

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 40 (1985)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. V : synthèse  
**Autor:** Jeanmonod, Daniel  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-879768>

### 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:** 13.01.2026

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

# Révision de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. V: Synthèse

DANIEL JEANMONOD

## RÉSUMÉ

JEANMONOD, D. (1985). Révision de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. V: Synthèse. *Candollea* 40: 35-56. En français, résumé anglais.

La section *Siphonomorpha* renferme en Méditerranée occidentale 25 espèces qui forment cinq groupes d'importance inégale: le complexe *italica*, le groupe *paradoxa*, le *S. nutans*, le *S. viridiflora* et le *S. catholica*. Le complexe *italica* est, à lui seul, composé de 18 espèces dont l'étude met en évidence une évolution de l'inflorescence et de la pilosité en relation avec l'occupation de divers milieux sur l'ensemble du bassin occidental de la Méditerranée. Le groupe *paradoxa* est plus restreint dans sa diversité et sa chorologie mais il montre un parallélisme étonnant avec le complexe précédent. La méthode géographico-écologique a permis une reconstitution de l'évolution réticulée de la section par phases successives de spéciation, de migration et de brassage. Ces résultats conduisent à une discussion sur le monophylétisme versus polyphylétisme. Enfin, une brève analyse des taxons orientaux de la section complète cette révision. Une grande partie de ceux-ci se rattachent aux groupes mis en évidence. Une définition de la section est ensuite donnée à la lumière de nos résultats.

## ABSTRACT

JEANMONOD, D. (1985). Revision of the section *Siphonomorpha* Otth of the genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) on the Western Mediterranean area. V: Synthesis. *Candollea* 40: 35-56. In French, English abstract.

In the western Mediterranean area, the *Siphonomorpha* section includes 25 species that form five groups of unequal importance: the *italica* complex, the *paradoxa* group, the *S. nutans*, the *S. viridiflora* and the *S. catholica*. Eighteen of these species belong to the *italica* complex, of which a study shows how the evolution of inflorescence and pilosity goes according to its implantation in the various habitats of the western Mediterranean basin. The *paradoxa* group is more restricted in its diversity and its chorology, but shows nevertheless an astonishing parallelism with the former group. The reconstitution of the reticulated evolution of the section by successive phases of speciation, migration and mixing was made possible through a geographic-ecological method. The results led to discussion on monophyletism as opposed to polyphyletism. Finally, the revision is completed by a brief analysis of the oriental taxa of this section, many of which are related to the groups above mentioned. A definition of the section is given further to the results obtained.

Au terme de l'analyse des divers taxons de la section *Siphonomorpha* en Méditerranée occidentale, il est possible de tenter une étude globale de cette section (JEANMONOD, 1984a, 1984c, 1985b; JEANMONOD & BOCQUET, 1983). Y a-t-il d'ailleurs un lien réel et une unité entre ces divers taxons? Font-ils partie d'une seule et même section comme le considèrent CHATER & WALTERS (1964)? Doivent-ils être séparés en deux unités distinctes comme le fait CHOWDHURI (1957) ainsi que tous les botanistes avant la parution du *Flora europaea*? Pour y répondre, nous considérerons nos résultats sous un aspect évolutif et chorologique.

Notre analyse biométrique et morphologique des quelques 25 espèces présentes dans la section a mis en évidence l'existence de cinq unités apparemment naturelles (tableau 1 et fig. 1):

- 1) le complexe *italica*;
- 2) le groupe *paradoxa*;
- 3) le *S. nutans*;
- 4) le *S. viridiflora*;
- 5) le *S. catholica*.

Caractère	complexe <i>italica</i>	groupe <i>paradoxa</i>	<i>S. nutans</i>	<i>S. viridiflora</i>	<i>S. catholica</i>
Pétale	bifide jusqu'au delà de la moitié	bifide jusqu'au tiers seulement	bifide jusqu'au delà des 2/3	bifide jusqu'au delà des 2/3	bifide jusqu'à la moitié ou au delà
lobes	ovales	arrondis	étroits et oblongs	étroits et oblongs	allongés
appendices à peine marqués coronule ou absents		± allongés	allongés, aigus	allongés, aigus	absents
Calice	court à long (9-23 mm)	très long (20-25 mm)	court (8-12 mm)	modeste (14-20 mm)	très petit (5-8 mm)
base	ombiliquée	tronquée	tronquée	atténuée	tronquée
dents	larges et plus ou moins obtuses	allongées mais non étroites	allongées, étroites, aiguës	allongées, étroites, aiguës	modestes, plus ou moins aiguës
Gonophore	± 1/2 calice	1/3 calice	1/4 calice	< 1/5 calice	1/4 calice
Caractères végétatifs	feuilles basales ramassées en rosette distincte mais parfois desséchée à l'anthèse	pas de rosette basale bien définie, nombreux et courts entrenœuds sur la hampe	feuilles basales ramassées en rosette distincte plus ou moins desséchée à l'anthèse	quelques feuilles basales et de nombreux entrenœuds régulièrement disposés sur la hampe	pas de feuilles basales, nombreux entrenœuds régulièrement disposés sur la hampe

Tableau 1. — Caractéristiques comparées des cinq unités naturelles de la section *Siphonomorpha* en Méditerranée occidentale.

Les quatre premières unités ont une répartition très large. Le complexe *italica*, le *S. nutans* et le *S. viridiflora* ont des aires parallèles allant de l'Asie centrale à la Péninsule ibérique (fig. 2 et 3). Le groupe *paradoxa* a une aire plus restreinte limitée au pourtour (surtout oriental) de la Méditerranée (fig. 2). La localisation de ces aires de répartition plaident fortement en faveur de l'hypothèse messinienne de BOCQUET & al. (1978). Les ancêtres de ces quatre unités viendraient des collines steppiques de l'est. Leur migration vers l'ouest a dû avoir lieu lors de la formation des Alpes et de l'extension des steppes juste avant et durant le Messinien (fig. 4). Les protoespèces de ces unités devaient déjà être partiellement distinctes lors de ces phénomènes de migration. Leur aspect était certainement très proche de celui des quatre "espèces-noyaux" actuelles: *S. italica*, *S. nutans*, *S. viridiflora* et *S. paradoxa*. Ces protoespèces ont néanmoins une origine commune. Leur différenciation a eu lieu en parallèle, mais pas nécessairement de façon simultanée. Il est possible que la séparation "*italica* — *nutans*" soit plus ancienne que la séparation "*nutans* — *viridiflora*", et que le *S. paradoxa* soit un taxon un peu plus récent. Il est également vraisemblable que, à l'intérieur d'une unité, la seconde phase de spéciation et de migration se soit produite à peu près simultanément à ces grandes migrations. Nous songeons plus particulièrement à la différenciation du *S. nemoralis* qui a dû déjà avoir eu lieu à cette époque (JEANMONOD, 1985b).

Ce qui est toutefois fondamental dans l'évolution de ces taxons et qui transparaît dans la situation chorologique, corroborée par l'aspect morphologique, c'est le double aspect de la spéciation qu'avait déjà mis en évidence BOCQUET (1968) dans son étude de la section *Physolychnis*: la "spéciation se réalise entre deux pôles, le monophylétisme qui est l'origine dans le pool ancestral commun; le polyphylétisme qui résulte de la dispersion géographique et écologique". Nous venons de mettre en évidence le pôle monophylétique en faisant ressortir les quatre unités principales. Quant au *S. catholica*, il fait exception puisqu'il a une aire de répartition décentrée et limitée à la Dalmatie et au centre de l'Italie.

Bien que nous ayons un parallélisme dans la morphologie et la distribution des quatre grandes unités, celles-ci ne présentent pas la même diversité ni la même importance taxonomique et évolutive. Au sein de chacune de ces unités, la spéciation et la différenciation se sont produites très différemment en fonction des capacités de colonisation et des caractéristiques des territoires occupés.

### 1. Le complexe *italica*

Nous employons ici le terme de "complexe" pour exprimer un ensemble de taxons qui ont une origine commune sans être toutefois suffisamment proches pour être tous considérés dans un seul aggrégat. Le complexe *italica* regroupe plusieurs dizaines de taxons. En Méditerranée occidentale uniquement, il est formé de 17 espèces que nous estimons être issus du *S. italica* (fig. 5). Nous verrons un peu plus loin que nous pouvons en ajouter d'autres de la Méditerranée orientale. Il y a eu une véritable explosion évolutive qui a permis l'occupation de plusieurs milieux. Ce complexe

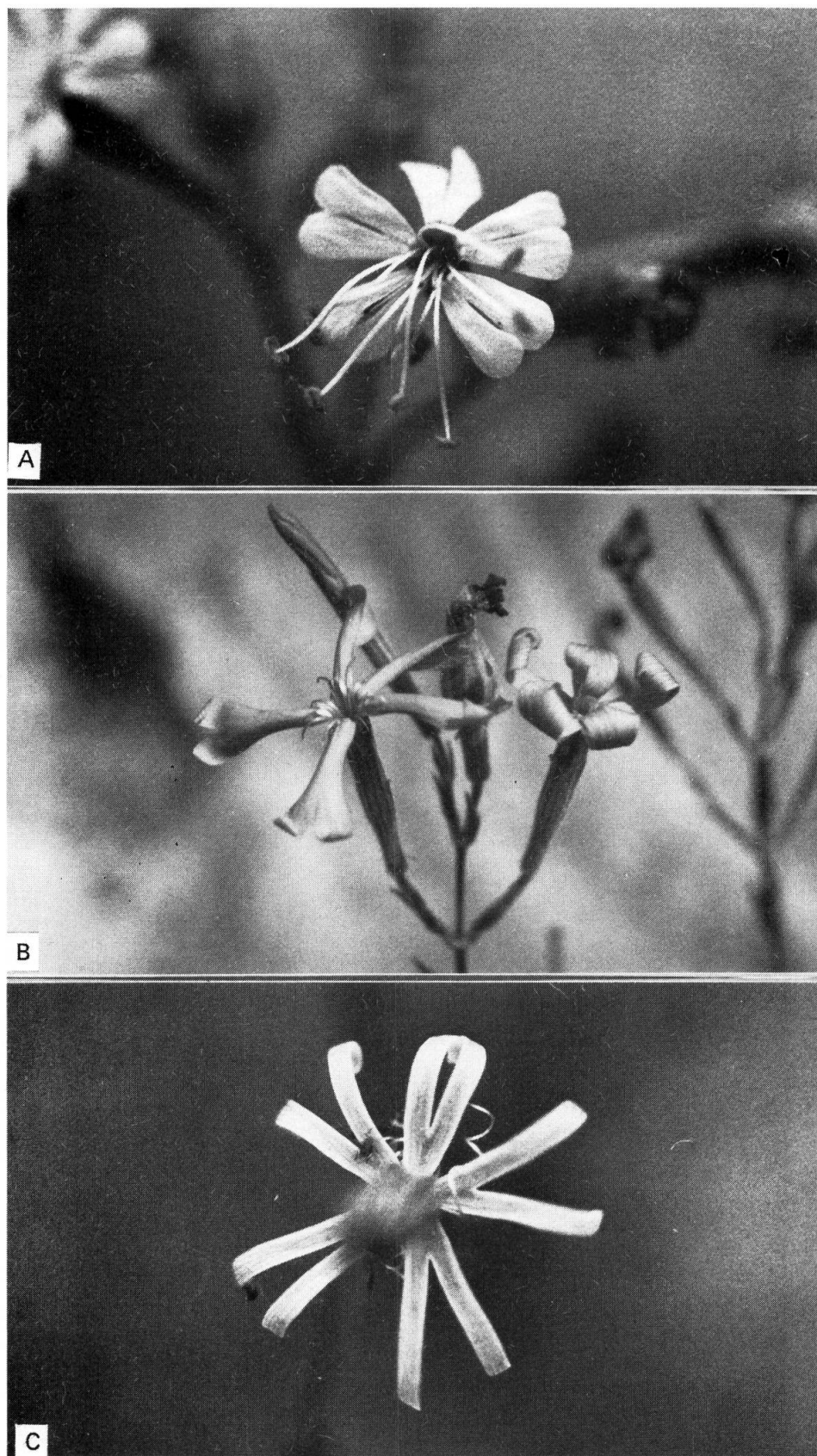


Fig. 1. — Les trois types de pétales dans la section *Siphonomorpha*. **A:** complexe *italica* (*S. fernandezii*); **B:** groupe *paradoxa* (*S. fruticosa*); **C:** *S. nutans*.



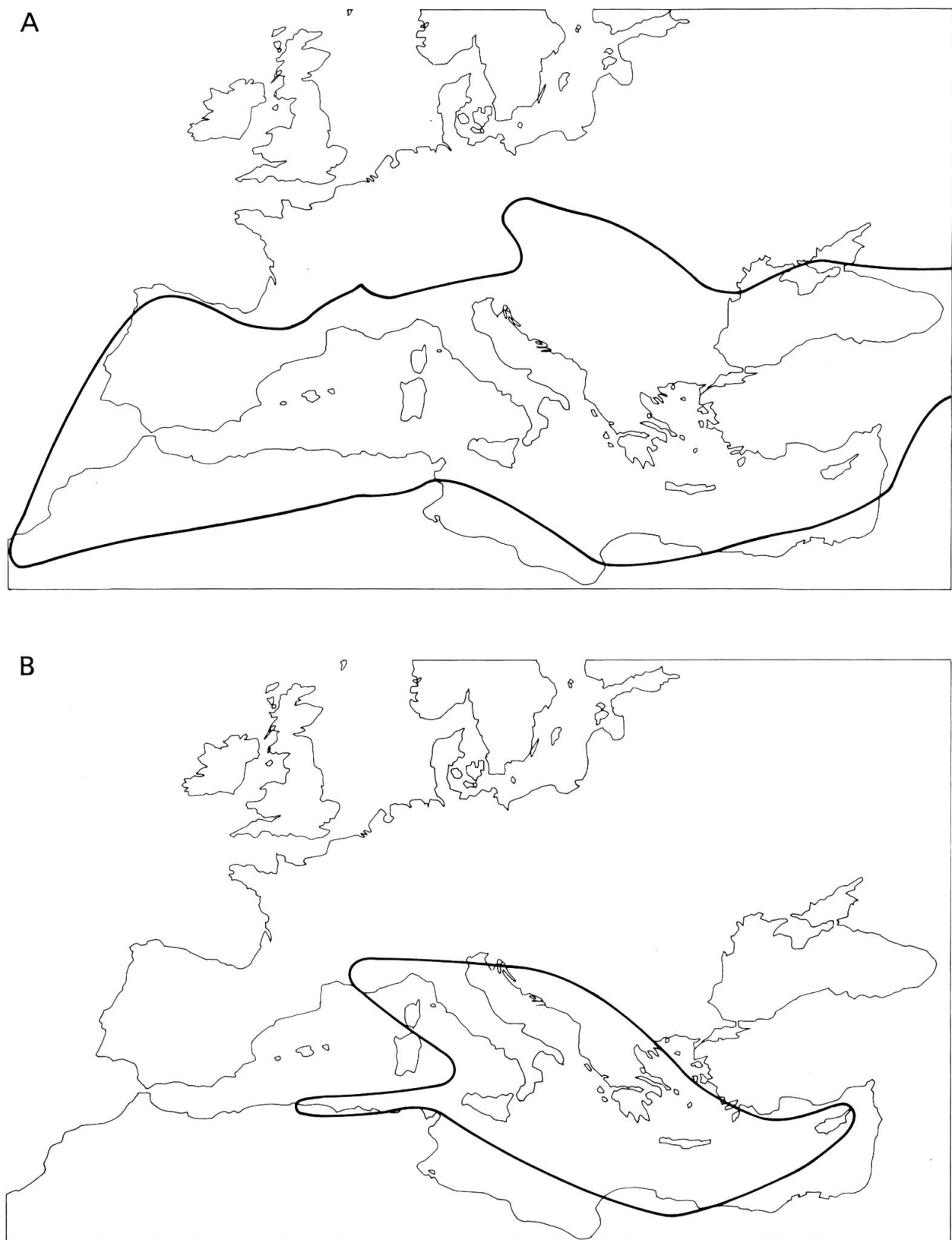


Fig. 2. — **A**: aire de répartition du complexe *italica*; **B**: aire de répartition du groupe *paradoxa*.

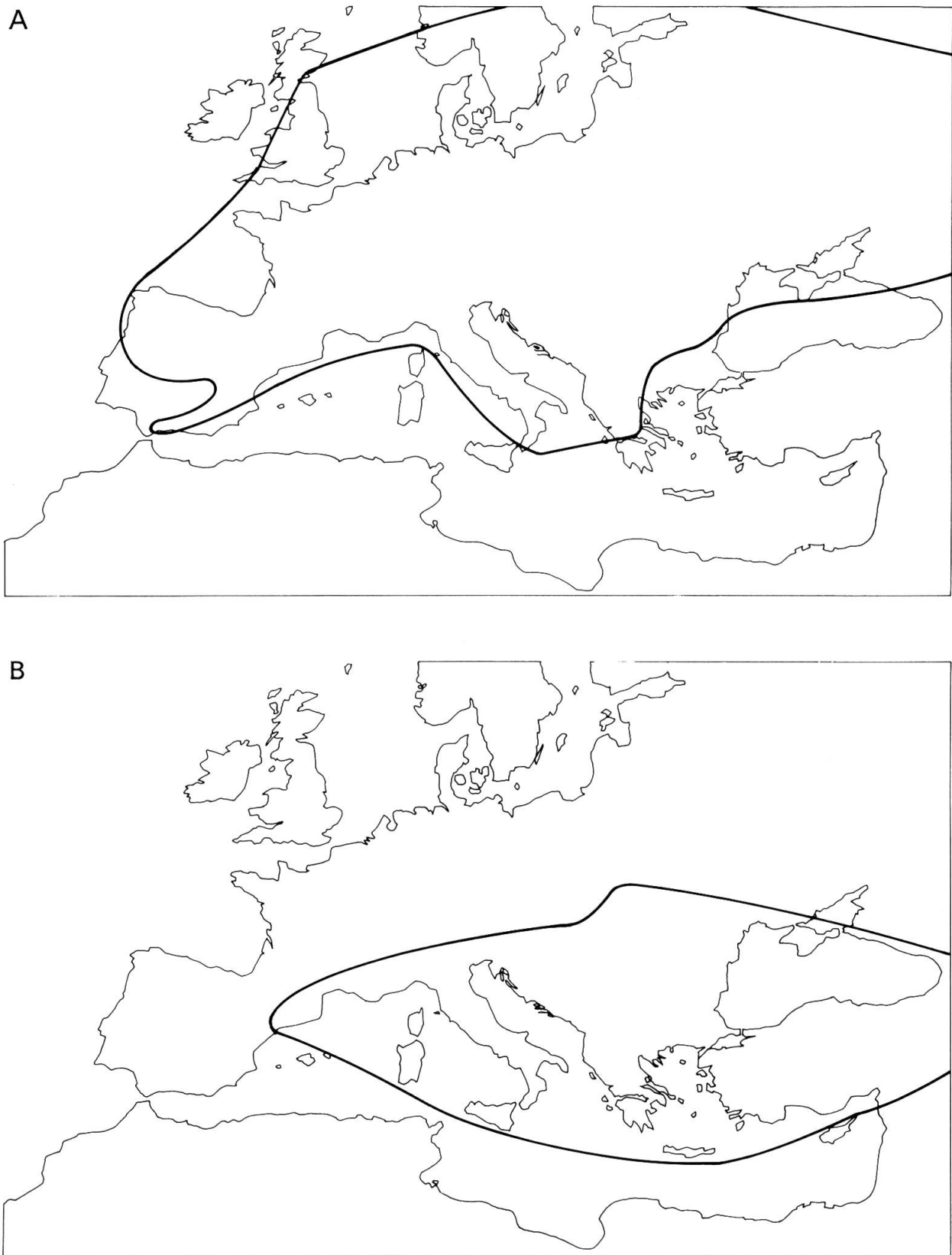


Fig. 3. — **A:** aire de répartition du *S. nutans*; **B:** aire de répartition du *S. viridiflora*.

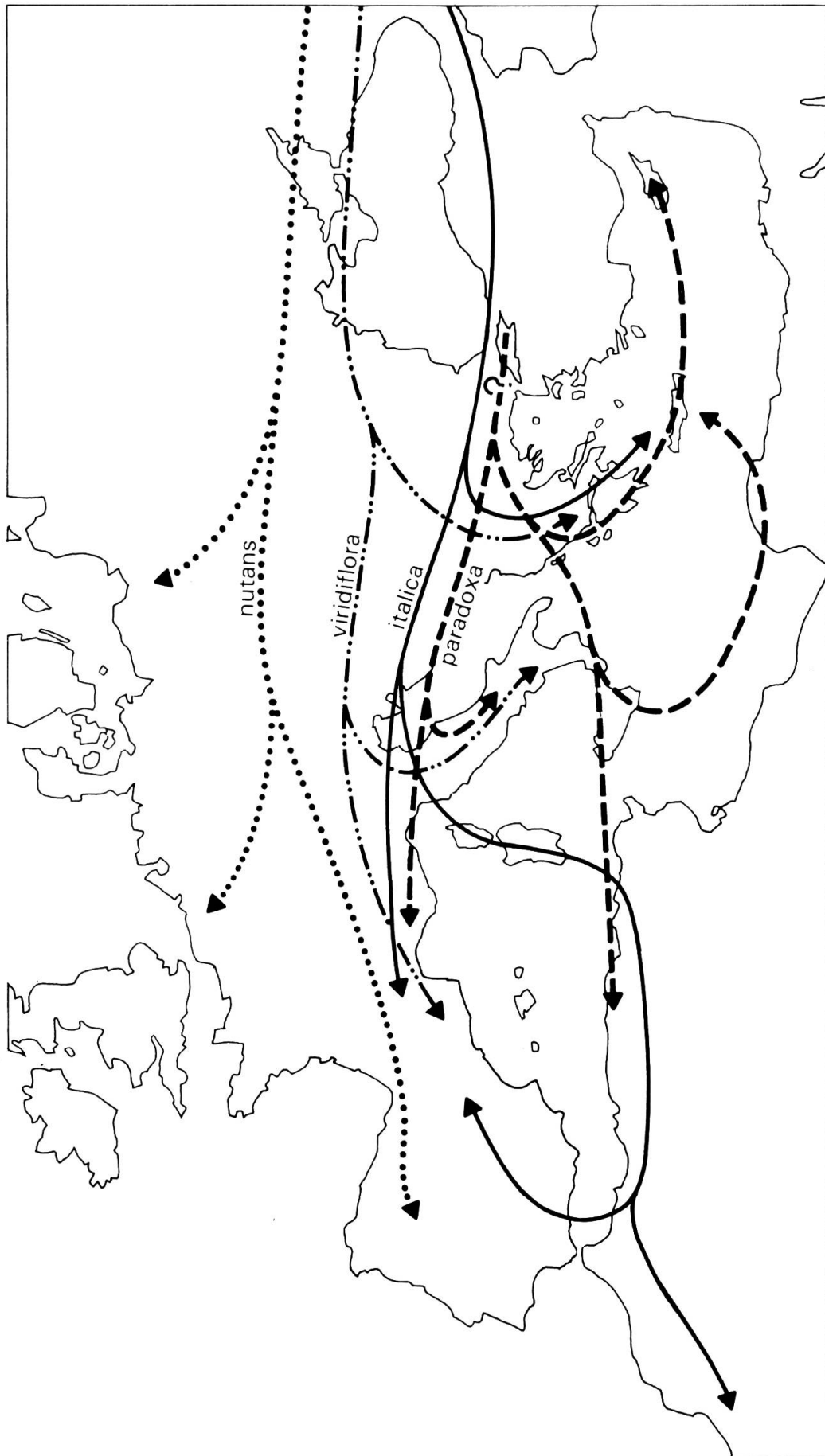


Fig. 4. — Origine et migration parallèle des quatre principaux groupes de la section *Siphonomorpha* en Méditerranée occidentale: le *S. nutans*, le *S. viridiflora*, le groupe *paradoxa* et le complexe *italica*.

d'espèces nous donne l'occasion d'observer comment une espèce se diversifie, s'adapte et occupe divers milieux et territoires. A partir du type ancestral, le protosilène *italica*, des modifications morphologiques ont eu lieu sur diverses parties de la plante.

### *Evolution de l'inflorescence*

Les plus grandes modifications apparaissent dans la structure de l'inflorescence. En effet, à partir de l'inflorescence type du *S. italica*, inflorescence paniculée, lâche et symétrique, quatre tendances ressortent (fig. 6):

- a) *Multiplication du nombre de fleurs par hampe.* — Cette tendance se remarque chez les taxons dont l'habitat est lié aux sous-bois ou aux buissons. Nous l'observons par exemple un peu chez le *S. coutinhoi* et surtout chez le *S. rosulata* et le *S. nemoralis*. Cette dernière espèce est, de surcroît, bisannuelle: parallèlement à la multiplication du nombre de fleurs par hampe, il y a diminution du nombre de hampes par pied. Les hampes deviennent par ailleurs plus élevées. La race du *S. nemoralis* de Catalogne représente le cas le plus extrême de cette tendance.
- b) *Diminution du nombre de fleurs par hampe.* — Les hampes deviennent pauciflores comme dans la forme "*nevadensis*" du *S. mellifera*, chez le *S. fernandezii* ou chez le *S. nodulosa*. Cette tendance s'observe principalement chez les taxons qui vivent dans un habitat très rocailleux et ouvert. La perte d'unités florales par hampe est compensée par un plus grand nombre de hampes par pied. La plante a une allure cespiteuse, elle est généralement peu élevée. Le cas extrême est celui du *S. nodulosa* qui est habituellement formé de dizaines de hampes ne portant que deux ou trois fleurs.
- c) *Asymétrie de l'inflorescence.* — Alors que chez le *S. italica* l'inflorescence est le plus souvent parfaitement symétrique avec un développement égal des rameaux de chaque côté des nœuds, nous observons chez certains taxons une asymétrie de l'inflorescence. A la base de l'inflorescence, les rameaux ont un développement inégal, ce qui se traduit par une longueur des rameaux et un nombre de fleurs non équivalents de chaque côté du nœud. L'un des rameaux peut disparaître totalement. A l'extrême, l'inflorescence sera composée de rameaux alternes. Le *S. italica* subsp. *sicula*, le *S. longicilia* et le *S. nodulosa* illustrent cette tendance. Nous n'avons pas pu rattacher ce phénomène à un habitat particulier ou à un facteur quelconque de l'environnement. Il semble que ce soit une tendance stochastique.
- d) *Contraction de l'inflorescence.* — Les entre-nœuds se raccourcissent, les fleurs se rapprochent et l'inflorescence devient corymbiforme. Ce sont les chasmophytes qui montrent cette tendance, c'est à dire, à divers degrés, l'ensemble du groupe du *S. mollissima* (JEANMONOD, 1984a).

Nous avons exprimé les différentes tendances de l'inflorescence indépendamment les unes des autres. Dans la réalité, nous observons fréquemment une combinaison de ces tendances. L'inflorescence du *S. longicilia* subsp. *cintrana* est à la fois asymétrique et contractée. Celle du *S. rosulata* est contractée avec de nombreuses fleurs. Chez le *S. nodulosa* par contre, il n'y a que peu de fleurs par hampe et l'inflorescence est irrégulière.

### *Evolution du calice*

Les dimensions du calice sont sujettes, dans ce complexe, à de très fortes variations qui peuvent entraîner une modification de la forme générale (fig. 7). A partir du calice modeste du *S. italica*, nous observons un allongement chez le *S. nodulosa* et chez le *S. patula* subsp. *amurensis*. Par contre, il y a un raccourcissement progressif de l'Italie vers l'Espagne en passant par la Sicile et l'Afrique du Nord: *S. italica* subsp. *sicula*, *S. patula* subsp. *patula*, *S. mellifera* (JEANMONOD, 1984c). D'autre part, le calice peut également subir un élargissement, notamment chez quelques taxons de la côte comme le *S. rosulata* et le *S. longicilia* subsp. *cintrana*. Certaines caractéristiques plus fondamentales du calice, comme sa base ou la forme de ses dents, ne subissent pas de modifications importantes.

### Evolution de la pubescence

La pilosité de la hampe et des feuilles se modifie profondément d'un taxon à l'autre. Nous observons une augmentation de la densité et/ou de la longueur des poils dans les taxons chasmophytes. Le groupe du *S. mollissima* et notamment le *S. andryalifolia* en sont des cas extrêmes. Mais c'est également ce que nous observons chez le *S. longicilia* subsp. *cintrana* et chez le *S. rothmaleri*. Dans ces deux derniers cas, la longueur des poils est moins importante car le taxon original, le *S. longicilia* subsp. *longicilia*, a les poils très courts. Par ailleurs, nous observons la tendance inverse, c'est à dire le raccourcissement et/ou l'éclaircissement de la pubescence, chez tous les taxons ibériques. Quant au *S. rosulata*, en partie, il montre une disparition totale de la pilosité des hampes et des feuilles. Ces mêmes tendances s'observent, parallèlement ou non, sur le calice.

### Relation avec le milieu

D'une façon très générale, les diverses modifications morphologiques adaptatives que nous observons à l'intérieur d'un taxon se retrouvent en grande partie, et de manière beaucoup plus marquée, au niveau spécifique. Elles correspondent à une adaptation à divers types de milieux à partir d'un taxon steppique: le *S. italica* ou un ancêtre très proche. Trois milieux très différents ont été occupés et ont façonné un type morphologique particulier (fig. 8):

- la forêt et les milieux fermés: plantes élevées avec peu de hampes mais de nombreuses fleurs par hampe, avec une pubescence peu marquée (*S. nemoralis*, *S. rosulata*). Il est possible de séparer dans ce cas les taxons liés à la forêt (*S. nemoralis* par exemple) et ceux liés aux buissons et aux sables comme le *S. rosulata*;
- les rochers et les falaises: plantes peu élevées, à l'inflorescence contractée ou avec de nombreuses hampes, à forte pubescence (groupe du *S. mollissima*, *S. fernandezii*, *S. longicilia* subsp. *cintrana*, *S. rothmaleri*);
- les milieux ouverts à sol rocailleux dénudé: il s'agit d'un milieu proche de l'original qui n'a entraîné que peu de modifications ou des modifications stochastiques ou liées au climat général (asymétrie de l'inflorescence, diminution de la pilosité, raccourcissement du calice): *S. italica* subsp. *sicula*, *S. patula*, *S. mellifera*, *S. longicilia*.

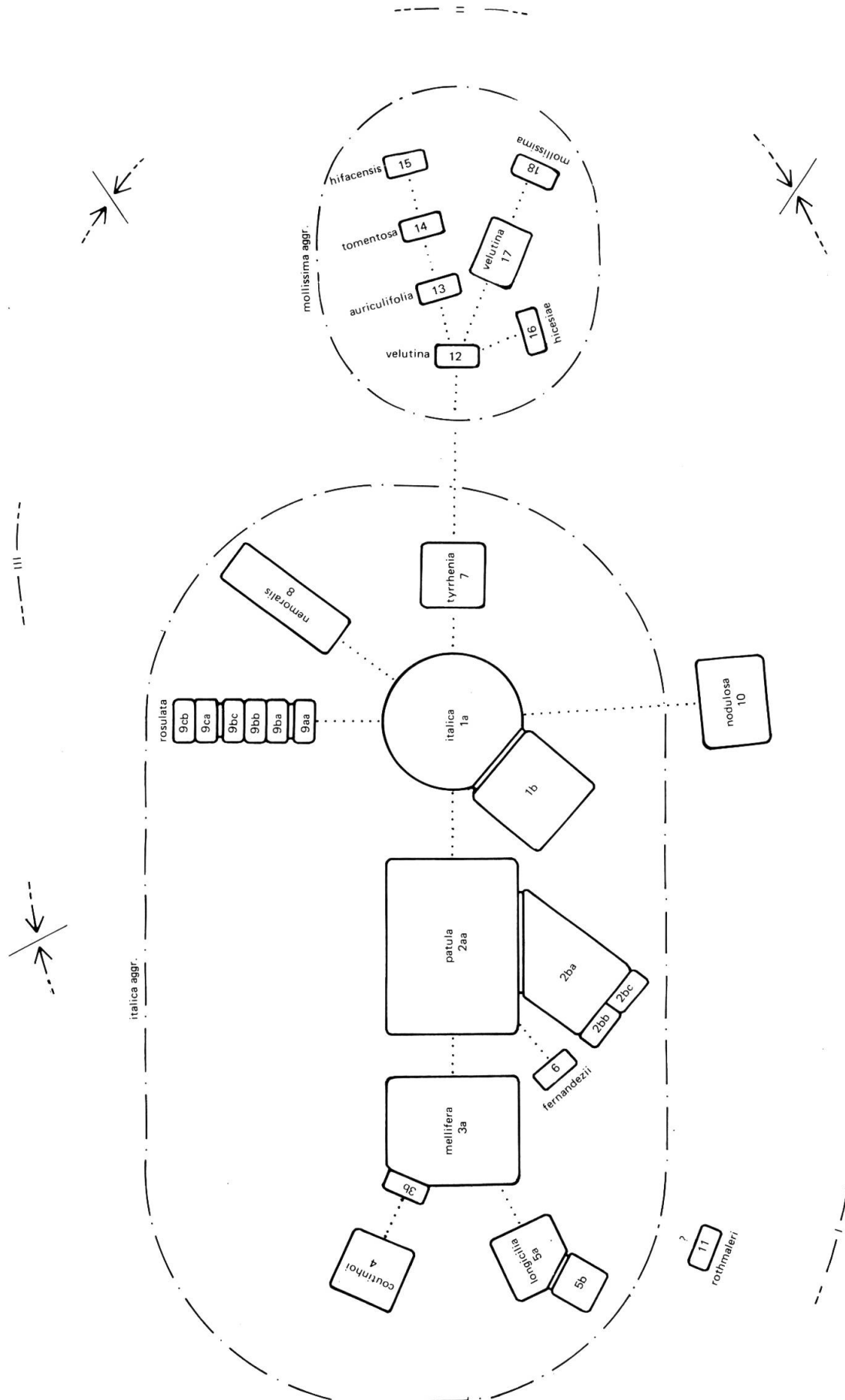
D'autre part, la fréquence et la localisation de chacun de ces habitats a déterminé une évolution et un type chorologique très différents. Le groupe *mollissima* a pu naître et se diversifier à la faveur de la crise messinienne (JEANMONOD, 1984a). Mais la transgression marine qui a suivi a scindé l'aire originale en plusieurs fragments isolant ainsi les populations. Le résultat final est une série d'endémiques sur le pourtour et sur les îles de la Méditerranée occidentale à habitat restreint, aire restreinte, variabilité restreinte, petites mais nettes différences morphologiques entre chacune de ces espèces.

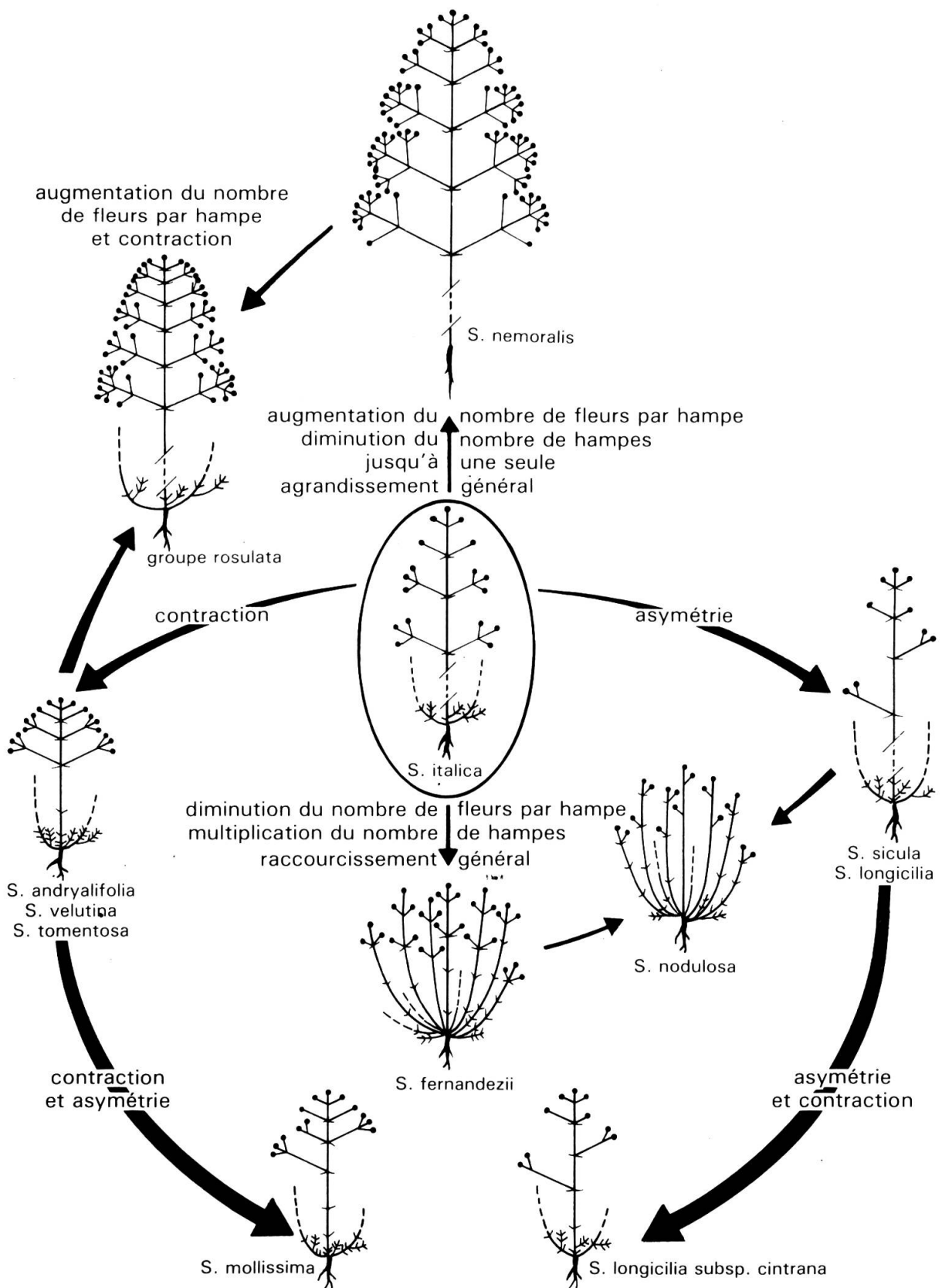
Les taxons des milieux ouverts (aggrégat *italica*) ont également profité de la crise messinienne, mais les possibilités d'habitat étaient très vastes. Ils ont occupé une très grande aire en s'adaptant progressivement. Il y a eu spéciation clinale: les taxons sont des endémiques plus largement répandus, souvent variables, mal différenciés les uns des autres, avec des zones de transition.

Les taxons des milieux fermés et des sables ont subi le même type d'évolution clinale, mais dans un milieu plus difficile à conquérir et moins fréquent. Ils ont de ce fait occupé une aire plus restreinte dans des conditions plus homogènes et se sont moins différenciés. A cause de la déforestation et, vraisemblablement, des changements climatiques, ce sont des taxons en régression dont il ne reste que les fragments du cline ancestral.

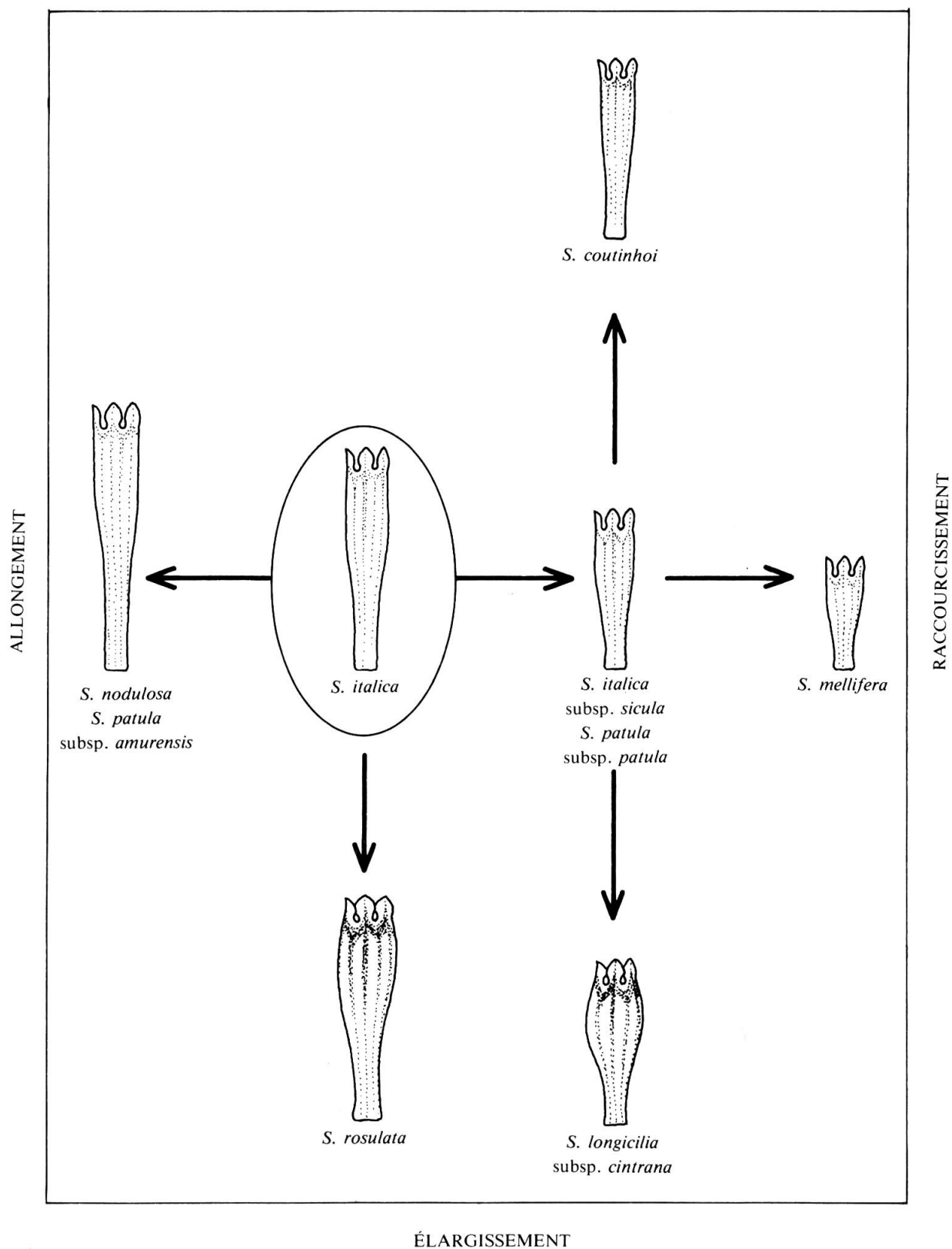
Fig. 5. — Diagramme évolutif du complexe *italica* en Méditerranée occidentale. Il tient compte des lignées évolutives, données en pointillé. Les taxons sont répartis selon les trois principaux types d'habitats (I: milieu semi-ouvert de rocailles; II: milieu ouvert de rochers; III: milieu fermé de buissons). Les dimensions de l'enveloppe-taxon donnent, dans le sens de la hauteur par rapport à l'axe de la ligne évolutive, la variation morphologique du taxon, ainsi que, dans le sens perpendiculaire, la variation écologique du taxon. Un trait simple sépare les variétés, un trait double sépare les sous-espèces. Pour des raisons de clarté, seul le nom de l'espèce est indiqué en clair. Pour les taxons infraspécifiques, un renvoi est donné par des lettres qui accompagnent le numéro d'espèce. 1a: *S. italica* subsp. *italica*, 1b: subsp. *sicula*. 2aa: *S. patula* subsp. *patula* var. *patula*, 2ba: subsp. *amurensis* var. *amurensis*, 2bb: subsp. *amurensis* var. *hesperia*, 2bc: subsp. *amurensis* var. *tananorum*. 3a: *S. mellifera* var. *mellifera*, 3b: var. *elata*. 5a: *S. longicilia* subsp. *longicilia*, 5b: subsp. *cintrana*. 9aa: *S. rosulata* subsp. *sanctae-therasiae*, 9ba: subsp. *rosulata* var. *rosulata*, 9bb: subsp. *rosulata* var. *ciliata*, 9bc: subsp. *rosulata* var. *pubescens*, 9ca: subsp. *reeseana* var. *reeseana*, 9cb: subsp. *reeseana* var. *tingitana*.





Fig. 6. — Evolution de l'inflorescence dans le complexe *italica*.

## RÉTRÉCISSEMENT

Fig. 7. — Evolution du calice dans le complexe *italica*.

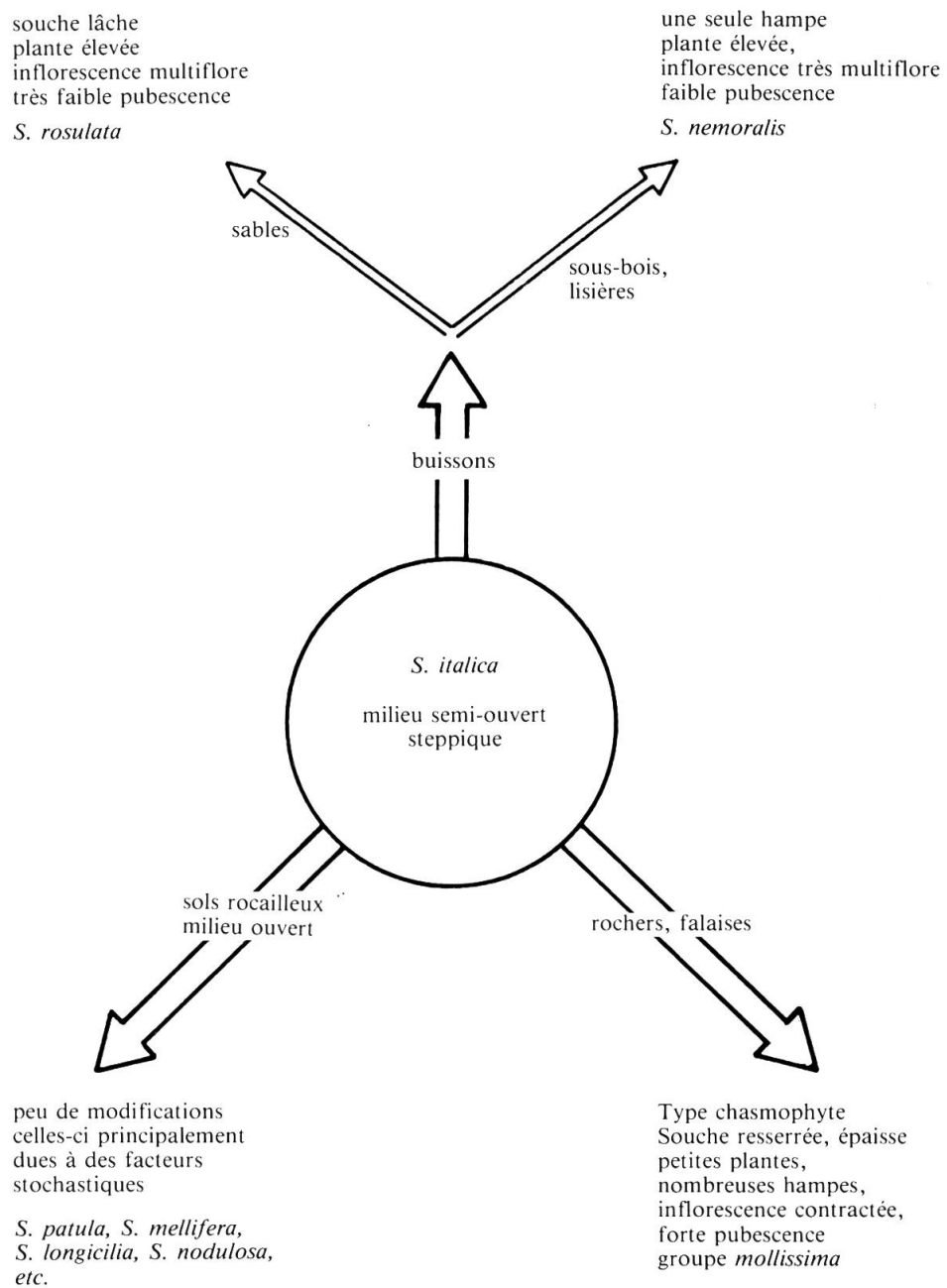


Fig. 8. — Les types morphologiques dans le complexe *italica* en relation avec les milieux occupés.

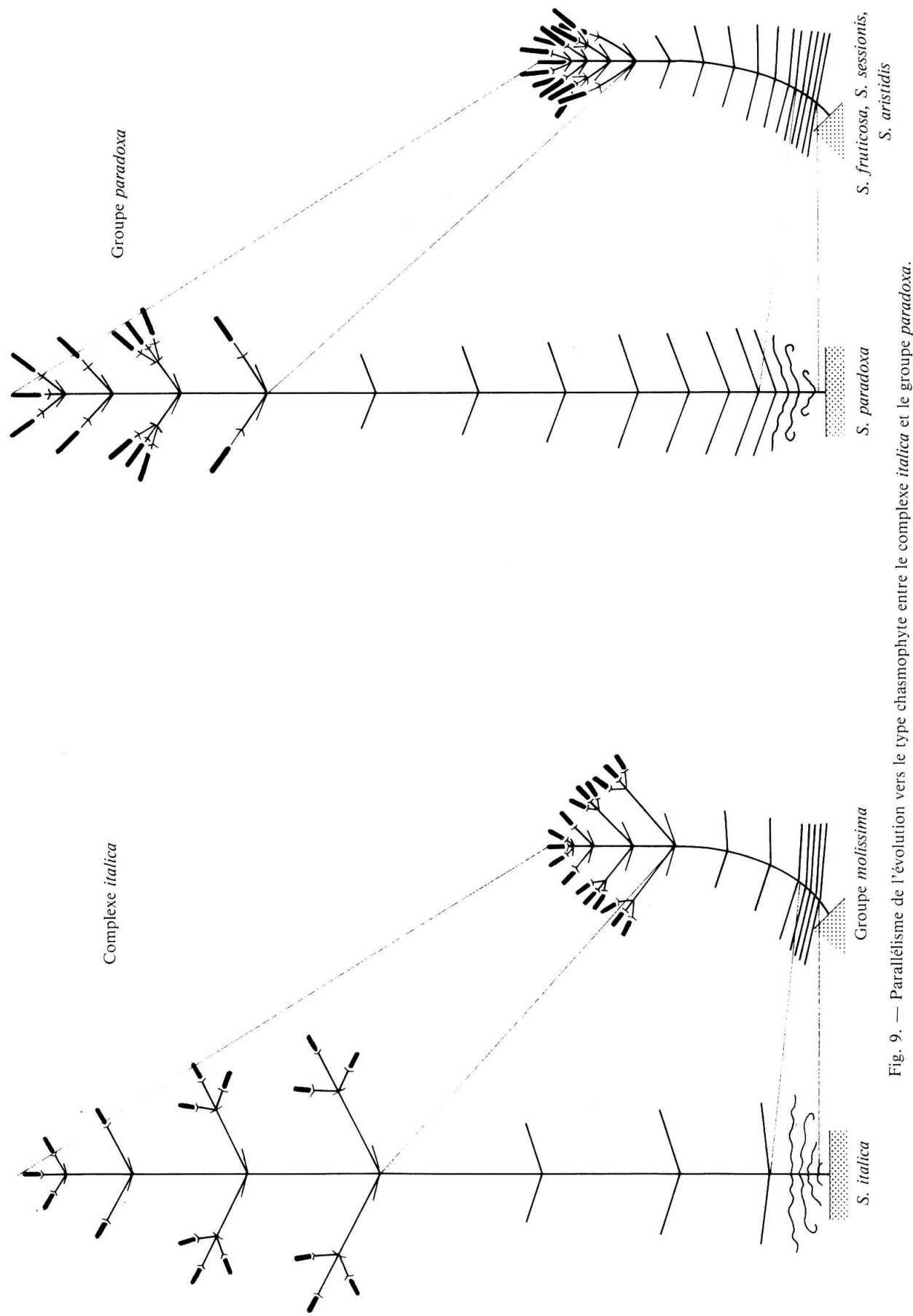


Fig. 9. — Parallélisme de l'évolution vers le type chasmophyte entre le complexe italica et le groupe paradoxa.



Si nous nous attachions également aux taxons de la Méditerranée orientale, il est probable que nous pourrions compléter cette analyse, avec certainement des convergences, différentes associations de caractères et, peut-être également, d'autres tendances morphologiques.

## 2. *Le groupe paradoxa*

Beaucoup moins complexe que le précédent, ce groupe n'est formé en Méditerranée occidentale que de quatre taxons: *S. paradoxa*, *S. fruticosa*, *S. sessionis* et *S. aristidis*. Mais il est intéressant de remarquer que nous retrouvons certaines des tendances mises en évidence dans le complexe *italica*. Il y a même un parallélisme étonnant: à partir d'un taxon steppique (le *S. paradoxa*), se différencie un groupe de chasmophytes sur le pourtour de la Méditerranée. Nous retrouvons le même type d'habitat que dans le groupe *mollissima*, mais en Méditerranée orientale principalement.

Comme pour le groupe *mollissima*, il y a un phénomène de contraction de la souche et de l'inflorescence qui va de *paradoxa* et *fruticosa* à *aristidis* et *sessionis*. Par contre, l'évolution de la pubescence se fait dans le sens inverse du groupe *mollissima*. Les plantes ont une pubescence qui disparaît dans le sens de *paradoxa* et *fruticosa* à *aristidis* et *sessionis*. Ceci n'est pas surprenant puisque l'on rencontre fréquemment l'une ou l'autre de ces tendances chez les plantes chasmophytes. D'autre part, le *S. paradoxa* a déjà lui-même une pilosité peu marquée.

Si nous comparons par ailleurs les *S. italica* et *S. paradoxa*, nous remarquons que cette dernière espèce a des entre-nœuds plus nombreux et de plus longs pédicelles. Le raccourcissement des entre-nœuds chez l'une et l'autre de ces espèces donnera un résultat légèrement différent. A partir du *S. italica*, nous obtenons une plante avec une rosette basale bien marquée, distincte des feuilles de la hampe ainsi qu'une inflorescence subcorymbiforme. A partir du *S. paradoxa*, la contraction a pour résultat une hampe très feuillée avec de courts entre-nœuds et une inflorescence capitée (fig. 9).

Enfin, d'un point de vue chorologique, nous retrouvons le même type de répartition que pour le groupe *mollissima*: une série de taxons endémiques sur le pourtour ou sur les îles de la Méditerranée orientale jusqu'en Sicile et en Algérie.

## 3. *Le S. nutans*

Nous n'avons ici qu'une seule espèce, mais elle est très variable: quatre sous-espèces et de nombreux types morphologiques la composent (JEANMONOD & BOCQUET, 1983). Bien que l'aire de ce taxon soit aussi large que celle du *S. italica*, il n'y a pas eu naissance d'une série d'espèces. Le *S. nutans* est en effet un taxon médio-européen plus mésophile. Il n'a donc pas pu descendre très au sud et occuper les territoires de tout le pourtour méditerranéen. Son aire est par conséquent plus homogène. Il a par ailleurs subi un brassage génétique important à la suite des phénomènes de glaciation du quaternaire. Il existe toutefois hors de notre dition, aux Canaries, une série de taxons encore mal connus, mais que nous rattachons en première analyse au *S. nutans*. Il s'agit des *S. berthelotiana* Webb ex Christ, *S. bourgaei* Webb ex Christ, *S. lagunensis* C. Sm. ex Lk., *S. noctuolens* Webb et Berth. et *S. sabinosae* Pitard. Ce sont des taxons endémiques des Canaries qui pourraient offrir une "version chasmophyte" du *S. nutans*.

## 4. *Le S. viridiflora*

Il s'agit à nouveau d'un taxon isolé mais relativement peu variable. Il est certainement assez proche du *S. nutans*. Nous estimons qu'il représente vis à vis du *S. nutans* une "version *nemoralis*": un taxon lié à la forêt qui fut largement répandu, mais dont l'aire actuelle est fragmentée, surtout à l'ouest. La différenciation est cependant ici beaucoup plus marquée, vraisemblablement à cause d'une origine plus ancienne ou, peut-être tout simplement, pour des causes génétiques et stochastiques.

## 5. *Le S. catholica*

Le *S. catholica* est un taxon tout à fait à part dans la section, puisqu'il ne semble se rattacher à aucun des quatre groupes précédents et qu'il ne peut représenter une cinquième voie parallèle

comme l'atteste son aire de répartition très restreinte. Nous pourrions le considérer comme un ancien taxon, relictuel et isolé. Nous sommes toutefois persuadé qu'il est possible de le rattacher à des taxons plus orientaux. En effet, nous mettons fortement en doute son appartenance à la section. Malgré ses onglets de pétale et ses filets d'étamine glabres, il peut être rapproché du *S. longipetala* de la section *Lasiostemone*. Mais seule une étude plus globale, au niveau de l'ensemble du genre *Silene* en Méditerranée, résoudrait ce problème.

### Méthode géographico-morphologique et évolution

La "méthode géographico-morphologique" selon l'expression de BOCQUET (1968) nous a permis un essai de reconstitution de l'évolution des espèces étudiées. Comme dans le cas des *Physolychnis*, plusieurs phases et plusieurs aspects apparaissent dans l'histoire des espèces considérées:

- spéciation et migration à partir d'un centre primitif, que l'on peut situer dans les steppes de l'Asie centrale;
- deuxième migration, avec spéciation toujours, à partir de centres secondaires situés sur le pourtour de la Méditerranée, pour les espèces à la fois bien adaptées aux conditions climatiques et restées juvéniles.

Ces deux séquences sont liées entre elles. Nous pourrions de plus évoquer des centres tertiaires lorsque ce phénomène de "migration-spéciation" rebondit dans des secteurs géographiques encore plus restreints.

Dans cette optique, le problème manichéen du monophylétisme versus polyphylétisme doit être appréhendé sous son aspect cybernétique: ce sont deux pôles dans la spéciation; comme nous l'avons indiqué plus haut, il y a:

- monophylétisme, lorsque nous dégageons les affinités purement généalogiques de lignées;
- polyphylétisme, lorsque nous considérons les différenciations parallèles de ces lignées dans des conditions écologiques similaires, que ce soit au niveau d'une espèce, d'un groupe d'espèces ou d'unités plus larges comme celles que nous avons mises en évidence dans ce travail.

Ces deux pôles conditionnent constamment l'histoire évolutive d'un groupe et, en conséquence, se font sentir aux différents niveaux taxonomiques. La différenciation et la spéciation procèdent souvent par phases successives d'isolement et de contacts secondaires; se superposent des alternances de filtrage et de brassage du pool génétique. En d'autres termes, il faut considérer la naissance d'un taxon comme la répétition d'un processus monophylétique au sein d'un pool de populations essentiellement polyphylétique. Ce qui signifie pour nous que le monophylétisme et le polyphylétisme sont des cas extrêmes théoriques et même abstraits.

On trouvera de nombreuses convergences dans la section que ce soit au niveau d'un seul caractère ou de tout un ensemble de caractères. Il s'ensuit qu'on ne pourra peut-être pas, par exemple, distinguer tel échantillon du Portugal de tel autre d'Algérie. Pourtant, nous aurons attribué le premier au *S. coutinhoi* et le second au *S. patula*. Cette double attribution résulte de l'application de la méthode géographico-morphologique. Ce qu'on pourrait taxer de flou systématique dans le travail du taxonomiste ou mettre sur le compte du polyphylétisme, se justifie aisément par l'évolution divergente de groupes de populations apparentées dans des domaines géographico-historiques voisins, où les complexes en évolution conservent toutes leurs potentialités de variation. Les recouvrements et les convergences s'expliquent alors de toute évidence par l'origine génétique commune. Dans cette optique, aucune séparation parfaite n'est jamais possible, sauf à des niveaux taxonomiques plus élevés.

A ce point, il faut affirmer qu'une indépendance de la taxonomie et de la phylogénie est nécessaire. Nous avons souvent parlé de tendances, qui représentent des jets évolutifs dans la spéciation, tout en proposant néanmoins des arbres phylogénétiques, qui restent pour nous des schémas explicatifs. Le traitement systématique doit être indépendant des considérations évolutives, bien qu'il tende à les refléter; il s'attache surtout à l'aspect pratique de l'identification.

Cette approche géographico-morphologique et l'aspect cybernétique évoqué ci-dessus nous permettent par ailleurs d'expliquer la nature réticulée des relations phylogénétiques constatées, dans le groupe étudié, plus largement dans les silènes et chez bien d'autres taxons (JEANMONOD, 1984b).

"L'évolution est faite d'emboîtements successifs d'éventails monophylétiques au départ, à l'arrivée polyphylétiques, avec perte ou fossilisation vivante de nombreux rameaux et nouveaux départs sur ceux des rameaux capables de rejuvenilisation." Cette phrase de BOCQUET (1968) à propos de la section *Physolychnis* résume à nouveau très bien l'histoire de la section *Siphonomorpha* ainsi que sa complexité. Par exemple, le *S. viridiflora* s'est très vite fossilisé, de même que le *S. nemoralis* à partir du *S. italica*. Le *S. italica* s'est par contre montré capable de formidables départs sur tout le bassin méditerranéen. Certains de ses rameaux se sont ensuite tout à fait fossilisés (le groupe *mollissima*), tandis que d'autres gardent encore une certaine vigueur (les *S. patula* et *S. mellifera* par exemple), bien que ce ne soient plus des espèces agressives.

### Les taxons orientaux de la section

Il est naturellement difficile de définir, au niveau de la section, les espèces de Méditerranée occidentale sans se référer aux autres taxons de la section, notamment ceux de Méditerranée orientale. Nous avons pour cette raison examiné brièvement les taxons que nous avons cru pouvoir rapprocher des nôtres, en prenant pour base le *Flora europaea* (CHATER & WALTERS, 1964), le *Flora Orientalis* (BOISSIER, 1867), la révision du genre *Silene* de WILLIAMS (1896), celle de CHOWDHURI (1957) ainsi que quelques autres travaux (MEUSEL & MÜHLBERG, 1979; MAIRE, 1963; ROTHMALER, 1943). Nous avons été surpris de l'homogénéité rencontrée dans l'ensemble de la section, ainsi que de la ressemblance et du parallélisme qu'il y a avec la Méditerranée occidentale. La plupart des espèces sont en effet très proches du *S. italica*, avec une aire souvent limitée. Citons:

- a) Sans vouloir prendre de décisions quant à la valeur systématique des espèces considérées, nous pensons pouvoir rattacher au complexe *italica* les espèces suivantes:
  - *S. cythnia* (Halacsy) Walters
  - *S. goulimyi* Turril
  - *S. galataea* Boiss.
  - *S. sieberi* Fenzl.
  - *S. splendens* Boiss. (espèce bisannuelle très proche ou synonyme du *S. nemoralis*)
  - *S. spinescens* Sibth. & Sm.
  - *S. pseudo-nutans* Panic.
- b) Parmi les autres espèces considérées, nous avons déjà cité quelques endémiques des Canaries qui nous semblent proches du *S. nutans* et qu'il serait d'ailleurs intéressant d'étudier:
  - *S. berthelotiana* Webb ex Christ
  - *S. lagunensis* C. Sm. ex Lk.
  - *S. bourgaei* Webb ex Christ
  - *S. noctuolens* Webb et Berth.
  - *S. sabinosae* Pitard
- c) Le *S. marmarica* de Lybie, connu uniquement par son type, est très proche du *S. paradoxa*. Ce pourrait être une station relictuelle qui confirmerait l'occupation de tout le bassin oriental de la Méditerranée par le groupe *paradoxa* à une certaine époque.
- d) Le *S. gigantea* L. ainsi que le *S. rhodopae* Janka doivent être considérés indépendamment comme un sixième groupe.
- e) Une étude plus approfondie est nécessaire pour se prononcer sur les affinités du *S. fenzlii* Boiss. & Bal. et du *S. schwarzenbergeri* Halacsy, deux espèces pauciflores.

f) Enfin, il faut également rappeler ici que:

- le *S. dictaea* Rech. fil. a été placé par MELZHEIMER (1977) dans la section *Brachypodae* sous le *S. thessalonica*;
- nous mettons le *S. velutinoides* Pomel dans la section *Brachypodae* sous l'aggrégat *congesta* et le *S. sennenii* Pau dans la section *Suffruticosae* (JEANMONOD, 1985b);
- le *S. amana* Boiss. est issu d'une confusion; il ne s'agit que du *S. viridiflora* L. (JEANMONOD, 1985a).

### La section Siphonomorpha

Nous avons défini jusqu'à maintenant les taxons étudiés et les diverses espèces que nous venons de citer comme appartenant à la section *Siphonomorpha*. Il s'agissait d'un postulat de départ choisi en fonction du *Flora europaea* (CHATER & WALTERS, 1964). Toutefois, avant ces auteurs, ces taxons étaient généralement considérés dans deux groupes distincts. Retraçons l'histoire:

- En 1824, OTTH, dans le Prodrôme de CANDOLLE, divisait le genre *Silene* en huit sections. La plupart des espèces qui nous intéressent étaient placées dans la section *Siphonomorpha* décrite par OTTH lui-même. Cette section, très large puisqu'elle contenait 69 espèces, regroupait les plantes ayant des fleurs en panicule ou plus rarement solitaires, des pédicelles courts et opposés, des calices tubulés.
- Dans la première révision du genre *Silene* de ROHRBACH (1868), les *Eusilene* sont divisés en trois sections, dont la section *Botryosilene*, elle-même répartie en neuf séries. Nos taxons sont définis comme des plantes pérennes, suffrutescentes, dont les fleurs sont groupées en un racème composé de rameaux qui sont eux-mêmes des racèmes composés de dichasium; de surcroît, les filets des étamines sont glabres. Les plantes à fleurs penchées sont placées dans la série *Nutantes*, tandis que celles qui possèdent des fleurs érigées sont placées dans la série *Italicae*.
- Dans sa révision de 1896, WILLIAMS ne modifie pas fondamentalement cette classification et nous retrouvons les séries *Nutantes* et *Italicae* avec seulement quelques corrections et quelques espèces supplémentaires.
- Dans le *Flora Orientalis*, BOISSIER (1867) avait préféré répartir les silènes en 31 sections qu'il décrit sans toutefois en préciser la nature taxonomique. Les sections *Paniculatae* et *Viridiflorae* comprennent les espèces qui nous intéressent. Les deux sections sont composées de plantes à inflorescence paniculée (très rarement uniflore); mais tandis que la première regroupe les plantes à calice pubescent, clavé, à carpophore allongé et à onglets biauriculés, la seconde rassemble les plantes dont le calice est hirsute ou visqueux, atténué à la base et dont les onglets ne sont pas biauriculés. Nous remarquons que, si les taxons sont divisés en deux groupes comme chez ROHRBACH et WILLIAMS, ils le sont cependant sur des critères différents. Ils ne sont donc pas répartis de la même façon.
- Dans la dernière révision en date, CHOWDHURI (1957) divise le genre *Silene* en 44 sections dont certaines sont composées de sous-sections. Nos espèces méditerranéennes sont réparties entre la sect. *Paniculatae* Boiss. subsect. *patulae* Chowdhuri et la sect. *Siphonomorpha* Otth (= sect. *Viridiflorae* Boiss.). Bien que la structure et la nomenclature utilisées soient plutôt celles de BOISSIER, les critères employés sont ceux de ROHRBACH. D'après CHOWDHURI, la sect. *Paniculatae* est formée de plantes à fleurs érigées, à onglets et filaments glabres et à capsule stipitée. Mais il sépare judicieusement les espèces est-asiatiques et américaines (subsect. *Sclerophyllae* et subsect. *Laciniatae*) des espèces méditerranéennes (subsect. *Patulae*). La sect. *Siphonomorpha* est définie par des fleurs penchées, des onglets et des filets glabres, des calices cylindro-clavés.

Il faut cependant remarquer que nous trouvons dans cette section des espèces comme le *S. mellifera*, le *S. longicilia* et le *S. galataea* qui sont très proches du *S. italica* placé dans la section précédente. Nous trouvons également des espèces américaines comme le *S. nivea* et le *S. stellata* qui sont, à notre avis, bien plus éloignées du *S. nutans* et du *S. viridiflora* (placés dans la même



section) que ne le sont ces deux dernières espèces de la section *Paniculatae*. Ces choix discutables illustrent les difficultés d'une révision générique supra-spécifique, établie sur des espèces encore mal connues.

Les critères employés par ROHRBACH, WILLIAMS et CHOWDHURI pour ces sections ne nous paraissent pas très judicieux. Nous avons en effet vu que la présence ou l'absence de cils sur les onglets n'est pas très significatif. De même, le fait que les fleurs soient penchées ou non est parfois difficile à juger et n'a pas grande importance systématique. Ce caractère pris au niveau de l'inflorescence (inflorescence seconde ou non) serait déjà un peu plus intéressant.

Les critères utilisés par BOISSIER se rapprochent davantage de ce que nous avons mis en évidence pour les différents groupes. Ils ne sont toutefois pas suffisants pour séparer ces espèces en plusieurs sections. Nous avons en effet montré plus haut que du point de vue évolutif, elles ont certainement une origine commune. Nous avons également remarqué que l'aspect "monophylétisme versus polyphylétisme" était un faux problème. En ce sens, la limite des sections est toujours en partie artificielle. Mais si nous reprenons la notion exprimée plus haut de "groupe en évolution", il est certain que l'ensemble des taxons considérés ici font partie du même groupe.

Nous considérons par conséquent que l'ensemble de ces taxons font partie d'une seule section: la section *Siphonomorpha* Otth. Nous confirmons ainsi le traitement choisi par CHATER & WALTERS (1964) pour le *Flora europaea*, plus justifié que celui donné par CHOWDHURI (1957) dans la dernière révision mondiale du genre *Silene*. Dans les silènes à trois styles, à calice membraneux formé de 10 nervures et à fleurs hermaphrodites, la section *Siphonomorpha* Otth doit par conséquent être définie comme regroupant les plantes pérennes (ou exceptionnellement bisannuelles) à souche ligneuse, dont l'inflorescence est une grande panicule visqueuse, formée de rameaux généralement allongés et opposés, qui sont des dichasiums simples, composés ou réduits. De surcroît, les filets des étamines sont glabres.

Nos connaissances sont malheureusement insuffisantes pour tracer les limites exactes de cette section hors des espèces que nous avons étudiées ou abordées. Mais nous pensons qu'il ne faut pas y associer les *S. nivea* et *S. stellata* d'Amérique du nord. De même, les espèces à inflorescence paniculée de l'Asie orientale et de l'Amérique du nord (sous-section *Sclerophyllae* et *Laciniatae* selon CHOWDHURI, 1957) doivent certainement être considérées séparément.

### Pars systematica

**Section *Siphonomorpha* Otth in DC., Prodr. 1: 377. 1824.**

- = sect. *Botryosilene* Rohrb. ser. *Nutantes* Rohrb., Monogr. Gat. *Silene*: 76. 1868.
- = sect. *Botryosilene* Rohrb. ser. *Italicae* Rohrb., Monogr. Gat. *Silene*: 77. 1868.
- = sect. *Paniculatae* Boiss., Fl. Or. 1: 574. 1867.
- = sect. *Viridiflorae* Boiss., Fl. Or. 1: 574. 1867.
- = sect. *Paniculatae* Boiss. subsect. *Patulae* Chowdhuri, in Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 22: 223. 1957.

Espèce type: *Silene nutans* (L.) Pers. (CHOWDHURI, 1957: 224).

Planta perennis interdum biennis, caudice lignoso; flores hermaphroditi in panicula terminali, viscosa, cum ramis elongatis plerumque oppositis, dichasia composita, simplicia vel redacta ferentibus; calyx membranaceus decemnervius; petala plus minusve profunde bilobata; staminorum filamenta glabra; ovarium stylis tribus; semina reniformia, ala nulla, faciebus plus minusve complanata.

Les caractères systématiques de la section *Siphonomorpha* sont les suivants:

Styles, trois; calice membraneux à 10 nervures; fleurs hermaphrodites; plantes pérennes (exceptionnellement bisannuelles) à souche ligneuse; inflorescence en grande panicule terminale visqueuse, à rameaux allongés, généralement opposés, formés de dichasiums composés, simples ou réduits; pétales plus ou moins profondément bilobés; filets des étamines glabres; graines réniformes non ailées, à faces planes ou légèrement convexes ou concaves.

La section *Siphonomorpha* Otth renferme en Méditerranée occidentale les espèces suivantes:

- |                                 |  |
|---------------------------------|--|
| 1. <i>S. nutans</i> L.          | 4. <i>S. tyrrhenia</i> Jeanmonod & Bocquet |
| 2. <i>S. viridiflora</i> L.     | 5. <i>S. rosulata</i> Soy.- Will. & Godr.  |
| 3. <i>S. italica</i> (L.) Pers. | 6. <i>S. patula</i> Desf.                  |



- |   |   |
|---|---|
| 7. <i>S. mellifera</i> Boiss. & Reuter          | 17. <i>S. mollissima</i> (L.) Pers.     |
| 8. <i>S. fernandezii</i> Jeanmonod              | 18. <i>S. hifacensis</i> Rouy           |
| 9. <i>S. longicilia</i> (Brot.) Otth            | 19. <i>S. auriculifolia</i> Pomel       |
| 10. <i>S. coutinhoi</i> Rothm. & Pinto da Silva | 20. <i>S. tomentosa</i> Otth            |
| 11. <i>S. nemoralis</i> Waldst. & Kit.          | 21. <i>S. paradoxa</i> L.               |
| 12. <i>S. rothmaleri</i> Pinto da Silva         | 22. <i>S. fruticosa</i> L.              |
| 13. <i>S. nodulosa</i> Ucria                    | 23. <i>S. sessionis</i> Batt.           |
| 14. <i>S. velutina</i> Pourret ex Loisel.       | 24. <i>S. aristidis</i> Pomel           |
| 15. <i>S. hicesiae</i> Brullo & Signorello      | 25. <i>S. catholica</i> (L.) Aiton fil. |
| 16. <i>S. andryalifolia</i> Pomel               |   |

Les espèces 3 à 20 font partie du complexe *italica* formé principalement de l'aggrégat *italica* (3 à 11) et de l'aggrégat *mollissima* (14 à 20). Les espèces 21 à 24 font partie du groupe *paradoxa*. Le *S. catholica* est gardé provisoirement dans cette section faute de ne savoir le placer dans une autre section.

#### Clé des espèces de la section Siphonomorpha Otth en Méditerranée occidentale

- |  |                       |
|--|-----------------------|
| 1. Calice < 8 mm .....   | 2                     |
| 1a. Calice > 9 mm .....  | 3                     |
| 2. Inflorescence dressée; calice glabre (endémique de l'Italie et de la Yougoslavie) .....   |                       |
|  | <b>S. catholica</b>   |
| 2a. Inflorescence seconde; calice pubescent, glanduleux (à l'exception du var. <i>infracta</i> , absent d'Italie et de Yougoslavie) .....  | <b>S. nutans</b>      |
| 3. Pétales divisés sur moins de la moitié de la longueur du limbe, à lobes arrondis; feuilles glabres sur les faces .....  | 4                     |
| 3a. Pétales divisés plus profondément, à lobes ovales ou linéaires; feuilles généralement pubescentes (sauf parfois chez <i>S. nutans</i> et <i>S. rosulata</i> ) .....  | 7                     |
| 4. Inflorescence allongée, lâche, pyramidale; hampe pubescente .....   | <b>S. paradoxa</b>    |
| 4a. Inflorescence courte, resserrée, subcorymbiforme à capitée; hampe glabre au moins à la base .....  | 5                     |
| 5. Feuilles densément ciliées sur les marges .....   | <b>S. fruticosa</b>   |
| 5a. Feuilles glabres sur les marges (à l'exception parfois de quelques cils épars) .....   | 6                     |
| 6. Fleurs blanches .....   | <b>S. aristidis</b>   |
| 6a. Fleurs rose-pourpre .....  | <b>S. sessionis</b>   |
| 7. Dents du calice très allongées, aiguës; pétales divisés jusqu'au-delà des 2/3 à lobes linéaires, appendices ligulaires allongés; gonophore < 1/3 du calice .....  | 8                     |
| 7a. Dents du calice courtes et obtuses; pétales généralement divisés tout au plus jusqu'au 2/3 à lobes ovales, appendices ligulaires absents ou peu marqués; gonophore > 1/3 du calice .....                         | 9                     |
| 8. Calice < 13 mm à base tronquée .....  | <b>S. nutans</b>      |
| 8a. Calice > 14 mm à base atténuée .....   | <b>S. viridiflora</b> |
| 9. Inflorescence resserrée, subcorymbiforme à bractées subégales au pédoncule correspondant (au niveau du 3 <sup>ème</sup> entrenœud); pubescence générale très dense; rosette généralement dense; chasmophyte ..... | 10                    |
| 9a. Caractères non réunis .....  | 18                    |

10. Inflorescence asymétrique (nœud inférieur distant et avec un rameau unique); extrémité des feuilles arrondie; plante de Mallorca et Menorca ..... **S. mollissima**
- 10a. Inflorescence symétrique; extrémité des feuilles aiguë ou acuminée; plante d'autre origine ..... 11
11. Tige à entrenœuds nombreux (5-12); extrémité des feuilles aiguë; plante de Corse...  
**S. velutina**
- 11a. Tige à entrenœuds peu nombreux; extrémité des feuilles acuminée; plante d'autre origine 12
12. Pubescence courte ( $< 0.2$  mm) ..... 13
- 12a. Pubescence longue ( $> 0.2$  mm) ..... 15
13. Fleurs blanches ..... **S. rothmaleri**
- 13a. Fleurs roses à pourpres ..... 14
14. Calice  $< 17$  mm à pubescence très courte ( $< 0.08$  mm); plante du Portugal  
**S. longicilia** (subsp. **cintrana**)
- 14a. Calice  $> 17$  mm à pubescence plus longue ( $> 0.1$  mm) et très dense; plante d'Ibiza et de la côte d'Alicante ..... **S. hifacensis**
15. Calice non glanduleux ..... 16
- 15a. Calice glanduleux ..... 17
16. Plante élevée; inflorescence peu contractée, subpyramidale; feuilles basales elliptiques; pétales rose-pourpre; plante des îles Eoliennes (Panarea) ..... **S. hicsiae**
- 16a. Plante peu élevée; inflorescence contractée, subcorymbiforme; feuilles basales spatulées; pétales violet pâle; plante de Gibraltar ..... **S. tomentosa**
17. Pétales pourpre-violacé; feuilles des rosettes subspatulées; plante d'Oran .....  
**S. auriculifolia**
- 17a. Pétales blancs ou légèrement veinés de pourpre; feuilles des rosettes elliptiques; plante d'Espagne et d'Algérie ..... **S. andryalifolia**
18. Plante cespiteuse à tige grêle, pauciflore ( $< 6$  fleurs); plante cyrno-sarde **S. nodulosa**
- 18a. Plante ne présentant pas ces caractères; plante d'autres régions (à l'exception du *S. rosulata* subsp. *sanctae-therasiae*) ..... 19
19. Plante bisannuelle sans rejets stériles ..... **S. nemoralis**
- 19a. plante pérennante à rejets stériles ..... 20
20. Calices à forte pubescence (dense et longue, 0.15-0.25 mm), auricules ciliées; plante nord-méditerranéenne (N. Esp., Fr. et It. dans le domaine étudié) ..... 21
- 20a. Calices à pubescence généralement peu dense et plus courte ( $< 0.1$  mm), auricules généralement glabres; plante au sud des Pyrénées et de Naples ..... 22
21. Hampe et feuilles à pubescence très marquée (très dense et  $> 0.5$  mm), rosette basale dense et serrée à feuilles subspatulées, présentes à l'anthèse; plante des côtes ligures (de Nice à l'île d'Elbe) ..... **S. tyrrhenia**
- 21a. Hampe et feuilles à pubescence moins marquée (dense et  $< 0.6$  mm), rosette basale peu marquée et desséchée à l'anthèse; plante d'autres lieux ..... **S. italica**
22. Inflorescence asymétrique (rameau inférieur unique ou si opposés, de longueurs inégales) ..... 23
- 22a. Inflorescence symétrique (rameaux toujours opposés) ..... 24
23. Feuilles caulinaires elliptiques, modestes ( $< 4$  cm), pétales généralement colorés en rose carné; plante de Calabre et de Sicile ..... **S. italica** (subsp. **sicula**)

- 23a. Feuilles caulinaires légèrement obovales atténué, plus grandes ( $> 4$  cm), pétales blancs ou rose-pourpre à pourpres; plante du Portugal ..... **S. longicilia**
24. Inflorescence un peu resserrée, à nombreuses fleurs flocculées, à bractées larges, calices aux dents très larges; plante des sables littoraux ..... **S. rosulata**
- 24a. Inflorescence lâche, à bractées fines, calices aux dents peu larges; plante hors des sables littoraux ..... 25
25. Calices supérieurs à 17 mm ..... 26
- 25a. Calices inférieurs à 17 mm ..... 27
26. Hampe à entre-nœuds courts et nombreux ( $> 7$ ); plante du sud de l'Espagne (Sa. Magina) ..... **S. fernandezii**
- 26a. Hampe à entre-nœuds moins nombreux ( $< 6$ ), plus allongés; plante d'Afrique du Nord  
**S. patula** (subsp. **amurensis**)
27. Calices inférieurs ou égaux à 13 mm, feuilles basales généralement étroites et petites, à pubescence très courte ( $< 0.2$  mm); plante du sud-est de la Péninsule ibérique ...  
**S. mellifera**
- 27a. Calices supérieurs à 13 mm (ou si plus courts, plante nord-africaine à feuilles plus grandes et plus larges et à pubescence plus longue); plante du nord-ouest de la Péninsule ibérique et d'Afrique du Nord ..... 28
28. Feuilles légèrement obovales atténué, à pubescence très courte ( $< 0.2$  mm), calices étroitement obconiques-cylindriques; plante du nord-ouest de la Péninsule ibérique .....  
**S. coutinhoi**
- 28a. Feuilles elliptiques, à pubescence généralement plus longue, calices obconiques; plante d'Afrique du Nord ..... **S. patula** (subsp. **patula**)

Pour les clefs infraspécifiques, on se référera aux articles qui traitent les groupes concernés (JEANMONOD, 1984a, 1984c; JEANMONOD & BOCQUET, 1983).

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Professeur G. Bocquet d'avoir bien voulu réviser notre latin. Nos plus vifs remerciements vont également à M<sup>lle</sup> L. Guibentif, M<sup>mes</sup> M. Kolakowski-Gavillet, S. Pernin-Wilkström, S. Van Hove et D. Wüst-Calame pour leur collaboration dans la réalisation des dessins.

Par ailleurs, à l'issue de cette recherche qui tient lieu de thèse de doctorat, nous aimerions exprimer ici notre profonde reconnaissance au Professeur G. Bocquet qui a dirigé ce travail, ainsi qu'au Professeur J. Miège qui nous a conseillé et soutenu. Ils nous ont permis par leur appui, leurs remarques, ainsi que par les moyens mis à disposition, de mener à bien cette recherche. Nous voudrions également exprimer notre gratitude au D<sup>r</sup> J.-M. Mascherpa qui a constamment suivi nos travaux.

Nous remercions le Prof. J. Fernández Casas de Madrid, le D<sup>r</sup> A. Charpin, MM. H. Burdet et P. Perret de Genève de nous avoir accordé une aide précieuse à de nombreuses reprises, ainsi que le Prof. S. Brullo de Catagne, le D<sup>r</sup> I. Camarda de Sassari, le D<sup>r</sup> H. Kuhbier de Berlin, le D<sup>r</sup> J.-J. Lazare de Gabas, le D<sup>r</sup> J. Molero Briones de Barcelone, le Prof. P. Montserrat Recoder et le D<sup>r</sup> L. Villar de Jaca de nous avoir fourni de précieux renseignements.

Nous remercions également tous les Directeurs des instituts et herbiers qui nous ont accueilli ou qui nous ont accordé des prêts souvent sur de longues durées.

Tous nos remerciements vont aussi au Fonds Aubert (subsides de voyage), au Fonds national Suisse de la recherche scientifique (projet Bocquet n° 3768 pour récoltes de matériel de base et projet Aeschimann n° 3.571-0.79 pour véhicule tout terrain), à la Société helvétique des sciences naturelles (subsides de voyage) et à la Ville de Genève (subsides de voyage) pour leur généreux appui.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOCQUET, G. (1968). De evolutione annotamenta aliqua Silenis et imprimis earum sectione Physolychnide inducta. *Arch. Sci.* 21(2): 239-262.
- BOCQUET, G., B. WIDLER & H. KIEFER (1978). The Messinian Model — A new outlook for the floristics and the systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.

- BOISSIER, E. (1867). *Flora Orientalis*. Vol. 1. Georg, Genève, 1017 pp.
- CHATER, A. O. & S. M. WALTERS (1964). *Silene* L. In: TUTIN, T.G. & al. (eds), *Flora europaea*. Vol. 1: 158-181. University Press, Cambridge.
- CHOWDHURI, P. K. (1957). Studies in the genus *Silene*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 22: 221-278.
- JEANMONOD, D. (1984a). Révision de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. II: Le groupe du *S. mollissima*. *Candollea* 39: 195-260.
- JEANMONOD, D. (1984b). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- JEANMONOD, D. (1984c). Révision de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. III: Aggrégat *italica* et espèces affines. *Candollea* 39: 549-639.
- JEANMONOD, D. (1985a). Le *Silene amana* Boiss.: une confusion. *Candollea* 40: 1-3.
- JEANMONOD, D. (1985b). Révision de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. IV: species caeterae. *Candollea* 40: 5-34.
- JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1983). Propositions pour un traitement biosystématique du *S. nutans* L. (Caryophyllaceae). *Candollea* 38: 267-295.
- MAIRE, R. (1963). *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. X. Lechevalier, Paris, 336 pp.
- MELZHEIMER, V. (1977). Biosystematische Revision einiger *Silene*-Arten (Caryophyllaceae) der Balkanhalbinsel (Griechenland) *Bot. Jahrb. Syst.* 98: 1-92.
- MEUSEL, H. & H. MÜHLBERG, (1979). *Silene*. In: HEGI, G., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Ed. 2. 3(2): 1043-1153. Verl. P. Parey, Berlin-Hamburg.
- OTTH, A. (1824). *Silene*. In: CANDOLLE, A. P. DE, *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Pars 1: 367-385.
- ROHRBACH, P. (1868). *Monographie der Gattung Silene*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 249 pp.
- ROTHMALER, W. (1943). De Flora Occidentali. *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 52: 275-283.
- WILLIAMS, F. (1896). A revision of the genus *Silene*, Linn. *J. Linn. Soc., Bot.* 32: 1-196.