

Cléistogamie et évolution chez les *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet (Caryophyllaceae)

Autor(en): **Bocquet, Gilbert**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique =
international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **23 (1968)**

Heft 1

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880340>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Cléistogamie et évolution chez les *Silene* L. sect. *Physolychnis* (Benth.) Bocquet (Caryophyllaceae)

GILBERT BOCQUET
Conservatoire botanique
Genève

RÉSUMÉ

En marge d'une révision des *Silene* sect. *Physolychnis* (« Revisio Physolychnidium », à paraître), des observations sur les espèces autogames et cléistogames du groupe sont présentées. Le traitement systématique de ces espèces a posé des problèmes. Leur résolution s'est trouvée facilitée par une confrontation avec les résultats récents acquis dans la génétique des populations d'espèces en expansion à autogamie prédominante. Quelques considérations généralisables sur l'autogamie et ses conséquences taxonomiques sont développées. Notamment, l'autogamie ne se traduit pas toujours par un même comportement des espèces: on pourrait distinguer une autogamie de conquête (colonizing species, mauvaises herbes) d'une autogamie de résistance (certains *Leavenworthia* et *Silene*). Enfin, des difficultés mutuelles de compréhension peuvent survenir entre taxonomistes et généticiens.

SUMMARY

Whilst engaged in a revision of the section *Physolychnis* of the genus *Silene* (« Revisio Physolychnidium », in press), the author made some observations on the autogamous and cleistogamous species of the groupe. The problems presented by these taxa, in the systematic field, were solved more easily by taking into consideration the results of recent research in the genetics of populations of predominantly self-pollinated colonizing species. A few general considerations on the import of autogamy on the taxonomy of a groupe are discussed. Autogamy may not always lead to identical behaviour in different species. It is possible to distinguish between an " autogamy of conquest " (colonizing species, weeds) and of an " autogamy of defense " (some species of *Leavenworthia* and *Silene*). Finally, difficulties may arise through a lack of understanding between geneticists and taxonomists.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser legt die Beobachtungen über autogame und kleistogame Arten dar, die er anlässlich einer Revision von *Silene* sect. *Physolychnis* (« Revisio Physolychnidium », noch unveröffentlicht) anzustellen Gelegenheit fand. Die systematische Erfassung dieser Arten war oft schwierig. Sie wurde erleichtert durch die Beziehung neuerer Ergebnisse

der Populationsgenetik bei in Ausdehnung begriffenen, vorwiegend selbstbestäubenden Arten. In diesem Zusammenhang entwickelt der Verfasser einige Gedanken allgemeiner Tragweite über die Selbstbestäubung und ihre Folgen. Insbesondere kann die Autogamie bei verschiedenen Arten durchaus gegensätzliche Verhaltensweisen bewirken: man kann kolonisierende Selbstbestäuber (Unkräuter) und reliktsche Selbstbestäuber (manche *Leavenworthia*- und *Silene*-Arten) unterscheiden. Schliesslich weist der Verfasser auf die gegenseitigen Verständigungsschwierigkeiten hin, die sich allzuoft zwischen dem Systematiker und dem Genetiker ergeben.

Au terme d'une révision de la section *Physolychnis* (syn. *Gastrolychnis*, *Wahlbergella*) du genre *Silene*, nous nous préparons à publier l'ensemble de nos résultats taxonomiques. Nous venons de faire paraître une liste critique des espèces retenues dans cette section: 61, dont 4 restent douteuses (Bocquet 1967). On se reportera à ce travail pour la synonymie ainsi que pour une vue synoptique du groupe. Rappelons seulement cependant que nous subdivisons la section en six sous-sections, soit:

- Subsect. *Songaricae*: 12 espèces en Asie, Arctique, Amérique du Nord et du Sud; plantes de caractère steppique.
- Subsect. *Physolychnis*: 6 espèces en Asie, Arctique et Amérique du Nord; plantes généralement oro-steppiques.
- Subsect. *Indicae*: 13 espèces en Asie centrale; plantes alpines et subalpines.
- Subsect. *Nigrescentes*: 11 espèces en Asie centrale; plantes haut-alpines.
- Subsect. *Genovevanae*: 5 espèces en Amérique du Sud; plantes alpines.
- Subsect. *Chilenses*: 10 espèces en Amérique du Sud; plantes alpines ou steppiques.

LE PROBLÈME

La délimitation des taxons nous a posé quelques problèmes théoriques. Nous avons rencontré en effet deux types d'espèces à première vue difficiles à concilier dans un traitement homogène de la section:

TYPE 1: des espèces hétérogames (outcrossing), entomogames, dont les aires étaient plutôt restreintes: aires régionales, aires locales, espèces endémiques ou sub-endémiques. Il s'agit d'espèces subalpines ou alpines, qui appartiennent généralement aux sous-sections *Indicae*, *Nigrescentes*, *Genovevanae* et *Chilenses*.

Exemples: *Silene vautierae*, *S. helleboriflora*, *S. namlaensis*, *S. nigrescens*, *S. chodatii* (subsect. *Nigrescentes*); *S. indica*, *S. edgeworthii*, *S. cashmeriana*, *S. longicarpophora*, etc. (subsect. *Indicae*); *S. genovevae*, *S. thysanodes* (subsect. *Genovevanae*); *S. chilensis*, *S. magellanica*, etc. (subsect. *Chilenses*).

TYPE 2: des espèces autogames (predominantly self-pollinated) ou cléistogames, dont les aires sont généralement très étendues (elles recouvrent souvent la totalité ou presque de l'aire de la section dans l'un de ses domaines centro-asiatique, arctique ou américain). Il s'agit d'espèces à tendances steppiques ou oro-steppiques, qui se rattachent plutôt aux sous-sections *Physolychnis* et *Songaricae*.

Exemples: *S. gonosperma*, *S. uralensis*, *S. involucrata* (subsect. *Physolychnis*); *S. songarica*, *S. nepalensis*, *S. taimyrensis*, *S. drummondii* (subsect. *Songaricae*).

Un lien apparaît ainsi entre l'aire des espèces (donc, dans un cadre historique, les modalités de leur dispersion) et leur comportement sexuel. Naturellement, ces deux types d'espèces ne sont pas tranchés, car des comportements sexuels intermédiaires s'observent. Parfois des phénomènes secondaires interviennent, comme la fragmentation d'une aire ou la destruction d'une espèce. Citons à titre d'exemple quelques cléistogames à aire restreinte ou endémiques: les *S. bersieri*, *S. argentinensis* et *S. favargerii*, qui sont des reliques jalonnant l'aire d'un syngamon ancestral beaucoup plus étendu. Quelques cas sont énigmatiques, comme ceux des *S. linæ* et *S. wardii*, espèces apparemment cléistogames, mais qui dans leur morphologie et leur répartition se comportent comme des endémismes hétérogames.

C'est tout d'abord empiriquement que nous avons reconnu ces deux groupes d'espèces. Cependant, il nous a paru important de:

a) justifier la présence au sein d'une même section d'espèces appartenant à deux types biogéographiques et biologiques si différents; ou, si l'on préfère, de justifier notre conception de la section;

b) préciser la nature de ces deux types d'espèces, car il nous est apparu que le problème à résoudre chez les *Physolychnis* avait une portée plus générale;

c) en tirer en conséquence les conclusions taxonomiques utiles immédiatement pour un traitement raisonné de la section et de généraliser ces conclusions dans la mesure du possible, notamment en vue d'études ultérieures dans le genre *Silene*.

Nous ne pouvions nous-même faire une étude expérimentale de ce problème de l'autogamie chez les *Silene*, avec ses implications évolutives et taxonomiques. Nous n'en avons ni le temps, ni la formation, ni les moyens et de tels travaux sortaient du cadre pourtant assez large d'une révision monographique. Nous avons donc repris les travaux récents traitant de l'autogamie prépondérante ou obligatoire et de la cléistogamie dans le cadre plus général des Phanérogames. Nous pensons que les mécanismes sexuels et les processus de dispersion sont assez généralement comparables chez les plantes supérieures pour autoriser, dans les limites de la prudence, des raisonnements analogiques.

Il est à notre avis raisonnable de faire ainsi bénéficier le traitement systématique classique d'un groupe des idées récentes développées dans des domaines voisins de la taxonomie.

MÉTHODE

Nos observations se fondent sur du matériel d'herbier disséqué et sur les indications des collecteurs. Nous avons pu réunir un matériel extrêmement abondant, où se trouvaient souvent regroupés les mêmes numéros de collection en provenance de divers herbiers.

Il est parfaitement possible de reconnaître les espèces nettement hétérogames des espèces à autogamie prédominante: les premières sont protérandres et possèdent une corolle bien développée et colorée. Chez les secondes, l'anthèse est fugace ou inexistante; la corolle est réduite ou incluse, peu colorée; le pollen se décharge dans le bouton contre les styles.

Un certain nombre de cas intermédiaires sont difficiles à juger (*S. sorensensis*, *S. hitchguirei*, *S. kingii*). Il est probable que l'autogamie y est occasionnelle ou que le taux d'autofécondations est faible. Les modifications morphologiques liées à l'autogamie sont en conséquence peu marquées.

OBSERVATIONS

TYPE 1: Les *Physolychnis* hétérogames à aire restreinte ont souvent une forte souche, bien lignifiée; ce sont des pérennants à vie longue, qui peuvent former des coussins comme certains des représentants des subsect. *Chilenses* et *Nigrescentes*. Les examens d'herbier laissent entrevoir une variabilité normale, plutôt faible, à l'intérieur des populations; entre populations, la variation peut être considérable quand d'importantes barrières géographiques existent. C'est le cas au Népal, au Bhotan, au Tibet, où chaque vallée paraît avoir son espèce.

TYPE 2: Les autogames et les cléistogames présentent un tableau très différent. D'abord l'appareil reproducteur est considérablement modifié: réduction de la taille des pétales, qui deviennent généralement incolores; ils sont souvent inclus et parfois forment un bouchon au-dessous de la gorge du calice; cette dernière a tendance à se fermer (calyx ore constricto) et le calice devient ainsi ovoïde (cf. *S. uralensis*, *S. gonosperma*, *S. drummondii*). Les étamines se pressent contre les styles dans le bouton et l'autopollinisation s'effectue par des organes petits, d'aspect juvénile; le bouton n'est généralement pas incliné vers le sol, comme on le voit chez les espèces hétérogames; la fleur n'observe pas de palier de croissance à l'anthesis, qui peut être nulle ou rélictuelle (une brève sortie de pétales réduits, tardivement).

Sur le plan végétatif, il s'agit de pérennants à vie courte, des hémicryptophytes le plus souvent, dont la souche est moins développée et moins ligneuse que celle des plantes hétérogames.

Ensuite, ces espèces cléistogames sont généralement des espèces reliques, paradoxalement, bien qu'elles occupent de vastes aires. Les *S. gonosperma*, *S. songarica*, *S. nepalensis*, *S. uralensis* et *S. drummondii* sont de bons exemples. Leur abondante représentation en herbier pourrait laisser croire à de mauvaises herbes; en réalité, les populations sont toujours localisées et distantes les unes des autres, génétiquement séparées. Ce ne sont pas des herbes envahissantes, comme on peut s'en convaincre avec celle de ces espèces qui est la mieux connue floristiquement, le *S. drummondii*.

En herbier, les populations de ces espèces autogames paraissent homogènes et, d'après nos observations sur des espèces similaires méditerranéennes (*S. conoidea*, *S. inaperta*, *S. cretica* que nous avons eu en culture), elles doivent réellement l'être tout au moins aux yeux d'un taxonomiste. Par contre, on ne trouve pas deux populations semblables exactement dans l'aire d'une espèce. Les différences tiennent en bonne partie au degré d'adaptation morphologique à l'autogamie et à la cléistogamie: ce fait est tout particulièrement apparent chez les cléistogames steppiques, comme les *S. songarica* et *S. drummondii*, où s'observent tous les degrés d'involution et de décoloration des pétales ou de fermeture du calice. Naturellement, d'autres caractères adaptatifs varient aussi: pubescence, taille, largeur des feuilles, importance de la souche, etc. Chez les espèces arctiques (*S. uralensis*, *S. taimyrensis*) ils assument

même l'essentiel de la variation. De toute façon, cette variation est de faible amplitude et clinale au travers de l'aire et se recoupe souvent d'une population à l'autre (nous donnerons dans notre monographie une analyse détaillée d'une telle variation à propos des *S. songarica*, *S. drummondii*, *S. uralensis*).

Tout se passe comme si les différentes populations de ces espèces autogames de *Physolychnis* à aire large étaient les résidus de peuplements plus compacts, plus continus autrefois et entrés aujourd'hui en phase de récession. Comme au château de la « Belle au Bois dormant », ces populations dispersées apparaissent comme figées dans un sommeil qui les a frappées à des stades comparables, mais légèrement différents, de leur évolution. Rappelons le caractère nettement conservateur des *Physolychnis* (y compris les autogames), caractère conféré par la présence de 5 styles, d'un gonopore court et généralement de 5 dents indivises sur la capsule ouverte.

Ajoutons que l'autogamie paraît dérivée; que morphologiquement il est facile de la reconnaître en herbier; qu'enfin la cléistogamie paraît l'aboutissement final d'une évolution autogame. Chez nos espèces, tous les stades morphologiques intermédiaires s'observent entre l'allogamie et la cléistogamie. Cette gradation organologique doit correspondre à des degrés dans l'autogamie. Dans certains cas les modifications morphologiques sont même trop faibles pour que l'on puisse se prononcer en herbier sur la nature allogame ou autogame de la reproduction. De toute manière, il est probable qu'une tendance à l'autogamie existe chez plusieurs espèces allogames du groupe. Des études expérimentales seules permettraient de résoudre ces problèmes de la plus haute importance taxonomique: il faudrait pouvoir déterminer génétiquement le degré de fécondation croisée, comme l'ont fait récemment Allard et Workman (1963) sur le *Phaseolus lunatus* ou « Lima bean » et Vasek (1967) pour les *Clarkia*.

Accessoirement encore, notons que la cléistogamie aboutit à une néoténie: la maturité sexuelle est avancée et des organes juvéniles assurent la fécondation. L'ovaire est en effet tout petit quand les étamines se déchargent sur les styles, à l'intérieur du bouton. Elles arrêtent alors leur croissance et se dessèchent. Dans les stades ultérieurs de la maturation on retrouve ces étamines à la base de la capsule: on peut alors croire à des fleurs femelles à étamines avortées. Cette méprise est à l'origine de plusieurs erreurs de détermination (voir dans notre monographie nos remarques sur le *S. kingii*).

Nous renvoyons pour des observations plus détaillées à notre monographie à paraître, sous les différentes espèces citées.

DISCUSSION

L'autogamie a suscité ces dernières années un nouvel intérêt, tant dans ses implications taxonomiques et évolutives (Rollins 1963, Lloyd 1965) que dans ses conséquences génétiques et adaptatives (voir les travaux de Allard et collaborateurs). En effet, de nombreuses mauvaises herbes (les « espèces colonisantes », « colonizing species ») sont des autogames ou des cléistogames. Elles semblent tenir leur succès de leur autogamie même.

En ce qui concerne l'adaptation morphologique à l'autogamie, on trouvera de nombreuses observations corroborant celles que nous présentons sur les *Physolychnis*: ailleurs dans le genre *Silene* (par exemple Béguinot 1937, sur le *S. conoidea*); dans d'autres familles aussi: voir McKee et Hyland (1941) et Hanson et Cope (1955) chez des *Lespedeza*; Moore et Lewis (1962 et 1965) chez le *Clarkia xanthiana*; Rollins (1963) et Lloyd (1965) chez les *Leavenworthia*. Il est intéressant de constater que les variations morphologiques liées à l'autogamie sont, mutatis mutandis, tout à fait comparables dans des groupes très divers et en accord avec nos propres constatations. Simultanément, des caractères biologiques particuliers apparaissent: date de l'anthèse souvent avancée, raccourcissement de sa durée, disparition du parfum, modification de la position et des mouvements des pièces florales, des pétales surtout, tendance à la fermeture du calice, modification du nombre des fleurs et des fruits. Lewis, Rollins et Lloyd établissent particulièrement bien les liens entre l'autogamie et ces modifications.

Nous possédons maintenant toute une série d'analyses du comportement de populations naturelles d'espèces autogames, ou plutôt à « autogamie prépondérante »¹, car l'autogamie semble n'être jamais totale (un taux de 98-99% d'auto-fécondations peut être considéré comme très élevé).

Citons: pour le *Bromus carinatus*, Harlan (1945); pour le *Senecio vulgaris*, Haskell (1953); pour les *Clarkia*, Lewis (1953, 1955), Vasek (1967), Moore et Lewis (1965); pour un *Microseris*, Chambers (1955); pour un *Myosurus*, Stone (1957); chez les *Leavenworthia*, les travaux exhaustifs déjà mentionnés de Rollins et Lloyd. A la suite de Stebbins (1957), on peut résumer les résultats concordants de ces auteurs en définissant chacune de ces populations à autogamie prédominante comme un agrégat de microespèces, très proches, mais distinctes. La population naturelle se compose ainsi de plusieurs types morphologiques (à vrai dire très semblables), juxtaposés et représentés chacun par de nombreux individus identiques ou presque. En plus de ces types dominants, quelques autres types représentés par quelques pieds peuvent être reconnus. Dans chacune de ces lignées la descendance se montre uniforme, révélant ainsi une homozygotie poussée des différents types.

L'interprétation adoptée est que tout biotype compétitif se maintient constant en lignée pure homozygote pour un grand nombre de générations. Ce biotype est isolé des biotypes sympatriques par l'autogamie. Cependant, des croisements occasionnels produisent parfois des hybrides de F_1 , avec ou sans hétérosis; la ségrégation en F_2 est large et s'observe de plus en plus faible sur 7 ou 8 générations. Seuls un petit nombre des nouveaux biotypes créés s'avèrent compétitifs et survivent dans leur descendance. La plus grande majorité est éliminée.

On observera que ce comportement sexuel n'est pas sans analogie avec celui des apomictes², chez qui aussi des fécondations occasionnelles produisent de nouveaux biotypes. Mais les apomictes conservent un plus grand nombre de biotypes issus des générations sexuelles grâce à leur mode de reproduction « végétatif ».

Les plus récents travaux sur la question appartiennent à R. W. Allard et ses collaborateurs (Allard 1965 et la série des « Population studies in predominantly

¹ Le terme « predominantly self-pollinated species » est employé en anglais.

² Voir Rutishauser (1967): ses considérations sur l'évolution des apomictes.

self-pollinated species »: Allard et Jain 1962, Allard et Workman 1963, Workman et Allard 1964, Imam et Allard 1965 et Kannenberg et Allard 1967). Ces travaux ont été effectués essentiellement sur le *Festuca microstachys*, sur des *Avena* sauvages et sur de l'orge (*Hordeum*, races cultivées). Les résultats tendent à prouver que dans des populations autogames où le taux d'autofécondation est très élevé (plus de 99 % d'autofécondations par exemple chez le *Festuca microstachys*) la structure reste coordonnée du point de vue génétique (la population est génétiquement cohérente « intégrée », pour reprendre le terme anglais « integrated »); cela en dépit du haut degré d'isolement reproducteur entre les individus. Chez ces autogames, on ne remarque pas de différences qualitatives évidentes entre les individus, mais les caractères quantitatifs varient largement. Sous une façade morphologiquement uniforme (qualitativement !) se cache une considérable variabilité génétique. Ainsi, une comparaison quantitative laisse apparaître au sein de populations autogames (*Festuca microstachys*, 0-1 % de fécondations croisées et *Avena fatua*, 1-10 %) une variabilité non moindre que chez des allogames (*Lolium multiflorum*, 100 % de fécondations croisées). Kannenberg et Allard reconnaissent que les individus sont hautement homozygotes; ils produisent chacun une descendance uniforme et pareille à eux-mêmes. Mais tous les individus d'une population sont dissemblables; chacun a son génome particulier. Il s'ensuit qu'une population d'autogames contient autant de génomes différents ou presque qu'il y a d'individus; elle est donc aussi variée génétiquement qu'une population allogame d'importance comparable. Les rares fécondations suffisent à assurer une interdépendance entre les génotypes, une cohésion génétique, et la population autogame ne se présente extérieurement pas très différemment d'une population allogame; toutefois le niveau où s'opèrent les corrélations génétiques n'est pas le même:

« The population phenotype appears to be the integrated manifestation of the harmonious interaction of very large numbers of different genotypes. The population appears to have a coordinated structure similar in its manifestations to the structure of full-fledged Mendelian populations; this integrated structure has its basis, however, more in the interactions at the level of individuals and less at the level of the gene, linkage block, or chromosome, than is the case in species in which the level of outcrossing is higher »¹.

On pourrait dire que l'hétérozygotie de la population dans son ensemble est alors plus assurée au niveau de l'individu qu'à celui de l'armature chromosomique.

Des expériences de Allard et collaborateurs, il résulte que l'autogamie conduit à une structure de population aussi variée génétiquement que chez les allogames, mais différente, adaptée au taux très bas des croisements. Ces autogames sont donc à même de produire rapidement des races géographiques compétitives. Dans le même temps, l'autogamie les met à l'abri des variations catastrophiques du milieu, puisque la pollinisation est assurée. De plus, tout génotype favorable peut être multiplié et conservé sans changement sur de nombreuses générations. Un tel système reproducteur ne mettrait donc pas en danger l'évolution à long terme et l'acquisition de génomes supérieurs, tout en apparaissant particulièrement bien adapté à toutes

¹ Kannenberg et Allard 1967 : 237.

les espèces occupant de larges aires avec des mosaïques complexes d'habitats. Il est évident que tel est le cas des « espèces colonisantes ».

Les conclusions et observations d'Allard et collaborateurs peuvent paraître en contradiction partielle avec nos observations ainsi qu'avec les travaux précédemment cités. En effet, ces travaux comme nos observations mettaient l'accent sur la morphologie homogène des populations autogames et sur le petit nombre des phénotypes qu'on y trouvait.

Pour expliquer cette contradiction, il faut évoquer trois arguments tout à fait indépendants, mais dont l'influence peut s'additionner :

1^o Allard a opéré avec une finesse et une précision que le travail en herbier ou sur le terrain ne permet pas (ce travail permet par contre de couvrir de grandes aires et de parcourir de larges groupes systématiques). Les constellations de caractéristiques propres à chaque population peuvent fort bien passer en herbier pour de l'homogénéité, en raison d'un échantillonnage trop pauvre.

2^o Le généticien et le taxonomiste n'ont ni le même but, ni les mêmes moyens d'investigation. Leur mode d'expression peut en conséquence différer, comme peut différer leur appréciation de faits pourtant identiques.

On pourrait dire du généticien qu'il étudie la « variation instantanée » d'une population; il analyse la variabilité dans son amplitude quantitative tout à fait objective. En ce qui concerne le présent cas des autogames prédominants, il relève une variabilité comparable à celle de populations allogames; il se prononce à ce sujet sur les modalités extérieures de cette variabilité et non pas sur ses mécanismes profonds.

Le taxonomiste est au contraire *entraîné* à repérer des différences essentiellement qualitatives, commodes pour identifier les plantes; il faut avouer que l'appréciation en est en partie subjective par nécessaire simplification: c'est le « catch as catch can » du taxonomiste, ou si l'on préfère son intuition, qui repose en fait sur le jeu plus ou moins subtil de son « computer » cérébral. Les différences taxonomiques retenues peuvent être considérables ou peu importantes, tantôt d'ordre accidentel (mutations), tantôt adaptatives; mais de préférence elles seront discontinues et donc suffisamment « tranchées » pour être utilisables pratiquement. Ces caractéristiques sont en quelque sorte un « bagage » généalogique distinctif entre des taxons voisins. Dans une mesure limitée et dans un cadre d'étude écologique et géographique, elles permettent de reconstituer l'histoire d'un groupe de taxons. Par voie de conséquence, elles sont utiles pour obtenir et une classification phylogénétique, et des moyens de reconnaissance pratiques. Quand de telles discontinuités se laissent pressentir au niveau de la variation des populations déjà, c'est alors que le taxonomiste parle de variabilité et, peut-être, de spéciation en puissance. Quand la variation des populations est au contraire continue (comme chez nos *Physolychnis* autogames) il conclut à une homogénéité de ces populations, tout variables qu'elles soient en réalité.

En fait, les deux points de vue diffèrent plus par la forme d'expression que sur le fond. Le généticien reconnaît aux hétérogames une variabilité semblable à celle des autogames, certes. Mais cette comparaison n'est valable que hors du temps. La variabilité des populations autogames est en effet figée dans le temps évolutif,

en raison inverse du taux des fécondations; elle dépend du comportement d'homozygotes, qui se copient à chaque génération fidèlement et restituent des populations filles pareilles à leurs devancières. L'autogamie est donc un mode de reproduction à la longue conservateur; le rythme de l'évolution y est à notre avis ralenti, même si l'adaptabilité aux niches écologiques d'un territoire en mosaïque est préservée: d'où la présence constatée de caractères primitifs. Dans un tel système génétique, les différences qualitatives (le bagage généalogique ci-dessus évoqué) nous semblent devoir être plus fondues que chez les hétérogames. Chez ces derniers, le jeu des recombinaisons sexuelles peut en effet rapidement, entre des populations isolées, accentuer les différences et aboutir à des sauts de continuité.

Nous connaissons dès lors le sens du certificat d'homogénéité décerné par le taxonomiste aux autogames. Il se fonde principalement sur la pauvreté en caractéristiques qualitatives potentiellement utiles pour la classification. Le taxonomiste néglige l'amplitude très réelle d'une variabilité qui ne lui est guère utile pour la reconnaissance des plantes. Il met l'accent par contre sur une uniformité d'un autre ordre, qu'il est entraîné par sa formation à reconnaître: l'absence de discontinuités, de différences tranchées. Il appelle en conséquence homogènes ces populations d'autogames où la variabilité existe, mais est continue.

Cette continuité dans la variabilité, nous la retrouvons d'ailleurs au niveau de l'espèce, chez les cléistogames. Les *S. drummondii*, *S. songarica*, *S. gonosperma*, etc., comportent un ensemble de populations toutes un peu différentes, mais dont les caractéristiques se recoupent sur un double patron: clinal sur toute l'aire de l'espèce, en mosaïque localement. Le cas est plus embarrassant pour le taxonomiste que pour le généticien: il doit rendre compte de l'ensemble de l'évolution de l'espèce dans son cadre systématique.

Nous pensons donc qu'il faut interpréter correctement les travaux sur les espèces autogames, c'est-à-dire en fonction de la formation et de l'expérience génétique ou taxonomique des auteurs; l'important est de coordonner toute l'information disponible.

3^o Allard a travaillé sur des « espèces colonisantes », des espèces donc en expansion; dans ce cas, l'autogamie prédominante, avec la structure génétique particulière qui l'accompagne, sont la clef d'une adaptation polymorphe, tenace et envahissante.

Avec les *Leavenworthia* ou nos *Physolychnis*, nous avons au contraire des espèces en déphasage avec leur milieu. L'autogamie est une réaction semi-active, semi-passive; elle pourrait être dans certains cas le « baroud d'honneur » d'espèces condamnées. Chez ces espèces en régression ou reliques, elle s'ajoute à l'isolement géographique par raréfaction des localités.

On pourrait donc s'attendre à deux types d'autogamies: l'*autogamie de résistance* et l'*autogamie de conquête*:

a) L'autogamie de résistance présenterait un caractère finalement statique; elle aboutirait à des populations entièrement homozygotes ou presque, dans leur ensemble. Cette autogamie trouverait son expression ultime dans la cléistogamie, c'est-à-dire une autogamie absolue par configuration organique. Tel serait le cas partiellement des *Leavenworthia* et surtout de nos *Physolychnis* cléistogames.

Cette autogamie serait une voie sans issue, une fossilisation très conservatrice, morphologiquement et géographiquement. En effet, passé un certain stade, l'autogamie conduit à un ralentissement du rythme évolutif, faute d'échanges génétiques, et à une relative indépendance d'avec le milieu. Il s'ensuit que nos « autogames de résistance » vont subsister dans l'aire éventuellement étendue d'un syngamon ancestral, par populations isolées; ces plantes vont exhiber à la fois et les caractères très spécialisés d'espèces qui ont un long passé derrière elles, et le souvenir de caractères anciens, puisque le rythme évolutif est ralenti par l'autogamie. Tels sont justement les *S. drummondii* ou *S. songarica*.

b) L'autogamie de conquête est celle étudiée par Allard. Elle caractérise des espèces jeunes, actives. Des exemples d'autorégulation du taux d'autogamie ont été décrits (Drayner 1959, chez le *Vicia faba*); un ajustement écotypique est aussi connu (Allard 1963, chez les *Avena*). On peut alors supposer que, bien que dérivée, l'autogamie ne soit pas dans tous les cas irréversible.

A ce point, deux remarques s'imposent:

α) Les travaux d'Allard concernent exclusivement ce second type d'autogamie et sont soigneusement comparés avec des études diverses et poussées elles aussi sur l'allogamie (cf. Cook 1962, Vasek 1967, etc.). Il serait intéressant de pouvoir vérifier, sur le *S. drummondii* par exemple, si le comportement d'un autogame de résistance ne se distingue pas réellement de ce qui a été observé chez les « espèces colonisantes ».

β) Un rapport inversement proportionnel a été établi entre la lignification et la durée de vie d'une part et le taux d'autogamie de l'autre: Stebbins (1957 : 339) donne un tableau comparatif très frappant pour quelques espèces du genre *Bromus*. Chez les *Physolychnis*, l'opposition est également nette; les endémiques haut-alpines, pourvues de fortes souches lignifiées à vie longue, sont généralement allogames, tandis que les autogames sont des hémicryptophytes peu lignifiés, à vie courte; nous l'avons noté plus haut.

Nous pensons qu'évolutivement les deux voies sont équivalentes et correspondent à des formes de résistance évolutivement ralenties: l'autogame échappe à une détérioration du milieu en épargnant à la pollinisation les aléas saisonniers d'un climat en voie de détérioration. L'allogame engagé dans une lignification orthogénétique n'a aucun besoin de cet artifice. Sa longue vie lui permet d'attendre une saison favorable pour une reproduction sexuelle efficace. A cet effet l'observation d'arbres et d'arbustes méditerranéens dans leurs stations nordiques est très instructive. Au mont Vuache, à la latitude de Genève, l'*Acer monspessulanum* ne produit de fruits que dans les années favorables.

CONCLUSIONS

Ce point des connaissances en matière d'autogamie nous a permis:

1° De donner un traitement systématique satisfaisant aux autogames de la section *Physolychnis* (par exemple les *S. drummondii* ou *S. songarica*). La tendance des écosystématiciens est de décrire autant de sous-espèces que de stations (voir Nygren 1949). Nous pensons qu'il est plus sage de considérer de telles espèces comme

des complexes en voie de spéciation mort-née. A l'origine, nous avons une souche autogame colonisante, protéiforme, qui s'est étendue sur une aire immense. Cette souche a subi ensuite le déphasage écologique décrit par Rollins (1963) chez les *Leavenworthia*; elle s'est engagée dès lors dans la cléistogamie accompagnée d'isolement géographique. Nous avons ainsi aujourd'hui une espèce relique dont la diversification s'est figée en une spéciation avortée. Les subdivisions infraspécifiques doivent traduire les grandes variations liées à la biogéographie du taxon.

2^o Nous avons pu aussi donner à ces espèces leur valeur phylogénétique. Ce sont, de par le caractère conservateur de l'autogamie, des témoins précieux de l'ancienne distribution du groupe. Comme les endémiques hétérogames, les autogames et surtout les cléistogames sont à la fois très spécialisés et porteurs de caractères anciens. Géographiquement ce conservatisme se traduit par un attachement à l'aire du syngamon ancestral, attachement facilité par cette indépendance vis-à-vis du milieu que confère l'autogamie.

3^o Loin de s'exclure dans la section *Physolychnis*, endémiques allogames et autogames à large distribution s'équivalent: ils correspondent à deux solutions conservatrices. On peut dire que les cléistogames de la section *Physolychnis* nous permettent d'affirmer l'unité de la section au travers des différents « gaps »: la taïga sibérienne et canadienne, le détroit de Behring, l'isthme de Panama. Faute d'avoir inclus le *S. drummondii* dans leur révision des *Silene* nord-américains, Hitchcock et Maguire (1965) ont rencontré plusieurs difficultés d'ordre biogéographique: la séparation notamment des *Silene* américains en deux groupes, occidental et oriental, sans lien apparent.

4^o Nous pensons aussi avoir dégagé quelques lignes d'ensemble dont l'application pourrait dépasser le cadre de la section *Physolychnis*.

Notamment nous estimons qu'un généticien est mieux armé qu'un taxonomiste pour interpréter les problèmes posés par les espèces cléistogames ou à autogamie prépondérante. Réciproquement, d'ailleurs, le taxonomiste peut utiliser les expériences approfondies, mais nécessairement circonscrites, du généticien et les étendre à des groupes plus vastes.

Aussi voudrions-nous espérer et suggérer une collaboration. Le *S. drummondii* par exemple est bien connu cytologiquement (Kruckeberg 1961-1964) et floristiquement; il est abondamment représenté dans les herbiers et facile à atteindre sur le terrain; nous fournirons un premier traitement systématique de cette espèce dans notre monographie (à paraître). Nous pensons qu'il serait intéressant d'étudier la génétique de quelques-unes de ses populations (provenant de points très divers de son aire). Une comparaison avec les résultats acquis sur des mauvaises herbes (*Festuca*, *Bromus*) permettrait de vérifier notre hypothèse d'une autogamie de résistance s'opposant (au moins dans le cadre naturel) à une autogamie de conquête. Cette étude génétique fournirait la base d'un traitement taxonomique plus poussé du *S. drummondii*, espèce géobotaniquement très intéressante.

Notons aussi que le *S. drummondii* est un cléistogame: l'autogamie est garantie par un mécanisme en apparence efficace. Il serait intéressant de connaître l'étanchéité réelle d'un pareil dispositif accompagné de néoténie. Le degré d'homozygotie

chez les individus et, dans les populations, le taux des fécondations croisées, le rôle de l'isolement géographique sont autant de questions essentielles pour le taxonomiste; il ne peut y répondre seul.

Enfin, il se pourrait que ce que nous proposons d'appeler « autogamie de résistance » ne soit en réalité qu'une sorte de neutralisation de l'espèce par le milieu. Des autogames de résistance comme le *S. drummondii* sont peut-être à considérer comme des mauvaises herbes en puissance: un changement brusque peut les « réveiller ». C'est croyons-nous ce qui est arrivé au *S. antirrhina* américain, dont nous pensons que l'origine est européenne.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Allard, R. W. (1965) Genetic systems associated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species, in [pro symposio:] H. G. Baker & G. L. Stebbins, *The genetics of colonizing species*. Academic Press ed. New York & London.
- & S. K. Jain (1962) Population studies in predominantly self-pollinated species 2. Analysis of quantitative genetic changes in a bulk-hybrid population of barley. *Evolution* 16 : 90-101.
- & P. L. Workman (1963) Population studies in predominantly self-pollinated species 4. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in Lima bean populations. *Evolution* 17 : 470-480.
- Baker, H. G. & G. L. Stebbins (1963) *The genetics of colonizing species* [pro symposio]. Academic Press ed. New York & London.
- Béguinot, A. (1937) Sulla cleistogamia della « *Silene conoidea* » L. *Archivio Bot.* 13 : 137.
- Bocquet, G. (1967) *Physolychnidium* olim *Gastrolychnidium* nomenclaturae fundamentum includens combinationes taxaque nova nonnulla *Silenes* generis. *Candollea* 22 : 1-38.
- *Revisio Physolychnidium*. A paraître.
- Chambers, K. L. (1955) A biosystematic study of the annual species of *Microseris*. *Contr. Dudley Herb. Stanford Univ.* 4 : 207-312.
- Cook, S. A. (1962) Genetic system, variation, and adaptation in *Eschscholzia californica*. *Evolution* 16 : 278-299.
- Drayner, J. M. (1959) Self- and cross-fertility in field beans (*Vicia faba*). *J. Agric. Sci* 43 : 387.
- Hanson, C. H. & W. A. Cope (1955) Reproduction in the cleistogamous flowers of ten perennial species of *Lespedeza*. *Am. J. Bot.* 42 : 624-627.
- Harlan, J. R. (1945a) Cleistogamy and chasmogamy in *Bromus carinatus* Hook. & Arn. *Am. J. Bot.* 32 : 66-72.
- (1945b) Natural breeding structure in the *Bromus carinatus* complex as determined by population analyses. *Am. J. Bot.* 32 : 142-148.
- Haskell, G. (1953) Adaptation and the breeding system in groundsel. *Genetica* 26 : 468.
- Imam, A. G. & R. W. Allard (1965) Population studies in predominantly self-pollinated species 6. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habitats in California. *Genetics* 51 : 49.
- Kannenberg, L. W. & R. W. Allard (1967) Population studies in predominantly self-pollinated species 8. Genetic variability in the *Festuca microstachys* complex. *Evolution* 21 : 227-240.

- Kruckeberg, A. R. (1961) Artificial crosses of western North American silenes. *Brittonia* 13 : 305.
- (1964) Artificial crosses involving eastern North American Silenes. *Brittonia* 16 : 95.
- Lewis, H. (1953) The mechanism of evolution in the genus *Clarkia*. *Evolution* 7 : 1.
- & M. E. Lewis (1955) The genus *Clarkia*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 20 : 241-392.
- & M. E. Lewis (1962) Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16 : 257-271.
- Lloyd, D. G. (1965) Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb. Harvard Univ.* 195 : 3-134.
- McKee, R. & H. L. Hyland (1941) Apetalous and petalous flowers in *Lespedeza*. *J. Am. Soc. Agron.* 33 : 811.
- Moore, D. M. & H. Lewis (1965) The evolution of self-pollination in *Clarkia xanthiana*. *Evolution* 19 : 104-114.
- Nygren, A. (1949) Experimental studies in Scandinavian alpine plants 1. Ecotypical differentiation in *Melandrium angustifolium* (Rupr.) Walpers. *Hereditas* 35 : 215.
- Rollins, R. C. (1963) The evolution and systematics of *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb. Harvard Univ.* 192 : 3-98.
- Rutishauser, A. (1967) Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. *Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforschung* 6, F/3. Springer ed.
- Stebbins, C. L. (1957) Self fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Naturalist* 91 : 337.
- Stone, D. (1957) *Studies in population differentiation and variation in Myosurus of the Ranunculaceae*. [Thesis]. Univ. California, Berkeley.
- Vasek, F. C. (1967) Outcrossing in natural populations 3. The Deer Greek populations of *Clarkia exilis*. *Evolution* 21 : 241-248.
- Warmke, H. E. (1946) Sex determination and sex balance in *Melandrium*. *Amer. J. Bot.* 33 : 648.
- Workman, P. L. & R. W. Allard (1964) Population studies in predominantly self-pollinated species 5. Analysis of differential and random variabilities in mixtures of competing pure lines. *Heredity* 19 : 181-189.

