

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: Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin : essai d'interprétation évolutif et propositions taxonomiques
Autor: Aeschimann, David
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879770>

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>

Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin.

Essai d'interprétation évolutif et propositions taxonomiques

DAVID AESCHIMANN

RÉSUMÉ

AESCHIMANN, D. (1985). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Essai d'interprétation évolutif et propositions taxonomiques. *Candollea* 40: 67-98. En français, résumé anglais.

A l'issue d'une étude de populations intégrant les données de la morphologie et de la chorologie, un modèle taxonomique et évolutif est proposé pour les Alpes et quelques chaînes voisines. La classification est simple, mais doit conserver un caractère relativement naturel. La morphologie des sous-espèces retenues est discutée et les principaux caractères synthétisés dans un tableau; une clé est fournie. L'écologie est étudiée sous les aspects du substrat et de l'altitude. Une compartimentation géographique et écologique du domaine est mise en évidence, qui a permis l'isolement de plusieurs races géographiques. Les populations adaptées aux éboulis se sont différenciées dès la fin du Pliocène, avec l'"ouverture" de la végétation, conséquence de la dégradation du climat. La question de l'origine monotypique ou polytypique des sous-espèces étudiées est discutée. L'importance fondamentale des périodes glaciaires et de l'Homme dans l'explication du modèle proposé est démontrée. Une sélection de spécimens d'herbier représentatifs est fournie.

ABSTRACT

AESCHIMANN, D. (1985). Biosystematical studies on *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) in the alpine region. Attempt of evolutive interpretation and taxonomic propositions. *Candollea* 40: 67-98. In French, English abstract.

At the conclusion of a study of populations including morphologic and chorologic data, a taxonomic and evolutive model is proposed for the Alps and a few neighbouring ranges. The classification is simple, but has to retain a relatively natural character. The morphology of the subspecies involved is discussed, and the major characters summarized in a table; a key is given. The ecology is studied under the aspects of substrat and altitude. A geographical and ecological partition of the alpine region is emphasized, which permitted the isolation of several geographic races. The populations adapted to screes started to differ at the end of Pliocene, with the "opening" of the vegetation, a consequence of the climate deterioration. The question of the monotypic or polytypic origin of the studied subspecies is discussed. The fundamental importance of the glaciation periods and of Man in the explanation of the proposed model is demonstrated. A selection of representative herbarium specimens is supplied.

"The criterion of satisfactory taxonomy is that it should represent reality and that it should be workable".

A. D. BRADSHAW (1962: 7).

Introduction

Une étude morphologique détaillée, comprenant une partie biométrique, a été récemment conduite sur de nombreuses populations du *Silene vulgaris* s.l. provenant du domaine alpin, élargi à quelques chaînes et territoires avoisinants. Les résultats ont été exploités au moyen d'analyses

mathématiques multivariées: analyse factorielle des correspondances et analyse discriminante (AESCHIMANN, 1983a & 1984c). Parallèlement à ces travaux, les documents de plusieurs herbiers ont été dépouillés; d'autre part, nous avons étudié les populations sur le terrain et récolté du matériel dans tous les secteurs du domaine géographique considéré. Des cartes de distribution ont été dressées (AESCHIMANN, 1985).

À l'issue de cette étude coordonnée, qui intègre les données de la morphologie et de la chorologie, il faut en exposer les conséquences systématiques: faire nos propositions taxonomiques, comme le prévoit notre organigramme général (AESCHIMANN & al., 1981: 392). Nous présentons également un essai d'interprétation évolutif du modèle proposé.

Le choix du rang subspécifique

Les quatre groupements naturels récemment mis en évidence par l'analyse numérique sont repris ci-dessous dans nos propositions taxonomiques; les populations étudiées sont donc classées en quatre sous-espèces.

En effet, bien que très proches sur le plan morphologique et tout à fait interfertiles, nous ne considérons pas les taxons étudiés comme de simples variétés, définies sur la base de quelques, voire un seul caractère. D'autre part, le rang d'espèce nous paraît d'un niveau trop élevé. Les différences morphologiques ne sont en effet pas suffisamment importantes, particulièrement sur le plan de la morphologie florale. La variation est surtout sensible au niveau de caractères très adaptatifs du système végétatif. Les aires de distribution s'interpénètrent et les populations intermédiaires sont fréquentes.

Nous pensons en revanche que le rang subspécifique est parfaitement bien adapté aux groupements mis en évidence, qui sont de véritables races géographiques. Nous suivons en ce sens les conceptions de GRANT (1981), ou de RECHINGER (1983). Dans le *Flora europaea*, CHATER & WALTERS (1964) ont aussi procédé à un découpage en sous-espèces; ils ont tenu compte des propositions de MARSDEN-JONES & TURILL (1957), qui considèrent toutefois les plantes du domaine atlantique comme appartenant à une espèce distincte, ce qui nous paraît judicieux. À ce propos, voir aussi TURILL (1946) et VALENTINE & LÖVE (1958).

Morphologie

La morphologie des quatre sous-espèces mises en évidence a été esquissée sous forme de "portraits-robots" dans nos précédents travaux. Ces "portraits-robots" ont été dessinés sur la base des moyennes calculées par l'ordinateur, sur un échantillonnage de plantes bien typées. La variabilité des sous-espèces, de même souvent que celle des populations, est toutefois assez grande. Il est donc indispensable de donner maintenant, et plus particulièrement pour les caractères mesurables les plus importants, une description qui rende compte de cette variabilité. Nous avons choisi de le faire au moyen du tableau 1.

Les subsp. *prostrata* (fig. 1 & 2) et *marginata* (fig. 3) sont les plus uniformes du point de vue morphologique. Il faut relever que ce sont aussi les sous-espèces dont les aires de distribution sont les plus restreintes et dont les exigences écologiques les moins diverses, surtout en ce qui concerne l'amplitude altitudinale (voir plus bas).

La morphologie du subsp. *glareosa*, également lié aux éboulis, est en revanche plus variable. Son aire de distribution et son amplitude altitudinale sont plus grandes. Cette sous-espèce est caractérisée par des feuilles généralement lancéolées, d'un rapport longueur/largeur variant de 3 à 7. On peut toutefois rencontrer des individus à feuilles relativement larges ($L/l = 2$) ou au contraire très étroites, parfois presque linéaires ($L/l \leq 10$). Les individus à feuilles plus larges sont fréquents dans les Alpes orientales, à haute altitude, ou dans certaines régions, notamment le Schneeberg et la Raxalpe. En revanche, les individus à feuilles plus étroites sont caractéristiques des altitudes inférieures et des éboulis xériques, d'un bout à l'autre de l'aire de distribution de la sous-espèce.

Le subsp. *vulgaris* est répandu dans toute l'Europe. Rudéral et en évolution vers le caractère "mauvaise herbe" (AESCHIMANN, 1983c & 1984a), il occupe des milieux très diversifiés. La taille de la plante, la grandeur des feuilles et le nombre de fleurs varient beaucoup en fonction de l'habitat.

Caractères	1. subsp. <i>vulgaris</i>	2. subsp. <i>glareosa</i>	3. subsp. <i>prostrata</i>	4. subsp. <i>marginata</i>
Forme biologique ¹	hémicryptophyte cespiteux: 3.10 H caesp Arcine (Musièges)	géophyte à géothamne: 4.16 Geo thamn Nantua (Galibier, Cap de Long)	géophyte à géothamne: 4.16 Geo thamn Galibier (Le Casset, Cap de Long)	géophyte à géothamne: 4.16 Geo thamn Nantua, Galibier
Longueur maximale des rameaux annuels (cm)	(30-)50-100	(10-)20-30(-40)	10-20	10-20
Pilosité de la tige	nulle	nulle	poils courts, cylindriques, épars; ou tige glabre	nulle
Feuille ² :				
— longueur (cm)	4-10	1-3	(0.5-)1-2	(0.5-)1-2
— largeur (cm)	2-4	0.2-0.6(-1)	0.5-1.5	0.5-1.5
— long./larg.	2-4	(2-)3-7(-10)	1.5-2	1.5-2
— périmètre/surface	4-8	0.7-2(-2.6)	1.4-3	1.7-3.2
— forme	elliptique	lancéolée (à ellip- tique-obovale)	obovale à suborbiculaire	obovale à suborbiculaire
— épaisseur	faible	faible à forte	forte	forte (feuille sub- crassulescente)
— pilosité de la surface	nulle	nulle	poils courts, coniques, denses (fig. 2)	nulle (fig. 3)
— marge (bord déco- loré)	absente (rarement étroite)	absente à étroite	étroite (rarement absente)	étroite à bien marquée
— pilosité de la marge	poils courts, coniques, ou marge glabre	poils courts, coniques	poils courts, coniques	poils courts, coniques, ou marge glabre
Bractées de l'inflorescence	foliacées	scarieuses ou foliacées	foliacées (rarement scarieuses)	foliacées (rarement scarieuses)
— longueur (cm)	1-4	0.5-1.5	0.5-1	0.5-1
Nombre de fleurs par inflorescence	10-30(-50)	(1-)3-7	1-2(-3)	1-2(-3)
Pigmentation antho- cyanique du calice:				
— intensité	faible à moyenne	moyenne à forte	forte (rarement (moyenne))	moyenne à forte
— répartition	moyennement concen- trée sur les veines	moyennement à étroitement concen- trée sur les veines	diffuse	diffuse à étroite- ment concentrée sur les veines
Graine (surface tégumentaire ³)	tuberculée	armadillo	armadillo	armadillo

¹)Selon la terminologie proposée précédemment (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980 et BOCQUET & AESCHIMANN, 1981).

²)Les feuilles sont considérées aux 2^{me} et 3^{me} nœuds sous l'inflorescence.

³)Selon la terminologie utilisée précédemment (AESCHIMANN, 1984b).

Tableau 1. — Etats des principaux caractères morphologiques pour les quatre sous-espèces retenues.



Fig. 1. — *Silene vulgaris* subsp. *prostrata*. France: Hautes-Alpes: versant sud du col du Galibier, 2480 m. 1.9.1980.



Fig. 2. — *Silene vulgaris* subsp. *prostrata*. Détail des feuilles: remarquer leur largeur relative et leur forte pilosité. (Même provenance qu'en fig. 1).

Fig. 3. — *Silene vulgaris* subsp. *marginata*. Italie: Ascoli: Monti Sibillini, Sasso Borghese, 1900 m. 15.8.1983. Feuilles relativement larges, mais glabres.

Ecologie

Le substrat

Une plante calciphile

Dans le domaine étudié, le *Silene vulgaris* s.l. montre un caractère calciphile prononcé. A titre d'exemple nous étudierons tout d'abord les aires de distribution des subsp. *glareosa* et *prostrata*, en fonction de la présence ou de l'absence de carbonates dans la roche mère (fig. 4 & 5). Les deux sous-espèces sont très largement exclues des grands systèmes siliceux.

Dans la partie occidentale de son aire (fig. 4), le subsp. *glareosa* est d'une part confiné aux éboulis calcaires rélictuels en Bourgogne (AESCHIMANN, 1981). La plante est absente des massifs cristallins voisins du Morvan, des Vosges et plus à l'est de la Forêt noire. On retrouve d'autre part cette sous-espèce dans la chaîne du Jura, entre le Bugey méridional et le Clos du Doubs; ce sont ensuite les Préalpes calcaires françaises et helvétiques, du Mont-Ventoux jusqu'à Glaris. Le subsp. *glareosa* ne franchi pas le vaste système cristallin qui s'étend du Pelvoux au Gothard, en passant par la chaîne de Belledonne, le Mont-Blanc et le massif de l'Aar. Il est par ailleurs absent du Massif central français, en majeure partie cristallin; on retrouve toutefois quelques populations isolées sur sa frange calcaire occidentale, dans la région de Rocamadour (AESCHIMANN, 1983b).

Dans la partie orientale de son aire (fig. 5), le subsp. *glareosa* est répandu dans les Préalpes et Alpes septentrionales et méridionales, calcaires ou dolomitiques. La plante est alors absente des massifs cristallins qui occupent la zone interne de la chaîne, comme par exemple la région du Val Bregaglia, l'Adamello, l'Oetzal, les Hohe et Niedere Tauern. Il faut toutefois mentionner certains secteurs calcaires isolés où l'on retrouve le subsp. *glareosa*, comme les Kalkkögel et la région du Gschnitzal, insérés entre les Stubaieralpen et les Zillertaleralpen; ou encore le Piz Alv (Val Minor), ou le Sassalbo (Val Poschiavo).

Le subsp. *prostrata* est lui confiné à la zone sédimentaire interne des Alpes occidentales (fig. 4), principalement constituée de divers schistes, plus ou moins riches en carbonates (y compris certains micaschistes), et de calcaires; il est particulièrement abondant dans le haut bassin du Var et le Briançonnais. Cette vaste zone sédimentaire est encadrée entre une série de massifs cristallins: Argentera, Dora-Maira, Grand-Paradis, Sezia-Lanzo, Mont-Rose, Tessin et le système plus septentrional déjà mentionné qui s'étend du Pelvoux au Gothard; le subsp. *prostrata* est absent de tous ces massifs.

Dans son domaine des Abruzzes et des chaînes dinariques, le subsp. *marginata* ne prospère que sur le calcaire.

Le subsp. *vulgaris* est beaucoup plus commun et moins exclusivement calciphile, si bien qu'on peut aussi le rencontrer sur des terrains siliceux. Il n'est alors abondant qu'à une certaine altitude optimale, située dans l'étage montagnard. En revanche, sur calcaire, l'amplitude altitudinale de l'optimum est beaucoup plus grande. Des études de détail sur le comportement écologique du *Silene vulgaris* sont en cours et feront l'objet d'une publication séparée.

Une plante tolérante aux métaux lourds

Les différentes sous-espèces du *Silene vulgaris* peuvent être particulièrement abondantes sur les roches riches en métaux lourds, que ce soit la serpentinite (avec principalement le magnésium, le chrome et le nickel) ou les affleurements de minerai (cuivre, plomb, zinc, baryum, etc.). Citons le subsp. *prostrata* au Mont-Lozère (AESCHIMANN, 1983b) ou dans le Queyras (ancienne mine de cuivre de Notre-Dame de Clausis), et le subsp. *glareosa* à Bleiberg-Kreuth (Carinthie, mine de plomb).

Le *Silene vulgaris* recherche toutes les stations où la concurrence est réduite, ce qui explique ses affinités pour tous les terrains riches en métaux lourds. Des populations tolérantes sont par ailleurs sélectionnées; on consultera à ce propos les références citées précédemment (AESCHIMANN, 1983c & 1984d).

L'altitude

Les populations étudiées se rencontrent à toutes les altitudes, et ceci jusqu'à 3000 mètres dans certains secteurs des Alpes. Température, humidité relative de l'air, évapotranspiration, quantité

et qualité du rayonnement solaire, précipitations, enneigement et vents sont tous des facteurs dépendants de l'altitude. Par ses multiples répercussions, l'altitude prend donc une part importante dans l'explication de notre modèle systématique, au même titre que le substrat.

Répondus exclusivement dans les étages supérieurs, les subsp. *prostrata* et *marginata* sont caractérisés par des amplitudes altitudinales relativement modestes, comparativement à celles des subsp. *vulgaris* et *glareosa*, qui couvrent pratiquement l'ensemble de l'amplitude étudiée; on trouvera ci-dessous des détails pour chaque sous-espèce. La figure 6 rend compte des altitudes occupées par les différentes sous-espèces inféodées aux éboulis (*glareosa*, *prostrata*, *marginata*) dans tous les secteurs des Alpes et à leur voisinage (voir plus bas).

Localement et occasionnellement, certains individus des subsp. *glareosa* et *prostrata* peuvent s'installer dans les graviers au bord d'une rivière, à une altitude exceptionnellement basse. Les graines ont été charriées par les eaux, depuis les éboulis situés en amont. Pour le subsp. *prostrata*, citons par exemple les lits du Cians, près de Beuil, et de la Tinée, près de Bousièyas (Alpes-maritimes). On peut trouver du subsp. *glareosa* au bord du Rhin près de Bregenz, de l'Isel près de Lienz (Tirol oriental), de l'Erlauf (Basse-Autriche) ou du Fiume Fella près de Resiutta (Frioul). Ces stations sont en général instables et parfois peu durables. On trouvera quelques références plus bas dans les *specimina selecta*.

Le subsp. vulgaris

C'est la sous-espèce la plus commune. Sans intervention humaine, les populations sont liées à toutes les zones de "blessures" et de combat de la forêt: clairières d'origines diverses et lisières. La plante affectionne en effet les surfaces instables, un peu rocailleuses et parfois sèches, car elle peut s'alimenter en profondeur grâce à son long pivot. Secondairement, le subsp. *vulgaris* se répand massivement dans de nombreuses stations artificielles: talus des voies de communications, coupes en forêt, décombres, près un peu rocailleux, etc.

La sous-espèce est surtout abondante aux étages montagnard et subalpin inférieur, mais son amplitude altitudinale totale s'étend du niveau de la mer jusqu'à 2000 mètres, voire 2500 dans les vallées centrales des Alpes.

Le subsp. glareosa

Nous avons déjà présenté l'écologie du subsp. *glareosa* dans une partie de son aire de distribution: la Bourgogne (AESCHIMANN, 1981). Dans les autres secteurs de l'aire, les conditions restent comparables, si l'on s'en tient aux étages collinéen et montagnard inférieur.

Toutefois, surtout dans les Alpes orientales, le subsp. *glareosa* prospère également jusqu'à l'étage alpin. Son amplitude altitudinale totale s'étend en effet de 100 mètres (en Bourgogne) à 2500 mètres (dans les Alpes), voire 3000, dans la région de l'Ortler. Les éboulis colonisés sont donc particulièrement variés du point de vue écologique et phytosociologique; la plante peut également se développer dans certaines pelouses en escaliers très ouvertes. Il existe tout de même des points communs: la taille des éléments de surface, toujours relativement petite (env. 5 cm de diamètre en moyenne), la forte mobilité, la pente (env. 60 à 100%), l'exposition (le plus souvent comprise entre le S. W. et le S. E.) et une certaine humidité en profondeur que cache l'impression de sécheresse donnée par les couches superficielles, dépourvues d'éléments fins.

Les éboulis des altitudes inférieures sont plus xériques, en raison des plus faibles précipitations et de l'absence de névés, dont la fonte alimente les éboulis en profondeur durant le début de l'été à l'étage alpin. Dans le sud-ouest des Alpes et au delà en zone méditerranéenne, les éboulis des altitudes inférieures sont à l'heure actuelle trop xérophiles pour permettre la croissance du subsp. *glareosa* (fig. 7).

Le subsp. prostrata

L'amplitude altitudinale du subsp. *prostrata* est principalement comprise entre 1500 et 2500 mètres, voire 3000, dans la région de Zermatt. L'écologie de ces éboulis des étages subalpin et alpin est comparable à celle des pierriers à subsp. *glareosa* aux mêmes altitudes des Alpes orientales.

Le subsp. marginata

L'amplitude altitudinale du subsp. *marginata* ne comprend qu'une tranche sise entre 1000 et 2000 mètres. Les éboulis colonisés dans les Abruzzes et les chaînes dinariques ont les points communs cités ci-dessus pour les Alpes; toutefois, ils sont de façon générale un peu plus xérothermophiles. Leur écologie est assez uniforme d'une localité à l'autre et de part et d'autre de la mer Adriatique, ce qui explique l'homogénéité morphologique du subsp. *marginata*, comparativement au subsp. *glareosa*.

Au-dessous d'une altitude d'environ 1000 mètres, les conditions sont aujourd'hui trop xériques pour permettre la croissance du subsp. *marginata* (fig. 10). Il est d'autre part frappant de constater l'absence de cette sous-espèce au-dessus de 2000 mètres, alors que des éboulis existent, surtout dans les Abruzzes. Nous pensons que les conditions climatiques y sont trop rudes, sur des montagnes qui sont isolées en Méditerranée, comparativement aux secteurs intra-alpins protégés par leurs chaînes externes respectives.

Compartimentation géographique et écologique du domaine

Nous venons d'aborder l'écologie des sous-espèces retenues, en nous intéressant surtout au substrat et à l'altitude. Ces deux facteurs ont plus particulièrement attiré notre attention, car ils nous ont permis de mettre en évidence une compartimentation géographique et écologique du domaine étudié. Cette compartimentation est un argument fondamental pour étayer plus bas notre essai d'interprétation évolutif, particulièrement en ce qui concerne les trois sous-espèces inféodées aux éboulis.

Compartiments géographiques: secteurs sédimentaires régionaux

On relève en figure 6 un certain nombre de secteurs régionaux, caractérisés par un substrat principalement constitué de roches carbonatées. Ces compartiments géographiques sont plus ou moins isolés les uns des autres par les grands massifs de roches cristallines et des zones xérothermes (climat méditerranéen). Ils sont occupés par les subsp. *glareosa*, *prostrata* et *marginata*.

Au nord des Alpes, un vaste compartiment qui s'étend également au Jura et à la Bourgogne, étagé en Suisse centrale. Au sud-est des Alpes, un compartiment plus modeste, mais à forte densité d'éboulis, comme dans les Dolomites.

Dans les Alpes occidentales, un compartiment central s'isole assez bien. Ses contacts avec le secteur situé au nord et à l'ouest des Alpes sont restreints: au nord, le sillon valaisan constitue une certaine barrière, tandis qu'au sud-ouest, une zone aujourd'hui xérotherme (Baronnies, Vaucluse, haute Provence) referme assez bien ce compartiment. Il n'existe d'autre part aucun secteur sédimentaire important sur le versant italien des Alpes occidentales.

Les Abruzzes et les chaînes dinariques offrent deux compartiments qui se ressemblent, isolés par les étages inférieurs situés en zone méditerranéenne, xérotherme.

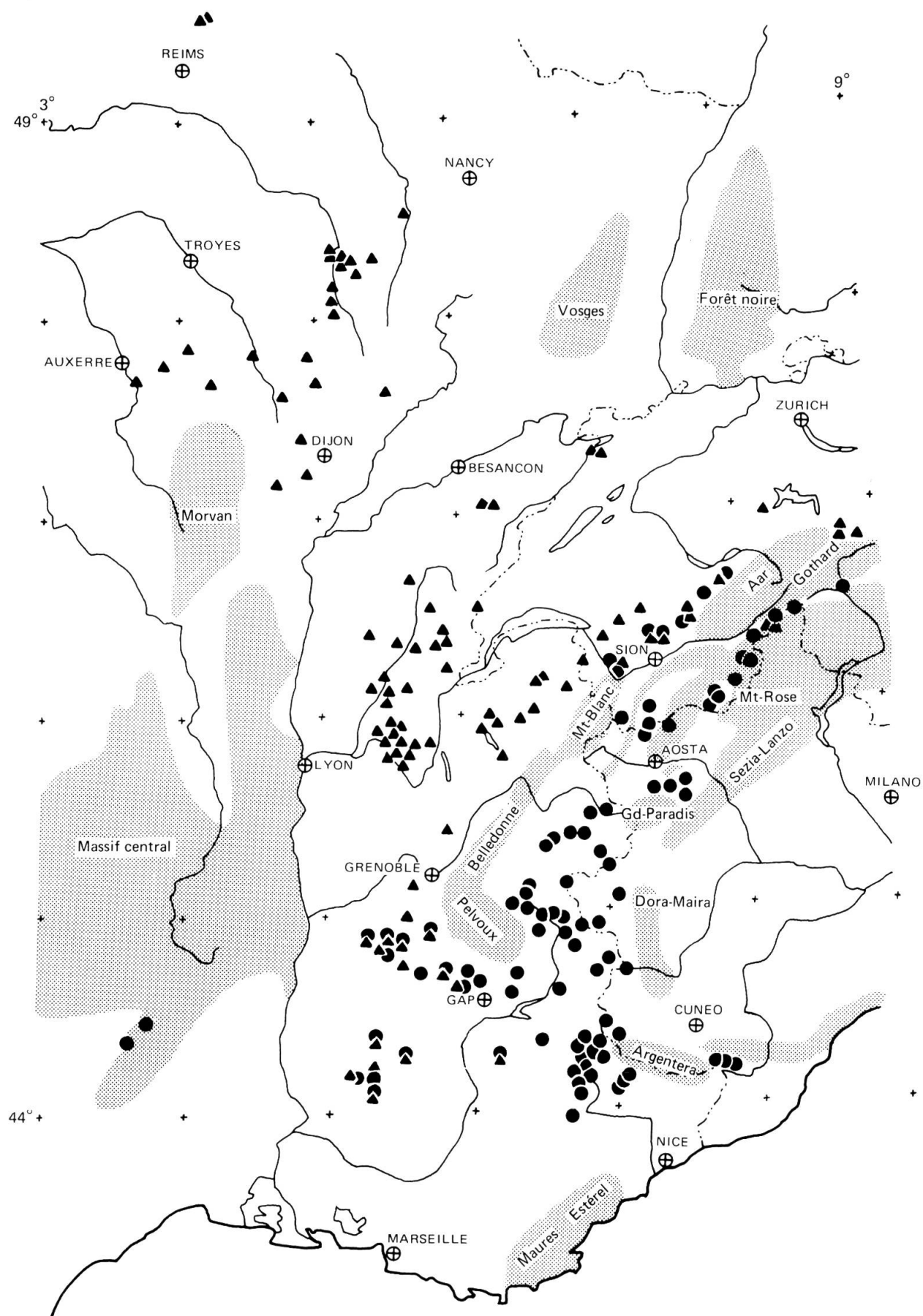
Diversification écologique: "lames" altitudinales

L'altitude joue un grand rôle dans la diversification écologique des secteurs géographiques décrits ci-dessus. Sur le terrain, on peut relever une série de niveaux altitudinaux, plus ou moins en contact les uns avec les autres suivant les régions et les conditions locales. Arbitrairement, nous avons distingué pour notre modèle une série de "lames" situées à 100, 250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500 et 3000 mètres (fig. 6).

"Lames" altitudinales isolées dans un compartiment géographique

Les compartiments géographiques du nord et du sud-est des Alpes comprennent toutes les "lames" altitudinales (fig. 6). On peut constater que ces diverses couches sont en contact plus ou

Fig. 4. — Carte de distribution des subsp. *glareosa* (▲) et *prostrata* (●), des Alpes occidentales à la Bourgogne. Les populations introgressives entre les deux sous-espèces sont indiquées par la superposition des deux sigles respectifs. Les plus importants massifs cristallins (évités par les deux sous-espèces) sont indiqués en pointillés.



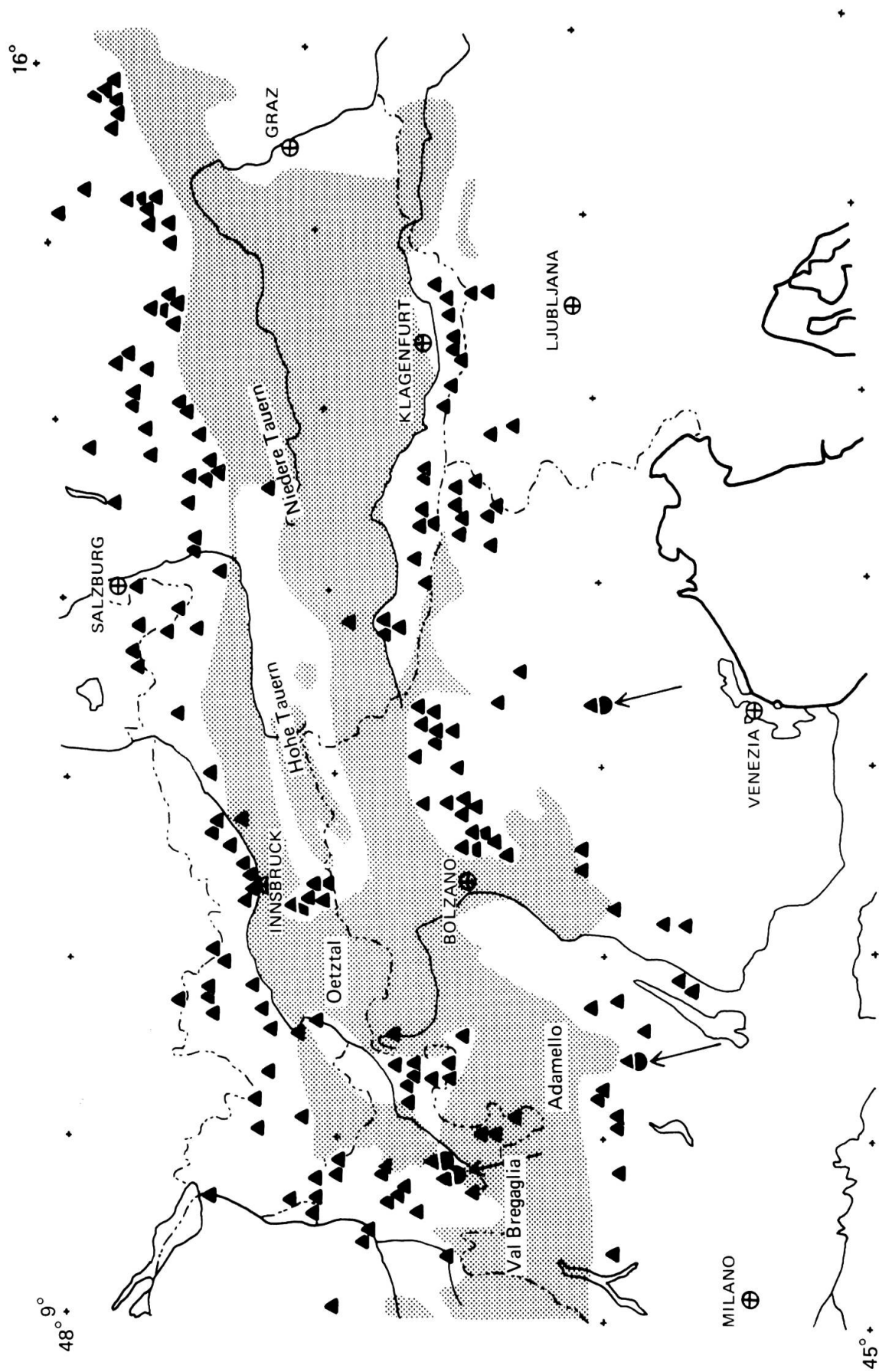


Fig. 5. — Carte de distribution des subsp. *glareosa* (▲) et *prostrata* (●) dans les Alpes orientales. Quatre populations introgressives entre les deux sous-espèces sont indiquées par des flèches. Les plus importants massifs cristallins sont indiqués en pointillés.

moins continu les unes avec les autres: l'isolement de niveaux écologiques particuliers est difficile (transects des fig. 7 & 8). Le subsp. *glareosa* est répandu uniformément aux différentes altitudes dans ces secteurs géographiques d'aspects écologiques multiples.

Dans le compartiment géographique sédimentaire interne des Alpes occidentales, les "lames" inférieures sont inexistantes, ce qui permet un isolement des niveaux écologiques situés au-dessus de 1500 mètres (transect de la fig. 9). L'aire de distribution du subsp. *prostrata* coïncide avec ce secteur éco-géographique.

De même, dans les compartiments des Abruzzes et des chaînes dinariques, les "lames" altitudinales comprises entre 1000 et 2000 mètres sont isolées par la situation climatique et géographique (transect de la fig. 10). L'aire de distribution du subsp. *marginata* correspond à ces deux secteurs éco-géographiques comparables.

Morphologie et compartiments éco-géographiques

Les trois sous-espèces liées aux éboulis montrent des traits morphologiques (tableau 1) adaptés aux conditions particulières des compartiments ci-dessus définis.

L'étude de l'influence du climat alpin sur la morphologie des végétaux a débuté avec les travaux de BONNIER (1894). Il a notamment montré que les plantes de haute montagne ont généralement un port ramassé, des organes souterrains développés, une pilosité de la tige et des feuilles plus importante, des feuilles petites et épaisses, une cuticule épaisse, des fleurs moins nombreuses mais plus grandes. LANDOLT (1967) a effectué une étude statistique comparant une série de vicariants altitudinaux dans les Alpes; nous avons retenu ses résultats concernant la taille et la forme des feuilles, ainsi que la pilosité, tous caractères fondamentaux pour notre étude. Les feuilles des plantes d'altitude sont plus petites et d'un rapport longueur/largeur plus faible; LANDOLT (1967) ne montre en revanche pas une plus forte pilosité pour les plantes des étages supérieurs.

Taille et forme de la feuille

Nous constatons la présence de feuilles petites et d'un rapport longueur/largeur faible chez les subsp. *prostrata* et *marginata*, répartis dans les compartiments éco-géographiques de haute altitude. En revanche, les feuilles sont plus longues et étroites chez le subsp. *glareosa*, qui prospère dans des compartiments où les "lames" de basse altitude (plus xérophiles) sont très développées et l'isolement des "lames" supérieures impossible.

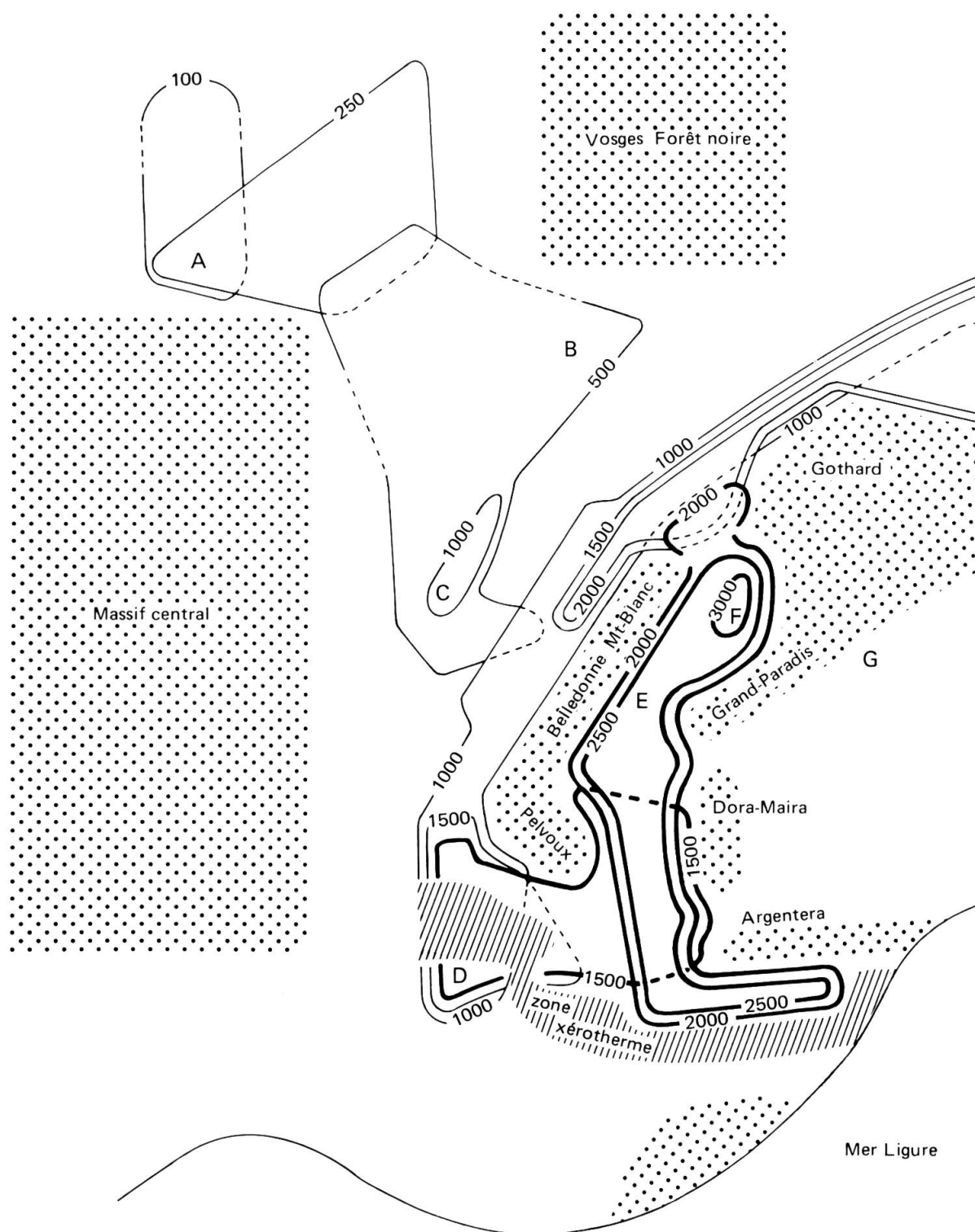
Pilosité

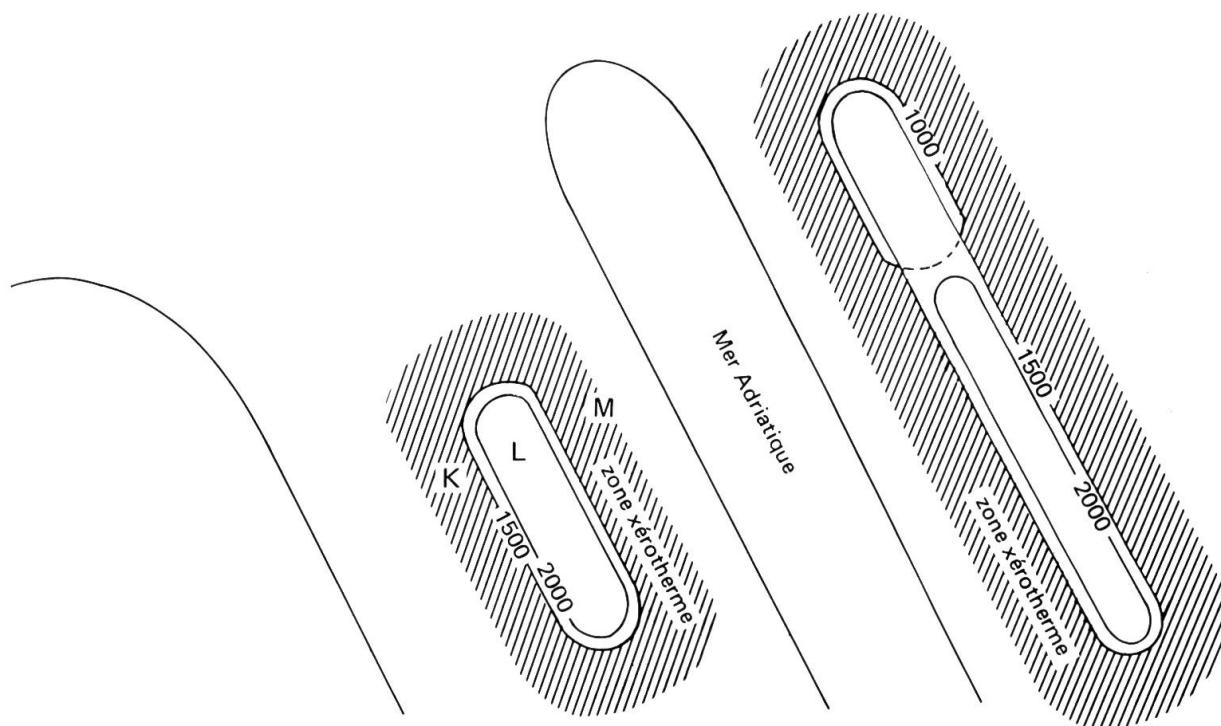
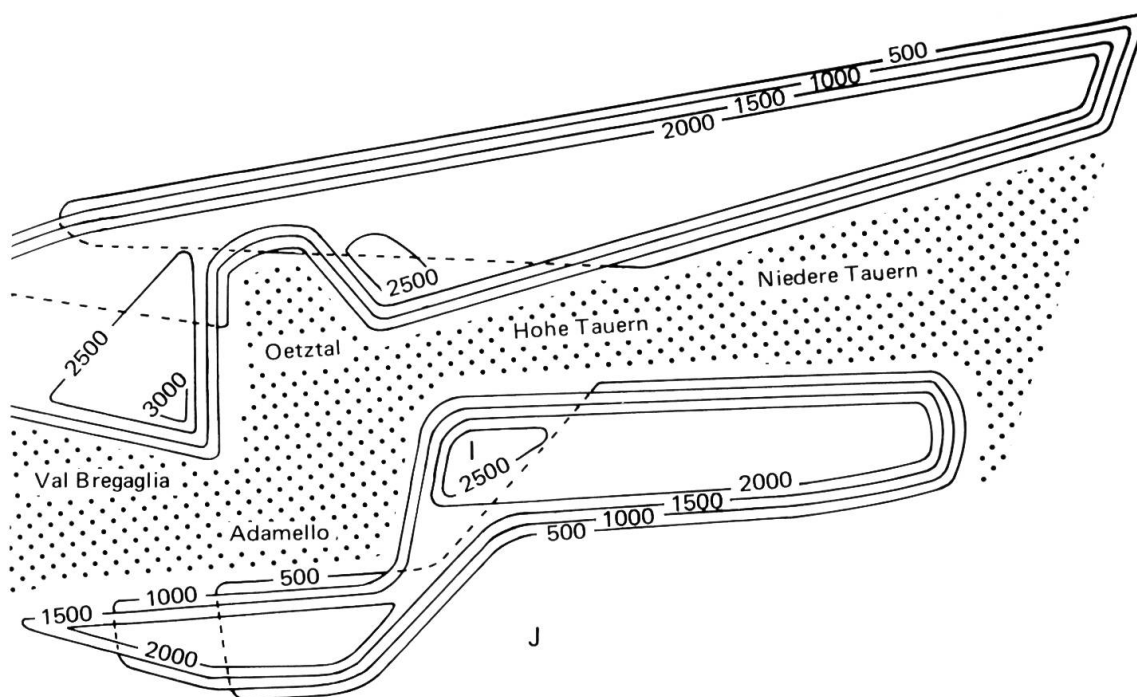
Seul le subsp. *prostrata* est poilu, ce qui représente à notre avis une adaptation marquée à son compartiment exclusivement haut-alpin, contrairement au subsp. *glareosa*. Le subsp. *marginata* est glabre, mais ses feuilles sont très épaisses (subcrassulescentes) et recouvertes d'une forte cuticule, adaptation au climat de hautes montagnes situées en Méditerranée.

Interprétation évolutive

Nous avons regroupé les populations en races géographiques qui se dégagent du nuage des formes locales et de la grande variabilité écotypique de l'espèce. En ce qui concerne les trois sous-espèces adaptées aux éboulis, nous avons montré que leurs aires de distribution correspondent très précisément à des compartiments éco-géographiques du domaine étudié. Il s'agit maintenant d'expliquer cette situation du point de vue évolutif.

Fig. 6. — Schéma de la compartimentation géographique du domaine étudié. Les plus importants massifs cristallins sont symbolisés en pointillés, les zones xérophiles sont hachurées. Les subsp. *glareosa*, *prostrata* et *marginata* occupent en revanche des secteurs régionaux plus mésophiles et caractérisés par un substrat de roches carbonatées. Dans chacun de ces compartiments, les "lames" altitudinales occupées sont indiquées à la manière des courbes de niveaux. Pour les subsp. *glareosa* et *marginata*, le trait est fin, tandis qu'il est épais pour le subsp. *prostrata*, qui occupe les "lames" élevées de la zone interne des Alpes occidentales. Les lettres de A à M correspondent aux transects des figures 7 à 10.





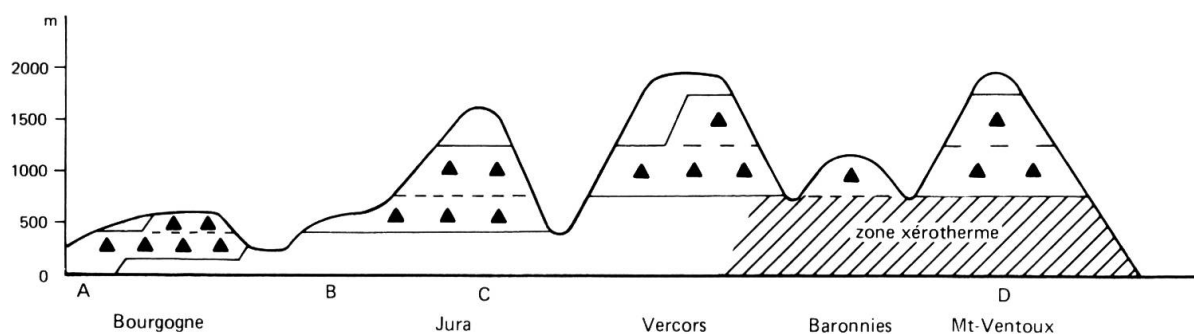


Fig. 7. — Transect A-B-C-D (fig. 6). Les “lames” de basse altitude sont en contact avec les “lames” plus élevées et le subsp. *glareosa* (▲) est uniformément répandu. Du sud du Vercors au Mont-Ventoux, les éboulis des niveaux inférieurs sont aujourd’hui trop xérothermes pour accueillir le subsp. *glareosa* (zone hachurée).

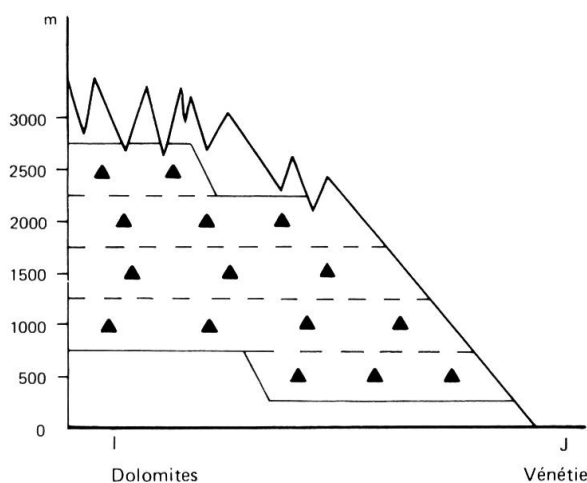


Fig. 8. — Transect I-J (fig. 6). Série de “lames” en contact et uniformément occupées par le subsp. *glareosa* (▲).

L’origine des populations adaptées aux éboulis

Le *Silene vulgaris* subsp. *vulgaris* est un hémicryptophyte, de comportement plutôt rudéral. Nous avons récemment caractérisé sa stratégie évolutive comme “peu spécialisée”, ce qui permet “une diversification rapide en de multiples races géographiques et formes biologiques” (AESCHIMANN, 1983c). Les subsp. *glareosa*, *prostrata* et *marginata*, géophytes adaptés à la croissance dans les éboulis mobiles, en sont à notre avis dérivés (AESCHIMANN, 1984b: 149).

L’origine de ces trois sous-espèces spécialisées est-elle récente? Ou, en d’autres termes, ont-elles évolué dans leurs compartiments respectifs durant l’époque Holocène?

Nous pensons au contraire que la différenciation des populations adaptées aux éboulis est plus ancienne. En effet, nous avons montré que certaines portions des aires de distribution étudiées sont des témoins rélictuels de secteurs refuges durant les époques glaciaires. D’autre part, les introgressions au niveau régional entre les subsp. *glareosa* et *prostrata* ne s’expliquent que grâce à une remise en contact des deux sous-espèces par un phénomène géologique majeur, tel que les glaciations (voir également plus bas et fig. 11).

Durant le Tertiaire, le climat de l’Europe s’est lentement mais régulièrement dégradé: entre l’Eocène et la fin du Pliocène, les températures annuelles moyennes ont baissé de 10°C environ (SCHWARZBACH, 1974). Au Messinien, l’assèchement de la Méditerranée (BOCQUET & al., 1978) a eu des répercussions sur le climat des zones limitrophes, momentanément plus sec. D’autre part, on considère aujourd’hui que c’est durant le Pliocène que l’orogénèse alpine a atteint son paroxysme et que les Alpes sont devenues de hautes montagnes, telles que nous les connaissons maintenant (Trümpy, communication personnelle). Au Pliocène, la végétation européenne subtro-

pical du Tertiaire s'était déjà considérablement appauvrie (HANTKE, 1978: 140), pour faire place à des associations végétales de caractère plus tempéré. Les formations ouvertes, y compris les éboulis, sont devenues de plus en plus abondantes, surtout dans les secteurs montagneux, eux-mêmes en pleine expansion. Le Quaternaire a débuté par un refroidissement beaucoup plus marqué mais cyclique du climat, conduisant aux premières vagues glaciaires (HANTKE, 1978: 25). Cette nouvelle et plus brusque dégradation du climat a favorisé l'extension des éboulis, souvent situés à proximité des lisières forestières.

Il faut faire remonter à la fin du Pliocène et au tout début du Quaternaire la différenciation progressive de populations adaptées aux éboulis, à partir de plantes comparables en tous points à l'actuel subsp. *vulgaris*, lié aux zones de combat de la forêt.

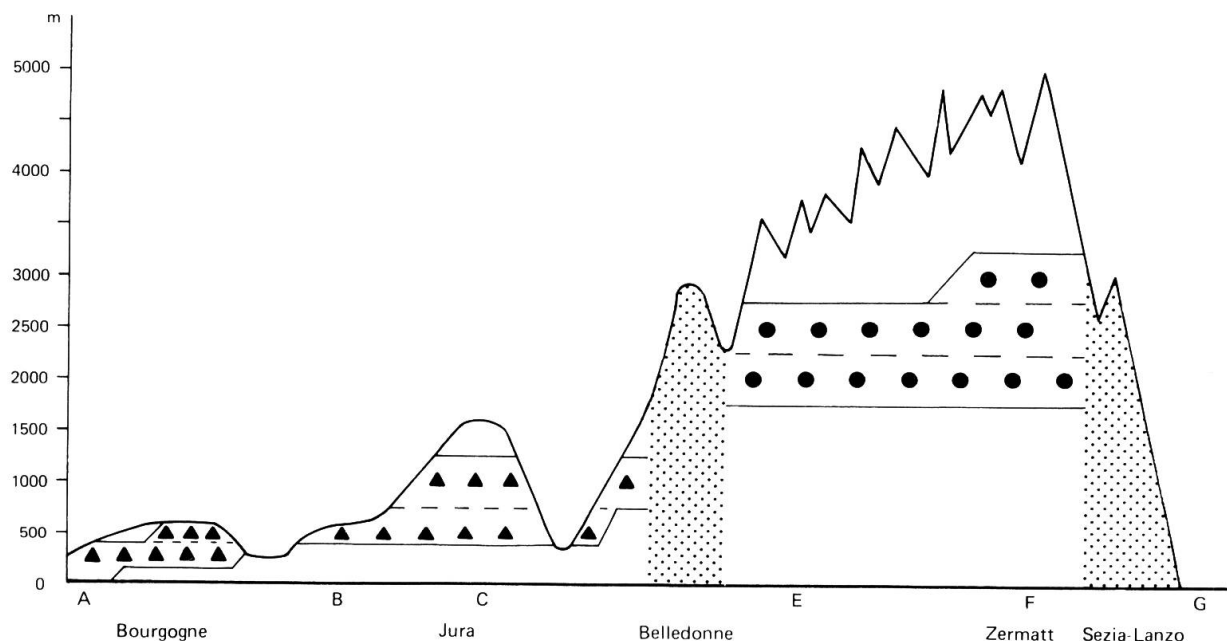


Fig. 9. — Transect A-B-C-E-F-G (fig. 6). Les "lames" de haute altitude de la zone sédimentaire interne des Alpes occidentales sont isolées des "lames" plus basses des Préalpes, du Jura et de la Bourgogne par la barrière cristalline Pelvoux — Belledonne — Mont-Blanc. Subsp. *glareaosa*: ▲; subsp. *prostrata*: ●

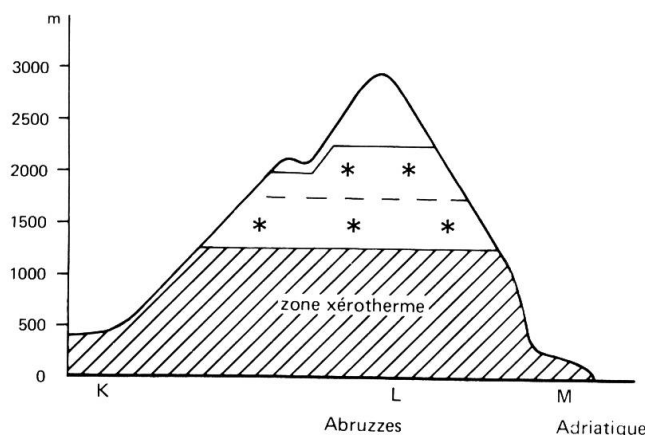


Fig. 10. — Transect K-L-M (fig. 6). Le subsp. *marginata* (*) est répandu au niveau des "lames" de haute altitude des Abruzzes, qui sont totalement isolées par les étages inférieurs, aujourd'hui trop xérothermes (zone hachurée). La situation est identique dans les chaînes dinariques.

Monotopisme ou polytopisme ?

Selon CAIN (1944), l'origine d'un taxon est dite "polytopique" si les différentes populations qui le constituent ont évolué indépendamment les unes des autres, dans divers secteurs de l'aire de distribution du syngaméon parental. D'autre part, toujours selon cet auteur: "Similar environmental conditions may result in the selection of similar biotypes from the parental syngameon". "Certain biotypes of this species are more suited for alpine conditions of life, and on two or more peaks of the system there develop identical alpine ecotypes of the subalpine syngameon".

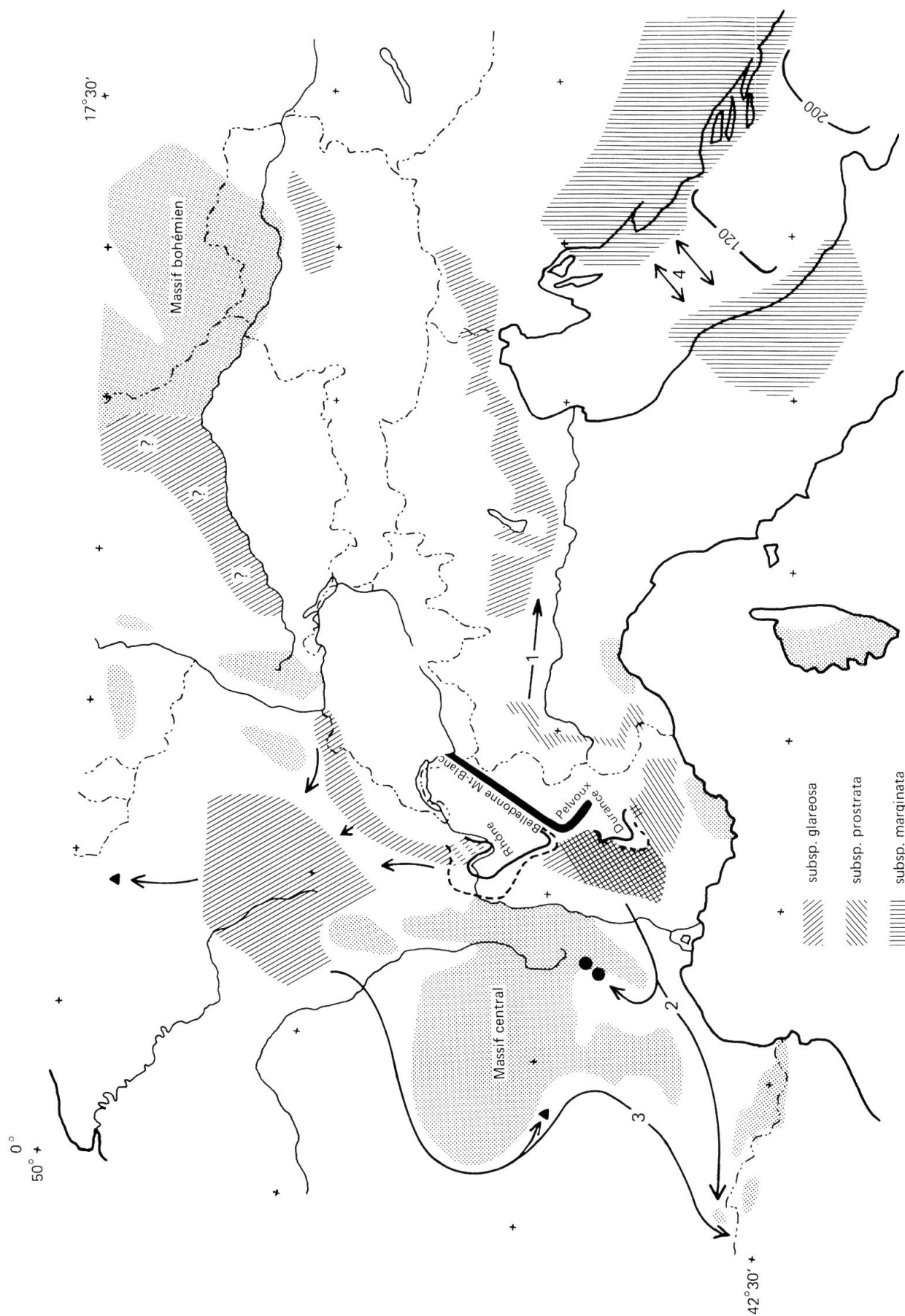
BRIQUET (1906) avait déjà discuté de l'origine polytopique d'un taxon, comme une éventualité pour expliquer certaines aires de distribution morcelées. DU RIETZ (1940) admet également cette possibilité. Il en va de même pour TURILL (1939), qui souligne toutefois que les chances d'une évolution parallèle ne sont élevées que si le nombre des caractères en question est restreint; seules des variétés ou des sous-espèces pourraient avoir une origine polytopique. C'est également l'avis de CAIN (1944: 290). Pour DAVIS & HEYWOOD (1973: 448), il est parfaitement établi qu'une origine polytopique de certains taxons de rang inférieur (souvent de caractère écotypique) est possible: "Dwarf mountain forms appear to have frequently arisen from more widespread lowland populations". Dans le cas du *Silene vulgaris*, MARSDEN-JONES & TURILL (1957: 365) admettent la possibilité d'une origine indépendante de populations phénotypiquement semblables, celles qui composent le subsp. *glareosa* par exemple.

En fait, nous pensons que l'origine monotopique d'un taxon au sens le plus strict du terme est rare, puisqu'elle suppose à la limite l'évolution à partir d'un seul individu. Or c'est au niveau d'une ou plusieurs populations qu'il faut le plus souvent concevoir la possibilité d'une évolution. AESCHIMANN (1983c) et JEANMONOD (1984) ont relevé que le flux de gènes entre les populations et à l'intérieur de celles-ci est généralement faible: deux populations distantes de quelques centaines de mètres seulement peuvent être déjà pratiquement isolées l'une de l'autre du point de vue génétique. On voit que la limite à tracer au concept d'origine polytopique d'un taxon est particulièrement floue, puisqu'il peut être difficile de discerner si une aire de distribution est effectivement morcelée ou non.

L'aire du subsp. *glareosa* dans les Alpes et le Jura est plus ou moins morcelée. De manière polytopique, dans des conditions écologiques comparables, des individus semblables se sont différenciés à partir des populations locales du syngaméon parental: le subsp. *vulgaris*. Selon l'altitude de l'éboulis, la taille des plantes et la forme des feuilles notamment peuvent varier. On constate régionalement l'établissement de clines altitudinaux, où les différentes "lames" restent en contact génétique partiel les unes avec les autres (fig. 7 & 8). Cette situation est comparable à celle décrite par BRADSHAW (1962: 12, a): un écocline continu. Il est possible d'admettre qu'une spéciation clinale soit ici amorcée: nous sommes dans le cas plus général de la spéciation parapatrique. Une ou plusieurs discontinuités de l'environnement pourraient permettre d'accélérer le processus en rompant le cline altitudinal.

Les populations qui occupaient à l'origine les aires de distribution des subsp. *prostrata* et *marginata* se sont également différenciées du subsp. *vulgaris* de façon polytopique et comparable au subsp. *glareosa*. Ces populations occupent aujourd'hui les "lames" altitudinales supérieures (fig. 6). Le transect de la figure 9 montre un écocline discontinu (BRADSHAW, 1962: 12, b & c); celui de la figure 10 ne montre plus que la zone supérieure totalement isolée. La spéciation clinale est ici plus avancée: certaines discontinuités environnementales (massifs cristallins, zones xérothermes) ont rompu le cline et isolé génétiquement certaines "lames" altitudinales, ce qui "permet une adaptation locale de plus en plus marquée et une coadaptation interne" (JEANMONOD, 1984).

Fig. 11. — Les aires de distribution des subsp. *glareosa*, *prostrata* et *marginata* durant les phases d'extension maximale des glaciers. Les plus importants secteurs refuges sont hachurés, tandis que les grands massifs cristallins extra-alpins sont pointillés (les trois sous-espèces d'éboulis ne s'y sont pas réfugiées). Dans les Alpes occidentales, une importante barrière fixe: le système cristallin Pelvoux — Belledonne — Mont-Blanc empêche un retrait du subsp. *prostrata* vers le Jura, occupé par le subsp. *glareosa*. D'autre part, deux barrières fluctuantes: le glacier du Rhône et dans une moindre mesure celui de la Durance réduisent aussi les contacts entre les subsp. *glareosa* et *prostrata* (zone à hachures entrecroisées). Les moraines frontales de ces deux glaciers sont indiquées par un trait continu pour le Würm, interrompu pour le Riss. En ce qui concerne les voies migratoires 1, 2, 3 & 4, voir les explications du texte. ▲ et ●: respectivement localités témoins isolées des subsp. *glareosa* et *prostrata*. La côte de la Mer Adriatique est indiquée en tenant successivement compte d'un abaissement de 120, puis de 200 mètres du niveau marin par rapport à l'actuel (voir le texte).



L'influence des glaciations

Nous considérons donc l'origine des populations adaptées aux éboulis comme polytopique, tout en désirant nuancer notre analyse. En effet, certains contacts génétiques de proche en proche entre diverses populations ne sont pas à exclure entièrement, surtout durant les époques où les éboulis étaient plus abondants et répandus de manière plus continue qu'aujourd'hui. D'autre part, d'importants brassages raciaux ont eu lieu au cours des nombreuses phases glaciaires qui se sont succédées depuis 2.5 millions d'années (HANTKE, 1978: 25), garantissant périodiquement une recombinaison et une coordination des pools génétiques. Des migrations de populations permettent également l'explication de certaines particularités du modèle de distribution actuel.

Il est probable que les "lames" altitudinales correspondant aux subsp. *prostrata* et *marginata* se soient déjà isolées peu avant les glaciations ou durant les premières phases interglaciaires.

En ce qui concerne l'extension des glaciers au Quaternaire, ainsi que le niveau marin, le climat et la végétation à la même époque, nous avons collationné les renseignements qui nous étaient nécessaires dans les ouvrages suivants: BRIQUET (1906), HANTKE (1978-1983), KLEBELSBERG (1949), MESSERLI (1967), PENCK & BRÜCKNER (1909), SCHWARZBACH (1974) et WOLDSTEDT (1954-1965). Ces documents nous ont notamment été utiles lors de l'élaboration de la figure 11.

Les secteurs refuges du subsp. glareosa

Une grande partie de l'aire de distribution actuelle du subsp. *glareosa* dans les Alpes a été anéantie durant les glaciations du Riss et du Würm. Nous ne possédons pas de documents suffisamment précis permettant d'attester la possibilité d'une survie du subsp. *glareosa* dans les éboulis de certains massifs refuges, voire quelques "nunataks", situés à l'intérieur de la calotte glaciaire alpine.

En revanche, la frange nord-ouest du Jura a fonctionné comme secteur refuge. Selon la carte très précise de HANTKE (1978) pour la région, les éboulis actuels de la Côte à l'Aigle et du Pâturage du Droit (Clos du Doubs) n'ont jamais été atteints par les glaces. Nous ne connaissons malheureusement aucune autre localité relique dans cette région, ainsi que pour la vallée du Dessoubre: les associations forestières ont presque entièrement colonisé les éboulis. Durant le Riss, le glacier du Rhône s'est étendu jusque dans la haute vallée de la Loue, où les localités actuelles (AESCHIMANN, 1983b) ont été recouvertes, à l'exception peut-être de celle de Haute-pierre-le-Châtelet. Les vallées voisines ont dû offrir de nombreux refuges, aujourd'hui envahis par la forêt. Une grande partie du Jura méridional a également été recouverte pendant le Riss, toutefois, le Bugey est resté libre de glace durant la dernière phase glaciaire, c'est à dire depuis plus de 100.000 ans. Il est frappant de constater que c'est précisément dans cette région que le subsp. *glareosa* est aujourd'hui le plus abondant pour le Jura.

Selon la carte de la végétation de l'Europe durant le Würm, établie par Büdel (*in* SCHWARZBACH, 1974: 228 et WOLDSTEDT, 1954: 320), la plaine de la Saône et la Bourgogne étaient des zones ouvertes, avec une végétation du type toundra, riche en pierriers et divers éboulis. Durant les phases d'extension maximale des glaciers, une migration du subsp. *glareosa* vers la Bourgogne a été possible. Les plantes ont trouvé dans cet important secteur refuge (fig. 11) de nombreux éboulis, dont il ne reste aujourd'hui, après recolonisation par la forêt, que de maigres reliques. Des migrations plus lointaines dans le quart nord-est de la France sont attestées par la présence rélictuelle du subsp. *glareosa* dans la vallée de l'Aisne, près de Reims.

Pour les Alpes orientales, toute la frange sud a fonctionné comme un important secteur refuge. Ici, de nombreux massifs montagneux ont été épargnés, dans les Alpes bergamasques, vénitiennes et juliennes tout particulièrement. D'importantes langues glaciaires débouchaient dans la plaine du Pô, surtout au sud des lacs d'Iseo et de Garde. Les moraines frontales étaient très développées et reconstituaient des conditions d'éboulis, certainement colonisables.

Sur le versant nord, l'avance des glaciers au delà de l'ourlet des Préalpes a été beaucoup plus marquée. Seul l'extrême nord-est, avec les régions du Hochschwab, de la Raxalpe et du Schneeberg ont fonctionné comme secteur refuge de taille respectable (fig. 11), offrant de multiples éboulis calcaires.

Il serait enfin plausible d'envisager une migration du subsp. *glareosa* au travers de la plaine du Danube vers le Jura souabe, sur le modèle Jura — Saône — Bourgogne présenté ci-dessus; les

populations rélictuelles permettant de l'attester nous sont toutefois inconnues. On rencontre en revanche en Haute-Franconie, dans la région de Nuremberg, sur des terrains riches en métaux lourds, des populations ressemblant au subsp. *glareosa*, de même que plus au nord en Allemagne et en Pologne, dans des conditions similaires. Des études sont en cours à ce sujet.

Les secteurs refuges du subsp. prostrata

Le plus vaste secteur refuge du subsp. *prostrata* a sans doute été constitué par les actuelles Alpes de Haute-Provence et une partie des Alpes maritimes (fig. 11).

Sur la frange italienne des Alpes occidentales, où dominent les roches cristallines, les secteurs refuges ont été au contraire plus restreints. Ils ont toutefois existé, comme le montre la présence actuelle du subsp. *prostrata* sur ce versant des Alpes. Au sud, la région calcaire de la Punta Marguareis et du Pizzo d'Ormea, toujours occupée par le subsp. *prostrata*, a été en grande partie épargnée par les glaces. Plus au nord, certains massifs calcaires en amont de Cuneo ont également pu fonctionner comme petits refuges. D'autre part, les moraines du Piémont étaient colonisables. Nous mentionnerons surtout celles du glacier de la Doire Ripaire, vers Rivoli, et le gigantesque système frontal de la Doire Baltée, en aval d'Ivrea.

La mise en contact des subsp. glareosa et prostrata durant les phases d'extension maximale des glaciers

Pour les Alpes occidentales, nous avons volontairement omis de parler jusqu'ici du grand secteur refuge comprenant le Vercors, le Dévoluy, les Baronnies et le Mont-Ventoux. En effet, si ces massifs ont permis la survie du subsp. *glareosa*, faisant partie intégrante de son compartiment éco-géographique, le subsp. *prostrata* s'y est aussi répandu, durant les principales époques glaciaires (fig. 11). Les populations actuelles de ce secteur sont en effet introgressives entre les deux sous-espèces. Une analyse séparée était nécessaire.

Lors des phases d'avancement des glaciers, le subsp. *prostrata* s'est retiré vers le sud, longeant la barrière cristalline constituée par l'axe Pelvoux — Belledonne — Mont-Blanc, sans pouvoir la franchir. Compte tenu de la dégradation du climat, le subsp. *glareosa* n'a pas étendu son aire de distribution en direction des zones d'altitude des Alpes de Haute-Provence et des Alpes maritimes, sauf peut-être dans le très proche massif des Monges (à l'est de Sisteron), où les populations montrent encore de légères traces d'introgression. Au contraire, le subsp. *prostrata* s'est répandu massivement dans les régions situées sur la rive droite de la Durance, domaine du subsp. *glareosa*, surtout durant les périodes où le front du glacier ne se situait qu'environ à la hauteur de la retenue de Serre-Ponçon. Les éboulis y étaient très répandus et les "lames" altitudinales momentanément favorables au subsp. *prostrata*, compte tenu de l'abaissement d'environ 1200 m du niveau des neiges éternelles (MESSERLI, 1967). De multiples croisements ont eu lieu entre les deux sous-espèces, dont on trouve les traces dans les populations introgressives actuelles de ces Préalpes méridionales, au sud d'une ligne Valence — La Mure.

Le subsp. *prostrata* ne semble pas avoir atteint le nord du Vercors, comme le prouvent notamment les plantes des éboulis de Saint-Nizier. Plus au nord, le glacier du Rhône aurait empêché d'éventuels contacts avec le subsp. *glareosa* jurassien. Au cours du retrait post-würmien, les éboulis des altitudes inférieures ont été colonisés par la forêt ou sont devenus trop xérophiles, comme dans les Baronnies, ce qui permet à nouveau la rupture entre les deux compartiments éco-géographiques (fig. 6). Seules quelques populations peuvent se maintenir aujourd'hui en altitude, aux Monges, au Mont-Ventoux, dans le Dévoluy et sur le versant sud du Vercors. A propos des Baronnies, les populations rencontrées notamment à Tarendol et au Col de Perty (voir les *specimina selecta*) montrent un mélange des caractères des subsp. *glareosa* et *prostrata*, mais souvent aussi la taille et les grandes feuilles du subsp. *vulgaris*, de même que son écologie rudérale. Elles sont à interpréter comme des dépôts, des reliques de l'époque Postglaciaire, quand la forêt a reconquis le terrain: le subsp. *vulgaris*, lié aux lisières est entré en contact et s'est mêlé avec des populations d'éboulis aujourd'hui disparues, évidemment intermédiaires entre les subsp. *glareosa* et *prostrata*. On peut aujourd'hui attester de leur présence passée, "en filigrane", en observant les populations du subsp. *vulgaris* régional.

Les subsp. *glareosa* et *prostrata* ont également été mis en contact dans les Alpes orientales. Nous discuterons tout d'abord du compartiment méridional.

Un certain nombre de populations introgressives s'observent entre les deux sous-espèces dans les Alpes bergamasques et, dans une moindre mesure, sur la frange des Alpes vénitiennes. Il faut noter que durant les grandes époques glaciaires, les moraines frontales des Doires Ripaire et Baltée, mentionnées ci-dessus comme faisant partie d'un secteur refuge du subsp. *prostrata*, n'étaient distantes que d'une centaine de kilomètres des premiers refuges bergamasques du subsp. *glareosa*. Une migration du subsp. *prostrata* a eu lieu (fig. 11, voie 1), de proche en proche, le long des moraines frontales des lacs Majeur et de Côme, ou dans la vallée du Pô, alors occupée par de nombreuses plages graveleuses et une végétation assez ouverte, semi-arborée (Büdel, *in* WOLDSTEDT, 1954). Nous avons mentionné plus haut l'existence d'un charriage des graines par les cours d'eau et l'établissement de populations sur des graviers en aval. Un tel charriage par le Pô et ses affluents peut aussi expliquer la migration du subsp. *prostrata*. Avec le retrait des glaciers, toute migration a été stoppée. Les populations introgressives existent toujours et sont des témoins de ces anciens contacts; celles du Passo di Croce Dominii sont les plus caractéristiques à notre connaissance.

En ce qui concerne le compartiment septentrional, on observe des populations introgressives dans les Grisons, la Suisse centrale et le Valais. Nous considérons cette situation comme témoin de phases postglaciaires de recolonisation des Alpes centrales. Durant ces époques, les éboulis étaient d'une part très fréquents et constituaient des systèmes presque continus dans les vallées; le climat traversait d'autre part une phase xéothermique, offrant ainsi de bonnes possibilités de migrations par les col alpins (BRIQUET, 1906). Ces conditions ont permis au subsp. *prostrata* un certain "débordement" hors des limites de son compartiment éco-géographique, vers le nord-est, se mêlant alors au subsp. *glareosa*.

Le cas des Pyrénées

Dans les Hautes-Pyrénées, nous avons mis en évidence des populations apparentées au subsp. *prostrata*, mais dont les individus montrent souvent certains caractères du subsp. *glareosa* (AES-CHIMANN, 1984c); les plantes du Mont-Lozère sont également dans ce cas. Il existe d'autre part des populations parfaitement caractéristiques du subsp. *glareosa*, comme dans le cirque de Gavarnie. On retrouve le subsp. *glareosa* tout à fait pur dans le Lot, aux alentours de Rocamadour (AES-CHIMANN, 1983b).

Il est possible d'envisager certaines migrations des subsp. *glareosa* et *prostrata* des Alpes vers les Pyrénées. En effet, une végétation très ouverte, avec de fréquentes zones graveleuses et d'éboulis était établie sur les voies migratoires possibles durant les grandes phases glaciaires (fig. 11, voies 2 et 3).

La voie 2 permet la migration de populations provenant du domaine introgressif des Préalpes méridionales le long de la frange calcaire des Cévennes, puis le couloir de l'Aude jusqu'au flanc calcaire septentrional des Pyrénées. Elles se sont au passage répandues dans les Causses et les gorges du Tarn, aux éboulis trop xériques aujourd'hui pour en conserver des reliques. Des témoins à avoir survécu sont les populations du Mont-Lozère, sur terrains riches en métaux lourds. On observe aussi dans les Causses des individus du subsp. *vulgaris* aux feuilles relativement petites et larges, poilues, témoins introgressifs de ce passage (*specimina selecta*: *Aeschimann 4624*).

La voie 3 permet la migration des populations provenant du domaine bourguignon du subsp. *glareosa* le long de la frange calcaire du Massif central, jusqu'à la vallée de la Garonne et aux Pyrénées. Les populations des environs de Rocamadour sont les témoins de ce passage.

Cette interprétation a l'avantage d'expliquer la présence du subsp. *glareosa* à l'état pur à Rocamadour et non au Mont-Lozère, réciproquement l'absence de toute "trace" du subsp. *prostrata* dans le Périgord. D'autre part, en admettant diverses vagues migratoires à différentes époques, la configuration particulière des populations dans les Pyrénées (voir ci-dessus) est rendue très compréhensible. Il ne serait en revanche pas raisonnable d'exclure toute différenciation "*in situ*" de populations adaptées aux éboulis, puisque nous avons admis la possibilité de leur origine polytopique. Toutefois, nous pensons que la présence des deux sous-espèces dans les Pyrénées, dans des localités très proches et sans compartimentation du domaine, ne peut s'expliquer que par certaines migrations en provenance du "creuset" alpin, vaste et bien compartimenté.

L'aire de distribution glaciaire du subsp. marginata

Les surfaces envahies par les glaciers dans les Abruzzes et les chaînes dinariques sont restées très limitées, comparativement aux Alpes (MESSERLI, 1967); ne nécessitant pas une migration

du subsp. *marginata* vers des secteurs refuges. Toutefois, le climat des piémonts était plus méso-ophile qu'aujourd'hui, offrant au subsp. *marginata* des possibilités de colonisation des éboulis dans les étages inférieurs. D'autre part, notamment selon MESSERLI (1967) et Büdel (*in* WOLDS-TEDT, 1954), le niveau de la mer durant le Würm s'est abaissé d'environ 120 mètres, dégageant le fond de l'Adriatique jusqu'à une ligne Pescara — Sibenik (fig. 11). Selon Blanc (*in* WOLDS-TEDT, 1958), le niveau marin se serait même abaissé de 200 mètres durant la "régression romaine" (pendant la glaciation de Mindel), asséchant l'Adriatique jusqu'au large de la péninsule du Gargano. D'après Büdel, les plaines ainsi mises à jour entre l'Italie et la Yougoslavie hébergeaient une forêt claire de pin et de bouleau.

L'aire de distribution du subsp. *marginata* durant les principales glaciations fut donc certainement beaucoup plus vaste et continue que l'aire morcelée et rélictuelle d'aujourd'hui. Les localités du subsp. *marginata* les plus basses que nous connaissons actuellement se situent vers 1000 mètres d'altitude, dans le Velebit (massif du Vaganski). Durant les glaciations, compte tenu de l'abaissement de 1200 mètres du niveau des neiges éternelles (MESSERLI, 1967) pour la période du Würm, on peut parfaitement admettre la possibilité d'une croissance du subsp. *marginata* jusqu'au niveau des rives actuelles de l'Adriatique (fig. 11), et même dans les zones ouvertes des plaines asséchées mentionnées plus haut (contacts de la voie 4).

En fait, nous pensons que la différenciation de populations adaptées aux éboulis dans ce bassin de l'Adriatique est contemporaine des glaciations; les éboulis étaient alors fréquents, vastes et d'écologie favorable. Durant les phases interglaciaires et l'époque actuelle, les populations se sont retirées en altitude, éliminées des étages inférieurs, devenus trop xérothermes. Les "lames" d'altitude se sont isolées, ce qui a permis l'évolution vers une morphologie bien adaptée à un compartiment éco-géographique particulier: feuilles petites mais larges (altitude) et très épaisses (sécheresse).

L'influence humaine

Nous venons de montrer que l'influence des glaciations quaternaires a été considérable, détruisant certaines populations et en obligeant d'autres à se déplacer, parfois sur de grandes distances, ou à évoluer. Ces mouvements de flux et de reflux se sont produits à de nombreuses reprises, avec des intensités diverses suivant les régions et les époques, ce qui rend aujourd'hui les interprétations souvent difficiles. Avec le dernier reflux glaciaire, les races ont une nouvelle fois retrouvé leurs compartiments semi-isolés. La forêt, souvent devenue très dense (dès 8000 à 6000 B. P.), a d'autre part rompu beaucoup de contacts entre le subsp. *vulgaris* et les populations des éboulis.

Dans une dernière phase, l'Homme a bouleversé cette situation, relativement bien "décantée". Avec les grands défrichements et la construction des voies de communications, de nombreuses possibilités de contacts ont été créées entre le subsp. *vulgaris* et les sous-espèces des éboulis; les introgressions locales sont devenues fréquentes. On consultera ci-dessous la liste des *specimina selecta*. D'autre part, des migrations, parfois sur de longues distances, ont été favorisées.

De façon générale, l'influence humaine sur le *Silene vulgaris* s.l. se caractérise par l'exacerbation de l'instabilité génétique du groupe et un certain nivellement des races géographiques, souvent "rebrassées" localement.

Conclusion

Les données climatologiques, orogénétiques et glaciologiques concernant la fin du Tertiaire et le Quaternaire permettent de comprendre les profondes modifications subies à l'époque par la flore et la végétation d'Europe centrale. Dans le domaine étudié, la raciation aujourd'hui concrétisée par l'existence de plusieurs sous-espèces chez le *Silene vulgaris* s.l. a débuté avec la transformation de la forêt, évoluant vers un caractère plus tempéré, puis avec son recul marqué. Les surfaces ouvertes, en montagne souvent des éboulis, sont en effet devenues fréquentes, permettant la différenciation de populations bien adaptées à ces milieux, probablement dès la fin du Pliocène. Le *Silene vulgaris* s.l. est d'autre part plutôt calciphile, du moins dans les Alpes et chaînes voisines; la compartimentation géographique (en fonction de la teneur en carbonates du substrat) et altitudinale du domaine a favorisé une diversification parmi ces nouvelles populations des éboulis. Très

rapidement, les grandes périodes glaciaires, puis beaucoup plus récemment l'Homme, ont eu une influence considérable: il faut tenir compte de multiples remaniements, mouvements, mises en contact et mélanges de populations.

La nature même du *Silene vulgaris* s.l., mais aussi celle du domaine étudié, ainsi qu'un certain nombre de circonstances préhistoriques et historiques permettent d'expliquer le polymorphisme actuel du groupe. Il ne s'agissait pas uniquement d'expliquer, il fallait aussi proposer une solution taxonomique cohérente. Nous avons délibérément tenu à présenter une classification simple, c'est-à-dire utilisable dans les flores, mais qui conserve toutefois un caractère relativement naturel. Dans la recherche de ce compromis, la remarque de BRADSHAW (1962), mise plus haut en exergue, prend toute son importance; elle devrait à notre avis constituer la profession de foi de tout systématicien.

Le classement en quatre sous-espèces que nous proposons s'apparente dans une certaine mesure au traitement moderne de CHATER & WALTERS (1964); c'est son aspect pragmatique. Le découpage des sous-espèces est toutefois différent, à notre avis moins basé sur des convergences; les aires de distribution sont d'autre part délimitées avec précision.

D'un autre côté, nous avons cherché à présenter une série de groupements qui restent naturels. Il fallait alors éviter l'écueil d'une classification trop complexe, qui tenterait de prendre en ligne de compte l'ensemble de la variabilité adaptative. Une telle optique aurait conduit à un nouvel échec dans un groupe aussi polymorphe que le *Silene vulgaris* s.l., car les classements deviennent trop complexes pour être utilisables dans les flores et restent quoi qu'il en soit toujours incomplets (voir ASCHERSON & GRAEBNER, 1929, ou NEGODI, 1928-1929).

En ce qui concerne les groupements liés aux éboulis, nous pensons que les subsp. *prostrata* et *marginata*, tels que nous les avons délimités, sont très naturels. Ils sont en effet bien homogènes sur le plan morphologique et de faible amplitude écologique; leurs aires de distribution sont restreintes.

En revanche, le subsp. *glareosa* peut éventuellement prêter à discussion. Nous avons en effet préféré réunir en une seule sous-espèce des populations un peu plus diverses du point de vue morphologique et écologique, couvrant d'autre part une aire assez vaste et disjointe. Il fallait plutôt chercher les ressemblances qu'essayer de pulvériser ce groupement en de multiples variantes. Partiellement polytopique, le subsp. *glareosa* comprend des séries régionales de populations où l'on retrouve chaque fois des adaptations à des "lames" altitudinales et écologiques légèrement différentes. Aucun secteur ni "lame" n'a réussi à s'isoler suffisamment pour former un groupement suffisamment bien délimité. Nous pensons qu'un phénomène de ración est seulement amorcé, selon le modèle parapatrique de l'"effet mosaïque". Comme chez le *Silene nutans* L., il faut plutôt reconnaître des "tendances" que des limites strictes (JEANMONOD & BOCQUET, 1983). Ainsi, il existe par exemple une tendance "pigmentation anthocyannique du calice étroitement concentrée sur les veines" dans les Dolomites et régions voisines; citons d'autre part une tendance "feuille relativement large" mentionnée plus haut (morphologie). Si l'on considère le cas des subsp. *prostrata* et *marginata*, qui se sont eux isolés dans leurs compartiments éco-géographiques respectifs, il semble bien qu'une rupture de la "mosaïque" ou d'un cline par une barrière géographique soit ici nécessaire à l'aboutissement d'un phénomène de ración, voie vers la spéciation. En ce qui concerne le subsp. *vulgaris*, également assez variable, mais surtout très largement distribué en Eurasie, des remarques comparables pourraient être formulées.

Nous avons étudié les populations du domaine alpin pour proposer une classification simple et pratique, mais toutefois solidement éprouvée sur les plans morphologique, écologique, chorologique et historique. Dans une perspective semblable, des études dans les domaines atlantique et méditerranéen sont en cours.

Pars systematica

Clé dichotomique

1. Plante grande, (30-)50-100 cm; feuille 4-10 cm de long; 10-30 fleurs par inflorescence; graine tuberculée 1. subsp. **vulgaris**
- 1a. Plante petite, 10-30(-40) cm; feuille (0.5-)1-3 cm de long; 1-7 fleurs par inflorescence; graine lisse ("armadillo") 2

- 2. Feuille lancéolée, parfois elliptique à obovale, 3-7(-10) fois plus longue que large; 3-7 fleurs par inflorescence **2. subsp. *glareosa***
- 2a. Feuille obovale à suborbiculaire, 1.5-2 fois plus longue que large; 1-2(-3) fleurs par inflorescence **3**
- 3. Surface de la feuille densément hérissée de poils courts; tige souvent aussi hérissée de poils **3. subsp. *prostrata***
- 3a. Surface de la feuille parfaitement glabre; tige glabre **4. subsp. *marginata***

***Silene vulgaris* (Moench) Garcke**

Silene vulgaris (Moench) Garcke, Fl. Nord- Mittel- Deutschl. ed. 9: 64. 1869 = *Cucubalus behen* L., Spec. Pl. ed. 1: 414. 1753 = *Behen vulgaris* Moench, Meth.: 709. 1794 = *Silene cucubalus* Wibel, Prim. Fl. Werth.: 241. 1799 = *Silene inflata* Sm., Fl. Brit.: 467. 1800.
= *Silene wilddenowii* Sweet, Hort. Brit. ed. 2: 51. 1830.

1. *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *vulgaris*

Subspecies ramis annuis 30-100 cm longis; folia magna (4-10 cm longa × 2-4 cm lata), elliptica, glabra; inflorescentia multiflora, cum 10-30 floribus. Icones: AESCHIMANN (1983a): fig. 18 & 22.

Distribution

Eurasie.

Specimina selecta

Allemagne

Bade-Wurtemberg: Mühlburg / Daxlanden, 27.5.1900, *Palézieux s.n.* (G). **Bavière:** Nürnberger Wald, s.d., *Hetteravia s.n.* (G).

Autriche

Basse-Autriche: Edelweisschütte / Schneeberg, 1250 m, 20.8.1981, *Aeschimann 3288 — 3291* (G). **Tirol:** Trins in valle Gschnitz, 1100 m, *Kerner s.n.* (G).

Italie

Bolzano: Passo Pampelago / Gruppo del Latemar, 2100 m, 10.8.1981, *Aeschimann 3094 — 3098* (G). **Como:** Colline d'Ervè (près Lecco), 22.5.1911, *Chenevard s.n.* (G). **Novara:** Mottarone Altovergante, 10.7.1967, *Lucion s.n.* (G).

Suisse

Zürich: Lägeren, à l'est du Burghorn, 850 m, 21.6.1979, *Aeschimann 1040 — 1042* (G). **Grisons:** Samnaun, 1860 m, 9.7.1977, *Aeschimann 305* (G); Chur, 8.1923, *Braun-Blanquet s.n.* (BERN, G, ZT); Davos / Meierhof, 1710 m, 2.7.1977, *Aeschimann 285* (G); Silvaplauna, 1830 m, 17.7.1977, *Aeschimann 385* (G); Straffli bei Cresta, Avers, 1900 m, 1.8.1890, *Schröter s.n.* (ZT). **Berne:** Giessbach, 22.6.1890, *Chenevard s.n.* (G). **Valais:** Cornettes de Bise, 1680 m, 27.7.1980, *Aeschimann 2020 — 2022* (G); Van d'en Haut / Salanfe, 1650 m, 28.7.1980, *Aeschimann 2035 — 2037* (G); Trois-Torrents, 18.5.1898, *Briquet s.n.* (G); Alp Barneuz / Zinal, 2300 m, 13.8.1898, *Bernoulli s.n.* (ZT). **Vaud:** Vevey, s.d., *Cavin s.n.* (G); Tour d'Aï, 2140 m, 25.7.1980, *Aeschimann 2000 — 2005* (G); Bex, s.d., *Schleicher s.n.* (G); Marchairuz, 1420 m, 8.7.1931, *Meylan s.n.* (G); Gingins, 26.6.1881, *Chenevard s.n.* (G). **Genève:** Genthod, 10.1849, *Reuter s.n.* (G); Pâquis, 6.1850, *Fauconnet s.n.* (G); Aire, 11.6.1874, *Romieux s.n.* (G); Avusy, 6.1851, *Fauconnet s.n.* (G).

France

Côte d'Or: Veuvey-sur-Ouche, 330 m, 12.7.1980, *Aeschimann 1865* (G); Levernois, 12.6.1917, *Chambret s.n.* (G). **Doubs:** Besançon, 10.6.1855, *Bavoux s.n.* (G). **Jura:** Moulins / Molunes, 1140 m, 23.6.1980, *Aeschimann 1340 — 1344* (G); Mt-Chabot / St-Claude, 600 m, 23.6.1980, *Aeschimann 1370 — 1371* (G); Voiteur / Château-Chalon, 400 m, 31.5.1979, *Aeschimann 944 — 946* (G). **Ain:** Chalet de Branveau / Colomby de Gex, 1400 m, 7.9.1980, *Aeschimann 2613 — 2616* (G); Monts d'Ain, 1031 m, 12.7.1930, *Briquet 7436* (G); Col de Retord, 1160 m, 24.6.1969, *Bocquet 6331 & 6332* (ZT); Gd-Colombier, 1300 m, 27.7.1923, *Briquet 1029* (G); Calvaire de Portes, 1000 m, 18.7.1980, *Aeschimann 1944 — 1949* (G). **Haute-Savoie:** Thonon, 10.8.1861, *Puget s.n.* (G); Vallon de Novel, 12.6.1898, *Briquet s.n.* (G); Archamps, 6.6.1881, *Schmidely s.n.* (G); Vuache / route Chevrier Arcine, 500 m, 24.6.1969, *Bocquet 6312 — 6320* (ZT); Grand Vuache, 7.1893, *Briquet s.n.* (G); Mont de Musièges, 700 m, 2.6.1978, *Aeschimann 669* (G); Annecy-le-Vieux, 700 m, 17.7.1980, *Aeschimann 1932 — 1935* (G); Chedde, 5.6.1899, *Briquet s.n.* (G). **Savoie:** Lanches de Belleville près Hauteluce, 18.8.1869, *Perrier s.n.* (G); Belleville près Hauteluce, 13.7.1899, *Perrier s.n.* (G); Cormet de Roselend, 1900 m, 4.9.1980, *Aeschimann 2598 & 2599* (G); Conflans, 13.7.1897, *Perrier s.n.* (G); Vallon d'Orgeval, 1200 m, 15.7.1981, *Aeschimann 2263* (G); Châtillon, 1899, *R. Chodat s.n.* (G); Mont du Chat, 1400 m, 3.7.1901, *Briquet 1597* (G); NE Le Franchet / Grande Sassièrè, 1930 m, 15.8.1980, *Aeschimann 2320 — 2323* (G). **Isère:** Mont de St-Alban, 30.5.1915, *Briquet 1428* (G); W de Prêlenfrey, 1350 m, 28.8.1980, *Aeschimann 2488* (G). **Puy-de-Dôme:** Mont Dore, 8.1900, *Pitard s.n.* (G). **Hautes-Pyrénées:** Gèdre-Dessus, 1130 m, 5.8.1982, *Aeschimann 3855 — 3858* (G). **Pyrénées-Atlantiques:** Eaux Bonnes: Montagne Verte, 2.6.1900, *Pitard s.n.* (G).

2. *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. **glareosa** (Jordan) Marsden-Jones & Turill, Bladder Campions: 20, 135. 1957 = *Silene glareosa* Jordan, Mém. Acad. Roy. Sci. Lyon, Sect. Sci. ser. 2, 1: 242. 1851.

Subspecies ramis annuis 10-40 cm longis; folia parva (1-3 cm longa × 0.2-1 cm lata), lanceolata, glabra; inflorescentia pauciflora, cum 3-7 floribus. Icones: AESCHIMANN (1981): fig. 1, 2 & 3; AESCHIMANN (1983a): fig. 19 & 23.

Distribution

Préalpes et Alpes calcaires septentrionales (du Mont-Ventoux au Schneeberg) et méridionales (de la Grigna aux Karawanken), Jura (du Bugey au Clos du Doubs), Bourgogne, vallée de l'Aisne près Gomont, environs de Rocamadour (Lot), Hautes-Pyrénées.

*Specimina selecta**France*

Ardennes: Condé-les-Herpy / Château-Porcien, 100 m, 15.8.1982, *Aeschimann 3968* (G); Gomont-sur-Aisne / Herpy-l'Arlesienne, 80 m, 6.7.1980, *Aeschimann 1709 — 1711, 1720* (G). **Meuse:** Pagny-la-Blanche-Côte, 290 m, 28.6.1980, *Aeschimann 1477 — 1485* (G); Pagny-la-Blanche-Côte, 330 m, 28.6.1980, *Aeschimann 1494 — 1500* (G). **Haute-Marne:** Villiers-sur-Marne, 200 m, 5.7.1980, *Aeschimann 1687 — 1690* (G); Le Cul du Cerf, 380 m, 4.7.1980, *Aeschimann 1646, 1654, 1655, 1658, 1659* (G); Roches-sur-Rognon, 290 m, 5.7.1980, *Aeschimann 1705 & 1706* (G); Froncles-Buxières, 250 m, 5.7.1980, *Aeschimann 1678 — 1683* (G); SE de Andelot-Blancheville, 250 m, 5.7.1980, *Aeschimann 1664 — 1666, 1675 — 1677* (G); Condes, 250 m, 3.7.1980, *Aeschimann 1631 — 1634* (G); Chamarandes-Choignes, 260 m, 3.7.1980, *Aeschimann 1619 — 1622* (G); Viaduc St-Roch / Chaumont, 270 m, 3.7.1980, *Aeschimann 1624 — 1630* (G); Brottes, 270 m, 3.7.1980, *Aeschimann 1602 — 1604* (G); Butte des Theurets / Poinsenot, 460 m, 9.7.1980, *Aeschimann 1784 — 1786, 1789 — 1796* (G). **Yonne:** St-Martin-sur-Armançon, 160 m, 7.7.1980, *Aeschimann 1743 & 1744, 1752 -1757* (G); Cry-sur-Armançon, 190 m, 8.7.1980, *Aeschimann 1760 — 1764* (G); Cravant, 190 m, 7.7.1980, *Aeschimann 1726 — 1728* (G); Cravant, 200 m, 25.6.1918, *Biau s.n.* (G). **Haute-Saône:** L'Echenot / N de Montarlot-les-Champlitte, 260 m, 26.6.1980, *Aeschimann 1428 -1438* (G); E de Montarlot-les-Champlitte, 280 m, 26.6.1980, *Aeschi-*

mann 1456 — 1458 (G). **Côte d'Or:** Curgy-le-Château, 360 m, 9.7.1980, *Aeschimann 1781 & 1782* (G); Châtillon-sur-Seine, 240 m, 8.7.1980, *Aeschimann 1766 — 1774* (G); Châtillon, s.d., *Lorey s.n.* (G); Source de la Coquille, au NE d'Étalante, 390 m, 9.7.1980, *Aeschimann 1800 — 1805* (G); Étalante, 30.6.1981, *Déséglise s.n.* (G); Val-Suzon-Haut, 450 m, 10.7.1980, *Aeschimann 1807 — 1811, 1814, 1835, 1846 — 1852* (G); Combe de Lavaux, W de Gevrey-Chambertin, 400 m, 12.7.1980, *Aeschimann 1866 — 1873* (G); Veuvey-sur-Ouche, 400 m, 12.7.1980, *Aeschimann 1858 — 1862* (G). **Doubs:** pour les populations de la vallée de la Loue, voir AESCHIMANN (1983b). **Jura:** Baume-les-Messieurs, 400 m, 25.6.1980, *Aeschimann 1405 — 1415, 1417 — 1419, 1424 — 1427* (G); pour la population frontalière de la Roche-Brizenche, voir sous Vaud (Suisse); La Frasnée, 580 m, 25.6.1980, *Aeschimann 1390 — 1392, 1399 — 1403* (G); Montbrilland (SSE St-Claude), 600 m, 23.6.1980, *Aeschimann 1350 — 1355* (G); Mt-Chabot (St-Claude), 650 m, 23.6.1980, *Aeschimann 1362 — 1369* (G); Chancia, 450 m, 13.7.1980, *Aeschimann 1875 — 1880* (G); St-Jean, 7.1853, *Reuter s.n.* (G). **Ain:** Roche-Franche / Le Reculet, 1390 m, 4.8.1979, *Aeschimann 1122, 1124 — 1128* (G); E de Cize, 350 m, 14.7.1980, *Aeschimann 1893 — 1898* (G); NE de Nantua, 800 m, 15.7.1980, *Aeschimann 1919 — 1923* (G); Montée de Nantua aux Monts d'Ain, 540 m, 12.7.1930, *Briquet 7368* (G); S de Merpuis, 300 m, 14.7.1980, *Aeschimann 1900 — 1903* (G); SE de Cerdon, 400 m, 14.7.1980, *Aeschimann 1906 — 1910, 1912 — 1915* (G); Evosges, 15.6.1931, *Briquet 7386* (G); Entre Chaley et Charabotte, 450 m, 5.7.1930, *Briquet 7290* (G); Rochers d'Hos-tiaz près Tenay, 425 m, 25.5.1927, *Briquet 4608* (G); Tenay, s.d., *Saint-Lager s.n.* (G); La Burbanche, 300 m, 28.5.1908, *Beauverd s.n.* (G); Entre Rossillon et La Burbanche, 350 m, 22.6.1929, *Briquet 6785* (G); Virieu-le-Grand, 650 m, 11.6.1926, *Briquet 3539* (G); NE de Cerin, 650 m, 18.7.1980, *Aeschimann 1939 — 1943* (G); Serrières-sur-Rhône, 19.7.1851, *Martin s.n.* (G). **Haute-Savoie:** Col de Coux, 1800 m, 31.7.1898, *Briquet s.n.* (G); Pointe de Vésin, 1800 m, 28.7.1899, *Briquet s.n.* (G); Eboulis du lac Bénit, 18.8.1922, *Palézieux s.n.* (G); S du Pic de Jallouvre, 1580 m, 14.9.1980, *Aeschimann 2617 — 2623* (G); Montagne de la Foge, Tête du Parmelan, 1260 m, 25.9.1980, *Aeschimann 2628 — 2630* (G); Mont-Veyrier, au-dessus d'Annecy-le-Vieux, 800 m, 17.7.1980, *Aeschimann 1924 — 1930* (G); Annecy-le-Vieux, 8.7.1867, *Puget s.n.* (G). **Savoie:** SSW du Mont Granier, 1200 m, 28.7.1982, *Aeschimann 3700 — 3702* (G). **Isère:** Saint-Nizier du Mouchetot, 1150 m, 28.6.1969, *Bocquet 6367 — 6371, 6373 — 6387* (G); Saint-Nizier, 15.7.1854, *Verlot s.n.* (G). **Lot:** pour les populations des environs de Rocamadour, voir AESCHIMANN (1983b). **Hautes-Pyrénées:** Entre "Saint-Bertrand" et "la Planette" / vallon de Gavarnie, 1700 m, 4.8.1982, *Aeschimann 3822 — 3834* (G).

Suisse

Jura: Côte à l'Aigle, en amont de Soubey, 700 m, 5.7.1982, *Aeschimann 3664 — 3667* (G); Pâturage du Droit, sur Soubey, 730 m, 5.7.1982, *Aeschimann 3694 — 3697* (G). **Glaris:** Vorder-Glärnisch, 2000 m, 1.8.1897, *Binz 2132* (BAS). **Saint-Gall:** Vidameidaschnee / Haldensteiner Calanda, 1040 m, 20.7.1942, *Sulger Buel s.n.* (ZT). **Grisons:** Partnunsee / St-Antönien, 1950 m, 9.9.1981, *Aeschimann 3625 — 3634* (G); Calanda, 8.1887, *Alioth s.n.* (G); Arosa: Geröll der Ples-sur, 1610 m, 1.8.1913, *Beger s.n.* (ZT); Lenzerhorn, 1900 m, 10.9.1923, *Meisser s.n.* (BERN, G, GZU, ZT); Las Gravas / Val d'Uina, 1920 m, 5.9.1981, *Aeschimann 3563 — 3576* (G); Scarl, 7.1916, *Beauverd s.n.* (G); De Schuls à Scarl, 1600 m, 10.8.1916, *Briquet s.n.* (G-BU); Von Marangun-Sesvenna nach der Alp Sesvenna, 2300 m, 1.8.1966, *Simon s.n.* (BASBG); Ruinas / Val Müstair, 1850 m, 3.9.1981, *Aeschimann 3529 — 3545* (G); Alp Praveder / Lai da Rims, 2220 m, 4.9.1981, *Aeschimann 3548 — 3554* (G); Zum Rimsensee ob Valcava, 2400 m, s.d., *Rikli s.n.* (ZT); Val Minor am Wege zum Piz Alv, 2350 m, 6.8.1906, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Piz Alv / Val Minor, 2180 m, 19.7.1935, *Koch s.n.* (ZT); Puschlav: Westhang des Sassalbo, 2200 m, 28.7.1959, *Becherer s.n.* (BERN); Sassalbo ob Poschiavo, 2500 m, 21.7.1945, *Koch 45/393a* (ZT). **Berne:** Klus du Gasterntal, 1350 m, 16.8.1953, *Villaret 15301* (LAU). **Vaud:** La Roche-Brizenche, Vallée de Joux, 1130 m, 6.9.1980, *Aeschimann 2604 — 2611* (G). **Valais:** Eboulis des rochers de la Vire, 1900 & 2000 m, 15.8.1899, *Briquet s.n.* (G).

Allemagne

Bavière: Thumsee, près de Bad Reichenhall, 530 m, 27.8.1981, *Aeschimann 3362 — 3368* (G); Bad Reichenhall, Gebersberg, 700 m, 23.7.1959, *Grützmann s.n.* (M); Vorderer Rauschberg, 800 m, 27.8.1981, *Aeschimann 3371 — 3375* (G); Seehauser Kienberg, entre Reit im Winkl et Ruhpol-

ding, 780 m, 27.8.1981, *Aeschimann 3377 — 3383* (G); Berchtesgaden: Geröll im Wimbachtal, 930 m, 11.8.1929, *Schönau s.n.* (M); Hohenschwangau, 8.1911, *Ernst s.n.* (M). Partenkirchen / Riffelscharte, 10.8.1889, *Arnold s.n.* (M); Allgäuer Alpen: Schafalpengruppe, 2100 m, 7.8.1964, *Hertel 4591* (M).

Autriche

Basse-Autriche: Erlauf ad Peutenburg, 370 m, 5.7.1931, *K. Rechinger s.n.* (G); Ötschergraben, 650 m, 18.6.1925, *K. Rechinger s.n.* (G); Breite Ries du Schneeberg, 1400 m, 20.8.1981, *Aeschimann 3262 — 3270* (G); "Saugraben" in monte "Schneeberg", 7.1905, *Ronniger s.n.* (G, GJO, GZU, M, W, WU); In der Eng bei Reichenau Schneeberggebiet, 24.8, *Wöhrl s.n.* (G); Rax-Gebiet: Preiner Schutt, 17.8.1894, *Heinrich s.n.* (WU); Rax. Im Gerölle vor dem Thörl, 8.8.1920, *Korb s.n.* (W). **Haute-Autriche:** Traunsee, Staining-Schutt, 20.6.1923, *Ronniger s.n.* (W); Veichlthale bei Windischgarsten, 17.7.1915, *Aust s.n.* (G); Kalkalpen um Windischgarsten, 6.1864, *Oberleitner s.n.* (M); Totes Gebirge: Klinzerscharte, 1900 m, 29.8.1929, *K. Rechinger s.n.* (G); Bei Hintertoder, am Weg zur Polsterlucke, 27.6.1961, *Metlesics s.n.* (W); Dachsteingebiet: Gosaukamm, 1100 m, 25.8.1929, *K. Rechinger s.n.* (G); Dachsteingebiet Gjaidstein, 2200 m, 7.8.1927, *K. Rechinger s.n.* (G). **Styrie:** Alt-Ausseer See, 2.10.1927, *K. Rechinger s.n.* (G); Schneealpe, Mitterbergschneide, 1800 m, 23.8.1944, *Eggler s.n.* (GZU); Entre Weichselboden et Höll, 780 m, 21.8.1981, *Aeschimann 3293 — 3307* (G); Grosser Buchstein, 900 m, 19.8.1929, *K. Rechinger s.n.* (G); Am Polster in der Hochschwabgruppe, 10.8.1939, *Hepp s.n.* (M); Hochschwab. Fölzalpe, s.d., *Vierhapper s.n.* (WU); Trenchtling, 2000 m, 27.7.1922, *Sulger Buel s.n.* (ZT); SSW du Hochtor, au-dessus de Johnsbach, 1100 m, 23.8.1981, *Aeschimann 3310 — 3316* (G); Von Johnsbach zur Hesshütte, 1400 m, 3.7.1904, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Grimming, 1600 m, 21.8.1928, *K. Rechinger s.n.* (G); In monte Kammspitz prope Gröbmung, 1400 m, 3.9.1929, *K. Rechinger s.n.* (G); Niederer Türlspitz / Dachstein, 1850 m, 25.8.1981, *Aeschimann 3330 — 3345* (G); "Ressinggraben" ad Ramsau prope pagum Schladming, 1000 m, 7.1911, *Hayek s.n.* (GJO, GZU, M, W, WU). **Salzburg:** Burgau, 26.7.1902, *Fritsch s.n.* (GZU); Fusse des Untersberg, 600 m, 26.8.1864, *ign. s.n.* (GZU); Reiteralpe, 2000 m, s.d., *Eysn s.n.* (WU); Gramler / entre Lofer et Saalfelden, 700 m, 26.8.1981, *Aeschimann 3354 — 3361* (G); Abstieg Bleikogel-Aualm, 1500 m, 24.7.1916, *Ginzberger s.n.* (WU); Hocheck bei Werfen, 1650 m, 19.8.1925, *K. Rechinger s.n.* (G); Radstädter Tauern. Mittereckette / Lautschfeldgraben, 1900 m, 8.1916, *Vierhapper s.n.* (WU). **Carinthie:** Reisskofel, 1800 m, 7.8.1931, *K. Rechinger s.n.* (G); Spitzegel, 1100 m, 16.8.1981, *Aeschimann 3200 — 3206* (G); Entre Bleiberg-Kreuth et Bleiberg-Nötsch, 950 m, 17.8.1981, *Aeschimann 3225 — 3232* (G); Bleiberg-Kreuth, 7.1975, *Melzer s.n.* (GZU); Hermagor / Zauchengraben, 700 m, 30.7.1901, *Krebs s.n.* (GZU); Würmlachergraben pr. Mauthen, 1300 m, 24.7.1931, *K. Rechinger s.n.* (G); Im Garnitzengraben b. Hermagor, 5.8.1896, *Prohaska s.n.* (GJO); Ufer der Vellach oberhalb Rechberg, 23.8.1927, *Freiberg s.n.* (M); Auf der alp Obier, 9.1875, *Pichler s.n.* (WU); Ostseite des Mittagkogels, 26.7.1933, *Salzmann s.n.* (GZU); In der Kotla-Schlucht am Ferlacher Horn, 1000 m, 12.8.1949, *Merxmüller & Wiedmann 8227* (M); NW du Mont Vertatscha, 1550 m, 18.8.1981, *Aeschimann 3245 — 3249* (G); Klagenfurter Hütte zum Bielschiza-Sattel, 4.8.1911, *Vetter s.n.* (W); Kopa bei Bad Vellach, 1750 m, 24.7.1934, *L. Rechinger s.n.* (G); Talschluss der Kotschna bei Bad Vellach, 1100 m, 3.8.1934, *L. Rechinger s.n.* (G). **Tirol-oriental:** Amlach / Tristacher-See, 17.8.1932, *L. Rechinger s.n.* (G); Tristacher See, 26.8.1921, *Vetter s.n.* (W); Rauchkofel, 1600 m, 14.8.1981, *Aeschimann 3173 — 3181* (G); Kerschbaumer Alm, 1700 m, 19.8.1932, *L. Rechinger s.n.* (G). **Tirol:** Kaiserbach Tal / entre Griesener- et Fischbach Alm, 950 m, 28.8.1981, *Aeschimann 3386 — 3388* (G); Kundler Klamme, 550 m, 28.8.1981, *Aeschimann 3389 — 3393* (G); Ufer des Achensees, 3.9.1885, *Schnabl s.n.* (M); Bettelwurf bei Hall, 2200 m, 17.8.1936, *K. Rechinger s.n.* (G); Entre Stempeljoch et Issjöch, 1800 m, 31.8.1981, *Aeschimann 3459 — 3461* (G); Haller Salzberg, 1926, *Murr s.n.* (IBF); Am fusse des Solsteins b. Innsbruck, 1868, *Kerner s.n.* (WU); Kranabitter Klamme prope Oenipontem (Innsbruck), 1000 m, s.d., *Sarnthein s.n.* (G, GJO, GZU, M, ZT, WU); Kalkkögel / Schlickerscharte, 2500 m, 25.7.1936, *L. Rechinger s.n.* (G); Oberes Pinnistal, 15.8.1971, *Polatschek s.n.* (W); Tribulaunhütte / Gschnitztal, 2000 m, 30.8.1981, *Aeschimann 3431 — 3443* (G); Obernbergtal, 1400 m, 1892, *obsc. s.n.* (IBF); Gamskar / Zugspitze, 2000 m, 1.9.1981, *Aeschimann 3489 — 3503* (G); Oberes Lechtal: Plansee N-Ufer, 980 m, 16.6.1970, *Polatschek s.n.* (W); N de Nassereith, 850 m, 1.9.1981, *Aeschimann 3465 — 3476* (G); Nassereith, 22.7.1889, *Zimmerer s.n.* (WU); Hahntennjoch, 1600 m,

2.9.1981, *Aeschimann 3504 — 3509* (G); Hanauer Hütte, 1900 m, 17.7.1967, *Lippert 5689* (M); Holzgau im Lechtal, 1100 m, 15.7.1963, *Schauer s.n.* (M); Landeck, 1.9.1978, *Polatschek s.n.* (W). **Vorarlberg:** Bregenzerwald: Schoppernau, 850 m, 31.7.1978, *Polatschek s.n.* (W); Klösterle, 1400 m, 5.8.1978, *Polatschek s.n.* (G, W); Rätikon: Gallina Tal, 1150 m, 24.6.1971, *Seipka s.n.* (W); Gamperdona, s.d., *Murr s.n.* (IBF); Rätikongebirge: am Lünensee, 2200 m, 27.8.1869, *Brügger s.n.* (ZT).

Liechtenstein

N Seite Falknis, Alp Lawena, 2200 m, 29.8.1970, *Seitter s.n.* (ZT).

Yougoslavie

Slovénie: In decliv. australibus montis Vertatscha, 1800 m, 6.8.1932, *L. Rechinger s.n.* (G); Steiner Alpen, s.d., *Graf s.n.* (M); In valle Vrata ad radices septentrionales montis Triglav, 1250 m, 30.8.1971, *Wraber s.n.* (GZU); Supra ripam septentr. lacus Bohinjske jezero, 520 m, 14.7.1977, *Cernoch 32493* (BASBG).

Italie

Udine: Tarvis: Bartoligraben, 3.9.1909, *Neumayer s.n.* (WU); Camporosso in Val Canale, s.d., *Seitter & Kern s.n.* (ZT); Lago del Predil, 970 m, 17.8.1981, *Aeschimann 3214 — 3219* (G); In valle Raiblense, 23.6.1889, *Richter s.n.* (WU); Canale di Raccolana bei Tamaroz, 600 m, 15.8.1956, *Merxmüller & Wiedmann 408a / 56* (M); Resiutta, 13.6.1975, *Merxmüller & Lippert 29814* (M); In locis rupestribus et glareosis montis Canin, 1900 m, 9.8.1904, *Grichiutti s.n.* (WU, ZT). **Pordenone:** In glareosis vallis Settimana, 586 — 867 m, 10.7.1920, *Béguinot s.n.* (G, WU, ZT). **Belluno:** Col Freddo entre Cortina d'Ampezzo et Schluderbach, 13.7.1895, *Saint-Lager s.n.* (G); Drei Zinnen, versant sud, 2380 m, 15.9.1970, *Bocquet 9679 — 9683* (ZT); Misurinasee bis Tre croci, 1600 m, 17.7.1905, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Col de Valparola, 2050 m, 13.9.1970, *Bocquet 9653 & 9654* (ZT); Col de Caralte geg. Perarolo di Cadore, 10.8.1965, *Sutter s.n.* (BERN). **Bolzano:** Pragser See im Pustertal, 1500 m, 16.7.1906, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Sexten. Innerfeldthal, 1750 m, 10.8.1887, *Correns s.n.* (M); Peitelsstein in Ampezzo, 7.1841, *Hausmann s.n.* (IBF); Tre Cime di Lavaredo, 2350 m, 13.8.1981, *Aeschimann 3160 — 3172* (G); Col de Gardena, 2500 m, 12.9.1970, *Bocquet 9622* (ZT); SE du Sasso Lungo, 2350 m, 11.8.1981, *Aeschimann 3110 — 3122* (G); Schlern, Aufstieg von Ratzes, 11.7.1904, *Ronniger s.n.* (W); Passo Pampelago / Gruppo del Latemar, 2300 m, 10.8.1981, *Aeschimann 3086 — 3092* (G); Curon Venosta / SW du Jaggl, 1550 m, 3.9.1981, *Aeschimann 3515 — 3525* (G); Jaggl gegen Graun, 2300 m, 27.8.1892, *Correns s.n.* (M); Ortler / Payerhütte, 3000 m, 21.8.1894, *Ronniger s.n.* (W). **Trento:** Sous les tours (face sud) de la Cima Sella, 2300 m, 11.9.1970, *Bocquet 9595 — 9603* (ZT); Valsugana, Bienno prope Borgo, 11.8.1895, *Evers s.n.* (GZU); Val Torcina / Borgo di val Sugana, 23.6.1873, *Burnat s.n.* (G-BU); Amolo zwischen Tione und Preore, 650 m, 13.8.1908, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Gorge au S de Quaere / Caldonazzo, 650 m, 9.8.1981, *Aeschimann 3077 — 3084* (G); Valle di Concei: Punte Glera, 1050 m, 6.7.1965, *Buttler 7479* (M); Storo / Val d'Ampola, 22.9.1894, *Saint-Lager s.n.* (G); Val Prigoni, versant SW du Monte Pasubio, 950 m, 8.8.1981, *Aeschimann 3040 — 3042* (G); Mont Baldo / sous le pic Telegrafo, 1600 m, 21.7.1970, *Bocquet 9258 — 9266, 9268* (ZT). **Vicenza:** Passo di Lora, sur Recoaro Terme, 1400 m, 8.8.1981, *Aeschimann 3058 — 3065* (G). **Verona:** Mont Baldo, 1450 m, 26.7.1970, *Bocquet 9280 — 9282* (ZT); Mont Baldo / au-dessus de Spiazzi, 1050 m, 26.7.1970, *Bocquet 9288 & 9289* (ZT). **Bergamo:** Col de la Presolana, 1000 m, 4.8.1981, *Aeschimann 3000 — 3007* (G). **Como:** Costa di Prada / Grigna septentrionale, 1700 m, 1.8.1981, *Aeschimann 2939 — 2953* (G); Grigna / Bocchetta v. Mandell, 7.7.1879, *Schröter s.n.* (ZT).

Populations introgressives avec le subsp. vulgaris:

France

Haute-Marne: SE de Andelot-Blancheville, 250 m, 5.7.1980, *Aeschimann 1667 — 1668* (G); SE de Neuilly-sur-Suize, 320 m, 3.7.1980, *Aeschimann 1613 — 1618* (G). **Yonne:** NW de Poilly-sur-Serein, 160 m, 7.7.1980, *Aeschimann 1737 — 1741* (G). **Jura:** Cirque de Vaucluse, au NE de St-Claude, 750 m, 4.6.1979, *Aeschimann 1006 — 1009* (G); Montbrilland (SSE St-Claude), 600 m, 23.6.1980, *Aeschimann 1360 & 1361* (G). **Ain:** Montée de Culoz au Grand Colombier, 600 m,

26.5.1979, *Aeschimann* 917, 919 — 926 (G). **Isère:** Montagne de Lans: pentes E du Gerbier, 1500 m, 5.7.1969, *Bocquet* 6483 — 6490 (ZT); Montagne de Lans: pentes E du Gerbier sous le col Vert, 1600 m, 5.7.1969, *Bocquet* 6491 — 6499 (ZT).

Italie

Bolzano: Au fond de la combe du col Gardena, 2050 m, 12.9.1970, *Bocquet* 9626 — 9631, 9635 — 9637 (ZT). **Belluno:** Passo Falzarego / Rif. Lagaccio, 2050 m, 12.8.1981, *Aeschimann* 3147 — 3151 (G); Col du Pordoi, derrière les dépendances, 2200 m, 15.9.1970, *Bocquet* 9659 — 9670 (ZT).

3. *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *prostrata* (Gaudin) Schinz & Thell. in Schinz & Keller, Fl. Schweiz ed. 4, 1: 791. 1923 \equiv *Silene angustifolia* Guss. subsp. *prostrata* (Gaudin) Briquet, Prodr. Fl. Corse 1: 547. 1910 \equiv II. *Silene inflata prostrata* Gaudin, Fl. Helv. 3: 164. 1828. — *non Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *alpina* (Lam.) Schinz & Keller, Fl. Schweiz ed. 3, 1: 188. 1909 (voir AESCHIMANN & BOCQUET, 1983: 209).

Subspecies ramis annuis 10-20 cm longis; folia parva (0.5-2 cm longa \times 0.5-1.5 cm lata), obovata, arcte pilosa; inflorescentia uni- vel triflora. Icones: AESCHIMANN (1983a): fig. 20 & 24; ce travail: fig. 1 & 2.

Distribution

Zone sédimentaire interne des Alpes occidentales, Vercors méridional, Dévoluy, Mont-Ventoux, Mont-Lozère, Hautes-Pyrénées.

Specimina selecta

Suisse

Tessin: Val Piora, 8.1893, *Schinz s.n.* (ZT); Nufenenpass, 15.8.1911, *Palézieux s.n.* (G). **Valais:** Blinnenthal, 2000 m, 1.8.1980, *Aeschimann* 2105 (G); Oberstes Saflischthal, 2400 m, 10.8.1885, *Bernoulli s.n.* (BAS); Simplon, 7.1890, *Gondet s.n.* (G); Hehbord / SSE de Saas-Grund, 2580 m, 3.8.1980, *Aeschimann* 2129 — 2137 (G); Entre Ottavan et Arb, Täschalpen, 2450 m, 6.8.1980, *Aeschimann* 2192 & 2193 (G); Unterrothorn, sur Zermatt, 2900 m, 5.8.1980, *Aeschimann* 2171 (G); Unterrothorn, sur Zermatt, 2800 m, 5.8.1980, *Aeschimann* 2172 — 2178 (G); Sur Findelen — Stellisee, 25.7.1916, *Beauverd s.n.* (G); Du Gornergrat à la Gelbe Wand, 2700 m, 1.9.1923, *Romieux s.n.* (G).

Italie

Val d'Aoste: Entre Chamen et La Léchère, Valpelline, 1900 m, 11.8.1980, *Aeschimann* 2263 — 2265 (G); Alpes Thoules / Val d'Ollomont, 2500 m, 12.8.1980, *Aeschimann* 2274 — 2279 (G); A la Balme, val d'Ollomont, 30.7.1902, *Beauverd s.n.* (G); Bec Raty / sur Dondena, 2250 m, 6.8.1924, *Guyot s.n.* (BAS); Chapelle du Crêt, vallée de Cogne, 2000 m, 18.7.1902, *Gysperger s.n.* (G); Près de Chavanis, 2100 m, 18.7.1890, *Schmidely s.n.* (G); Gallié, 1700 m, 20.7.1897, *Wolf s.n.* (G). **Torino:** Von Piamprato gegen die Cima Larissa, 1950 m, 18.8.1964, *Merxmüller & Wiedmann* 161 / 64 (M); Presso Bardonecchia sul Mte. Frejus, 19.8.1877, *ign. s.n.* (WU); Von Fenes-trelle über den Col de Finestre nach Susa, 1900 m, 10.8.1957, *Merxmüller & Wiedmann* 103 / 57 (M); Mt-Genèvre. Abstieg nach Cessana, 1400 m, 4.7.1906, *Mayer s.n.* (M); Sestriere: Grat des Mte. Sises, 2650 m, 5.8.1951, *Merxmüller & Wiedmann* 8231 (M). **Cuneo:** M. Viso, Crissolo: Vom Pian de Regina zum Pian di Re, 1900 m, 8.8.1957, *Merxmüller & Wiedmann* 54 / 57 (M); Col de Larche, 2000 m, 29.7.1981, *Aeschimann* 2935 — 2938 (G); Col de la Maddalena, 29.7.1883, *Burnat s.n.* (G-BU); Entre Sambuco et Argentera, 29.7.1883, *Burnat s.n.* (G-BU); Pied nord de la Cima Salina / Ellere, 15.7.1880, *Burnat s.n.* (G-BU); Val de Marguares, 27.7.1872, *Burnat s.n.* (G-BU); Entre le Pizzo di Conolia et la Cima Revelli, 2450 m, 6.8.1900, *Burnat & al. s.n.* (G-BU).

France

Savoie: Aiguille Percée / Tignes, 2550 m, 14.8.1980, *Aeschimann* 2292 — 2298 (G); Grande Sassièrre, 2450 m, 15.8.1980, *Aeschimann* 2312 — 2316 (G); Pralognan, 25.7.1928, *Beauverd s.n.*

(G); Col du Fruit, Vallée des Allues, 2500 m, 3.9.1980, *Aeschimann* 2576 — 2583 (G); Pointe du Lamet, Mont-Cenis, 2580 m, 17.8.1980, *Aeschimann* 2324 — 2331 (G); Sur le Mont-Cenis, s.d., *Moricand s.n.* (G); Mont-Cenis, chemin de Molin au Plan des Cavales, 2200 m, 27.7.1963, *Weibel s.n.* (G); Haute Paré / col du Galibier, 1800 m, 2.9.1980, *Aeschimann* 2562 — 2567 (G); Combe versant nord du Galibier, 2300 m, 3.9.1969, *Bocquet* 8086, 8087, 8089 — 8091, 8093 — 8095 (ZT). **Hautes-Alpes:** Vallon de Roche Noire / Galibier, 2530 m, 31.8.1980, *Aeschimann* 2530 — 2542 (G); Descente du Galibier au Lautaret, 2500 m, 4.9.1969, *Bocquet* 8104 — 8111, 8113 — 8117 (ZT); Lautaret, 6.8.1848, *Grenier s.n.* (G); Entre La Grave et Villar-d'Arène, 1600 m, 31.8.1980, *Aeschimann* 2524 — 2528 (G); La Grave, 1892, *Verlot s.n.* (G); 2 km en aval du Casset, 1630 m, 6.9.1969, *Bocquet* 8157 — 8164 (ZT); Roche Gauthier, au NE du Col de Granon, 2350 m, 20.8.1980, *Aeschimann* 2391 & 2392 (G); Chalets de Chambran / Vallouise, 1700 m, 22.7.1949, *Vautier s.n.* (G); Col d'Izoard, 2450 m, 19.8.1980, *Aeschimann* 2368 — 2378 (G); Col d'Izoard, 6.8.1882, *Naville s.n.* (G); Queyras / Roche Ecroulée, 1760 m, 20.7.1966, *ign. s.n.* (G); Val Queyras / ND de Clausis, 2250 m, 6.9.1969, *Bocquet* 8185 — 8194 (ZT); Pic de Gleize, 1960 m, 20.7.1981, *Aeschimann* 2761 — 2765 (G); Florin, près St-André d'Embrun, 7.1829, *Sieber* 25 (G). **Alpes de Haute-Provence:** Clarion, s.d., *Ventenat s.n.* (G); Vallon de Clapouse / col de Restefond, 2200 m, 20.8.1983, *Aeschimann* 4619 & 4620 (G); Vallon de Moutière, 1800 m, 8.7.1967, *Charpin s.n.* (G); Col de la Petite Cayolle, 2450 m, 27.7.1981, *Aeschimann* 2901 — 2908 (G); Col de Lignin sur Aurent, 21.7.1885, *Burnat s.n.* (G-BU); Annot. Mont Canyé. 15.6.1874, *Reverchon s.n.* (G-BU). **Alpes-maritimes:** Camp des Fourches, sur Bousiéyas, 2300 m, 20.8.1983, *Aeschimann* 4586 — 4589 (G); Gravières de la Tinée, près de Bouzieyas, 7.8.1887, *Burnat s.n.* (G-BU); De Sestrières sup. au Col de Colombart, 2400 m, 27.7.1913, *Wilczek & Saint-Yves s.n.* (G-BU); "Pierre-Châtel", vallon de Gialorgues, 2000 m, 19.8.1983, *Aeschimann* 4563 — 4571 (G); Entre Estenc et Entraunes, 27.7.1877, *Burnat s.n.* (G-BU); Col des Champs, au-dessus du Bois Vert, 1810 m, 28.7.1981, *Aeschimann* 2911 — 2916 (G); Barres rocheuses des Chambrettes, au-dessus de Vignols, 1900 m, 18.8.1983, *Aeschimann* 4510 — 4520 (G); Col entre Vignols et Longon, 2.8.1876, *Burnat s.n.* (G-BU); Près de Beuil. Lit du Cians, 1450 m, 21.7.1913, *Wilczek & Saint-Yves s.n.* (G-BU). **Lozère:** pour les populations du Mont Lozère, voir AESCHIMANN (1983b). **Hautes-Pyrénées:** Col de Sen-cours / Pic du Midi, 2400 m, 3.8.1982, *Aeschimann* 3786 — 3791 (G); Lac inférieur d'Oncet / Pic du Midi, 2300 m, 3.8.1982, *Aeschimann* 3802 — 3811 (G); Pla de la Targo / SW du Pic de Campbieil, 2350 m, 5.8.1982, *Aeschimann* 3853 & 3854 (G).

Populations introgressives avec le subsp. vulgaris:

Suisse

Valais: Mondralèche, 2 km W de Bella Lui, 1950 m, 31.7.1980, *Aeschimann* 2089 — 2092 (G); Rosswald au dessus de Bérisal, 11.7.1891, *Chenevard s.n.* (G); Findelalp / de Eggen au Grindjisee, 2300 m, 4.8.1980, *Aeschimann* 2153 (G); Mosjesee, au-dessus de Findelalp, 2180 m, 4.8.1980, *Aeschimann* 2154 — 2165 (G); Mosjesee, 2160 m, 4.8.1980, *Aeschimann* 2167 & 2168 (G).

Italie

Val d'Aoste: Entre Glacier et Le Piazze / Val d'Ollomont, 1800 m, 12.8.1980, *Aeschimann* 2270 — 2273 (G).

France

Hautes-Alpes: Virage de la route D. 902 dans le Vallon de Roche Noire, versant S du col du Galibier, 2345 m, 1.9.1980, *Aeschimann* 2557 — 2561 (G); Versant sud du Galibier, 2400 m, 4.9.1969, *Bocquet* 8129 — 8132, 8136, 8139 & 8140 (ZT); Descente vers le Lautaret, 2250 m, 4.9.1969, *Bocquet* 8141 — 8147 (ZT); Versant N du Col d'Izoard, 2200 m, 19.8.1980, *Aeschimann* 2390 (G); Val Queyras, route vers le Belvédère du Monte Viso, Bergerie-sous-Roche, 2030 m, 6.9.1969, *Bocquet* 8170 — 8174 (ZT); Col de la Gardette, au-dessus de Chorges, 2000 m, 19.7.1981, *Aeschimann* 2730 — 2738 (G); Entre Les Andrieux et Frayssinet, au-dessus de Chorges, 1250 m, 19.7.1981, *Aeschimann* 2743 — 2745 (G). **Drôme:** SE de l'arête des Amousières, massif de la Montagne de Jocou, 1820 m, 21.7.1981, *Aeschimann* 2788 — 2791 (G). **Alpes-maritimes:** Vallon de

Gialorgues, à la hauteur de "Pierre-Châtel", 1950 m, 19.8.1983, *Aeschimann 4576 — 4578* (G). **Lozère:** SW du Causse Méjean, 500 m NE du hameau de Cassagnes, 900 m, 16.6.1984, *Aeschimann 4624* (G).

Populations introgressives entre les subsp. glareosa et prostrata:

Suisse

Unterwald: Südhang des Pilatus, 1900 m, 1.9.1905, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Pilatus-Kulm, 2000 m, 12.8.1926, *Koch s.n.* (ZT); Le Pilate, 27.8.1895, *Mouillefarine s.n.* (G). **Uri:** Unterschächen: Ober Lamersbach, 2200 m, 2.9.1895, *Correns s.n.* (M). **Glaris:** Ob. Sandalp, 8.8.1902, *Thellung s.n.* (BAS). **Grisons:** Salezer Horn, 2300 m, 21.7.1976, *Brockmann 23043* (ZT); Schafrüchen s/ Arosa, 29.7.1898, *Chenevard s.n.* (G); Blaisun / (Albula), 2580 m, 8.9.1981, *Aeschimann 3605 — 3610* (G); Pass d'Alvra (Albula), 2250 m, 8.9.1981, *Aeschimann 3616 — 3623* (G). **Berne:** Schynige Platte, 1.8.1939, *Rytz s.n.* (BERN). **Vaud:** Dt de Morcles, s.d., *Cavin s.n.* (G). **Valais:** Er de Lens, 1 km NW de Bella Lui, 2000 m, 31.7.1980, *Aeschimann 2067 — 2080* (G); Bella Lui (sur le chemin de la cabane des Violettes au Sex Mort), 2280 m, 6.10.1980, *Aeschimann 2654 — 2660* (G); Six Tremble, au-dessus du Lac Supérieur de Fully, 2200 m, 7.8.1980, *Aeschimann 2202 — 2204* (G); Grand Chavalard, Montagne de Fully, 2100 m, 29.7.1980, *Aeschimann 2042 — 2055* (G); Grand Chavalard, Montagne de Fully, 2050 m, 7.8.1980, *Aeschimann 2205 — 2207* (G); Bd du lac inférieur de Fully, 30.7.1878, *Chenevard s.n.* (G); Alpe de Fouly, 1856, *Christ s.n.* (G); Gravier des lacs de Fully, 16.8.1903, *Palézieux s.n.* (G); Mont Fully, s.d., *Schleicher s.n.* (G).

Italie

Treviso: Près de Sonago (Vittorio), 700 m, 29.7.1838, *Pampanini s.n.* (BERN). **Bergamo:** SW du Passo di Campelli / Valle di Scalve, 1800 m, 5.8.1981, *Aeschimann 3008 — 3016* (G); Pizzo della Presolana, 2200 m, 23.7.1912, *Chenevard s.n.* (G); Corna Piana / Monte-Arera, 1900 m, 4.8.1981, *Aeschimann 2976 — 2984* (G); Von Valcanale zum Pizzo Arera, 1600 m, 4.8.1956, *Merxmüller & Wiedmann 326c / 56* (M). **Brescia:** Passo di Croce Dominii, 1880 m, 5.8.1981, *Aeschimann 3024 — 3031* (G).

France

Isère: Le Génépi (versant E), W de La Mure, 1650 m, 30.8.1980, *Aeschimann 2510 — 2522* (G); Mont Seneppe, près la Mure, 1550 m, 7.1885, *Sauze 4842* (G); NW du Mont-Aiguille, 1730 m, 29.8.1980, *Aeschimann 2503 — 2507* (G); SW du Mont-Aiguille, 1680 m, 29.8.1980, *Aeschimann 2490 — 2501* (G). **Drôme:** Font d'Urle, 1450 m, 25.8.1980, *Aeschimann 2458 — 2473* (G); Rancs de Charles / SE de Rousset, 1070 m, 24.8.1980, *Aeschimann 2451 — 2456* (G); Cabanes du Fleyrard / vallon de la Jargeatte, 1750 m, 21.7.1981, *Aeschimann 2773 — 2782* (G); Tarendol, 10 km NE de Buis-les-Baronnies, 710 m, 23.7.1981, *Aeschimann 2820 — 2824* (G); Col de Perty, 880 m, 25.7.1981, *Aeschimann 2876 — 2879* (G); Col de Perty, 1100 m, 25.7.1981, *Aeschimann 2882 — 2887* (G). **Hautes-Alpes:** WSW du Pic de Bure, Montagne d'Aurouze, 2300 m, 23.8.1980, *Aeschimann 2435 — 2444* (G); Mt-Aurouse, 1800 m, 5.7.1904, *Girod s.n.* (G). **Alpes de Haute-Provence:** Crête de Conaples, 1.5 km SW des Monges, 1850 m, 26.7.1981, *Aeschimann 2889 — 2900* (G). **Vaucluse:** Entre Malaucène et le sommet du Mont-Ventoux, 1250 m, 24.7.1981, *Aeschimann 2830 — 2837* (G); Grave Faouletière / Mont-Ventoux, 1500 m, 24.7.1981, *Aeschimann 2842 — 2848* (G); Mont Ventoux: en dessus du plateau de Perrache, 950 m, 8.7.1969, *Bocquet 6606 — 6611* (ZT).

4. *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *marginata* (Kit.) Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan.; Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 30, 1: 258. 1924 ≡ *Cucubalus marginatus* Kitaibel, in Schultes, J. A., Öster. Fl. ed. 2, 1: 674. 1814 ≡ *Silene marginata* Kitaibel, Linnaea 32: 536. 1863.

Subspecies ramis annuis 10-20 cm longis; folia parva (0.5-2 cm longa × 0.5-1.5 cm lata), obovata, glabra, subcrassulenta; inflorescentia uni- vel triflora. Icones: AESCHIMANN (1984c): fig. 9 & 11; ce travail: fig. 3.

Distribution

Abruzzes (des Monti Sibillini à la Maiella), chaînes dinariques (du Velebit à la Šar planina).

*Specimina selecta**Yougoslavie*

Croatie: Badanj, 1500 m, 28.6.1957, *Mayer s.n.* (M); Versant sud du col Buljma, 1200 m, 24.7.1983, *Aeschimann 4018 — 4022* (G); Buljma supra Medak, 1400 m, 2.8.1909, *Degen s.n.* (W, WU); Vaganski vrh, 1700 m, 9.9.1955, *Mayer s.n.* (M); Versant N du Solilo, 1450 m, 26.7.1983, *Aeschimann 4079 — 4084* (G); Monte Santo Croatia, s.d., *Maly s.n.* (G). **Bosnie-Herzégovine:** Versant N du Vrh Šator, 1600 m, 29.7.1983, *Aeschimann 4161 — 4166, 4168 — 4172* (G); Šator planina, 1600 m, 17.7.1904, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Westhang des Prenj-Gipfels, 1750 m, 19.7.1929, *Ginzberger s.n.* (WU); Veliki Grenj, 11.7.1931, *Losching s.n.* (WU); Gipfelregion des Veliki Prenj, 19.7.1929, *Ronniger s.n.* (G, W); Velika Vlačina, sur Bogodol, Čabulja, 1600 m, 1.8.1983, *Aeschimann 4200 — 4204* (G); Čabulja planina, 1000 m, 10.7.1909, *Handel-Mazzetti s.n.* (WU); Klenci am Nordostfuss der Velez planina, 1400 m, 13.8.1905, *Janichen s.n.* (WU); Velez plan., 1700 m, 12.8.1889, *Murbeck 7430* (M); Bosnien: Maglic, 1700 m, 19.7.1970, *Oberwinkler 16839* (M). **Monténégro:** Ad Rogam sub M. Kom Kucki, 6.8.1891, *Baldacci s.n.* (WU); M. Kom Varojavicki, 26.7.1898, *Baldacci 312* (WU); Kom Kucki, 2000 — 2200 m, 1.7.1983, *Baltisberger & Lenherr 83 / 821* (G, ZT); Nordhängen der “Prokletija“, 1800 m, 18.7.1914, *Dörfler 503* (WU). **Macédoine:** Šar planina: Ljuboten, 1800 m, 1.7.1963, *Mayer s.n.* (M).

Albanie

Cav Valbous, 3.8.1928, *Schütt s.n.* (G).

Italie

Ascoli: Sasso Borghese / Monti Sibillini, 1900 m, 15.8.1983, *Aeschimann 4483 — 4497* (G). **Rieti:** Monte Terminillo, 2000 m, 14.8.1983, *Aeschimann 4455 — 4463* (G); Mte. Terminillo, 2100 m, 20.8.1965, *Merxmüller & Grau 20756* (M). **L'Aquila:** Montagna della Scindarella / Gran Sasso d'Italia, 2050 m, 12.8.1983, *Aeschimann 4407 — 4426* (G); Val Inserrata / Monte Sirente, 1620 m, 11.8.1983, *Aeschimann 4400 — 4402* (G); In glareosis Montis Sirente in Aprutio Val Lupara, 1800 m, 7.1878, *Groves s.n.* (G); SW du Guado di Coccia, près Campo di Giove, Montagna della Maiella, 1400 m, 10.8.1983, *Aeschimann 4369 — 4377* (G). **Pescara:** La Majella, in glareosis loco Altipiano della Rapina, 2100 m, 27.8.1898, *Rigo 537* (G, G-BU, WU). **Chieti:** Valle di Taranta, Montagna della Maiella, 1480 m, 8.8.1983, *Aeschimann 4294 — 4305* (G); Valle di Taranta, Montagna della Maiella, 1800 m, 9.8.1983, *Aeschimann 4333 — 4357* (G).

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique pour son généreux appui (projets n^{os} 3.571-0.79 et 3.278-0.82), ainsi que M^{me} D. Wüst-Calame, qui a dessiné les cartes et les graphiques. Nous n'aimerions pas non plus manquer de remercier très chaleureusement le professeur G. Bocquet, notre directeur de thèse, dont tous les précieux conseils et remarques, ainsi que les structures et moyens mis à disposition, nous ont permis de mener à bien ce travail et la série qui a précédé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AESCHIMANN, D. (1981). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. La sous-espèce glareosa dans les éboulis de Bourgogne. *Saussurea* 12: 33-47.
- AESCHIMANN, D. (1983a). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Traitement numérique des populations des Alpes occidentales et de la Bourgogne. *Candollea* 38: 155-202.
- AESCHIMANN, D. (1983b). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Nouvelles localités pour les sous-espèces glareosa et prostrata. *Candollea* 38: 211-216.
- AESCHIMANN, D. (1983c). Le *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae), évolution vers une mauvaise herbe. *Candollea* 38: 575-617.
- AESCHIMANN, D. (1984a). Un exemple d'évolution vers le caractère “mauvaise herbe”: le cas du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae). *Rech. Agronom. Suisse* 23 (1/2): 121-130.

- AESCHIMANN, D. (1984b). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Morphologie de la graine. *Candollea* 39: 135-149.
- AESCHIMANN, D. (1984c). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Traitement numérique des populations des Alpes et de quelques chaînes voisines. *Candollea* 39: 399-415.
- AESCHIMANN, D. (1984d). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Bibliographie. *Candollea* 39: 417-422.
- AESCHIMANN, D. (1985). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Cartes de distribution. *Candollea* 40: 57-65.
- AESCHIMANN, D. & G. BOCQUET (1980). Les types biologiques du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae). *Candollea* 35: 451-495.
- AESCHIMANN, D. & G. BOCQUET (1983). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Notes nomenclaturales. *Candollea* 38: 203-209.
- AESCHIMANN, D., J.-M. MASCHERPA & G. BOCQUET (1981). Etude biosystématique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Méthodologie. *Candollea* 36: 379-396.
- ASCHERSON, P. & P. GRAEBNER (1929). *Synopsis der mitteleuropäische Flora*. (Vol. V, 2). Engelmann, Leipzig.
- BOCQUET, G. & D. AESCHIMANN (1981). Une modification de la classification des formes biologiques d'Ellenberg & Mueller-Dombois. *Candollea* 36: 271-278.
- BOCQUET, G., B. WIDLER & H. KIEFER (1978). The messinian model. A new outlook for the floristics and systematics of the mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- BONNIER, G. (1894). Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann. Sci. Nat. Bot.* (7^e sér.) 20: 217-360.
- BRADSHAW, A. D. (1962). The taxonomic problems of local geographical variation in plant species. *Publ. Syst. Assoc.* 4: 7-16.
- BRIQUET, J. (1906). *Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec un aperçu sur les Alpes en général*. Extrait des résultats scientifiques du congrès international de botanique de Vienne 1905, pp. 130-173, Fischer, Jena.
- CAIN, S. A. (1944). *Foundations of plant geography*. Harper, New-York & London, 556 pp.
- CHATER, A. O. & S. M. WALTERS (1964). *Silene* L. In: TUTIN, T. G. & al. (eds.): *Flora europaea*, vol. 1, pp. 158-181. University Press, Cambridge.
- DAVIS, P. H. & V. H. HEYWOOD (1973). *Principles of angiosperm taxonomy*. Krieger Publishing Co., New-York, 558 pp.
- DU RIETZ, G. E. (1940). Problems of bipolar plant distribution. *Acta Phytogeogr. Suecica* 13: 215-282.
- GRANT, V. (1981). *Plant speciation*. Ed. 2. Columbia University Press, New-York, 563 pp.
- HANTKE, R. (1978-1983). *Eiszeitalter*. (3 vols.). Ott, Thun.
- JEANMONOD, D. (1984). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1983). Propositions pour un traitement biosystématique du *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae). *Candollea* 38: 267-295.
- KLEBELSBERG, R. (1949). *Handbuch der Gletscherkunde und Glazialgeologie*. (2 vols.). Springer, Wien.
- LANDOLT, E. (1967). Gebirgs- u. Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. *Bot. Jahrb. Syst.* 86: 463-480.
- MARSDEN-JONES, E. M. & W. B. TURILL (1957). *The bladder champions (Silene maritima and S. vulgaris)*. Ray Society, London, 378 pp.
- MESSERLI, B. (1967). Die eiszeitliche und die gegenwärtige Vergletscherung im Mittelmeerraum. *Geogr. Helv.* 3: 105-228.
- NEGODI, G. (1928-1929). Studio monografico sulla *Silene angustifolia* (Mill.) Guss. con particolare riguardo alle forme italiane. *Arch. Bot. Sist.* 4: 40-71, 138-153, 217-272; 5: 24-45, 111-141.
- PENCK, A. & E. BRÜCKNER (1909). *Die Alpen im Eiszeitalter*. (3 vols.). Tauchnitz, Leipzig.
- RECHINGER, K. H. (1983). Betrachtungen über geographische Rassen vom Standpunkt der Flora Iranica. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 93(2): 193-194.
- SCHWARZBACH, M. (1974). *Das Klima der Vorzeit*. (Ed. 3). Enke, Stuttgart, 380 pp.
- TURILL, W. B. (1939). Principles of plant geography. *Bull. Misc. Inf.*: 208-237.
- TURILL, W. B. (1946). The ecotype concept, a consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends. *New Phytol.* 45: 34-43.
- VALENTINE, D. H. & A. LÖVE (1958). Taxonomic and biosystematic categories. *Brittonia* 10: 153-166.
- WOLDSTEDT, P. (1954-1965). *Das Eiszeitalter. Grundlinien einer Geologie des Quartärs*. (3 vols.). Enke, Stuttgart.