

Contribution à la connaissance taxonomique du *Silene acaulis* (L.) Jacq. : les graines et leur germination

Autor(en): **Bock, Christian**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **35 (1980)**

Heft 2

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-880101>

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.

Contribution à la connaissance taxonomique du *Silene acaulis* (L.) Jacq.: les graines et leur germination

CHRISTIAN BOCK

RÉSUMÉ

BOCK, C. (1980). Contribution à la connaissance taxonomique du *Silene acaulis* (L.) Jacq.: les graines et leur germination. *Candollea* 35: 541-564. En français, résumé anglais.

Le *Silene acaulis* (L.) Jacq. est représenté par un complexe de taxons qui a donné lieu à de nombreuses descriptions morphologiques. L'auteur envisage ici les caractères des graines et de leur germination à partir de populations nordiques (Islande, Norvège, Suède, Groenland) et de populations des Alpes (France, Suisse, Autriche), des Pyrénées (France) et des Carpathes (Roumanie). La morphologie des graines diffère selon leur origine taxonomique. Le comportement germinatoire des graines selon deux séquences de traitements permet de classer les populations en cinq groupes dont la correspondance taxonomique est discutée. Les caractères des capsules font l'objet d'une étude comparative. L'étude de la germination de graines provenant de cultures expérimentales montre que les différences ont pour une grande part une origine génotypique. Les caractères germinatoires et séminaux peuvent donc être envisagés dans l'étude de taxonomie numérique commencée par l'auteur sur cette espèce.

ABSTRACT

BOCK, C. (1980). Contribution to the taxonomy of *Silene acaulis* (L.) Jacq.: seeds and germination. *Candollea* 35: 541-564. In French, English abstract.

The *Silene acaulis* (L.) Jacq. is a species-complex which has given rise to morphological descriptions of many taxons. The characters of the seeds and of their germination are studied with regard to nordic populations from Iceland, Norway, Sweden and Greenland, to alpine populations from France, Switzerland, Austria, to Pyrenean populations (France) and Carpathian populations (Rumania). The morphology of the seeds is different according to their taxonomical origin. Two sequences of treatments are applied upon the seeds. According to the resulting germination, five groups of populations can be distinguished. Their taxonomical value is discussed. The morphology of the capsules is compared. The germination

of seeds from experimental cultivation shows that the differences are principally from genotypical origine. Consequently, characters of seeds and of germination can be used for the study of numerical taxonomy of this species upon which is entered the author.

INTRODUCTION

Présentant une vaste aire de répartition arctico-alpine, l'espèce linnéenne *Silene acaulis* (L.) Jacq. se rencontre dans les contrées nordiques depuis les sommets jusqu'au bord de la mer alors que dans les montagnes des latitudes moyennes elle fait figure d'une plante de haute altitude. Elle atteint selon HULTÉN (1958) les altitudes de 2150 m en Norvège, 3680 m dans les Alpes, 3800 m dans les Montagnes Rocheuses du Colorado.

La variation morphologique présentée par ce taxon a permis à différents auteurs de décrire plusieurs espèces ou variétés dans certaines parties de son aire de répartition. Ces descriptions sont comparatives et la limite entre les taxons décrits reste assez obscure.

Plusieurs auteurs, VIERHAPPER (1901), HULTÉN (1958), FAVARGER (1972), HESS & al. (1967), signalent la nécessité d'envisager une étude de la variation de cette espèce dans l'ensemble de son aire alpine ou mondiale.

Nous avons rassemblé, à la suite de diverses missions (1973-1978) dans les Alpes et les pays nordiques et grâce à la collaboration de plusieurs correspondants que nous remercions bien vivement un important matériel de provenances diverses. Nous envisagerons dans cette note quelques caractères relatifs aux fruits et aux graines de cette espèce et nous analyserons plus particulièrement les caractéristiques de la germination de graines provenant de populations naturelles et de cultures comparatives.

LES GRAINES ET LEURS CARACTÉRISTIQUES

Origine des graines

L'origine des graines utilisées dans cette étude est précisée dans le tableau 1. Les graines ont été conservées au sec et à l'obscurité, à la température du laboratoire. Les essais de germination ont été réalisés entre 4 et 12 mois après la récolte. Dans les pays nordiques, celle-ci a été effectuée dans la première moitié du mois d'août; à l'étage alpin des Alpes, au début du mois de septembre. Dans les deux cas, des capsules naturellement déhiscentes

Tableau 1. — Origine des populations citées dans le texte (Is: Islande; N: Norvège; S: Suède; F: France; CH: Suisse; A: Autriche).

Aire Nordique

1. Hafnarfjörður Is, S.W. de l'Islande, littoral, altitude: 5 m, sables basaltiques, *Sileno maritimae-Festucetum cryophilae* Hadač.
2. Haukaley Is, Bardaströnd, N.W. de l'Islande, littoral, altitude: 10 m, pelouse à *Elyna myosuroides*.
3. Heimaey Is, Vestmannaeyjar, S. de l'Islande, altitude: 50 m, melar.
4. Jökulsá Is, N.E. de l'Islande, altitude: 300 m, sandur de la rivière Jökulsá à Fjöllum, *Armerio-Silenetum acaulis* Hadač.
5. Reykjavík Is, S.W. de l'Islande, altitude: 10 m, lande du *Loiseleurio-Arctostaphyion* Kalliola.
6. Skagafjörður Is, N. de l'Islande, (leg. Jard. Bot. Reykjavík).
7. Vididalur Is, centre E. de l'Islande, altitude: 400 m, melar.
8. Narsaq Groënland, S.W. 60°54'N. 46°02'W. (leg. Folmer Arnklit, Jard. Bot. Copenhague).
9. Flakstad N, îles Lofoten, Flakstadöya, 68°08'N. 13°19'E., altitude: 5 m, sables littoraux, pH 7.5.
10. Lesja N, Skarshø, Gudbrandsdalen, 62°N. 9°E., altitude: 1000 m, (leg. Nicole Santarelli, Université Paris).
11. Utakleiv N, îles Lofoten, Vestvågøy, 68°13'N. 13°30'E., altitude: 5 m, sables littoraux, pH 8.0.
12. Narvik N, Fagernesfjellet, 68°25'N. 17°30'E., altitude: 600 m, pH 4.5.
13. Vadsø N, Finmark, Varangerfjord, Krampen, 70°06'N. 30°13'E., littoral (leg. Jard. Bot. Turku, Finlande).
14. Kittelfjäll S, Asele Lappmark, 65°15'N. 15°32'E., altitude: 550 m, pH 6.0, *Arenarion norvegicae*, Nordhagen, sur serpentine.

Alpes

15. Aletsch CH, moraines du glacier d'Aletsch, altitude: 1880 m, silice (leg. Danièle Flury, Inst. Géol. Neuchâtel).
16. Anzeindaz CH, Vaud, altitude: 1960 m (leg. Jard. Bot. Genève).
17. Moiry CH, Valais, altitude: 2600 m, moraine siliceuse, pH 4.5.
18. Sanetsch CH, Valais, altitude: 2100 m, rochers calcaires, pH 7.5.
19. Raxalpe A, Alpes de Vienne, altitude: 1700-2000 m, calcaire (leg. Alpengarten im Belvedere, Vienne).
20. Schneeberg A, Alpes de Vienne, altitude: 1800-2070 m, calcaire (leg. Alpengarten, Vienne).
21. Allos F, Alpes de Haute-Provence, Signal d'Allos (leg. Barrier, Muséum, Paris).

22. Bonnette F, Alpes de Haute-Provence, col des Granges communes, altitude: 2500 m, schistes calciques.
23. Cayolle F, Alpes de Haute-Provence, altitude: 2350 m (leg. Barrier, Muséum, Paris).
24. Chamrousse F, Isère, massif de Belledonne, Croix de Chamrousse, altitude: 2250 m, pH 5.0.
25. Deux-Alpes F, Isère, Oisans, La Toura, altitude: 2650 m, gneiss, pH 4.5.
26. Galibier F, Hautes-Alpes, pelouse à *Sesleria coerulea*, calcaires gypseux, altitude: 2500 m.
27. Iseran F, Savoie, Vanoise, altitude: 2800 m, *Caricetum curvulae elynetosum*, Br.-Bl.
28. Izoard F, Hautes-Alpes, altitude: 2400 m, *Seslerio-Semperviretum* Br.-Bl.
29. Laurichard F, Hautes-Alpes, altitude: 2350 m, rochers siliceux, pH 4.0.
30. Mont-Cenis A F, Savoie, Croix de la Tomba, altitude: 2200 m, schistes.
31. Mont-Cenis B F, Savoie, Croix de la Tomba, altitude: 2200 m, schistes.
32. Roselend F, Savoie, Cormet de Roselend, altitude: 2000 m.

Carpathes

33. Bucegi Roumanie, altitude: 1950 m (leg. Jard. Bot. Cluj).

Pyrénées

34. Lurde F, Pyrénées atlantiques, Ossau, altitude: 1950 m, pelouse calcicole, (leg. J. J. Lazare, Centre Ecol. Montagn. Gabas).
35. Pourtalet F, Pyrénées atlantiques, Ossau, altitude: 1800 m, calcaire (leg. J. J. Lazare, Centre Ecol. Montagn. Gabas).

ont été prélevées. Cette différence phénologique tient au fait que, aux altitudes considérées en Islande et en Norvège et compte tenu de l'océanité du climat, la saison de végétation est plus longue et débute plus tôt qu'à l'étage alpin des Alpes.

En ce qui concerne le matériel fourni par nos correspondants, nous avons vérifié que l'aspect des téguments était celui de graines mûres.

Description des graines

Les graines sont petites, de l'ordre du millimètre, réniformes et brunes. Leur aspect est très comparable à celui des autres espèces de *Silene* et des Caryophyllacées en général (MARTIN & BARKLEY, 1961); les cellules tégumentaires externes apparaissent en files disposées en éventail à partir du hile. Elles

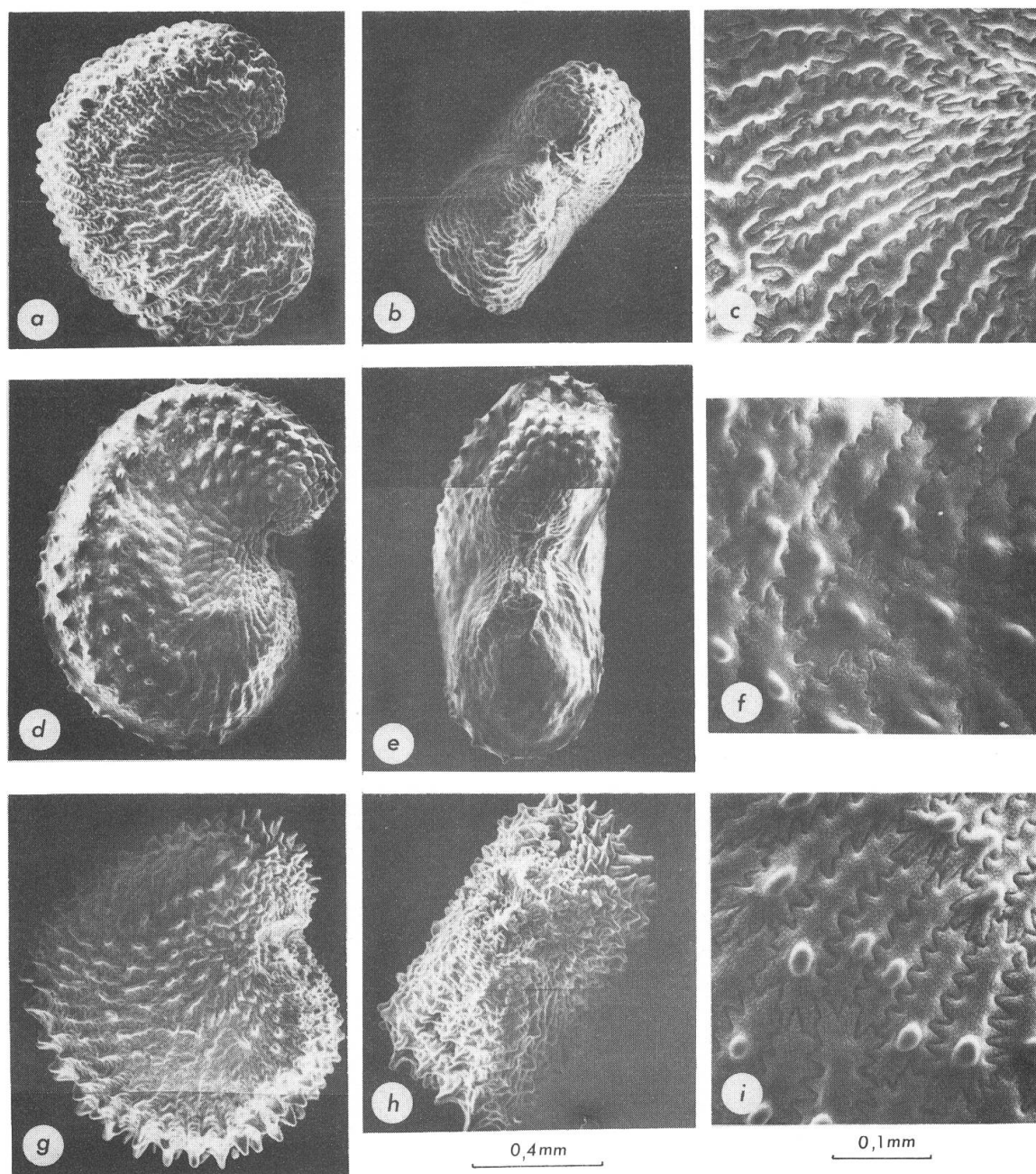


Fig. 1. — Morphologie de graines du subsp. *excapa* et aspect de leurs cellules tégumentaires.
a, b, c: Mont-Cenis A; **d, e, f:** Laurichard; **g, h, i:** Aletsch.

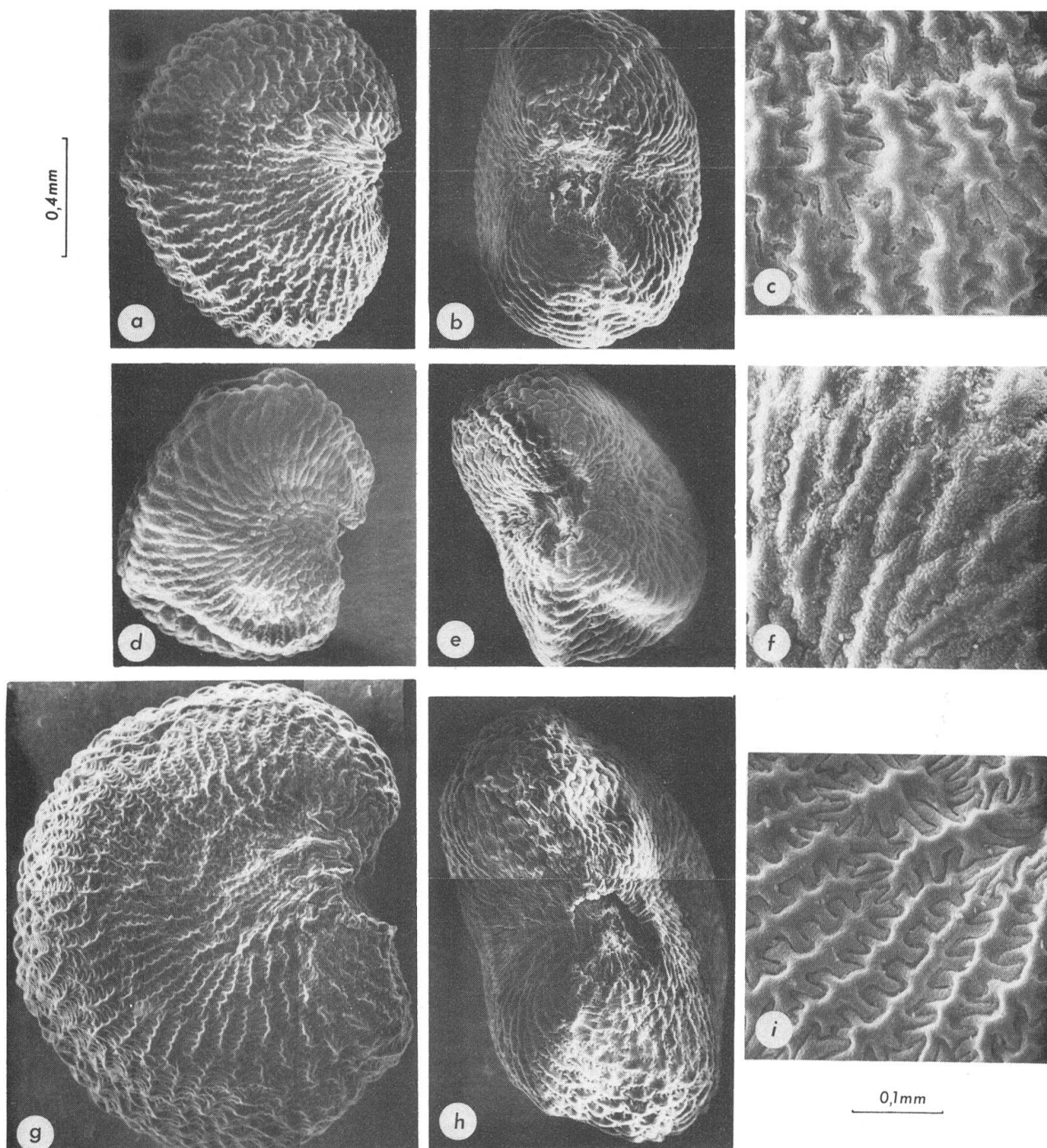


Fig. 2. — Morphologie des graines et aspect de leurs cellules tégumentaires.
a, b, c: Utakleiv (subsp. *norvegica*); **d, e, f:** Mont-Cenis B (subsp. *cenisia*); **g, h, i:** Raxalpe, population des Alpes orientale. Le micropyle est toujours situé vers le haut du cliché. L'échelle 0.4 mm se rapporte aux figures **a, b, d, e, g, h**; l'échelle 0.1 mm aux figures **c, f, i**.

sont engrenées les unes dans les autres en puzzle. Leur surface est finement chagrinée. Cependant des différences se révèlent exister entre les populations (fig. 1 et 2).

- Les graines d'origine nordique, en particulier celles d'Islande, se reconnaissent aisément à leur aspect luisant, à leurs cellules tégumentaires plates ou peu bombées, à leur forme globuleuse avec un hile large.
- Les graines d'origine alpine, au contraire des précédentes, présentent un aspect déprimé, avec un hile étroit. Elles ne sont pas luisantes mais mates, souvent même grisâtres et pruveuses, caractère particulièrement accusé dans deux populations des Alpes orientales (Schneeberg et Raxalpe), ainsi que chez les populations rapportées au subsp. *longiscapa* Kerner (Hayek). Les cellules tégumentaires sont beaucoup plus saillantes dans le subsp. *exscapa* (All.) J. Braun donnant aux graines un aspect tuberculé (Laurichard) voire épineux (Aletsch, Moiry). Des aspects identiques ont été observés aussi dans les populations des Alpes Maritimes, comme celle du col de la Lombarde.

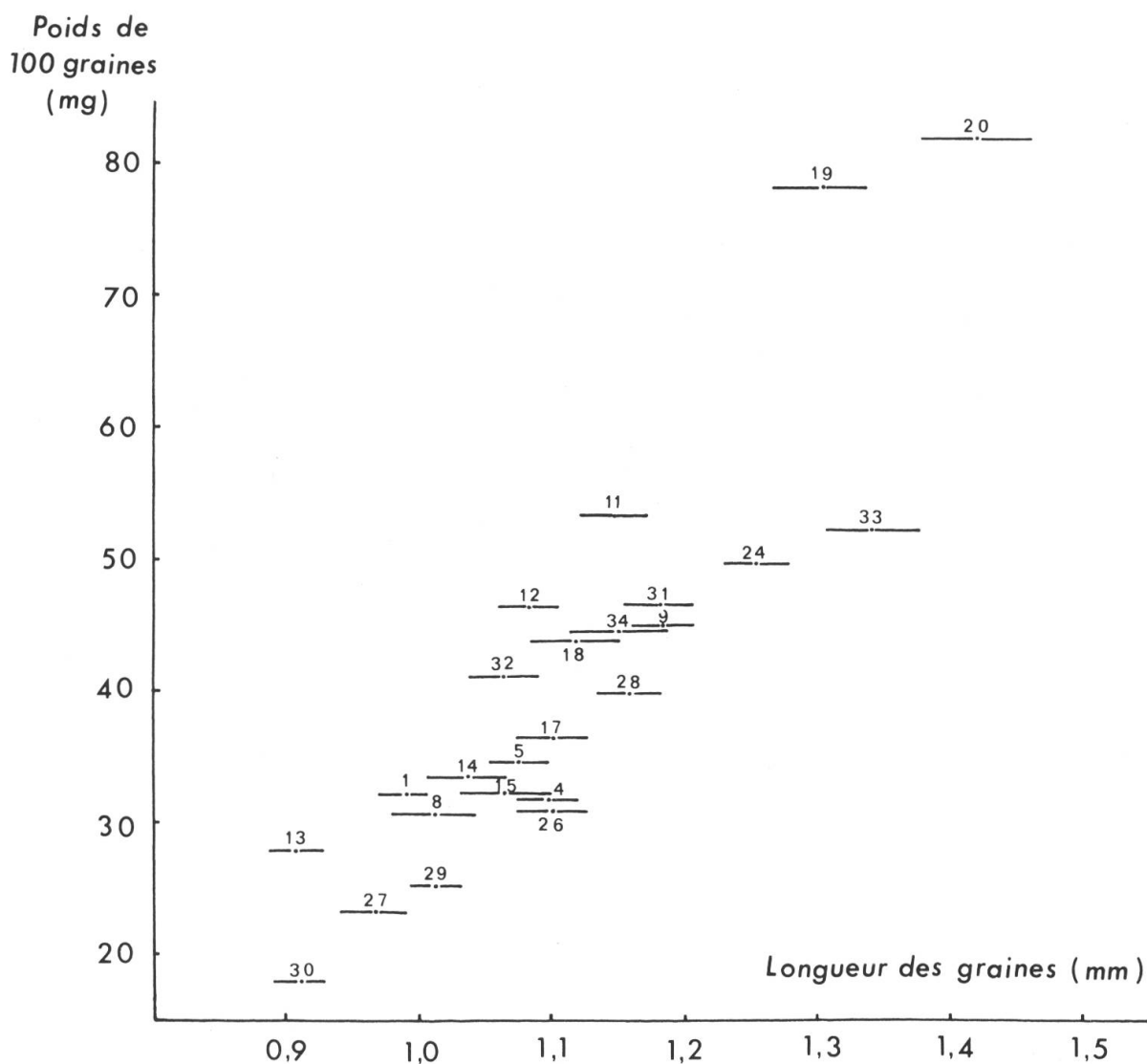
Ces différents degrés de proéminence des cellules tégumentaires rappellent les observations de MARSDEN-JONES & TURRIL (1957) faites sur le *Silene vulgaris* (Moench) Garcke et le *Silene maritima* With. Dans ces espèces les auteurs ont pu reconnaître des graines appartenant à quatre catégories d'ornementations tégumentaires en proportions variables et dont le contrôle est génétique.

Poids et dimensions

La pesée d'un échantillon de 100 graines par population révèle une variation importante de ce caractère puisque le poids moyen d'une graine est compris entre 0.18 mg et 0.82 mg.

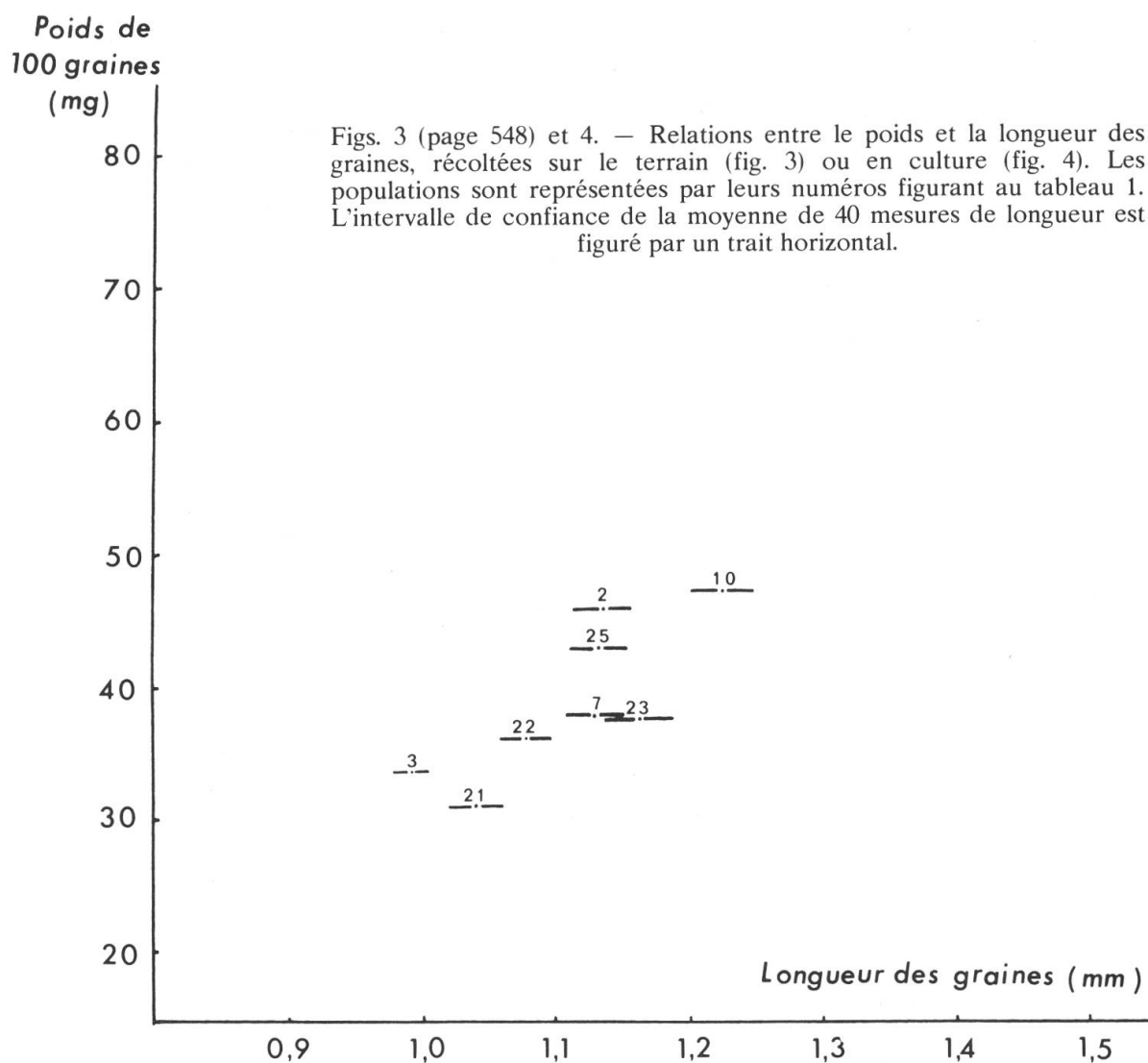
Corrélativement la taille des graines varie de façon significative, leur longueur étant comprise entre 0.85 mm et 1.41 mm en ce qui concerne la moyenne de 40 mesures faites sur 40 graines extraites au hasard de l'échantillon préalablement pesé. Le diagramme (fig. 3) représente les graines récoltées sur le terrain en fonction de ces deux caractères. Plusieurs remarques peuvent être faites au vu de ces résultats.

- Les plus petites graines (Mont-Cenis A, Iseran, Laurichard) se rapportent au subsp. *exscapa*, ce qui est en accord avec les observations de BURNAT (1892); les plus grosses sont nettement séparées des autres et proviennent des Alpes orientales (Raxalpe, Schneeberg).
- Dans le groupe principal, la répartition selon les taxons habituellement considérés n'est pas évidente. Notons cependant que les graines du subsp. *bryoides* Jord. (Chamrousse, Roselend?) sont plus grosses que celles du subsp. *exscapa* et même de la plupart des populations du subsp. *longiscapa*.



- Parmi les populations nordiques, la variation est également importante.
- Les graines provenant de culture (fig. 4) présentent des caractéristiques du même ordre de grandeur en rapport avec leur appartenance taxonomique.
- La comparaison du poids des graines récoltées dans des populations naturelles à celui de graines issues d'individus cultivés de même origine montre une augmentation de ce poids en culture (tabl. 2). Ceci correspond vraisemblablement aux conditions climatiques plus favorables par rapport à celles des étages alpin ou subalpin d'une part, et des conditions nordiques d'autre part. On sait d'ailleurs que pour certaines espèces, le poids des graines diminue avec l'altitude (DORNE, 1975).

Cependant des différences persistent en culture, les graines les plus petites sont toujours celles du subsp. *excava*, la population de Raxalpe conserve sa caractéristique de produire de grosses graines.



Une étude portant sur plusieurs années de récoltes successives devrait permettre de voir si ces différences se maintiennent au cours du temps.

LA GERMINATION

Les conditions expérimentales

Les essais de germination ont été réalisés sur des lots de 100 graines par population. Les graines sont placées dans des boîtes de Pétri, sur du papier filtre recouvrant une couche de coton hydrophile imbibé d'eau distillée. La lumière utilisée est obtenue par des tubes fluorescents "lumière du jour de

Origine de la population	Conditions naturelles	En culture
Subsp. arctica		
Haukaley	39.2 (10)	46.0 (6)
Heimaey	32.2 (10)	33.7 (10)
Vididalur	29.2 (10)	37.7 (6)
Subsp. exscapa		
Iseran	23.3 (10)	30.4 (6)
Subsp. longiscapa		
Bonnette	33.8 (10)	36.2 (5)
Populations orientales		
Raxalpe	78.2 (?)	79.3 (6)
Bucegi	52.3 (?)	53.4 (8)

Tableau 2. — Poids de 100 graines, exprimé en mg., provenant de récoltes effectuées sur le terrain et en culture expérimentale. Le nombre entre parenthèses, indique le nombre d'individus semenciers ayant fourni le stock de graines à partir duquel a été prélevé l'échantillon.

lux" donnant 2000 lux au niveau des graines. Une graine est considérée comme germée dès que la radicule a percé les téguments.

Le dénombrement des graines germant à l'obscurité a été effectué sous lumière verte de façon à suivre la cinétique de la germination sans la perturber.

Les traitements séquentiels

Nous avons déjà rapporté des résultats (BOCK, 1974) concernant la germination de graines du *Silene acaulis* d'Islande appartenant au subsp. *arctica* LÖVE & LÖVE (1965, 1970) et des Alpes appartenant aux subsp. *exscapa* et *longiscapa*.

Parmi la gamme des températures auxquelles avaient été menés les essais de germination, c'est celle de 25° C qui a permis l'obtention du taux de germination le plus élevé de graines intactes et à l'obscurité, les résultats étant consignés au bout de 25 jours. La scarification des graines au niveau micropylaire favorise leur germination à l'obscurité. Le prétraitement au froid à 5° C pendant 40 jours élève significativement le taux de germination. On sait d'autre part que les graines du *Silene acaulis* des Alpes présentent une photosensibilité positive (KINZEL, 1913, 1920), propriété étudiée dans une orientation physiologique par BIANCO & BULARD (1976).

L'effet des différents traitements évoqués ci-dessus est plus ou moins important selon les populations de graines auxquelles on s'adresse.

De façon à présenter pour chacune d'entre elles, dans un but taxonomique, une image de leur constitution vis-à-vis des réponses aux différents facteurs

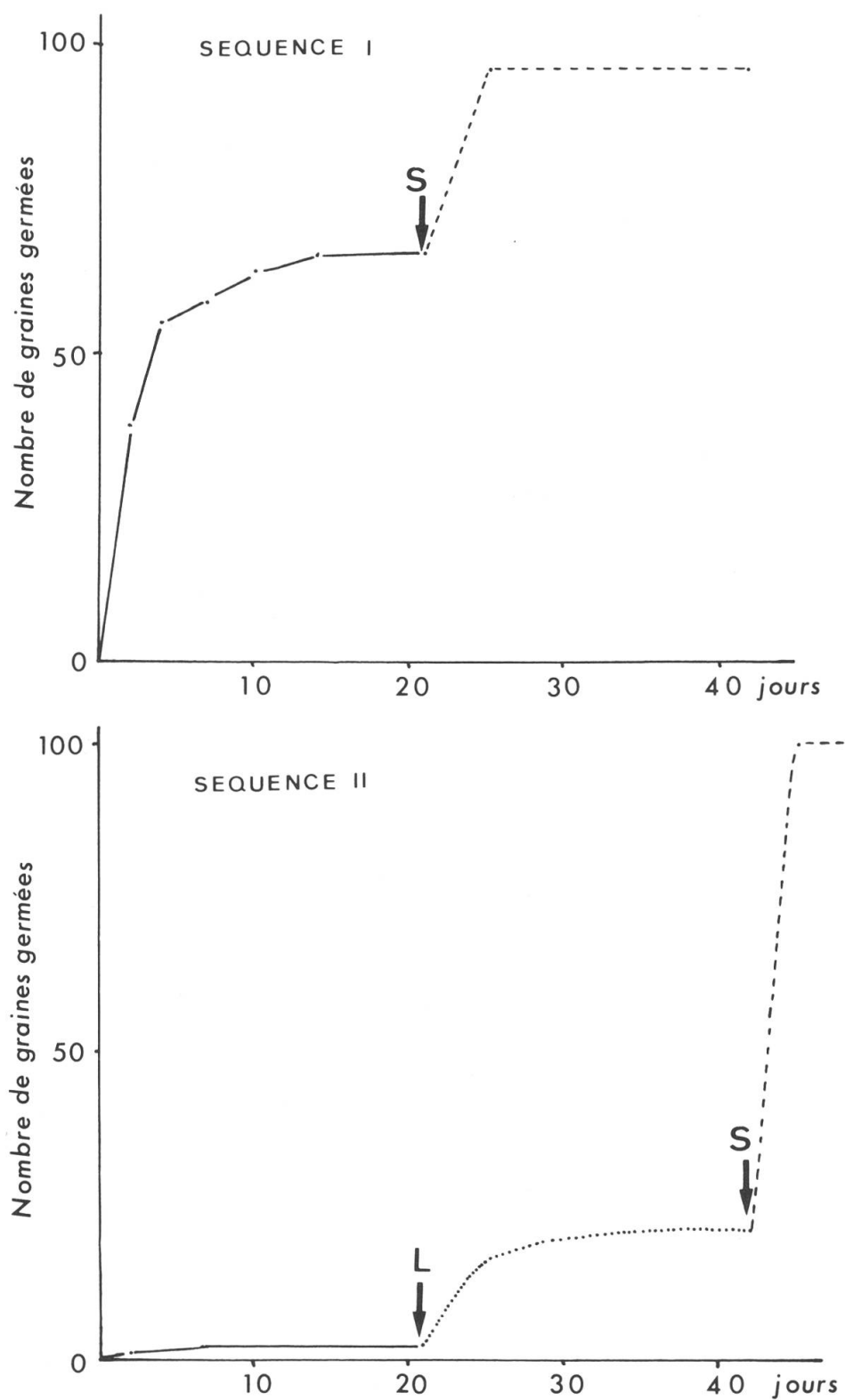


Fig. 5. — Evolution de la germination d'un lot de 100 graines au cours de deux séquences de traitements (population de Moiry). Explications dans le texte.

envisagés tout en n'utilisant qu'un nombre réduit de graines, nous avons étudié l'effet de traitements successifs selon deux séquences réalisées à une température constante de 25° C.

- La séquence 1 (fig. 5) s'applique aux graines qui, placées à la lumière ne germent pas au bout de 20 jours. Elles sont alors scarifiées (S) au niveau micropylaire en étant maintenues à la lumière. Cette séquence permet d'atteindre des taux de germination proches de 100%.
- La séquence 2 (fig. 5) s'applique aux graines ayant germé à l'obscurité. Une fois le taux de germination stabilisé (environ 20 jours), les graines n'ayant pas germé dans ces conditions sont placées à la lumière (L). Une nouvelle quantité de graines germe. Si, après stabilisation du taux de germination dans ces nouvelles conditions des graines n'ont pas germé, elles sont alors scarifiées au niveau micropylaire (S) sous loupe binoculaire et maintenues à la lumière. Cette séquence aboutit aussi à des taux de germination voisins de 100% dans la plupart des cas.

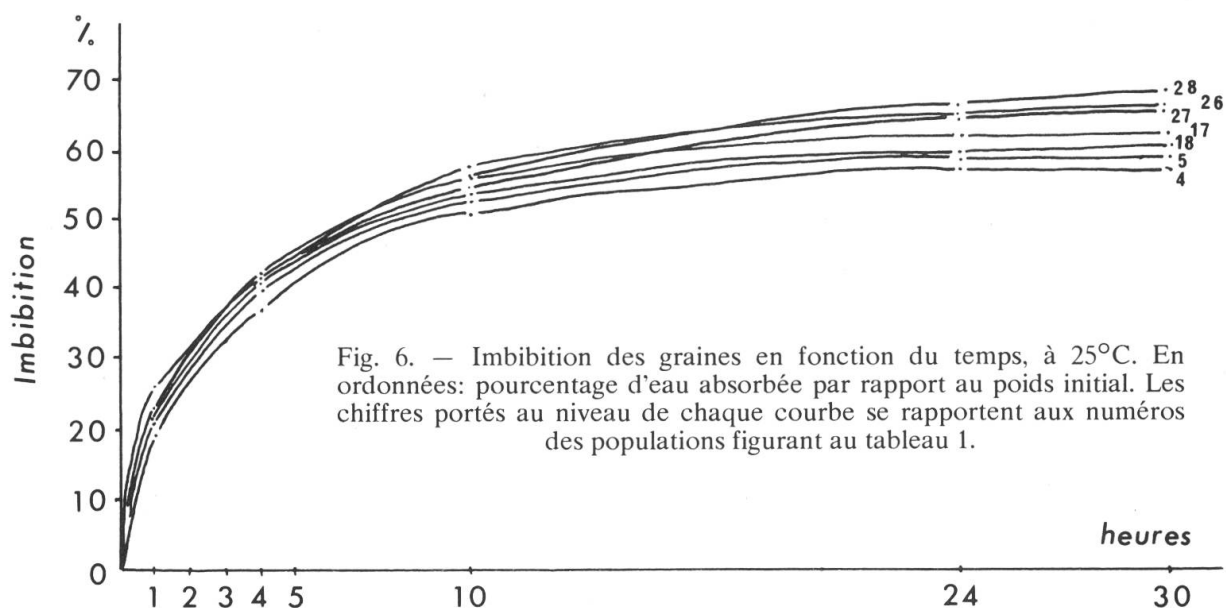
Rôle de la scarification

Bien qu'il s'agisse du domaine purement physiologique, nous avons fait quelques observations pour préciser de quelle façon intervient la scarification dans le but de rechercher si des caractères morphologiques ou anatomiques des graines y étaient corrélés.

- Les graines qui réclament une scarification pour germer sont parfaitement imbibées. Il ne s'agit donc pas d'un phénomène de dureté tégumentaire. D'ailleurs, l'étude de la cinétique de l'imbibition de lots de 100 graines ne révèle pas de différences significatives en relation avec la proportion des graines nécessitant une scarification (fig. 6).
- La barrière pourrait être mécanique, l'élimination du tégument, au niveau micropylaire, permettrait alors l'allongement de la radicule. Cette hypothèse n'est pas non plus la bonne car une scarification latérale de la graine donne les mêmes résultats qu'une scarification au niveau du micropyle.
- Il s'agirait donc plus vraisemblablement d'obstacles à la diffusion des gaz, et plus précisément de l'oxygène ou de besoins plus importants en oxygène, présentés par certains embryons.

L'étude microscopique de la constitution des graines ne montre pas de différences au niveau du tégument des graines, entre populations ou à l'intérieur des populations. Quatre couches cellulaires forment ce tégument, la plus externe étant la plus importante (fig. 7). L'épaisseur du tégument ne montre pas de variations caractéristiques des graines qui germent ou de celles qui ne germent pas.

Des différences biochimiques dans la constitution des téguments (phénols fixant l'oxygène; COME, 1970) pourraient expliquer les comportements



germinatoires différents de ces graines. L'albumen, qui recouvre l'extrémité de la radicule à la manière d'un capuchon (fig. 7), joue peut-être aussi un rôle dans le contrôle de la germination.

Quoi qu'il en soit, ces observations ne nous fournissent pas de caractères taxonomiques nouveaux, utilisables pour différencier les graines de populations ou de groupes de populations différents.

LA RÉPONSE GERMINATOIRE, CARACTÈRE TAXONOMIQUE

A chaque traitement correspond une réponse germinatoire d'une partie seulement du lot de graines envisagé. Ceci résulte du fait que les réactions individuelles des graines sont différentes selon les conditions de germination.

Graines provenant de populations naturelles

Nous reportons ici (fig. 8) les résultats concernant des populations dont les graines ont été récoltées sur le terrain. L'utilisation taxonomique de ces résultats consiste à comparer les diverses sous-populations de graines germinantes et non germinantes après chaque traitement entre les populations du *Silene acaulis* de différentes origines.

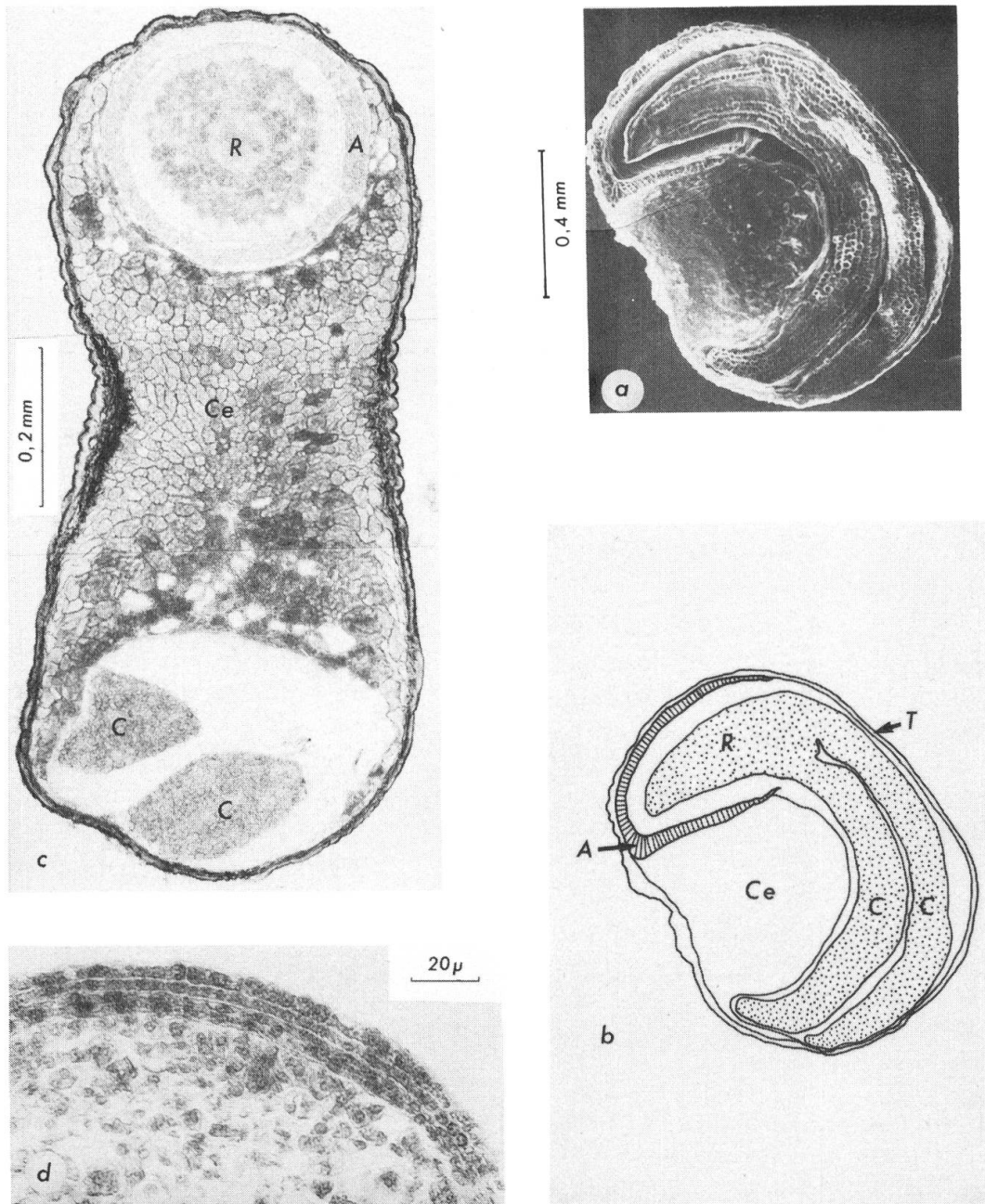


Fig. 7. — Organisation de la graine du *Silene acaulis*.
A: albumen; **C:** cotylédons; **Ce:** centrosperme; **R:** radicule; **T:** tégument; **a:** coupe longitudinale sagittale d'une graine mûre, observée au M.E.B.; **b:** interprétation; **c:** coupe longitudinale frontale en microscopie optique; **d:** structure quadripartite du tégument d'un ovule âgé.

Cinq groupes peuvent être envisagés d'après l'hétérogénéité des lots de graines.

Groupe 1. — Le nombre de graines dormantes après le premier traitement est faible ou nul. Le taux de germination est supérieur à 80%, à l'obscurité comme à la lumière. La photosensibilité est donc faible ou nulle. L'inhibition tégumentaire est très réduite. La capacité de germination est maximale.

Groupe 2. — La germination à l'obscurité est plus faible que précédemment; elle est comprise entre 50 et 80%, et elle est toujours inférieure au taux de germination à la lumière. La photosensibilité est nette. L'inhibition tégumentaire reste faible (16% maximum). La capacité de germination n'est pas maximale pour Anzeindaz et Bucegi.

Groupe 3. — Les populations de Sanetsch et de Roselend se distinguent des groupes précédents par un taux de germination plus faible à l'obscurité, une photosensibilité nette, et l'existence d'une sous-population de graines importante, présentant une inhibition tégumentaire. La capacité de germination est cependant excellente (98%). De plus, si nous considérons les graines germant sans inhibition tégumentaire, nous constatons que leur pourcentage est inférieur dans la séquence 2 de façon significative. L'imbibition à l'obscurité d'un certain nombre de graines les a rendues inaptées à germer à la lumière (dormance secondaire).

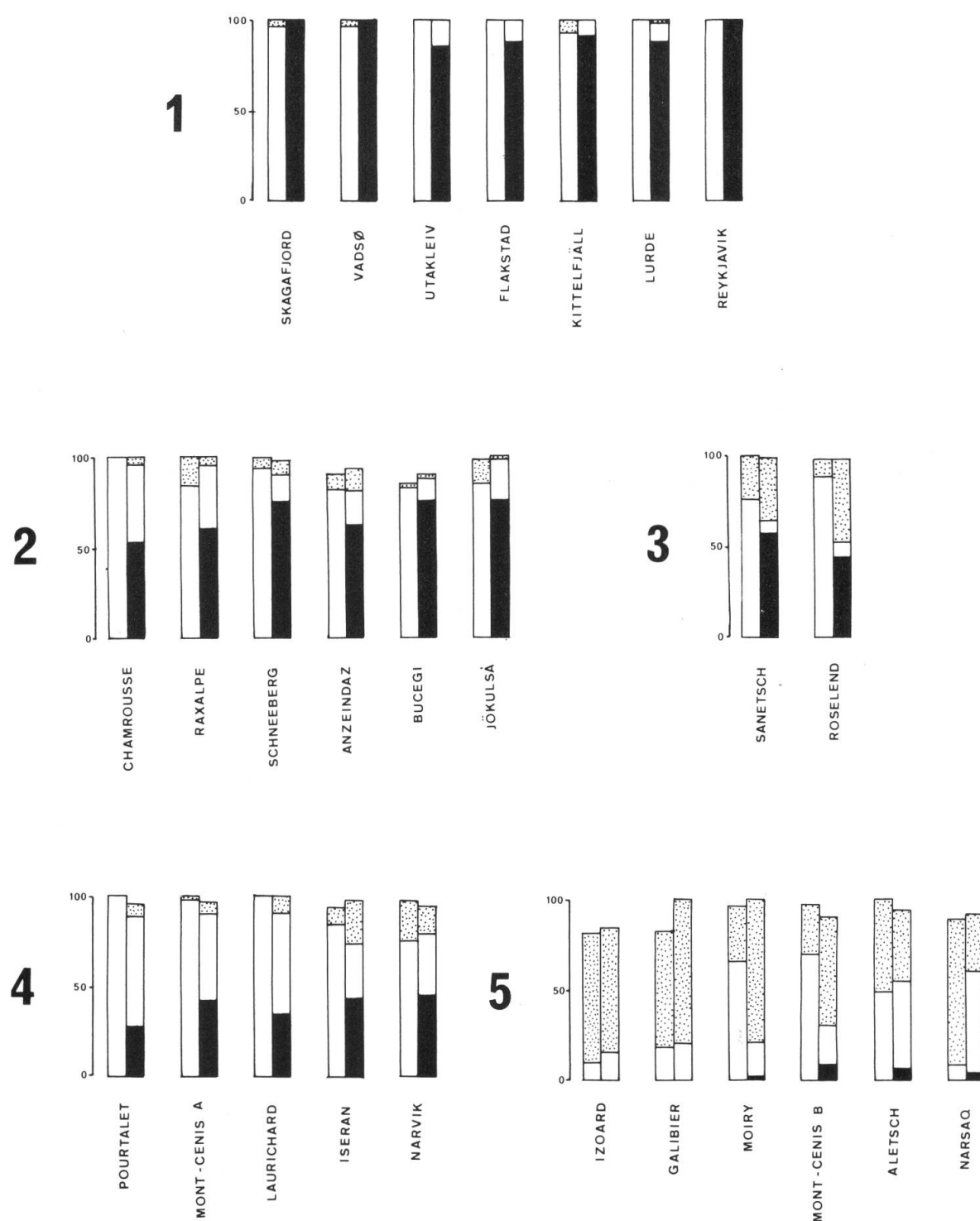
Groupe 4. — Dans le groupe 4, moins de la moitié des graines sont capables de germer à l'obscurité. La photosensibilité est nette puisque plus de 75% des graines germent à la lumière. La capacité de germination est bonne (supérieure à 90%), et l'inhibition tégumentaire modérée. Les effets d'une dormance secondaire induite à l'obscurité ne sont pas très nets.

Groupe 5. — La germination des graines de ce groupe est difficile. Très peu d'entre elles germent à l'obscurité (moins de 10%). La photosensibilité est plus ou moins nette (Izoard, Narsaq) à très forte (Aletsch, Mont-Cenis B, Moiry). Dans ce dernier cas, il existe une dormance secondaire acquise à l'obscurité. Mais, c'est l'importance des sous-populations de graines présentant une inhibition tégumentaire, qui caractérise ce groupe. La population de Narsaq présente un comportement particulier: l'imbibition à l'obscurité favorise la germination à la lumière, probablement en levant l'inhibition tégumentaire d'un certain nombre de graines.

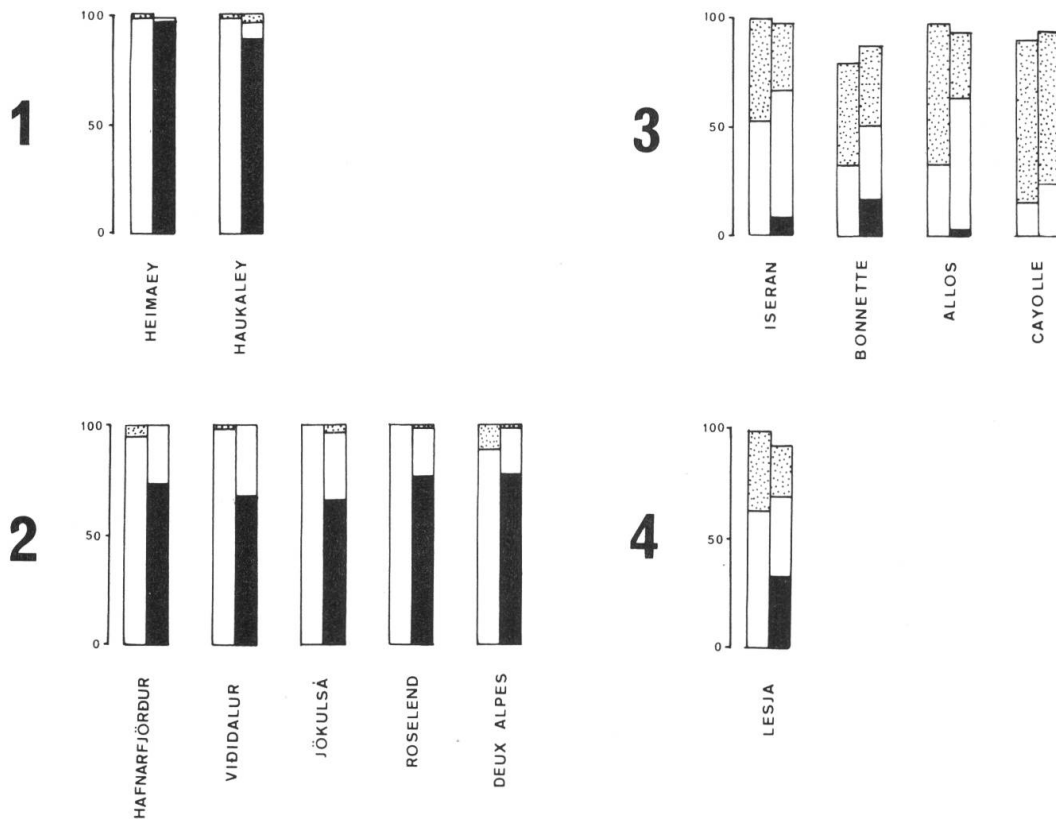
Ces résultats nous montrent donc que:

- les graines récoltées sur le terrain forment des lots hétérogènes quant à leur comportement germinatoire;
- les proportions des différentes sous-populations de graines varient avec l'origine des graines.

Cependant, les graines ayant été récoltées dans des populations naturelles, ces différences peuvent tenir au génotype des individus, et résulter aussi de



Figs. 8 et 9. — Germination des graines selon les deux séquences décrites dans le texte: séquence 1 à gauche, séquence 2 à droite. En blanc: lumière; en noir: obscurité; en pointillé: après scarification. La figure 8 se rapporte aux graines récoltées sur le terrain; la figure 9 à celles qui proviennent de culture.



l'action de facteurs stationnels variés. On se trouve donc ici devant le même problème qu'en ce qui concerne la morphologie ou l'anatomie: nous observons des caractères qui diffèrent entre les populations considérées sur le terrain, et nous nous posons la question de savoir si ces différences sont d'origine génotypique ou phénotypique.

Quelques réflexions simples apportent des éléments partiels de réponse.

- Nous avons échantillonné au col du Mont-Cenis, en contrebas de la Tête de la Tomba, dans deux populations du *Silene acaulis*, l'une se rapportant au subsp. *exscapa*, l'autre au subsp. *cenisia* Vierh. Elles appartiennent cependant à un même topodème et, bien que les conditions écologiques de la haute montagne soient contrastées, on peut penser, d'après la conformation du terrain, que ces deux populations poussent dans des conditions très semblables. Pourtant, les caractéristiques de la germination sont différentes, et leur déterminisme serait donc génotypique.
- Une des conditions écologiques qui différencie les régions nordiques des régions alpines est le régime photopériodique. Pourtant, on trouve des populations nordiques dans les groupes 1, 2, 4, 5. Réciproquement, si le groupe 1 est essentiellement constitué de populations nordiques, il comprend aussi une population pyrénéenne.

Graines provenant de populations cultivées

La récolte de graines sur des individus ayant poussé dans les mêmes conditions d'environnement, permet d'apporter une réponse plus précise. Nous avons étudié les réponses germinatoires de graines provenant de notre jardin expérimental dans lequel les plantes sont cultivées, côte à côte, dans des pots contenant la même terre. Nous nous sommes adressés à des individus de même âge, tous issus de graines récoltées sur le terrain.

Les résultats (fig. 9) montrent qu'ici encore:

- les lots de graines récoltées sont hétérogènes quant à leur réponse germinatoire;
- la proportion des différentes sous-populations de graines varie selon l'origine de la population étudiée.

Malgré le nombre de populations assez réduit qu'il a été possible d'envisager, on peut distinguer quatre types de réponses.

1. Deux populations islandaises littorales présentent des caractéristiques correspondant au groupe 1, défini précédemment.

2. S'intégrant au groupe 2 avec une capacité germinative importante à la lumière et peu d'inhibition tégumentaire, nous trouvons des populations islandaises de l'intérieur du pays (Vididalur, Jökulsá) ou littorale (Reykjavik), ainsi que deux populations alpines (Roselend, Deux-Alpes).

3. Une population non littorale de Norvège, Lesja, présente des caractéristiques de germination qui permettent de la rapporter au groupe 4, dans lequel nous trouvons déjà une population norvégienne d'altitude: Narvik.

4. Nous retrouvons, dans ce groupe, des populations alpines marquées par une proportion importante de graines dont la germination est empêchée à la suite d'une inhibition tégumentaire. Elles peuvent s'intégrer au groupe 5.

S'en tenant à ces résultats, on constate que l'on retrouve, à partir des graines récoltées à la même époque de l'année sur des individus ayant poussé dans les mêmes conditions édaphiques et climatiques, et ayant le même âge, sensiblement les mêmes groupes que ceux définis à partir du matériel récolté sur le terrain. On peut donc affirmer que les différences observées dépendent de la nature génotypique de la plante-mère. Cependant, comme on le sait par de nombreux travaux, la germination des graines est affectée, comme tout caractère quantitatif, par les conditions écologiques subies par la plante-mère. Le phénotype germinatif observé a donc une composante tenant à l'environnement, comme le montrent d'ailleurs les différences qui se manifestent entre les populations de même origine provenant du jardin et du terrain (Jökulsá, Roselend, Iseran), dont les caractéristiques germinatoires les font changer de groupe.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Appartenance taxonomique des populations étudiées

Considérons maintenant l'appartenance taxonomique des populations envisagées dans ce travail.

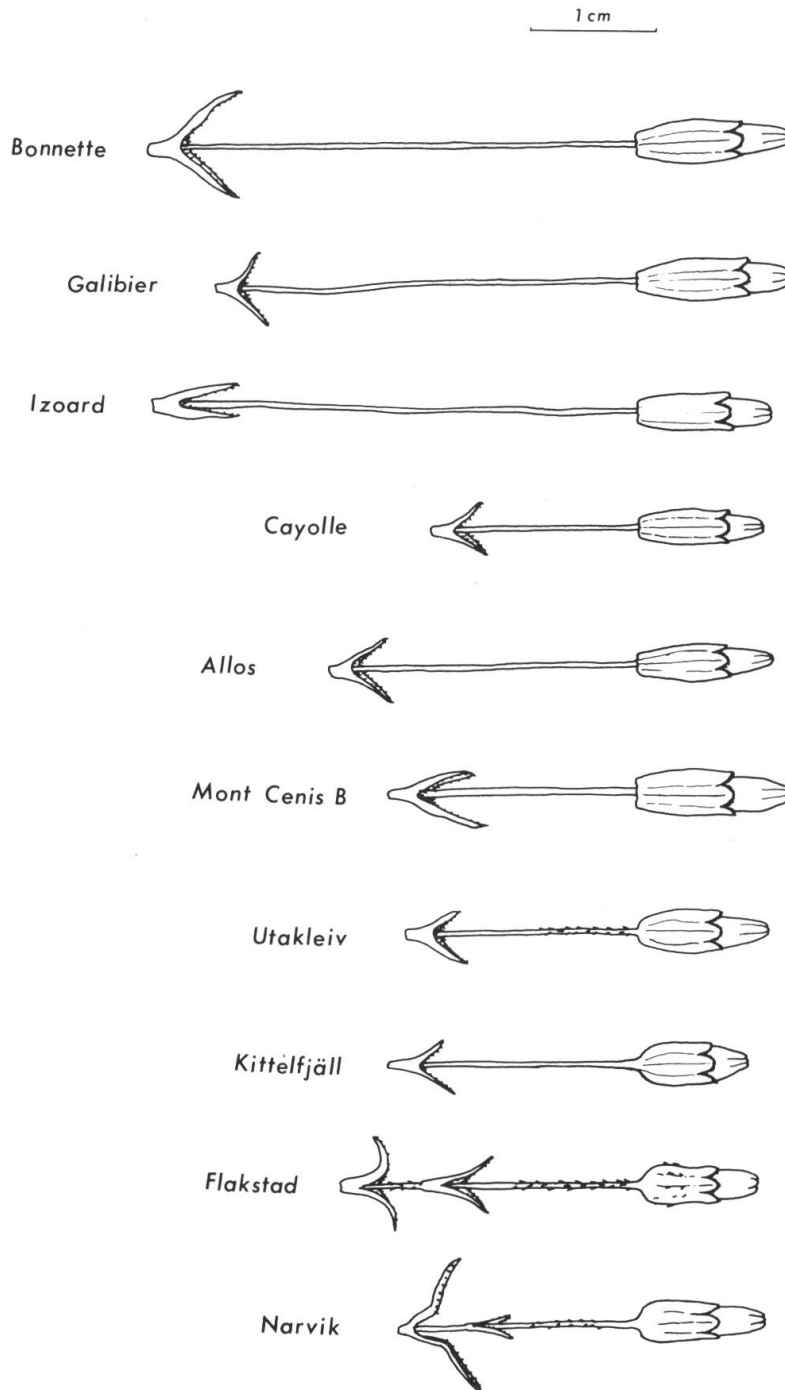
Les caractères retenus par les auteurs dans la description des taxons subordonnés au *Silene acaulis* sont: l'aspect général de la plante (coussinet plus ou moins dense, gazon...), la forme des feuilles, la taille des fleurs, la forme de la base du calice et l'aspect des capsules en ce qui concerne les individus femelles ou hermaphrodites.

Les figures 10 et 11 représentent le type de capsule possédée par chaque population. Dans le cas de graines qui nous ont été fournies sans les capsules par certains de nos correspondants, nous avons représenté, quand cela a été possible, les capsules récoltées sur les individus issus de ces graines en culture au jardin expérimental.

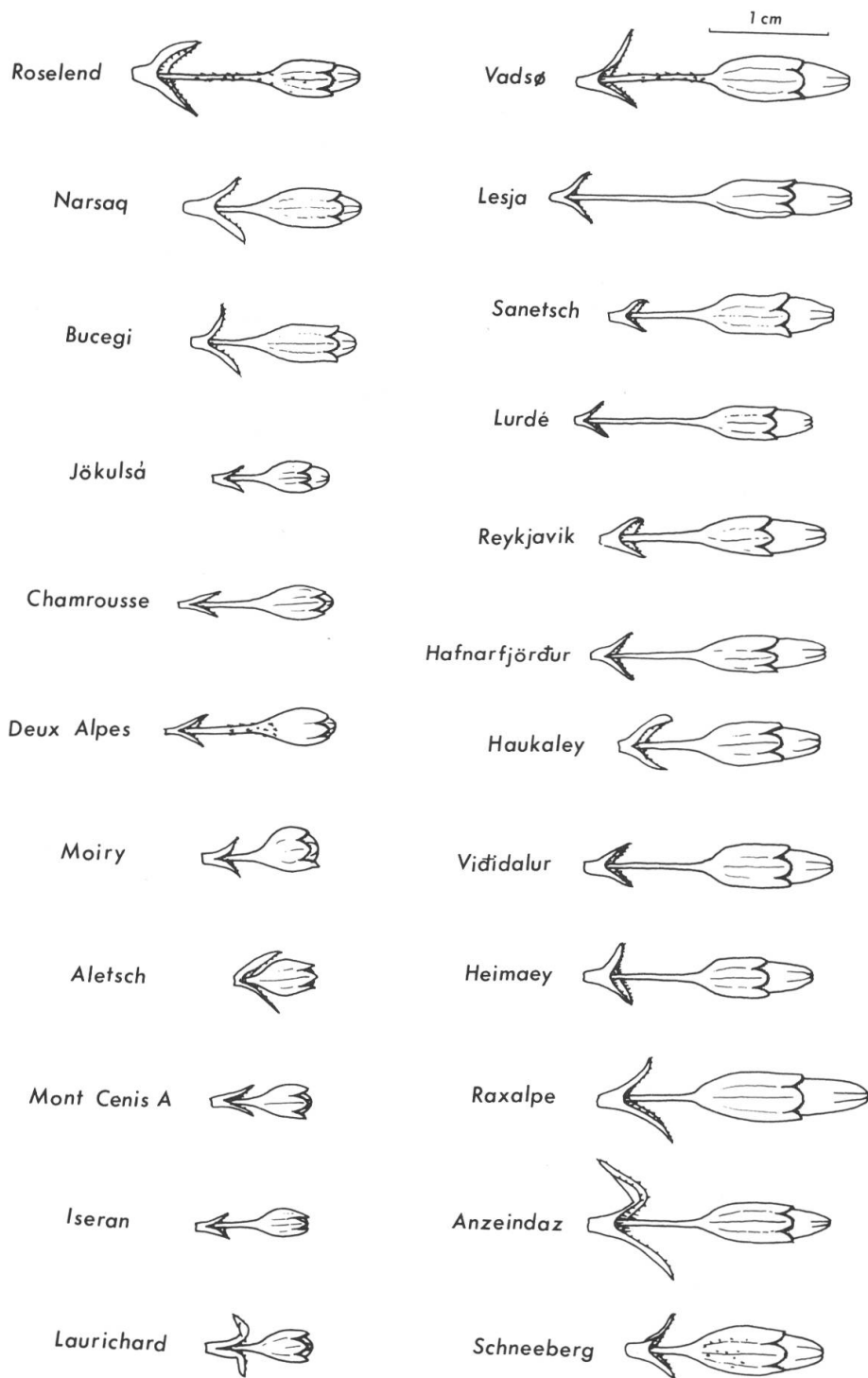
Un premier groupe, d'origine alpine, se distingue par un pédoncule fructifère très développé. La capsule ellipsoïde, portée par un gynophore de grande taille ($\cong 2$ mm) et velu, fait saillie hors du calice dont la base est ombiliquée. L'aspect de l'individu est celui d'un gazon ou d'une galette à croissance lâche avec des feuilles longues et légèrement arquées, à entrenœuds longs dans le cas des populations du Galibier et de l'Izoard, appartenant au subsp. *longiscapa*, à croissance plus dense dans la population du Mont-Cenis, rapportée au subsp. *elongata* Bellardi (= *cenisia* Vierh).

Un deuxième groupe (Utakleiv, Kittelfjäll, Flakstad, Narvik) d'origine nordique, présente des ressemblances avec le précédent par le pédoncule fructifère bien développé, la capsule ellipsoïde faisant saillie du calice qui est ombiliqué ou brusquement rétréci à la base. Le gynophore, velu, est plus court que précédemment (1 à 1.5 mm). Le pédoncule porte très souvent une paire de préfeuilles, et il est faiblement armé dans quelques populations. La croissance est lâche et les feuilles longues et étroites. La population de Kittelfjäll correspond à une forme serpentinicole, signalée par RUNE (1957) et dont l'étude détaillée est en cours. Ces populations doivent s'insérer dans le subsp. *norvegica* Pers. mais, comme le remarque HULTÉN (1958) "il y a aussi en Scandinavie une forte variation, toutefois moindre que dans les Alpes".

Nous trouvons ensuite toute une série de populations caractérisées par une capsule allongée, portée par un court gynophore (≤ 1 mm) faisant saillie d'un calice, dont la base est plus ou moins graduellement rétrécie en un pédoncule égalant environ la longueur du fruit. L'origine de ces populations est cependant très diverse, et leur affectation taxonomique délicate dans l'état actuel de nos travaux. Des populations islandaises (Reykjavik, Hafnarfjörður, Haukaley, Vididalur, Heimaey) seraient à rapporter au subsp. *arctica*. Deux populations de Norvège (Lesja et Vadsø) s'en rapprochent fortement par les capsules, et par l'aspect des individus en coussinets assez denses avec des feuilles courtes.



Figs. 10 et 11. — Aspect des capsules caractéristiques de chaque population étudiée, provenant d'individus en conditions naturelles, sauf pour Vadsø, Raxalpe, Anzeindaz, Schneeberg, Narsaq, Bucegi, pour lesquelles les capsules ont été étudiées sur des individus en culture.



Une population des Pyrénées (col de Lurdé) se range curieusement dans ce groupe, d'après l'aspect de ses capsules.

D'autres populations de ce groupe proviennent des Alpes suisses (Anzeindaz, Sanetsch) et des Alpes de Vienne (Schneeberg, Raxalpe). Elles ont en commun un gynophore dont la base des rudiments d'étamines et des pétales est glabre, contrairement aux autres populations de ce groupe. D'autre part, l'aspect de la plante est celui d'une touffe ou d'un gazon dense dont les rejets possèdent des feuilles longues fines et droites, dressées. Elles appartiennent peut-être au subsp. *norica* Vierh. bien que poussant sur un substrat calcaire mais dont nous n'avons pas de renseignements précis sauf pour Sanetsch où nous avons nous-mêmes échantillonné et noté un pH de 7.5 dans l'horizon racinaire.

Dans le groupe suivant, la capsule ovoïde dépasse peu les sépales; la base du calice est atténuée en un pédoncule fructifère assez court. Deux populations nordiques l'une du Groënland (Narsaq), l'autre de l'Islande (Jökulsá) sont peut-être à rapprocher du subsp. *arctica* Löve & Löve; la troisième population (Bucegi) provient des Carpathes roumaines.

Les populations restantes, alpines sont représentées par des individus en coussinets très denses et bombés aux feuilles courtes. Les fleurs sont sessiles, la capsule ne dépasse pratiquement pas le calice qui s'atténue très progressivement en pédoncule. Le gynophore est très petit (≤ 0.5 mm). On peut distinguer deux populations des Alpes occidentales (Chamrousse et Deux-Alpes) dont la capsule est ovoïde et le pédoncule développé porte les fruits au-dessus du niveau du coussinet. On peut les rapporter au subsp. *bryoides* Jord. dont la population de Chamrousse est considérée par VIERHAPPER (1901) comme caractéristique, d'après les échantillons qu'il en vit dans l'herbier Miciol (in herb. Halácsy). Les autres populations ont une capsule pratiquement sphérique et appartiennent au subsp. *exscapa* dont les fruits sont enchassés dans le feuillage.

Résultats taxonomiques

On ne peut pas caractériser à coup sûr un taxon du *Silene acaulis* par son type germinatif selon les séquences étudiées. Il y a pour ce caractère physiologique, comme pour les caractères morphologiques, une forte variation au sein de cette espèce. Cependant, d'après les résultats obtenus à partir du matériel récolté sur le terrain ou après culture, on peut faire plusieurs remarques:

- les populations des subsp. *arctica* et *norvegica* ont en général une production de graines assez homogène. La germination est bonne aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière, très peu de graines présentent une photosensibilité positive. Ce caractère s'observe aussi sur les graines récoltées au jardin.

Il y a cependant quelques exceptions avec les populations naturelles de Narvik et Jökulsá et avec la population cultivée de Lesja. C'est cependant Narsaq qui, à la fois par sa germination et par son type de capsule, se distingue le plus des autres populations nordiques. Il sera intéressant d'étendre les investigations dans les populations du Groënland (et d'Amérique du Nord) pour vérifier la valeur de ce résultat.

- En ce qui concerne les autres populations la variation est forte. La plupart d'entre elles sont caractérisées par une nette photosensibilité positive, caractère qui se maintient en culture. Les populations des subsp. *longiscapa* et *cenisia* envisagées ici, ainsi que certaines populations seulement du subsp. *exscapa*, ont une forte proportion de graines à inhibition tégumentaire, caractère qui se maintient en culture (ou qui y est accentué pour Iseran).
- Il existe enfin un groupe de populations alpines qui se rapprochent des populations nordiques par une bonne germination à l'obscurité et une faible importance de l'inhibition tégumentaire, populations dont certaines sont rapportées pour l'instant au subsp. *bryoides* ou au subsp. *norica*. La population pyrénéenne de Lurdé est également remarquable par ses ressemblances avec les populations nordiques.

Le caractère germinatif envisagé dans ce travail apporte donc des informations sur l'hétérogénéité de l'espèce *Silene acaulis* et sur les ressemblances entre taxons qui lui sont subordonnés. Nous envisageons d'utiliser ce caractère, en particulier celui établi sur les graines issues de cultures comparatives, dans une analyse numérique de la variation infraspécifique du *Silene acaulis*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIANCO, J. & C. BULARD (1976). Physiologie de la germination de *Silene acaulis* (L.) Jacq. ssp. *exscapa* (All.) J. Braun et ssp. *longiscapa* (Kern.) Hayek. *Trav. Sci. Parc Natl. Vanoise* 7: 107-115.
- BOCK, C. (1974). Sur les graines du *Silene acaulis* (L.) Jacq. et leur germination. *Compt. Rend. Hebd. Acad. Sci.* 279: 1863-1866.
- BURNAT, E. (1892). *Flore des Alpes Maritimes*. Vol. 1, 302 pp. Lyon.
- COME, D. (1970). *Les obstacles à la germination*. 162 pp. Ed. Masson, Paris.
- DORNE, A. J. (1975). Germination des semences de *Chenopodium Bonus-Henricus*. I: Mise en évidence d'une inhibition tégumentaire liée à l'origine des semences. *Compt. Rend. Séances Acad. Agric. France*: 41-54.
- FAVARGER, C. (1972). La Flore. In: J. P. SCHAEER & al., *Guide du Naturaliste dans les Alpes*: 113-184. Ed. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- HESS, H. E., E. LANDOLT & R. HIRZEL (1967). *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete*. Vol. 1, 858 pp. Birkhäuser, Basel & Stuttgart.
- HULTÉN, E. (1958). The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. *Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., Fjärde Serien*, Band 7, 1. Almqvist & Wiksell, Stockholm.

- KINZEL, W. (1913-1920). *Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung*. Vol. 1 + 2, 187 + 170 pp. E. Ulmer, Stuttgart.
- LÖVE, A. (1970). *Islensk Ferdaflóra*. 428 pp. Almenna bókafélagid, Reykjavík.
- & D. LÖVE (1965). Taxonomic remarks on some american alpine plants. *Univ. Colorado Studies Biol.* 17: 1-43.
- MARSDEN JONES, E. M. & W. B. TURRILL (1957). *The Bladder Campions*. 378 + pl. I-XLIV. The Ray Society, London.
- MARTIN, A. C. & W. D. BARKLEY (1961). *Seed identification manual*. 221 pp. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
- RUNE, O. (1953). Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. *Acta Phytogeogr. Suec.* 31: 1-139.
- (1957). De serpentinicola elementen i Fennoskandiens flora. *Svensk. Bot. Tidskr.* 51: 43-105.
- VIERHAPPER, F. (1901). Dritter Beitrag zur Flora der Gefässpflanzen des Lungau. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 51: 558-565.