Zeitschrift: Archives des sciences [1948-1980]
Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band: 21 (1968)
Heft: 2

Artikel: Animadversiones aliquae ad silenarum et imprimis physolychnidum migrationes

Autor: Bocquet, G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-739406

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 06.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

582.669.26 : 581.9

ANIMADVERSIONES ALIQUAE AD SILENARUM ET IMPRIMIS PHYSOLYCHNIDUM MIGRATIONES

PAR

G. BOCQUET

RÉSUMÉ

Des remarques biogéographiques se trouvent ici regroupées en marge d'une révision systématique des *Silene* sect. *Physolychnis*. La section est considérée comme archaïque et proche des formes ancestrales qui ont assuré la distribution du genre *Silene*. Sont évoqués les points suivants: centres d'origine et de variation des *Silene*, histoire des *Silene*, ainsi que des remarques d'ordre plus général sur l'effet des glaciations, la dissociation arcto-alpine de Tolmatchev, les voies de migration et quelques modalités de ce phénomène.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit sind die sich im Laufe einer systematischen Untersuchung der Sektion *Physolychnis* von *Silene* abzeichnenden pflanzengeographischen Ergebnisse zusammengefasst. Die Sektion wird als ursprünglich betrachtet und ihre Formen müssten demnach den Urformen der Gattung nahe stehen. Es wird auf folgende Punkte eingetreten: Zentrum der Entstehung und Genzentren, seitheriges Schicksal der Sektion, allgemeinere Bemerkungen über den Einfluss der Vergletscherung, Diskussion über Tolmatchev's Auffassung der „arkto-alpinen Differenzierung", die Wege der geographischen Ausbreitung und einige allgemeine Gesichtspunkte dieses Phenomens.

Au terme d'une révision de la section *Physolychnis* (syn. *Gastrolychnis*) du genre *Silene*, nous nous préparons à publier l'ensemble de nos résultats: les 61 espèces de la section seront traitées chacune monographiquement; une clef, des illustrations, des index de collections et de noms compléteront le travail taxonomique et permettront d'utiliser la monographie pour l'identification des plantes.

L'impression de cet ouvrage prendra, pour des raisons pratiques, un certain temps; aussi publions-nous préalablement nos conclusions générales. Un résumé nomenclatural a déjà paru (BOCQUET 1967);

En outre, nous avons sous presse:

1) Des remarques sur la cléistogamie chez les *Physolychnis* et les implications de ce mode de reproduction sur la taxonomie du groupe (BOCQUET 1968*a*).

2) Une revue de la morphologie de la section (BOCQUET 1968*b*). Nous soulignons dans ce dernier travail les aspects archaïques des *Physolychnis :* cinq styles, carpophore court, ouverture de la capsule souvent assurée par cinq dents simples, tendance à la formation d'une aile unique sur la graine, etc. Nous insistons aussi sur le caractère hautement spécialisé des *Physolychnis*, comme hémicryptophytes steppiques ou comme chaméphytes haut-alpins.

De la persistance de caractères archaïques et de leur juxtaposition avec des spécialisations adaptatives très poussées, nous concluons que les *Physolychnis* sont vraisemblablement directement issus des formes ancestrales qui ont assuré la migration des premiers *Silene*. Il s'ensuit que nous accordons une très grande importance à la distribution des *Physolychnis*, qui en quelque sorte jalonnent les voies anciennement suivies par ces premiers *Silene*. Il nous a donc paru important de regrouper nos conclusions biogéographiques sur la section. Notons que, dans notre monographie, nous présenterons pour chaque espèce des remarques géobotaniques de détail.

Pour les synonymies, les descriptions, les illustrations et tous détails utiles sur les espèces, on voudra bien se reporter aux travaux déjà publiés ou à la monographie à paraître. Qu'il suffise de rappeler que nous avons reconnu quatre domaines floristiques à l'intérieur de l'aire de la section *Physolychnis :* l'Asie centrale, l'Arctique, l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud; ces domaines sont séparés par de nettes solutions de continuité.

a) CENTRES DE VARIATION ET CENTRE D'ORIGINE DES PHYSOLYCHNIS

Le centre de variation principal se situe dans le domaine asiatique, plus précisément sur les massifs montagneux et les plateaux situés entre le lac Baïcal et la chaîne himalayenne, de l'Afghanistan en Chine. A l'heure actuelle, le centre de gravité de cette aire se situe vers le sud et c'est le long de la chaîne himalayenne que les *Physolychnis* ont connu leur plus grande diversification.

Les domaines arctique et nord-américain se présentent par contre comme des aires pauvres en espèces; la variation interspécifique est faible, encore que la variation infraspécifique puisse être considérable. On ne peut parler dans ces régions de centre de variation secondaire, pour les *Physolychnis* tout au moins.

La situation est bien différente en Amérique du Sud, où un riche éventail d'espèces existe le long de la Cordillère des Andes, tout spécialement en Argentine et au Chili. En deux étapes successives (correspondant vraisemblablement à nos sections *Genovevanae* et *Chilenses*) un centre de variation secondaire s'est manifesté en Amérique du Sud.

En ce qui concerne le centre d'origine, tout se passe à notre avis comme si il coïncidait avec le centre de variation le plus important: nous pensons que les

Physolychnis sont originaires de la région angarique, avec extension de l'aire et déplacement du centre de gravité vers les chaînes himalayennes.

Si nous considérons maintenant les *Silene* dans leur ensemble, nous leur assignerons le même centre d'origine, puisque des considérations d'ordre morphologique et évolutif nous font rattacher les *Physolychnis* directement aux formes ancestrales des *Silene*.

L'ensemble du genre *Silene* a également connu un centre de variation primaire dans la région angaro-himalayenne; l'activité de ce centre a dû connaître des rebondissements au cours du déroulement des temps, si l'on en juge par la complexité des formes asiatiques. Mais un centre secondaire a également existé en Amérique du Nord, dont est résultée la belle série d'espèces américaines de caractère semi-archaïque. Nous inclinons à penser que ce centre américain est issu de la même vague d'invasion que les *Physolychnis*, ou de la fin de cette vague, mais que les espèces produites ont davantage évolué. Ce centre est maintenant au repos, avec des espèces en équilibre avec leur milieu ou en régression. Nous considérons de telles espèces comme sénescentes, car leur rhytme évolutif est freiné, comme l'est leur expansion. Cette fossilisation vivante ne tient qu'en partie à des causes endogènes (comme une adaptation très poussée au milieu, ou une polyploïdie élevée); il ne serait donc nullement exclu que certaines des espèces ne puissent être réjuvénilisées par un changement drastique du milieu.

Vers l'Afrique et le bassin méditerranéen, un autre centre de variation a existé, qui a compris à notre avis au moins deux essaims de spéciations, distincts et successifs. Un résidu d'activité s'observe encore peut-être en Europe, mais probablement est-il artificiel et dû aux modifications anthropogènes apportées récemment à la végétation: nous pensons à la variabilité difficile à appréhender d'espèces comme les *S. vulgaris* et *S. alba*.

b) Esquisse d'une histoire des silènes

Du centre d'origine angarique, tout se passe comme si une première vague de *Silene* (la vague « Physolychnis ») s'était étendue en se diversifiant:

1° vers le sud et les montagnes de Chine, de l'Himalaya et de l'Afghanistan;

2° vers le nord et l'est, par le détroit de Behring.

Cette vague est responsable de la présence des *Physolychnis* en Arctique et en Amérique du nord. Les territoires qu'elle a occupés ne doivent pas nécessairement coïncider exactement avec la localisation actuelle des espèces issues de ces souches ancestrales en migration.

En Amérique, cette vague a déposé quelques orophytes de caractère archaïque *(S. kingii, S. attenuata, S. hitchguirei)* et deux espèces à tendances steppiques, cléistogames: le *S. drummondii* (à l'origine certainement steppique ou substeppique dans la « prairie ») et le *S. favargeri* (oro-steppique). Ces espèces se sont évolutive-

ment figées en conservant l'ancien caractère « Physolychnis » de l'ovaire à cinq carpelles. Mais, comme nous venons de le mentionner, la fin de cette vague devait évoluer sur place, peut-être avec l'appoint d'une nouvelle vague venue d'Asie: ainsi est né un double noyau régional de spéciation: à l'ouest sur les Rocheuses, avec une constellation d'espèces nettement orophytiques; à l'est en une collection d'espèces de caractère plus mésophytique. Cette génération américaine manifeste une indubitable parenté avec les *Physolychnis*, mais elle tend à réduire à trois le nombre de ses carpelles [1]. Elle se situe donc à un niveau évolutif plus avancé.

Ainsi la vague « Physolychnis-5 styles » se transforme en Amérique du nord en une constellation d'espèces du type « Silene-3 styles ». D'autre part, vers le sud, elle poursuit sa route, mais inchangée, par l'isthme de Panama.Vraisemblablement en plusieurs bonds, les *Physolychnis* anciens atteignent l'Argentine, où ils se sont diversifiés en un réseau d'espèces, que les glaciations ont décimées (ssect. *Chilenses*). Plus au nord, une intéressante suite linéaire d'orophytes atteste de la continuité de la section *Physolychnis* le long des Andes: ce sont des espèces des ssect. *Genovevanae* et *Songaricae*. L'existence de ces deux sous-sections nous paraît plaider pour une invasion de l'Amérique du sud en au moins deux étapes, dont chacune a laissé ses traces taxonomiques. Les contacts de ce rameau avec la branche nord-américaine ont dû être rapidement coupés et son stock génétique devait s'épuiser: la variation interspécifique est plus faible qu'en Amérique du nord et toutes les espèces restent fidèles au canon « Physolychnis » à cinq styles.

En Asie, la vague « Physolychnis » est venue buter contre les climats tropicaux sur le versant sud de la chaîne himalayenne, de la Chine à l'Afghanistan. Elle y a, comme en Amérique, déposé des témoins de sa phase « Physolychnis »: c'est l'ensemble des espèces que nous décrivons dans le domaine asiatique et qui se répartissent dans les quatre sous-sections *Physolychnis*, *Songaricae*, *Indicae* et *Nigrescentes*: toutes ces espèces ont cinq styles.

Comme en Amérique du nord et parallèlement d'abord, une partie de ce stock « Physolychnis » évolue sur place, donnant ainsi naissance à des orophytes d'un type nouveau, dont la tendance est de réduire à trois le nombre des carpelles: ce sont les proches parents des *Physolychnis* en Asie, par exemple les « Melandrium » de Franchet: *M. cardiopetalum*, *M. lichiangense*, *M. viscidulum*, etc. Mais, le noyau évolutif asiatique est plus riche, plus près des sources que l'américain: il produit ultérieurement plusieurs épanouissements successifs, migrateurs ou régionaux; un au moins comporte des plantes de caractère steppique, comme les *S. tenuis*, *S. aprica*, *S. saxatilis*.

Vers l'ouest, la vague primitive « Physolychnis » à cinq carpelles ne passe pas l'Afghanistan: probablement était-elle sénescente déjà quand les voies de migration

[1] Un essai de regroupement des espèces américaines du genre *Silene*, assorti d'une comparaison avec les espèces asiatiques, devrait permettre de préciser si les *Silene* ont atteint l'Amérique en une ou plusieurs vagues.

se sont ouvertes vers l'Afrique et la Méditerranée. Par contre ses descendants asiatiques en évolution sont au moins à deux reprises « descendus » plus avant vers le sud et l'ouest. Une première invasion, fort ancienne, a laissé des traces sous forme de *Silene* principalement orophytiques sur les montagnes d'Afrique centrale (*S. biafrae*, *S. burchellii*, etc.), en Afrique du nord (*S. ayachica*, etc.) et les montagnes méditerranéennes (*S. requienii*, *S. variegata*, *S. vallesia*, *S. ciliata*, *S. elisabetha*, *S. legionensis*, etc.).

Une invasion ultérieure a apporté surtout des silènes steppiques et leurs dérivés orophytiques: *S. tatarica*, *S. italica*, *S. saxifraga*. Enfin, un véritable centre de spéciation méditerranéen indépendant a pu exister tardivement avec la création de nombreuses espèces annuelles, (*S. gallica*, *S. colorata*, *S. rubella*, *S. nicaeensis*, *S. cretica*, etc.).

Les glaciations ont finalement modifié considérablement la répartition des espèces: certaines se sont déplacées ou virent leur aire se réduire; d'autres furent anéanties. Il est probable que la direction N-S des chaînes américaines fut moins préjudiciable aux endémismes anciennement installés que les chaînes européennes transversales, contre lesquelles il furent pris au piège: d'où la conservation des nombreux « vieux » silènes américains. La Chine et le versant sud des chaînes himalayennes jusqu'en Afghanistan ont de même préservé de nombreuses endémiques archaïques. En Europe, elles sont plus rares et se rencontrent avec des aires disjointes sur le versant sud des Alpes et dans les montagnes méditerranéennes, principalement sur le calcaire.

Le peuplement de l'Europe centrale en *Silene* vient d'une réinvasion post-glaciaire par des espèces restées dynamiques. Ce peuplement est fortement influencé par l'action de l'homme, qui a fourni une collection d'habitats extrasylvatiques. Ces biotopes récents peuvent fausser toute les données biogéographiques chez les les espèces encore dynamiques. Le cas est évident chez le *S. vulgaris*, que l'on pourrait presque être amené à considérer comme une création humaine, au moins dans sa forme actuelle.

c) Effet des glaciations sur la distribution des silènes

Il ressort de tout essai de classification dans le domaine arctique que les taxa circumpolaires (par exemple des silènes) présentent des difficultés spéciales. Comme Hulten l'exprime fort bien dans son introduction à ses « Circumpolar plants » (1962: 3), une cartographie ou des indications géographiques sommaires peuvent donner l'impression d'aires continues, en Arctique. Dans la plupart des cas au contraire, les aires vues dans le détail sont fragmentées et compliquées, avec des lacunes parfois importantes. Nous ajoutons que la taxonomie de ces plantes est aussi complexe que leurs aires: de multiples races locales se recoupent en mosaïque et se

superposent à de plus grandes variations régionales et clinales (voir dans notre monographie notre description de la variation des *S. uralensis* et *S. involucrata*).

Nous pensons que l'immensité et la variété géologique, climatique et géographique de l'Arctique expliquent dans une certaine mesure la complexité des problèmes taxonomiques. Cependant, les glaciations ont dû jouer leur part, en modifiant les aires à fois réitérées, en transformant les climats; de ce fait, elles ont provoqué et de nouvelles adaptations, et des possibilités d'isolement ou au contraire d'introgression.

Nous avons gardé constamment en mémoire le traitement systématique appliqué par ANDERSON (1936) à des *Iris* nord-américains: ce travail montre entre autre à quel point les aires actuelles peuvent être conditionnées par l'étendue des glaciations. Anderson reconnaît trois variétés à l'*Iris setosa:* la var. *setosa* asiatico-américaine, qui a subsisté en Amérique du nord sur des refuges côtiers; en Alaska, où la vallée centrale ne fut jamais glaciée, une var. *interior* de type continental s'est différenciée (ou maintenue); sur la côte est, la var. *canadensis* représente le stock qui a survécu dans les refuges côtiers du bord de l'Atlantique. Nous avons observé un cas analogue avec le *S. uralensis* ssp. *porsildii*, localisé comme l'*Iris setosa* var. *interior* en Alaska. Les limites australes des espèces arctiques des *Physolychnis* accusent une certaine réinvasion du continent à partir des côtes et jusqu'à la limite de la Taïga, surtout chez les formes steppiques comme le *S. taimyrensis*. Par contre, les aires des espèces nord-américaines *(S. kingii, S. attenuata, S. hitchguirei)* ne dépassent guère au nord la ligne des glaciations maximales; le *S. drummondii*, de caractère steppique, est le seul à empiéter sensiblement sur cette limite.

Nous pensons donc que l'effet des glaciations n'est pas limité à la destruction d'espèces thermophiles. Cette destruction est importante, certes, surtout vers le sud et dans le cas d'espèces géographiquement prises au piège contre des chaînes de montagne. Les espèces arctiques et arcto-alpines ont plutôt vu leurs aires se modifier. De nouveaux contacts interspécifiques ou intervariétaux se sont alors réalisés, source d'introgressions fréquentes. C'est ainsi que nous expliquons les ressemblances « longitudinales » qui peuvent lier des vicariants arcto-alpins: nous soulignerons dans notre monographie certaines de ces ressemblances à propos du *S. uralensis* ssp. *apetala* et du *S. gonosperma* var. *robusta* (contacts Altaï-Oural-Scandinavie); ou encore des *S. involucrata* et *S. gonosperma* ssp. *gonosperma* (contacts angaro-arctiques); ou en Amérique la parenté entre le *S. drummondii* et les *S. taimyrensis* et, tout au nord, *S. sorensenis*.

Nous pensons avec HULTEN (1962: 4) que la flore arctique était en place bien avant les glaciations (en tout cas les éléments dits éo-arctiques par Tolmatchev, c'est-à-dire les éléments oro-arctiques et steppo-arctiques). La détérioration du climat au pliocène a assuré à cette flore, une plus grande extension, un enrichissement peut-être par des espèces venant des montagnes centre-asiatiques. Les glaciations du pléistocène ont profondément remanié les aires et les taxa.

En Amérique du sud, l'influence des glaciations sur la végétation est moins connue qu'en Arctique. Les problèmes sont néanmoins intéressants et plus faciles à interpréter en raison de leur moins grande complexité géographique. Nous présenterons à ce sujet quelques observations à propos des espèces de la sous-section *Chilenses* (cf. notre monographie).

Les deux cas les plus intéressants sont:

1° La dissociation du *S. andicola* (une espèce haut-alpine andine) et du *S. argentina* (une espèce subalpine très voisine, rélictuelle sur les Sierras de San Luis, de Cordoba, de la Ventana, et de Curumalal). Deux interprétations sont possibles: les deux plantes sont issues d'une espèce steppique largement représentée à une époque plus froide, des Andes à l'Atlantique; cette espèce aurait régressé à la suite du réchauffement récent du climat et serait encore représentée par le *S. argentinensis*, actuellement très localisé.

Ou bien, les glaciations ont provoqué l'abaissement de l'étage alpin. A la faveur d'une zone de climat alpin ainsi mise en mouvement des Andes à l'Atlantique, tout un cortège d'espèces ont pu venir coloniser des chaînes aujourd'hui isolées dans la Pampa et y persister après le retrait des glaces dans les Andes.

Nous penchons pour la seconde hypothèse en raison du caractère rélictuel et archaïque de l'espèce steppique, le *S. argentinensis* et de la très grande parenté morphologique des deux vicariants, les *S. andicola* et *S. argentina*. Il n'existe à notre connaissance aucun travail d'ensemble qui établisse une comparaison géobotanique et floristique entre les Andes et les sierras isolées dans la pampa. Un tel travail éclairerait d'intéressante façon l'histoire de la flore d'Argentine.

2° Le groupe oro-steppique et steppique des espèces voisines du *S. magellanica* pose un problème analogue, plus au sud. Tout se passe comme si ces espèces descendaient d'un syngamon oro-steppique, qui, à une période moins désertique, aurait occupé tout le sud de l'Argentine. A la suite de l'action complexe des glaciations ce syngamon s'est trouvé découpé en éléments qui ont subi une spéciation de faible amplitude; en sont issus: une espèce alpine hygrophile, le *S. magellanica ;* un chasmophyte alpin, le *S. patagonica ;* deux espèces steppo-alpines dans la pré-cordillère, les *S. densifolia* et *S. chubutensis ;* une espèce nettement steppique à feuilles aciculées et curvulées, le *S. filifolia*, dans les canons de la meseta jusqu'aux rives de l'Atlantique.

Ces deux exemples mettent en valeur l'influence des glaciations et des périodes diluviales en Amérique du sud. Soulignons, à la suite de CUATRECASAS (1954), que le jeu des glaciations et l'abaissement concomitant des ceintures climatiques a dû jouer un rôle important dans la dispersion des plantes en supprimant temporairement des barrières écologiques. Peut-être même que l'isthme de Panama a pu fonctionner ainsi comme « pont » intermittant entre les deux Amériques.

d) La dissociation arcto-alpine de Tolmatchev

Tolmatchev (1960) s'est livré à d'intéressantes comparaisons entre la flore arctique (qu'il imagine avec raison d'ancienneté variable) et la flore asiatico-alpine. Il relève dans bien des groupes des vicariances alpines-arctiques (*Silene*, *Saxifraga*, *Papaver*, *Oxytropis*, etc.). Il attribue ces vicariances à l'invasion de l'Arctique par des éléments oro-alpins par le truchement des massifs angariques *(Silene*, *Papaver*, *Saxifraga)*; ou encore à l'envahissement simultané de l'Arctique et des montagnes centre-asiatiques par des éléments steppiques *(Oxytropis)*. L'évolution climatique et floristique ultérieure a pu séparer les vicariants arcto-alpin ainsi mis en place.

Nous pouvons confirmer les vues de Tolmatchev en ce qui concerne les *Physolychnis*. Nous présentons toutefois deux remarques:

1° La théorie de Tolmatchev s'applique également à l'Amérique; nous relevons des vicariances « arcto-rocheuses » vis à vis des *S. attenuata-S. uralensis* ssp. *porsildii ; S. drummondii-S. taimyrensis ; S. hitchguirei-S. involucrata.*

2° Les modalités de la réalisation de ces vicariances dépendent, comme l'indique Tolmatchev, de l'âge d'établissement des taxa. Les *Physolychnis* appartiennent à une vague ancienne, orophytique. Nous pensons qu'ils ont envahi simultanément les alpes asiatiques nouvellement formées et l'Arctique, après l'orogénèse alpine et par les voies géographico-écologiques ainsi ouvertes. Ces voies ont dû se refermer assez vite, et par des barrières écologiques (l'établissement par exemple d'une forêt de climat tempéré ou froid). La steppisation du pliocène et les glaciations au pléistocène ont plutôt, comme nous l'exprimons ci-dessus, remis certains taxa en contact, et peut-être à plusieurs reprises.

Nous considérons donc la dissociation arcto-alpine de Tolmatchev comme un fait établi, mais qui peut être fort complexe dans ses détails. Les modalités d'interprétation sont question d'espèces.

e) La chronologie des migrations des silènes

L'analyse qui précède implique un départ ancien de la migration (et de la spéciation) du genre *Silene*. Nous situons ce départ à la fin de l'oligocène, c'est-à-dire à la fin du paroxysme alpin. C'est l'orogénèse alpine qui, par les bouleversements climatiques et géographiques qu'elle a produit, est la cause de la migration des protosilènes (et vraisemblablement de bien d'autres groupes de plantes originaires de l'hémisphère nord, de caractère orophytique et de climat tempéré ou froid).

Nous envisageons la mise en place des silènes terminée à la fin du miocène. Le pliocène apparaît alors comme une phase de repos évolutif dans une période de

changement climatique lent et graduel. C'est le pleistocène qui a causé de nouveaux remaniements taxonomiques et géographiques, grâce aux modifications du milieu (d'amplitude et de rapidité catastrophiques) qu'il a apportées.

Ces conclusions s'accordent fort bien avec ce qu'on sait de paléogéographie (voir Furon, Termier, Simpson). Notamment, le détroit de Behring semble cesser de fonctionner comme « pont » au début du miocène, tandis que l'isthme de Panama s'ouvre vers la fin de cette période. Dans le même temps s'établissent les connections vers la Méditerranée.

D'autre part, W. Greuter, à la suite d'études géobotaniques poussées dans le domaine égéen et notamment en Crète, arrive à la conclusion que les orophytes anciens de cette région se sont mis en place au miocène [1]. Or nous pensons que la majorité des orophytes méditerranéens ont une origine comparable aux *Silene*.

f) Remarques sur les voies de migration

L'orogénèse, même dans ses paroxysmes, est un phénomène lent. A l'échelle d'une flore, il est imperceptible. Les forêts chaudes qui couvraient les lieux de l'orogénèse alpine n'ont dû en conséquence réagir que tardivement au mouvement d'émersion. Une série de remaniements floristiques et d'adaptations ont pu leur permettre d'étendre la tolérance climatique de la végétation en place. Nous pensons donc que les montagnes avaient acquis une élévation non négligeable quand la couverture végétale a « cédé ». Il était difficile à cette végétation subtropicale de fournir des orophytes vrais et des plantes oro-steppiques: elle comprenait une majorité d'éléments très spécialisés, souvent archaïques (*Liriodendron*, *Liquidambar*, *Gingko*, etc.): des plantes peu plastiques. Dès lors l'érosion a dû s'installer, un peu à la manière de l'érosion créée par l'homme dans la zone aride: un phénomène brutal et destructeur.

Sur les chaînes nouvellement formées, apparaissent donc des territoires d'abord inutilisables faute d'occupants suceptibles de stabiliser l'érosion. Il est raisonnable de penser que de tels territoires ont pu rester libres de concurrence sur de très longues périodes géologiques. Pour qu'ils fussent occupés, il fallait qu'ils entrent en contact avec un réservoir d'orophytes: la région angarique.

Ce contact a dû s'établir semblablement: une suite de changements imperceptibles conduisent à un seuil catastrophique. Sur la voie ainsi ouverte des orophytes peu spécialisés (des espèces oro-steppiques et des espèces semi-sylvatiques, de l'étage montagnard par exemple) vont s'élancer. La progression peut se faire à la vitesse que nous connaissons aux mauvaises herbes.

Nous admettons donc une migration en « tache d'huile », à la Willis, mais par bonds discontinus. Des « avances » rapides sont contenues dans certaines limites par

[1] Résultats non publiés, aimablement communiqués par l'auteur.

des barrières géographiques ou écologiques. Une spéciation s'amorce sur le terrain conquis. Un nouveau bond est possible quand la barrière disparaît ou qu'une adaptation permet de la franchir.

Une telle conception de l'occupation d'une aire par un groupe est très favorable pour les interprétations taxonomiques: elle nous a été inspirée par les rapports de la biogéographie et de la taxonomie chez les *Physolychnis*. Elle rend aisément compte de la mosaïque géographico-morphologique que nous avons observée; elle permet aussi d'attribuer au groupe cette relative ancienneté suggérée par ce qu'on sait de paléogéographie, de paléontologie, de paléoclimatologie; cette ancienneté concorde d'ailleurs avec le comportement biologique des espèces (fort taux d'endémisme, fortes barrières interspécifiques, conservation de caractères archaïques). En fait, le monographe se trouve souvent confronté avec des taxa groupés en « plages » géographiques: Wettstein en a tiré les éléments de sa « méthode géographico-morphologique », que Popov a récemment développée en accordant davantage d'importance que Wettstein à l'histoire du groupe sur un terrain déterminé.

Nous voudrions nous-même insister sur le rythme discontinu selon lequel s'opère, à notre avis, l'expansion d'un groupe sur le terrain: il serait souvent commode d'envisager, comme pour nos *Silene*, que des bonds très rapides alternent avec de longues périodes d'attente. Les bonds assurent la dispersion de formes très étroitement apparentées sur de grandes surfaces; il s'agit d'une colonisation extensive trop rapide pour permettre une importante spéciation. Les temps de latence correspondent à une colonisation intensive, avec occupation de toutes les niches écologiques possible pour l'organisme considéré; de cette occupation intensive découle naturellement un spéciation adaptative créatrice de riches variations morphologiques.

Les bonds en avant (qui comme Wettstein l'a dit peuvent être des retours sur une aire précédente) dépendent en premier lieu des bouleversements géologiques, avec leurs conséquences géographiques et climatologiques: des barrières physiographiques ou écologiques s'ouvrent ou se ferment en conditionnant le mouvement des plantes.

En ce qui concerne les *Silene*, nous inscrivons donc leur histoire dans le cadre de l'orogénèse alpine, qui leur a ouvert des écluses, en plusieurs étapes. La détérioration lente du climat au pliocène a fourni la période d'attente génératrice de spéciations. Finalement, l'intervention des phénomènes glaciaires ou diluviaux porterait, en vertu de son caractère catastrophique, la responsabilité des microspéciations plus modernes.

On trouvera dans l'index bibliographique un échantillonnage de la littérature consultée, que nous ne citons pas ici par le détail.

g) Remarques diverses

A la suite de ces analyses de caractère général, nous voudrions signaler quelques points de détail offrant un certain intérêt.

1° En ce qui concerne les *Physolychnis*, le Groenland paraît avoir été peuplé à partir de l'Amérique. Le passage graduel du *S. taimyrensis* au *S. sorensenis*, dans l'archipel canadien, le prouve. Le Groenland nous semble avoir été isolé de l'Eurasie au moins pour des taxa aussi anciens que les *Physolychnis*.

2° Le détroit de Behring semble avoir été la grande voie vers l'Amérique. Nous pensons que les aires des taxa « amphi-atlantiques » boréaux doivent être interprétées avec prudence. Avant de conclure à un « pont » Amérique-Europe (cf DAHL 1958), il est préférable d'essayer dans le contexte générique ou familial de justifier la voie de migration par le détroit de Behring. Il nous semble d'ailleurs plus raisonnable d'admettre des lacunes, même considérables, dans l'aire actuelle d'une espèce, que de postuler l'émersion et l'immersion opportune de continents ! Nous insistons sur l'intérêt d'étudier ces cas davantage dans un contexte systématique que floristique: les aires des différents taxa d'un groupe (genre, tribu, etc.) se recoupent généralement pour suggérer les voies de migration.

On se rappellera aussi que des populations sises aux deux extrémités d'une aire (la côte orientale du Canada et la Scandinavie par exemple) peuvent se ressembler dans leur morphologie (par convergence adaptative) et dans leur constitution cytologique (par polyploïdie). Une étude génétique portant sur des caractères non adaptatifs et secondaires systématiquement, mais généalogiques dans leurs aires respectives permet généralement de mettre en évidence la véritable phylogénèse; des méthodes sérologiques pourraient aussi être appliquées.

3° Le peuplement en orophytes de la zone circumpolaire s'est effectué probablement à partir des massifs angariques vers le nord et l'est; par l'Altaï et l'Oural vers la Scandinavie.

4° Le Spitzberg se rattache, en ce qui concerne les *Physolychnis*, à la Sibérie (cf. *S. uralensis* ssp. *arctica*).

h) REMARQUE FINALE

Nous venons de présenter un essai de reconstitution de l'histoire d'un groupe: le genre *Silene*. Nos conclusions se fondent essentiellement sur nos résultats taxonomiques, faute de renseignements paléobotaniques. Inévitablement, certaines de nos conclusions apparaîtront contestables. Ce n'est pas une raison pour renoncer à les présenter, au contraire.

Nous pouvons en effet admettre avec CRONQUIST (1968) que la taxonomie donne un reflet, peut-être imprécis, mais un reflet néanmoins du passé d'un taxon et de son évolution. Nous préférerions des données paléobotaniques incontestables, mais il faut reconnaître que la paléontologie est peu à même de nous fournir des renseignements sur l'histoire de plantes steppiques ou d'orophytes peu lignifiés; surtout,

les données morphologiques sont trop maigres pour qu'on puisse en tirer parti en systématique.

Certaines de nos conclusions sur l'influence des glaciations, sur les voies de migration, etc. dépassent la cadre du genre *Silene*. Mais nous insistons sur le fait qu'elles ne sont que partiellement généralisables, pour des groupes d'âge et d'origine comparables aux *Silene* seulement et moyennant prise en considération des conditions particulières connues par ces groupes. Nous voudrions par cette remarque éviter de passer pour dogmatique: ce n'est que par la juxtaposition de nombreux essais semblables, mais inspirés par des groupes différents, que l'on pourra arriver à une théorie générale sur les migrations des plantes.

Remerciements

Nous voudrions vivement remercier le professeur Cl. Favarger, qui, avec sa rigueur et sa gentillesse habituelles, a bien voulu critiquer une première version de ce texte. Notre collègue Greuter a aussi fort aimablement subi nos théories pour les mettre à l'épreuve. Enfin notre ami Ed. Lanterno, géologue et conservateur au Muséum d'histoire naturelle de Genève, a bien voulu nous donner « ex abrupto » un cours sur l'orogénèse.

Institut für spezielle Botanik
Eidg. Technische Hochschule.
Zürich.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Adams, C. C. (1902). Post-glacial origin and migrations of the life of northeastern United States. *J. Geogr.* 1: 303 et 352.

Anderson, E. (1936). The species problem in Iris. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 23: 457.

[Anonym.] (1963). Amphitropical relationships in the herbaceous flora of the Pacific coast of north and south America. A symposium. *Quat. Rev. Biol.* 38/2: 109.

Axelrod, D. I. (1950). Evolution of desert vegetation in western north America. *Publ. Carn. Inst. 590.*

—— (1952). A theory of Angiosperm evolution. *Evolution* 6: 29.

—— (1956). Mio-Pliocene floras from west-central Nevada. *Publ. Univ. Calif. Geol. Sci.* 33.

—— (1958). The Pliocene Verdi flora of western Nevada. *Publ. Univ. Calif. Geol. Sci.* 34.

—— (1961). How old are the Angiosperms ? *Am. J. Sc.* 259: 447.

Bocquet, G. (1967). Physolychnidum olim Gastrolychnidum nomenclaturae fundamentum includens combinationes taxaque nova nonnulla Silenes generis. *Candollea* 22/1: 1.

—— (1968*a*). Cléistogamie et évolution chez les Silene L. sect. Physolychnis (Benth.) Bocquet (Caryophyllaceae). *Candollea* 23/1: 113.

—— (1968*b*). Physolychnidum morphologica catalecta. *Candollea* 23/1 [sub praelo].

—— Revisio Physolychnidum [edetur].

Cain, S. A. (1944). *Foundations of plant geography*. London.

Cronquist, A. (1968). *The evolution and classification of flowering plants*. New York [sub praelo].

Dahl, E. (1946). On different types of unglaciated areas during the ice ages and their significance to phytogeography. *New Phytol.* 45: 225.

DAHL, E. (1955). Biogeographic and geologic indications of unglaciated areas in Scandinavia during the glacial ages. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 66: 1499.
—— (1958). Amfiatlantiske planter. *Blyttia* 16: 93.
DU RIETZ, G. E. (1940). Problems of bipolar plant distribution. *Acta Phytogeogr. Suec.* 13: 215.
FAVARGER, Cl. (1943). Etude caryologique sur une espèce tétraploïde du genre Silene. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 53: 210.
FERNALD, M. L. (1925). Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America. *Mem. Am. Acad. Arts. Sci.* 15: 239.
—— (1926). The antiquity and dispersal of vascular plants. *Quart. Rev. Biol.* 1: 212.
FLINT, R. F. (1957). *Glacial and Pleistocene geology*. New York.
FLORIN, R. (1920). Zur Kenntniss der jungtertiären Pflanzenwelt Japans. *K. Svensk. Vetenskapakad. Hand.* 61/1.
FURON, R. (1958). *Causes de la répartition des êtres vivants*. Masson, Paris.
—— (1959). *La paléogéographie*. Payot, Paris.
HULTEN, E. (1958). The amphi-atlantic plants. *K. Svensk. Vetenskapakad. Hand.* ser. 4, 7/1.
—— (1962). The circumpolar plants. 1 Vascular cryptogams, conifers and monocotyledons. *K. Svensk. Vetenskapakad. Hand.* ser. 4, 8/5.
KRYSHTOFOVICH, A. N. (1929). Evolution of the tertiary flora in Asia. *New phytol.* 28: 303.
LÖVE, A. (1959). Origin of the arctic flora. *Probl. Pleistocene Arctic Bot.* 1: 82.
MÄGDEFRAU, K. (1956). *Paläobiologie der Pflanzen*. Ed. 3. Fischer, Jena.
NATHORST, A. G. (1883). Contribution à la flore fossile du Japon. *K. Svensk. Vetenskapakad. Hand.* 20/2.
POPOV, M. G. (1950). Uber die Anwendung der botanisch-geographischen Methode für die Systematik der Pflanzen. *Problemy Bot.* 1: 70 [*rossice*].
RAUP, H. M. (1941). Botanical problems in boreal America. *Bot. Rev.* 7: 147.
ROUSSEAU, J. (1953). The value of botany as indicator of unglaciated areas. *Mém. Jard. Bot. Montréal* 40: 1.
SCHWARZBACH, M. (1961). *Das Klima der Vorzeit*. Enke, Stuttgart.
SEWARD, A. C. (1959). *Plant life through the ages*. Hafner, New York.
SIMPSON, G. G. (1953). *Evolution and geography*. Condon Lectures. Eugene.
STEENIS, C. G. G. J. VAN (1934-36). On the origin of the Malaysian mountain flora. Part 1. Facts and statement of the problem. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg* 13: 135. 1934. Part 2. Altitudinal zones, general considerations and renewed statement of the problem. *Ibid.*: 289. Part 3. Analysis of floristic relationships. *Ibid.* 14: 56. 1936.
—— (1962). The land-bridge theory in botany. *Blumea* 11/2: 235.
TERMIER, H. et G. TERMIER (1952). *Histoire géologique de la biosphère*. Masson, Paris.
THOMAS, H. H. (1936). Palaeobotany and the origin of the Angiosperms. *Bot. Rev.* 2: 397.
TOLMATCHEV, A. I. (1960). Der autochtone Grunstock der arktischen Flora und ihre Beziehungen zu den Hochgebirgsfloren Nord- und Zentralasiens. *Bot. Tidsskrift* 55: 269.
—— (1966). Die Evolution der Pflanzen in Arktisch-Eurasiens während und nach der quaternären Vereisung. *Bot. Tidsskrift* 62: 27.
WILLIS, J. C. (1922). *Age and area. A study in geographical distribution and origin of species*. Cambridge, England.
WULFF, E. V. (1943). *An introduction to historical plant geography* [a rossico converso: E. Brissenden].

Manuscrit reçu le 20 mai 1968.