Zeitschrift: Archives des sciences [1948-1980]

Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève

Band: 21 (1968)

Heft: 2

Artikel: De evolutione annotamenta aliqua silenis et imprimis earum section physolychnide inducta

Autor: Bocquet, G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-739407

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: 16.07.2025

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

DE EVOLUTIONE ANNOTAMENTA ALIQUA SILENIS ET IMPRIMIS EARUM SECTIONE PHYSOLYCHNIDE INDUCTA

PAR

G. BOCQUET

RÉSUMÉ

Quelques considérations d'ordre évolutif sont ici avancées en marge d'une monographie des *Silene* sect. *Physolychnis* (à paraître). Notamment, ce travail propose la valorisation évolutive d'un certain nombre de critères morphologiques en vue d'études ultérieures dans le genre *Silene*. Il aborde aussi les notions d'« endo- » et d'« exoévolution », ainsi que celle d'« archétype ». Une interprétation nouvelle de la fleur des *Caryophyllaceae* est proposée, qui reconnaît une double tendance primitive vers la gamosépalie et la gamopétalie. Cette tendance ancestrale s'est plus ou moins complètement réalisée ou a pu régresser dans les différents groupes de la famille. Les relations s'établissent alors bien différemment des conceptions classiques; d'abord à l'intérieur de la famille, où les Silénoïdées prennent un caractère conservateur; à l'extérieur de la famille aussi, où des rapports naturels peuvent s'admettre désormais sans difficulté avec les *Primulales* ou d'autres Métachlamydées. La gamopétalie correspond à un niveau évolutif et non pas à une parenté naturelle, ce qui est une condamnation des Archichlamydées et des Métachlamidées en tant que groupes phylogénétiques. Finalement, des remarques d'ordre plus général sont présentées sur l'établissement des dérivations phylogénétiques, sur le polyphylétisme et le déroulement de séquences évolutives déterminées par l'interaction du milieu intérieur et du milieu extérieur.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Zusammenhang mit einer monographischen Bearbeitung von *Silene* sect. *Physolychnis* (noch nicht erschienen) ergeben sich neue Gesichtspunkte über deren Abstammung und Weiterentwicklung. Vor allem soll der Wert einiger morphologischer Eigenschaften für die Entwicklungsgeschichte im Hinblick auf zukünftige Arbeiten über die Gattung diskutiert werden. Es soll auch versucht werden, die Begriffe „Endo-" und „Exoevolution" wie auch den Begriff „Archetyp" zu fassen. Eine neue Auslegung der Caryophyllaceen-Blüte berücksichtigt eine Tendenz zur Gamosepalie einerseits und zur Gamopetalie andererseits. Diese als ursprünglich aufgefasste Tendenz hat sich entweder mehr oder weniger vollständig durchgesetzt, oder sie wurde bei verschiedenen Gruppen der Familie unterdrückt. Die gegenseitigen Beziehungen laufen demnach anders als nach den klassischen Auffassungen und zwar zunächst innerhalb der Familie, in der *Silene* als erhaltendes Element erscheint, dann aber auch über die Familie hinaus, weil so von nun an ohne Schwierigkeit natürliche Beziehungen mit den Primulaceen und anderen Metachlamydeen angenommen werden können. Die Gamopetalie entspricht einer Entwicklungsstufe und bedeutet an sich keinen Beweis für natürliche Verwandtschaft. Dies kommt einer Aberkennung der Archichlamydeen und der Metachlamydeen als einheitlichen Gruppen gleich.

Am Schluss folgen mehr allgemeine Bemerkungen über die Anordnung phylogenetischer Ableitungen, über die Polyphyletie und über die Folge bestimmter Entwicklungsabläufe unter dem Einfluss innerer und äusserer Milieufaktoren.

Une révision monographique de la section *Physolychnis* (Benth.) Bocquet du genre *Silene* L. nous a permis d'ordonner cette section en sous-sections naturelles (monographie à paraître). Nous reconnaissons par la même occasion l'unité de la section, malgré son aire considérable et en apparence disjointe (BOCQUET 1968*c*). Cette aire se répartit en quatre domaines floristiques:

Asie centrale, Arctique, Amérique du Nord et Amérique du Sud.

La section *Physolychnis* se présente comme une collection de plantes orophytiques ou arctiques, accompagnées de quelques espèces steppiques des plateaux ou du pied des grandes chaînes tertiaires. Dans un précédent travail, nous justifions notre conception de l'unité de l'aire de la section en montrant que, en dépit de certaines solutions de continuité, les représentants des *Physolychnis* jalonnent les grandes voies de migration que prirent les protosilènes (BOCQUET 1968*c*).

Cette nature conservatrice se retrouve dans les aspects morphologiques des *Physolychnis* sous la forme de caractères primitifs, persistant malgré l'acquisition de spécialisations adaptatives récentes dans les milieux haut-alpin et steppique. Nous expliquons la nature conservatrice de la section par son caractère rélictuel: elle comporte de nombreux endémismes alpins isolés et, à notre avis, engagés dans une sorte de « fossilisation vivante ». Nous avons également discuté, pour les espèces steppiques, de l'effet conservateur de la cléistogamie (BOCQUET 1968*a*).

Citons pour mémoire les principaux de ces caractères morphologiques primitifs: présence de cinq carpelles, ouverture de la capsule par des valves simples (les « dents » de la capsule), un anthophore court, la formation fréquente d'une aile simple sur la graine.

Notre conclusion est que la section *Physolychnis* est directement issue des formes ancestrales qui ont assuré la migration et la dispersion du genre *Silene*. Pour l'histoire et l'évolution du genre *Silene*, la section *Physolychnis* revêt donc une importance considérable. Il nous parait en conséquence utile de regrouper ici nos hypothèses de travail, puisque d'elles dépendent nos regroupements systématiques et leur valeur phylogénétique.

Nous traiterons d'abord de la valorisation évolutive des caractères morphologiques, ce qui en fait constitue une base pour des études ultérieures dans le genre *Silene ;* puis nous reconsidérerons la position des *Silenoideae*, que nous reconnaissons comme primitives. Ceci nous amènera à réévaluer les connections interfamiliales des *Caryophyllaceae*. Enfin nous passerons à quelques points d'ordre plus général concernant la valeur de la gamopétalie en tant que caractère phylogénétique, les dérivations phylogénétiques, le polyphylétisme, les séquences évolutives, toutes considérations inspirées de notre travail sur les *Physolychnis*, mais de valeur plus générale.

Pour une liste des 61 espèces conservées dans la section *Physolychnis*, on se reportera à notre « fundamentum nomenclaturae », qui donne toutes les synonymies (BOCQUET 1967).

a) Valorisation évolutive des caractères employés pour la classification des Physolychnis

Dans un précédent travail, nous avons analysé par le détail l'ensemble des caractères morphologiques d'importance taxonomique dans la section *Physolychnis* (Bocquet 1968*c*). Nous avons discuté de la valeur adaptative et de la variabilité de ces caractères. Nous voulons maintenant extraire de notre précédente analyse une liste récapitulative qui soit valorisée sur le plan évolutif: c'est la base sur laquelle nous établissons l'homogénéité de la section.

Dans cette liste nous n'opposons pas des « caractères primitifs » à des caractères « évolués »; nous préférons établir des dérivations adaptatives opposant des caractères « non spécialisés » à des caractères « dérivés ». Les caractères sont énumérés dans un simple ordre logique: il ne nous parait pas possible d'établir une hiérarchie entre les différentes rubriques de cette liste.

Non spécialisé :	*Dérivé :*
Bisannuels ou pérennants à vie courte	Annuels ou au contraire pérennants à vie longue
Souche faiblement développée	Souche forte
Herbacé: structure secondaire avec lignification peu importante	Ligneux: formations ligneuses secondaires massives dans la souche, qui devient suffrutescente
Taille moyenne à haute: 20 à 100 cm	Taille basse: surtout acaulescence et prostration sur le sol
Hémicryptophytes	Chaméphytes, plantes à rosettes fausses ou vraies, plantes en coussin ou hérisson
Tige rameuse	Tige simple
Feuilles: elliptiques, membraneuses, glabrescentes, vertes	Feuilles: orbiculaires ou au contraire linéaires, coriaces ou charnues, velues, velues-glanduleuses, nigrescentes
Inflorescence en grappe de dichasiums simples ou composés (thyrse)	Inflorescence en dichasium composé ou simple, en faux épis, très réduite ou uniflore
Calice: à 10 nervures	Calice: à 20 nervures ou plus

Non spécialisé :	*Dérivé :*
cylindrique ou cylindro-campanulé	ovoïde ou vésiculeux
moyen	très petit ou au contraire très enflé
gamosépale	dialysépale
deux à trois fois plus long que large	très allongé: ce caractère est lié à l'allongement de l'anthophore
Anthophore court	Anthophore long
Etamines un peu exsertes	Etamines incluses (autogamie) ou très exsertes (entomogamie)
Pétales exserts	Pétales inclus
normaux	réduits (autogamie)
couleur sale (de pourpre à verdâtre ou brunâtre)	couleur pure, blanche ou rose vive
Carpelles 5	Carpelles 3
Ovaire « pluriloculaire »	Ovaire « uniloculaire »
Capsule incluse à maturité dans le calice ou affleurant sa gorge	Capsule nettement exserte
Dents (valves) de la capsule simples	Dents bifides
Graines du type tuberculé	Graines ailées ou papilieuses
nombreuses	peu nombreuses
petites	grosses
Allogamie	Autogamie
Fleur dressée	Fleur nutante (caractère lié à l'autogamie)

Remarquons que cette liste de valorisations évolutives n'est strictement valable que pour les *Physolychnis*. Elle peut toutefois s'appliquer à l'ensemble du genre *Silene* à condition de prendre en considération des critères supplémentaires, notamment des spécialisations adaptatives comme la présence de racines tubéreuses, d'écailles sur le calice, etc. Cette liste est encore utilisable en grande partie dans le cadre familial, mais peu de dérivations ont une valeur générale [1].

[1] Voir aussi l'introduction du travail de CHOWDHURI, 1957.

b) Endoévolution et exoévolution

En fait, dans notre liste, trois caractères paraissent dépasser le cadre des *Caryophyllaceae :*

1) la réduction du nombre des carpelles; 2) la résorption des cloisons ovariennes et 3) la réduction du nombre des ovules.

Ces tendances se retrouvent dans de nombreuses familles. Il faudrait y ajouter également les fusions d'organes, qui sont responsables d'une part de la gamopétalie, d'autre part de l'épigynie [1]; de même les fontes d'organes, la diminution du nombre des pièces florales et la zygomorphie se manifestent partout chez les Phanérogames.

Or, ces phénomènes généraux ne peuvent pas, ou pas toujours, ou pas entièrement s'expliquer par une adaptation au milieu extérieur.

Il nous faut considérer que le milieu intérieur est appelé à varier lui aussi, souvent bien entendu en fonction des adaptations au milieu extérieur; mais parfois aussi en vertu de réorganisations nécessaires de processus métaboliques ou d'organes, d'améliorations tendant vers un fonctionnement plus économique, de corrélations nouvelles au sein de l'organisme, mais n'impliquant, au moins directement, que le milieu intérieur. Il est raisonnable de penser que l'information génétique et les transferts de fonctions impliqués par cette évolution à causalité interne se déroulent en tout point comme ceux de l'évolution d'origine adaptative. Dans le cas des *Silene*, un bon exemple de cette endoévolution est la réduction du nombre des carpelles.

Cette diminution du nombre des carpelles, la régression des cloisons ovariennes et la réduction du nombre des ovules produisent finalement l'ovaire à placentation basilaire des *Paronychia.* Des soudures s'y associent, qui doivent elles aussi ressortir davantage d'une évolution interne que d'une action du milieu extérieur. Cette « voie évolutive » (evolution trend) vers un ovaire simplifié et en position infère ne nous parait avoir que peu ou pas d'utilité adaptative externe.

Nous proposerions volontiers les termes d'« endo- » et d'« exoadaptation » et d'« endo- » et d'« exoévolution ». Il nous faut ici citer F. Chodat (in Piaget 1966: 137):

« Les contraintes internes réciproques — allant des interférences d'informations géniques aux corrélations d'organes au sein de l'être total — par leur variété et l'amplitude de leurs écarts exercent une influence morphogène qui dépasse largement celle du monde ambiant, plus constant. Le résultat auquel conduisent les diverses opérations de l'épigénèse mériterait d'être considéré comme une "endoadaptation"». En taxonomie, où l'on travaille surtout avec des caractères adaptatifs, on s'aperçoit moins de l'effet morphogène de ces endoadaptations que peut être en physiologie: l'importance des adaptations au milieu extérieur parait alors prépondérante: le

[1] Voir pour les définitions Douglas, 1957.

milieu peut être certes relativement constant, mais les temps géologiques sont longs et les végétaux se déplacent et conquièrent de nouveaux milieux. Nous pensons donc bien que la plupart des caractères extérieurs d'un organisme ont une valeur adaptative, même quand cette valeur adaptative échappe à notre analyse immédiate: bien des caractères d'ailleurs peuvent être des « souvenirs » et avoir eu une valeur adaptative dans des circonstances déterminées du passé. Par contre, des modifications de processus et d'organes plus profondément placés, qui échappent, par leur position protégée même, à l'influence directe ou indirecte du milieu, ne peuvent s'expliquer que par endoadaptation et endoévolution: réduction du nombre des carpelles et autres organes floraux, fontes d'organes, changements dans le tracé des vaisseaux, etc.

Ces deux types d'évolutions ne sont, en botanique du moins, pas souvent distingués: la seule évolution adaptative externe est rendue responsable des transformations du monde végétal. Or, l'adaptation au milieu extérieur est finalement plus épisodique que la résolution des problèmes internes, qui se posent identiques à toutes les familles végétales, en vertu de la simple ressemblance morphologique et des rapports similaires ainsi établis entre les organes. En cela nous rejoignons entièrement F. Chodat.

Ajoutons que endo- et exoadaptation sont deux pôles extrêmes, deux « cas limites », et qu'en réalité tout processus aura son aspect endo- et son côté exoadaptatif; simplement, certains phénomènes se situent plus près de l'un ou de l'autre pôle.

c) L'ARCHÉTYPE ET LES PROTOSILÈNES

Il faut également souligner que les dérivations évolutives proposées dans notre liste ne sont valables dans leur ensemble que pour le proche passé des *Silene*, c'est-à-dire la période de migration et de spéciation du genre (vraisemblablement la seconde moitié du tertiaire: cf. BOCQUET 1968*c*). Des protosilènes de la première vague d'expansion du genre aux espèces actuelles, l'écart morphologique et génétique n'est certainement pas si grand qu'il faille s'attendre à des comportement adaptatifs sensiblement différents. On peut en d'autres termes espérer une certaine continuité évolutive au long de cette période relativement brève et homogène. Par contre, rien ne peut nous faire préjuger des modalités évolutives qui ont régi les organismes dont sont eux-mêmes issus les protosilènes.

Ainsi le thyrse, inflorescence volumineuse sous-jacente dans tout le genre *Silene*, nous paraît primitif. Mais sans doute ce thyrse était lui-même le fruit d'une longue évolution dans des climats plus humides et plus chauds, à saisons moins marquées. Il n'a d'autre part pas ou plus nécessairement existé chez tous les « protosilènes », mais il représente néanmoins une sorte de dénominateur commun dans le genre.

D'autre part, la morphologie comparée et la vascularisation des Caryophyllacées nous inclinent à penser que la gamosépalie et un certain degré de gamopétalie sont primitives dans le groupe[1]. Nous entendons par là que les ancêtres immédiats des Caryophyllacées possédaient ces qualités, probablement dérivées et donc secondaires déjà. Qu'elles aient depuis régressé vers une dialypétalie presque totale et une dialysépalie partielle, toutes deux tertiaires, n'interdit en effet nullement de postuler une phase dialysépale et dialypétale fort ancienne, primaire. Autrement dit, nous envisageons les Caryophyllacées comme un groupe où la fusion des pièces florales s'est dans un premier temps amorcée, pour avorter et régresser ultérieurement de façon inégale.

Il n'est d'ailleurs pas indispensable d'imaginer que la gamosépalie se soit nécessairement manifestée avec un même degré de perfection chez tous les ancêtres de la famille. Le rameau conservateur, les Silénoïdées, a parachevé son évolution gamosépale; il n'a donc pas pris le tournant regressif vers la dialysépalie adopté ailleurs dans la famille; il s'est ainsi figé dans le perfectionnement de l'archétype ancestral, dans une direction évolutive axée sur la pollinisation par les insectes à longue trompe. Chez les Alsinoïdées, la gamosépalie n'a pu exister que fugacement, par fidélité à l'archétype et céder le pas à une dialysépalie correspondant à des conditions écologiques nouvelles, avec des insectes à courte trompe. Chez les Paronychioïdées, l'archétype est effacé par des tendances progressistes internes conduisant à des réductions et des fusions d'organes importantes.

Des raisonnements analogues, postulant une évolution régressive tôt amorcée, pourraient s'appliquer certainement à bien des « Apétales », par exemple dans le phylum des Santalales et Olacales.

Le primitif et l'évolué apparaissent donc, dans une telle conception, comme des notions relatives dans le temps et devant être appréciées en fonction des périodes considérées de l'histoire d'un phylum. Relatives, elles le sont également à l'intérieur même des phylums: les séquences évolutives de lignées apparentées sont certes comparables, mais, en vertu des interactions avec les différents milieux, elles ne sauraient être ni isochrones, ni identiques dans leurs résultats: d'où les états évolutifs hétérobathmiques de nombreuses familles, états qui ne peuvent être interprétés que dans un cadre à la fois taxonomique et biogéographique.

Cette relativité nous a fait adopter ci-dessus l'opposition du « non différencié » au « dérivé », qui nous a guidé. Cette relativité rend également illusoire la reconstitution d'un protosilène, ou même l'utilisation trop confiante de fossiles, qui n'existeraient qu'en nombre limité (on n'en connaît d'ailleurs aucun qui soit assez ancien chez les *Silene*). Il nous a été par contre utile définir un *archétype*, une « Urpflanze », protosilène théorique sans existence réelle, mais constituant un étalon de référence.

[1] Voir Interprétation de la fleur.

Au départ de l'expansion des *Silene*, nous supposons donc les protosilènes déjà bien diversifiés en taxons de jeunesse évolutive et de spécialisation écologique variées. C'est une modification profonde du milieu physiographique et partant climatique (une orogenèse par exemple) qui va mettre en mouvement ce stock de formes en repos provisoire. Des voies géographiques nouvelles s'ouvrent et présentent un éventail bien défini de possibilités écologiques (des territoires alpins et orosteppiques vraisemblablement dans le cas des *Silene*). Les écluses ouvertes sont ainsi sélectives: ne passeront que les espèces dont la propre tolérance biologique correspond aux conditions diverses, mais néanmoins limitées, offertes par les « migration tracks ».[1]

L'observation montre que des organismes voisins soumis et adaptés à des contraintes écologiques analogues se ressemblent par convergence. Les espèces sélectionnées pour le « steeple chase » migrateur vont donc se rattacher à un canon morphologique, correspondant à un certain canon physiologique et écologique imposé par la nature écologique de la voie de migration.

C'est précisément ce canon morphologique que l'archétype exprime. En tant qu'abstraction, il résume les propriétés du peloton migrateur, sans qu'aucune des plantes impliquées n'ait eu à lui ressembler exactement; certaines ont même pu différer considérablement (comme les genres d'une famille peuvent s'écarter de la définition familiale). En fait, l'archétype est la définition d'un groupe disparu, qui en fixe la représentation pour les besoins du taxonomiste, sans l'engager définitivement ni la limiter à un nombre restreint d'individus. Sur l'ancêtre reconstitué, l'archétype a l'avantage de la souplesse que lui confère et son impersonnalité, et son imprécision même. Cette qualité est d'autant plus souhaitable que le groupe ancestral est en général mal ou indirectement connu; qu'il peut avoir comporté un essaim d'espèces nombreuses et variables; qu'enfin la sélection de départ était écologique et non point généalogique: ce ne sont pas nécessairement les espèces génétiquement les plus voisines d'un groupe qui se sont retrouvées sur le chemin de la migration.

A ce point, nous pouvons circonscrire l'archétype des *Silene :* le protosilène « d'invasion » est un pérennant à vie brève ou un bisannuel, plastique, peu lignifié, prolifique, avec une reproduction allogame efficace ou une tendance à l'autogamie (comme certaines mauvaises herbes ou « colonizing species »); sa vitalité correspondrait à celle de l'actuel *Silene vulgaris*. La tige est plutôt haute, un peu rameuse, bien feuillée; l'inflorescence est un thyrse multiflore, peut-être en voie de réduction; la fleur est médiocre avec un calice cylindrique plutôt court; l'anthophore est bref; l'ovaire compte cinq carpelles et les pétales sont exserts. Le calice est gamosépale, comme il a tendance a l'être chez toutes les Caryophyllacées d'alors, sans toutefois que le caractère soit nécessairement aussi accusé qu'aujourd'hui. Ecologiquement, ce sont des orophytes de montagnes tempérées, peut-être des espèces forestières ou de la limite des arbres.

[1] Rappelons ici les travaux de VAN STEENIS (1934-36).

Remarquons qu'une telle conception des protosilènes et de leur évolution s'accommode d'un climat tempéré à l'origine de la dispersion du genre, puis subissant une détérioration et une steppisation progressive. Ce sont là précisément les conditions offertes aux *Silene* dans la seconde moitié du tertiaire.

d) Interprétation de la fleur des Silénoïdées

Nous venons de postuler une gamosépalie primitive dans toute la famille des Caryophyllacées; nous émis la réserve que cette gamosépalie avait pu s'exprimer à des degrés divers chez les ancêtres des Caryophyllacées actuelles et qu'elle était probablement un caractère déjà dérivé.

Examinons maintenant les bases morphologiques de cette généralisation de la *gamosépalie ancestrale* chez les Caryophyllacées. Nous irons même plus avant en reconnaissant un faible degré de *gamopétalie* dans cette famille.

1° *La gamosépalie ancestrale généralisée.* Notre argumentation repose sur deux types de constatations:

α) La gamosépalie s'exprime le mieux chez les Silénoïdées. Cette sous-famille ne présente aucun des cas de fusion conduisant à une périgynie comparable à celle des Paronychioïdées. Une certaine tendance à la réduction du nombre des carpelles se manifeste, mais de nombreux représentants de la sous-famille conservent cinq styles. La fleur est par ailleurs isomère et complète. Les cloisons ovariennes ont peu régressé.

La fleur des *Silenoideae* est donc de structure archaïque et la gamosépalie se trouve ainsi, chez les *Caryophyllaceae*, associée à un ensemble conservateur: ce n'est pas une preuve, mais tout au moins une indication, de son ancienneté dans la famille.

β) Des sondages préliminaires à une étude comparée de la vascularisation et de la morphologie des Caryophyllacées nous ont permis d'observer chez certaines populations du *Moehringia muscosa* et du *Cerastium tomentosum* des vaisseaux abortifs intersépalaires, qui nous paraissent correspondre au départ des commisurales du calice des Silénoïdées [1].

D'autre part, la vascularisation du calice de *Paronychia kapela*, calice largement soudé à la base de l'ovaire, offre une grande ressemblance avec la vascularisation du calice des Silénoïdées (présence de commissurales fourchues en-dessous des dents du calice).

Enfin, le *S. cancellata* en Asie, les *S. thysanodes*, *S. genovevae* et *S. haumanii* en Amérique du Sud, ainsi que quelques cas tératologiques rencontrés chez le *Silene uralensis* nous montrent que la division du calice est possible chez un groupe à calice

[1] Ces observations demandent à être confirmées; nous espérons pouvoir entreprendre cette étude dans un proche avenir.

gamosépale. On peut envisager cette division comme une mutation atavistique, un souvenir donc du temps où les Caryophyllacées étaient dialysépales. Mais on peut avec autant de vraisemblance la considérer comme une tendance moderne dans toute la famille et qui apparaît avec une fréquence proportionnelle précisément au « modernisme » du groupe envisagé: exceptionnelle chez les *Silene*, elle est devenue la règle chez les Alsinoidées plus progressistes. Cette mutation est fixée, car une division du calice favorise la visite des glandes florales par les insectes à courte trompe, ce qui précisément s'accorde avec le passage à des climat plus secs ou plus froids connu par les *Caryophyllaceae* dans la seconde moitié du Tertiaire.

La morphologie et l'anatomie florale suggéreraient donc une gamosépalie ancestrale en régression.

A ce point une remarque s'impose: il est admis que l'évolution peut imiter des stades antérieurs, mais qu'elle ne les répète jamais exactement. Le retour à une dialysépalie primaire très ancienne par-delà la gamosépalie des ancêtres migrateurs serait en contradiction avec cette loi. En fait, il est peu probable qu'il s'agisse d'une régression de la soudure des pétales, c'est-à-dire d'un retour en arrière pur et simple. En effet, les *S. thysanodes*, *S. genovevae* et *S. haumanii*, entomogames, ont pour voisins géographiques et systématiques des espèces cléistogames qui ont conservé un calice soudé: les *S. argentinensis*, *S. mandonii* et *S. bersieri*. Chez ces trois espèces, les dents calicinales sont allongées et aiguës; elles sont même cuspidées chez le *S. bersieri*. Comme nous l'exprimons dans notre monographie à propos de cette espèce, cet allongement des dents chez des cléistogames pourrait être l'homologue de la fission du calice chez des entomogames: chez ces dernières, la base du calice régresse au profit d'un allongement des dents: le résultat est un calice profondément fendu ou apparemment dialysépale, mais d'origine gamosépale.

Un tel processus expliquerait la présence occasionnelle de commissurales abortives chez les Alsinoïdées.

L'ensemble de ces constations nous semble autoriser le postulat d'une gamosépalie primitive dans le groupe.

2° *Gamopétalie partielle*

Nous avons précédemment montré (BOCQUET 1968*b*) que la corolle des *Silene* fonctionne comme une corolle gamopétale: les auricules et les onglets compensent la dialypétalie au-dessus de la gorge du calice; la fleur des Silénoïdées est aussi bien adaptée à la pollinisation par des insectes à longue trompe que celle des Tubiflores par exemple.

En fait, cette corolle n'est pas entièrement dialypétale: sur une courte hauteur (1-5 mm.) les bases des pétales et des étamines sont soudées en anneau, comme nous l'avons décrit à propos du gonophore dans le travail sus-mentionné (BOCQUET 1968*b*). Cet anneau est très précisément l'homologue d'une corolle gamopétale à étamines soudées. Cette interprétation est confirmée par l'indépendance au moins

partielle du gonophore dans le lumen de l'anneau; par la présence aussi de traces pétalaires et staminales distinctes dans l'anneau, ainsi que par des traces de fusion visibles à l'extérieur de l'anneau. Par contre, la brièveté de l'anneau ne saurait en rien infirmer notre interprétation.

Nous considérons donc la corolle des Caryophyllacées, en particulier celle des Silénoïdées, comme partiellement gamopétale, ce qui peut correspondre soit à une tendance vers la gamopétalie, soit à une gamopétalie abortive et en voie de régression. C'est cette dernière hypothèse que nous préférons par analogie avec le calice.

Remarquons alors que l'ensemble de la fleur peut recevoir une interprétation homogène et remarquablement intéressante. Le *calice* a été le siège d'une forte tendance à la fusion, qui a abouti ici ou avorté et régressé ailleurs. La *corolle* et l'androcée ont connu une faible tendance à la fusion, qui a tourné court et régressé dans toute la famille, mais a pu être fonctionnellement suppléée dans certains groupes par le développement de la coronule et des auricules. Enfin, les *carpelles* montrent une tendance forte à la gamocarpie, toutefois incomplète sur les cloisons et en voie de régression. Au niveau de la corolle et du calice, les « exo-adaptations » sont responsables (problèmes de la pollinisation); au niveau des cloisons ovariennes, les « endo-adaptations » interviennent. Le curieux relai de la gamopétalie assumé par les auricules et la coronule est intéressant, car il laisserait supposer une interaction entre la régression des cloisons et l'échec de la gamopétalie: un cas de transfert de fonction défavorable se reportant de l'ovaire sur la corolle.

Notre interprétation de la fleur des Silénoïdées est importante à trois points de vue:

α) Elle permet d'établir de manière indiscutable le *caractère conservateur des Silénoïdées* par rapport au reste de la famille. Dans le genre *Silene*, les *Physolychnis* apparaissent alors comme une section tout particulièrement archaïque.

Ces conclusions sont opposées à celles de plusieurs botanistes dont BUXBAUM (1959, p. 31 notamment) qui voit l'origine des Caryophyllacées parmi les Alsinoïdées-Alsinées: « der Ursprung der *Caryophyllaceae* ist unter den Alsinoideae-Alsineae zu suchen ». Le plus grand nombre d'auteurs suivent d'ailleurs ce point de vue et il faut rappeler que ces opinions sont des hypothèses de travail qui ne peuvent être confirmées ou infirmées dans l'absolu.

β) Les *parentés familiales s'établissent dans un contexte* tout différent. Admettre une gamosépalie ancestrale dans la famille et une gamopétalie partielle, une tendance à la gamopétalie même, cela suffit à rendre plausibles des parentés chez les Métachlamydées: nous ne pensons pas aux *Gentianaceae*, proposées par BORBÁS (1903), mais aux *Primulales*, comme l'ont suggéré WETTSTEIN, HALLIER (1905), MURR (1904), PAX et HOFFMAN (in Engler, Pflanzenfam. ed. 2, 16*c*: 292); pour BESSEY (1897 et 1915), pour CRONQUIST (1957) la relation existe aussi. Les travaux immunologiques de MALLIGSON (1902) mériteraient d'être repris avec des techniques modernes d'analyse

des protéines: ils établissent une relation phytogénétique entre les *Primulales* d'une part et les *Caryophyllaceae*, *Portulacaceae* et *Basellaceae* d'autre part, par le truchement des *Amaranthaceae*, *Nyctagynaceae* et *Aizoaceae*. Notre propre conviction est qu'une étude de morphologie comparée, notamment sur les *Primulales*, rendrait ces rapports très évidents: organisation florale générale, ovaire et placentation, inflorescence, distribution géographique, présence de saponines dans les deux familles suggèrent le rapprochement.

C'est alors chez les *Myrsinaceae* et les *Theophrastaceae*, peut-être les *Ebenaceae*, qu'il faudrait chercher des indications sur les caractères des ancêtres communs au *Caryophyllales* [1] et aux *Primulales*. Nous adoptons en effet les vues d'Agnes ARBER (1928) sur le « bois ». Nous considérons que l'acquisition d'un fort appareil ligneux est une spécialisation irréversible au-delà d'un certain seuil. Les végétaux engagés dans cette « blind alley » voient leur rythme évolutif se ralentir; ils entrent dans une sorte de fossilisation vivante et vont ainsi conserver en partie des caractères archaïques.

En ce qui concerne les parentés des *Caryophyllaceae* et des *Caryophyllales*, nous aboutissons donc finalement à un groupement très proche du schéma de BESSEY (1897: 33), où les *Caryophyllales* se trouvent dans le proche voisinage des *Ebenales*, *Primulales*, *Ericales*, auxquels ordres nous ajouterions volontiers les Plumbaginales.

γ) Vues sous cet angle, gamosépalie et gamopétalie apparaissent comme des niveaux d'organisation, comme des types de solutions convergentes répondant à des problèmes de pollinisation identiques. Ces solutions ont pu être réalisées dans différents groupes; dans un cadre limité, elles peuvent être la preuve d'une parenté réelle, se manifestant par une réponse adaptative et morphogénétique semblable au milieu. Il est par contre douteux que dans l'ensemble des Métachlamidées la gamopétalie repose sur une origine commune.

Cette remise en question de la dialysépalie et de la dialypétalie, que nous venons d'appliquer aux *Caryophyllaceae*, pourrait être étendue à d'autres groupes, par exemple les Malvales qui ont parfois été rapprochées des Convolvulacées. Naturellement, ces spéculations doivent toujours s'appuyer sur une bonne connaissance de l'anatomie et de la systématique des groupes considérés.

Par cet exemple additionnel, nous voudrions montrer que le rejet des sous-classes des Archichlamydées et des Métachlamydées est une libération pour la pensée systématique. Nous devons extirper de nos classifications (et de nos esprits) les derniers restes des groupements de convergences. Ils ont hélas la vie dure, dans l'enseignement surtout, en raison de cette fallacieuse clarté que leur prête leur artificielle simplicité. Ils font néanmoins peser une hypothèque sur la systématique;

[1] Nous considérons l'ordre comme partiellement homogène, sans y admettre toutefois les *Chenopodiaceae*.

notamment la redoutable barrière de la gamopétalie obnubile trop souvent encore ceux-mêmes qui ne la reconnaissent plus formellement dans leurs systèmes: nous proposons son rejet définitif et complet.

e) Remarques sur les dérivations phylogénétiques

Nous avons eu soin de ne pas faire « dériver les Alsinoïdées des Silénoïdées »; nous avons seulement exprimé leur commune origine et le caractère plus conservateur des Silénoïdées, se manifestant par ce que nous estimons être des caractères primitifs.

Nous n'avons pas davantage « cherché les ancêtres des Caryophyllales chez les Théophrastacées et les Myrsinacées »; nous avons suggéré que ces deux dernières familles pourraient donner des indications sur ces ancêtres en vertu de leur caractère conservateur dû à leur option ligneuse.

Nous prenons en fait le plus grand soin à ne jamais établir de dérivations, mais seulement une parenté entre deux taxons actuels. Il est théoriquement possible, mais à notre avis pratiquement exclu (sauf dans les cas d'évolutions récentes de faible amplitude) qu'un taxon ancestral se conserve sans modifications tout en diversifiant une descendance. Le taxon ancestral se résout au contraire dans cette descendance. Les différents rameaux peuvent évoluer à la même vitesse, et dans ce cas chacun d'eux fournira à l'étude comparée des éléments équivalents pour la restitution de l'archétype. Le plus fréquemment, certains rameaux verront leur évolution ralentie, par l'influence du milieu, par l'autogamie, par l'acquisition d'un appareil ligneux massif accompagné d'un étalement des générations; dans ce cas, les rameaux lents, convenablement interprétés, fourniront davantage d'indications sur le taxon ancestral.

Mais en aucun cas ils ne devraient être désignés comme ancêtres.

Cette mise au point peut paraître un truisme: pourtant il s'agit là d'une erreur grave, fondamentale, qui est cependant des plus courantes et entache la plupart des raisonnements phylogénétiques. Elle est source de confusion, en contribuant à dissimuler de véritables rapports, comme la gamosépalie commune aux diverses *Caryophyllaceae ;* en contribuant à élever en d'autres points des barrières artificielles, comme la frontière Archichlamydées-Métachlamydées.

Une des conséquences de ces dérivations entre « fins de rameaux » est la querelle du bois: les ligneuses sont-elles primitives? Chez les espèces à fort développement ligneux (le « tree-habit » de Agnes Arber, 1928) on observe souvent la juxtaposition de caractères archaïques (comme l'actinomorphie chez les *Mimosoideae*) avec des caractères nettement évolués et dérivés, comme la simplification de la fleur et des fusions d'organes. Deux attitudes sont possibles: hésiter à faire descendre des groupes herbacés ou peu ligneux, juvéniles, en voie de spéciation active de ces ancêtres

immobilistes et semi-fossilisés dans la masse de leur bois; ou admettre allégrement cette filiation simpliste [1].

Le problème est résolu dès qu'on accepte de considérer le surdéveloppement du bois comme une évolution orthogénétique conservatrice: les groupes à grosses espèces ligneuses se sont tôt engagés dans une voie divergente, spécialisée. Détachés précocement d'un tronc en évolution, ils ont conservé certains des caractères primitifs qui signalaient le phylum à cette époque primitive; mais ils ont eu aussi beaucoup de temps pour acquérir des caractères hautement dérivés, dont un appareil ligneux volumineux. Ils se sont de ce fait engagés dans une allée conservatrice où le rythme des générations et conséquemment de l'évolution est freiné, allée finalement sans issue: ils sont devenus des fossiles vivants.

Remarquons à ce point que le ralentissement du rythme évolutif d'espèces fortement ligneuses dépend d'abord naturellement de l'allongement des générations: un à quelques siècles pour les grands arbres, par exemple. Mais ce ralentissement est aussi question de génétique de populations. Nous pensons qu'il est en fait multiplié par les conditions de reproduction particulières qui règnent dans un peuplement forestier naturel et stable: croisements en retour, élimination aveugle de la presque totalité de la descendance, rôle mineur de la sélection naturelle (la sélection est affaire en premier lieu de place disponible), immobilité géographique au sein de la stabilité climatique assurée par l'effet tampon de la forêt. Le facteur de ralentissement ne se situe pas dans les centaines, comme le voudrait l'allongement des générations: il atteint peut-être les 10.000, 100.000 ou même plus.

On trouvera une preuve paradoxale de ce ralentissement du rythme évolutif dans la variabilité considérable, mais souvent mineure, que présente une essence forestière. Les effets des disjonctions mendéliennes se fixent en vertu de la longueur même de vie des individus: en fait, l'allongement des générations correspond à une prépondérence de la multiplication végétative sur la reproduction sexuelle. Sur une période assez longue, on observera chez des population d'individus à longue vie l'apparition et la persistance de tout un éventail de combinaisons génétiques qu'une rapide succession de générations décimerait. On comparera cette variabilité à celles d'apomictes, où le mode de reproduction quasi-végétatif aboutit aussi à fixer la disjonction mendélienne issue de véritables croisements.

[1] Nous ne voulons pas ici reprendre le détail de la querelle du bois. Rappelons simplement que Agnes Arber, comme nous présentement, a affirmé la nature orthogénétique du « bois ». La majorité des botanistes par contre se rattachent à l'opinion de Eames, Sinnott et Bailey, qui ont vu dans les ligneuses les ancêtres des herbacées. Nous voudrions simplement insister sur la présence de formations ligneuses dans toutes les familles. Quand nous parlons du « bois », nous évoquons des formations massives, orthogénétiques, facilement fossilisables (donc mieux conservées dans les gîtes fossilifères et pour cela considérées comme plus anciennes); nous ne saurions les voir à l'origine d'herbacées peu spécialisées et en actives successions de générations.

Notons aussi que les idées présentées dans ce paragraphe sont nécessairement simplifiées à l'extrême et qu'il faudrait tenir compte de tous les cas d'espèces.

Enfin, nous pensons que ce ralentissement va surtout affecter l'endoévolution, car l'arbre reste soumis, vis à vis du milieu extérieur à une certaine pression adaptative source de variation. Ces arbres, et de façon plus générales toutes les plantes à puissantes formations ligneuses (chaméphytes, chasmophytes, etc.) vont accuser un certain retard par rapport à des parents de vie plus brève. En phylogénie, ce ne sont pas pour autant des ancêtres, mais seulement des témoins plus ou moins proches des ancêtres: comme tels, ils sont précieux, mais ne fournissent que des renseignements fragmentaires. Engagés dans une fossilisation vivante, ils se fossilisent au sens propre plus aisément que des espèces herbacées et plus délicates (voir AXELROD, 1952). A ce titre également, ils forment la source essentielle de nos renseignements sur les ancêtres des végétaux actuels. Mais dans ce cas encore, ils ne sont que des rameaux dérivés des souches ancestrales actives et plus plastiques (donc non fossilisées); ils faut les interpréter pour reconstituer les archétypes ci-dessus mentionnés.

A titre d'exemple, nous n'attachons que peu d'intérêt aux dérivations pourtant ingénieuses de HAGERUP (1934, 1936), qui rattache les Caryophyllales au même phylum que les Conifères et les Gnétales: ces ordres sont des « fins de séries »; ils n'ont pas de descendants directs. Ils sont trop dérivés pour fournir mieux qu'une indication sur les ancêtres des Angiospermes. Sous cette angle, ils peuvent aider à reconstituer des archétypes, éventuellement pour une généalogie des Caryophyllales. Par contraste, nous paraissent plus utiles et solides les filiations plus immédiates de Buxbaum, qui met en rapport les ancêtres des *Caryophyllales* et des actuelles *Illiciaceae*.

f) POLYPHYLÉTISME ET MONOPHYLÉTISME

Les dérivations phylogénétiques nous ont ramené à la notion d'archétype. Nous avons vu qu'une des raisons de préférer un archétype à une « reconstruction » était la pluralité possible, vraisemblable même des formes qui ont présidé à la naissance d'un grand groupe, comme les *Silene* par exemple. Admettre la nécessité d'un archétype, c'est donc un peu reconnaître l'origine polyphylétique du groupe. Nous disions plus haut de l'archétype qu'il exprimait une manière de dénominateur commun des formes qui ont participé à l'expansion du genre; que ces formes correspondaient à un certain spectre écologique et physiologique, donc à un canon morphologique déterminé, par convergence. Génétiquement, ces formes appartiennent certes à la même souche, encore que ce ne sont pas les plus proches parentes, nécessairement, qui se ressemblent le plus dans leur morphologie et leur physiologie. Il y aurait donc dans notre optique polyphylétisme au départ, mais polyphylétisme tempéré par l'appartenance à une souche génétique commune.

Qui dit monophylétisme, dit généalogie, dans le sens génétique du terme. Ce monophylétisme est probablement possible sur une échelle limitée, pour des différenciations localisées, récentes. Mais, à la naissance des espèces et des genres, nous

avons à compter avec des populations réparties sur des aires. Dès que ces aires entrent en expansion, et quelle que soit l'efficacité de l'hétérogamie au sein des populations, ces dernières cessent d'être homogènes. C'est là l'essence du polyphylétisme.

Prenons le *S. uralensis*. Comme les autres espèces du genre, il produit des mutants occasionnels et dispersés géographiquement, comme le mutant « pâle » (cf. f. *palea*, f. *albida*). Ces mutants sans intérêt sont éliminés. Par contre, dans le sud de l'aire du *S. uralensis*, une variété grêle et élancée s'est différenciée chaque fois que l'espèce rencontrait des biotopes très humides (voir le 35*aa*, *Silene uralensis* ssp. *uralensis* var. *uralensis*). L'aire est donc discontinue, subdivisée en une chaîne de loges écologiques semblables. Des écotypes s'y sont fixés, correspondant à une spéciation polytopique et incomplète. Un traitement logique serait d'attribuer un nom par niche ou groupe de niches écologiques: cette tendance génético-systématique ou écologico-systématique (qui est celle de NYGREN, 1949 ou de CLAUSEN, KECK et HIESEY par exemple) est en réalité inapplicable pratiquement en raison du foisonnement nomenclatural qu'elle occasionnerait. Du point de vue théorique, elle n'est pas davantage raisonnable: chaque population sise dans sa loge est issue du même stock génétique en dépit des variations locales de faible importance. Les réactions de ce stock génétique commun sont pareilles dans des milieux comparables. Malgré l'apparition polytopique de la variété, le phénomène est unique et se trouve le mieux mis en évidence sous un même nom. Nous devons admettre une certaine ambiguité, due à l'étalement géographique: il y a à la fois polyphylétisme (par l'apparition simultanée du taxon en plusieurs lieux) et monophylétisme (par appartenance à une souche encore très homogène).

Ce traitement systématique est raisonnable tant que les populations locales restent stables. Si par contre une ou plusieurs de ces races locales de la variété globale devaient être l'origine d'une nouvelle expansion et d'un nouveau développement systématique, l'accent devrait être mis sur l'origine polytopique et ainsi polyphylétique de la variété originale: en effet, les lignées issues des différentes niches écologiques divergeraient d'autant plus rapidement que les populations de départ seraient elles-mêmes différentes.

Dans le traitement systématique de pareils cas, il faut d'ailleurs s'appuyer sur une connaissance solide du groupe. L'existence de races polytopiques convergentes pourrait fort bien s'expliquer par la fragmentation d'une aire, par des phénomènes d'introgression aux points de contacts de deux aires ou encore par une convergence fortuite. De toute façon, la solution pratique de semblables problèmes taxinomiques réside à notre avis davantage dans la mise en évidence de phénomènes (convergences, débuts de spéciations, etc.) que dans un traitement généalogique, aléatoire faute de preuves.

Un autre exemple nous est fourni par les sous-sections himalayennes de la section *Physolychnis:* deux d'entre elles ont un caractère oro-steppique et une aire

plus étendue, les ssect. *Physolychnis* et *Songaricae ;* les deux autres sont confinées dans le domaine himalayen: ce sont les sous-sections *Nigrescentes* et *Indicae*, de caractère alpin. Les deux sous-sections steppiques occupent l'ensemble du domaine asiatique: les plateaux d'Asie centrale et les montagnes qui les entourent; les sous-sections alpines ont une répartition annulaire, écologiquement limitée aux chaînes de bordure. Les espèces de chaque sous-section se montrent étroitement apparentées entre elles. Toutefois, on peut répartir les espèces des deux sous-sections alpines en groupes de plus grande affinité: trois groupes chez les *Nigrescentes*, quatre chez les *Indicae*. Ces groupes se suivent le long de l'anneau montagneux et paraissent nettement conditionnés par la géographie (voir l'introduction aux ssect. *Indicae* et *Nigrescentes*). D'autre part, d'indéniables rapports existent entre les sections aux niveaux de ces groupes.

Cette distribution complexe des espèces donne l'impression de rapports réticulaires entre les taxa. Devant telle situation, deux attitudes sont possibles:

1° Déclarer comme HITCHCOCK et MAGUIRE pour les *Silene* américains (1947: 3-4) que certains apparentements sont possibles (« certain definite trends or lines of relationships may be recognized »), mais que le groupe paraît polyphylétique et ses affinités réticulées; qu'il n'y a alors aucun avantage à en répartir les représentants en sous-catégories trop nombreuses et peu satisfaisantes.

2° On peut essayer au contraire de procéder selon la méthode géographico-morphologique et tenter, même hypothétiquement, de reconstituer l'histoire du développement du groupe. On évitera d'obtenir ainsi soit des subdivisions trop nombreuses pour être utiles, soit discutables parce que fondées sur de pures convergences.

Reprenons ici le schéma qu'en deux fois nous exposons dans notre « Pars systematica » à propos des ssect. *Indicae* et *Nigrescentes*. Au départ, nous avons un groupe de populations, qui s'étend vers le sud, en éventail. Parti de la région angarique, il s'arrêtera sur le versant sud de la chaîne himalayenne, du Pamir en Chine, au seuil des pays tropicaux. Tant que l'aire est assez restreinte, ce groupe de populations garde un pool génétique commun. Quand l'éventail s'élargit, les plantes se répartissent en plusieurs secteurs correspondant à des voies géographiques préférentielles, qui graduellement s'isolent. Chaque secteur subit une différenciation adaptative sur les zones écologiques: climat alpin, montagne, steppe. Chaque secteur débute homogène, mais termine son expansion divisé en « lames » adaptatives, que le cloisonnement géographique découpe en espèces. Les espèces des différentes « lames » d'un secteur géographique sont apparentées par une série de particularités d'amplitude faible, mais généalogiques, donc monophylétiques, liées à l'emprunt d'une même voie géographique d'expansion, liées donc au « secteur ». D'autre part, les différentes espèces des « lames » écologiques correspondantes des différents secteurs géographiques se ressemblent par tout un ensemble de caractères adaptatifs

similaires et voyants, d'amplitude considérable, résultant de l'action morphogénétique de milieux comparables sur des génômes en évolution parallèle, mais issus d'une souche commune. D'un secteur à l'autre, les espèces de même caractère écologique vont donc différer par les caractères généalogico-géographiques ci-dessus mentionnés, mais à l'intérieur des secteurs elles possèdent en commun et caractères adaptatifs, et caractères généalogiques: les affinités sont alors très grandes, d'où l'origine des groupes rencontrés chez les sous-sections *Nigrescentes* et *Indicae*.

Ces petits groupes d'espèces apparaissent dès le début du travail taxonomique. On peut en vertu de ce qui précède s'attendre entre eux à deux types de liaisons:

1° des affinités purement généalogiques s'inscrivant dans un contexte géographique et monophylétique;

2° des liens de convergence, ou mieux de parallélisme, entre des lignées géographiquement et génétiquement en voie de séparation: c'est l'aspect polyphylétique. Mais ces liens traduisent les réactions similaires de génômes encore étroitement apparentés par une ascendance commune, relativement proche: c'est l'aspect monophylétique à nouveau.

A la lumière de cette analyse, l'existence de petits groupes d'espèces s'explique, comme s'expliquent les relations réticulées qui les unissent. En fait, nous voyons les plantes se spécier dans un système tridimensionnel: deux dimensions géographiques et une dimension écologique. Cette spéciation se réalise entre deux pôles, le monophylétique, qui est l'origine dans le pool ancestral commun; le polyphylétique, qui résulte de la dispersion géographique et écologique.

En vertu de cette analyse, se contenter, comme Hitchcock et Maguire, d'établir quelques lignées d'affinités interspécifiques revient à se cantonner dans le monophylétisme et à se refuser à tout groupement de convergence. Ce point de vue est parfaitement justifiable. Il a cependant le défaut de n'être pas très utile pratiquement, car des subdivisions facilitent la reconnaissance des plantes. Sur le plan théorique, il ne met pas en évidence la structure du groupe.

L'établissement de subdivisions (dans notre cas des sections et sous-sections) morphologico-géographiques, par contre, est la reconnaissance du caractère ambigu de la spéciation; c'est admettre qu'un traitement monophylétique pour des groupes d'une certaine ampleur est utopique; que par leur nature même les processus de spéciation ressortissent d'une double nature: monophylétique par rattachement à un tronc génétique commun et polyphylétique ultérieurement par diversification; c'est aussi reconnaître que des relations simples, linéaires à l'intérieur de groupes n'existent que dans un cadre systématique limité et dans des conditions géographiques particulières (par exemple la suite linéaire des quelques espèces de la ssect. *Genovevanae* le long des Andes, le long donc d'une aire elle-même linéaire).

Dans le cas de nos sections himalayennes, les espèces considérées sont des endémiques ou des espèces reliques; elles ne semblent plus être en mouvement d'un

point de vue géographique ou évolutif; les espèces ont atteint leur expansion maximum; la spéciation est complète: c'est le stade où l'aspect polyphylétique des processus de différenciation spécifique est le plus sensible. Si par contre certains des secteurs, restés junéviles, reprenaient leur évolution, les centres secondaires ainsi créés se retrouveraient au plus près du pôle monophylétique.

Nous croyons que l'évolution est faite d'emboîtements successifs, d'éventails monophylétiques au départ, à l'arrivée polyphylétiques, avec perte ou fossilisation vivante de nombreux rameaux et nouveaux départs sur ceux des rameaux capables de rejuvénilisation.

g) Séquences évolutives

Nous venons en quelque sorte de « tempérer » la notion de polyphylétisme. A notre avis, tout se passe, aux yeux du monographe, comme si des lignées géographiquement isolées ou en voie d'isolement, mais issues d'un stock génétique commun, réagissaient identiquement à des modifications identiques du milieu. Sans doute, chaque secteur de migration se caractérise-t-il par ses propres accidents génétiques, souvent mineurs; sans doute aussi les milieux ne sauraient-ils être rigoureusement identiques. Il s'ensuit que, plus l'appartenance au stock génétique commun est lointain (ou plus les taxa comparés sont d'ordre supérieur, si l'on préfère) plus ce « tir » génétique accusera de dispersion. Nous pourrions parler d'une loi des « évolutions comparables », qui serait un cas particulier des phénomènes de convergence appliqué à des rameaux d'identique origine génétique. Cette loi des évolutions comparables s'appliquerait aux groupes d'origine commune, mais entré en divergence. Il suffit de s'attacher à l'anatomie comparée d'une famille ou à la révision d'un groupe d'une certaine ampleur pour se persuader de ces « évolutions comparables ».

Si l'on pense aux passereaux de Darwin, cela revient à dire que des individus provenant d'une population génétiquement homogène et mis à l'isolement sur des îles rigoureusement identiques redonneraient dans chaque cas un même éventail d'adaptations comparables (à l'exception toutefois des petits accidents génétiques d'importance compétitive nulle ou négligeable, conservés au hasard).

Qu'arriverait-il si ces mêmes passereaux étaient mis à l'isolement dans des niches constantes et uniformes, comparables au milieu d'origine? Nous pensons que les descendants formeraient des populations homogènes et comparables d'une niche à l'autre; toutefois, une évolution se manifesterait, probablement dans une mesure moindre que celle de populations plus vastes, où l'information génétique est plus large.

Cette évolution serait une endoévolution, par endoadaptation. Nous postulons l'identité des descendances en considérant que l'évolution du système autorégulateur complexe représenté par un être vivant ne peut avoir, tous paramètres extérieurs

fixés, qu'une ligne d'évolution, celle du fonctionnement optimum et le plus économique. Nous envisageons ainsi une manière de prédestination, non pas transcendantale dans son essence, mais de nature autorégulatrice et statistique, conditionnée par les éléments mêmes de départ.

Si ce postulat se vérifie (et il s'harmonise en fait avec les constatations d'un monographe) il faut alors considérer que l'influence morphogène du milieu vient s'insérer dans un déroulement évolutif, un « pattern » à causalité interne, prédéterminé. Dans ce cas, l'époque de cette influence extérieure va compter autant que sa nature. En effet, les niveaux organiques touchés par l'action morphogène seront fonction du stade atteint par la plante à ce moment de son endoévolution. De même, des successions d'influences identiques, mais intervenant dans un ordre différent produiront sur l'organisme des effets également différents.

Ceci revient à dire que la prédestination évolutive (ou déroulement préfixé de l'endoévolution), que nous venons d'évoquer, va affecter les organes, et plus particulièrement ceux de la fleur, selon une séquence toujours pareille et inéluctable dans un même groupe, issu d'un tronc génétique commun. Il en résulte chez ces êtres que ce qu'on pourrait appeler la « réceptivité adaptative » va se situer dans le temps à des niveaux organologiques différents et successifs, selon une séquence dépendant de l'endoévolution, tout aussi immuable qu'elle et par conséquent caractéristique du groupe. Nous avons ainsi un corollaire à notre loi des évolutions comparables dans les groupes en voie de séparation: la loi des « séquences morphologiques comparables »: c'est en une succession déterminée que les représentant d'un groupe voient leurs organes répondre par des modifications adaptatives aux sollicitations du milieu.

Deux auteurs ont particulièrement bien illustré ces séquences évolutives comparables: ROBERTY (1947, 1960, 1964) et ROBERTY et VAUTIER (1964). Dans leur essai sur les Polygonacées, ces deux auteurs (1964: 13-14) proposent une classification des genres fondée sur la reconnaissance de six « niveaux successifs de vieillissement »: soit les niveaux A périanthe, B hypanthe, C périanthe-hypanthe (concrescence), D involucre, E périanthe-achaine (accrescence) et F achaine seul. Dans la conception des auteurs, une adaptation identique se concrétisera sur des niveaux différents suivant son âge. Ainsi la formation d'ailes anémochores pour la dispersion de la diaspore s'actualise chez les *Brunnichia* sur l'hypanthe (niveau B, ancien); sur les tépales externes et l'hypanthe chez les *Bilderdykia*, un genre plus récent (niveau C); sur la marge de l'involucre chez les *Eriogonella* (niveau D); par un élargissement extrême des tépales chez les *Antigonum* et les *Atraphaxis* (niveau E) et au niveau le plus récent, F, par des évaginations des suture carpellaires *(Calligonum)*.

Nous n'approuvons pas l'expression « niveaux de vieillissements », qui traduisent la conviction de l'auteur que l'évolution se limite à une perte de potentialité par spécialisations successives. Nous adoptons en lieu et place « niveaux évolutifs », ce qui reconnaît la possibilité d'une évolution source de perfectionnement. Il faut à ceci

près reconnaître les excellents résultats obtenus par les auteurs dans leur traitement des Polygonacées, résultats qui ont le mérite d'être logiquement standardisés [1].

Chez les *Silene* nous constatons par exemple que les *Physolychnis* ont « fabriqué » des graines ailées ou papilleuses anémochores. Ces formations n'apparaissent qu'exceptionnellement et moins parfaitement dans d'autres groupes que nous considérons comme plus récents. De même la vésiculisation du calice paraît ancienne. Par contre l'allongement du gonophore semble récent, comme la démultiplication des nervures du calice, etc.

Nous croyons donc que l'étude géographico-morphologique d'un genre peut permettre de dater (sommairement !) des dérivations que l'on pourrait comparer à des « modes ». Elles sont épisodiques, parce que traduisant la réponse d'un état endoévolutif passager vis-à-vis d'influences extérieures.

Si l'on admet le prédéterminisme à causalité interne des séquences morphogénétiques, on admettra sans peine que certains caractères puissent être des « souvenirs ». Prenons l'olivier: pour G. Roberty, les drupes de cet arbre sont insolites dans un climat aride et ne peuvent s'expliquer que par une origine tropicale ou subtropicale humide. A l'époque, le niveau évolutif réceptif se situait sur l'ovaire. L'espèce en résistant au changement de climat a conservé l'ancienne adaptation hygrophile, en ne modifiant que des caractères secondaires de ses drupes.

Enfin, l'existence de séquences morphogénétiques justifie l'intérêt de cartes de distribution de caractères. Les voies de migration s'ouvrent successivement devant un groupe. Les différentes voies correspondent donc à des niveaux évolutifs successifs et, partant, à des types morphologiques différents.

La reconnaissance de ces séquences évolutives comparables à l'intérieur d'un groupe prend une grande importance aussi pour l'application des résultats de l'anatomie et de la morphologie comparée à la systématique d'un groupe: nous reviendrons sur ce point à l'occasion de la publication prochaine de nos résultat sur la morphogénèse comparée de l'ovule.

h) Remarques finales

Nous avons raisonné dans ce travail en monographe et non en floriste. Bien entendu les phénomènes fondamentaux étudiés par ces spécialistes sont les mêmes; mais l'échelle est différente, comme sont différentes les voies d'approche. Par exemple, pour un floriste en face d'une microévolution relativement récente, la persistence de la souche ancestrale parmi sa descendance peut paraître parfaitement régulière, alors que nous l'avons exclue.

[1] Nous devons beaucoup des idées exprimées dans ce paragraphe à M. Guy Roberty, principalement pour avoir pu à fois réitérées lui soumettre nos idées.

Nous voudrions exprimer notre admiration pour la pensée originale de ce systématicien, qui s'est efforcé de donner une forme rigoureuse à ses classements. Il est regrettable qu'une application parfois trop entière de ses principes lui ait trop souvent et injustement aliéné l'opinion de ses collègues.

Nous voudrions donc que nos raisonnements soient lus en fonction de notre expérience, forcément limitée. Leur nécessaire simplicité ne cache aucun dogmatisme: nous ne prétendons ni à la généralisation de nos thèses, ni même à leur entière justesse, même dans le cadre restreint des *Physolychnis*. Nous les soumettons à la discussion en tant que fragments inspirés par un travail particulier.

C'est de la juxtaposition de pareils fragments, issus de chercheurs et de travaux différents, que peut naître une théorie générale, même si certains de ces fragments apparaissent parfois contradictoires: la nature est si complexe que nos raisonnements, contrairement à ceux du mathématicien, n'ont ni point de départ, ni point d'aboutissement définis. Nous sommes confrontés avec des enchaînements de phénomènes qui déroulent devant nous leurs symétries abstruses: pour connaître le « pas » de cette « vis », l'unique ressource est de se laisser entraîner dans sa rotation, aux hasards des contacts, pour un instant, puis un autre et encore un autre. Chaque expérience contient ses erreurs, ses illusions, ses contradictions et sa parcelle de solide information; il faudra la reconnaître et l'additionner aux certitudes antérieurement acquises.

Et, puisque nous évoquons des symétries, des rythmes, ramenons les idées de ces dernières pages à leur plus simple expression: nous considérons la matière vivante sous un angle cybernétique. L'organisme vivant est un système automatique, dont le programme tend vers un fonctionnement meilleur et un développement expansif. Deux séries fondamentales de régulations, l'endoadaptation et l'exoadaptation, répondent aux contraintes des milieux intérieur et extérieur. Les circuits d'actions et de rétroactions responsables de ces autorégulations assurent une information vis-à-vis du milieu et une réponse à ses variations. A un degré d'automatisme élevé correspond chez les êtres vivants un haut degré de liberté par rapport aux contingences du milieu, ainsi que l'apparition de finalités supérieures.

Ceci admis, il est compréhensible que la matière végétale, en raison même de sa structure autorégulatrice, finisse toujours par avoir recours à des solutions comparables, statistiquement obligatoires: former des axes, des organes foliacés, des enveloppes, des vaisseaux, des cellules sexuelles mobiles, etc. Qu'en est-il dans cette optique du polyphylétisme des Angiospermes? Nous pensons que les Angiospermes sont une constellation d'aggrégats: ces aggrégats, plus ou moins anciens, plus ou moins vastes, sont individuellement monophylétiques, mais la constellation, elle, est polyphylétique. Un long chemin d'évolutions convergentes de type cybernétique a conduit des plantes (dont la commune origine se perd dans les temps géologiques) à prendre, à un certain point de leur évolution et pour des raisons fonctionnelles, le même tournant: l'option « Phanérogame ». Autrement dit, comme la gamopétalie, le « style » Phanérogame est un niveau évolutif plus qu'un héritage commun.

Institut für spezielle Botanik
Eidgenössische technische Hochschule
Zürich.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ARBER, A. (1928). The tree habit in Angiosperms, its origin and meaning. *New Phytol.* 27: 69.

ARNOLD, C. A. (1947), *An introduction to paleobotany*. New-York.

AXELROD, D. I. (1921). A theory of Angiosperm evolution. *Evolution* 6: 29.

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

BAILEY, I. W. (1949). Origin of the Angiosperms: need for a broadened outlook. *J. Arnold Arb.* 30: 64.

BESSEY, C. E. (1897). The phylogeny and taxonomy of Angiosperms. *Bot. Gaz.* 24: 145.

—— (1915). The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2: 109.

BOCQUET, G. (1958). La structure de la colonne placentaire de l'ovaire des Caryophyllacées. *Actes Soc. Helv. Sci. Nat. Glaris* 1958: 137.

—— (1959). The structure of the placental column in the genus Melandrium (Caryophyllaceae). *Phytomorph.* 9: 217.

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

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

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

—— (1968*c*). Animadversiones aliquae ad Silenarum et imprimis Physolychnidum migrationes. *Archives Sc. Genève* 21/2 [sub praelo].

—— Revisio Physolychnidum [edetur].

BORBÁS, V. VON (1903). Parallelismus Silenacearum atque Gentianacearum. *Magyar Botanikai Lapok* 2: 273.

BORING, E. G. (1954). Psychological factors in the scientific progress. *Am. Sci.* 42: 639.

BUXBAUM, F. (1959). Vorläufige Untersuchungen über Umfang, systematische Stellung und Gliederung der Caryophyllales (Centrospermae). *Beitr. Biol. Pflanz.* 36: 3.

CAMPBELL, D. H. (1930). The phylogeny of Monocotyledons. *Ann. Bot.* 44: 311.

CHODHURI, P. K. (1957). Studies in the genus Silene. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 22: 221.

CLAUSEN, J., D. D. KECK and W. M. HIESEY (1940-48). Experimental studies on nature of species I. Effect of varied environnements on western North American plants. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 520: 1-452. 1940; II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy, with examples from the Madiinae. *Ibid.* 564: 1-174. 1945; III. Environmental responses of climatic races of Achillea. *Ibid.* 581: 1-129. 1948.

CRONQUIST, A. (1957). Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons. *Bull. Jard Bot. Etat Bruxelles* 27: 13.

—— (1968). *The evolution and classification of flowering plants*. New-York.

CUATRECASAS, J. (1954). Synopsis der Gattung Loricaria Wedd. *Feddes Rep. Spec. Nov.* 56: 149.

DOUGLAS, G. E. (1957). The inferior ovary II. *Bot. Rev.* 23: 1.

EAMES, A. J. (1911). On the origin of the herbaceous type in the Angiosperms. *Ann. Bot.* 25: 215.

GŒTHE, J. W. VON (1790). *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. Gotha.

GRANT, V. (1963). *The origin of adaptations*. New-York and London.

HAGERUP, O. (1934). Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae. *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.* 11: 4.

—— (1936). Zur Abstammung einiger Angiospermen durch Gnetales und Coniferae II. Centrospermae *Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.* 13: 1.

HALLIER, H. (1905). Ein zweiter Entwurf des natürlischen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 23: 1.

—— (1912). L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposé à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. Néerl. Sci. Sci. Exact. Nat.* ser 3B, 1: 146.

HEGNAUER, R. (1964). *Chemotaxonomie der Pflanzen* III. Basel.

HEINTZE, P. (1927). *Cormofyternas Fylogeni*. Lund.

HITCHCOCK, L. and B. MAGUIRE (1947). A revision of the North American species of Silene. *Univ. Washington Publ. Biol.* 13.

JEFFREY, E. C. (1916). *The anatomy of woody plants*. Chicago.
KOFFER, L. (1927). *Die Saponine*. Wien.
LACK, D. (1965). Evolutionary ecology. *J. Ecol.* 53: 237.
LEWIS, H. (1962). Catastrophic selection as factor in speciation. *Evolution* 16: 257.
MALLIGSON, F. (1922). Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandschaften innerhalb des Centrospermen-Astes. *Bot. Arch. Königsberg* 1: 2.
MURR, J. (1904). Ein Nachklang zu Prof. v. Borbas Artikel „Parallelismus Silenacearum atque Gentianacearum". *Magyar Botanikai Lapok* 3: 46.
PIAGET, J. (1966). Observations sur le mode d'insertion et la chute des rameaux secondaires chez les Sedum. *Candollea* 21/2: 137.
POPOV, M. G. (1950). Über die Anwendung der botanisch-geographischen Methode für die Systematik der Pflanzen. *Problemy Botaniki* 1: 70, rossice.
ROBERTY, G. (1947). Des règles de la logique à celles de l'évolution. *Gesnerus* 3/4: 146.
—— (1960). Monographie systématique des Andropogonées du globe. *Boissiera* 9.
—— (1964). Les genres de Convolvulacées (esquisse). *Boissiera* 10: 129.
—— et S. VAUTIER (1964). Les genres de Polygonacées. *Boissiera* 10: 7.
SEWARD, A. C. (1959). *Plant life through the ages*. New-York.
SINNOTT, E. W. (1916). The evolution of herbs. *Science* 44: 291.
—— and I. W. BAILEY (1914-1915). Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. Part 3. *Am. J. Bot.* 1: 441. 1914; Part 4. *Ann. Bot.* 28: 547. 1914; Part 5. *Am. J. Bot.* 2: 1. 1915.
SOO, R. (1953). Die modernen Grundsätze der Phylogenie der Blütenpflanzen. *Acta Biol. Hungar.* 4: 257.
STEBBINS, G. L. (1965). The probable growth habit of the earliest flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 52: 457.
STEENIS, C. G. G. J. VAN (1934-1936). On the origin of the Malaysian mountain flora. Part I. Facts and statement of the problem. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg* 13: 135. 1934. Part II. Altitudinal zones, general considerations and renewed statement of the problem. *Ibid.*: 289. Part III. Analysis of floristic relationships. *Ibid.* 14: 56. 1936.
THOMAS, H. H. (1936). Paleobotany and the origin of the Angiosperms *Bot. Rev.* 2: 397.
WADDINGTON, C. H. (1957. *The strategy of the genes*. London.
WAGENITZ, G. (1963). Taxonomy und Evolutionsforschung im Bereich höherer Kategorien. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 91.
WARBURG, E. F. (1938). Taxonomy and relationships in the Geraniales in the light of their cytology. *New Phytol.* 37: 150 et 189.
WETTSTEIN, R. (1924). *Handbuch der systematischen Botanik*. Ed. 3. Leipzig und Wien.

Manuscrit reçu le 31 mai 1968.