

<b>Zeitschrift:</b>	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	23 (1968)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Physolychnidum morphologica catalecta
<b>Autor:</b>	Bocquet, Gilbert
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-880347">https://doi.org/10.5169/seals-880347</a>

### **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:** 11.02.2026

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

## Physolychnidum morphologica catalecta

GILBERT BOCQUET  
Conservatoire botanique  
Genève<sup>1</sup>

### RÉSUMÉ

La présente étude est une revue complète de la morphologie des *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet. Sont tout spécialement pris en considération les caractères qui permettent de situer la section dans le genre *Silene* et ceux qui servent à délimiter les espèces ou, accessoirement, entrent en jeu pour la circonscription des genres des silénoïdées. Les différents caractères sont envisagés sous un angle biologique et évolutif. La présente étude doit servir de base à des travaux ultérieurs dans le genre *Silene*.

### SUMMARY

The present study comprises a complete review of the morphology of *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet, with particular attention to those criteria which distinguish the section in question within the genus *Silene* and those of use at the specific level or which serve in the circumscription of the genera of the *Silenoideae*. The divers characters are considered both from a biological angle and as an evolutionary trends. The present study will serve as a basis for subsequent work on the genus *Silene*.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit gibt einen vollständigen Überblick über die Morphologie von *Silene* sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet. Besonders werden dabei jene Merkmale betont, welche es gestatten, die Gattungen der *Silenoideae* zu umschreiben, die behandelte Sektion zu charakterisieren und die Arten gegeneinander abzugrenzen. Biologische und entwicklungsgeschichtliche Gesichtspunkte werden speziell berücksichtigt. Das Ziel dieser Untersuchungen ist es, die Grundlage für weitere Arbeiten in der Gattung *Silene* zu liefern.

Nous nous proposons de publier une révision des *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet (syn. sect. *Gastrolychnis*). Ce travail est terminé, prêt à l'impression. Préalablement, nous présentons quelques travaux préparatoires ou annexes à la monographie; ont déjà paru un synopsis nomenclatural des espèces (Bocquet 1967)

<sup>1</sup> Nouvelle adresse: Eidgenössische Technische Hochschule, Universitätstrasse 2, 8006 Zürich.

et, dans ce même volume, des considérations au sujet des implications de l'autogamie sur la taxonomie des *Physolychnis* (Bocquet 1968).

Le présent travail consiste en une revue de la morphologie de la section *Physolychnis*. Cependant, les *Physolychnis* possèdent tous les caractères généraux des *Silene*; aussi ne traiterons-nous que des caractères particuliers à la section ou de ceux au contraire qui nous suggèrent une remarque d'ordre général. Une attention toute particulière est réservée aux critères permettant de délimiter les genres des silénoïdées, de situer la section dans le genre ou de distinguer les espèces, à l'intérieur de la section. Une définition de la section résumera d'abord les traits généraux des *Physolychnis*, puis nous détaillerons leur morphologie de la racine à la fleur.

Nous voudrions pouvoir utiliser cette revue morphologique comme base pour des recherches futures dans le genre *Silene*. Il nous est, de ce point de vue, rapidement apparu que le cadre biologique et évolutif ne devait pas être dissocié d'une étude morphologique; en effet, c'est la biologie qui modèle la forme, tant dans l'appareil végétatif (voir par exemple: B, les types biologiques) que dans l'appareil reproducteur (voir notre étude du calice, du gonophore, etc.).

De la steppe à l'étage alpin et haut-alpin, les milieux colonisés par les *Physolychnis* sont très variés; si l'on considère l'étendue de l'aire de la section, le nombre respectable de ses espèces (61 par nous retenues), on comprendra la richesse morphologique des *Physolychnis*. Ils sont ainsi à même de fournir un bon départ pour l'étude des *Silene*, surtout si l'on tient compte de l'indéniable caractère archaïque de ces plantes.

Pour une liste des espèces et des sections avec leur distribution géographique, on voudra bien se référer aux travaux déjà publiés (Bocquet 1967 et 1968). En ce qui concerne les illustrations et les descriptions, on se référera à la monographie à paraître.

#### A. DÉFINITION

Silènes pérennents (chaméphytes ou hémicryptophytes), à *racine* pivotante forte, à *souche* ligneuse, bien développée. *Inflorescence* réduite (souvent uniflore, généralement 1-3-flore, parfois 3-7 ou 11-flore). *Pétales* inclus ou peu exserts. *Ovaire* à 5 styles. *Capsule* en apparence uniloculaire (cloisons vestigiales), s'ouvrant par des dents simples ou doubles.

En outre, les tendances variables suivantes se remarquent souvent, mais avec des exceptions: hampes généralement dressées; feuilles généralement plutôt étroites (de linéaires à étroitement elliptiques), ± groupées vers la base des hampes (hampes nues ou demi-nues); calices souvent enflés, parfois très gros et vésiculeux; gonophore de court à moyen; semences souvent pourvues sur le dos d'une aile mince ou de papilles; pubescence hirsute, généralement glanduleuse, dense surtout vers le haut des tiges et sur les calices (feuilles souvent glabres ou glabrescentes).

#### B. TYPES BIOLOGIQUES (LIFE-FORMS)

Les types biologiques sont, chez les *Physolychnis*, de bonnes caractéristiques spécifiques. Ils résultent de spécialisations écotypiques anciennes, fixées génétiquement. L'habitus des espèces, qui dépend directement du type biologique, est donc

lui aussi d'importance systématique considérable. C'est pourquoi nous donnerons à la fois une description détaillée des types biologiques, dans ce chapitre, et une représentation schématisée des silhouettes des espèces dans les « Adumbrations » de notre monographie.

Les espèces de la section *Physolychnis* se situent, dans la classification de Raunkiaer (1934), à la limite des hémicryptophytes et des chaméphytes; nous établissons la liste des types observés comme suit:

1. Hémicryptophytes:
  - 1a. proto-hémicryptophytes mésophytiques;
  - 1b. proto-hémicryptophytes steppiques;
  - 1c. hémicryptophytes à pseudo-rosettes (partial rosette plants);
  - 1d. types de passage entre 1a ou b et 1c;
  - 1e. hémicryptophytes à rosettes vraies (rosette plants).
2. Chaméphytes:
  - 2a. chaméphytes actifs de sols fixés;
  - 2b. chaméphytes actifs d'éboulis;
  - 2c. chaméphytes alpins en coussin;
  - 2d. chaméphytes steppiques en coussin (ou en hérisson).

*1a. Proto-hémicryptophytes mésophytiques.*

La racine pivotante est couronnée par une souche forte, à rameaux plutôt courts, peu lignifiés, sis au niveau du sol. Cette souche ne produit pas de stolons; elle donne par contre des hampes annuelles, moyennes ou hautes (ad 80 cm), ascendantes ou même nettement couchées à leur base, puis ascendantes. L'inflorescence est souvent assez fournie. L'ensemble forme une touffe relativement compacte, dont toutes les portions aériennes disparaissent en hiver. Les feuilles des nœuds inférieurs sont réduites; celles de la hampe, les médianes surtout, sont bien développées. Les feuilles sont larges (d'elliptiques à orbiculaires). Les hampes se ramifient éventuellement modérément dans leur portion inférieure.

Ces hémicryptophytes mésophytiques sont rares chez les *Physolychnis*: ils se rencontrent essentiellement dans la sous-section *Indicae* (les *S. indica* et *S. eduardi* sont de très bons exemples), ainsi que dans la sous-section *Chilenses*, avec le seul *S. argentina*. Dans le reste du genre *Silene*, ils sont par contre très fréquents, comme espèces silvatiques ou de prairie: citons nos *S. vulgaris*, *S. nutans*, *S. dioica*, etc. Nous userons dans nos descriptions, des termes: « *folia caulina omnia fere eadem magnitudine, plantae sine rosulis* ».

*1b. Proto-hémicryptophytes steppiques.*

La souche est plus grêle, mais plus ligneuse que dans le type 1a. Les hampes sont toujours simples, dressées, rigides, de taille moyenne (40-50 cm). Les inflorescences sont pauciflores. Chaque pied fournit une touffe plutôt maigre, sans stolons. Les feuilles sont étroites, coriaces, de linéaires à étroitement elliptiques; les inférieures sont les mieux développées, sans toutefois former de rosettes; la taille des supérieures diminue graduellement avec la hauteur d'insertion: les hampes peuvent apparaître semi-nues (*scapi semi-nudi*) par opposition aux hampes feuillées du type 1a (*scapi foliati*).

Citons les *S. drummondii*, *S. songarica*, *S. gonosperma*, etc.: le type *1b* est fréquent dans les sous-sections *Physolychnis* et *Songaricae*. Il s'agit d'écotypes steppiques ou oro-steppiques et, de façon générale, adaptés à toutes les formations végétales ouvertes, dans des terrains nus et exposés.

*1c. Hemicryptophytes à pseudo-rosettes (partial rosettes).*

La souche est bien lignifiée, à rameaux courts ou longs (donc donnant une touffe plus ou moins lâche); elle produit souvent des stolons. Les hampes sont basses ou moyennes (5-30 ou 40 cm), non ramifiées, dressées. L'inflorescence est uniflore ou 1-5-flore. Les feuilles appartiennent au type étroit, de linéaires à étroitement elliptiques; elles se groupent en « fausse rosette » au pied de la hampe: la zone d'attache n'est pas annulaire, comme dans le cas des rosettes vraies, mais étalée sur une portion un peu plus étendue de la base de la hampe. Cette région correspond à une succession d'entre-nœuds très contractés. L'effet est presque celui d'une rosette. C'est ce que Raunkiaer nomme les « partial rosette plants ». La hampe est en conséquence nue (scapi nudi).

Nous parlons dans nos diagnoses de : « *folia laxa rosulantia, folia in rosulis laxis* ». Il nous faudrait ici citer un bon nombre de *Physolychnis*. Cette organisation correspond à des écotypes alpins ou arctiques, dans des situations découvertes. En pelouse alpine, sur des fonds graveleux, sur des rocallles herbeuses, un type à stolons et rameaux allongés prédomine, qui gazonne lâchement; sur des rocallles, comme chasmophyte, on rencontre plutôt un type à souche dense formant des touffes serrées.

*1d. Types de passage (1a ou b et 1c).*

Il n'existe pas de démarcation tranchée entre les types 1a et b d'une part et le type c. Des formes de transition existent, où les feuilles sont bien caulinaires et ne forment pas de rosettes; elles se groupent cependant sur la moitié inférieure de la hampe et décroissent rapidement des inférieures aux supérieures. Les hampes sont donc semi-nues (scapi semi-nudi), intermédiaires entre les hampes nues des plantes du type à pseudo-rosettes (scapi nudi) et les hampes feuillées du type 1a (scapi foliati).

Ainsi, le *S. indica*, espèce mésophytique du type 1a ci-dessus mentionné, possède des hampes élevées, un peu rameuses, bien feuillées, dont les feuilles inférieures, petites, disparaissent à l'âge adulte. Cet écotype est lié à des stations silvatiques ou para-silvatiques de l'étage montagnard. L'espèce atteint toutefois l'étage subalpin avec un écotype à hampes semi-nues<sup>1</sup>.

*1e. Hemicryptophytes à rosettes vraies (rosette plants).*

Ici, la rosette est parfaite: la base de toutes les feuilles s'attache à l'articulation de la hampe sur la souche, en une zone annulaire sise au niveau du sol. Ce sont les « rosette plants » de Raunkiaer.

Nous employons à leur sujet les termes « *folia dense rosulantia, in rosulis densis* ». Elles sont rares chez les *Physolychnis*; citons le *S. thysanodes*, qui tire de cette structure

<sup>1</sup> Cet écotype semble, d'après nos observations d'herbier, être fixé. Il correspond au type du *Lychnis nutans* que nous plaçons en synonymie sous *S. indica*.

sa physionomie très particulière. Ce silène habite les « paramos » de la Cordillère des Andes et correspond à un écotype haut-alpin.

#### 2a. *Chaméphytes actifs de sols fixés.*

La souche est nettement ligneuse; elle projette ses rameaux à quelques centimètres au-dessus du sol. Ces rameaux peuvent être plutôt courts et denses, sans stolons, quand il s'agit de chasmophytes; ils peuvent s'étendre davantage et former un gazon sur un sol meuble.

Ces chaméphytes sont très proches biologiquement du type *1c* (hémicryptophytes à pseudo-rosettes). Ils ne s'en distinguent que par le degré de lignification et la hauteur de la souche. Les rosettes, fertiles ou stériles, sont de fausses rosettes. Ce type correspond à des situations plus exposées que celles du type *1c*, haut-alpines, en formations ouvertes. Ce sont donc des écotypes de climats excessifs.

Nous les désignons par les termes de « *chamaephyta laxe vel dense caespitosa* ». Deux bons exemples sont les *S. uralensis* et *S. involucrata*. Parmi les silènes européens, à titre de comparaison, un bon exemple de ce type est donné par le *S. vallesia*.

#### 2b. *Chaméphytes actifs d'éboulis.*

La souche ligneuse, à rameaux allongés, très ligneux, émet de longs stolons et végète dans les terrains non fixés à la manière de l'*Arctostaphylos uva-ursi*. Les stolons sont grêles, généralement de couleur claire et souvent pourvus de nombreux bourgeons. Ils ne s'enracinent jamais, encore qu'ils soient souterrains sur une partie de leur parcours. Les extrémités s'élèvent à quelques centimètres du sol et portent de fausses rosettes, stériles ou fertiles.

Nous avons avec ce type des pionniers d'éboulis typiques, qui colonisent des sols de finesse très variable suivant les espèces. Les *S. falconeri* et *S. wardii* par exemple semblent, d'après les indications des collecteurs, affectionner des pentes morainiques à grosse proportion d'éléments fins. Le *S. chodatii*, par contre, se rencontre dans des éboulis calcaires.

Ces chaméphytes d'éboulis sont adaptés à des climats haut-alpins, très rudes, dans des formations ouvertes, très exposées. La sous-section *Nigrescentes* fournit le plus grand nombre de ces plantes. Il est intéressant de reconnaître deux sous-types :

α. à feuilles plutôt larges et à hampes feuillées ou semi-feuillées, par ex. les *S. linae*, *S. wardii*, *S. atsaensis*, *S. helleboriflora*;

β. à feuilles plutôt étroites et à hampes nues, comme les *S. namlaensis*, *S. chodatii*, *S. nigrescens*.

Il ne semble pas exister de différence adaptative entre les plantes feuillées du type α. et celles du type β. Nous supposons cependant que le sous-type α. correspond à des substrats plus humides que ceux du sous-type β., pour autant qu'on puisse se fier aux indications d'étiquettes.

#### 2c. *Chaméphytes alpins en coussins.*

Ils sont une modification extrême du type 2a (chaméphytes actifs). Les rameaux de la souche sont pressés les uns contre les autres. La touffe forme un coussin dense, sans stolons. Ces plantes sont des chasmophytes ou des espèces haut-alpines de terrains caillouteux, secs, exposés, en formations ouvertes (étage steppo-alpin).

Citons certains écotypes de terrains exposés chez les *S. involucrata* et *S. uralensis*, le *S. sorensenii*, les *S. kingii* et *S. hitchquierei*, etc. Nous avons employé les termes de « in pulvinis densis crescens, caudice ramis arcte appressis ».

#### 2d. *Chaméphytes steppiques en coussins.*

Il s'agit d'un type parallèle au précédent, mais steppique ou oro-steppique, qui se rencontre chez quelques espèces de la sous-section *Chilenses*, en Amérique du Sud. Les rameaux de la souche sont extrêmement serrés, porteurs de rosettes denses et garnis des restes de feuilles des années précédentes. Les feuilles sont coriaces, aciculées, piquantes. Un coussin « en hérisson » est ainsi formé.

Citons les *S. chubutensis*, *S. densifolia*, *S. filifolia* et, à un degré moindre, les *S. magellanica* et *S. patagonica*. Le *S. filifolia* est, de tous, le plus remarquable, par ses feuilles très étroites, longues, canaliculées et recourbées, qui font penser au *Carex curvula*.

Pour terminer ces remarques sur le type biologique, nous relevons les points suivants :

α) Les types que nous décrivons correspondent à des écotypes fixés, conservés avec peu de modifications par les plantes mises en culture, quand elles acceptent les conditions artificielles du jardin.

β) Ils caractérisent bien les taxons, espèces ou sous-espèces, encore qu'une espèce puisse se présenter sous quelques variantes du type central. Un bon exemple est le *S. haumanii*, dont nous décrivons deux variétés: la var. *haumanii*, qui est une plante lâchement gazonnante de rocallles alpines (type 2a) et la var. *densa*, un chaméphyte d'éboulis (type 2b).

γ) Tels que nous les définissons, nos types correspondent à des « points de condensation ». Ils sont en réalité reliés par des intermédiaires.

δ) Une dérivation peut être établie. Le type 1a est le moins spécialisé. L'adaptation à des conditions sévères, arctiques ou alpines, se traduit par une condensation des feuilles en rosettes et des rosettes en coussins. Quand la lignification est faible, nous restons dans la série 1, hémicryptophytique; une lignification suffisante assure le passage aux chaméphytes correspondants (série 2): cette lignification correspond à des conditions climatiques extrêmes.

#### C. RACINE

Un pivot unique, non ou peu ramifié, dépassant souvent un centimètre de diamètre. L'écorce est rugueuse.

Le développement maximum s'observe chez les espèces arctiques ou haut-alpines, dont la durée de vie est plus longue que celle des hémicryptophytes mésophytiques ou steppiques.

#### D. SOUCHE ET STOLONS

Voir sous B. Types biologiques. En outre, notons que la persistance sur les rameaux de la souche des feuilles ou lambeaux de feuilles des saisons précédentes s'observe ailleurs que chez les chaméphytes steppiques en coussin, mais de façon moins marquée: ce caractère est lié à la formation de touffes denses ou de coussins.

On le trouve donc chez tous les écotypes de climats extrêmes. Nous lui accordons une bonne valeur systématique, quand il est bien exprimé.

Les stolons, quand ils existent, sont cause de la formation de touffes étendues. Ils peuvent être souterrains ou courir sur le sol, mais ils ne s'enracinent jamais: une touffe s'attache toujours à un pivot unique. Cette remarque est valable pour l'ensemble du genre *Silene*.

#### E. LES HAMPES

Cf. sous B. Types biologiques. En outre, notons que la pubescence et la viscosité sont toujours plus fortes vers le haut des hampes. Avec l'âge, la pubescence a tendance à disparaître. Il faut en tenir compte pour les identifications des échantillons en fruit.

La ramification des hampes n'intervient que chez les hémicryptophytes mésophytiques (sous-section *Indicae* et *S. argentina*). Elle est toujours faible et limitée à la base des hampes.

La taille des hampes est toujours variable dans une espèce et même dans chaque population. C'est un caractère qui réagit beaucoup plus aux modifications des conditions locales que les caractères floraux ou ceux tirés de la souche. Nous donnons toujours dans nos descriptions des limites assez larges à la hauteur des hampes et nous n'utilisons en taxonomie que l'appartenance à de grandes catégories: hampes courtes (2 ou 3 à 20-25 cm), moyennes (20-40 cm) ou hautes (40-80 cm).

Un cas particulier est à citer: le *S. mandonii*. Ses fleurs cléistogames sont auto-fécondées dans le bouton, qui est acaule. La hampe s'allonge pendant la maturation de la graine; cette biologie particulière a une curieuse conséquence: on ne trouve que peu d'échantillons jeunes (stade de la pollinisation) du *S. mandonii* dans les herbiers, car les collecteurs croient alors avoir affaire à des touffes stériles.

#### F. LES FEUILLES

Nous avons déjà parlé des feuilles aux lettres A. et B. En outre, remarquons que la feuille est généralement étroite dans la section. Cette étroitesse s'accentue chez les écotypes steppiques, en même temps que l'organe a tendance à s'indurer. Des feuilles larges se trouvent toutefois:

- α) Chez les hémicryptophytes mésophytiques (plantes silvatiques ou semi-silvatiques); ex. subsect. *Indicae*;
- β) Chez certaines espèces chaméphytiques haut-alpines: voir la subsect. *Nigrescentes*, avec les *S. wardii*, *S. linae*, *S. atsaensis*, *S. vautierae*.

Nous avons déjà signalé ces chaméphytes haut-alpins à feuilles larges et à tiges feuillées. Leur cas est intéressant, car chez les *Physolychnis*, l'adaptation à des conditions haut-alpines sévères se traduit ordinairement par une réduction des feuilles, qui deviennent très étroites. Nous pensons que chez de telles espèces (*S. wardii*, *S. atsaensis*, *S. vautierae*) la tendance à la transpiration due à la largeur de la feuille est compensée par une texture assez charnue du mésophylle, une forte pigmentation anthocyanique et la présence de passablement d'eau de ruissellement dans le sol.

A peu d'exceptions près (le *S. sorensenii*, certaines races géographiques du *S. songarica*, etc.), les feuilles inférieures sont glabres ou glabrescentes, parfois

légèrement hirsutes. Toutefois, leurs marges et leurs nervures sont souvent fortement pileuses ou ciliées. Les feuilles supérieures et les bractées de l'inflorescence ont par contre généralement une abondante pubescence.

La texture est le plus souvent membraneuse. Les hémicryptophytes mésophytiques peuvent avoir des feuilles papyracées minces, comme le *S. eduardi*; elles ont alors un limbe glabre et lisse. Un milieu steppique conduit à des feuilles coriaces, même indurées (*S. filifolia*). Des conditions haut-alpines ou arctiques sévères se traduisent par une tendance à un mésophylle charnu (en herbier les feuilles sont ridées après dessication).

Comme celles des hampes, les dimensions absolues des feuilles varient passablement en fonction des conditions locales. Nous avons donc donné de larges marges de variation dans nos descriptions. Par contre, la forme (dimensions relatives et pointe de la feuille), ainsi que la texture et la pilosité, sont des caractères sûrs.

#### G. INFLORESCENCE

Comme chez tous les silènes, l'inflorescence de base est un thyrse, plus précisément une grappe de dichasiums ou de dichasiums composés.

Cette structure primitive se reconnaît le mieux chez les représentants silvatiques de la sous-section *Indicae*, par exemple les *S. indica*, *S. edgeworthii*, *S. eduardi*, où l'inflorescence est bien fournie (jusqu'à 30 fleurs).

Ailleurs, il y a tendance à la réduction, et cela dans deux directions, qui se retrouvent ailleurs (et parfois plus accentuées) dans le genre *Silene*.

α) La grappe subsiste, mais ses nombreux dichasiums se contractent. Chaque «nœud» de la grappe conserve 2 à quelques fleurs, concentrées en glomérules, qui sont l'équivalent des dichasiums; les pédicelles sont courts ou nuls. On obtient une inflorescence spiciforme. Comme exemple caractéristique, citons le silène méditerranéen, *S. frivaldszkyana*. Tout proche des *Physolychnis* par le *S. drummondii*, nous avons en Amérique le *S. scouleri*. C'est précisément le *S. drummondii* var. *kruckebergii* qui est le meilleur exemple de *Physolychnis* à inflorescence spiciforme. Le *S. cashmeriana* en est un autre. De façon générale, les *Physolychnis* à tendances steppiques (*S. drummondii*, *S. maheshwarii*, *S. multicaulis*, *S. favargeri*, etc.) s'approchent de ce type d'inflorescence, mais avec également une réduction du nombre des nœuds. Ils se trouvent ainsi à mi-chemin entre l'inflorescence spiciforme (type α) et l'inflorescence réduite du type β.

On peut dire que l'inflorescence spiciforme est liée à un milieu aride.

β) La grappe se réduit: seul le dichasium terminal (parfois aussi le subterminal) persiste. Deux cas sont alors possibles:

1<sup>o</sup> Ce dichasium terminal se développe en une inflorescence abondante, souvent à floraison progressive. Ce cas, illustré par les *S. vulgaris*, *S. fabaria*, est inconnu chez les *Physolychnis*.

2<sup>o</sup> Le dichasium terminal lui-même s'atrophie: l'inflorescence se limite à (5,) 3, 2 ou à une seule fleur. C'est le cas le plus général chez les *Physolychnis*. Il est associé aux conditions haut-alpines ou arctiques.

Les *S. sorensenii* et *S. taimyrensis* représentent une modification spéciale de ce dernier type. Le dichasium terminal forme à l'anthèse une inflorescence glomérulée très caractéristique.

#### H. LES PÉDICELLES

Ils sont généralement courts, parfois quasi-inexistants, comme chez les *S. sorensenii* et *S. taimyrensis*. Ils sont le siège de deux phénomènes intéressants:

α) Un peu avant l'anthèse, le pédicelle se courbe; le bouton, puis la jeune fleur se mettent en position penchée (flores nutantes). Ce mouvement est commun à beaucoup de *Silene*, mais il est très prononcé chez les *Physolychnis*. Il persiste généralement chez les espèces autogames de la section, mais a tendance à disparaître chez les espèces ou races cléistogames (voir *S. gonosperma*). Il semble donc que ce mouvement soit lié à la pollinisation.

β) En fin d'anthèse, le pédicelle se redresse: la jeune capsule est alors verticale. En outre, le pédicelle s'allonge de façon sensible pendant la maturation et devient robuste et rigide.

Il semble qu'ainsi la dispersion des graines soit favorisée: la capsule, solidaire du pédicelle et de la hampe, vibre avec le vent et projette ses graines. Il est très suggestif de rappeler ici le cas déjà cité du *S. mandonii*, chez qui la pollinisation s'effectue dans des fleurs presque acaules: la hampe se développe pendant la maturation des graines.

#### J. CALICE

Le calice des *Physolychnis* possède 10 nervures: 5 dorsales de sépales, 5 commissurales issues de la fusion des latérales de sépales. Il est toujours ombiliqué à la base, ce qui est fréquent chez les *Silene*, sans être toutefois général.

Le calice revêt une grande importance en systématique, car ses caractères variables sont moins sensibles au milieu que ceux de la hampe ou de la feuille. Nous avons fait usage de:

sa taille: très grande (vers 18-20 mm de diam.), moyenne (10-13 mm) ou petite (au-dessous de 10 mm);  
 sa forme: cylindrique, ovoïde ou vésiculaire-globuleuse;  
 sa texture: coriace et dure ou papyracée;  
 la profondeur des sinus interdentaux (calice divisé au tiers de sa hauteur, à la moitié ou aux deux tiers);  
 la forme et la pilosité de ses dents;  
 la pilosité générale.

De cette liste, nous reprenons quelques uns des points principaux:

##### 1. *La constriction.*

La silhouette ovoïde du calice est due à une constriction de la gorge de l'organe (calyx ore constricto). Nous pensons que la forme indifférenciée est la cylindrique ou la cylindro-campanulée.

Des constatations faites sur les *S. gonosperma* et *S. songarica* en particulier établissent un lien entre la constriction de la gorge du calice et l'autogamie ou la

cléistogamie; cette constriction peut aboutir, dans les cas extrêmes, à la fermeture complète du calice. On observe ce dernier cas chez des espèces cléistogames, comme le *S. drummondii* ou (en dehors des *Physolynchnis*) chez le *S. apetala*. Chez l'une et l'autre de ces espèces, l'occlusion est totale au moment de la pollinisation, qui intervient dans le jeune bouton (cf. nos observations relatives aux *S. gonosperma*, *S. songarica* et *S. drummondii* à paraître dans notre monographie). Mais une anthèse rélictuelle peut exister, avec ouverture retardée modérée du calice et sortie de pétales plus ou moins colorés; l'ouverture tardive du calice, qui reste néanmoins nettement ovoïde, est un caractère racial, variant d'une population à l'autre.

Chez les espèces cléistogames, les pétales sont réduits, même dans les cas d'anthèse rélictuelle. Parfois cependant, les pétales, assez bien développés mais incolores, se tassent en un bouchon sous les dents convergentes du calice; ils participent ainsi à l'occlusion de l'organe (cf. *S. gonosperma* et *S. songarica*).

Ainsi envisagée, la construction du calice est un dispositif acquis, adaptatif, lié à l'autofécondation. Les clefs et les descriptions font toujours usage de ce caractère, que l'on peut considérer comme sûr et commode. Toutefois, l'analyse qui précède ne s'applique sans modifications qu'à la seule section *Physolynchnis*. Dans le reste du genre, la constriction du calice peut avoir deux autres origines:

α) En mûrissant, la capsule dilate le calice; ce dernier devient claviforme, ventru. Dans ce cas, la constriction n'est qu'apparente et passive: la base et la gorge du calice ne s'élargissent pas en proportion de l'enflure médiane. Exemples: *S. armena*, *S. italica*, *S. colorata*, *S. stenobotrys*; ce type se rencontre le plus fréquemment chez des espèces à long gonophore, chez qui le calice est étroit.

β) La constriction apparente ou active est telle, que le calice enserre l'ouverture de la capsule et gêne, pendant quelques temps, la sortie des graines. Exemples: *S. behen*, *S. ampullata*, *S. conoidea*; ce sont des espèces à carpophore souvent court.

Ce mécanisme ou un mécanisme analogue se rencontre fréquemment chez les silènes méditerranéens: il semble que la plante ait avantage à ne pas libérer ses graines trop tôt en été, et peut-être aussi à ne les libérer que petit à petit. Ainsi chez les spécimens orientaux (Grèce, Turquie) du *S. vulgaris*, la capsule ne s'ouvre que très progressivement et, au début de l'été, le passage est trop étroit pour les graines. Chez le *S. behen* par exemple, la constriction du calice ajoute à la petitesse de l'orifice une deuxième barrière. Chez le *S. conoidea*, la constriction du calice intervient à deux âges de la fleur: à la pollinisation, en assurant la cléistogamie; à la maturité de la capsule, en freinant la libération des graines.

## 2. La taille.

Le calice indifférencié est de taille et d'enflure moyenne. Les conditions steppiques semblent favoriser l'apparition de petites fleurs à petits calices. Par contre, le milieu haut-alpin favorise la formation de gros calices vésiculeux, globuleux et de texture papyracée; les meilleurs exemples se trouvent dans la sous-section *Nigrescentes*: ces chaméphytes de haute montagne ont des calices parfois géants (cf. *S. helleboriflora*, *S. namlaensis*, etc.).

Le lien entre le sur-développement du calice et le milieu à forte exposition au vent, au soleil, avec grosses différences de température est évident: il s'observe,

à un degré moindre, chez d'autres *Silene* (cf. *S. vallesia*, *S. ciliata*); on le retrouve aussi dans d'autres familles, par exemple les légumineuses de la zone aride, avec les *Astragalus* de la section *Calycocystis* Bunge (*A. vesicarius*, *A. cystobasis*, etc.) ou avec certains *Anthyllis* (*A. tetraphylla*).

Nous attribuons une réelle valeur adaptative à ces calices vésiculeux, qui doivent assurer à la fleur (ou souvent au jeune fruit) une sorte de microclimat isolateur. Leur développement en organe protecteur correspond à l'hypertrophie de bractées florales dans d'autres genres (cf. les *Paronychia*); ou encore parfois au développement des écailles capitulaires de composées. A ce propos, citons les remarques de Cuatrecasas (1954): les *Loricaria* appartiennent à la sous-tribu des *Gnaphalinae* avec les *Baccharis*, ils font donc partie d'une lignée sans écailles (paleae); toutefois, les espèces considérées comme les plus récentes du genre « retournent » aux écailles capitulaires. Cuatrecasas y voit un « Rückschritt in der Evolution der Gattung ». Il considère que les nouvelles espèces issues d'une spéciation altitudinale dans des conditions écologiques extrêmes, ont connu un phénomène de mutation « par atavisme » sous l'influence du milieu.

### 3. *Elongation.*

Le calice des *Physolynchnis* est généralement trapu: le rapport largeur/longueur se situe autour de  $\frac{2}{3}$ . Les calices vésiculeux ci-dessus mentionnés atteignent même  $\frac{1}{1}$  (ex. *S. helleboriflora* avec env.  $33 \times 33$  mm). Par contre, un certain nombre d'espèces descendant à  $\frac{1}{2}$  avec des calices très allongés: *S. namlaensis*, *S. wardii*, *S. atsaensis*, *S. plutonica*, *S. longicarpophora*. Dans ces cas, il faut constater que l'elongation du calice est liée à celle du gonophore: nous reprendrons cette constatation à propos de cet organe.

### 4. *Clivage du calice.*

Quelques espèces ont un calice fendu sur la moitié ou les  $\frac{2}{3}$  de la hauteur totale de l'organe (calyx profunde fissus). Cette fente s'accompagne d'une séparation des faisceaux commissuraux dès la base du calice (nervi jam e basi partiti). On peut distinguer 3 cas:

α) une espèce himalayenne, le *S. cancellata*, dont nous dirons dans notre monographie qu'elle n'est peut-être qu'un mutant occasionnel du *S. indica*.

β) Un petit groupe de quatre espèces stables, bien distinctes, encore que proches parentes, sises en une suite linéaire le long de la Cordillère des Andes (*S. thysanodes*, *S. genovevae*, *S. haumanii* et *S. margaritae*, de la sous-section *Genovevaneae*).

γ) Quelques cas tératologiques dispersés, par exemple chez le *S. uralensis*.

On peut en conclure qu'il s'agit d'une tendance mutationnelle toujours présente, mais qui ne s'exprime que fort rarement. Dans le cas de la sous-section *Genovevaneae*, la mutation a dû affecter le syngamon ancestral avec une fréquence exceptionnelle. Il est difficile de savoir quelle est la valeur compétitive de ce clivage du calice: elle doit exister chez les quatre espèces mentionnées, puisque le caractère s'est trouvé si bien fixé.

Nous suggérons, sans trop y croire, un passage à l'anémophilie; plus vraisemblablement, il peut s'agir d'une adaptation à la pollinisation par des insectes à

trompe courte. En effet, une comparaison avec 2 espèces voisines du *S. genovevae* laisse supposer un lien entre la pollinisation et le clivage du calice.

La cinquième espèce de la subsect. *Genovevaneae* est le *S. mandonii*: la parenté se marque par une division précoce des commissurales, séparées dès la base du calice. Néanmoins, les dents ne sont que normalement fendues: l'espèce est cléistogame, ce qui suppose un calice fermé. La tendance à l'ouverture du calice se manifeste sans se réaliser. Une espèce affine et géographiquement voisine est le *S. bersieri*, lui aussi cléistogame. Le fond du calice est normal, mais les dents sont très longues et acuminées. On peut penser que ce développement des dents (un caractère exceptionnel chez les silènes) correspond en fait à un clivage du calice. Le clivage est effectif ici, mais compensé par le développement de la base du calice.

Nous reprendrons le problème du clivage du calice à propos de l'évolution du groupe dans un travail ultérieur.

##### 5. *La pilosité.*

Elle est généralement beaucoup plus forte sur le calice qu'ailleurs. Toutefois, elle est concentrée le long des nervures: le limbe est généralement peu touché.

La marge des dents est scarieuse-ciliée. Dans la subsect. *Genovevaneae*, cette frange est si développée qu'elle se remarque à l'œil nu.

##### 6. *Les grands types de calice.*

Les caractères variables que nous venons d'énumérer ne sont pas tous indépendants les uns des autres. La grande taille, la texture papyracée et la forme globuleuse sont par exemple liées à l'enflure vésiculeuse. En fait, nous pouvons distinguer:

- α) des calices steppiques, plutôt petits, durs, étroitement ovoides ou cylindriques;
- β) des calices haut-alpins ou arctiques, moyens à grands, papyracés, enflés, largement ovoides ou vésiculeux;
- γ) des calices mésophytiques, moyens, membraneux, cylindro-campanulés;
- δ) les calices fendus occasionnels se rattachant à l'un des trois types précédents.

#### K. LE GONOPHORE<sup>1</sup>

Un caractère général des caryophyllacées est la présence d'un gonophore, dit aussi gynophore, androgynophore, anthophore ou carpophore. C'est tantôt un tore, tantôt une colonne, qui supporte les pétales, les étamines et l'ovaire. Ce gonophore comprend deux portions partiellement soudées et emboîtées:

α) A l'extérieur, l'androphore: un anneau constitué par les bases concrescentes des onglets des pétales et des filets des étamines; dans sa portion supérieure et adaxiale l'androphore est glanduleux-nectarifère (voir une bonne description chez Arber 1939).

β) A l'intérieur, un court gynophore: nos études de vascularisation (1960) et celles histologiques de Rohweder (1967) permettent, à notre avis, de conclure à la nature appendiculaire de ce gonophore.

<sup>1</sup> Le nom de « gonophore » que nous proposons, nous paraît mieux approprié que « anthophore » (porte fleur) « gynophore » (porte appareil femelle) ou androphore (porte appareil mâle). Le nom « andro-gynophore » est exact, mais désagréable. « Carpophore » doit s'appliquer au gonophore en fin de maturation.

Les remarques suivantes s'imposent:

α) Une relation est à établir entre la dialysépalie et le développement de ce gonophore: il est toujours bas (tore) chez les alsinoïdées. Il peut s'allonger (colonne) chez les silénoïdées, notamment chez de nombreux *Silene*. Il peut même dans ce genre dépasser largement la hauteur de l'ovaire (ex. *Silene parnassica* Boiss. & Spruner, *S. falcata* Sm.).

β) Comme nous l'avons signalé plus haut, un haut gonophore s'accompagne toujours, chez une espèce, d'un calice parallèlement allongé. Toutefois, dans les cas extrêmes et en fin de maturation, l'ovaire finit par sortir du calice (ex. *S. falcata*). La forme de l'ovaire reste inchangée; le calice prend un profil claviforme.

γ) Partout où le gonophore est nettement columniforme, il continue sa croissance après l'anthèse.

Ces constatations suggèrent que l'élongation du gonophore est utile à la dispersion de la graine. On peut envisager l'avantage mécaniquement: l'orifice de la capsule se trouve hissé au niveau ou au-dessus du niveau de la gorge du calice. La graine est alors plus aisément libérée.

Ce dispositif n'est pas le seul rencontré chez les *Silene*: l'ovaire de certaines espèces grossit beaucoup pendant la maturation, notamment s'allonge, alors que le gonophore reste médiocre (ex. *S. vulgaris*, *S. alba*); chez d'autres, l'élargissement de la capsule conduit à la rupture, d'ailleurs tardive, du calice distendu (ex. *S. apetala*, *S. behen*). Le résultat est aussi de libérer l'orifice de la capsule. Ces mécanismes, le second surtout, peuvent parfaitement succéder à l'effet de retenue des graines causé par la constriction du calice (voir cet organe, 1.).

On peut objecter à notre essai d'interprétation que le calice s'allonge en fait parallèlement et simultanément au gonophore; cette compétition semble contredire l'idée d'un allongement sélectif du gonophore. Nous pensons qu'il peut s'agir réellement d'une sorte de concurrence entre des portions d'organes similaires et similairement placées: la base du calice d'une part, celle de la corolle et des organes internes de la fleur d'autre part. Les causes (vraisemblablement hormonales) de la croissance du gonophore peuvent parfaitement agir aussi sur le calice. Simplement, ce dernier est un peu moins sensible ou un peu moins bien placé. Il s'ensuit qu'un grand gonophore est nécessaire pour assurer une petite avance à l'ovaire sur le calice. Il faudrait, pour trancher ces problèmes, pouvoir contrôler la morphogénèse expérimentalement, avec la finesse qu'on a pu atteindre chez les animaux.

Systématiquement, nous pensons que ces modes de «sortie» de la capsule hors du calice fournissent de bons caractères pour définir des groupes d'espèces. Chez les *Physolychnis*, le gonophore est bas. Toutefois, un certain nombre d'espèces dans les sous-sections *Nigrescentes*, *Indicae* et *Chilenses* accusent une tendance à l'élongation. La hauteur du gonophore est un des meilleurs caractères spécifiques: la variation intraspécifique est faible et il s'observe aisément en herbier par transparence. Il faut cependant se rappeler que chez les espèces à grand gonophore, une élongation sensible s'observe toujours après l'anthèse (cf. plus haut): nos mesures s'entendent donc à l'anthèse et nous avons, pour plus de sûreté, indiqué en plus de la taille absolue, la taille relative du gonophore par rapport à l'ovaire.

La pilosité, nulle, hirsute ou laineuse, incolore ou nigrescente du gonophore fournit d'autres critères spécifiques très sûrs.

## L. LES PÉTALES

Ils sont chez les *Physolynchnis* en tout point conformes à ce qu'on trouve dans le genre *Silene*: ils ont un onglet à 3 traces, auriculé; une coronule de deux écailles, correspondant à une fossette sur la face dorsale entre onglet et limbe (pétales « voûtés »: *petala appendicibus fornicatis*); le limbe est bilobé ou bifide, à lobe simple ou lobé, avec marges entières, crénelées ou dentées; des dents latérales existent souvent. Quand le pétales est réduit (*S. uralensis*, *S. songarica*, etc.) il est généralement entier. Dans un cas il est lacinié (*S. edgeworthii*).

Notons les points suivants:

### 1. Variation.

Elle est toujours considérable, au sein même des populations. Cependant, il est toujours possible de circonscrire un type central. Chez les espèces cléistogames, où l'auto-pollinisation s'effectue dans le bouton (cf. *S. songarica*, *S. drummondii*), une anthèse rélictuelle existe cependant: les pétales sortent plus ou moins du calice, tardivement. Dans ce cas, la taille et le degré de dépassement des pétales hors du calice est constant dans une population, mais peut varier considérablement d'une population à l'autre: on trouvera une analyse détaillée du phénomène dans notre monographie, sous les *S. songarica*, *S. gonosperma* et *S. drummondii*. Cette variation n'est d'ailleurs pas uniquement locale entre des populations isolées: elle est aussi clinale au travers de l'aire de l'espèce. Faute de la comprendre, le traitement taxonomique des espèces cléistogames est à peu près impossible. Des espèces appartenant à d'autres sections du genre *Silene*, cléistogames elles aussi, comme les *S. apetala*, *S. inaperta*, *S. cretica*, *S. antirrhina*, devront être traitées selon les mêmes critères que les cléistogames de la section *Physolynchnis*.

La forme des pétales est donc un caractère systématique à n'employer qu'avec prudence. Seules de grandes catégories peuvent être distinguées: pétales entiers, bilobés, quadrilobés, laciniés. Le degré de dépassement hors du calice (*petala exserta*) est par contre un caractère beaucoup plus sûr, sauf dans le cas des espèces cléistogames, comme nous venons de le voir.

### 2. La couleur.

Ce critère est d'emblée malcommode dans un groupe qu'on ne peut espérer connaître que sur du matériel d'herbier. D'autre part, plus encore que la forme, la couleur varie. On peut cependant utiliser en taxonomie 4 grands groupes de couleurs de pétales chez les *Silene*.

α) La majorité des espèces ont des pétales très typiques de silènes: ventralement d'un blanchâtre souvent lavé d'une teinte de brun, de vert ou de pourpre (dans la même espèce !); à l'extérieur nettement verdâtres ou brunâtres, lavés de pourpre. Parmi les *Silene* européens, les *S. nutans*, *S. saxifraga* appartiennent à cette catégorie.

β) Les pétales sont pourpres à l'intérieur: il s'agit d'une couleur soutenue, mais pas très franche; à l'extérieur, le pourpre est chargé de vert ou de brun.

Tels sont souvent les pétales dans la subsect. *Nigrescentes*. Ce type est directement apparenté au type α; il en constitue une exagération correspondant à des conditions extrêmes, haut-alpines et s'y rattache par des intermédiaires, comme

le *S. uralensis*. L'Europe n'offre pas de bons exemples de cette catégorie: les *S. fruticosa*, *S. vallesia* appartiennent aux intermédiaires.

γ) Les pétales blancs. Ils sont blancs, sur les deux faces, ou teintés délicatement de rose. Ex. *S. taimyrensis*, *S. involucrata*. En Europe, *S. pusilla*, *S. vulgaris*, etc.

δ) Pétales roses: le limbe est d'un rose vif, brillant. Les deux faces peuvent être semblables ou l'extérieur peut être blanchâtre, teinté de vert ou de brun. Ce dernier cas assure le passage au type β.

Un seul *Physolychnis* possède ce caractère, le *S. soczaviana*. En Europe, les *S. coeli-rosa* et *S. colorata* appartiennent à ce groupe, respectivement avec les faces concolores et discolores.

### 3. Position des pétales.

Chez les espèces à pétales réduits, le limbe est dressé, ou étalé-dressé (ex. *S. uralensis*); il en est de même quand le calice est très gros (ex. *S. helleboriflora*, *S. chodatii*). Par contre, quand le pétale est bien développé par rapport au calice, le limbe est étalé, avec mouvement d'enroulement périodique journalier, comme chez beaucoup de *Silene* (ex. la sous-section *Chilenses*).

### 4. Les appendices.

Ils sont de deux sortes: les auricules (lateral wings, auriculae) et les appendices de la coronule (appendices coronae). Ces organes se rencontrent partout dans le genre *Silene*.

α) Les auricules: naissent d'un élargissement du tiers supérieur de l'onglet. Ces minces membranes n'ont pas de vascularisation propre. Elles s'engrènent les unes dans les autres d'un pétale à l'autre. Il s'ensuit que la portion supérieure de l'onglet, qui n'est pas ou mal soutenue par le calice, se forme néanmoins en tube. Ce tube n'a certes pas la résistance d'une corolle gamopétale, mais il est suffisant pour maintenir les anthères et guider les insectes.

Cette constatation permet d'interpréter tout ingénument les auricules: des expansions latérales de l'onglet, qui appartiennent à l'onglet, sont fonctionnelles et offrent un avantage sélectif. Nous pensons qu'il est faux et inutile de leur supposer, comme Arber (1939 : 341), une origine stipulaire. Ce ne sont pas des organes reliques, mais des néo-formations.

β) Les appendices de la coronule: Arber (1939 : 337-343 et fig. 1-3) donne une bonne description de ces organes, qui sont des invaginations dorsales du pétale de part et d'autre de la nervure médiane. Ces appendices sont donc « unifaciaux »; leurs deux surfaces, l'adaxiale et l'abaxiale, proviennent du soulèvement de la face ventrale du pétale. Il s'ensuit que les appendices ne peuvent être ni ligulaires, ni stipulaires, ni formés par adnation de pétales (voir Mattfeld 1938, Arber 1939).

A leur base, les appendices sont creux, ce qui se traduit sur la face dorsale du pétale par une voûture (petala appendicibus fornicatis). Tous les *Physolychnis* ont des appendices « voûtés », même quand ces derniers se réduisent à de simples bosses (appendices in gibbas redacti). Il existe, par contre, des *Silene* à écailles minces, comme le *S. pusilla*; ces écailles ne sont pas voûtées et leur structure nous est inconnue.

La fonction de la coronule est comparable à celle des auricules: un prolongement du tube calycino-corollaire. Dans du matériel du *S. alba* (syn. *Lychnis alba*) provenant d'Angleterre, Agnes Arber observe que les écailles sont le mieux développées chez les pieds mâles. Une confirmation de ces observations mettrait en évidence le rapport entre la coronule et le fonctionnement des étamines.

#### M. LES ÉTAMINES

Elles sont conformes à ce qu'on trouve ailleurs chez les *Silene*. Systématiquement, elles ne sont que peu utilisables, au moins en herbier. Il semble que sur du matériel frais, des différences dans la couleur des anthères puissent être utilisées: anthères jaune paille, mauves ou violacées.

Plus importante est la présence ou l'absence de pilosité (généralement laineuse) sur le tiers inférieur du filet: ce caractère est toutefois lié à la pilosité du gonophore.

Chez le *S. atsaensis*, la moitié inférieure des filets est en ruban. Nous n'avons pas eu toutefois assez de matériel pour déterminer si ce curieux caractère n'était pas un artéfact.

##### 1. Inclusion ou dépassement des anthères.

Chez la plupart des *Silene*, les étamines mûres s'avancent légèrement hors de la gorge de la corolle; peu avant l'ouverture des anthères, elles sortent nettement par une élévation rapide des filets. Les insectes viennent se frotter au pollen en visitant les glandes du gonophore. Chez les *Physolychnis*, nous n'avons jamais observé cette élévation finale. Le cas général est d'avoir les anthères incluses juste au-dessous du niveau de la gorge (antherae inclusae); ou très peu sortantes (antherae exsertae) juste au-dessus de ce niveau. Cette distinction est utile systématiquement, compte tenu toutefois de la difficulté de l'observation sur des échantillons pressés.

Nous pensons que le faible dépassement des anthères hors de la corolle est un caractère primitif conservé par la dureté de climat caractérisant les habitats de la section. L'inclusion des anthères est le signe d'une tendance à l'autogamie.

Chez les *Physolychnis* cléistogames, les anthères restent très petites. On ne peut toutefois pas parler d'inclusion: nous sommes à proprement parler en présence d'un cas de néoténie. La pollinisation s'effectue dans le jeune bouton immature. Nous avons déjà noté l'anthèse rélictuelle et non fonctionnelle qui suit la pollinisation, avec ouverture du calice et sortie des pétales. Les étamines par contre arrêtent leur développement, tandis que les anthères vidées et desséchées simulent des organes atrophiés.

Chez le *S. kingii*, qui est autogame ou semi-autogame, il existe des races cléistogames. La fleur est nettement plus grosse que celle d'une race autogame: en réalité, cette «fleur» est une capsule en voie de maturation, avec anthèse rélictuelle (pétales étroits, mais apparents); les anthères ne sont pas atrophiées, mais fanées. Le cas est intéressant d'un point de vue évolutif; en taxonomie, il permet de mieux appréhender les espèces cléistogames. Enfin, il montre qu'il faut être prudent, chez les *Physolychnis* (et plus généralement les *Silene*) avant de conclure à une tendance à la dioécie: rien ne ressemble plus à des anthères atrophiées que de petites anthères fanées.

## 2. Position des anthères.

Elles sont introrses et basculent obliquement à l'anthèse chez les espèces entomogames. Chez les cléistogames, elles s'accolent aux styles, qu'elles couvrent de pollen.

Comme tous les *Silene*, les *Physolychnis* sont protérandres. Cette protéandrie s'atténue chez les espèces autogames au semi-autogames.

## N. L'OVaire

L'ovaire est toujours ovoïde et verdâtre. Il n'a aucun intérêt taxonomique pour la reconnaissance des espèces. Sa structure par contre sert de base à la délimitation de la section *Physolychnis*.

### 1. Le nombre des carpelles.

Il est de 5 pour la section. Toutefois, une certaine variation individuelle est normale. Elle est négligeable dans les subsect. *Physolychnis*, *Genovevaneae* et *Nigrescentes*. Par contre certaines espèces des subsect. *Indicae* (*S. indica*, *S. cancellata*, *S. edgeworthii*), *Chilenses* (*S. platonica*, *S. chilensis*) et *Songaricae* (*S. drummondii*) peuvent compter de 3 à 5 carpelles. En moyenne, les ovaires à 5 carpelles restent les plus nombreux, mais sur les mêmes pieds peuvent apparaître des fleurs à 4 et plus rarement 3 carpelles.

Le nombre des carpelles est utilisé chez les silénoïdées pour la séparation des genres (par ex. *Saponaria* 2, *Silene* 3-5, *Dianthus* 2) et, à l'intérieur du genre *Silene*, pour délimiter des sections. Une analyse détaillée du caractère s'impose donc.

Or, les données statistiques sont rares. Bien qu'une étude soit techniquement facile à conduire en herbier, il faut l'exclure pour des raisons de convenance muséologique. Sur du matériel vivant, un seul travail existe, exécuté par Dean (1963) sur 56552 fleurs ♀ de *S. alba* (syn. *Lychnis alba*). Le matériel provient exclusivement des USA, où l'espèce est naturalisée. Les résultats sont surprenants: cette espèce, bien connue pour posséder 5 styles, révèle une variation insoupçonnée: les fleurs peuvent avoir de 0 à 13 styles, correspondant généralement à autant de carpelles. Cependant, la majorité des fleurs, soit 37698 ou le 66,6%, ont 5 carpelles et la grosse masse du matériel, soit plus de 98%, possède de 4 à 8 carpelles. On peut dire que le nombre moyen des styles par fleur est 5,5 chez les *S. alba* naturalisés aux USA: c'est ce qu'on pourrait appeler le « nombre carpellaire ».

Dean remarque d'ailleurs que la variation en nombre des carpelles existait avant l'introduction de la plante aux USA. Toutefois, il admet fort justement qu'elle puisse s'être amplifiée avec la rapide dissémination et l'adaptation écologique dans le Nouveau-Monde. Il semble d'ailleurs que parfois une polyploidie occasionnelle puisse être à l'origine de l'augmentation du nombre des styles (Warmke 1946, Westergaard 1940). Le fait que l'importante expansion du *S. alba* en Amérique tire son origine d'un petit nombre d'individus initiaux peut éventuellement expliquer la variabilité accrue des populations américaines: soit que dans l'une des « inoculations » originales quelques échantillons aberrants aient existé, soit que la pauvreté du stock génétique de départ n'ait pas été à même d'assurer la stabilité génotypique au cours de la dispersion de l'espèce dans le Nouveau-Monde.

Comparons maintenant ce résultat acquis sur le *S. alba* avec les sondages effectués sur d'autres groupes de *Silene*: pour de typiques silènes européens (*S. vulgaris*, *S. nutans*, etc.) le « nombre carpellaire » va se situer très près de 3. Pour les *Physolychnis* à 5 styles, vers 5; pour le *S. indica* et autres espèces à ovaire variable, entre 4 et 5. Si nous nous adressons aux silènes américains (cf. Hitchcock & Maguire 1947), nous constatons qu'un certain nombre d'espèces vont avoir un « nombre carpellaire » voisin de 3, notamment les espèces circum-arctiques et celles d'origine européenne. Pour d'autres, le nombre se situe entre 3 et 4: par ex. chez les *S. scouleri*, *S. scaposa*, *S. nuda*, *S. douglasii*, *S. parryi*. Or, ces espèces se rapprochent précisément des *Physolychnis*, tant par leur morphologie que par leur situation géographique dans les Rocheuses. Une revue sommaire des espèces asiatiques nous a laissé entrevoir une situation semblable en Himalaya et en Chine.

Nous pouvons alors conclure que:

α) Le nombre des styles est un caractère variable chez une espèce, moins cependant que beaucoup d'autres.

β) Il varie à l'intérieur des groupes supraspécifiques corrélativement à d'autres caractères. Pour la délimitation des genres et des sections, il ne peut être utilisé qu'en fonction d'autres critères, morphologiques et biogéographiques.

γ) Il serait d'ailleurs suspect qu'un caractère aussi simple puisse suffire à l'échelle mondiale pour séparer des groupes qui se révéleraient naturels. Ce n'est pas une raison pour douter de sa valeur, comme le suggère Dean (1963 : 12): « If the consistent production of 5 styles per ovary is a valid criterion, then only 3 of the 87 pistillate plants studied individually may be considered as typical for *Lychnis alba* ».

Une telle réserve équivaut à renoncer à la taxonomie, car nos critères pris individuellement sont toujours ambigus par l'existence d'exceptions. Il faut simplement comprendre que nos espèces et plus encore nos genres sont des abstractions sommaires qui cernent la réalité de plus ou moins loin. Nos clefs, nos descriptions, nos critères sont destinés à ces abstractions plus qu'à la réalité. Il serait donc intéressant de leur substituer des indications statistiques, comme ce « nombre carpellaire ». C'est un effort de ce genre que réalise Hélène Bischler dans son « analytical key of the species of subgenus *Caracoma* Bischler » (1962 : 29-30): une clef aboutissant à une formule est proposée; les espèces correspondent à une formule centrale autour de laquelle les variations sont possibles.

δ) Le fait que Dean observe que les fleurs de 6 à 10 carpelles sont plus nombreuses que celles de 1 à 4 carpelles n'autorise nullement à supposer, comme il le fait, que le nombre primitif de carpelles pourrait être de 10. Il faudrait en tout cas d'abord vérifier la constitution des plantes européennes<sup>1</sup>.

## 2. *Les cloisons ovariennes.*

L'ovaire des *Physolychnis* est considéré comme uniloculaire. Or, un examen attentif révèle qu'en réalité des cloisons vestigiales subsistent, sous la forme de fragments déchirés, attachés aux parois internes de l'ovaire. Lors de la formation du

<sup>1</sup> Nous pensons d'ailleurs que ce travail offrirait un grand intérêt, s'il devait révéler une différence entre les plantes européennes et celles naturalisées en Amérique.

pistil, les cloisons s'élèvent d'abord normalement; puis, dès avant l'anthèse, une résorption s'amorce; à l'anthèse, seules subsistent les traces ci-dessus mentionnées.

On voit donc qu'en réalité l'ovaire des *Physolychnis* est semi-cloisonné. Cette constatation s'étend d'ailleurs à tous les *Silene*, dont l'ovaire n'est jamais pluriloculaire qu'à la base. Les différences spécifiques proviennent de la hauteur atteinte par les septums (jusqu'aux  $\frac{2}{3}$  et plus de la cavité ovarienne) et du degré de leur résorption (de nulle à totale).

En fait, il s'agit d'une tendance à la placentation centrale libre, qui se manifeste chez toutes les silénoïdées:

- α) par un avortement de la septation de l'ovaire;
- β) par une résorption des cloisons déjà incomplètes.

Chez certaines alsinoïdées et, plus encore, chez les paronychioïdées, la placentation centrale libre, ou même basilaire, est complètement réalisée. Silénoïdées et alsinoïdées conservent cependant toujours quelques vestiges de septation: les traces sur les parois de l'ovaire ci-dessus mentionnées et, surtout, la marge supérieure libre des cloisons: cette zone persiste sous forme de « colonnettes » de tissu spongieux; elles alternent avec les styles et relient la base de ces derniers avec la « colonne » placentaire. Ces « colonnettes » jouent le rôle de tissu conducteur des tubes polliniques<sup>1</sup>.

Le degré de septation varie d'une espèce à l'autre. Pourtant, le caractère uni-ou pluriloculaire de l'ovaire est classiquement utilisé dans la délimitation des genres de silénoïdées. Par exemple, les *Melandrium* et *Lychnis* (uniloculaires) s'opposent respectivement aux *Silene* et *Viscaria* (pluriloculaires). Dans le cas des *Melandrium*, la prétendue absence de septation est même le seul point commun aux trois sections classiques du genre (sect. *Melandrium*, *Physolychnis* et *Elisanthe*) quand on les oppose aux *Silene*.

En réalité, le genre *Melandrium* est une création des botanistes européens. En Europe centrale, les *Silene* « cloisonnés » comme les *S. nutans*, *S. vulgaris*, *S. otites*, etc., ont une nette septation qui les oppose sans transition aux « *Melandrium* », c'est-à-dire aux *Silene* uniloculaires à cloisons vestigiales (*S. noctiflora*, *S. alba*, *S. dioica*, *S. heuffelii*, *S. diclinis*). Il est dans ces conditions imaginable de séparer deux genres sur ce critère. Ce n'est plus possible si l'ensemble du complexe *Melandrium-Silene* est pris en considération. En Amérique par exemple, seules les espèces introduites (*S. conica*, *S. conoidea*, *S. armeria*, *S. antirrhina*, etc.) ou les espèces circumarctiques (*S. repens*, *S. acaulis*) ont des cloisons importantes. Les espèces typiquement américaines montrent toute une gamme de cloisonnements, de médiocres à nuls. Des sondages nous ont convaincu d'une situation analogue en Asie, où l'on trouve des septums de toute taille.

En conséquence, la septation ne paraît pas être un critère générique utile et nous adoptons la suppression du genre *Melandrium* fondé sur ce seul caractère.

---

<sup>1</sup> Notre attention fut attirée sur ces « colonnettes » par le professeur C. Favarger, de Neuchâtel: elles étaient signalées, sans interprétation, dans un travail de diplôme de M<sup>me</sup> Monique Grin-Langer.

Par contre, à l'intérieur de l'espèce, le degré de septation est constant et peut donc être utilisé comme caractère spécifique.

Le degré de septation résiduelle devrait en principe pouvoir donner une indication sur l'ancienneté du groupe. Tel que nous le décrivons, le caractère « septums résorbés » (donc ovaire uniloculaire) apparaît comme dérivé; la condition indifférenciée, primitive correspond à des septums complets (ovaires pluriloculaires). Il s'ensuit que des groupes tôt spécialisés, précocement détachés du « tronc » en évolution, devraient avoir des cloisons complètes ou assez complètes; les groupes considérés comme jeunes devraient par contre se faire remarquer par l'absence de cloisons. On devrait donc trouver des cloisons plus marquées chez les *Silene* à 5 styles que chez les *Silene* à 3 styles.

En fait, on observe le contraire. Les cloisons sont fortement résorbées chez les *Physolychnis*, chez les *Silene* américains à 3 à 5 styles, ainsi que chez tous ces *Silene* plus ou moins archaïques autrefois classés dans le genre *Melandrium*; par contre, les *Silene* méditerranéens à 3 styles ont des cloisons souvent très complètes. Nous nous trouvons donc en présence d'un cas d'évolution hétérobathmique, où des caractères anciens se trouvent associés avec des caractères dérivés dans des combinaisons qui s'excluent: 5 styles sans cloisons ou 3 styles avec cloisons.

Pareils exemples d'évolution hétérobathmique ne sont pas rares; l'un des plus spectaculaires est offert par le gynécée des *Ranunculaceae*. Il est probable que des interprétations diverses doivent être invoquées suivant les cas. Nous pensons cependant qu'un essai d'explication tout mécanique peut souvent apporter la solution. Ainsi, dans le cas de l'ovaire des *Silene*, il ne nous paraît pas possible de considérer séparément la tendance à la résorption des septums de la tendance à la réduction du nombre des carpelles: la structure de l'ovaire est en quelque sorte la résultante de l'interaction de ces deux tendances toujours présentes.

Or, la résorption des cloisons est d'autant plus complète et plus précoce que l'ovaire est gros et, tout particulièrement, large; il s'agit d'une simple conséquence de rapports topographiques et partant physiologiques entre les différents tissus impliqués. Les ovaires anciens à 5 carpelles sont nécessairement plus larges que les ovaires plus récents à 3 carpelles (d'ailleurs souvent plus petits). Il s'ensuit que la tendance à la résorption des cloisons (donc à la placentation centrale libre) est précisément et paradoxalement plus marquée chez les *Silene* qui ont conservé le nombre primitif 5 de carpelles et un large ovaire que chez les *Silene* plus jeunes à trois carpelles.

Le présent cas d'évolution hétérobathmique se résout donc en fait en une apparaente contradiction, dont la solution est un « problème d'ingénieur ». Notre explication des faits est certainement discutable, mais elle nous semble avoir une portée assez générale. Sa seule justification est que, dans un classement morphologique et géographique des *Silene*, elle permet des interprétations intéressantes et cohérentes. Il nous paraît donc que tout se présente comme s'il était raisonnable de l'adopter.

En adoptant cette hypothèse, on considérera les *Physolychnis* comme un groupe ancien, avec 5 styles et absence de cloison; tous les *Melandrium* de même que les *Silene* américains doivent être également considérés comme relativement anciens, avec leurs ovaires presque uniloculaires et leur « nombre carpellaire » situé entre 5 et 3.

### 3. *Les styles.*

Comme les étamines, les styles ne dépassent chez les *Physolychnis* que de peu la gorge de la corolle. On n'observe jamais les styles longuement exserts caractéristiques de nombreux *Silene* au cours de la période ♀ de l'anthèse.

Chez les espèces entomogames, l'allogamie est assurée par la protérandrie, ce qui est général dans le genre. De plus, les styles sont jusqu'à la seconde partie de l'anthèse (la phase femelle) étroitement accolés: les sillons stigmatiques et les stigmates se trouvent ainsi protégés du pollen de la fleur.

Chez les cléistogames et les autogames, les étamines viennent s'accorder à la partie médiane des styles, où elles déposent du pollen, qui se fixe. L'écartement des styles ne semble alors plus être une condition nécessaire à la fécondation. Cet écartement est d'ailleurs parfois facilité par la croissance même des styles: ils viennent buter contre le bouchon formé par les pétales, tassés contre les dents du calice; ce faisant, ils se replient et s'écartèlent (cf. *S. songarica*).

Notons que les styles sont souvent le mieux visibles chez les espèces cléistogames. Ils persistent au sommet de la jeune capsule, dont la croissance dilate l'ouverture du calice. Ils ont alors cessé d'être fonctionnels.

### 4. *L'ouverture de la capsule.*

Deux caractères utiles sont fournis par la capsule: son degré d'exsertion à maturité et son mode d'ouverture.

Généralement la capsule affleure ou dépasse de 1 mm environ le calice. Parfois, surtout chez les cléistogames où la croissance du calice se ralentit précocement, elle dépasse nettement cet organe. Il s'agit d'un bon caractère spécifique ou sub-spécifique; il faut toutefois se rappeler que des échantillons très âgés peuvent avoir un calice éclaté et présenter une capsule exserte par artéfact.

Quant au mode d'ouverture, deux cas se présentent chez les *Physolychnis*:

α) Les valves correspondent chacune à un carpelle; elles sont donc indivises et isomères, comme chez les *Lychnis*. C'est le caractère « valves entières ».

β) Les valves se clivent encore par le milieu: on obtient ainsi 2 fois plus de valves que de carpelles, donc 10 chez les *Physolychnis*. C'est le cas général chez les *Silene* (inclus les *Melandrium*). C'est le caractère « valves bifides ».

On peut voir dans nos descriptions<sup>1</sup> que le nombre des espèces « bifides » balance à peu près le nombre des « entières ». A l'intérieur des espèces, le caractère est stable, mais des espèces très voisines peuvent différer. Il n'y a pas d'intermédiaires entre les deux possibilités.

La présence des deux modes d'ouverture chez les *Physolychnis* n'était pas connue jusqu'à maintenant, faute d'une révision au niveau de l'espèce. Ainsi, Chowdhuri (1957 : 224-227) inclut les *Physolychnis* (syn. *Gastrolychnis*) au rang de section dans le genre *Silene*. Mais par ailleurs, il définit les *Lychnis* « vrais » (the good species of *Lychnis*) par le mode d'ouverture, qui se réalise à l'aide de valves entières, donc en même nombre que les styles. Il les oppose aux *Silene*, qui ont des valves bifides.

On voit que le cas des *Physolychnis* remet en question la conception des genres

<sup>1</sup> Voir la monographie.

chez les lychnidées. Nous pensons qu'il existe un certain lien entre la présence de 5 styles et le caractère « valves entières ». Nous pensons aussi que le caractère « valves entières » est un caractère primitif.

### O. LA GRAINE

Des caractères très importants sont tirés de la graine. Leur constance chez une même espèce en fait des critères de première valeur. Nous trouvons chez les *Physolychnis* les types suivants de graines:

#### 1. *Les tuberculées.*

Petites graines, mesurant  $0,6-1,1 \times 0,8-1,2$  mm, sur 0,7-0,9 d'épaisseur, réniformes-globuleuses, de couleur sombre (noires, grises ou grises teintées de fauve), finement tuberculées sur les côtés, à tubercules un peu plus forts sur le dos. Ces graines n'ont donc aucun appendice anémochore. Cependant, les silènes à dispersion actuelle active (ex. *S. nutans*, *S. vulgaris*, *S. alba*) possèdent de telles graines. Parmi les *Physolychnis*, ce sont précisément les cléistogames à grande aire (sous-section *Songaricae*) qui ont des graines tuberculées. Leur dispersion par le vent au gré des vibrations de la hampe semble donc être efficace.

Nous considérons ces graines comme le type de base, indifférencié : on les rencontre largement dans tout le genre *Silene*.

#### 2. *Les étroitement ailées.*

Graines médiocres, mesurant  $1,1-1,5 \times 1,2-1,8$  mm sur une épaisseur maximum de 0,7-0,9 mm, réniformes aplatis, de couleur fauve clair, striées sur les côtés, pourvues d'une aile étroite et parfois irrégulière sur le dos.

Le corps de la graine conserve des dimensions sensiblement égales (y compris en épaisseur) aux mensurations du type « tuberculé ». L'aplatissement n'est donc pas dû à une compression, mais à l'apparition des ailes. Ces dernières naissent de l'allongement des tubercules dorsaux, dont une ou quelques séries parallèles, portées sur un repli tégumentaire, s'agglutinent en aile. L'aile peut être irrégulière en hauteur et se déplacer d'un bord à l'autre du dos de la graine; dans ce cas, l'aile prend à l'œil nu un aspect anguleux (ex. le *S. involucrata* ou le *S. gonosperma*).

Ces graines sont dérivées du type 1; elles paraissent à l'essai très efficaces pour la dispersion par le vent.

#### 3. *Les largement ailées.*

Grandes graines, mesurant  $1,5-2,2 \times 1,6-2,5$  mm sur 0,7-0,9 mm d'épaisseur, aplatis, orbiculaires et un peu réniformes, fauve clair, lisses ou striées sur les côtés, à aile généralement lisse.

Ce type est une exagération du précédent. Il est intéressant de constater qu'aucun intermédiaire n'existe entre les types 2. et 3. encore que le mode de formation de l'aile y soit le même. Ce sont de bons caractères spécifiques. Ex. le *S. uralensis*.

#### 4. *Les crêtées.*

Les tubercules dorsaux s'accroissent en une crête de papilles, disposées sur plusieurs rangs et atteignant 0,6 mm. Graines médiocres, mesurant  $1,1-1,5 \times 1,2-1,8$  mm sur une épaisseur maximum de 0,7-0,9 mm, réniformes, à côtés lisses ou striés, de couleur fauve ou fauve noirâtre.

Ce type est tout à fait parallèle aux types 2. et 3. La crête a la même fonction anémochore que l'aile. Nous n'avons rencontré d'intermédiaire avec les types ailés qu'exceptionnellement, notamment chez des exemplaires suspects d'introgression (voir la monographie sous le *S. sorensenii*: *Silene involucrata*  $\times$  *sorensenii*).

#### 5. *Les lisses.*

Graines médiocres, mesurant  $1 \times 1,5$  mm sur une épaisseur de 0,8-0,9 mm, réniformes-globuleuses, lisses (ou avec quelques tubercules indistincts sur le dos), acajou, brillantes. Ce type très spécial semble dérivé lui aussi des graines tuberculées (type 1.). Il est exceptionnel et ne se trouve que chez les *S. rubricalyx* et *S. rechingeri*, deux chaméphytes de haute montagne, appartenant à la sous-section *Indicae*, dans l'Himalaya. Le *S. platonica* au Chili a des graines semblables, mais pourvues de rudiments d'ailes.

#### 6. *Discussion.*

Les remarques suivantes s'imposent:

α) L'aile d'une part, la crête de papilles de l'autre, sont des formations équivalentes, anémochores. En laboratoire, ces appendices paraissent efficaces.

β) Sur le terrain cependant, ailes et papilles ne semblent pas donner un avantage réel à l'espèce: les espèces à grande aire ont le plus souvent des graines non spécialisées du type « tuberculé ».

γ) On peut alors envisager les ailes et papilles comme des formations orthogénétiques sans efficacité réelle. Une autre explication est que la faculté de dissémination dépend d'autres facteurs biologiques avant tout: grande tolérance vis à vis du milieu, taux d'hétérosis élevé ou autogamie possible, etc. Les ailes et papilles seraient alors des compensations d'efficacité réduite chez des espèces en voie de régression par déphasage d'avec leur milieu. Une espèce, dont les biotopes possibles deviennent rares et disséminés, trouverait quelque avantage à améliorer la capacité anémochore de ses graines: ailes et papilles deviennent intéressantes dans la sélection. Chez une espèce en voie de dissémination, ces formations n'auraient pas un intérêt suffisamment compétitif pour se voir sélectivement fixées.

δ) Le type indifférencié et primitif est la graine tuberculée.

ε) Ailes et papilles dérivent du type tuberculé.

ζ) On trouve des ailes et des papilles le plus généralement chez les *Silene* de caractère plutôt conservateur. Des silènes plus récents semblent avoir perdu la faculté de fabriquer des crêtes de papilles et des ailes du type crête dorsale unique; on trouve des ailes certes chez certains silènes méditerranéens (comme le *S. colorata*), mais elles sont d'une autre structure (par exemple ailes parallèles doubles sur le dos). Nous admettons que les ailes et crêtes du type *Physolychnis* sont des dérivations anciennes, que les *Silene* n'ont plus imitées ultérieurement.

### P. PUBESCENCE, PIGMENTATION

Aucune espèce du groupe n'est glabre, mais la pubescence varie largement d'une espèce à l'autre; à l'intérieur de l'espèce, la pubescence est un caractère relativement stable, qui peut être utilisé dans certaines limites.

Les feuilles sont généralement glabrescentes sur le limbe, mais fortement ciliées sur la marge et la nervure. La tige est généralement peu pileuse vers le bas, plus fortement vers le haut. Les bractées, pédicelles et calices sont souvent fortement pileux.

La pubescence diminue avec l'âge. Elle est constituée par une couverture de poils pluricellulaires à articles allongés. Le dernier peut être glanduleux et la viscosité de la plante dépend alors de la proportion des poils glanduleux. Nous n'avons constaté l'absence totale de poils glanduleux que chez le seul *S. cashmeriana*, où la pilosité est assez dense, réfléchie, d'une couleur grisâtre caractéristique.

Généralement, les poils sont courts (jusqu'à 0,5 mm), hirsutes et raides. Cependant, chez quelques espèces (principalement le *S. sorensenii*) des poils laineux peuvent apparaître; ils atteignent 0,8 à 1,2 mm et se superposent aux poils courts.

Tolmatchev (1932) décrit à propos du *S. involucrata* des poils striés de noirâtre. Il utilise ce caractère pour distinguer des races géographiques. A notre avis, ce caractère est sans valeur aucune: les stries correspondent au contenu cellulaire desséché; ce contenu est noirâtre quand les vacuoles contiennent beaucoup d'anthocyanes. Il s'agit d'une réaction à des conditions extrêmes: peut-être dans certains cas les variations de la quantité d'anthocyanine dans les poils et les tissus épidermiques est-elle écotypiquement fixée.

Au niveau de l'espèce, le taux moyen d'anthocyanine, le degré de pilosité et de viscosité sont d'autant plus élevés que la plante est adaptée à des climats extrêmes et des situations exposées.

### Q. ANATOMIE

L'anatomie des *Physolychnis* ne se distingue pas de celle des *Silene*. Nous mentionnons seulement un travail précédent (Bocquet 1959) où nous avons étudié la vascularisation de la « colonne placentaire » en vue d'établir sa nature appendiculaire. Le faisceau central irrégulier parfois mentionné dans le genre *Silene* correspond à une partie des faisceaux placentaires. Les *Physolychnis* se sont bien prêtés à cette étude en raison de leur ovaire large<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> L'échantillon cultivé pour ces études fut le *Zimmermann 1527*, qui appartient au *Silene cancellata*, de même que les n°s 1425 et 1716.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Arber, A. (1939) Studies in flower structure V. On the interpretation of the petal and 'Corona' in *Lychnis*. *Ann. Bot.* (London) ser. 2, 3 : 337.
- Bischler, H. (1962) The genus *Calypogeja* Raddi in Central and South America I. Introduction and subgenera *Mnioloma* and *Caracoma*. *Candollea* 18 : 19.
- Bocquet, G. (1958) La structure de la colonne placentaire de l'ovaire des Caryophyllacées. *Act. Soc. Helv. Sci. Nat.* 138 : 137.
- (1959) The structure of the placental column in the genus *Melandrium* (Caryophylaceae). *Phytomorphology* 9 : 217.
  - *Physolychnidum* olim *Gastrolychnidum* nomenclatureae fundamentum includens combinationes taxaque nova nonnulla *Silenes* generis. *Candollea* 22 : 1.
  - (1968) Cléistogamie et évolution chez les *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet (Caryophyllaceae). *Candollea* 23 : 67.
  - *Revisio Physolychnidum*. A paraître.
- Chowdhuri, P. K. (1957) Studies in the genus *Silene*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 22 : 221.
- Cuatrecasas, J. (1954) Synopsis der Gattung *Loricaria* Wedd. *Feddes Repert. Spec. Nov.* 56 : 149.
- Dean, H. L. (1963) Further variations in style number and other gynoecial structure of *Lychnis alba* Miller. *Phytomorphology* 13 : 1.
- Hartmann, H. (1957) Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. *Jahresb. Naturf. Ges. Graubündens* ser. 2, 86 : 1.
- Hitchcock, L. & B. Maguire (1947) A revision of the North American species of *Silene*. *Univ. Washington Publ. Biol.* 13.
- Lindman, C. A. M. (1887) Remarques sur la floraison du genre *Silene* L. *Acta Horti Berg.* 3/1a : 1.
- Marsden-Jones, E. M. & W. B. Turrill (1957) *The bladder-campion*. London.
- Mattfeld, J. (1938) Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 56 : 86.
- Raunkiaer, C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford.
- Rohweder, O. (1967) Centrospermen-Studien 3. Blütenentwicklung und Blütenbau bei *Silenoideen* (Caryophyllaceae). *Bot. Jahrb.* 86 : 130.
- Tolmatchev, A. I. (1932) [Contribution à la connaissance des *Melandrium* sect. *Wahlbergella* de l'Eurasie]. (Russice). *Trav. Mus. Bot. Acad. Sci. URSS* 24 : 251.
- Warmke, H. E. (1946) Sex determination and sex balance in *Melandrium*. *Amer. J. Bot.* 33 : 648.
- Westergaard, M. (1940) Studies on cytology and sex-determination in polyploid forms of *Melandrium album*. *Dansk Bot. Ark.* 10 : 1.