</b> <b>Q. haas Kotschy</b> <b>Q. brutia Ten.</b> <b>Q. thomasii Ten.</b>
<b>Q. petraea Liebl.</b> = <i>Q. sessilis</i> Ehrh. = <i>Q. sessiliflora</i> Salisb.	<b>Q. mas Thore</b> <b>Q. polycarpa Schur</b> = <i>Q. dshorochensis</i> C. Koch = <i>Q. iberica</i> M. Bieb. <b>Q. dalechampii Ten.</b>
<b>Q. pubescens Willd.</b> = <i>Q. lanuginosa</i> Thuill. (non Lam) = <i>Q. humilis</i> Miller	<b>Q. virgiliana Ten.</b> <b>Q. congesta C. Presl</b> <b>Q. brachyphylla Kotschy</b> <b>Q. sicula Borzi</b> <b>Q. cerrioides Willk. &amp; Costa</b>
<b>Q. hartwissiana Steven</b>	
<b>Q. frainetto Ten.</b> = <i>Q. conferta</i> Kitaibel = <i>Q. apennina</i> Lois. = <i>Q. hungarica</i> Hubeny	
<b>Q. pyrenaica Willd.</b> = <i>Q. toza</i> Gillet = <i>Q. tauza</i> Desf. = <i>Q. tauzini</i> Bubani	
<b>Q. faginea Lam.</b>	<b>Q. lusitanica Lam.</b> <b>Q. lusitanica Webb</b> <b>Q. valentina Cav.</b> <b>Q. alpestris Boiss.</b> <b>Q. fruticosa Brot.</b> <b>Q. infectoria Brot.</b>
<b>Q. canariensis Willd.</b> = <i>Q. mirbeckii</i> Durieu	
<b>Q. pontica C. Koch</b>	
<b>Q. macranthera Fisch. &amp; Mey</b>	
<b>Q. cerris L.</b>	
<b>Q. ithaburensis Decaisne</b>	<b>Q. macrolepis Kotschy</b> = <i>Q. aegflops</i> Lam. <b>Q. vallonea Kotschy</b> <b>Q. brantii Lindley</b> <b>Q. pyrami Kotschy</b>
<b>Q. trojana Webb</b> = <i>Q. macedonica</i> A. DC.	
<b>Q. castaneifolia C.A. Mey</b>	<b>Q. afares Pomel</b>
<b>Q. suber L.</b>	<b>Q. occidentalis Gay</b>
<b>Q. libani Olivier</b>	
<b>Q. coccifera L.</b>	<b>Q. calliprinos Webb</b> <b>Q. aucheri Jaub. &amp; Spach.</b>
<b>Q. alnifolia Poech</b>	
<b>Q. ilex L.</b>	<b>Q. rotundifolia Lam.</b> = <i>Q. ballota</i> Desf. <b>Q. gramuntia L.</b>

Tab. V : Correspondance entre les espèces principales et les espèces corrélées

- subsp. *palensis* (Palassou) O. Schwarz, des Pyrénées du nord-est et de l'Espagne ;
- subsp. *pubescens*, dans toute l'aire excepté l'Espagne et les Pyrénées.

Selon CAMUS (1936-1939) les 6 sous-espèces sont plutôt les suivantes :

- subsp. *eu-lanuginosa* (A. Camus) présente dans la partie centrale de l'Europe méridionale ;
- subsp. *palensis* (A. Camus) présente en France (Pyrénées) et en Espagne septentrionale (Catalogne, Pays Basque) ;
- subsp. *brachyphylla* (A. Camus), présente en Crète, en Grèce, en Macédoine et sur les côtes méditerranéennes de la Turquie ;
- subsp. *medwediewii* (A. Camus), présente dans le Caucase ;
- subsp. *dalechampii* (A. Camus), présente en Sicile et en Italie méridionale ;
- subsp. *crispata* (A. Camus), présente en Europe orientale et en Asie occidentale.

SCHWARZ (1993) inclut également dans cette espèce *Q. infectoria* Olivier (selon KRÜSSMANN, 1986, cette espèce est plutôt rattachable au groupe de *Q. faginea* Lam.) ; *Q. virgiliana* Ten. ; *Q. brachyphylla* Kotschy et *Q. apennina* Lois. En outre, il décrit comme espèces affines *Q. sicula* Borzi et *Q. cerrioides* Willk. et Costa, de l'Espagne orientale (cette dernière est probablement un hybride entre *Q. pubescens*, et *Q. faginea*). *Q. congesta* C. Presl est plutôt étroitement liée à *Q. pubescens*.

- *Quercus virgiliana* Ten.- Arbre décidu, présent en Europe méridionale, de la Corse à la Mer Noire ;
- *Quercus congesta* C. Presl - Arbuste ou petit arbre, présent en Sardaigne, Sicile et au sud de la France ;
- *Quercus brachyphylla* Kotschy - Arbuste ou petit arbre décidu ou à feuilles semi-persistantes, de la Grèce sud-occidentale et de l'île de Crète ;
- *Quercus sicula* Borzi - Arbre décidu, présent seulement dans le jardin botanique de Palerme.

\* *Quercus hartwissiana* Steven (= *Q. armeniaca* Kotschy)

Petit arbre présent en Bulgarie et en Asie Mineure jusqu'à la Transcaucasie. Il présente de nombreux points de similitude avec *Q. robur* (cf CAMUS,

1936-1939), et, quelquefois, avec *Q. petraea*. Selon CAMUS (1936-1939) il appartient à un groupe dont les ancêtres ont eu pour origine aussi bien *Q. petraea* que *Q. robur*. Il est quelquefois assimilé à *Q. pubescens* (PARDÉ, 1937).

\* ***Quercus frainetto* Ten.**

(= *Q. conferta* Kitaibel ; *Q. apennina* Lois. ; *Q. hungarica* Hubeny ; *Q. tozza* subs. *conferta* Maire et Petitmangin)

Arbre caducifolié présent en Europe centro-orientale méridionale et en Anatolie. La dénomination *frainetto* vient d'une erreur typographique ; le nom original était en fait *Q. farnetto* Ten.

\* ***Quercus pyrenaica* Willd.**

(= *Q. toza* Gill. ; *Q. tauza* Desf. ; *Q. tauzini* Bubani)

Arbre décidu de petite à moyenne dimension, présent en Espagne, dans le sud-ouest de la France et dans le Rif. En Italie, il a été signalé probablement par erreur dans le Piémont.

\* ***Quercus faginea* Lam.**

Arbuste ou petit arbre, diffus en Espagne, au Portugal et en Afrique du Nord, à feuillage semi-persistant. Il s'agit d'une espèce très controversée qui, dans un sens plus large, comprend aussi *Q. lusitanica* Lam. ; *Q. alpestris* Boiss. et *Q. fruticosa* Brot. **En effet les formes de transition entre ces espèces demeurent extrêmement imprécises**<sup>3</sup>. CAMUS (1936-1939) relève également des synonymes : *Q. valentina* Cav. et *Q. lusitanica* Webb (pour *Q. faginea*) ; *Q. lusitanica* subsp. *faginea* var. *valentina* et *Q. lusitanica* subsp. *alpestris* (pour *Q. alpestris*) ; *Q. lusitanica* Lam. et *Q. humilis* Lam. (pour *Q. fruticosa*). Selon SCHWARZ (1964), *Q. valentina* Cav. est une forme arbustive de *Q. faginea*. SCHWARZ (1993) reconnaît en outre *Q. lusitanica* Lam. comme une espèce véritable qui coïncide avec *Q. fruticosa* décrite précédemment et qui se distingue de *Q. faginea* par son port arbustif. Toutefois, CEBALLOS et RUIZ DE LA TORRE (1979) déconseillent l'emploi du terme *Q. lusitanica* parce qu'il peut créer une confusion dès lors que Webb a utilisé ce terme pour désigner aussi bien *Q. faginea* que *Q.*

*canariensis* Willd., et proposent la dénomination de *Q. faginea* pour tout le groupe. CASTROVIEJO *et al* (1990) subdivisent *Q. faginea* en deux sous-espèces :

- subsp. *faginea* (= *Q. alpestris* Boiss. ; *Q. valentina* Cav.) ;
- subsp. *broteroi* (Coutinho) A. Camus (= *Q. lusitanica* var. *broteroi* Coutinho ; *Q. lusitanica* subsp. *baetica* sensu Coutinho).

GREUTER *et al* (1986) proposent par contre les sous-espèces suivantes :

- subsp. *alpestris* (Boiss.) Maire (= *Q. alpestris*) ;
- subsp. *broteroi* (Coutinho) A. Camus ;
- subsp. *tlemcenensis* (A. DC.) Greuter et Burdet, cette dernière, répartie en Afrique du Nord.

Enfin *Q. infectoria* Olivier est considérée en général comme une espèce affine, même si elle est présente à l'autre extrémité de la Méditerranée.

- *Quercus lusitanica* Lam. (= *Q. fucticosa* Brot. ; *Q. humilis* Lam. ; *Q. valentina* Cav. ; *Q. faginea* subsp. *lusitanica* (Lam.) Maire ; *Q. faginea* subsp. *valentina* A. Bolòs et O. Bolòs).
- Arbuste émettant des stolons, à feuilles semi-décidues, diffus dans le sud de l'Espagne et du Portugal et au Maroc dans le Tangerois. Le terme *Q. lusitanica* Lam. est souvent utilisé pour toutes les formes arbustives proches de *Q. faginea*. Le nom de *Q. lusitanica* Webb a été utilisé autrefois pour nommer aussi bien *Q. faginea* que *Q. canariensis* ;

- *Quercus infectoria* Oliv. (= *Q. alpestris* C. Koch ; *Q. valentina* C. Koch, *Q. lusitanica* Boiss.). - Arbuste à feuilles semi-persistantes, très coriaces et quelquefois presque épineuses. On le trouve dans l'extrémité orientale de la Méditerranée et en Anatolie. Selon certains auteurs (CEBALLOS et RUIZ DE LA TORRE, 1964 ; KRÜSSMANN, 1986) il est extrêmement lié à *Q. faginea*. SCHWARZ (1993) l'inclut par contre dans le groupe de *Q. pubescens*.

GREUTER *et al* (1986) en décrivent deux sous-espèces :

- subsp. *infectoria*, présente à travers la Grèce et la Turquie
- subsp. *veneris* (C.K. Schneider) Meikle (= *Q. boissieri* Reuter in Boiss.), présente surtout en Asie mineure et à Chypre et au Proche Orient.

\* ***Quercus canariensis* Willd.**  
(= *Q. mirbeckii* Durieu ; *Q. lusitanica* subsp. *mirbeckii* Coutinho)

Arbre décidu présent en Espagne du sud et en Afrique du nord. Webb lui avait donné le nom de *Q. lusitanica* le regroupant avec *Q. faginea*. C'est pourquoi CEBALLOS et RUIZ DE LA TORRE (1979) ont déconseillé d'utiliser ce nom car il peut créer la confusion.

\* ***Quercus pontica* C. Koch**

Arbrisseau ou arbuste décidu avec des rameaux entièrement glabres. Il pousse en Arménie et dans le Caucase.

\* ***Quercus macranthera* Fish et C.A.Mey.**

Arbre décidu, pouvant atteindre 20 m qui pousse en Anatolie septentrionale (subsp. *syspirensis* (C. Koch) Menitsky) dans le Caucase et le nord de l'Iran.

\* ***Quercus cerris* L.**

Arbre décidu présent de l'Europe centro-méridionale orientale au Liban. On en a décrit de nombreuses variétés (CAMUS, 1938-1939) :

- var. *austriaca* Loud. C'est la variété dominante de l'Europe sud-orientale ;
- var. *haliphloecos* Lam. et D.C., présente en France et en Italie ;
- var. *turnefortii* C. Koch, en Asie mineure ;
- var. *pseudocerris* Boiss., de l'Europe orientale à l'Asie occidentale ;
- var. *bithynica* A. Camus, en Asie Mineure ;
- var. *caramanica* Kotschy, en Asie Mineure ;
- var. *nicotraea* Lojac., en Sicile.

PIGNATTI (1982) y rattache également la var. *fontanesii* Guss., de l'Italie du sud, à feuilles entièrement dentées. Selon GREUTER *et al* (1986) *Q. fontanesii* est synonyme de *Q. crenata* Lam.

\* ***Quercus ithaburensis* Decaisne (= *Q. aegilops* L. subsp. *ithaburensis* (Kotschy) Hedge et Yalt.)**

Autrefois on reconnaissait *Q. aegilops* L. comme une espèce collective, subdivisée selon CAMUS (1936-1939) en sept sous-espèces. Celles-ci ont une distribution méditerranéo-orientale qui

va des Pouilles (Italie) aux Balkans, à la Grèce, à l'Asie Mineure et au Proche Orient.

- subsp. *macrolepis* A. Camus (= *Q. macrolepis* Kotschy ; *Q. aegilops* Lam.) ;
- subsp. *vallonea* A. Camus (= *Q. vallonea* Kotschy) ;
- subsp. *ithaburensis* Eig. (= *Q. ithaburensis* Decaisne) ;
- subsp. *brantii* (= *Q. brantii* Lindley) ;
- subsp. *pyrami* A. Camus (= *Q. pyrami* Kotschy) ;
- subsp. *ungeri* A. Camus (= *Q. ungeri* Kotschy) ;
- subsp. *look* (= *Q. look* Kotschy).

*Q. aegilops* L. est aujourd'hui considéré comme un nom confus et GREUTER (1986) en a proposé l'abandon. Ce dernier reconnaît comme espèce principale *Q. ithaburensis* Decaisne, en la subdivisant en subsp. *ithaburensis* et subsp. *macrolepis* (Kotschy) Hedge et Yalt. A cette dernière sont assimilées : *Q. aegilops* subsp. *macrolepis* ; *Q. vallonea* ; *Q. ehrenbergii* ; *Q. pyrami* et *Q. ungeri*. GREUTER (1986) reconnaît en outre *Q. brantii* comme une espèce valide.

- *Q. ithaburensis* Decaisne - Arbre de 12 à 15 m à feuilles semi persistantes. Il est présent en Palestine
- *Q. macrolepis* Kotschy (= *Q. aegilops* Lam. ; *Q. ehrenbergii* Kotschy ; *Q. ithaburensis* subsp. *macrolepis*) - Arbre de 10 à 15 m avec des feuilles qui tombent tard dans l'hiver. Présent en Europe orientale du sud, de la Crète à l'Anatolie
- *Q. brantii* Lindley (= *Q. persica* Jaub.) - Arbre de 6 à 9 m avec des feuilles qui tombent tard dans l'hiver. Présent du Liban à l'Iran au Kurdistan.

#### \* *Quercus trojana* Webb (= *Q. macedonica* A. DC.)

Petit arbre à feuilles semi persistantes ou tardivement caduques, diffus dans la partie occidentale de la péninsule balkanique et dans les Pouilles (Italie)

#### \* *Quercus castaneifolia* C.A Meyer

Arbre pouvant atteindre 25 m, avec une cime large et des feuilles caduques. Diffus dans le Caucase et en Iran.

- *Quercus afares* Pomel - Espèce voisine de *Q. castaneifolia* ; pousse en Algérie centro-orientale littorale.

#### \* *Quercus suber* L.

Arbre de 10 à 20 m à feuilles persistantes. Il est présent dans la partie occidentale du Bassin méditerranéen, des côtes occidentales de l'Italie jusqu'à l'Atlantique. Il est présent essentiellement au Portugal, en Espagne, en Corse et en Sardaigne. On connaît la var. *occidentalis* Arcang. (*Q. occidentalis* Gay). Cette variété, localisée surtout dans la partie occidentale de l'aire se distingue de la forme type par la maturation du gland essentiellement biennale et par le feuillage semi persistant ; d'un point de vue écologique, *Q. occidentalis* est plus rustique et résiste mieux tant à la sécheresse qu'au froid (CORTI, 1955 b). PERAIRA COUTINHO (1988) toutefois méconnaît la valeur taxonomique de la maturation biennale des glands et de la durée annuelle des feuilles, sous prétexte qu'elles ne sont pas constantes et qu'elles seraient liées aux conditions écologiques.

#### \* *Quercus libani* Olivier

Petit arbre décidu, diffus en Syrie, en Asie Mineure et au Kurdistan.

#### \* *Quercus coccifera* L.

Petit arbre ou arbuste à feuilles toujours vertes, présent dans les zones les plus arides du bassin méditerranéen. L'espèce est parfois subdivisée en deux sous-espèces : *Q. coccifera* subsp. *coccifera* et *Q. coccifera* subsp. *calliprinos* (Webb) Holmboe. Quelquefois elles sont toutes deux élevées au rang d'espèces proprement dites ou au contraire mises en synonymie par d'autres auteurs. *Q. coccifera* proprement dit (= *Q. coccifera* subsp. *coccifera*) est un arbuste qui vit surtout dans la Méditerranée occidentale.

- *Quercus calliprinos* Webb. - Arbre toujours vert surtout présent en Méditerranée orientale
- *Quercus aucheri* Jaub. et Spach - Arbre ou arbuste à feuilles toujours vertes, voisin de *Q. coccifera*. Il est présent dans l'Ile de Cos, Turquie d'Europe et Anatolie sud-occidentale.

#### \* *Quercus alnifolia* Poech

Arbuste ou petit arbre sempervirent endémique de l'Ile de Chypre. Risque d'être confondu avec *Q. calliprinos*.

#### \* *Quercus ilex* L.

Arbre toujours vert qui peut atteindre

25 m de haut. Il est présent dans toute la région méditerranéenne centro-occidentale, mais dans la partie orientale il peut être remplacé par *Q. calliprinos*. On distingue deux sous-espèces :

- subsp. *ilex*, répartie dans toute la Méditerranée centro-occidentale à l'exception du Portugal et de la majeure partie de l'Espagne ;
  - subsp. *rotundifolia* (Lam) T. Morais (= *Q. ilex* subsp. *ballota* (Desf) Samp. in Bol.), répartie à travers le Portugal, la majeure partie de l'Espagne et l'Afrique du Nord.
- Q. rotundifolia* Lam. et *Q. gramuntia* L. sont considérés comme espèces proches :
- *Q. rotundifolia* Lam. (= *Q. ballota* Desf.) - Considérée comme une véritable espèce par SCHWARZ (1964) est aujourd'hui normalement rapprochée de *Q. ilex* dont elle représente une sous-espèce ;
  - *Q. gramuntia* L. (= *Q. ilex* var. *gramuntia*). Mythique petit arbre toujours vert signalé dans la forêt de Montpellier, au sud de la France <sup>4</sup>.

## LES HYBRIDES

L'hybridation à l'intérieur du genre *Quercus* est très fréquente (RUSHTON, 1993). On trouve ci-dessous la liste des principales entités énumérées dans la littérature (CAMUS, 1936-1939 ; SCHWARZ, 1964, 1993 ; KRÜSSMANN, 1986 ; CASTROVIEJO *et al.*, 1990).

- *Q. crenata* Lam. (= *Q. hispanica* Lam. ; *Q. fontanesii* Guss ; *Q. pseudosuber* Santi) : *Q. cerris* x *Q. suber*. Prémsumé hybride naturel probablement d'origine antique et stabilisé (FIORI, 1930 c, CAMUS, 1936-1939) ; SCHWARZ, 1964 ; 1993 ; PIGNATTI, 1982). Selon BARBERO *et al* (1972) il s'agit d'une véritable espèce, bien distincte des espèces parentales supposées. Diffus, même s'il est sporadique, dans une grande partie de la péninsule italienne et le long de la côte dalmate. C'est un arbre à feuilles semi-persistantes. *Q. lucombeana* Sweet (= *Q. hispanica* var. *lucombeana*) : *Q. cerris* x *Q. suber* var. *occidentalis*, est un hybride d'origine culturelle, présent surtout dans les parcs et les jardins anglais. C'est un arbre à feuilles semi-persistantes.

4. Qui le connaît en France ? (NDLR)

- tantes. *Q. bivoniana* Guss. *Q. suber* x ? est un arbre rare et endémique de la Sicile, à feuilles persistantes, proche de *Q. crenata*.
- *Q. libanerris* Boom : *Q. cerris* x *Q. libani*. Arbre décidu. Hybride culturel présent dans les jardins d'Europe centrale.
  - *Q. morisii* Borzì : *Q. ilex* x *Q. suber*. Arbre toujours vert épars dans la Méditerranée occidentale.
  - *Q. rosacea* Bechst. : *Q. robur* x *Q. petraea*. Arbre à feuilles caduques, diffus en Europe centrale.
  - *Q. audleyensis* Henry : *Q. ilex* x *Q. petraea*. Arbre à feuilles tardivement caduques d'origine culturelle. Cultivé en Angleterre.
  - *Q. albescens* Rouy ; *Q. subalbescens* A. Camus : hybride entre *Q. ilex* x *Q. pubescens*. Arbres à feuilles tardivement caduques. On le trouve en France méridionale et en Espagne.
  - *Q. cerrioides* Willk et Costa ; *Q. allorgeana* A. Camus : hybride entre *Q. pubescens* x *Q. faginea*. Arbres décidus ou semi décidus présents en Espagne du nord.
  - *Q. hickelii* A. Camus : *Q. pontica* x *Q. robur*. Arbre décidu d'origine culturelle, présent dans les arboretums de l'Europe centrale.
  - *Q. turneri* Willd. : *Q. ilex* x *Q. robur*. Arbre à feuilles semi persistantes, présent dans les parcs et les jardins anglais.

Les autres hybrides sont (CAMUS, 1936-1939 ; AMARAL FRANCO, 1990) :

- *Q. andegavensis* Hy : *Q. robur* x *Q. pyrenaica*. Arbre décidu présent en France du sud et en Espagne du nord.
- *Q. auzendi* Green et Godr. (= *Q. auzandrii* Green et Godr.) : *Q. cocci-fera* x *Q. ilex*. Arbuste toujours vert, présent en France méridionale, Portugal, Espagne et Algérie.
- *Q. calvescens* Vuk. (= *Q. streimii* Heuffel) : *Q. pubescens* x *Q. petraea*. Arbre à feuilles caduques très fréquent dans les zones de

- contact entre les deux espèces parentales.
- *Q. coutinhoi* Samp. : *Q. faginea* x *Q. robur*. Arbre ou arbuste à feuilles caduques, présent dans la péninsule ibérique.
  - *Q. firmurensis* Hy : *Q. pubescens* x *Q. pyrenaica*. Arbre décidu, dans la péninsule ibérique.
  - *Q. fontqueri* O. Schwarz : *Q. canariensis* x *Q. pyrenaica*. Arbre ou arbuste à feuilles tardivement caduques, épars en Espagne.
  - *Q. haynaldiana* Simonk : *Q. frainetto* x *Q. robur*. Arbre décidu présent entre l'Italie et l'Europe centro-orientale.
  - *Q. jahandiezii* A. Camus : *Q. canariensis* x *Q. faginea*. Dans la péninsule ibérique et l'Afrique du Nord.
  - *Q. kabylica* Trabut ; *Q. numidica* Trabut : tous deux hybrides entre *Q. afares* x *Q. suber*. Arbres à feuilles semi persistantes, en Algérie.
  - *Q. kanitziana* Borbas : *Q. pubescens* x *Q. robur*. Arbre décidu présent en Europe centro-méridionale.
  - *Q. kernerii* Simk. : *Q. pubescens* x *Q. robur*. Arbre à feuilles caduques, entre l'Espagne et l'Europe orientale.
  - *Q. schneideri* Vierhapper : *Q. cerris* x *Q. trojana*. Hybride naturel signalé le long de la côte dalmate. C'est un arbre à feuilles semi persistantes
  - *Q. senneniana* A. Camus : *Q. faginea* x *Q. ilex*. Arbre toujours vert ou à feuilles semi persistantes, épars en Espagne.
  - *Q. soluntina* Tineo : *Q. calliprinos* x *Q. ilex*. Arbuste toujours vert, entre l'Italie et le sud de la Grèce.
  - *Q. szechenyiana* Borbas : *Q. frainetto* x *Q. pubescens*. Arbre décidu présent en Europe centro-orientale.
  - *Q. tabajdiana* Simonk. : *Q. frainetto* x *Q. petraea*. Arbre à feuilles caduques présent en Europe orientale
  - *Q. trabuttii* Hy : *Q. petraea* x *Q. pyrenaica*. Arbre décidu entre Espagne du nord et France du sud.

types morphologiques difficilement séparables entre eux. Le problème des taxons orientaux (Europe et Asie Mineure jusqu'au Caucase) est également très intéressant. Il concerne le groupe *Q. robur* - *Q. petraea* - *Q. pubescens* qui semblent, encore aujourd'hui, insuffisamment connus, mais aussi celui de *Q. ithaburensis*.

**Dans l'ensemble, on peut affirmer que les chênes représentent une grande réserve de biodiversité, en grande partie à découvrir et à valoriser<sup>5</sup>.**

**F.B., P.G.**

## Remerciements

Nous remercions le Professeur F.M RAIMONDO et le Professeur W. GREUTER pour la lecture critique du manuscrit.<sup>6</sup>

## Bibliographie

- AAS G., 1993 – *Taxonomical impact of morphological variation in Quercus robur and Q. petraea : a contribution to the hybrid controversy*. Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 107s-113s.
- AMARAL FRANCO J., 1990 – *Quercus L. in S. CASTROVIEJO, M. LAINZ, G. LOPEZ, GONZÁLEZ, P. MONTERRAT, F. MUÑOZ, GARMENDIA, J. PANIA, L. VILLAR (eds.), Flora Iberica. Vol. II. Real jardín Botànica, CSIC. Madrid, 15-36.*
- ARENA M., 1958 – *Ricerche sul ciclo riproduttivo di specie del genere Quercus delta flora itatiana. III. Contributo alla biologia di Quercus pubescens Willd. in Sicilia*. Ann. Acc. It. Sci. For., 7, 259-289.
- BACILIERI R., ROUSSEL G. and DUCOUSO A., 1993 – *Hybridization and mating system in a mixed stand of sessile and pedunculate oak*. Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 122s-127s.
- BARBERO M., LOISEL R. et OZENDA P., 1972 – *Repartition et écologie de Quercus cerris et Quercus crenata dans les Alpes Maritimes et Ligures*. Bull. Soc. Bot. de France, 1-2, 121-126.

## QUELQUES CONSIDERATIONS POUR CONCLURE

La complexité du genre *Quercus* ressort sans ambiguïté de l'exposé ci-dessus. Les principaux problèmes sont ceux liés au groupe *Q. pubescens* - *Q. petraea* et au groupe *Q. faginea* - *Q.*

*lusitanica*. Dans les deux cas il y a une notable richesse génétique de telle sorte que, plutôt que d'avoir des formes types bien définies on a le plus souvent affaire à des *continuums* de

<sup>5</sup> C'est nous qui soulignons cette conclusion très pertinente (NDLR)

<sup>6</sup> Et pour nous, Pierre Quézel qui a relu et corrigé le texte traduit et aussi notre président qui y a consacré de nombreuses heures ! (NDLR)

- BURGER W.C., 1975 – *The species concept in Quercus*. Taxon, 24 (1), 45-50.
- CAMUS A., 1936-1939 – *Les Chênes : Monographie du genre Quercus, I-II*. P. Lechevalier ed., Paris.
- CEBALLOS L. AND RUIZ DE LA TORRE J., 1979 – *Arboles y arbustos de la España peninsular*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Madrid.
- CORTI R., 1955a – *Le querce itatia e. Monti e Boschi* (11/12), 511-513.
- , 1955b – *Ricerche sul ciclo riproduttivo di specie del genere Quercus della flora italiana. II : Contributo alla biologia ed alla sistematica di Quercus suber L. e in particolare delle forme a sviluppo biennale della ghianda*. Ann. Acc. Sci. For., 4, 55-133.
- DI TELLA G., 1930 – *La farnia*. L'Alpe, 17, 351-356.
- DUPOUEY J.L. and BADEAU V., 1993 – *Morphological variability of oaks (Quercus robur L., Quercus petraea (Matt.) Liebt., Quercus pubescens Willd.) in northeastern France*. Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 35s-40s.
- FILIPELLO S. and VITTADINI M., 1975 – *Ricerche sulle querce caducifoglie italiane. 4. Analisi biometrica e morfologica di esemplari del complesso Q. pubescens - Q. petraea dell'appennino Pavese*. Webbia, 29, 365-396.
- FILIPELLO S. and VITTADINI ZORZOLI M., 1982 – *Ricerche sulle querce caducifoglie italiane. 5. Sul valore tassonomico del rapporto lobilnervature in Quercus pubescens e Quercus petraea*. Webbia, 36, 97-100.
- FIORI A., 1923-1929 (reprint 1969) – *Nuova Flora Analitica d'Italia. Vol. I*. Edagricole, Bologna.
- , 1930a – *Le querce roveri*. UAlpe, 17, 348-350.
- , 1930b – *Di alcune varietà e degli ibridi e meticci di Quercus robur*. L'Alpe, 17, 365-366.
- , 1930c – *Gli ibridi della sughera*. L'Alpe, 17, 388.
- GAUSSEN H., GUINOCHET M., 1973 – *Quercus L.* in M. GUINOCHET, R. DE VILMORIN (eds.), *Flore de France*. Fasc. 1. éditions du Centre National de la recherche Scientifique, Paris, 187-191.
- GELLINI R., 1975 – *Botanica Forestale. Vol. II*. Edizioni CLUSF, Firenze.
- GREUTER W., BURDET H.M. and LONG G. (eds.), 1986 – *Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranean countries. 3. Dicotyledones (Convolvulaceae-Labiatae)*. Editions des Conservatoire et jardin botaniques de la Ville de Genève. Secretariat Med-Checklist Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem.
- HEDGE I.C., YALDIRIK E., 1982 – *Quercus L.* In : E.H. Davis (ed.) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. VII*. University Press, Edinburgh.
- KLEINSCHMIT J., 1993 – *Intraspecific variation of growth and adaptive traits in European oak species*. Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 166s-185s.
- KRÜSSMANN G., 1986 – *Manual of cultivated broad-leaved - trees and shrubs. Vol. II*. B.T. Batsford LTD. London.
- LINNAEUS C., 1753 (reprint 1959) – *Species Plantarum*. London. Printed for the Ray Society sold by Bernard Quartrich Ltd, II Grafton Street London W1.
- MALEEV V.P., 1936 – *Quercus L.* in V.L. KOMAROV (ed.), *Flora of the U.S.S.R. Vol. V*. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva-Leningrad. Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1970, 254-279.
- MEIKLE R.D., 1985 – *Flora of Cyprus*. Pub. by The Bentham-Moxon Trust, Royal Botanic Gardens, Kew. London.
- MERENDI., 1930 – *La rovere*. L'Alpe, 17, 357-364.
- NIXON K.C., 1993 – *Infrageneric classification of Quercus (Fagaceae) and typification of sectional names*. Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 25s-40s.
- PARDÉ L., 1937 – *Les feuillus*. La Maison Rustique, Paris.
- PEREIRA COUTINHO A.X., 1988 – citato in Corti, 1955b.
- PETIT R.J., WAGNER D.B. and KREMER A., 1993 – *Ribosomal DNA and chloroplast DNA polymorphisms in a mixed stand of Quercus robur and Q. petraea*. Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 41s-47s.
- PIGNATTI S., 1982 – *Flora d'Italia - Vol. I*. Edagricole, Bologna.
- RUSHTON B.S., 1993 – *Natural hybridization within the genus Quercus L.* Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 73s-90s.
- SCHWARZ O., 1964 – *Quercus L.* In : T.G. TUTIN, V.H. HEYWOOD, N.A. BURGER, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS, D.A. WEBB (eds.), *Flora europaea, Vol. I*. 1st edn. Cambridge : Cambridge University Press, 61-64.
- , 1993 – *Quercus L.* In : T.G. TUTIN, N.A. BURGES, A.O. CHATER, J.R. EDMONSON, V.H. HEYWOOD, D.M. MOORE, D.H. VALENTINE, S.M. WALTERS, D.A. WEBB (eds.), *Flora europaea, Vol. I*. 2nd edn. Cambridge : Cambridge University Press, 72-76.
- STEINHOFF S., 1993 – *Results of species hybridization with Quercus robur L. and Quercus petraea (Matt.) Liebt.* Ann. Sci. For. 50 (supp. 1), 137s-143s.

## Résumé

Le genre *Quercus* présente de grandes difficultés taxonomiques car son polymorphisme élevé, a suscité, pour de très nombreux taxons, des descriptions qui souvent résultent de méthodes incertaines. En comparant, dans les principaux traités existants, la distribution et la classification des taxons du genre *Quercus* en Europe et dans la région méditerranéenne, on met en évidence une notable incertitude taxonomique : ceux qui, pour certains auteurs, sont des espèces à proprement parler, ne sont pour d'autres que des sous-espèces ou variétés. Dans le présent travail, nous avons réalisé une compilation bibliographique en cherchant à regrouper les taxons, tels qu'ils sont décrits par divers auteurs, en un nombre limité d'espèces principales.

## Riassunto

### Querce europee e mediterranee : problemi tassonomici

Il genere *Quercus* presenta grosse difficoltà tassonomiche poiché, a causa dell'elevato polimorfismo, ne sono stati descritti numerosissimi taxa che spesso sono risultati di incerta collocazione. Confrontando nei principali testi la distribuzione e la classificazione del genere *Quercus* nell'Europa e nella regione mediterranea, viene messa in evidenza una notevole incertezza tassonomica : quelle che per alcuni autori sono specie valide, per altri sono solo sottospecie e varietà. Nel presente lavoro abbiamo operato un confronto bibliografico cercando di raggruppare i taxa, così come vengono descritti dai diversi autori, in un numero limitato di specie principali.

## Summary

### Problems in the classification of oaks : taxonomy in Europe and around the Mediterranean

The taxonomy of the genus *Quercus* is a critical problem because, due to its high polymorphism, a great number of species have been described in the past. Several of these are now considered uncertain by the most widely spread florists and lists, and are sometimes taken as subspecific taxa. This paper examines the taxonomy of the genus *Quercus* within the European and Mediterranean countries, taking into account the national floristic lists and the main specialist studies over the last century. The taxa described are grouped into a limited number of main species.