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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 38 (1983)

Heft: 1

Artikel: Etude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryohjyllaceae) dans le domaine alpin : traitement numérique des populations des Alpes occidentales et de la Bourgogne

Autor: Aeschimann, David

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879857

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: 12.07.2025

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

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

Traitement numérique des populations des Alpes occidentales et de la Bourgogne

DAVID AESCHIMANN

RÉSUMÉ

AESCHIMANN, D. (1983). Etude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Traitement numérique des populations des Alpes occidentales et de la Bourgogne. *Candollea* 38: 155-202. En français, résumé anglais.

Au moyen de l'analyse factorielle des correspondances, trois groupements naturels sont mis en évidence parmi plus de 200 individus du *Silene vulgaris* s.l., provenant des Alpes occidentales et de la Bourgogne, ceci sur la base de 57 caractères morphologiques. La position des types nomenclaturaux des subsp. *vulgaris, glareosa* (Jordan) Marsden-Jones & Turill et *prostrata* (Gaudin) Chater & Walters permet de rapporter ces sous-espèces aux trois groupements dégagés. Les "portraits-robots" des individus moyens de ces groupements sont donnés. L'analyse discriminante montre l'importance des caractères de forme, taille et pilosité de la feuille, ainsi que de taille de la plante. Le rapport aire/périmètre de la feuille est particulièrement discriminant. La position systématique des individus intermédiaires et critiques est discutée et interprétée comme le résultat d'hybridations de nature introgressive.

ABSTRACT

AESCHIMANN, D. (1983). Biosystematical studies on Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) in the alpine region. Numerical treatement of the populations of the western Alps and Bourgogne. *Candollea* 38: 155-202. In French, English abstract.

Three natural groups are emphasized among more than 200 individuals of *Silene vulgaris* s.l. from the western Alps and Bourgogne, by means of factorial analysis of correspondance, on the basis of 57 morphological characters. The position of the nomenclatural types of subsp. *vulgaris, glareosa* (Jordan) Marsden-Jones & Turill and *prostrata* (Gaudin) Chater & Walters, allows to relate these sub-species to the three emphasized groups. The "composite-pictures" of the medium-sized individuals of

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
38(1) 155 (1983)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1983

these groups are given. The discriminant analysis shows the importance of the characters of form, size and pilosity of the leaf, as well as of the size of the plant. The leaf surface/leaf perimeter ratio is particularly discriminant. The systematic position of the intermediate and critical individuals is discussed and interpreted as the result of hybridizations, of introgressive nature.

Introduction

La méthodologie employée dans notre programme de recherche à fait l'objet d'une récente publication (AESCHIMANN & al., 1981). Au premier point de l'organigramme général retenu figurent l'énoncé du problème et le choix des caractères. Ces deux étapes ont été traitées dans ce même travail, ainsi que précédemment (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980).

Dans une première phase, nous présentons ici les résultats de recherches limitées à la partie occidentale des Alpes, au Jura et au domaine bourguignon.

Nous ordonnerons les étapes de notre présentation selon les points fondamentaux de notre organigramme général: production d'une matrice des données originales, transformation des données, recherche des groupements naturels, hiérarchisation des caractères et réflexion sur les résultats obtenus.

Etude des populations et production de la matrice des données originales

Le domaine considéré a été parcouru de façon détaillée lors de trois campagnes de récoltes intensives, au cours des étés 1979 à 1981. En ce qui concerne les Alpes occidentales, les échantillons proviennent d'un domaine qui s'étend au nord d'une ligne Mont Ventoux – Val Queyras, pour aller jusqu'à la région du Simplon. Le massif du Vercors est pris en considération. Pour le Jura, la zone étudiée s'étend du Bugey jusqu'à une ligne Baume-les-Messieurs – Vallée de Joux. Enfin, tout le domaine calcaire allant du Dijonnais à la vallée de l'Aisne, et dont l'importance dans notre étude à été démontrée récemment (AESCHIMANN, 1981), a aussi été inclus.

Pour ce qui est du Jura septentrional, ainsi que des Alpes de Haute-Provence et des Alpes-maritimes, nos récentes études de terrain (étés 1981 et 1982) ont permis de confirmer que l'appartenance taxonomique des plantes en provenance de ces régions ne pose pas de problème majeur; au contraire, les échantillons semblent même d'une "pureté" remarquable. Un certain nombre de vérifications ponctuelles pourront se faire ultérieurement, au moyen de l'analyse discriminante (tableaux d'affectation et de distance des individus).

En ce qui concerne le choix des échantillons, nous avons tenté d'obtenir une bonne couverture à l'intérieur du domaine envisagé. De façon générale,

pour toutes les populations relativement homogènes, nous avons choisi un seul échantillon, c'est-à-dire un seul individu, parmi une dizaine de plantes en général récoltées; l'échantillon le plus complet, permettant la meilleure codification, a été sélectionné. Par contre, pour les populations hétérogènes, plusieurs individus ont été observés, de manière à couvrir la variabilité de la population. D'autre part, un certain nombre d'échantillons isolés, provenant d'anciennes récoltes, ont complété notre propre matériel.

Les dimensions de la matrice des données originales sont les suivantes: 205 individus et 57 caractères. Toutefois, pour certaines variables, comme celles relatives au carpophore ou à la capsule, la codification s'est souvent avérée impossible, en raison même de l'absence de l'organe (par exemple: plante n'ayant pas encore atteint le stade de fructification). Dans un second passage du programme, nous avons placé ces caractères comme supplémentaires, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas été inclus dans le calcul des axes factoriels.

La transformation des données s'est effectuée selon les points 3 à 7 de notre organigramme général.

On trouvera ci-dessous (fig. 1) la liste des individus considérés dans ce travail, ordonnés selon les échantillons "de base", "test" et "anonyme" définis pour l'analyse discriminante (ROMEDER, 1973; voir plus bas: hiérarchisation des caractères).

Fig. 1. – Liste des échantillons étudiés. Les numéros (tout à gauche) correspondent aux numéros d'accès enregistrés sur l'ordinateur. Dans la colonne "province" sont donnés des départements français, des cantons suisses, ainsi que le Val d'Aoste; l'indication "Jura" correspond au département français. Les localités sont données de façon très succincte. Les altitudes sont en mètres. En l'absence d'une précision (donnée entre parenthèses), l'herbier de dépôt du matériel est Genève (G). Les échantillons désignés "ZT" se trouvent à Genève pour un prêt de longue durée.

Echantillon de base

Subsp. *vulgaris*

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0079	Genève	Pâquis		Ch. Fauconnet s.n.
0216	Haute-Savoie	Chevrier – Arcine	500	G. Bocquet 6320 (ZT)
0300	Jura	Moulins – Molunes	1140	D. Aeschimann 1340
0311	Jura	Montbrilland	600	D. Aeschimann 1357
0331	Jura	St-Maurice – Crillat	840	D. Aeschimann 1389
0595	Haute-Savoie	Annecy	700	D. Aeschimann 1935
0601	Ain	Calvaire de Portes	1000	D. Aeschimann 1944
0657	Vaud	Leysin	1390	D. Aeschimann 2011
0760	Valais	Zermatt – Findelen	1920	D. Aeschimann 2186
0834	Savoie	Grande Sassière	1930	D. Aeschimann 2320
1019	Savoie	Fruit – Plagne (Allues)	1930	D. Aeschimann 2593
1022	Savoie	Cormet de Roselend	1900	D. Aeschimann 2599
1108	Haute-Savoie	Mt de Musièges	700	D. Aeschimann 669
1118	Jura	Voiteur	400	D. Aeschimann 944

Subsp. *glareosa*

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0011	Ain	Preveyzieu – Rossillon	450	J. Briquet 5524
0014	Ain	Neyrolles – Poizat	650	J. Briquet 6076
0316	Jura	Mt-Chabot (St-Claude)	650	D. Aeschimann 1364
0338	Jura	La Frasnée	580	D. Aeschimann 1402
0355	Jura	Baume-les-Messieurs	400	D. Aeschimann 1425
0379	Meuse	Pagny-la-Blanche-Côte	290	D. Aeschimann 1481
0389	Meuse	Pagny-la-Blanche-Côte	340	D. Aeschimann 1500
0394	Haute-Marne	Neuilly-sur-Suize	320	D. Aeschimann 1607
0421	Haute-Marne	Brethenay	260	D. Aeschimann 1640
0431	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1665
0437	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1675
0454	Haute-Marne	Doulaincourt	240	D. Aeschimann 1701
0458	Ardennes	Gomont-sur-Aisne	80	D. Aeschimann 1709
0474	Yonnne	St-Martin-sur-Armançon	150	D. Aeschimann 1752
0481	Yonne	Cry-sur-Armançon	190	D. Aeschimann 1761
0506	Haute-Marne	Theurets (Poinsenot)	460	D. Aeschimann 1796
0510	Côte d'Or	Etalante	380	D. Aeschimann 1804
0518	Côte d'Or	Val-Suzon	420	D. Aeschimann 1835
0524	Côte d'Or	Val-Suzon	450	D. Aeschimann 1851
0530	Côte d'Or	Veuvey-sur-Ouche	400	D. Aeschimann 1862
0546	Jura	Chancia	350	D. Aeschimann 1881
0558	Ain	Cize	350	D. Aeschimann 1893
0576	Ain	Cerdon	400	D. Aeschimann 1915
0588	Haute-Savoie	Annecy	800	D. Aeschimann 1927
0614	Ain	Charvieux (Conand)	650	D. Aeschimann 1957
0616	Ain	Tenay	350	D. Aeschimann 1959
0630	Ain	Grand-Charabotte	600	D. Aeschimann 1979
0647	Ain	Virieu-le-Grand	500	D. Aeschimann 1997
1033	Vaud	Roche-Brizenche (Vallée de Joux)	1130	D. Aeschimann 2610
1106	Yonne	Cry-sur-Armançon	190	D. Aeschimann 986
1265	Ain	Serrières-de-Briord		A. Jordan s.n. (G-BU)

Subsp. *prostrata*

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0041	Hautes-Alpes	Roche Ecroulée (Guil)	1760	ign.
0057	Val d'Aoste	Chavanis	2100	A. Schmidely s.n
0060	Val d'Aoste	Gallié	1700	F.-O. Wolf s.n.
0178	Hautes-Alpes	ND de Clausis (Queyras)	2500	G. Bocquet 8203 (ZT)
0226	Savoie	Galibier	2300	G. Bocquet 8089 (ZT)
0238	Hautes-Alpes	Galibier	2400	G. Bocquet 8102 (ZT)
0729	Valais	Mosjesee (Zermatt)	2180	D. Aeschimann 2156
0736	Valais	Mosjesee (Zermatt)	2180	D. Aeschimann 2163
0752	Valais	Unterrothorn (Zermatt)	2750	D. Aeschimann 2180
0802	Val d'Aoste	Alpe Thoules (Ollomont)	2500	D. Aeschimann 2274
0821	Savoie	Grande Sassière	2340	D. Aeschimann 2303
0824	Savoie	Grande Sassière	2350	D. Aeschimann 2307
0832	Savoie	Grande Sassière	2450	D. Aeschimann 2315
0839	Savoie	Pointe du Lamet (Mont-Cenis)	2580	D. Aeschimann 2325

0858	Savoie	Galibier	2200	D. Aeschimann 2363
0867	Hautes-Alpes	Izoard	2450	D. Aeschimann 2375
0876	Hautes-Alpes	Buffère (Briançonnais)	2300	D. Aeschimann 2396
0979	Hautes-Alpes	La Grave	1600	D. Aeschimann 2527
0982	Hautes-Alpes	Galibier	2530	D. Aeschimann 2531
1061	Valais	Glatthorn (Simplon)	2350	D. Aeschimann 2639
1064	Valais	Unterrothorn (Zermatt)	2720	D. Aeschimann 2640
1264	Valais	Montagne de Fully		J. Gaudin 567 (LAU)

Echantillon test

Subsp. *vulgaris*

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0065	Genève	Croix-de-Rozon		A. Schmidely s.n.
0072	Genève	Bellerive		P. Chenevard s.n.
0323	Jura	Mt-Chabot (St-Claude)	600	D. Aeschimann 1371
0324	Jura	Les Bouchoux	1000	D. Aeschimann 1374
0373	Haute-Saône	L'Echenot (Montarlot-les-Champlitte)	250	D. Aeschimann 1462
0404	Haute-Marne	Neuilly-sur-Suize	320	D. Aeschimann 1618
0436	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1670
0624	Ain	Chute de l'Albarine	700	D. Aeschimann 1973
0662	Valais	Van d'En Haut – Salanfe	1650	D. Aeschimann 2035
0801	Val d'Aoste	Glacier – Le Piazze (Ollomont)	1860	D. Aeschimann 2273
0945	Isère	Prélenfrey (Vercors)	1350	D. Aeschimann 2488
1017	Savoie	Fruit (Allues)	2250	D. Aeschimann 2584
1024	Savoie	Pointe des Verres (Aravis)	1700	D. Aeschimann 2601
1025	Savoie	Pointe des Verres (Aravis)	1700	D. Aeschimann 2602
1038	Ain	Chalet de Branveau (Gex)	1400	D. Aeschimann 2616

Subsp. *glareosa*

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0005	Ain	Virieu	400	J. Briquet 3575
0007	Ain	Les Hôpitaux	370	J. Briquet 4537
0020	Ain	Nantua – Monts d'Ain	540	J. Briquet 7368
0021	Ain	Hostias		J. Briquet 7371
0022	Ain	Cheigneu-La-Balme		J. Briquet 7374
0352	Jura	Baume-les-Messieurs	400	D. Aeschimann 1418
0369	Haute-Saône	Montarlot-les-Champlitte	280	D. Aeschimann 1456
0388	Meuse	Pagny-la-Blanche-Côte	320	D. Aeschimann 1498
0414	Haute-Marne	Chaumont	270	D. Aeschimann 1629
0417	Haute-Marne	Condes	350	D. Aeschimann 1632
0426	Haute-Marne	Le Cul du Cerf	380	D. Aeschimann 1654
0432	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1666
0448	Haute-Marne	Villiers-sur-Marne	200	D. Aeschimann 1689
0452	Haute-Marne	Cerizières	220	D. Aeschimann 1693
0456	Haute-Marne	Roches-sur-Rognon	290	D. Aeschimann 1705
0464	Yonne	Cravant	190	D. Aeschimann 1728
0472	Yonne	St-Martin-sur-Armançon	160	D. Aeschimann 1743
0489	Côte d'Or	Châtillon-sur-Seine	240	D. Aeschimann 1770

0498	Haute-Marne	Theurets (Poinsenot)	460	D. Aeschimann 1786
0539	Côte d'Or	Gevrey-Chambertin	400	D. Aeschimann 1873
0540	Jura	Chancia	450	D. Aeschimann 1875
0570	Ain	Cerdon	400	D. Aeschimann 1908
0580	Ain	Nantua	800	D. Aeschimann 1919
0596	Ain	Cerin (Marchamp)	650	D. Aeschimann 1939
0635	Ain	Les Hôpitaux	450	D. Aeschimann 1984
0638	Ain	La Burbanche	560	D. Aeschimann 1988
1050	Haute-Savoie	Montagne de la Foge (Parmelan)	1260	D. Aeschimann 2628

Subsp. *prostrata*

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0040	Hautes-Alpes	Chalets de Chambran (Vallouise)	1700	S. Vautier s.n.
0062	Val d'Aoste	Cogne		F.-O. Wolf s.n.
0121	Savoie	Mont-Cenis	2200	R. Weibel s.n.
0124	Savoie	Pralognan		G. Beauverd s.n.
0155	Hautes-Alpes	Le Casset	1630	G. Bocquet 8158 (ZT)
0162	Hautes-Alpes	ND de Clausis (Queyras)	2250	G. Bocquet 8185 (ZT)
0260	Hautes-Alpes	Galibier	2400	G. Bocquet 8135 (ZT)
0737	Valais	Mosjesee (Zermatt)	2180	D. Aeschimann 2164
0809	Val d'Aoste	Pta. della Bonamorte (Ollomont)	2570	D. Aeschimann 2289
0819	Savoie	Grande Sassière	2300	D. Aeschimann 2302
0847	Savoie	Pointe du Lamet (Mont-Cenis)	2650	D. Aeschimann 2337
0854	Savoie	Entraygues (Galibier)	1800	D. Aeschimann 2360
0872	Hautes-Alpes	Roche Gauthier (Briançonnais)	2350	D. Aeschimann 2391
0990	Hautes-Alpes	Galibier	2530	D. Aeschimann 2539
0997	Hautes-Alpes	Galibier	2480	D. Aeschimann 2546
0998	Hautes-Alpes	Galibier	2345	D. Aeschimann 2557
1003	Savoie	Haute-Paré (Galibier)	1800	D. Aeschimann 2562

Individus anonymes

N°	Province	Localité	Alt.	Collecteur et n°
0013	Ain	Conand d'En Bas	550	J. Briquet 5666
0113	Yonne	Cravant	200	Biau s.n.
0197	Isère	St-Nizier	1150	G. Bocquet 6379 (ZT)
0205	Isère	St-Nizier	1150	G. Bocquet 6387 (ZT)
0358	Haute-Saône	L'Echenot	260	D. Aeschimann 1428
0401	Haute-Marne	Neuilly-sur-Suize	320	D. Aeschimann 1615
0402	Haute-Marne	Neuilly-sur-Suize	320	D. Aeschimann 1616
0403	Haute-Marne	Neuilly-sur-Suize	320	D. Aeschimann 1617
0407	Haute-Marne	Chamarandes-Choignes	260	D. Aeschimann 1621
0420	Haute-Marne	Condes	260	D. Aeschimann 1639
0430	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1664
0433	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1667
0434	Haute-Marne	Andelot-Blancheville	250	D. Aeschimann 1668
0440	Haute-Marne	Froncles-Buxières	250	D. Aeschimann 1678
0467	Yonne	Poilly-sur-Serein	160	D. Aeschimann 1737
0553	Jura	Condes	350	D. Aeschimann 1888

0564	Ain	Merpuis	300	D. Aeschimann 1900
0700	Valais	Mondralèche	1950	D. Aeschimann 2090
0738	Valais	Mosjesee (Zermatt)	2180	D. Aeschimann 2165
0739	Valais	Mosjesee (Zermatt)	2160	D. Aeschimann 2167
0740	Valais	Mosjesee (Zermatt)	2160	D. Aeschimann 2168
0798	Val d'Aoste	Glacier – Le Piazze (Ollomont)	1800	D. Aeschimann 2270
0799	Val d'Aoste	Glacier – Le Piazze (Ollomont)	1800	D. Aeschimann 2271
0871	Hautes-Alpes	Izoard	2200	D. Aeschimann 2390
0879	Hautes-Alpes	Noyer (Dévoluy)	1600	D. Aeschimann 2399
0883	Hautes-Alpes	Denflairar (Aurouze, Dévoluy)	2000	D. Aeschimann 2404
0884	Hautes-Alpes	Denflairar (Aurouze, Dévoluy)	2000	D. Aeschimann 2405
0885	Hautes-Alpes	Denflairar (Aurouze, Dévoluy)	2000	D. Aeschimann 2406
0888	Hautes-Alpes	Denflairar (Aurouze, Dévoluy)	2000	D. Aeschimann 2409
0889	Hautes-Alpes	Combe Ratin (Aurouze, Dévoluy)	2400	D. Aeschimann 2418
0896	Hautes-Alpes	Combe d'Aurouze (Dévoluy)	2300	D. Aeschimann 2436
0897	Hautes-Alpes	Combe d'Aurouze (Dévoluy)	2300	D. Aeschimann 2437
0898	Hautes-Alpes	Combe d'Aurouze (Dévoluy)	2300	D. Aeschimann 2438
0906	Drôme	Rousset (Vercors)	1270	D. Aeschimann 2446
0910	Drôme	Rousset (Vercors)	1270	D. Aeschimann 2450
0913	Drôme	Rancs de Charles (Rousset)	1070	D. Aeschimann 2453
0916	Drôme	Rancs de Charles (Rousset)	1070	D. Aeschimann 2456
0917	Drôme	Font d'Urle (Vercors)	1450	D. Aeschimann 2458
0920	Drôme	Font d'Urle (Vercors)	1450	D. Aeschimann 2461
0928	Drôme	Font d'Urle (Vercors)	1450	D. Aeschimann 2469
0931	Drôme	Font d'Urle (Vercors)	1450	D. Aeschimann 2472
0934	Isère	Deux-Soeurs (Vercors)	1600	D. Aeschimann 2477
0942	Isère	Deux-Soeurs (Vercors)	1600	D. Aeschimann 2485
0948	Isère	Mont-Aiguille (Vercors)	1680	D. Aeschimann 2492
0949	Isère	Mont-Aiguille (Vercors)	1680	D. Aeschimann 2493
0953	Isère	Mont-Aiguille (Vercors)	1680	D. Aeschimann 2497
0958	Isère	Mont-Aiguille (Vercors)	1730	D. Aeschimann 2503
0959	Isère	Mont-Aiguille (Vercors)	1730	D. Aeschimann 2504
0963	Isère	Génépi (sur La Mure)	1650	D. Aeschimann 2510
0967	Isère	Génépi (sur La Mure)	1650	D. Aeschimann 2514
0970	Isère	Génépi (sur La Mure)	1650	D. Aeschimann 2517
0973	Isère	Génépi (sur La Mure)	1650	D. Aeschimann 2520
0999	Hautes-Alpes	Galibier	2345	D. Aeschimann 2558
1000	Hautes-Alpes	Galibier	2345	D. Aeschimann 2559
1002	Hautes-Alpes	Galibier	2345	D. Aeschimann 2561
1026	Savoie	Pointe des Verres (Aravis)	1700	D. Aeschimann 2603
1045	Haute-Savoie	Pic de Jallouvre (sud)	1580	D. Aeschimann 2623
1046	Vaud	Mont d'Or (Pays d'En Haut)	1780	D. Aeschimann 2624
1066	Valais	Daubenhubel (Gemmi)	2240	D. Aeschimann 2645
1067	Valais	Daubenhubel (Gemmi)	2240	D. Aeschimann 2646
1077	Valais	Bella Lui	2280	D. Aeschimann 2656
1079	Valais	Bella Lui	2280	D. Aeschimann 2658
1080	Valais	Bella Lui	2280	D. Aeschimann 2659
1144	Ain	Roche Franche (Reculet)	1350	D. Aeschimann 1125
1145	Ain	Roche Franche (Reculet)	1350	D. Aeschimann 1126
1146	Ain	Roche Franche (Reculet)	1350	D. Aeschimann 1127
1147	Ain	Roche Franche (Reculet)	1350	D. Aeschimann 1128

1152	Vaucluse	Malaucène – Ventoux	1250	G. Bocquet 6569 (ZT)
1175	Vaucluse	Perrache (Ventoux sud)	950	G. Bocquet 6607 (ZT)
1186	Valais	Montagne de Fully		H. Christ s.n.
1187	Valais	Montagne de Fully		P. Paiche s.n.
1188	Valais	Montagne de Fully		P. Palézieux s.n.
1190	Valais	Montagne de Fully		Reynier s.n.
1194	Valais	Montagne de Fully		P. Paiche s.n.
1196	Valais	Montagne de Fully		Mercier s.n.
1210	Valais	Vire (Alpes lémaniennes)	1900	J. Briquet s.n.
1215	Valais	Pointe du Revedin (Combe de l'A)	2330	F. Jacquemoud 872
1223	Haute-Savoie	Pointe de Vésin	1800	J. Briquet s.n.
1225	Haute-Savoie	Roc d'Enfer	2000	J. Briquet s.n.
2412				ign., 582.4 (LINN)

Recherche des groupements naturels

Comme expliqué précédemment (AESCHIMANN & al., 1981), nous avons retenu l'analyse factorielle des correspondances comme méthode d'ordination (point 9 de l'organigramme). Elle présente entre autres l'avantage de visualiser simultanément les nuages des individus et des variables, ceci sur des graphiques plans, aux axes orthogonaux.

Pour chaque axe ou facteur, le programme donne la valeur propre (λ), le taux d'inertie ($\tau = \lambda/P$, en pourcentages, où P est l'inertie totale), ainsi que le taux d'inertie cumulé (τ cum). Ces données ont étés réunies dans la figure 2, pour les axes 1 à 4.

A eux seuls, les facteurs 1 à 3 expliquent 58.5% de l'information totale contenue dans les données. Le quatrième facteur n'apporte que 7.4% d'information supplémentaire. Dans notre analyse, les presque 60% exprimés par un modèle tridimensionnel, que nous retenons désormais pour la suite du travail, se sont avérés suffisants pour la recherche des groupements naturels et leur mise en corrélation avec les caractères.

Axes	λ	τ	τ cum
1	.0485	33.0%	
2	.0226	15.4%	48.4%
3	.0148	10.1%	*58.5%*
4	.0108	7.4%	65.9%

Fig. 2. – Valeurs propres et taux d'inertie pour les axes 1 à 4 de notre analyse.

Graphique des axes 1 et 2

Les axes 1 et 2 expliquent à eux seuls 48.4% de l'information. Sur le diagramme brut de ces deux axes fourni par l'ordinateur (fig. 3), nous constatons d'emblée une absence de dichotomie dans les données, absence confirmée par les faibles valeurs propres calculées. L'ensemble du nuage I, celui des individus, est dispersé sous forme de plusieurs concentrations autour de l'origine. Toutefois, une dichotomie très nette s'observe sur le diagramme obtenu lors du passage du programme sans colonnes supplémentaires (non publié): les individus à données complètes se détachent alors nettement des individus à données manquantes.

Une première lecture rapide de la figure 3 permet de mettre en évidence deux concentrations bien distinctes à l'intérieur du nuage des individus: l'une d'entre elles, de forme suborbiculaire, se situe dans le quadrant supérieur droit; l'autre, de forme ellipsoïdale, est située à cheval entre les deux quadrants gauches.

Une analyse plus poussée des informations fournies par ce graphique, parallèlement à la lecture de celui des axes 2 et 3 (voir ci-dessous), et tout en tenant également compte de l'ensemble des connaissances aquises en herbier et sur le terrain, permet la mise en évidence de trois groupements naturels. En effet, la structure de gauche est composée de deux unités différentes, qui se chevauchent toutefois dans une très faible mesure.

Sur la base de nos connaissance de la plante et en intégrant toutes les données fournies ultérieurement par l'analyse discriminante (voir ci-dessous), il a été possible d'entreprendre un travail de graphisme, visant à exprimer le produit brut de l'ordinateur (fig. 3) sous une forme beaucoup plus didactique (fig. 4 et 5).

Nous analyserons maintenant les correspondances entre facteurs et variables. Pour ce faire, nous utiliserons la figure 5, ainsi que des extraits choisis des tableaux d'aide à l'interprétation du nuage J (celui des variables), fournis par le programme (fig. 6 et 7).

En ce concerne le premier facteur, nous pouvons mettre en évidence une nette contribution (CONTREL = .6398) de la variable T02LONG, c'est-à-dire la taille de la plante, attirée vers la gauche du diagramme. Il en va de même pour un certain nombre d'autres caractères relatifs aux dimensions de l'individu, ainsi que ceux concernant le nombre de fleurs par inflorescence et la répartition de la pigmentation anthocyanique du calice.

Fig. 3. – Diagramme brut d'analyse factorielle des correspondances pour les axes 1 (horizontal) et 2 (vertical). Les numéros des échantillons sont ceux donnés dans la figure 1; les sigles des variables, comprenant des lettres, ont été expliqués précédemment (AESCHIMANN & al., 1981: 382-384).

AXE 1 ET 2 SILENE VULGARIS DU DOMAINE ALPIN - DONNEES NORMEES

F18S

F191 F14L

I36N

0624

I32P

I30L

T03D 1019

0436 0834

1038

F17P

0404

T12B

03110323 0662 F20E

F13L 1118

0801

T02L 0072

I353 0300 0373

0595 0916 I31P

03240402 0601

100208880885 0760

0403 0216 0889

1066

1108 1225

0883 0358 1024 1046 0898

0897

T10T

0407 0934 1017

0331 0205 0920

0657 0440

006504330079 0931

10220197

T08P

T09S

1223

0945 0005

00070452 0906

0401 09420021

0030

00221025

0041

0588 0014

0434 0355 CL48

0448

T040 05400630

CL46 0352

0369

0456

I330 0564

0432 0539

0467 0481

0570 0580

0437 0510 0379

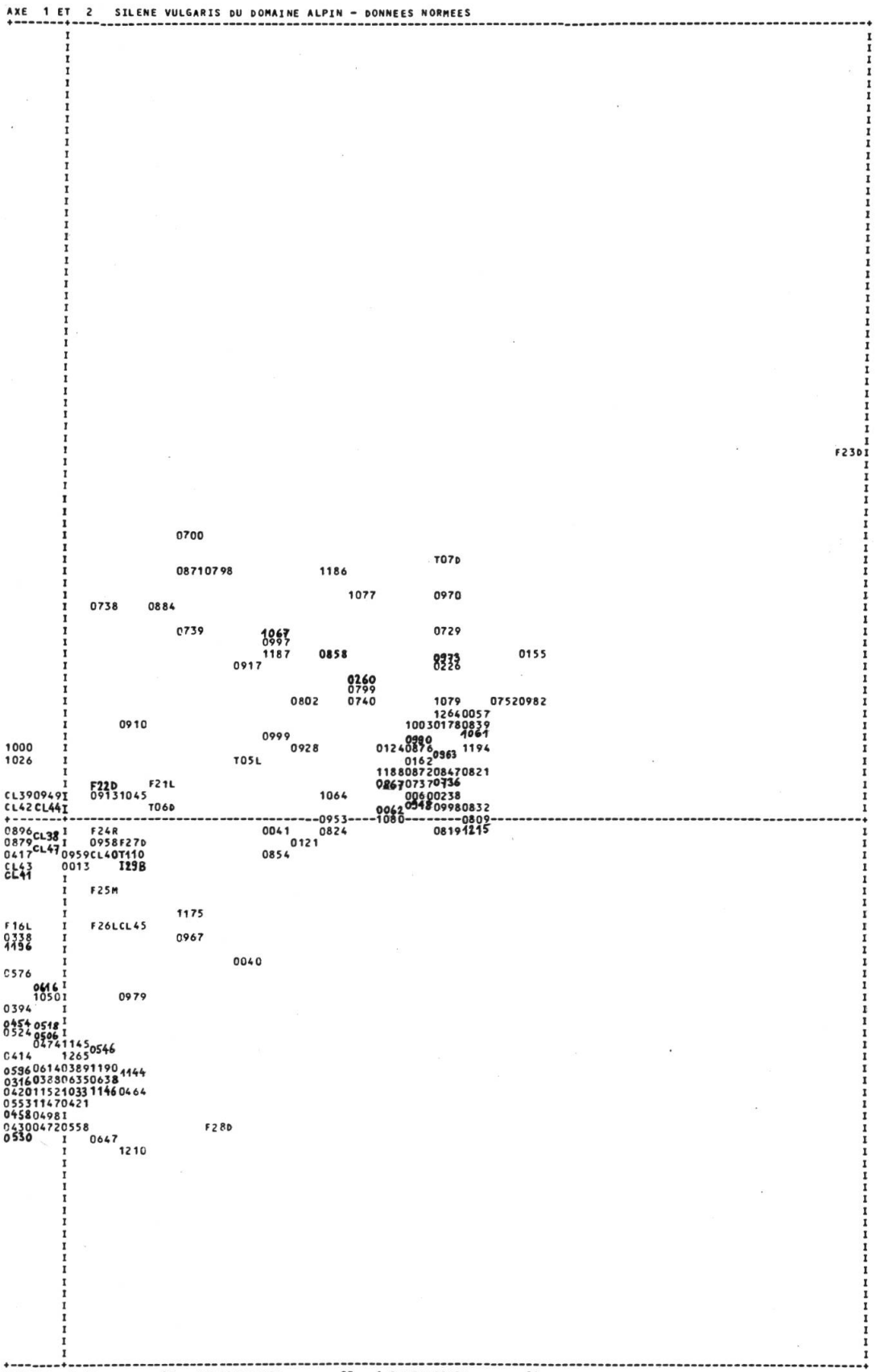
1106 0431

0113

0426

0489

F151


AXE 1 ET 2 SILENE VULGARIS DU DOMAINE ALPIN - DONNEES NORMEES
F23D
0700
T07D
08710798
1186
1077
0970
0738
0884
0739
1067
0997
0729
1187
0858
0155
0917
0226
0260
0799
0802
0740
1079
07520982
12640057
0910
100301780839
1061
0999
0980
1000
0928
01240876
1194
1026
T05L
0162
0963
118808720847 0821
F22D
F21L
0867
07370736
CL390949
09131045
1064
00600238
CL42 CL44
T06D
0062
0548
09980832
0953
1080
0809
0896
CL38
F24R
0041
0824
08191215
0879
0958F27D
0121
0417
CL47
0959CL40T110
0854
CL43
0013
I29B
CL41
F25M
1175
F16L
F26LCL45
0338
0967
1196
0040
0576
0616
1050
0979
0394
0454
0518
0524
0506
04741145
0546
0414
1265
0596061403891190
1144
0316038806350638
042011521033
1146
0464
055311470421
0458
04981
043004720558
F28D
0530
0647
1210
ECHELLE: 1 CM= .02 , 4CARACTERES= .03 , 1 INTERLIGNE= .01

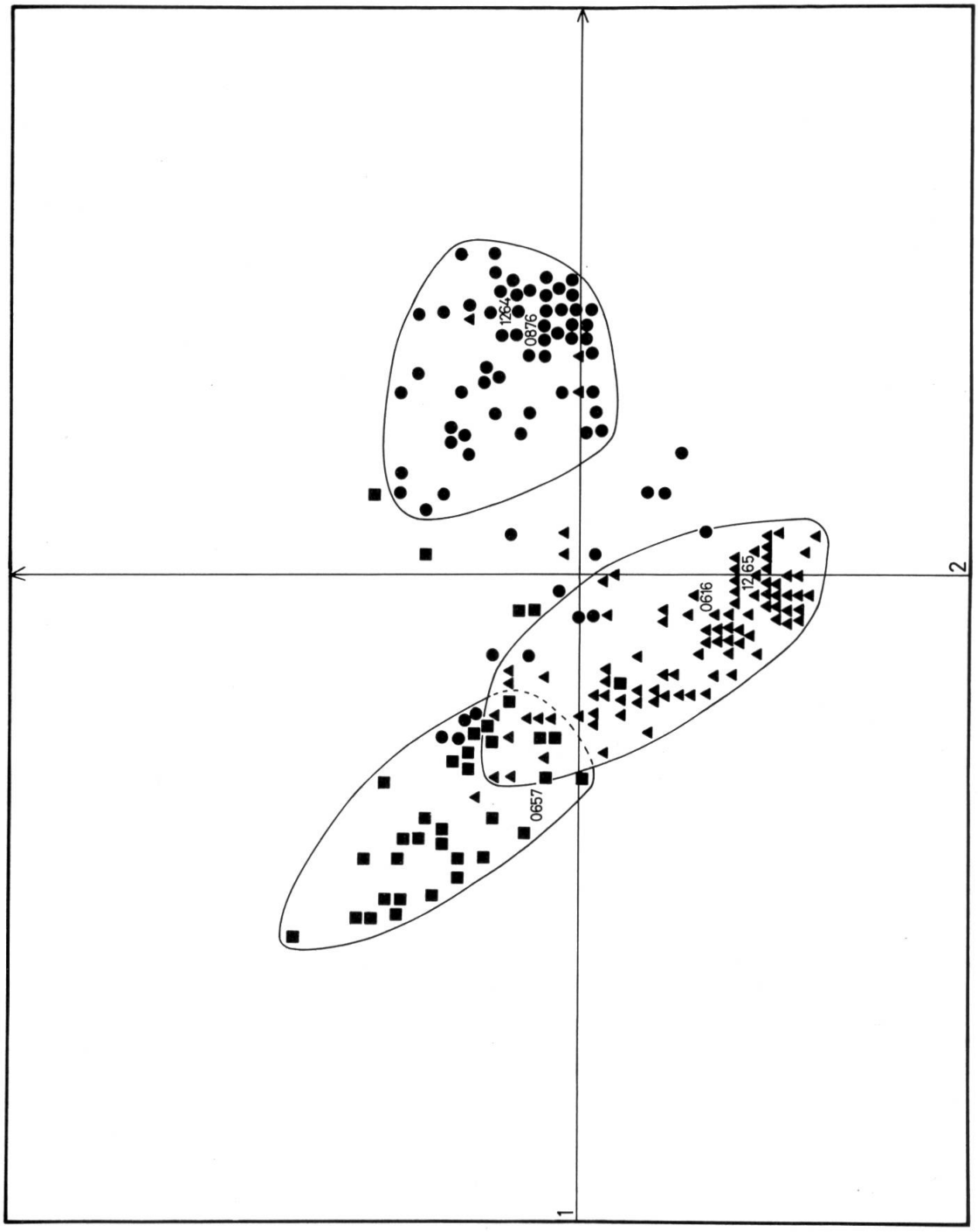


Fig. 4.

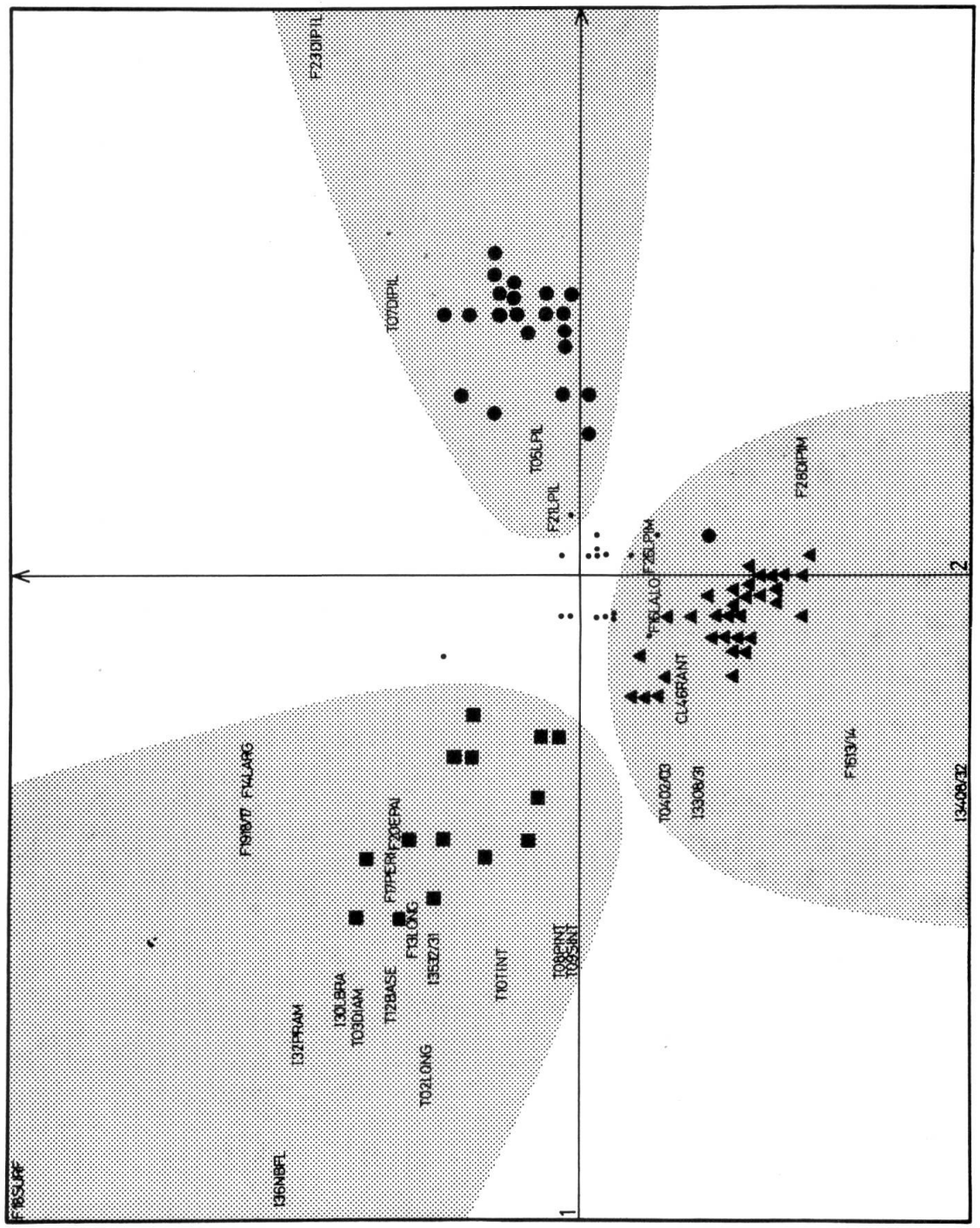

F23DIPIL
T07DIPIL
T05LPIL
F21LPIL
F28DIPIM
F25LPIM
F16LALO
CL46RANT
T0402/03
I3308/31
F1613/14
I3408/32
F19/17 F14LARG
F20EPAI
F7PERI
F13LONG
I3532/31
T10TINT
T08PINT
T09SINT
T12BASE
I30LBRA
T03DIAM
I32PRAM
T02LONG
I36NBFL
1
2

Fig. 5.

Fig. 4. – Diagramme interprété d'analyse factorielle des correspondances pour les axes 1 et 2 (voir la figure 3). L'ensemble des 57 variables est ignoré; chaque numéro d'individu est remplacé par un symbole correspondant au groupement naturel dans lequel l'individu a été classé à l'issue du travail (fig. 1 et 27). ■:subsp. *vulgaris*, ▲: subsp. *glareosa*, ●: subsp. *prostrata*. Nous avons indiqué en chiffres trois échantillons donnés par l'analyse discriminante comme les plus proches des barycentres des groupements naturels, et les types nomenclaturaux des subsp. *glareosa* (1265) et *prostrata* (1264).

Fig. 5. – Diagramme interprété d'analyse factorielle des correspondances pour les axes 1 et 2 (voir la figure 3). Les variables ont été dessinées. Aux alentours de l'origine du graphique se concentrent un certain nombre de caractères de faible valeur taxonomique, symbolisés par des points. En revanche, toutes les variables de haute valeur ont été indiquées au moyen des sigles donnés précédemment (AESCHIMANN & al., 1981: 382-384); ces caractères se situent évidemment à la périphérie du graphique. En ce qui concerne les individus, seul l'échantillon de base (déterminé plus bas pour l'analyse discriminante) a été représenté. ■: subsp. *vulgaris*, ▲: subsp. *glareosa*, ●: subsp. *prostrata*. Les structures apparaissent alors très nettement délimitées. Les caractères en correspondance avec l'un ou l'autre des trois groupements se répartissent en trois zones qui ont été ombrées.

D'autre part, la contribution (CONTREL = .7489) de la variable F23DIPIL, attirée vers la droite du diagramme, est aussi très élevée. En fait, c'est bien la présence ou l'absence de pilosité qui transparaît en grande partie dans les valeurs de cette dernière variable – qui concerne la forme des poils de la feuille – étant donné que tous les individus glabres ont dû être codés par la valeur 1. Le caractère F23DIPIL masque partiellement la variable F21DIPIL (longueur des poils de la feuille), qui est d'ailleurs également apparue comme prépondérante dans la figure 6. Nous reviendrons plus loin sur ce problème de codification.

De façon résumée, il est possible de dire que le premier facteur montre un antagonisme entre les individus grands et glabres, répartis sur le demi-axe négatif, et les plantes petites et poilues, échelonnées sur sa partie droite. Autrement dit, le nuage suborbiculaire situé dans le quadrant droit supérieur est constitué de petites plantes poilues. Par contre, l'ellipsoïde inclinée rassemble les grands individus glabres.

Pour ce qui est du second facteur, on constate une forte contribution (CONTREL = .4461) du caractère F28DIPIM (forme des poils de la marge de la feuille), attiré vers le bas du diagramme. Codé de la même façon que la variable F23DIPIL, F28 masque donc également en partie le caractère F26LPIM (longueur des poils de la marge), d'ailleurs lui aussi prépondérant dans la figure 7. On note aussi les importantes contributions des variables F1513/14 (rapport longueur/largeur maximale de la feuille), I3408/32 (rapport longueur du premier internœud sous l'inflorescence/moyenne des longueurs des deux premiers rameaux du dichasium), CL46RANT (répartition de la pigmentation anthocyanique du calice) et F16LA,LO (position de la largeur maximale de la feuille sur sa longueur); toutes ces variables sont attirées vers le bas du diagramme.

D'autre part, la contribution (CONTREL = .4097) du caractère F14LARG (largeur maximale de la feuille), attiré vers le haut du graphique, est

élevée. Notons que la variable F1918/17 (rapport aire/périmètre de la surface de la feuille), dont les valeurs sont élevées pour des feuilles grandes, ou des feuilles plus petites mais alors larges est également fortement corrélée à l'axe 2.

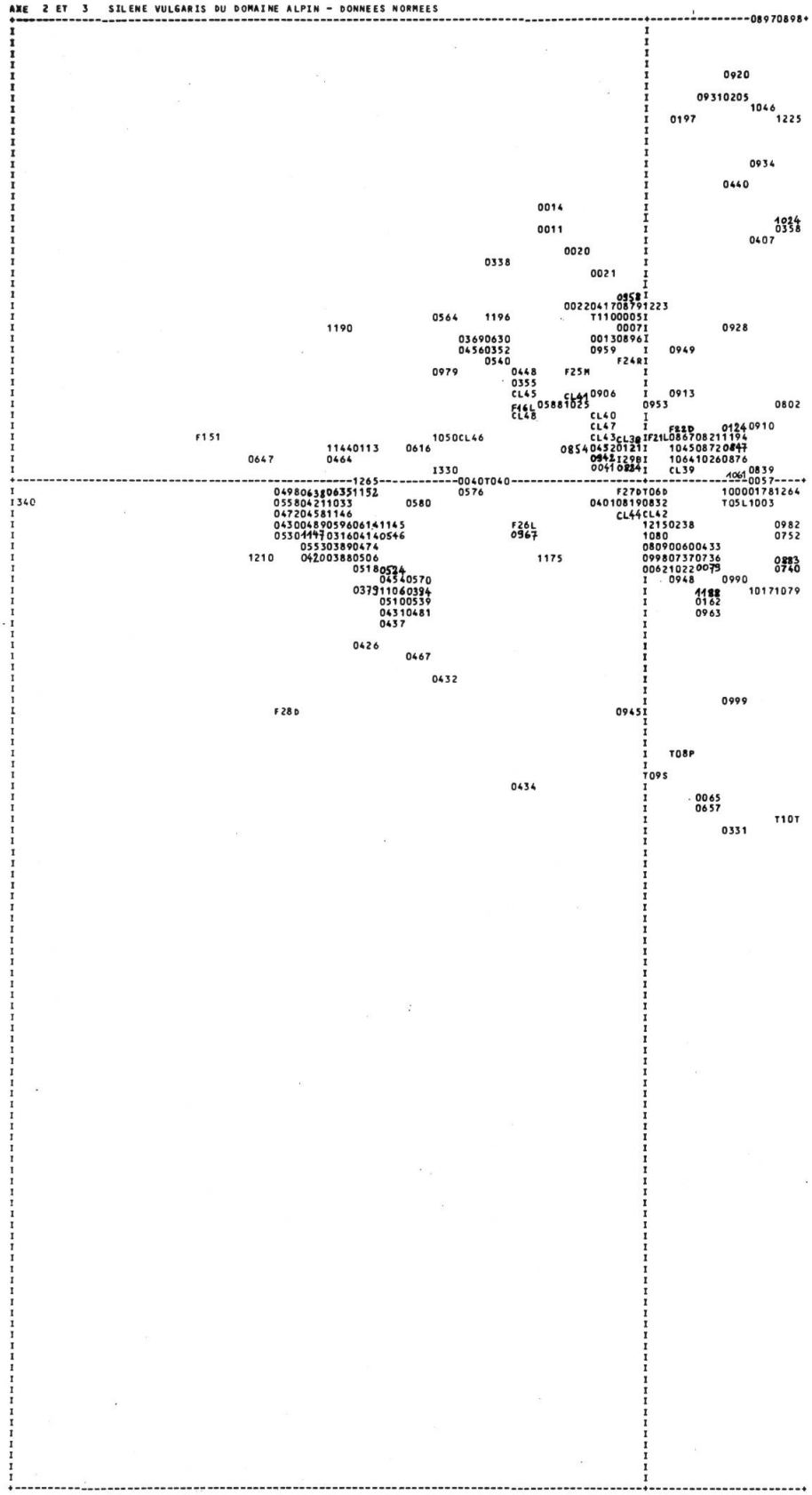
Variables	CORRFAC	CONTRABS	CONTREL
F23DIPIL	.8654	.0192	.7489
T07DIPIL	.4962	.0025	.2462
T05LPIL	.5491	.0009	.3015
F21LPIL	.6161	.0004	.3796
CL46RANT	–.5355	.0009	.2867
I3308/31	–.5587	.0005	.3121
T0402/03	–.5414	.0005	.2931
F20EPAI	–.6014	.0060	.3617
F17PERI	–.7222	.0008	.5216
F13LONG	–.7499	.0009	.5624
T09SINT	–.7512	.0010	.5642
T08PINT	–.7850	.0013	.6162
I3532/31	–.6468	.0009	.4183
T10TINT	–.7257	.0010	.5266
T12BASE	–.7078	.0012	.5010
I30LBRA	–.5894	.0009	.3473
T03DIAM	–.6830	.0012	.4665
I32PRAM	–.6600	.0012	.4356
T02LONG	–.7999	.0018	.6398
I36NBFL	–.6548	.0010	.4288
F18SURF	–.5681	.0011	.3227

Fig. 6. – Extrait choisi du tableau d'aides à l'interprétation du nuage J pour le premier facteur. Les trois colonnes correspondent respectivement à la corrélation avec le facteur, à la contribution absolue et à la contribution relative. Les variables sont ordonnées selon leur position sur le facteur, de droite à gauche sur la figure 5. Pour la signification des sigles des variables, voir AESCHIMANN & al. (1981).

Variables	CORRFAC	CONTRABS	CONTREL
F18SURF	.4931	.0009	.2432
F1918/17	.6259	.0007	.3917
F14LARG	.6401	.0006	.4097
F20EPAI	.4255	.0030	.1810
F26LPIM	–.6555	.0005	.4297
F16LA,LO	–.4210	.0001	.1772
CL46RANT	–.4416	.0006	.1951
F28DIPIM	–.6679	.0054	.4461
F1513/14	–.6031	.0006	.3637
I3408/32	–.4864	.0007	.2366

Fig. 7. – Extrait choisi du tableau d'aides à l'interprétation du nuage J pour le second facteur. Les variables sont ordonnées selon leur position sur le facteur (fig. 5).

AXE 2 ET 3 SILENE VULGARIS DU DOMAINE ALPIN - DONNEES NORMEES



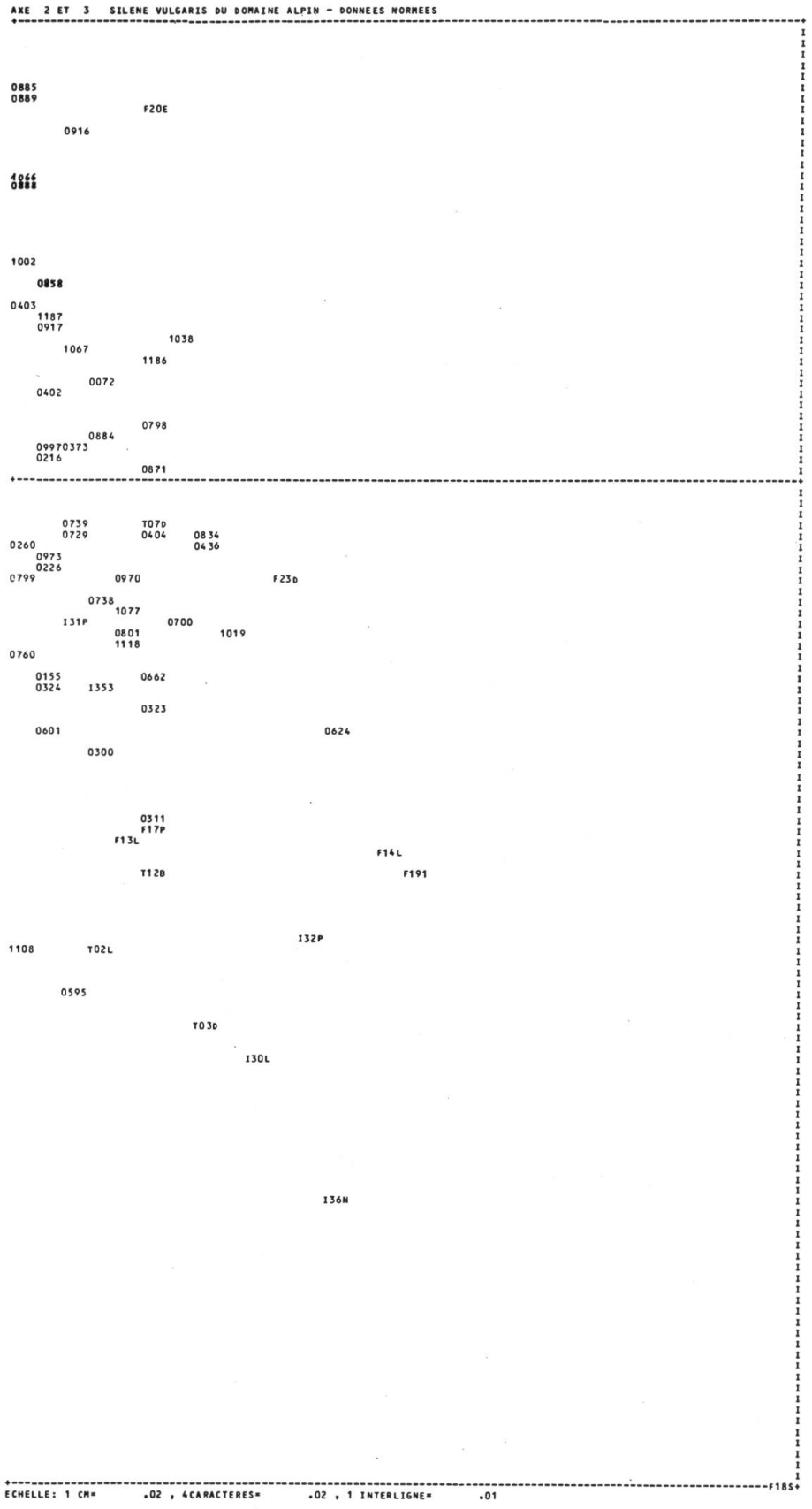

AXE 2 ET 3 SILENE VULGARIS DU DOMAINE ALPIN - DONNEES NORMEES
0885
0889
F20E
0916
1066
0888
1002
0858
0403
1187
0917
1038
1067
1186
0072
0402
0798
0884
09970373
0216
0871
0739
T07D
0729
0404
0834
0436
0260
0973
0226
0799
0970
F23D
0738
1077
131P
0700
0801
1019
1118
0760
0155
0662
0324
1353
0323
0601
0624
0300
0311
F17P
F13L
F14L
T12B
F191
I32P
1108
T02L
0595
T03D
I30L
I36N
F18S
ECHELLE: 1 CM= .02 , 4CARACTERES= .02 , 1 INTERLIGNE= .01

Fig. 8. – Diagramme brut d'analyse factorielle des correspondances pour les axes 2 (horizontal) et 3 (vertical). Les numéros des échantillons sont ceux donnés dans la figure 1.

Ainsi, le second facteur montre un antagonisme entre les individus à feuille petite et allongée et ceux à grande et/ou large feuille. Chez les premiers, les rameaux du dichasium ont une taille modeste, par rapport à la longueur du premier internœud sous l'inflorescence, tandis que chez les seconds, ces premiers rameaux sont allongés. Autrement dit, le second facteur met essentiellement en évidence l'existence de deux parties sensiblement égales dans le nuage de la portion gauche du diagramme. L'analyse du graphique des axes 2 et 3 va d'ailleurs nous donner la confirmation de ce fait.

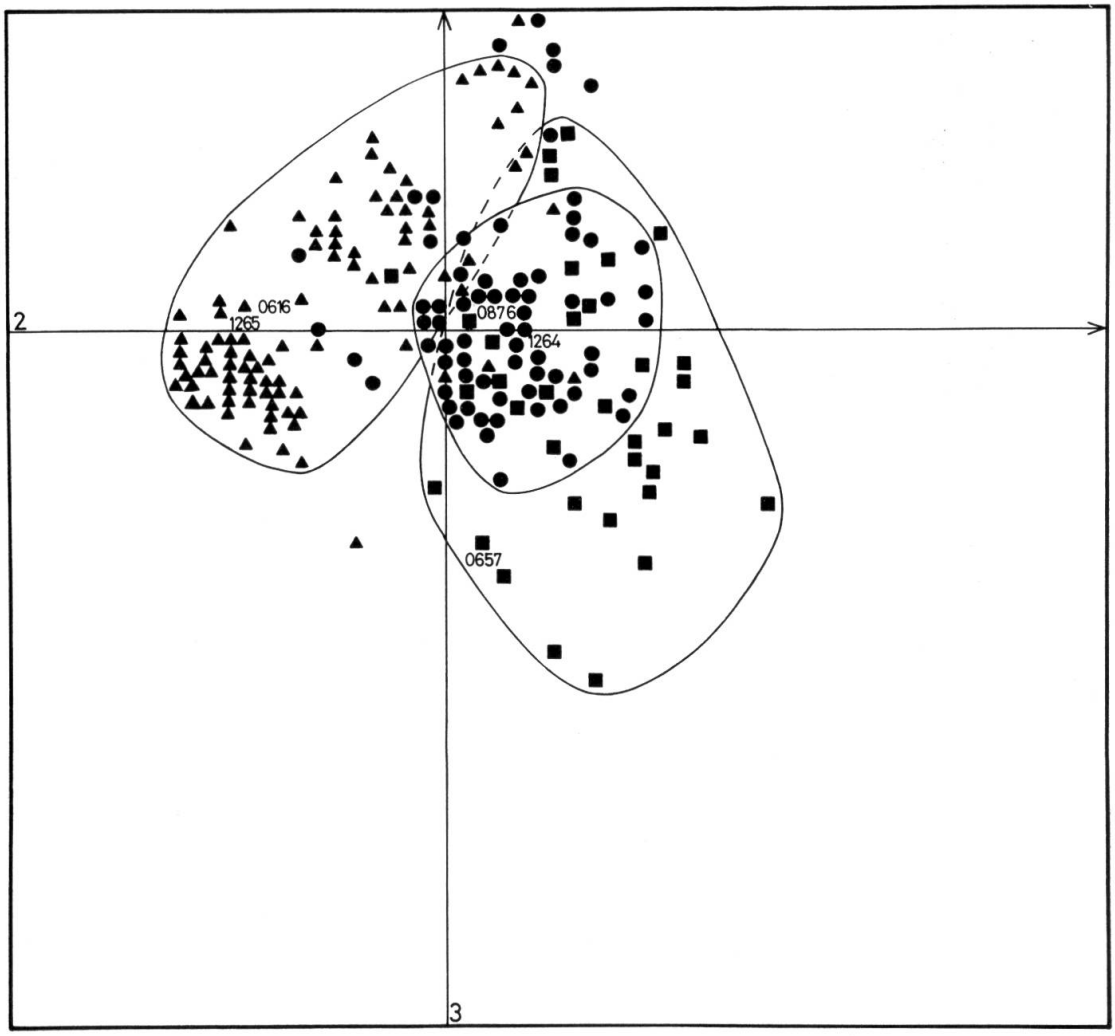


Fig. 9. – Diagramme interprêté d'analyse factorielle des correspondances pour les axes 2 et 3 (voir la figure 8). L'ensemble des 57 variables est ignoré; chaque numéro d'individu est remplacé par un symbole correspondant au groupement naturel dans lequel l'individu a été classé à l'issue du travail (figure 1 et 27). ■: subsp. *vulgaris,* ▲: subsp. *glareosa,* ●: subsp. *prostrata.*

Graphique des axes 2 et 3

Les axes 2 et 3 expliquent 25.5% de l'information. Le diagramme représente une projection perpendiculaire à celle du plan des axes 1 et 2. La lecture du diagramme brut fourni par l'ordinateur (fig. 8) est d'apparence difficile. Un traitement graphique identique à celui de la figure 4 permet par contre de l'exprimer sous une forme plus explicite (fig. 9).

La structure suborbiculaire de la figure 4 conserve ici à peu près la même forme; dans l'espace, elle correspond par conséquent à un sphéroïde, isolé sur la droite (voir plus bas les fig. 11 et 12). Sur la figure 9, situé "en avant", ce sphéroïde masque le reste du nuage I.

"En arrière", on constate que l'ellipsoïde inclinée de la figure 4 est, comme prévu, constituée de deux groupements naturels distincts, se chevauchant dans une faible mesure. Le nombre des individus appartenant réellement à cette zone, c'est-à-dire présents dans l'intersection sur les deux projections, est très faible. Nous discuterons la position de ces individus critiques par l'analyse discriminante. Les deux groupements forment une sorte de croissant, dont le dos est orienté vers l'extrémité de l'axe 3, disposition très fréquemment rencontrée en analyse des données.

L'échelonnement le long du second facteur a été analysé plus haut. Intéressons-nous maintenant au troisième facteur; une aide est fournie par la figure 10.

Variables	CORRFAC	CONTRABS	CONTREL
F20EPAI	.5265	.0046	.2772
T03DIAM	–.5053	.0007	.2553
I30LBRA	–.4872	.0006	.2374
I36NBFL	–.4817	.0006	.2320
F18SURF	–.5290	.0010	.2798

Fig. 10. – Extrait choisi du tableau d'aides à l'interprétation du nuage J pour le troisième facteur. Les variables sont ordonnées selon leur position sur le facteur, de haut en bas (fig. 8).

La contribution (CONTREL = .2798) de la variable F18SURF (aire de la surface de la feuille), attirée vers le bas du graphique, est importante. Il en va de même pour quelques autres caractères également relatifs aux dimensions de la plante. D'autre part, la contribution (CONTREL = .2772) de la variable F20EPAI (épaisseur de la feuille), attirée vers le haut du graphique, est également élevée. En bref, nous pouvons noter que le troisième facteur montre un antagonisme entre les individus à feuilles minces et de surface importante (en bas) et les plantes à feuilles d'épaisseur moyenne et de petite surface (en haut). Ces plantes se répartissent aux alentours de la zone de contact entre les deux

groupements qui forment un croissant, l'un constitué plutôt de plantes à feuilles minces (à droite), l'autre à feuilles épaisses (à gauche).

Représentation tridimensionnelle des axes 1, 2 et 3

Nous avons essayé de reprendre, dans un seul modèle tridimensionnel, l'espace des trois premiers facteurs isolés, la représentation des trois nuages discutés plus haut (fig. 11 et 12). Il est alors possible de mieux saisir les rapports des nuages d'individus correspondant aux trois groupements naturels. Sept variables importantes retenues plus haut ont été également représentées, pour mettre en évidence les correspondances sur cette représentation tridimensionnelle: pilosité de la feuille (F23DIPIL), rapport surface/périmètre de la feuille (F1918/17), longueur de la tige (T02LONG), surface de la feuille (F18SURF), rapport longueur/largeur de la feuille (F1513/14), pilosité de la marge de la feuille (F28DIPIM) et épaisseur de la feuille (F20EPAI).

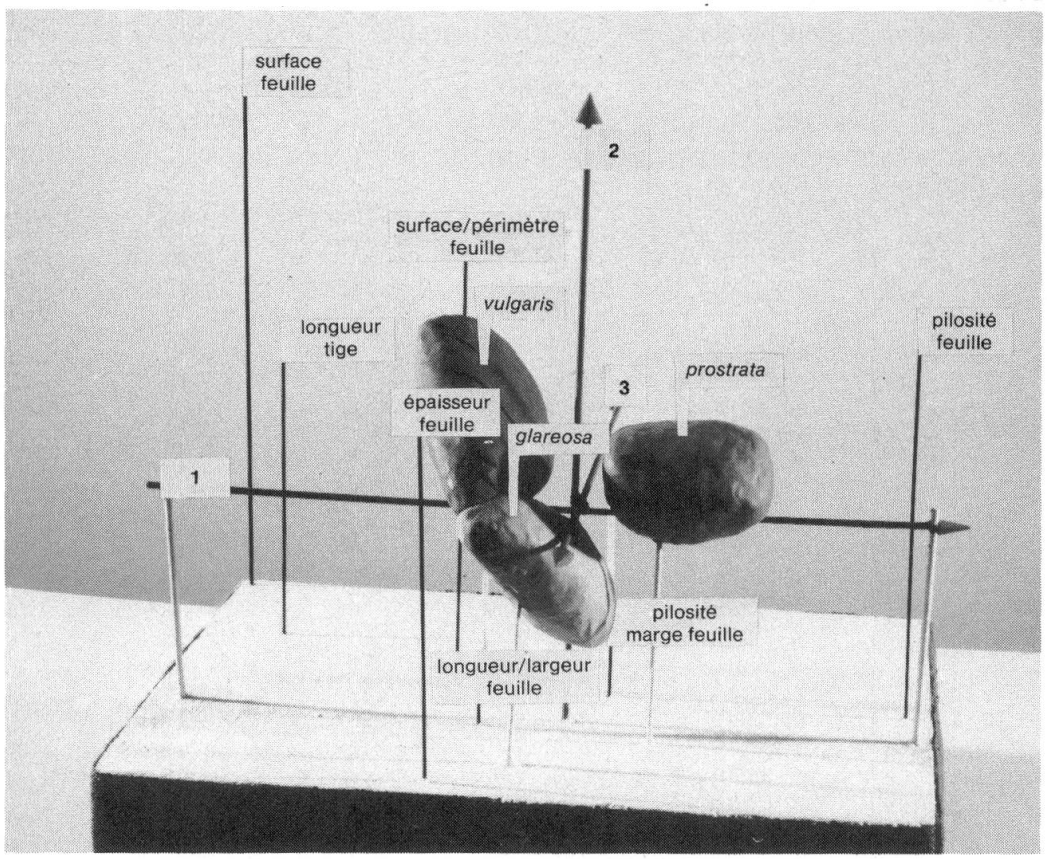


Fig. 11. – Modèle tridimensionnel, construit sur la base des figures 3, 4, 8 et 9. Les proportions données sur les graphiques de l'ordinateur sont respectées; sept variables importantes sont représentées.

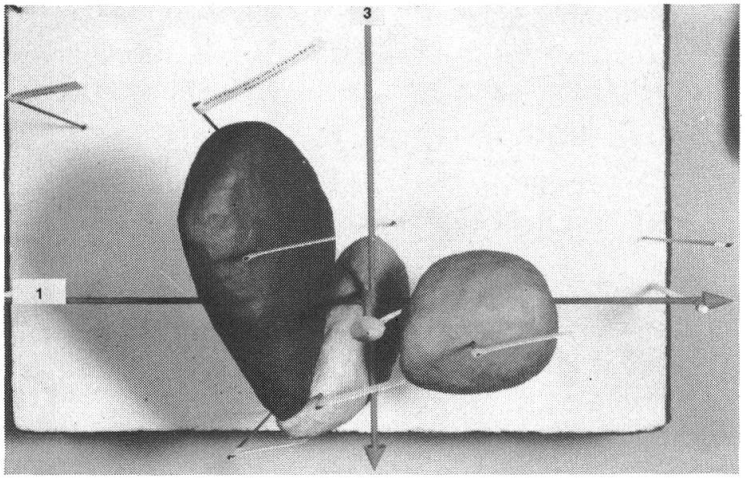


Fig. 12. – Modèle tridimensionnel photographié depuis dessus, ce qui donne une vue sur le plan des axes 1 (de gauche à droite) et 3 (de haut en bas). Remarquer la forme en croissant constituée par les subsp. *vulgaris* et *glareosa*.

Variables	Axe	CONTREL max	CONTRCUM
F23DIPIL	1	.7489	.9168
T02LONG	1	.6398	.6970
F13LONG	1	.5624	.6862
F17PERI	1	.5216	.6843
F1918/17	2	.3917	.6273
T08PINT	1	.6162	.6173
T12BASE	1	.5010	.6014
I32PRAM	1	.4356	.5904
T03DIAM	1	.4665	.5762
F18SURF	1	.3227	.5659
T09SINT	1	.5642	.5650
F14LARG	2	.4097	.5567
T10TINT	1	.5266	.5474
F20EPAI	1	.3617	.5427
F1513/14	2	.3637	.5420
I36NBFL	1	.4288	.5342
F28DIPIM	2	.4461	.5239
F26LPIM	2	.4297	.4896
CL46RANT	1	.2867	.4818
I3532/31	1	.4183	.4774
I30LBRA	1	.3473	.4550
F21LPIL	1	.3796	.4516

Fig. 13. – Extrait choisi du tableau d'aides à l'interprétation du nuage J pour les facteurs 1 à 3. Les trois colonnes correspondent respectivement à l'axe (ou facteur) pour lequel la contribution relative de la variable est maximale, à la valeur cette contribution et à la contribution cumulée pour les axes 1 à 3. Les variables sont ordonnées selon les valeurs de la dernière colonne, de façon décroissante.

Le programme donne également, pour toutes les variables, la contribution cummulée pour les facteurs 1 à 3, c'est-à-dire dans ce modèle tridimensionnel. Lors du choix ultérieur pour une clé, on recherchera dans cette liste les caractères à utiliser (fig. 13).

Les groupements naturels mis en évidence

Après avoir recherché, puis mis en évidence trois groupements naturels parmi les populations étudiées, il s'agit de les nommer. A cet effet, nous avons retenu les trois combinaisons subspécifiques suivantes (AESCHIMANN & BOCQUET, 1983):

- *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *vulgaris*,
- *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *glareosa* (Jordan) Marsden-Jones & Turill,
- *Silene vulgaris* (Moench) Garcke subsp. *prostrata* (Gaudin) Chater & Walters.

Le premier nom se rattache au groupement de forme rhomboïdale, le second nom correspond au nuage de forme cylindrique et le troisième au groupement de forme sphéroïde, voir les figures 4, 5, 9, 11 et 12. En ce qui concerne le subsp. *vulgaris*, le lectotype (échantillon 2412, fig. 1), choisi en cours de travail, n'a pu être intégré à l'analyse factorielle des correspondances, mais les résultats de l'analyse discriminante montrent qu'il est affecté au groupement du subsp. *vulgaris* (fig. 27). Les lectotypes des deux autres sous-espèces occupent des positions centrales à l'intérieur des nuages respectifs (échantillons 1264 et 1265, dans les figures 1, 4, 9 et 21).

Revenons à notre organigramme. Nous pouvons en effet répondre par l'affirmative à la question: "existe-t-il une structure?". Nous avons en effet mis en évidence une structure et nommé les différents groupements naturels qui la composent. Nous pouvons donc passer au point 13 de notre organigramme général: la hiérarchisation des caractères (AESCHIMANN & al., 1981: 392).

Hiérarchisation des caractères

Nous entrons ici dans la phase de recherche, parmi tous les caractères observés, de ceux qui définissent le mieux les groupements naturels mis en évidence au moyen de l'analyse factorielle des correspondances. On utilise les analyses discriminantes à plusieurs groupes.

Il revient tout d'abord au botaniste de déterminer trois ensembles parmi tous les individus étudiés; ces ensembles sont appelés "échantillon de base",

PAS NUMERO 1

VARIABLES ENTREES . F191

TABLEAU DE CLASSEMENT DE L'ECHANTILLON DE BASE
****

	GROUPE D'AFFECTATION		
	1	2	3
GROUPE ORIGINE			
SSP. VULGARIS	13	0	1
SSP. GLAREOSA	0	26	5
SSP. PROSTRATA	0	5	17

POURCENTAGE DE BIEN CLASSES : 83.58 %

TABLEAU DE CLASSEMENT DE L'ECHANTILLON TEST
****

	GROUPE D'AFFECTATION		
	1	2	3
GROUPE ORIGINE			
SSP. VULGARIS	11	0	4
SSP. GLAREOSA	0	23	4
SSP. PROSTRATA	0	1	16

POURCENTAGE DE BIEN CLASSES : 84.75 %

Fig. 14. – Tableau de classement des échantillons au pas numéro 1 de l'analyse dicriminante. Groupes d'affectation: 1 = subsp. *vulgaris,* 2 = subsp. *glareosa,* 3 = subsp. *prostrata.*

"échantillon test" et "individus anonymes" (ROMEDER, 1973). L'échantillon de base comprend uniquement des individus qu'il est possible d'attribuer immédiatement et sans hésitation à l'un ou l'autre des groupements naturels. L'échantillon test est également constitué de tels individus, ainsi que de quelques plantes peut-être moins typées, mais dont l'attribution ne semble pas poser de problème majeur. Enfin, les individus anonymes sont tous ceux dont l'attribution définitive à une catégorie offre une certain nombre de difficultés. Nous pourrons aussi utiliser l'analyse discriminante pour classer ou préciser la position systématique de nouveaux échantillons, absents de la matrice originale. Ces plantes seront alors toutes intégrées aux individus anonymes. La liste des individus considérés dans ce travail est ordonnée selon les échantillons "de base", "test" et "anonyme" (fig. 1), ceci de manière à éviter l'impression de deux listes pour les mêmes individus.

Sur les individus de l'échantillon de base, le programme commence par rechercher, par pas successifs, la fonction discriminante, ou encore les caractères les plus sélectifs. Au pas numéro 1 (fig. 14), le programme recherche donc la variable qui permet la meilleure attribution des 14 individus du subsp. *vulgaris*, 31 du subsp. *glareosa* et 22 du subsp. *prostrata*. Au moyen de la variable F1918/17 (rapport aire/périmètre de la surface de la feuille), les 67 individus de base sont répartis dans un tableau de classement, où les trois groupes d'affectation correspondent respectivement aux trois sous-espèces considérées. Le pourcentage de bien classés au moyen d'une seule variable est exceptionnel, puisqu'il dépasse 83%. Ce résultat tient au fait que le caractère F1918/17 intègre la forme de la feuille (de étroite à suborbiculaire) ainsi que sa taille (également très variable). Notons que l'analyseur de surface automatique "VIDEOPLAN" (AESCHIMANN & al., 1981: 388) a rendu possible la mesure précise et rapide de cette importante variable! C'est principalement le subsp. *vulgaris*, à grandes et larges feuilles, qui est séparé des deux autres sous-espèces, aux feuilles plus modestes. La séparation de ces deux derniers groupements reste toutefois assez bonne. Les 59 individus de l'échantillon test vont servir à vérifier la qualité de la fonction discriminante calculée: elle est ici excellente, étant donné que près de 85% des individus sont cette fois bien classés.

Au pas numéro 2 (fig. 15), le programme recherche une seconde variable qui, combinée à la première, permettra la meilleure augmentation du pourcentage de bien classés. Celui-ci passe alors à plus de 95%, au moyen du caractère F23DIPIL, dont on a vu plus haut qu'il permet en fait essentiellement la séparation des individus poilus des glabres. Cette fois, c'est principalement la séparation des deux sous-espèces *glareosa* (glabre) et *prostrata* (poilue) qui est améliorée; la totalité des individus du subsp. *glareosa* est d'ailleurs classée correctement. La vérification est également positive, étant donné que plus de 93% de l'échantillon test est bien classé.

A ce stade, il est intéressant de constater que les deux premiers facteurs de l'analyse factorielle "procèdent" de la même manière que l'analyse discriminante pour séparer la majorité des individus en tois groupements naturels. Le

PAS NUMERO 2

VARIABLES ENTREES . F191 F23D

TABLEAU DE CLASSEMENT DE L'ECHANTILLON DE BASE
****

	GROUPE D'AFFECTATION		
	1	2	3
GROUPE ORIGINE			
SSP. VULGARIS	13	1	0
SSP. GLAREOSA	0	31	0
SSP. PROSTRATA	0	2	20

POURCENTAGE DE BIEN CLASSES : 95.52 %

TABLEAU DE CLASSEMENT DE L'ECHANTILLON TEST
****

	GROUPE D'AFFECTATION		
	1	2	3
GROUPE ORIGINE			
SSP. VULGARIS	12	3	0
SSP. GLAREOSA	0	27	0
SSP. PROSTRATA	0	1	16

POURCENTAGE DE BIEN CLASSES : 93.22 %

Fig. 15. – Tableau de classement des échantillons au pas numéro 2 de l'analyse dicriminante. Groupes d'affectation: 1 = subsp. *vulgaris,* 2 = subsp. *glareosa,* 3 = subsp. *prostrata.*

PAS NUMERO 6

VARIABLES ENTREES . F191 F23D CL46 T12B F16L F20E

TABLEAU DE CLASSEMENT DE L'ECHANTILLON DE BASE
****

	GROUPE D'AFFECTATION		
	1	2	3
GROUPE ORIGINE			
SSP. VULGARIS	14	0	0
SSP. GLAREOSA	0	31	0
SSP. PROSTRATA	0	0	22

POURCENTAGE DE BIEN CLASSES : 100.00 %

TABLEAU DE CLASSEMENT DE L'ECHANTILLON TEST
****

	GROUPE D'AFFECTATION		
	1	2	3
GROUPE ORIGINE			
SSP. VULGARIS	11	2	2
SSP. GLAREOSA	0	27	0
SSP. PROSTRATA	0	0	17

POURCENTAGE DE BIEN CLASSES : 93.22 %

Fig. 16. – Tableau de classement des échantillons au pas numéro 6 de l'analyse dicriminante. Groupes d'affectation: 1 = subsp. *vulgaris,* 2 = subsp. *glareosa,* 3 = subsp. *prostrata.*

caractère F1918/17, dont la contribution au second facteur est élevée, permet la séparation des sous-espèces *vulgaris* et *glareosa*, tout en isolant également le subsp. *prostrata*, ce qui fait toute sa puissance. Le caractère F23DIPIL, qui contribue lui de façon importante au premier facteur, offre la possibilité de séparer le subsp. *prostrata* du subsp. *glareosa*, mais également du subsp. *vulgaris*.

Au cours des trois pas suivant, les variables sélectionnées permettent d'affiner les calculs de distances de chaque individu; elles n'améliorent que peu le pourcentage de bien classés, qui reste alors constant et légèrement supérieur à 98.5%. Ces variables sont les suivantes: répartition (contraste) de la pigmentation anthocyanique du calice (CL46RANT), longueur de la base de la tige (longueur totale moins celle des trois premiers internœuds, T12BASE) et position de la largeur maximale de la feuille sur sa longueur (F16LA,LO).

Au pas numéro 6 déjà (fig. 16), le caractère F20EPAI (épaisseur de la feuille) permet d'atteindre les 100% de bien classés. La vérification assure notre résultat, puisque plus de 93% des individus de l'échantillon test sont correctement attribués. Ces pourcentages successifs, pour l'échantillon de base, ont été portés en ordonnées d'un graphique; on trouve en abscisses successivement les six caractères discriminants trouvés par l'analyse. Une telle représentation (fig. 17) permet une meilleure visualisation des résultats.

Les caractères de haut poids taxonomique

Au moyen de l'analyse factorielle des correspondances et de l'analyse discriminante, l'importance d'un certain nombre de caractères a été mise en évidence (fig. 11, 13 et 16). Il est maintenant nécessaire de souligner quels sont pour nous les caractères de plus haut poids taxonomique, par ordre d'importance.

1. – *Forme et taille de la feuille:* il est évident que le rapport surface/périmètre de la feuille (F1918/17) est particulièrement discriminant; on l'utilisera chaque fois que les mesures de surface (F18) et de périmètre (F17) seront possibles. Les mesures de longueur (F13) et de largeur (F14) sont toutefois beaucoup plus simples et le rapport longueur/largeur maximale de la feuille (F1513/14) est le caractère de haut poids qui permet l'appréciation la plus aisée de la forme de la feuille.

2. – *Pilosité de la feuille:* comme nous l'avons mentionné plus haut, la variable F21LPIL (longueur des poils de la feuille) est en partie masquée par F23DIPIL (forme des poils), qui permet en fait essentiellement de distinguer les individus poilus des glabres. La même remarque s'applique aux caractères F26LPIM et F28DIPIM. Les variables F21LPIL et F26LPIM sont donc bien de très haut poids taxonomique.

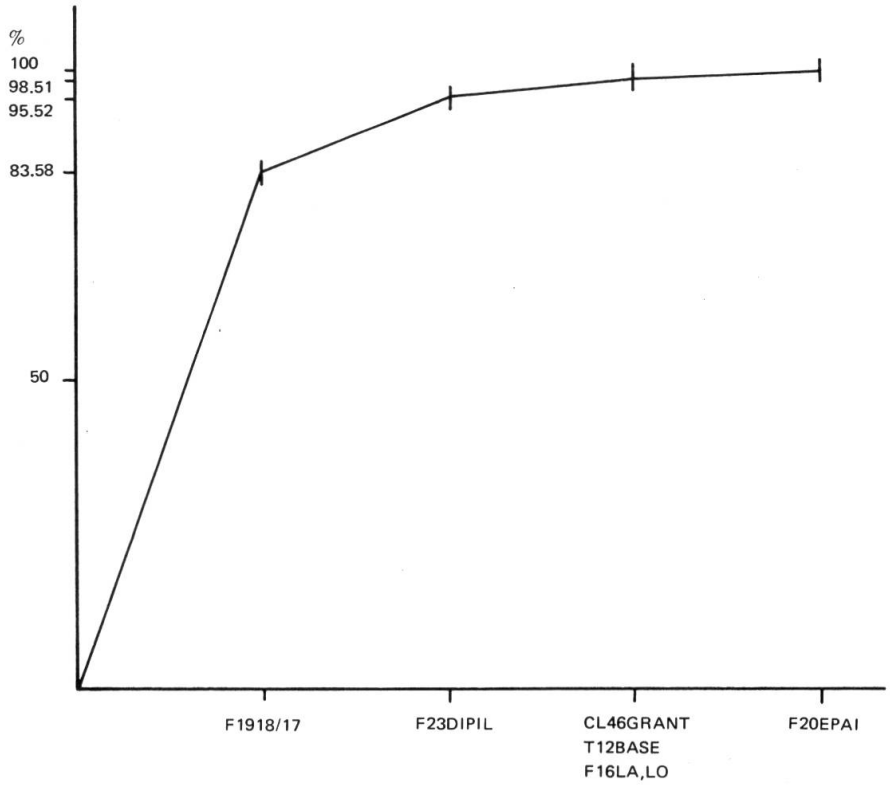


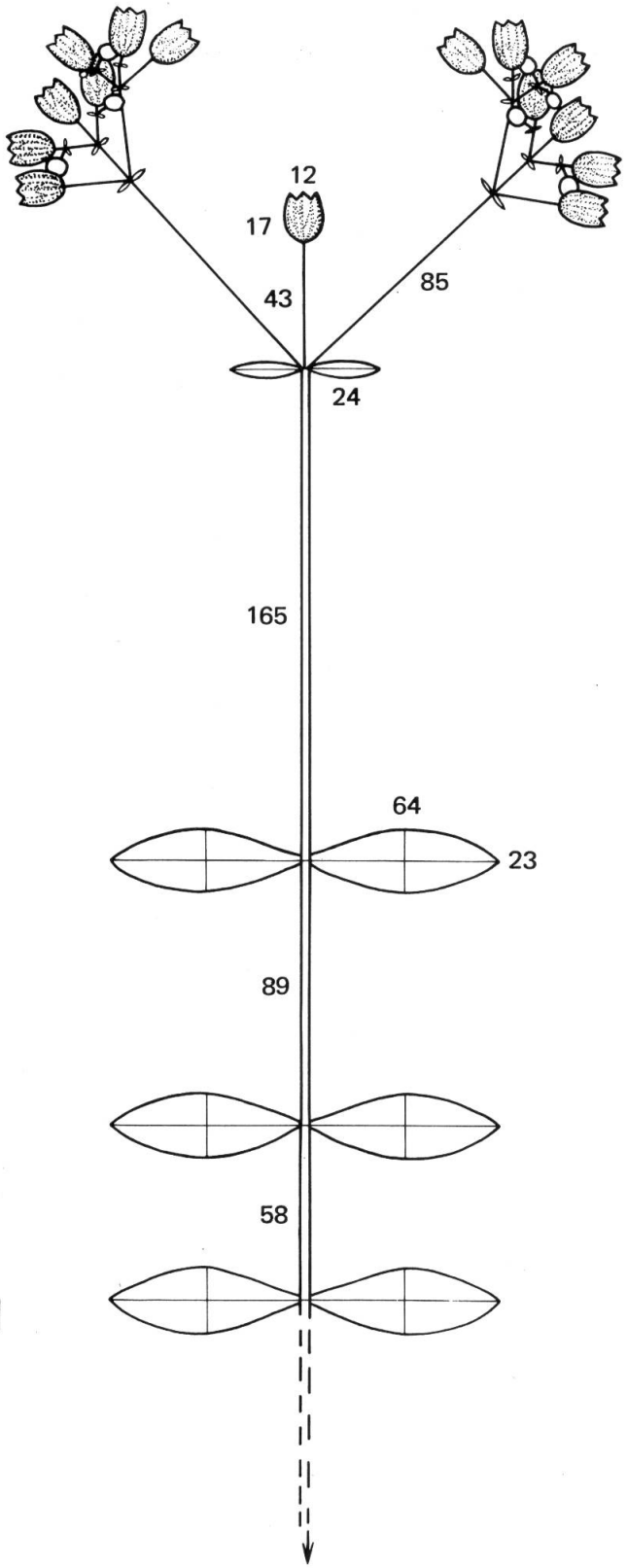
Fig. 17. – Abscisses: variables entrées successivement aux pas 1 à 6 de l'analyse discriminante (pour la signification des sigles, voir AESCHIMANN & al., 1981: 382-384). Ordonnées: pourcentages d'individus bien classés de l'échantillon de base, au moyen des variables entrées.

3. – *Taille de la plante:* la variable T02LONG (longueur maximale des rameaux annuels) est également de haut poids, ainsi que les autres caractères relatifs à la taille et au nombre de fleurs, dont les valeurs sont corrélées.

Moyennes sur l'échantillon de base

Pour chacune des trois sous-espèces, le programme d'analyse discriminante prévoit également l'impression de la moyenne de chaque variable, ainsi que de son écart-type. Sur la base de ces moyennes, nous avons pu dessiner les "portraits-robots" de trois individus moyens, purement fictifs. La moyenne exacte des caractères les plus importants figure sur le dessin, qui rend compte

Fig. 18. – "Portrait-robot" de l'individu moyen de subsp. *vulgaris*. La base de la tige n'est pas entièrement représentée: la hauteur totale de la plante atteint environ 70 cm. Les longueurs indiquées sont en mm.


12
17
43
85
24
165
64
23
89
58

]

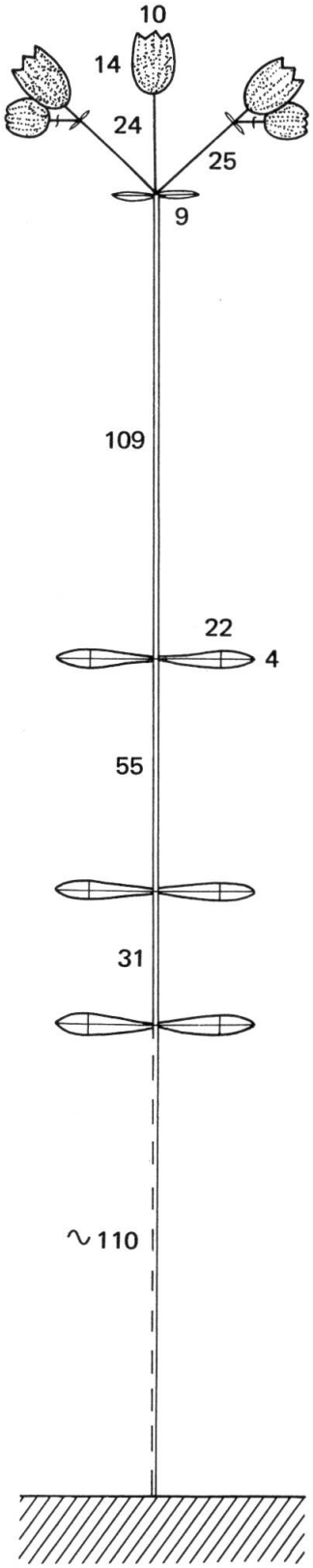

10
14
24
25
9
109
22
4
55
31
∿110

Fig. 19. – "Portrait-robot" de l'individu moyen de subsp. *glareosa*. Les longueurs indiquées sont en mm.

des dimensions de la plante au-dessus du troisième nœud sous l'inflorescence; le nombre de fleurs est respecté, ainsi que la répartition de la pigmentation anthocyanique du calice. Pour les caractères de pilosité, on consultera le texte. L'échelle en bas à gauche correspond toujours à 1 cm.

Subsp. *vulgaris*. – Figure 18. La hauteur totale de la plante atteint environ 70 cm. La tige est glabre, ou munie de papilles, éparses. La feuille est mince, sa surface est couverte de papilles dont la densité est moyenne. Le bord de la feuille, dont la marge décolorée est absente, est muni de poils courts, coniques, dont la densité est moyenne. L'inflorescence comprend 22 à 23 fleurs. La pigmentation anthocyanique du calice, d'intensité faible à moyenne, est moyennement concentrée sur les veines.

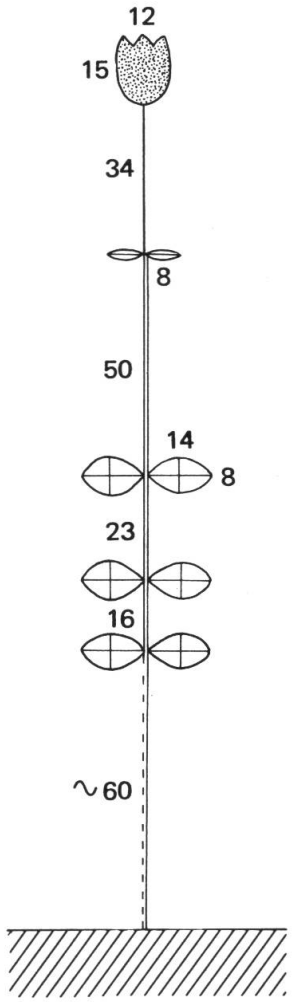


Fig. 20. – "Portrait-robot" de l'individu moyen de subsp. *prostrata*. Les longueurs indiquées sont en mm.

Subsp. *glareosa*. – Figure 19. La hauteur totale de la plante atteint environ 30 cm. La tige est glabre, ou munie de papilles, éparses. La feuille est épaisse, sa surface est couverte de papilles, éparses. Le bord de la feuille, dont la marge décolorée est absente ou étroite, est muni de poils courts, cylindriques à coniques, épars. L'inflorescence comprend 4 à 5 fleurs. La pigmentation anthocyanique du calice, d'intensité moyenne, est moyennement concentrée sur les veines.

Subsp. *prostrata*. – Figure 20. La hauteur totale de la plante atteint environ 15 cm. La tige est munie de papilles, ou de poils courts, cylindriques à coniques, épars. La feuille est épaisse, sa surface est densément couverte de poils courts, cylindriques à coniques. Le bord de la feuille, dont la marge décolorée est étroite, est densément muni de poils courts, coniques. L'inflorescence comprend 1 à 2 fleurs. La pigmentation anthocyanique du calice, intense, est répartie de façon diffuse.

Affectation et distance des individus

Le programme détermine la position du barycentre de chacun des trois groupements naturels; ces barycentres correspondent aux trois individus moyens décrits ci-dessus. Ensuite, les distances qui séparent les individus étudiés de chacun des trois barycentres sont calculées et l'ordinateur affecte enfin chaque individu à l'un des trois groupements, suivant la règle de la distance minimale. Les affectations et les distances sont imprimées successivement pour les échantillons de "base", "test" et "anonyme".

L'échantillon de base

Nous nous intéresserons en premier lieu aux trois individus donnés comme les plus proches des barycentres (0657, 0616 et 0876) et aux types nomenclaturaux des subsp. *glareosa* et *prostrata* (1265 et 1264 respectivement); leurs affectations et leurs distances sont données dans la figure 21. On constate que les types sont particulièrement proches des barycentres des sous-espèces *glareosa* et *prostrata*. Les problèmes biosystématiques posés par le groupe du *Silene vul-*

Echantillon	Affectation	subsp. *vulgaris*	subsp. *glareosa*	subsp. *prostrata*
0657	subsp. *vulgaris*	1.094	7.180	8.632
0616	subsp. *glareosa*	7.238	.473	5.321
0876	subsp. *prostrata*	8.433	5.841	.326
1265 *typus*	subsp. *glareosa*	8.439	1.521	6.491
1264 *typus*	subsp. *prostrata*	8.738	6.083	.377

Fig. 21. – Numéro d'individu, affectation et distances respectives aux trois barycentres pour les trois individus les plus proches des barycentres et les types nomenclaturaux des subsp. *glareosa* (1265) et *prostrata* (1264).

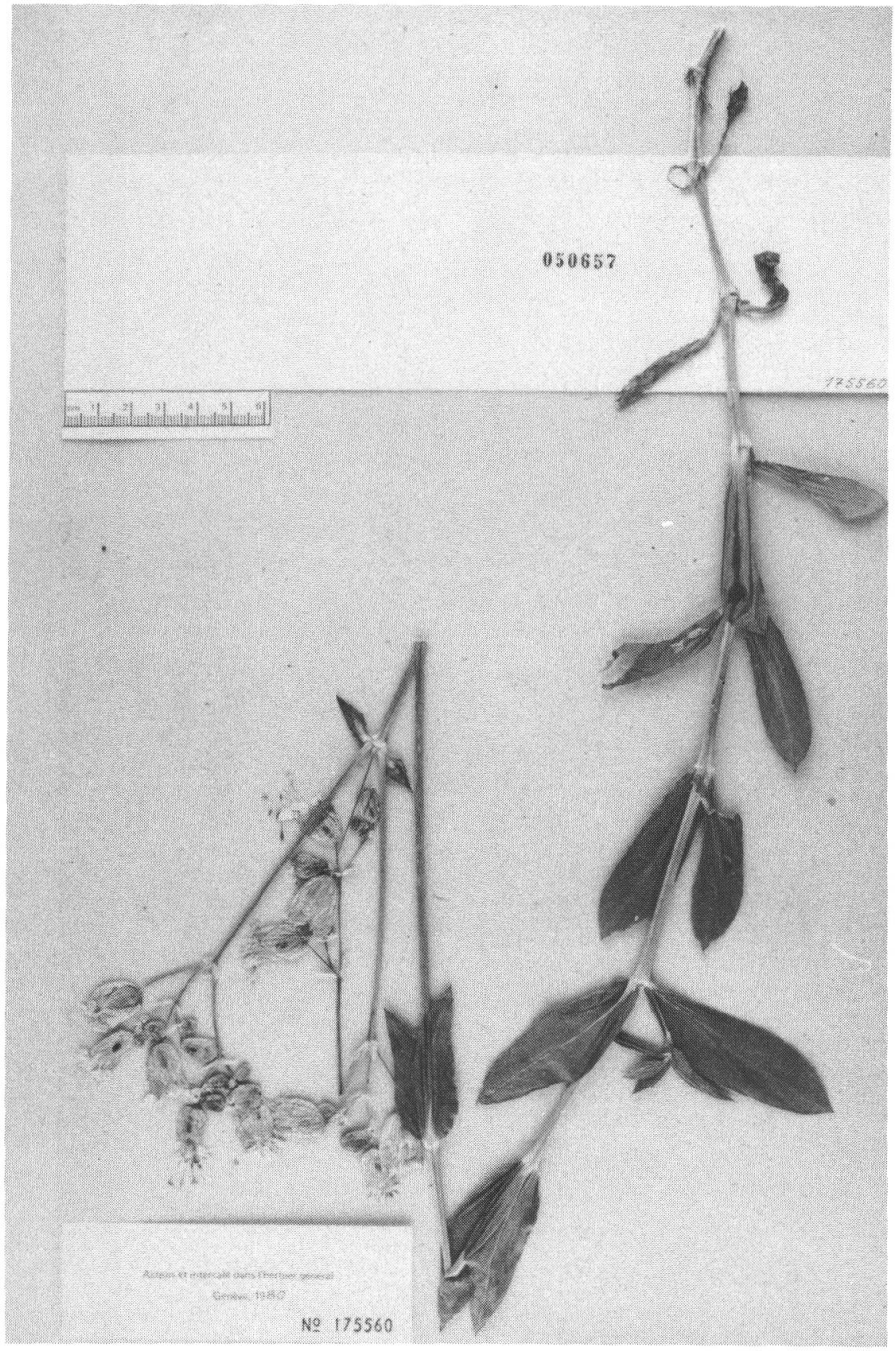


Fig. 22. – Echantillon 0657: le plus proche (distance = 1.094) du barycentre du subsp. *vulgaris* "Suisse / Vaud / 500 m ESE de Leysin / Talus herbeux / exp. SE / 1390 m", 25.7.1980, *Aeschimann 2011* (G).

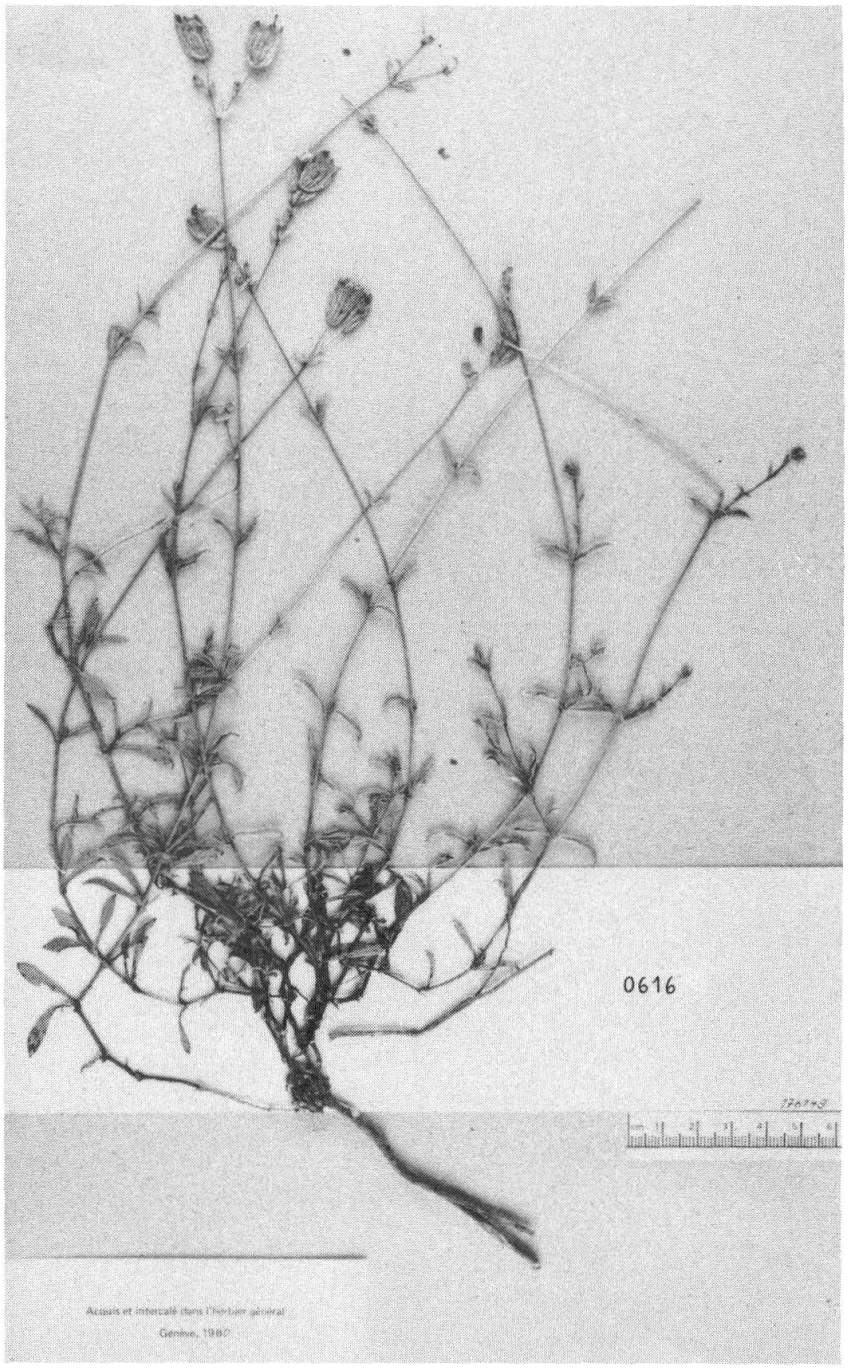


Fig. 23. – Echantillon 0616: le plus proche (distance = .473) du barycentre du subsp. *glareosa* "France / Ain / 1 km S de Tenay / Grand éboulis naturel / Calcaire / exp. W / pente 80-100% / 350 m", 18.7.1980, *Aeschimann 1959* (G).

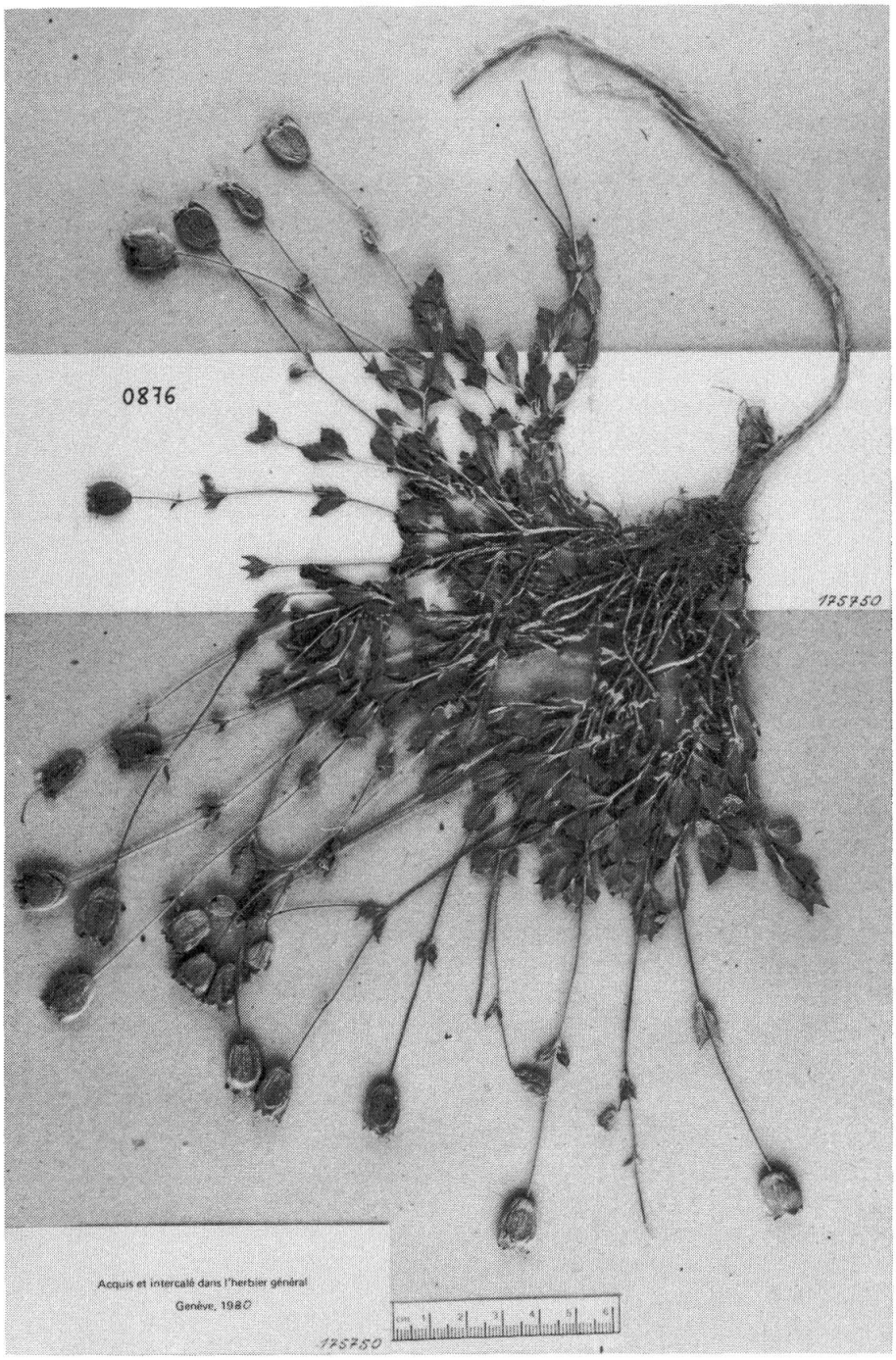


Fig. 24. – Echantillon 0876: le plus proche (distance = .326) du barycentre du subsp. *prostrata* "France / Hautes-Alpes / 1 km SW du Col de Buffère / Eboulis naturel / Calcaire un peu schisteux / exp. S / pente 70% / 2300 m", 20.8.1980, *Aeschimann 2394* (G).

garis s.l. ne tiennent donc pas à une mauvaise conception des taxons infraspécifiques décrits (ici par Jordan et Gaudin), mais bien au contraire à la génécologie de l'espèce: notamment l'existence naturelle de nombreuses séries introgressives et l'expression récente d'une foule de recombinants, en raison du "brassage d'individus" occasionné par l'intervention humaine massive dans la nature. On trouvera les photographies des trois spécimens d'herbier les plus proches des barycentres, ainsi que leur citation exacte, aux figures 22, 23 et 24; pour ce qui est des deux types nomenclaturaux, nous renvoyons à AESCHIMANN & BOCQUET (1983).

Les valeurs fournies pour les distances aux barycentres respectifs de la majorité des individus de l'échantillon de base correspondent à nos conceptions taxonomiques. Seules quelques plantes offrent des valeurs pouvant prêter à discussion; elles sont réunies dans la figure 25. En ce qui concerne les individus 0338 et 0546, leurs positions excentrées, ainsi que les faibles différences entre les distances aux barycentres des subsp. *glareosa* et subsp. *prostrata*, s'expliquent uniquement par l'état du caractère CL46RANT. En effet, l'état 2 (diffus) a été choisi, bien que peu marqué sur les plantes; l'affectation au subsp. *glareosa* est donc tout à fait justifiée, ce qui est attesté par l'analyse factorielle. Pour les individus 0802 et 0979, c'est le seul caractère F23DIPIL qui fourni l'explication, codé respectivement dans l'état 2 (poils cylindriques) et 1 (glabre). Les valeurs de l'ensemble des autres caractères prouvent en revanche une nette appartenance au subsp. *prostrata*. Les poils cylindriques ou la glabrescence de certains individus, qui montrent par ailleurs tous les caractères du subsp. *prostrata*, ne doivent donc en rien modifier leur affectation; ceci même s'ils sont donnés comme décentrés par l'analyse factorielle également (voir la figure 5: le cas de l'individu 0979). Les plantes glabres, apparaissant de façon isolée dans les populations de subsp. *prostrata*, sont probablement à considérer comme de simples mutants. Enfin, l'individu 0458 semble très excentré, ce qui est en fait dû notamment à l'absence de données pour les caractères F16LA, LO et F1918/17. La codification de ces variables était en effet presque impossible sur cet échantillon, en raison de l'étroitesse extrême des feuilles à l'état sec. L'affectation au subsp. *glareosa* est toutefois entièrement justifiée, comme l'atteste l'analyse factorielle.

Echantillon	Affectation	subsp. *vulgaris*	subsp. *glareosa*	subsp. *prostrata*
0338	subsp. *glareosa*	24.872	19.787	22.460
0458	subsp. *glareosa*	39.796	32.950	36.397
0546	subsp. *glareosa*	18.093	14.169	15.146
0802	subsp. *prostrata*	13.498	9.855	8.712
0979	subsp. *prostrata*	16.830	13.804	13.741

Fig. 25 . – Numéro d'individu, affectation et distances respectives aux trois barycentres de quelques individus de l'échantillon de base. Voir le texte et la figure 1.

Echan-tillon	Classement attendu	Affectation du programme	subsp. *vulgaris*	subsp. *glareosa*	subsp. *prostrata*
1024	subsp. *vulgaris*	*glareosa*	7.849	5.595	9.772
1025	subsp. *vulgaris*	*glareosa*	8.543	6.947	10.677
1038	subsp. *vulgaris*	*prostrata*	48.396	50.207	45.890
0065	subsp. *vulgaris*	*prostrata*	111.661	119.853	111.306

Fig. 26. – Numéro d'individu, classement attendu, affectation du programme et distances respectives aux trois barycentres des quatre individus "mal classés" de l'échantillon test. Voir le texte et la figure 1.

L'échantillon test

Au pas numéro 6 (fig. 16), un peu plus de 93% de l'échantillon test est bien classé. Parmi les valeurs de distances de ces 55 individus, seules quelques'unes peuvent prêter à discussion; les interprétations sont du même ordre que celles données ci-dessus pour certains individus de l'échantillon de base. Nous ne donnerons donc pas de commentaire à ce propos; en revanche, nous nous intéresserons ici aux quatre individus dont l'affectation par le programme diffère de notre propre classement (voir les valeurs à la figure 26).

Les individus 1024 et 1025 sont affectés au subsp. *glareosa* en raison des faibles valeurs des caractères de taille (tige et feuille). Les plantes ont été récoltées dans un éboulis à 1700 m d'altitude à la Pointe des Verres (Aravis, Savoie), ce qui explique leur petite taille. Personnellement, nous classons toutefois sans hésitation ces individus dans le subsp. *vulgaris*, considérant les valeurs des autres caractères et notre connaissance de la population sur le terrain; en effet, présentes à des altitudes inférieures, les plantes colonisent volontiers ce genre d'éboulis, tout en réduisant leur taille. Le diagramme d'analyse factorielle (fig. 3) confirme ce point de vue.

L'affectation des individus 1038 et 0065 est incorrecte, avec en plus des positions très excentrées. Ces faits s'expliquent par les valeurs manquantes du caractère de pigmentation anthocyanique du calice (CL46RANT). Les valeurs de l'ensemble des autres caractères permettent toutefois de classer sans autres ces individus dans le subsp. *vulgaris*, ce que confirme l'analyse factorielle.

Les individus anonymes

La figure 27 donne les résultats d'affectation et de distance pour l'ensemble des 80 individus anonymes, ainsi que notre propre classement. Il serait trop long de vouloir commenter ici séparément les résultats de chaque échantillon; nous les avons par conséquent distribués en différentes catégories, reportées dans la seconde colonne de la figure 27.

Fig. 27. – Numéro d'individu, catégorie dans laquelle l'échantillon est traité dans le texte, notre propre classement, affectation du programme et distances respectives aux trois barycentres pour les 80 individus anonymes. Type nomenclatural du subsp. *vulgaris*: 2412. Groupes de classement et d'affectation: 1 = subsp. *vulgaris*, 2 = subsp. *glareosa* et 3 = subsp. *prostrata*.

Echantillon	Cat.	Notre class.	Aff. progr.	subsp. *vulgaris*	subsp. *glareosa*	subsp. *prostrata*
0013	A	2	2	13.966	8.980	13.704
0113	A	2	2	7.456	.650	5.411
0197	A	2	2	11.213	6.051	11.442
0205	A	2	2	12.857	7.040	12.439
0358	B	2	2	10.362	5.876	11.263
0401	B	2	2	25.851	25.144	30.903
0402	B	1	1	10.351	11.413	15.979
0403	B	2	2	7.751	4.755	9.588
0407	A	2	2	15.100	9.554	15.448
0420	A	2	2	13.080	5.159	9.687
0430	A	2	2	8.077	.949	5.626
0433	B	2	2	7.120	2.800	7.418
0434	B	2	2	10.000	6.723	11.409
0440	A	2	2	15.641	9.637	15.798
0467	A	2	2	5.179	1.389	5.270
0553	A	2	2	8.631	2.286	7.365
0564	A	2	2	12.864	6.549	12.410
0700	C	1	1	26.116	28.044	26.165
0738	E	1	3	29.575	33.293	29.530
0739	C	3	3	10.674	13.561	7.748
0740	C	3	3	10.364	8.788	3.606
0798	C	3	3	9.587	10.159	6.917
0799	C	3	3	7.932	6.487	.466
0871	C	3	3	13.128	14.268	9.184
0879	E	3	2	16.380	12.443	12.823
0883	C	1	1	13.637	17.677	18.808
0884	C	3	3	25.169	27.283	24.549
0885	E	3	2	9.614	7.796	11.644
0888	E	3	2	15.984	15.315	15.764
0889	E	3	2	19.508	16.886	17.658
0896	E	3	2	10.227	6.243	9.503
0897	D	2	2	19.725	16.004	17.395
0898	E	3	2	19.896	17.643	18.180
0906	E	2	3	49.790	49.057	46.696
0910	C	3	3	38.654	41.335	36.558
0913	E	2	3	44.736	43.374	40.334
0916	C	3	3	50.574	50.029	47.042
0917	D	3	3	16.629	15.541	10.300
0920	E	3	2	18.539	15.869	16.854
0928	D	3	3	17.280	15.023	10.854
0931	D	2	2	12.434	6.937	12.198
0934	B	2	2	18.989	15.813	17.018
0942	B	2	2	8.324	5.804	10.134
0948	D	3	3	9.404	6.308	.857
0949	D	3	3	50.907	48.309	44.919
0953	E	2	3	26.632	22.540	21.489
0958	D	3	3	14.985	12.796	12.561

Echantillon	Cat.	Notre class.	Aff. progr.	subsp. *vulgaris*	subsp. *glareosa*	subsp. *prostrata*
0959	D	2	2	14.563	9.426	13.359
0963	D	3	3	20.555	20.085	10.733
0967	E	3	2	7.295	2.919	5.398
0970	D	3	3	7.996	6.936	1.167
0973	E	2	3	24.100	22.621	14.107
0999	C	3	3	7.448	10.241	3.313
1000	C	1	1	9.955	10.586	12.380
1002	E	1	2	15.099	14.690	15.144
1026	E	1	2	10.267	9.920	11.980
1045	A	2	2	8.449	3.384	5.976
1046	D	2	2	21.835	19.027	20.059
1066	E	1	2	13.809	11.532	15.220
1067	D	3	3	32.290	29.444	28.069
1077	D	3	3	22.247	20.794	17.738
1079	D	3	3	21.765	19.070	16.482
1080	E	2	3	22.989	19.068	17.316
1144	A	2	2	25.953	18.514	26.057
1145	A	2	2	6.138	.825	5.144
1146	A	2	2	8.191	2.426	6.915
1147	A	2	2	7.809	2.883	6.552
1152	D	2	2	17.918	12.515	13.689
1175	D	3	3	43.961	42.983	38.140
1186	D	3	3	32.174	29.063	27.945
1187	D	3	3	31.571	28.214	27.304
1188	D	3	3	7.448	6.674	.534
1190	D	2	2	10.315	2.049	6.895
1194	D	3	3	10.037	5.794	.757
1196	D	2	2	7.437	3.074	7.113
1210	A	2	2	11.053	3.792	8.002
1215	D	3	3	10.528	5.612	1.062
1223	B	2	2	11.782	6.936	11.956
1225	B	2	2	15.037	10.403	14.852
2412 *typus*	A	1	1	51.197	57.363	53.471

A) Nous avons regroupé dans cette première catégorie tous les échantillons dont l'affectation par le programme ne nécessite aucun commentaire, les individus étant suffisament "tranchés" vis-à-vis de l'un ou l'autre des trois groupements naturels. Les numéros sont les suivants: 0013, 0113, 0197, 0205, 0407, 0420, 0430, 0440, 0467, 0553, 0564, 1045, 1144, 1145, 1146, 1147, 1210 et 2412. L'échantillon 2412, lectotype du subsp. *vulgaris* (AESCHIMANN & BOCQUET, 1983), a été intégré tout dernièrement à la matrice des données. Il figure donc parmi les individus anonymes et est absent de l'analyse factorielle. Toutefois, il se situe bien dans le groupement du subsp. *vulgaris*. Les grandes valeurs de distances aux trois barycentres s'expliquent par l'état du caractère CL46RANT (codé 1, c'est-à-dire couleurs passées rendant l'appréciation de la répartition de la pigmentation anthocyanique du calice impossible).

B) Cette catégorie regroupe des individus intermédiaires entre les subsp. *vulgaris* et subsp. *glareosa*. Les numéros sont les suivants: 0358, 0401, 0402, 0403, 0433, 0434, 0934, 0942, 1223 et 1225.

C) Cette catégorie regroupe des individus intermédiaires entre les subsp. *vulgaris* et subsp. *prostrata*. Les numéros sont les suivants: 0700, 0739, 0740, 0798, 0799, 0871, 0883, 0884, 0910, 0916, 0999 et 1000.

D) Cette catégorie regroupe des individus intermédiaires entre les subsp. *glareosa* et subsp. *prostrata*. Les numéros sont les suivants: 0897, 0917, 0928, 0931, 0948, 0949, 0958, 0959, 0963, 0970, 1046, 1067, 1077, 1079, 1152, 1175, 1186, 1187, 1188, 1190, 1194, 1196 et 1215.

E) Enfin, pour 17 individus (21.5% des anonymes), notre propre classement diffère de l'affectation du programme. Tous ces individus sont intermédiaires et critiques; nous donnerons pour chacun d'eux un bref commentaire.

0738: L'individu est tout à fait intermédiaire entre les sous-espèces *prostrata* (distance = 29.530) et *vulgaris* (dist. = 29.575). Les caractères F21LPIL (codé 4) et F23DIPIL (codé 6) rapprochent l'échantillon du subsp. *prostrata*, tandis que F1918/17 (5.285), F1513/14 (2.354) et CL46RANT (codé 3) le rapprochent du subsp. *vulgaris*. Les caractères de longueur de la tige (35 cm) et le nombre de fleurs (10) sont intermédiaires. Les caractères F19 et F15 sont pour nous très importants et nous classons donc cet individu dans le subsp. *vulgaris*. Nous présenterons plus bas la série introgressive dont il fait partie.

0879: L'individu semble intermédiaire entre les sous-espèces *glareosa* (dist. = 12.443) et *prostrata* (dist. = 12.823). Ici, l'explication est identique à celle proposée plus haut pour l'individu 0979 (échantillon de base). Nous classons la plante dans le subsp. *prostrata*, car bien que glabre, elle possède les caractères de taille, nombre de fleurs et pigmentation du calice de cette sous-espèce.

0885: Cet individu est particulièrement critique et son classement dans une sous-espèce plutôt qu'une autre est arbitraire. L'analyse discriminante l'affecte au subsp. *glareosa*; sur le diagramme d'analyse factorielle (fig. 3), on constate qu'il se trouve dans le groupement du subsp. *vulgaris,* alors que nous le classons dans le subsp. *prostrata*! Nous pensons qu'il s'agit en fait d'un individu intermédiaire entre ces deux dernières sous-espèces. Le mélange des caractères a donné un individu aux feuilles relativement petites et larges, mais glabres; il est uniflore. C'est sa taille moyenne et surtout le caractère T12BASE (base de la tige mesurant environ 13 cm) qui l'ont rapproché du subsp. *glareosa* dans l'analyse discriminante.

0888: Les remarques sont les mêmes que pour l'individu précédent (même population), avec des valeurs un peu différentes.

0889: Mêmes remarques.

0896: L'individu est intermédiaire entre les subsp. *glareosa* (distance = 6.243) et *prostrata* (dist. = 9.503). Les caractères F23DIPIL (codé 1) et

CL46RANT (codé 3) rapprochent l'échantillon du subsp. *glareosa*, tandis que les caractères F1918/17 (2.993) et F1513/14 (1.730) le tirent vers le subsp. *prostrata*. Ces derniers caractères sont pour nous très importants, et bien que glabre, nous classons cet individu intermédiaire dans le subsp. *prostrata*.

0898: Les remarques sont les mêmes que pour l'individu précédent (même population), avec des valeurs un peu différentes.

0906: Notons d'emblée que cet individu (ainsi que les échantillons 0910, 0913 et 0916) est très excentré, en raison du caractère CL46RANT (codé 1, donnée manquante, calices passés de couleur vu la saison). Il est affecté de peu au subsp. *prostrata* en raison du caractère F1918/17 (1.731), alors que les autres variables le rapprochent du subsp. *glareosa* (notre classement, confirmé par l'analyse factorielle, voir la figure 3).

0913: L'individu est excentré pour la raison donnée ci-dessus. Il est intermédiaire et affecté de peu au subsp. *prostrata*, en raison du caractère F23DIPIL (codé 2), alors que les autres variables le rapprochent du subsp. *glareosa* (notre classement, confirmé par l'analyse factorielle, voir la fig. 3).

0920: L'individu est tout à fait intermédiaire entre les subsp. *glareosa* (distance = 15.869) et *prostrata* (dist. = 16.854). Malgré les valeurs des caractères F1918/17 (1.895) et CL46RANT (codé 2), le fait que l'individu soit glabre (F23DIPIL codé 1) a influencé à nouveau l'affectation. Toutefois, nous classons la plante dans le subsp. *prostrata* en raison des valeurs des variables F19, F15 (1.675) et I36 (1). Nous présenterons plus bas la série introgressive dont il fait partie.

0953: A nouveau un échantillon intermédiaire entre les subsp. *prostrata* et *glareosa*. Il est poilu et donc affecté au subsp. *prostrata*. En raison des autres caractères: forme de la feuille, pigmentation du calice et taille, nous le classons dans le subsp. *glareosa*. Il fait aussi partie d'une série introgressive analysée plus bas.

0967: Malgré l'affectation de l'analyse discriminante au subsp. *glareosa* (distance = 2.919), l'individu est typiquement intermédiaire (voir la figure 3). Les caractères CL46RANT (codé 3) et T12BASE (environ 10 cm) le rapprochent du subsp. *glareosa*, alors que F19 (2.137) et F15 (1.670) le rapprochent du subsp. *prostrata*. La variable F23DIPIL (codée 2) est cette fois intermédiaire. Nous avons classé l'individu dans le subsp. *prostrata,* à nouveau en raison des caractères de forme de feuille.

0973: Un individu excentré en raison du caractère CL46RANT (codé 1, pigmentation passée). Il appartient à la même population que le précédent; nous avons par contre cette fois un échantillon très poilu, mais dont la forme des feuilles le rapproche tout à fait du subsp. *glareosa,* raison de notre classement.

1002: Nous avons ici un échantillon intermédiaire entre les subsp. *vulgaris* et *prostrata*. Les différence entre les trois distances fournies par l'analyse discriminante sont très faibles. L'individu est de taille moyenne, les feuilles sont peti-

tes et glabres, raison pour laquelle il a été affecté au subsp. *glareosa*. Nous le classons toutefois dans le subsp. *vulgaris,* compte tenu de sa provenance.

1026: Cette plante appartient à la même population que les individus 1024 et 1025, traités dans l'échantillon test. Les remarques sont identiques.

1066: Cet individu est extrêmement critique. Il a été affecté au subsp. *glareosa* en raison de sa petite taille générale et de sa glabrescence. Nous le classons par contre dans le subsp. *vulgaris,* en raison de la forme et de la taille des feuilles. Il semble que ce soit un individu issu de plantes apportées en altitude depuis la plaine. Sa taille est réduite par un apport de caractères dû à l'hybridation (au niveau des populations) avec des plantes intermédiaires entre les subsp. *prostrata* et *glareosa* (voir l'individu 1067, catégorie D), ainsi peut-être que par une certaine accomodation.

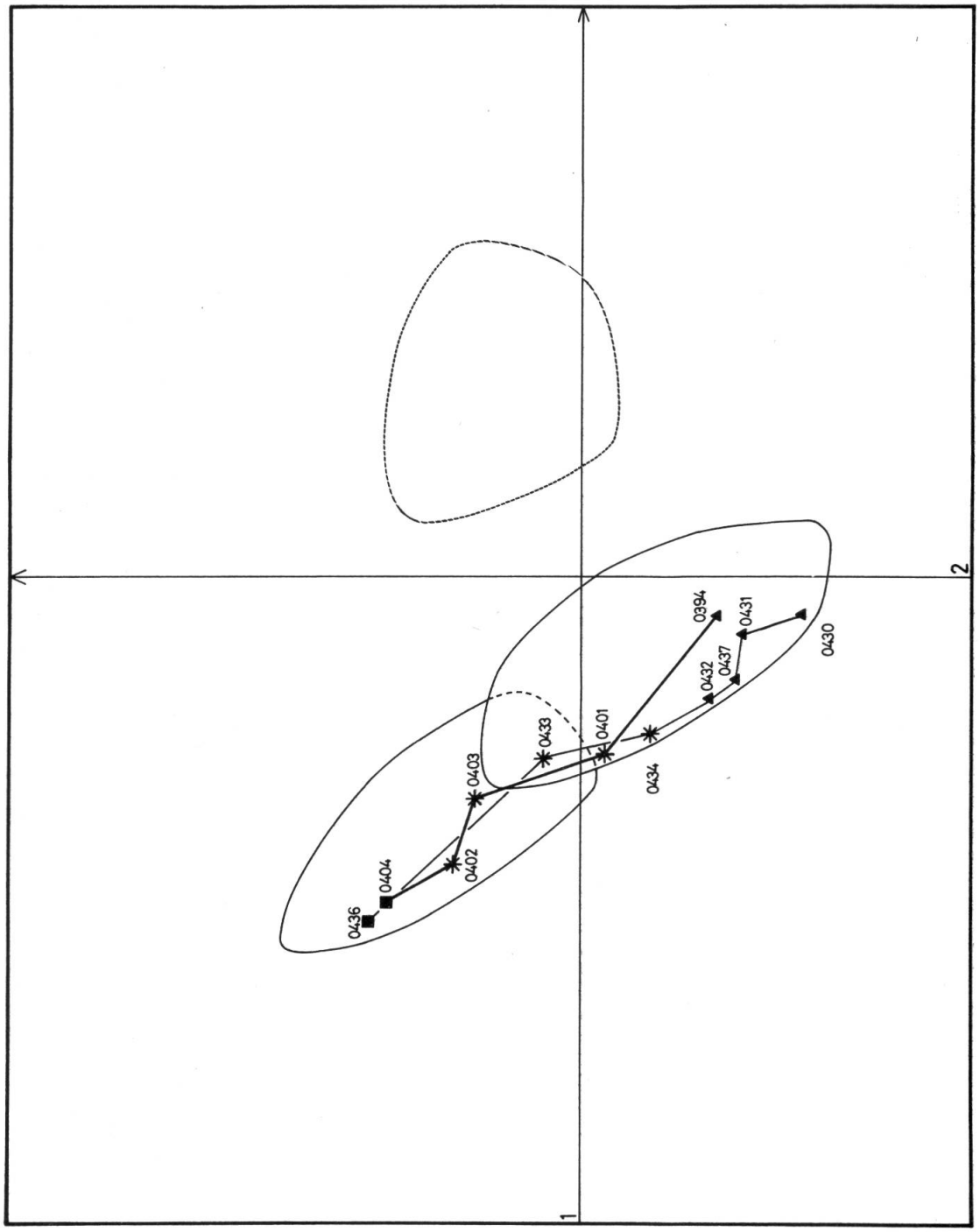
1080: Encore une individu typiquement intermédiaire entre les subsp. *glareosa* (distance = 17.316) et *prostrata* (dist. = 19.068). Il est poilu (raison principale de son affectation), mais nous le classons toutefois dans le subsp. *glareosa* en raison notamment de la forme allongée de ses feuilles.

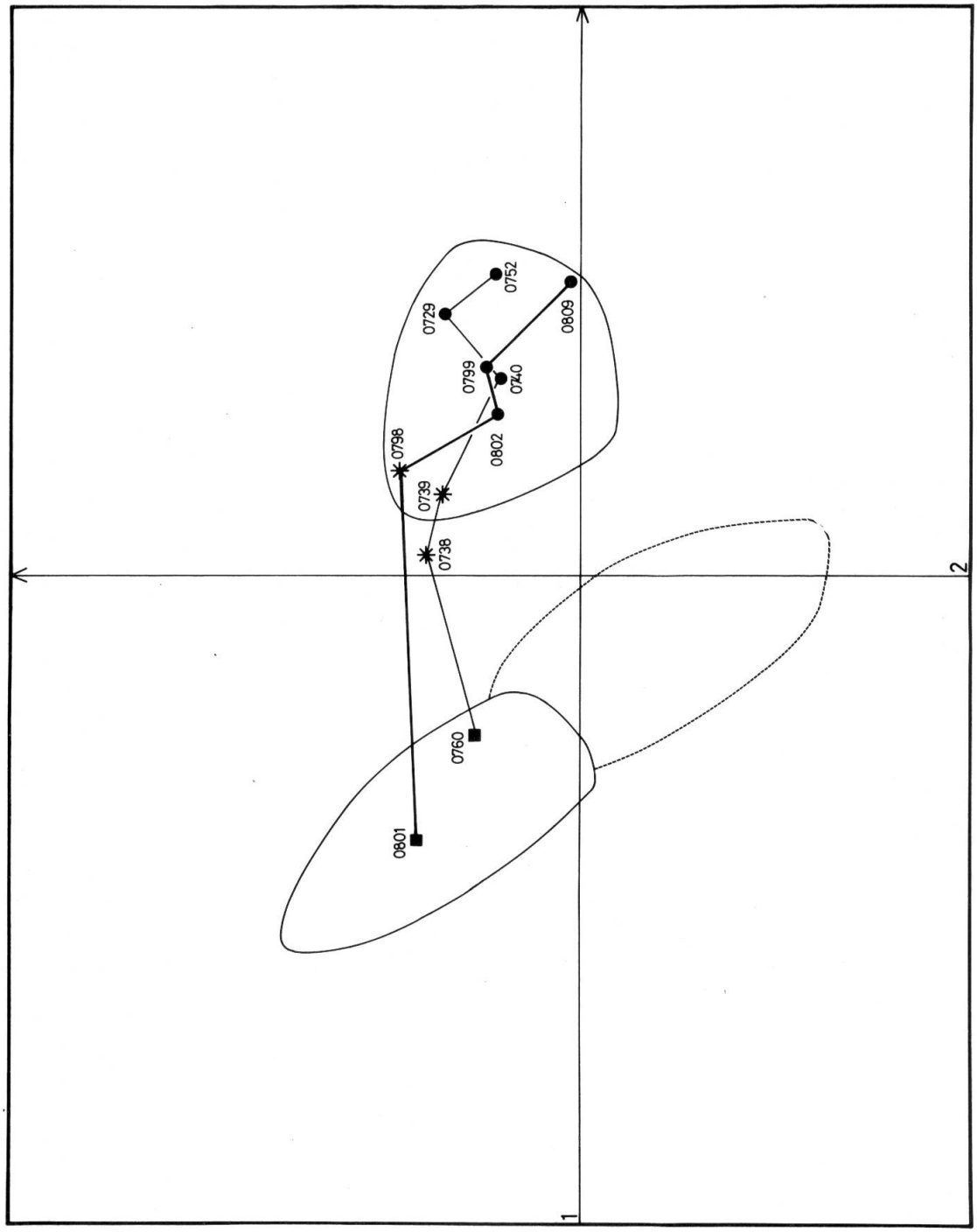
Discussion

L'affectation automatique des "individus anonymes" est souvent critique. Nous avons montré que beaucoup de plantes sont intermédiaires entre les groupements naturels mis en évidence, groupements d'ailleurs partiellement imbriqués. Il s'agit maintenant de comprendre l'origine de ces échantillons intermédiaires.

Les travaux de MARSDEN-JONES & TURILL (1957) ont démontré l'existence d'une très grande interfertilité à l'intérieur du *Silene vulgaris* s.l. L'hybridation est donc très aisée lors de la mise en contact de populations d'individus appartenant à des sous-espèces autrefois séparées par des barrières écologiques ou géographiques. Les hybrides de première et seconde générations ont non seulement la capacité de se reproduire entre eux (apparition d'un essaim d'hybrides), mais aussi avec les individus des populations parentales (croisements en retour nombreux et répétés). Il y a lieu de parler d'hybridation introgressive (ANDERSON & HUBRICHT, 1938; ANDERSON, 1949), phénomène qui peut se produire non seulement en direction d'un, mais des deux taxons parentaux (GRANT, 1971).

Fig. 28. – Deux séries d'individus provenant de populations introgressives entre les subsp. *vulgaris* et *glareosa,* représentées sur la base des figures 3 et 4. Pour chacune des séries, les individus ont été récoltés à quelques mètres de distance les uns des autres (voir le texte). Série 0404, 0402, 0403, 0401, 0394: récoltée en Haute-Marne (5 km S. de Chaumont), 1 km S.E. de Neuilly-sur-Suize. Série 0436, 0433, 0434, 0432, 0437, 0431, 0430: Haute-Marne, 15 km S.E. de Andelot-Blancheville (rive droite de la vallée du Rognon). ■: subsp. *vulgaris,* ▲: subsp. *glareosa,* *: individus intermédiaires.


1
2
0394
0431
0430
0432
0437
0433
0401
0434
0403
0404
0402
0436


0752
0729
0809
0799
0740
0798
0802
0739
0738
0760
0801
1
2

Chez le *Silene vulgaris* s.l., l'hybridation introgressive entre deux sous-espèces peut s'effectuer au niveau local, lors de la mise en contact de deux populations différentes, le plus souvent par l'intervention humaine; ou alors au niveau régional, lorsqu'un phénomène naturel majeur, comme les glaciations, contraint des ensembles de populations à se déplacer sur de grandes distances. Ils peuvent se retrouver en contact dans certaines régions avec des populations différentes du point de vue génétique. Voyons quelques exemples.

Hybridation au niveau local

Le subsp. *glareosa* se rencontre de façon disséminée en Bourgogne; les stations d'éboulis qu'il affectionne sont en effet rares et relictuelles (AESCHIMANN, 1981). Le subsp. *vulgaris*, aujourd'hui abondant surtout aux étages montagnard et subalpin, est peu fréquent dans cette région; il est réintroduit par l'Homme, le long des voies de communications. Dans quelques cas, la construction d'une route à proximité d'un éboulis rend l'hybridation introgressive possible entre les sous-espèces *glareosa* et *vulgaris*. Deux séries introgressives de ce type sont présentées dans la figure 28. D'autres séries similaires s'observent également du Jura méridional au Vercors.

Le subsp. *prostrata* est répandu dans les éboulis calcaires et schisteux des Alpes occidentales, aux étages subalpin et alpin. Il est séparé du subsp. *vulgaris* par la forêt et des associations de pelouse alpine. Ici à nouveau, la construction d'un ouvrage (route de montagne par exemple), ou un couloir d'avalanches, peuvent localement permettre la mise en contact et l'hybridation de populations différentes (fig. 29). Les individus 0998, 0999, 1000 et 1002, récoltés le long de la route sur le versant sud du col du Galibier (France, Hautes-Alpes), font aussi partie d'une population introgressive de ce type, qui s'est établie dans une "station hybride".

Hybridation au niveau régional

Durant les périodes glaciaire et postglaciaire, les aires de répartition des subsp. *glareosa* et *prostrata* étaient plus étendues qu'aujourd'hui. Au niveau de régions entières, comme par exemple le Vercors et le Dévoluy, des ensembles de populations ont été mis en contact, pendant de longues périodes. A l'heure actuelle, l'hybridation introgressive s'observe sur des distances de plusieurs dizaines de kilomètres. Les populations intermédiaires sont extrêmement variables. Sur un seul éboulis, il est possible de rencontrer un spectre complet d'indi-

Fig. 29. – Deux séries d'individus provenant de populations introgressives entre les subsp. *vulgaris* et *prostrata*. La série 0801, 0798, 0802, 0799, 0809 a été récoltée dans le Val d'Aoste, au fond de la vallée d'Ollomont, entre le village de Glacier et le lieu-dit "Alpe Thoules", de 1800 m à 2570 m d'altitude. La série 0760, 0738, 0739, 0740, 0729, 0752 a été récoltée en Valais, au-dessus de Zermatt, de 1920 m à 2750 m d'altitude (trajet: Rieben – Findelen – Mosjesee – Unterrothorn). ■: subsp. *vulgaris*, ●: subsp. *prostrata*, *: individus intermédiaires.

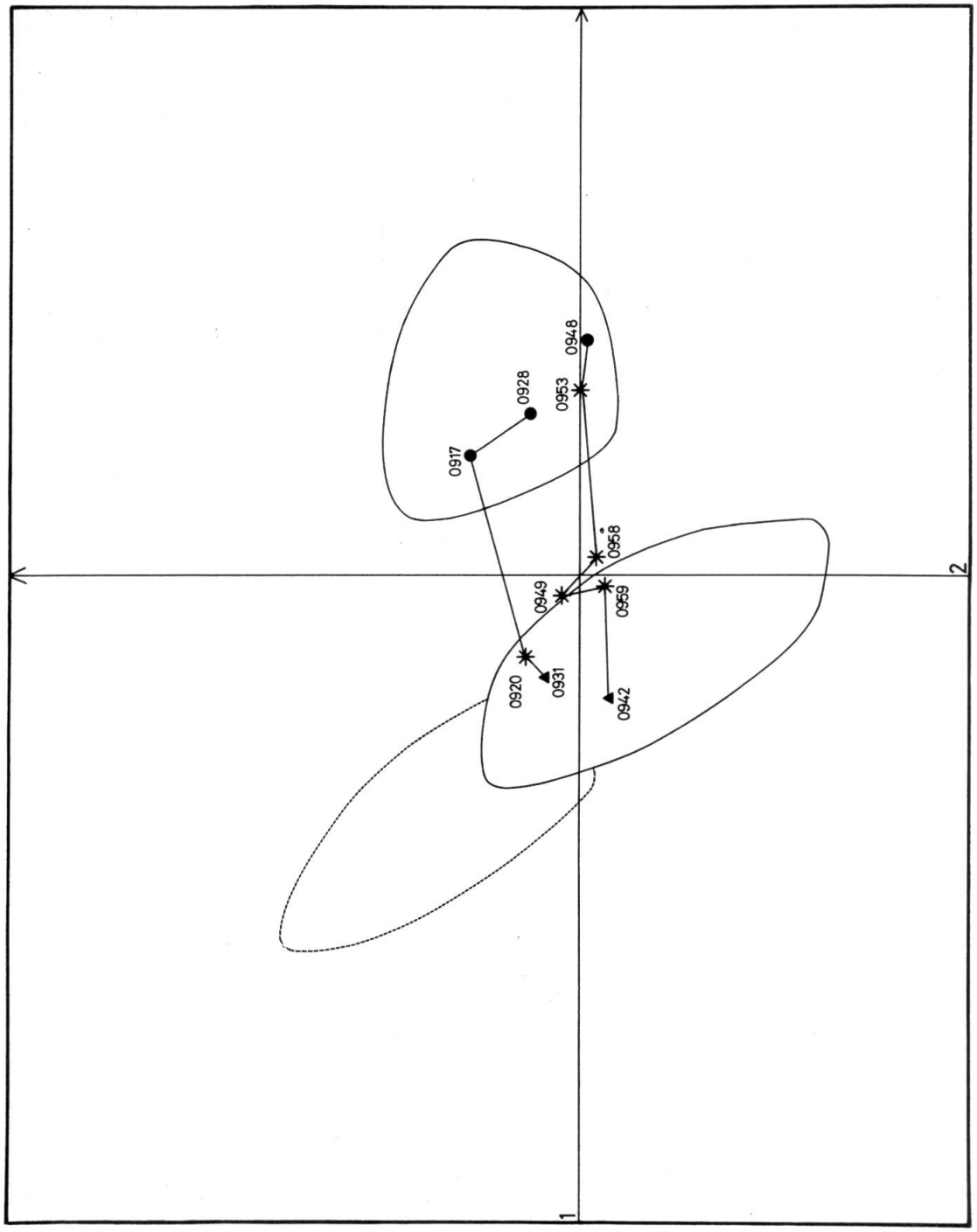

0917
0928
0948
0953
0958
0949
0959
0920
0931
0942
1
2

Fig. 30. – Deux séries d'individus provenant de populations très variables, situées dans une zone d'introgression au niveau régional entre les subsp. *glareosa* et *prostrata*. La série 0931, 0920, 0917, 0928 a été récoltée dans l'éboulis au pied de la falaise de Font d'Urle (Drôme, balcon sud du Vercors). La série 0942, 0959, 0949, 0958, 0953, 0948 a été récoltée dans les éboulis au pied du Mont-Aiguille et des Deux-Sœurs (Isère, balcon est du Vercors) ▲: tendance au subsp. *glareosa,* ●: tendance au subsp. *prostrata,* *: individus typiquement intermédiaires.

vidus, qui montrent diverses combinaisons de caractères des subsp. *glareosa* et *prostrata,* ainsi parfois que quelques plantes dont la morphologie est très proche de celle des sous-espèces parentales. Deux exemples de ces populations sont présentés dans la figure 30. Par ailleurs, plusieurs autres séries d'échantillons font partie de telles populations; voir à ce propos les individus anonymes (fig. 1) récoltés dans les localités françaises suivantes: lieux-dits "Denflairar", "Combe Ratin" et "Combe d'Aurouze", dans la Montagne d'Aurouze, et col du Noyer (Hautes-Alpes, Dévoluy); Mont Génépi, sur La Mure (Isère); région du Col Rousset (Drôme, Vercors). Une telle zone d'anciens contacts entre les subsp. *glareosa* et *prostrata* s'observe également en Suisse, dans les Alpes calcaires valaisannes, où les populations sont particulièrement variables; voir les localités suivantes: Montagne de Fully sur Martigny, Bella Lui sur Crans-Montana et col de la Gemmi. Des études chorologiques détaillées pour l'ensemble des aires de répartition des subsp. *glareosa* et *prostrata* sont en cours.

Conclusion

Au point 10 de notre organigramme général (AESCHIMANN & al., 1981: 392) figure "réflexion sur les résultats obtenus". Elle est ici positive: une structure de trois groupements naturels a été mise en évidence; les caractères qui définissent le mieux ces groupements ont été déterminés; enfin, la position de certains individus intermédiaires est interprétée comme le résultat d'hybridations de nature introgressive. Il serait donc possible de passer maintenant au point 14 de l'organigramme: "propositions taxonomiques et nomenclaturales". Toutefois, avant d'aborder ce point 14, nous attendons les résultats complets de nos études numériques, chorologiques, morphologiques et nomenclaturales pour l'ensemble de l'arc alpin et des régions avoisinantes.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique pour son généreux appui (projet n° 3.571-0.79). Nous remercions également Mme D. Wüst-Calame, qui a dessiné les graphiques et réalisé le modèle tridimensionnel en plasticine.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AESCHIMANN, D. (1981). Etude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. La sous-espèce glareosa dans les éboulis de Bourgogne. *Saussurea* 12: 33-47.

– & G. BOCQUET (1980). Les types biologiques du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae). *Candollea* 35: 451-495.

– & G. BOCQUET (1983). Etude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Notes nomenclaturales. *Candollea* 38: 203-209.

– J.-M. MASCHERPA & G. BOCQUET (1981). Etude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Méthodologie. *Candollea* 36: 379-396.

ANDERSON, E. (1949). *Introgressive hybridization.* Wiley & Sons, New-York, 109 pp.

– & L. HUBRICHT (1938). Hybridization in Tradescantia. III. The evidence for introgressive hybridization. *Amer. J. Bot.* 25: 396-402.

GRANT, V. (1971). *Plant speciation.* Columbia University Press, New-York & London, 435 pp.

MARSDEN-JONES, E. M. & W. B. TURILL (1957). *The bladder campions (Silene maritima and Silene vulgaris).* Ray Society, London, 378 pp.

ROMEDER, J. M. (1973). *Méthodes et programmes d'analyse discriminante.* Paris.

Adresse de l'auteur: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE.