

Le statut des *Euphrasia borealis*, *E. nemorosa* et *E. stricta* dans l'est de l'Amérique du Nord : une analyse numérique

STEPHEN R. DOWNIE¹

Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa (Ontario), Canada K1N 6N5

ANDRÉE QUINTIN

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, C. P. 500, Trois-Rivières (Québec), Canada G9A 5H7

ET

JOHN MCNEILL

Regius Keeper, Royal Botanic Garden, Edinburgh, Écosse EH3 5LR

Reçu le 16 octobre 1987

DOWNIE, S. R., QUINTIN, A., et MCNEILL, J. 1988. Le statut des *Euphrasia borealis*, *E. nemorosa* et *E. stricta* dans l'est de l'Amérique du Nord : une analyse numérique. *Can. J. Bot.* **66** : 2208–2216.

Le statut taxonomique des *Euphrasia borealis*, *E. nemorosa* et *E. stricta* dans l'est de l'Amérique du Nord a été le sujet de beaucoup de controverses. Cinquante-huit caractères morphologiques ont été examinés sur un échantillon de 184 unités taxonomiques opérationnelles et la matrice des données a été soumise à des analyses de groupement et en composantes principales. Deux groupes, désignés *E. nemorosa* et *E. stricta*, ont été mis en évidence par les caractères des bractées et des feuilles caulinaires supérieures. Les données quantitatives correspondant à ces deux groupes ont été soumises à plusieurs analyses discriminantes (par étapes, linéaire et canonique). Les résultats obtenus ne permettent pas de reconnaître l'*E. borealis* et l'*E. nemorosa* comme deux taxons distincts. Ces plantes devraient être considérées comme faisant partie d'une seule et même espèce, l'*E. nemorosa*. Cependant, l'*E. stricta* est morphologiquement bien distincte de l'*E. nemorosa*. Des différences ont été observées entre les plantes d'*E. nemorosa* du Québec et celles de Terre-Neuve mais pas suffisamment pour reconnaître l'existence de taxons infraspécifiques. Rien dans les résultats n'a démontré l'existence d'hybridation entre l'*E. nemorosa* et l'*E. stricta*.

Mots clés : *Euphrasia borealis*, *Euphrasia nemorosa*, *Euphrasia stricta*, analyse numérique, Amérique du Nord, hybridation.

DOWNIE, S. R., QUINTIN, A., and MCNEILL, J. 1988. Le statut des *Euphrasia borealis*, *E. nemorosa* et *E. stricta* dans l'est de l'Amérique du Nord : une analyse numérique. *Can. J. Bot.* **66** : 2208–2216.

The taxonomic status of *Euphrasia borealis*, *E. nemorosa*, and *E. stricta* in eastern North America has been the subject of considerable controversy. A sample of 184 operational taxonomic units were scored for 58 morphological characters, and the resulting data matrix was subjected to cluster and principal component analyses. Two groups were recognized on the basis of bract and upper cauline leaf characters and designated as *E. nemorosa* and *E. stricta*. These two groups were then subjected to several discriminant analyses (stepwise, linear, and canonical) using quantitative data. The results do not support the recognition of *E. borealis* and *E. nemorosa* as separate taxa. These plants should be treated as a single species, for which the correct name is *E. nemorosa*. *Euphrasia stricta* is, however, morphologically distinct from *E. nemorosa*. Some geographic differentiation was observed between plants of *E. nemorosa* from Newfoundland and those from Quebec, but not enough to warrant the recognition of infraspecific taxa. No evidence of hybridization between *E. nemorosa* and *E. stricta* was found.

Key words: *Euphrasia borealis*, *Euphrasia nemorosa*, *Euphrasia stricta*, numerical analysis, North America, hybridization.

Introduction

Le genre *Euphrasia* (Scrophulariaceae) comprend environ 87 espèces réparties dans les régions froides et tempérées des deux hémisphères (Wettstein 1896). Ces hémiparasites annuels ont une très grande variabilité morphologique. Plusieurs taxons sont mal définis et ont été traités au niveau d'espèces pour les besoins de la nomenclature (Yeo 1978a). Dans la révision taxonomique la plus récente du genre en Amérique du Nord, Sell et Yeo (1970) reconnaissent 16 espèces. Parmi celles-ci, deux taxons sympatriques de l'est de l'Amérique du Nord, *E. borealis* (Townsend) Wettst. et *E. nemorosa* (Pers.) Wallr. semblent inséparables et créent beaucoup de confusion au point de vue taxonomique.

En 1896, von Wettstein a écrit la première monographie du genre *Euphrasia* où il reconnaît l'*E. americana* Wettst.

1. Auteur à qui faire parvenir toute correspondance, à l'adresse suivante : Department of Biology, University of Michigan, Ann Arbor, MI 48109-1048, États-Unis.

comme étant une espèce restreinte à l'Amérique du Nord et ayant des affinités avec l'espèce européenne *E. nemorosa*. Deux ans plus tard, Townsend (1898) a décrit l'*E. canadensis* Townsend. alors que Robinson (1901) a reconnu ce taxon comme étant l'*E. americana* var. *canadensis* B. L. Robins.

Dans leur révision des *Euphrasia* en Amérique du Nord, Fernald et Wiegand (1915) ont retenu l'*E. americana* et l'*E. canadensis* comme deux espèces ayant été introduites sur le continent. Pugsley (1930) a considéré l'*E. americana* comme étant inséparable de l'espèce européenne *E. brevipila* Burnat & Grelli, taxon nommé correctement *E. borealis* par la suite (Yeo 1970).

En 1940, Callen a travaillé sur du matériel de la péninsule de Gaspé et il a été le premier à noter la présence d'hybrides : *E. ×villosa* Callen (*E. americana* × *E. arctica*); *E. ×vestita* Callen (*E. americana* × *E. pennellii*); *E. ×aequalis* Callen (*E. americana* × *E. canadensis*) et *E. ×aspera* Callen (*E. arctica* × *E. canadensis*).

Gleason (1952) mentionne qu'il est douteux que le rang

d'espèce puisse être accordé à *E. americana* et *E. canadensis* car ils sont très similaires.

Sell et Yeo (1970) reconnaissent que le type de *E. americana* correspond à l'espèce européenne *E. nemorosa* et, même si la plupart des plantes ainsi identifiées par les botanistes nord-américains sont en fait *E. borealis*, ils traitent *E. americana* comme synonyme de *E. nemorosa*. Même si Sell et Yeo (1970) n'ont pas pu retrouver de spécimen type d'*E. canadensis*, ils affirment que la description originale et l'illustration de ce taxon sont identiques à *E. tetraquetra* (Bréb.) Arrond., mais la plupart des plantes auxquelles le nom d'*E. canadensis* a été assigné correspondent plutôt à *E. nemorosa*. De plus, les hybrides *E. ×vestita* et *E. ×aequalis* sont en fait *E. borealis*, et *E. pennellii* Callen est possiblement un hybride de *E. borealis* × *E. curta* (Fries) Wettst. (Sell et Yeo 1970). Des hybrides entre *E. borealis* et *E. nemorosa*, *E. borealis* et *E. stricta* J. P. Wolff ex J. F. Lehm. et *E. nemorosa* et *E. stricta* ont aussi été rapportés (Sell et Yeo 1970). En 1971, Yeo traite *E. borealis* comme étant *E. arctica* ssp. *borealis* (Townsend) P. F. Yeo et met *E. curta* synonyme de *E. nemorosa* puisqu'il n'a observé aucune différence entre ces deux espèces.

Selon Sell et Yeo (1970), *E. nemorosa* a des feuilles glabres ou un peu ciliées alors que *E. borealis* a des feuilles glanduleuses. Dans un premier examen des spécimens, nous avons constaté que des collections annotées par Yeo comme étant *E. borealis* ne sont pas glanduleuses alors que d'autres de *E. nemorosa* le sont.

Selon Karlsson (1976), il semble impossible, pour le matériel scandinave, de retenir *E. arctica sensu* Yeo (qui inclu la ssp. *borealis*) comme étant une espèce distincte de *E. stricta*. Selon lui, *E. arctica*, *E. nemorosa* et *E. stricta* devraient être réunis pour former un groupe d'espèces, le complexe *E. stricta*. De plus, Karlsson (1976) croit que le concept actuel d'espèce dans le genre *Euphrasia* est possiblement erroné. Plusieurs des caractères considérés importants pour délimiter les espèces en Amérique du Nord et en Europe (Sell et Yeo 1970; Yeo 1978b) sont corrélés et forment des complexes adaptatifs dépendants de l'habitat et des facteurs climatiques. Ces caractères sont la longueur et le nombre d'entre-noeuds, la ramification, la taille des graines, de la capsule et des feuilles ainsi que leur forme. De plus, il y a souvent une grande variabilité dans les populations et des populations adjacentes peuvent différer considérablement (Karlsson 1986).

Une analyse numérique de spécimens d'*E. nemorosa*, *E. borealis* et *E. stricta* (*sensu* Sell et Yeo 1970) de l'est de l'Amérique du Nord permettra de déterminer si le statut d'espèce est justifié pour ces trois taxons. On pourra ainsi clarifier les frontières entre les taxons, déterminer les caractères utiles pour les distinguer, constater l'étendue de la variation morphologique dans ceux-ci et voir s'il y a des hybrides.

Matériel et méthodes

Environ 550 spécimens provenant des herbiers suivants ont été examinés : Musée national des sciences naturelles du Canada, Ottawa (CAN); Centre de recherche biosystématique, Agriculture Canada, Ottawa (DAO); Herbarium de l'université McGill (inclus l'herbier personnel de feu E. O. Callen), Sainte-Anne-de-Bellevue (MTMG); Herbarium Albion R. Hodgdon, université du New Hampshire, Durham (NHA). Ils représentent *E. borealis*, *E. nemorosa*, *E. americana*, *E. canadensis*, *E. stricta* et des hybrides entre ces taxons (*sensu* Callen 1940 et Sell et Yeo 1970) dans l'est de l'Amérique du Nord. Une liste de tous les spécimens vérifiés dans cette étude est dis-

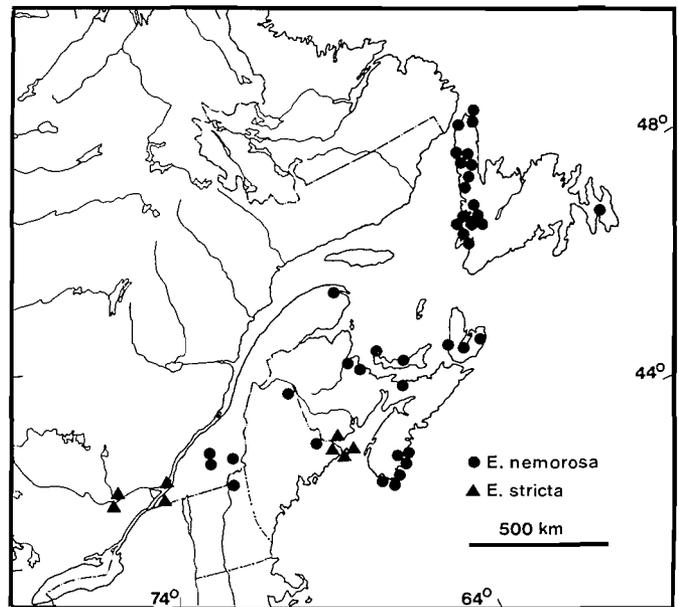


FIG. 1. Distribution, dans l'est de l'Amérique du Nord, des localités de *Euphrasia* « *borealis* – *nemorosa* » et de *E. stricta* utilisés dans l'analyse numérique.

ponible au Dépôt des données non publiées, Institut canadien de l'information scientifique et technique (ICIST), Conseil national de recherches du Canada, chemin de Montréal, édifice M-55, Ottawa (Ontario), Canada K1A 0R6.

Pour les analyses numériques, 184 individus provenant de 50 localités ont été échantillonnés parmi les spécimens représentatifs qui ont été examinés (tableau 1). Trois des ces localités sont situées dans les îles Britanniques alors que la répartition des 47 autres est illustrée à la figure 1. Ces plantes devaient avoir des graines matures dans au moins une capsule et une fleur épanouie. Chacune des plantes d'une localité spécifique a été traitée comme une unité taxonomique opérationnelle (UTO) distincte. De deux à cinq individus par localité ont été examinés et chaque caractère quantitatif représente une moyenne de deux à huit mesures.

Les caractères morphologiques ont été choisis en fonction du traitement fait par différents auteurs (Sell et Yeo 1970; Karlsson 1976; Barker 1982) et des critères que nous avons considérés importants pour la taxonomie de ce groupe. Parmi les 58 critères retenus (tableau 2; fig. 2), 30 sont végétatifs et 28 sont floraux et ils sont qualitatifs ou quantitatifs.

Une inspection des données et des statistiques sommaires pour les caractères par régions géographiques d'une part, et sans égards à celles-ci d'autre part, a été obtenue grâce à un programme (S199) créé par un groupe de l'Institut de recherche en génie et en statistiques (Agriculture Canada, Ottawa). Pour tous les caractères continus, les valeurs estimées de la symétrie et de l'aplatissement ne s'éloignaient pas suffisamment de zéro pour qu'une transformation des données soit nécessaire. Elles n'ont été que standardisées pour donner le même poids à chaque caractère.

Une analyse de variance (ANOVA) a été réalisée en utilisant les individus comme UTO et les populations comme groupes pour estimer la capacité des caractères à différencier les populations. Huit caractères (12, 15, 16, 27, 28, 40, 46 et 54) ont été éliminés des analyses numériques suivantes parce qu'ils étaient significativement plus variables dans les populations qu'entre elles.

Les données obtenues ont alors été soumises à une gamme d'analyses numériques incluant une analyse en composantes principales (ACP) et quatre algorithmes de groupement : à liens simples (*simple linkage*), à liens complets (*complete linkage*), selon l'association moyenne (UPGMA) et le type flexible de Lance et Williams (1967), avec $\alpha = 0,625$ et $\beta = -0,25$. Puisque les caractères choisis sont

TABLEAU 1. Spécimens représentatifs de l'*Euphrasia nemorosa* et de l'*E. stricta* utilisés pour l'analyse numérique

<i>Euphrasia nemorosa</i> (incluant <i>E. americana</i> , <i>E. borealis</i> , <i>E. canadensis</i> et des hybrides)	
CANADA	
Île-du-Prince-Édouard	Cté de Prince : 1 mi. s.w. North Point 28/07/53 <i>D. Erskine</i> 2166 (DAO). Cté de Queens : Cavendish 01/08/68 <i>F. M. Wallace</i> 250 (MTMG).
Nouveau-Brunswick	Cté de Kent : Carleton, 0.5 mi. n.w. along Hwy. 11 from jct. of Hwy. 180, Kouchibouguac National Park 05/08/77 <i>D. Munro</i> 1416 (DAO). Cté de Northumberland : ca. 3 km s.e. of Loggieville 25/08/76 <i>J. McNeill</i> 5033 (DAO).
Nouvelle-Écosse	Cté du Cape Breton : Louisbourg, lighthouse 20/08/78 <i>J. McNeill & M. E. Barkworth</i> 6168 (DAO). Cté de Cumberland : Northport Provincial Park, between Tidnish and Pugwash 12/07/79 <i>J. McNeill</i> 6508 (DAO). Cté d'Inverness : Shore Road off Hwy. 19, ca. 4 km n. Judique 27/08/76 <i>J. McNeill</i> 5070 (DAO). Cté de Queens : East Berlin, between Medway and Mersey estuaries 31/08/76 <i>J. McNeill</i> 5143 (DAO), 5145 (DAO), 5146 (DAO). Cté de Richmond : St-Peter, ca. 30 m above southern shore of St-Peter's Bay and w.s.w. of sewage settling pond 22/08/78 <i>J. McNeill & M. E. Barkworth</i> 6206 (DAO). Cté de Shelburne : Cape Sable Island, Stoney Isle Village 01/09/76 <i>J. McNeill</i> 5160 (DAO); Cape Sable Island, 3 km s. Centreville 01/09/76 <i>J. McNeill</i> 5156 (DAO); Bon Portage Island 14/07/66 <i>E. C. Smith, D. L. Pick & R. W. Hounsell</i> 23610 (DAO).
Québec	Cté de Frontenac : between La Guadeloupe and St-Hilaire-de-Dorset 27/08/78 <i>J. McNeill</i> 6226 (DAO). Cté de Gaspé est : Gaspé 12/07/55 <i>G. & P. H. DuBoulay</i> 1119 (MTMG). Cté de Wolfe : Lac Aylmer (baie de Disraeli ouest) 31/07/67 <i>C. Hamel</i> 12760 (MTMG); Breeches Lake, w. of Disraeli 02/08/65 <i>V. Blais, G. Deshaies & P. Forest</i> 10644 (MTMG).
Terre-Neuve	Péninsule d'Avalon : between Mount Carmel and Salmonier 14/08/78 <i>J. McNeill</i> 6102 (DAO). Péninsule Nord : Flowers Cove 11/08/78 <i>J. McNeill</i> 6051 (DAO); between Three-Mile Rock and Parsons Pond 10/08/78 <i>J. McNeill</i> 6102 (DAO), 6015 (DAO); Port-au-Choix, road to Point Riche ca. 0.5 km from lighthouse 10/08/78 <i>J. McNeill</i> 6041 (DAO), 6043 (DAO); Hawkes Bay, track ca. 2 km w. Highway 430 10/08/78 <i>J. McNeill</i> 6020 (DAO); Hawkes Bay 10/08/78 <i>J. McNeill</i> 6021 (DAO); St-Anthony, n. side of St-Anthony Harbour 11/08/78 <i>J. McNeill</i> 6077 (DAO), 6077A (DAO). Sud-Ouest : Kippens, over mouth of Romaines Brook 19/08/78 <i>J. McNeill & M. E. Barkworth</i> 6159 (DAO); Two Guts Pond by Point-au-Mal ca. 12 km n.w. of Stephenville 19/08/78 <i>J. McNeill & M. E. Barkworth</i> 6157 (DAO). Ouest : Corner Brook, Curling, Allen's Road 09/08/78 <i>J. McNeill</i> 6001 (DAO); York Harbour to Park Harbour, near Corner Brook 19/08/78 <i>J. McNeill & M. E. Barkworth</i> 6135 (DAO), 6149 (DAO); ca. 1 km s. Deer Lake 09/08/78 <i>J. McNeill</i> 6009 (DAO); Steady Brook, ca. 10 km e. n. e. from Corner Brook 09/08/78 <i>J. McNeill</i> 6003 (DAO), 6008 (DAO).
ÉTATS-UNIS	
Maine	Cté d'Aroostook : New Sweden 19/08/41 <i>G. D. Chamberlain</i> 3181 (NHA). Cté de Washington : Waite 08/08/35 <i>A. R. & Ms. Hodgdon, G. B. & R. Rossbach</i> 2410 (NHA).
New Hampshire	Clarksville 23/07/60 <i>A. R. Hodgdon</i> 11962 (DAO).
EUROPE	
Angleterre	Buckinghamshire : New Bradwell 12/09/43 <i>E. O. Callen</i> 742 (MTMG). South Devon : Orley Common 08/07/37 <i>T. Stephenson</i> 248 (MTMG).
Écosse	Orkney Islands : South Burray ?/07/42 <i>W. French</i> 728 (MTMG).
<i>Euphrasia stricta</i>	
CANADA	
Nouveau-Brunswick	Cté de Charlotte : Campobello Island 15/08/73 <i>P. Yeo, A. R. Hodgdon & R. B. Pike</i> 20231 (NHA); Charlotte Island 12/09/62 <i>A. R. Hodgdon & R. B. Pike s.n.</i> (NHA); New River Beach between St-Georges and St-John 05/09/76 <i>J.-McNeill</i> 5202 (DAO).
Ontario	Municipalité régionale d'Ottawa—Carleton : Stoney Swamp, near Bell's Corners 17/09/86 <i>J. McNeill s.n.</i> (DAO).
Québec	Cté de Gatineau : Gatineau Park, McKlosky Road Trail at Meach Lake 05/08/85 <i>D. S. Katz</i> 318 (DAO). Cté de Huntingdon : Covey Hill 19/07/51 <i>L. M. Terrill</i> 6552 (MTMG). Île de Montréal : Outrement 08/09/82 <i>M. St-Pierre</i> 11 (MTMG).
ÉTATS-UNIS	
Maine	Cté de Washington : North Lubec 26/08/64 <i>R. B. Pike & R. Burns s.n.</i> (NHA).

NOTA : Les dates sont indiquées comme suit : jour/mois/année.

TABLEAU 2. Caractères morphologiques étudiés sur les spécimens d'herbier de l'*Euphrasia nemorosa* et de l'*E. stricta* et leur mode d'attribution

Tige

1. Hauteur de la plante
2. Hauteur de la tige principale jusqu'à la base de l'inflorescence
3. Nombre d'entre-nœuds sur la tige principale
4. Nœud auquel l'inflorescence commence
5. Ramifications (1, absentes; 2, présentes)
6. Longueur de l'entre-nœud floral inférieur
7. Longueur de l'entre-nœud caulinaire supérieur

Feuilles caulinaires supérieures

8. Longueur
9. Largeur
10. Longueur des dents (feuille immédiatement sous le premier nœud floral)
11. Nombre de paires de dents
12. Forme (1, ovale; 2, largement ovale)
13. Sommet (1, acuminé; 2, aigü; 3, obtus-aigü; 4, obtus-émoussé)
14. Base (1, cunéaire; 2, tronquée)
15. Marge (1, serrée; 2, dentée)
16. Dents basales (1, étalées; 2, ascendantes)
17. Glandularité (1, absente; 2, présente)
18. Pubescence (1, glabre; 2, clairsemée; 3, courte-ciliée)

Bractées inférieures

19. Orientation des bractées (1, étalées; 2, dressées)
20. Longueur
21. Largeur
22. Longueur des dents (bractée au premier nœud floral)
23. Nombre de paires de dents
24. Forme (1, ovale; 2, largement ovale; 3, très largement ovale)
25. Sommet (1, acuminé; 2, aigü; 3, obtus-aigü; 4, obtus-émoussé)
26. Base (1, cunéaire; 2, tronquée)
27. Marge (1, serrée; 2, dentée)
28. Dents basales (1, étalées; 2, ascendantes)
29. Glandularité (1, absente; 2, présente)
30. Pubescence (1, glabre; 2, clairsemée; 3, courte-ciliée)

Corolle (fleur la plus basse sur la tige principale)

31. Longueur de la corolle
32. Longueur du tube
33. Longueur de la lèvre inférieure
34. Longueur de la base de la corolle à l'insertion des étamines postérieures
35. Longueur de la base de la corolle à l'insertion des étamines antérieures
36. Largeur de la lèvre supérieure
37. Largeur de la lèvre inférieure
38. Profondeur de la fente entre les lobes supérieurs
39. Profondeur des fentes entre les lobes inférieurs

Androcée

40. Longueur des filets postérieurs
41. Longueur des filets antérieurs
42. Longueur des anthères
43. Largeur des anthères
44. Longueur des barbes sur les anthères antérieures

Gynécée

45. Longueur du style
46. Longueur de l'ovaire
47. Nombre d'ovules

Calice

48. Longueur
49. Longueur des dents
50. Glandularité (1, absente; 2, présente)
51. Pubescence (1, glabre; 2, courte-ciliée)

Capsule

52. Longueur
53. Largeur
54. Forme (1, elliptique; 2, oblongue; 3, obovée)
55. Sommet (1, émarginé; 2, tronqué; 3, obtus)
56. Nombre de graines
57. Longueur des graines

Inflorescence

58. Nombre de fleurs et de fruits sur l'axe principale (1, 1-10; 2, 11-20; 3, 21-30; 4, 31 et plus)

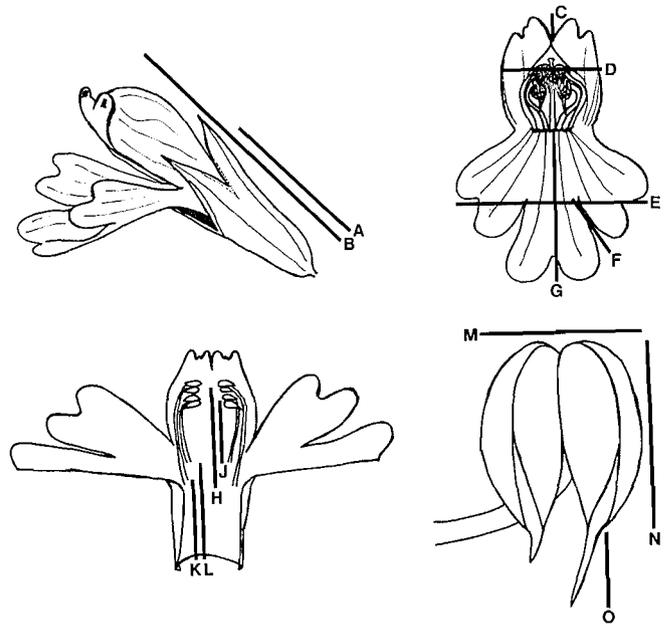


FIG. 2. Représentation des différentes parties de la fleur de l'*Euphrasia* qui ont été mesurées: A, longueur du tube; B, longueur de la corolle; C, profondeur de la fente entre les lobes supérieurs; D, largeur de la lèvre supérieure; E, largeur de la lèvre inférieure; F, profondeur des fentes entre les lobes inférieurs; G, longueur de la lèvre inférieure; H, longueur des filets postérieurs; J, longueur des filets antérieurs; K, longueur de la base de la corolle à l'insertion des étamines postérieures; L, longueur de la base de la corolle à l'insertion des étamines antérieures; M, largeur de l'anthère; N, longueur de l'anthère; O, longueur des barbes sur les anthères antérieures.

binaires, multiples ou quantitatifs, le coefficient de similarité de Gower (Gower 1971) a été utilisé pour mesurer la similarité entre les paires d'UTO dans les analyses de groupement.

Dans une autre série d'analyses, les UTO représentant l'*E. stricta* ont été enlevées et les relations entre les UTO restantes ont été étudiées selon les mêmes procédures que ci-dessus.

Pour les analyses discriminantes, les données doivent être attribuées à des groupes connus a priori. Ici, le nombre de taxons a priori a été déterminé par le nombre de groupes obtenus par les algorithmes de groupement et l'ACP. Les caractères utilisés doivent être quantitatifs à cause des différentes hypothèses à la base des analyses discriminantes. La classification a priori des UTO en groupes doit être basée sur des caractères différents de ceux utilisés dans les analyses discriminantes. Les caractères utilisés pour déterminer les groupes dans les analyses de groupement et l'ACP ont donc été exclus. Initialement, 35 caractères quantitatifs (1-4, 6-11, 20-23, 31-39, 41-45, 47-49, 52-53 et 56-57) ont été utilisés.

Relativement peu de caractères sont nécessaires pour bien définir les groupes ou pour séparer clairement les taxons. Une analyse discriminante par étapes a été utilisée pour trouver le meilleur sous-échantillon de caractères qui permet de différencier les groupes d'UTO déterminés a priori. Une analyse discriminante linéaire a d'abord été réalisée avec 35 caractères quantitatifs, puis avec le sous-échantillon déterminé précédemment. Les fonctions de classification calculées ont été utilisées pour classer les UTO de groupes connus en taxons. La distinction entre les groupes a été mise en évidence par une analyse discriminante canonique. Des combinaisons linéaires de caractères qui maximisent les différences entre les groupes et minimisent les différences à l'intérieur de ceux-ci ont été trouvées.

Le logiciel CLUSTERIT (S075) Cluster Analysis (Lefkovich 1981) a été utilisé pour produire les quatre phénogrammes. Pour l'ANOVA, l'ACP et les analyses discriminantes par étapes, linéaire et canonique, les programmes ANOVA, PRINCOMP, STEPDISC, DISCRIM et CANDISC, respectivement, du logiciel Statistical Analysis

NOTA: Tous les caractères quantitatifs sont exprimés en millimètres.

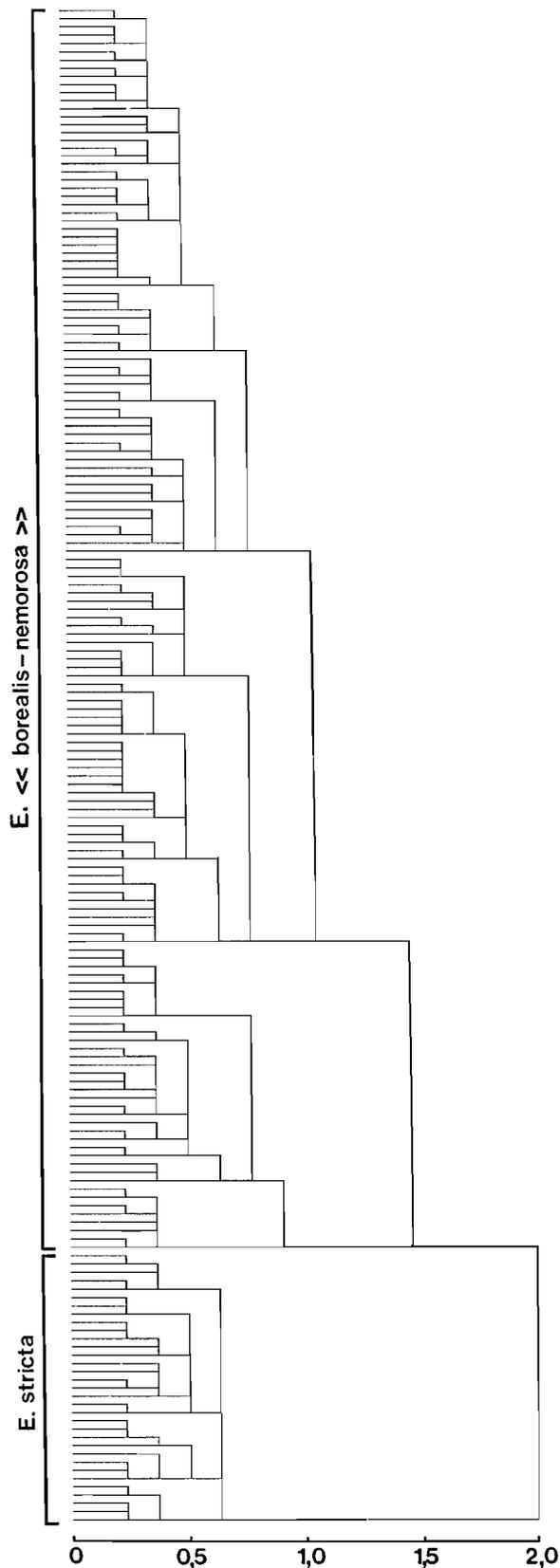


FIG. 3. Dendrogramme des 184 UTO obtenu par groupement de type flexible ($\alpha = 0,625$; $\beta = -0,25$).

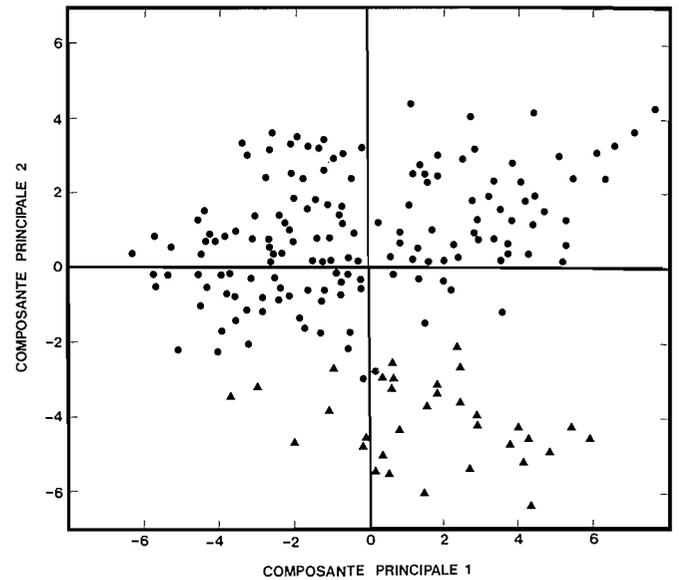


FIG. 4. Ordination des 184 UTO sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales. ●, *E. « borealis-nemorosa »*; ▲, *E. stricta*.

System (SAS Institute Inc. 1985) ont été choisis. Tous les programmes ont été exécutés sur l'ordinateur central de l'Université d'Ottawa. La matrice des données est déposée à l'ICIST.

Résultats

Toutes les analyses de groupement, sauf celle à liens simples, font ressortir les UTO désignées précédemment comme étant l'*E. stricta*, comme un groupe distinct. Ceci est en accord avec nos tentatives d'identification lors de la prise des données. Le dendrogramme obtenu par le groupement de type flexible (fig. 3) sépare clairement ces UTO d'*E. stricta* des autres qui forment le groupe *E. « borealis-nemorosa »* comprenant les hybrides entre ces taxons.

La distribution des UTO selon les deux premiers axes et selon le second et le troisième axe de l'analyse en composantes principales est illustrée aux figures 4 et 5 respectivement. Les trois premières composantes expliquent 42,0% (19,8, 12,2 et 10,0%, respectivement) de la variance totale des données; les 47 axes restants comptent chacun pour 5,8% ou moins. Une séparation des UTO en deux groupes, l'*E. « borealis-nemorosa »* et l'*E. stricta*, identiques à ceux obtenus par le groupement de type flexible, a été réalisée sur la deuxième composante principale.

Huit caractères contribuent plus que les autres à la variance totale de la composante principale 1. Par ordre décroissant d'importance, ces caractères sont la longueur des feuilles caulinaires supérieures et des bractées, leur largeur, la longueur de l'entre-noeud caulinaire supérieur, la longueur du calice, la hauteur de la plante et la longueur de l'entre-noeud floral inférieur. Les UTO ayant une valeur positive élevée ont de grosses feuilles et bractées, de longs entre-noeuds, un calice long et une grande taille. Inversement, les UTO ayant une valeur négative élevée sont plus petites pour ces mêmes caractères.

Les caractères ayant un effet prononcé sur l'ordination des UTO sur la composante principale 2 incluent, par ordre décroissant d'importance, le degré de pubescence sur les feuilles caulinaires supérieures, l'orientation des bractées, le degré de pubescence sur les bractées, la forme de la base des

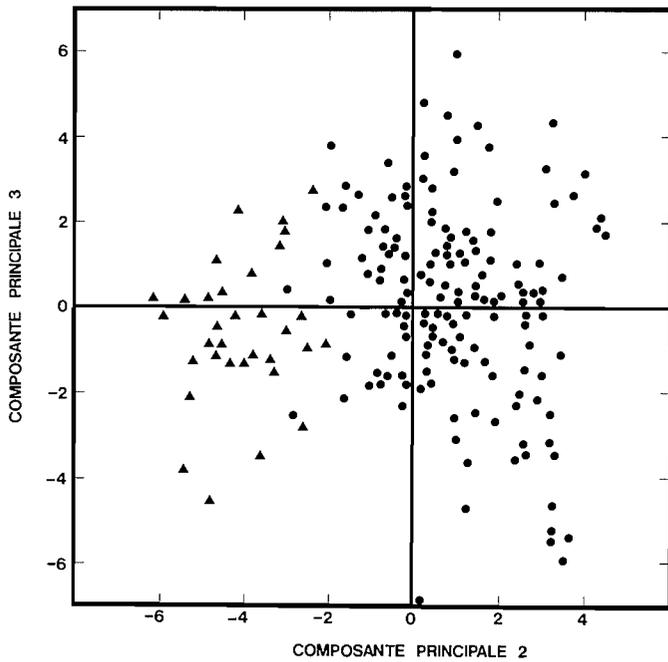


FIG. 5. Ordination des 184 UTO sur le second et le troisième axe de l'analyse en composantes principales. ●, *E. « borealis-nemorosa »*; ▲, *E. stricta*.

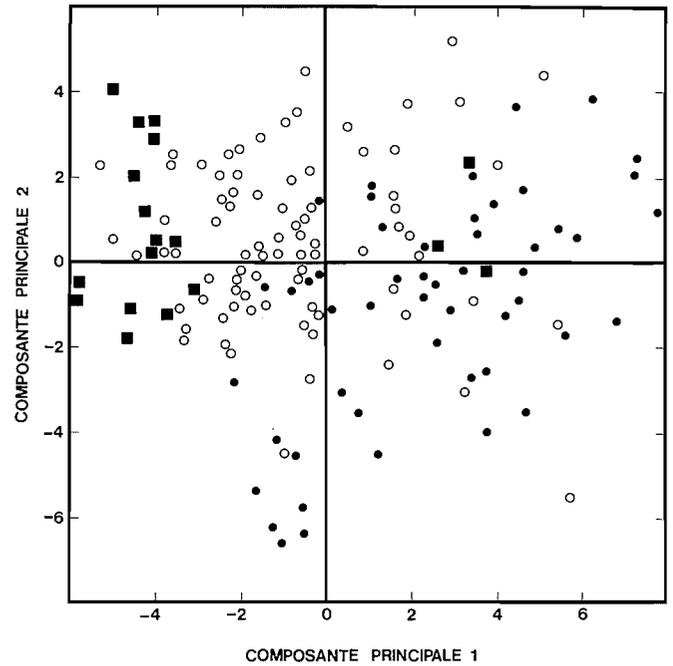


FIG. 6. Ordination des 151 UTO de l'*E. « borealis-nemorosa »* sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales. ●, Terre-Neuve; ■, Québec; ○, toutes les autres régions géographiques.

bractées et des feuilles caulinaires supérieures et la présence ou l'absence de glandularité sur les bractées et les feuilles caulinaires supérieures. Les UTO avec des valeurs positives élevées ont des bractées étalées, des feuilles caulinaires supérieures ainsi que des bractées tronquées à la base, glandulaires et couvertes d'une pubescence courte-ciliée. À l'opposé, les UTO avec des valeurs négatives élevées ont des bractées dressées, des feuilles caulinaires supérieures et des bractées glabres avec une base cunéaire.

Les caractères contribuant à la variance totale de la composante principale 3 sont, par ordre décroissant d'importance, la largeur des feuilles caulinaires supérieures, la longueur de la corolle, la longueur des feuilles caulinaires supérieures, la longueur des dents des feuilles caulinaires supérieures, la hauteur de la plante, la présence ou l'absence de ramifications, le nombre de fleurs et de fruits sur l'axe principal et le nombre d'entre-nœuds par tige. Les UTO avec des valeurs positives élevées sont grandes, avec des ramifications, beaucoup de fleurs et de capsules, une corolle courte et de grandes feuilles portant de longues dents. Les UTO avec des valeurs négatives élevées sont petites, sans ramifications, avec peu de fleurs et de capsules, une grosse corolle et de petites feuilles avec de petites dents.

Le groupement de type flexible (fig. 3) suggère l'existence d'autres groupes à l'intérieur de l'*E. « borealis-nemorosa »*. Après que les UTO représentant l'*E. stricta* eurent été retirés des données, 15 caractères n'étant pas aptes à différencier les populations ont été enlevés (12, 15, 16, 19, 22, 24, 26, 27, 28, 34, 40, 44, 46, 52 et 54). La distribution des UTO du groupe *E. « borealis-nemorosa »* selon les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales est montrée en figure 6. Ces deux axes comptent pour 35,9% de la variance totale des données. Les UTO ayant une valeur positive élevée sur la première composante principale ont de grosses bractées et feuilles caulinaires supérieures, de longs entre-nœuds, une corolle avec une grosse lèvre inférieure et un long calice; ce

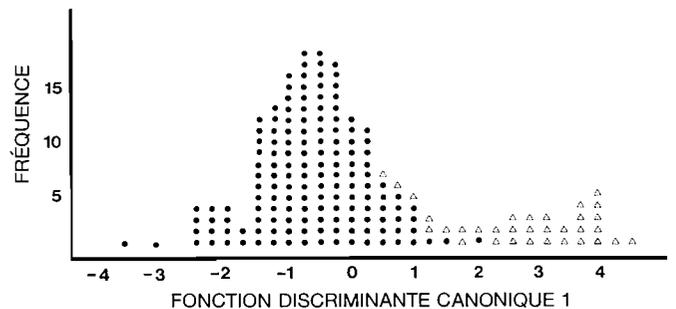


FIG. 7. Histogramme des valeurs discriminantes de 35 caractères morphologiques pour 151 UTO de l'*E. nemorosa* (●) et 33 UTO de l'*E. stricta* (Δ).

sont, le plus souvent, des plantes de Terre-Neuve. À l'inverse, toutes les plantes du Québec, sauf trois, ont des bractées, des feuilles caulinaires supérieures, des entre-nœuds, la lèvre inférieure de la corolle et le calice plus petits ainsi que des valeurs négatives élevées sur la première composante principale. Les plantes des autres régions géographiques sont habituellement intermédiaires en taille par rapport aux mêmes caractères. Les UTO forment un continuum ayant pour extrêmes les plantes de Terre-Neuve et celles du Québec. De la même façon, il n'y a pas eu de séparation claire entre les UTO du groupe *E. « borealis-nemorosa »* par les analyses de groupement. Les UTO ayant été identifiées par d'autres auteurs comme étant l'*E. borealis*, l'*E. nemorosa*, l'*E. canadensis*, l'*E. americana*, des hybrides entre ces taxons ou les collections représentant les îles Britanniques ne peuvent pas être séparées, ni par les analyses de groupement, ni par l'analyse en composantes principales.

Les deux groupes (ou taxons) obtenus, *E. « borealis-nemorosa »* et *E. stricta*, peuvent être rapidement différenciés par

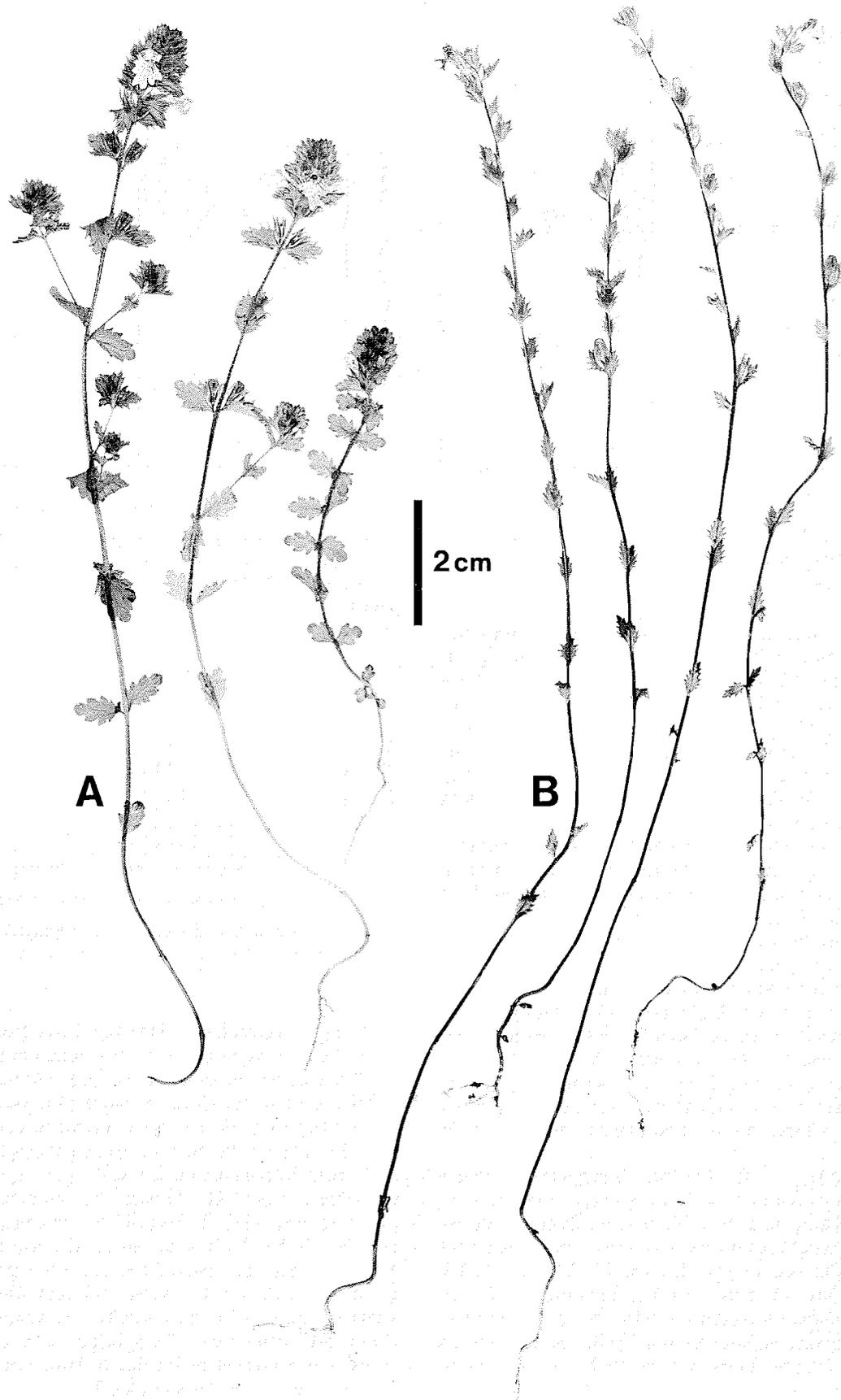


FIG. 8. Spécimens représentatifs (A) de l'*Euphrasia nemorosa* (J. McNeill & M. E. Barkworth 6159) et (B) de l'*E. stricta* (J. McNeill 17/09/86).

cinq caractères : l'orientation des bractées (19), la forme de la base des bractées et des feuilles caulinaires supérieures (14 et 26) et la présence ou l'absence de glandularité sur les bractées et les feuilles caulinaires supérieures (17 et 29). Puisque tous les caractères diagnostiques sont qualitatifs, tous les caractères quantitatifs ont été utilisés pour les analyses discriminantes. Celles-ci ont permis de déterminer si les deux groupes se distinguent aussi par des caractères quantitatifs.

Dans l'analyse discriminante par étapes, trois caractères sont significatifs à 0,0001 et ont les valeurs de F les plus élevées pour la classification. Ils permettent de différencier les UTO de l'*E. « borealis-nemorosa »* de celles de l'*E. stricta*. Par ordre décroissant d'importance, ces caractères sont le nombre de graines (56), la longueur du calice (48) et la longueur de la capsule (52). Cependant, l'utilisation de ces trois caractères seulement procure un λ de Wilks ayant une valeur plus élevée, et une probabilité plus faible d'avoir une classification correcte par analyse discriminante linéaire qu'en utilisant les 35 caractères quantitatifs. Des fonctions de classification ont été déterminées pour tous les caractères quantitatifs. Ces caractères ont été utilisés pour définir une fonction discriminante canonique simple pour les UTO identifiées comme étant l'*E. « borealis-nemorosa »* et l'*E. stricta*. La fonction discriminante a une valeur propre de 1,70 et une corrélation canonique de 0,79. La contribution relative des caractères à la fonction discriminante canonique est identique par le rang, en importance, à l'analyse discriminante par étapes. Les valeurs discriminantes sont illustrées dans un histogramme à la figure 7. Bien qu'il y ait un peu de recouvrement entre l'*E. « borealis-nemorosa »* et l'*E. stricta*, les résultats de l'analyse discriminante linéaire démontrent que toutes les UTO ont été reclassifiées dans le groupe auquel elles ont été assignées a priori. Ces deux groupes devraient être reconnus comme des taxons séparés car les résultats de la classification sont élevés, particulièrement après le retrait de tous les caractères quantitatifs.

Discussion

La reconnaissance de l'*E. borealis* et de l'*E. nemorosa* comme deux taxons distincts, telle que proposée par Sell et Yeo (1970), ne peut être maintenue sur la base d'une analyse numérique utilisant des données morphologiques. Les résultats démontrent clairement que ces deux taxons devraient être considérés comme une seule espèce et placés sous le nom le plus ancien d'*E. nemorosa*. De nouvelles études seront nécessaires pour déterminer si l'*E. nemorosa* doit être maintenu au rang d'espèce ou considéré comme une sous-espèce d'un autre taxon d'*Euphrasia* tel que l'*E. arctica*. Les caractères qui étaient considérés importants pour distinguer l'*E. borealis* et l'*E. nemorosa*, tels que le noeud auquel l'inflorescence commence, la glandularité des feuilles, leur pubescence et leur taille, la longueur de la capsule et de la corolle, peuvent être extrêmement variables dans une population ainsi que d'une région géographique à une autre.

Les analyses numériques ont clairement démontré que l'*E. nemorosa* et l'*E. stricta* sont distincts. Les deux groupes sont mis en évidence par trois analyses de groupement et par la distribution des UTO dans les analyses en composantes principales et les analyses discriminantes linéaire et canonique. Les caractères les plus utiles pour distinguer les deux taxons sont l'orientation des bractées, la forme de la base des feuilles caulinaires supérieures et des bractées, leur glandularité et leur pubescence, le nombre de graines par capsule,

la longueur du calice et celle de la capsule. Seulement trois caractères quantitatifs (48, 52 et 56) sont significativement différents entre les espèces.

L'*Euphrasia stricta* est caractérisé par ses bractées dressées, glabres, parfois avec une pubescence clairsemée, mais jamais glandulaires et ayant une base cunéaire. Les dents du calice ainsi que celles des feuilles et des bractées sont longues et effilées. Le nombre de graines par capsule varie de 11–16 à 30, la longueur de la capsule varie de 3,8–4 à 6,3–6,5 mm et celle du calice de 4,2–5 à 6,5–6,8 mm. L'*Euphrasia nemorosa* est caractérisé par ses bractées étalées, pubescentes parfois glandulaires et ayant une base tronquée. Les dents du calice ainsi que celles des feuilles et des bractées sont courtes et plutôt émoussées. Le nombre de graines par capsule varie de 5–8 à 20–24, la longueur de la capsule varie de 2,1–2,8 à 5,6–5,9 mm et celle du calice de 2–4 à 6,6–7,3 mm. Ces caractères permettent de distinguer l'*E. stricta* et l'*E. nemorosa* sur le terrain (fig. 8). Aucune évidence d'hybridation entre l'*E. nemorosa* et l'*E. stricta*, telle que proposée par Sell et Yeo (1970), n'a été démontrée.

Bien que le groupement de type flexible (fig. 3) suggère l'existence d'autres groupes à l'intérieur de l'*E. nemorosa*, les résultats des analyses de groupement et en composantes principales utilisant les UTO de l'*E. nemorosa* ne permettent pas de distinguer d'autres groupes. Ces faits appuient nos observations préliminaires selon lesquelles il y aurait différenciation géographique chez l'*E. nemorosa*. Les plantes de Terre-Neuve ont des feuilles, des bractées et des fleurs plus grosses que celles du Québec. Ce n'est toutefois pas suffisant pour justifier l'existence de taxons infraspécifiques. Des études de croissance en conditions contrôlées seront indispensables pour déterminer si les différences observées sont génétiques ou dépendantes de l'habitat.

La plupart des collections d'*E. stricta* de l'Ontario et du Québec qui ont été examinées datent des 20 dernières années, ce qui laisse croire que ces plantes ont récemment migré dans ces régions. L'*Euphrasia nemorosa* et l'*E. stricta* sont sympatriques dans l'est de l'Amérique du Nord, mais il est possible que l'extension de l'*E. stricta* vers l'ouest soit plus récente que celle de l'*E. nemorosa* (Downie et McNeill 1989).

Remerciements

Ce projet a été rendu possible grâce à une subvention du Conseil national de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) à J. M. et à une bourse de recherche d'été en milieu universitaire du même organisme à A. Q. Les auteurs sont particulièrement reconnaissant au CRSNG, à Deborah Katz-Downie pour son aide au laboratoire et sur le terrain ainsi qu'à Kathy Pryer pour ses commentaires et ses suggestions sur le manuscrit. Les commentaires de B. R. Baum et de deux critiques anonymes ont été très appréciés. Nous remercions aussi les conservateurs des différents herbiers pour les plantes qu'ils nous ont prêtées.

- BARKER, W. R. 1982. Taxonomic studies in *Euphrasia* L. (Scrophulariaceae). A revised infrageneric classification and a revision of the genus in Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.* **5** : 1–304.
- CALLEN, E. O. 1940. Studies in the genus *Euphrasia* L. Part 1. *J. Bot. (London)*, **78** : 213–218.
- DOWNIE, S. R., et McNEILL, J. 1989. Description and distribution of *Euphrasia stricta* in North America. *Rhodora*. Sous presse.
- FERNALD, M. L., et WIEGAND, K. M. 1915. The genus *Euphrasia* in North America. *Rhodora*, **17** : 181–201.
- GLEASON, H. A. 1952. The new Britton and Brown illustrated flora

- of the northeastern United States and the adjacent Canada. Vol. 3. Reprinted by Hafner Publishing Co., Inc., New York, 1968.
- GOWER, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, **27** : 857–874.
- KARLSSON, T. 1976. *Euphrasia* in Sweden: hybridization, parallelism, and species concept. *Bot. Not.* **129** : 49–60.
- 1986. The evolutionary situation of *Euphrasia* in Sweden. *Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups.* **XXVII**(2) : 61–71.
- LANCE, G. N., et WILLIAMS, W. T. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Comput. J.* **9** : 373–380.
- LEFKOVITCH, L. P. 1981. Clustrit (S075). A cluster analysis package. Section Recherche statistique, Centre de recherche technique et de statistique, Direction générale de la recherche, Agriculture Canada, Ottawa.
- PUGSLEY, H. W. 1930. A revision of the British Euphrasiae. *Bot. J. Linn. Soc.* **48** : 467–544.
- ROBINSON, B. L. 1901. The North American *Euphrasia*. *Rhodora*, **3** : 270–276.
- SAS INSTITUTE INC. 1985. SAS user's guide: statistics. Version 5 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SELL, P. H., et YEO, P. F. 1970. A revision of the North American species of *Euphrasia* L. (Scrophulariaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **63** : 189–234.
- TOWNSEND, F. 1898. *Euphrasia canadensis*, nov. sp. *J. Bot. (London)*, **36** : 1–2.
- VON WETTSTEIN, R. 1896. Monographie der Gattung *Euphrasia*. W. Engelmann, Leipzig.
- YEO, P. F. 1970. *Euphrasia brevipila* and *E. borealis* in the British Isles. *Watsonia*, **8** : 41–44.
- 1971. Revisional notes on *Euphrasia*. *Bot. J. Linn. Soc.* **64** : 353–381.
- 1978a. *Euphrasia*: a taxonomically critical group with normal sexual reproduction. *Dans Essays in plant taxonomy. Éditeur* : H. E. Street. Academic Press, London. pp. 143–162.
- 1978b. A taxonomic revision of *Euphrasia* in Europe. *Bot. J. Linn. Soc.* **77** : 223–334.