

# Propositions pour un traitement biosystématique du *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae)

Autor(en): **Jeanmonod, Daniel / Bocquet, Gilbert**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **38 (1983)**

Heft 1

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879862>

## **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.

# Propositions pour un traitement biosystématique du *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae)

DANIEL JEANMONOD  
&  
GILBERT BOCQUET

## RÉSUMÉ

JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1983). Propositions pour un traitement taxonomique du *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae). *Candollea* 38: 267-295. En français, résumé anglais.

La variabilité du *Silene nutans* L. est analysée dans toute l'aire européenne du taxon. Elle s'exprime par des faciès résultant de diverses combinaisons de plusieurs caractères (effet mosaïque). Neuf tendances morphologiques sont examinées en indépendance réciproque: elles semblent mettre entre autres en évidence une ancienne introgression avec le *Silene viridiflora* L. Ce phénomène est responsable d'un enrichissement de la variabilité du *S. nutans* L. dans le sud de son aire; il aurait également donné naissance au subsp. *livida*. Sur ces considérations, un nouveau traitement taxonomique infraspécifique du *S. nutans* L. est proposé.

## ABSTRACT

JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1983). Propositions for a taxonomical treatment of the *Silene nutans* L. (Caryophyllaceae). *Candollea* 38: 267-295. In French, English abstract.

The variability of *Silene nutans* L. is analysed in all european area of this taxon. It shows local facies resulting from diverse combinations of several characters (area effect). Nine morphological tendencies are examined in reciprocal independence: they seem to evidence among other things an old introgression with the *Silene viridiflora* L. This phenomena is responsible for an enrichment of the variability of *S. nutans* L. in the south of its area; it would also have given birth to the subsp. *livida*. A new infraspecific taxonomical treatment of the *Silene nutans* L. is proposed on the basis of these considerations.

Dans une étude de la section *Siphonomorpha* Otth du genre *Silene* L. (JEANMONOD & BOCQUET, 1981; JEANMONOD & MASCHERPA, 1982) nous avons été confrontés au problème du *Silene nutans* L. Notre sujet ne traitait que de la partie la plus méridionale de l'aire de cette espèce. Toutefois, pour obtenir des résultats utilisables, il nous fallait considérer l'ensemble de l'aire. Sur le plan biosystématique, nous avons voulu cette révision sommaire, nous bornant à dégager les lignes directrices de la variabilité de l'espèce.

Nous avons considéré l'ensemble des échantillons des herbiers de Genève (G), Kew (K), Londres (BM) et une bonne partie des échantillons des herbiers de COI, LY, MA, P, SEV et ZT, ainsi que d'abondantes récoltes personnelles. Notre étude porte sur plusieurs centaines d'échantillons; néanmoins, l'espèce est si complexe que les données restent fragmentaires. Nous aboutissons certes à une proposition de traitement taxonomique, mais le réel propos de cet article est de dégager les bases et les hypothèses propres à guider les récoltes et les observations futures nécessaires à un traitement véritablement biosystématique de ce taxon.

### La variabilité du *Silene nutans* L.

L'extrême variabilité du *Silene nutans* L. est attestée par sa pulvérisation, dans les ouvrages classiques, en un nombre impressionnant de taxons infraspécifiques. Cette pléthore nomenclaturale apporte toutefois des informations précieuses sur l'espèce.

Les caractères diagnostiques généralement proposés portent principalement sur:

- la forme des *feuilles*, notamment celles de la base, leur largeur relative et leur grandeur absolue;
- la *pubescence* de la tige et accessoirement celle des feuilles;
- le port de l'*inflorescence* (inclinaison de l'axe, ouverture des rameaux, etc.) et son importance (nombre de fleurs et dimensions générales);
- la couleur des *pétales*;
- la forme et la grandeur du *pétale*;
- les dimensions de la *capsule*, parfois mesurée avec le gonopore;
- la *hauteur* de la plante.

Malheureusement, les descriptions publiées ne considèrent jamais l'ensemble de ces caractères, ce qui rend toute comparaison et synthèse impossibles.

Deux études plus synthétiques ont cependant été conduites, par HEPPEL (1951, 1956) et DE BILDE et ses collaborateurs (1973, 1974, 1975 et 1977), mais sur des aires restreintes.

HEPPER (1951) relève comme variables principales la forme des feuilles, la densité et la nature de l'indument, la taille de la coronule, la couleur des pétales enfin la taille et l'aspect du fruit. La grandeur de la capsule est, selon cet auteur, une excellente caractéristique taxonomique, tandis que la forme n'est "pas si pratique" (not so useful).

Travaillant par analyse factorielle des correspondances, DE BILDE et ses collaborateurs examinent dans leur dernier travail treize caractères morphologiques. Les résultats obtenus montrent que sept d'entre eux "permettent une excellente distribution" des taxons; il s'agit, dans l'ordre décroissant des contributions relatives, des caractères suivants:

- longueur des capsules y compris le gonophore (17.5% de la variation globale);
- pilosité de la hampe;
- longueur de la feuille;
- largeur de la feuille;
- nombre de graines par capsule;
- couleur des pétales;
- sexe de la fleur.

Cette analyse se rapportant à des individus ne porte cependant que sur dix populations, dont six en Belgique. Dans une autre analyse factorielle qui complète leur travail, les auteurs examinent cette fois 53 populations, toutes du nord des Alpes; cette dernière analyse ne considère toutefois que les cinq caractères les mieux placés dans l'analyse précédente et ne se rapporte qu'à des valeurs moyennes par population. Les résultats confirment la longueur totale de la capsule (y compris son gonophore) comme le meilleur caractère.

### Les traitements taxonomiques

C'est dans le synopsis d'ASCHERSON & GRAEBNER (1921) que l'on trouve la première liste des quelque 50 taxons décrits, se rapportant au *Silene nutans* L. Cette liste reflète les conceptions nomenclaturales jordaniennes de l'époque. On remarque par exemple de nombreux noms dûs à ZAPAŁOWICZ (1911), qui fixent la moindre variation du *S. nutans* L. dans l'aire étudiée.

DE BILDE (1975) épure ce système et ne retient que huit variétés, dont les var. *smithiana* Moss et var. *salmoniana* Hepper, absentes du synopsis, car postérieures. Cet auteur omet dans son traitement le *S. brachypoda* Rouy et le *S. dubia* Herb., sans doute parce que dans le Flora Europaea l'une est conservée comme espèce, tandis que l'autre est considérée comme sous-espèce du *S.*



*nutans* L.; ASCHERSON & GRAEBNER les avaient en revanche considérés "am besten als unterarten".

Dans des études biosystématiques DE BILDE et ses collaborateurs (1977) reconnaissent quatre groupes de populations: un "topotype nordique" (les populations de Scandinavie et de l'extrême nord de l'Allemagne et de la Pologne), un "topotype continental", un "écotype calcicole" de Belgique, enfin un "écotype silicicole" toujours de Belgique. Les auteurs n'aboutissent à aucun traitement systématique exprimé. Ils retiennent cependant, sans les nommer, deux sous-espèces: l'une correspond à l'écotype silicicole, tandis que l'autre regroupe le topotype nordique, le topotype continental et l'écotype calcicole de Belgique, qui "mériteraient certainement le rang variétal" (ibid. p. 353). On lit toutefois plus loin dans le même travail, qu'il "apparaît évident que même le rang de sous-espèce peut être donné aux 4 groupes de populations". DE BILDE et ses collaborateurs restent tout aussi prudents dans l'intégration dans ce traitement des huit variétés retenues: "nous pouvons inclure, pour six caractères reproducteurs, le var. *nutans* (type) dans le topotype nordique, le var. *spathulaefolia* dans l'écotype calcicole, et les var. *salmoniana*, *livida*, *viridella* dans l'écotype silicicole. Quant aux var. *dunensis* et *smithiana*, ils correspondent à des populations littorales de Belgique, de Hollande ou de Grande-Bretagne, qui se rapprochent indiscutablement de l'écotype calcicole, tout en intégrant le topotype intermédiaire plus polymorphe, continental, généralement d'altitude. Enfin, le var. *glabra* ou *amblevana*, semble être un mutant assez exceptionnel apparu sans doute fortuitement et qu'il est dès lors difficile de rapporter avec certitude à l'un des deux écotypes.." (ibid. p. 343)

### L'effet mosaïque (area effect)

L'intérêt de l'analyse de DE BILDE et de ses collaborateurs est de nous amener à considérer le *Silene nutans* L. sous un angle différent du leur, celui de la répartition géographique des caractères en indépendance réciproque et dans une perspective évolutive. En effet, l'analyse de quelques populations choisies au hasard au travers d'expressions phénotypiques extrêmes (c'est le cas des types nomenclaturaux des taxons décrits) donne une impression de distribution en mosaïque des caractères morphologiques. Ce type de "pattern" reflète le polymorphisme génétique des populations qui sont caractérisées, dans les différentes aires, par des combinaisons toujours changeantes de fréquences alléliques (WHITE, 1978). C'est l'observation de ce phénomène qui a certainement conduit inconsciemment DE BILDE et ses collaborateurs à écrire: "l'analyse portant sur les individus confirme l'idée intuitive que Hepper avait formulée en 1951, à savoir qu'à chaque population correspondrait sans doute une "forme" taxonomique de l'espèce *Silene nutans*" (DE BILDE & al., 1977, p. 351).

Ces mosaïques phénotypiques du *Silene nutans* L. semblent correspondre à l' "area effect" défini par CAIN & CURREY (1963), expression que nous traduisons par "effet mosaïque". Sur des bases génétiques, ces auteurs ont considéré cet effet mosaïque comme une suite d'adaptations à des différences "cryptiques" de l'environnement; en revanche, CLARK (1966) en donne un modèle mathématique d'interaction de gènes selon lequel chaque aire est caractérisée par un complexe de gènes interagissant, cela sans nécessité d'intervention de phénomènes adaptatifs. Ces travaux sont basés sur des considérations génétiques et biochimiques, néanmoins ils correspondent à une expérience assez générale en taxonomie.

Pour WHITE, l'effet mosaïque appartient aux phénomènes de spéciation; au cours du temps, des niveaux évolutifs différents peuvent être atteints à une époque déterminée dans les différents territoires de l'aire d'un taxon. Ces différences de niveaux évolutifs se traduisent dans le phénotype par un degré de différenciation variable, aboutissant nécessairement à des valorisations taxonomiques différentes selon les territoires considérés. Si l'on ajoute à l'effet mosaïque une différence de pression adaptative caractérisant chaque territoire, on comprend la difficulté d'un traitement taxonomique coordonné dans le cas d'espèces polymorphes largement distribuées comme le *Silene nutans* L.: le taxoniste se trouve en présence de taxons infraspécifiques de niveau évolutif, et donc de valeur systématique, différents.

C'est dans cette optique qu'il nous a paru nécessaire de concevoir très largement l'espèce *Silene nutans* L., donc d'y inclure en tout cas le *S. dubia* Herb. et le *S. brachypoda* Rouy. D'autre part, en admettant ainsi que les caractéristiques des différentes unités observées s'expriment avec plus ou moins de force et par des combinaisons diverses, nous nous sommes attachés à reconnaître des "tendances" plutôt que des limites précises.

### Le "portrait-type" du *Silene nutans* L.

Au travers de l'aire du *Silene nutans* L., nous avons observé neuf tendances morphologiques. Nous allons les définir, puis les examiner indépendamment, en considérant leur représentativité au sein des différentes stations, leur homogénéité et les liaisons éventuelles avec les situations éco-géographiques. Afin de mieux caractériser ces tendances, nous nous référons à un "portrait-type" du *Silene nutans* L., qui est le suivant:

- hauteur générale modeste (20 à 50 cm);
- hampe à pubescence étalée de densité et de longueur moyenne;
- feuilles elliptiques-allongées, jamais larges ni spatulées; leur taille est variable et leur pubescence médiocre;

- inflorescence modeste, plutôt étroite (20 × 7 cm), à la fois nutante et seconde; elle comprend de 3 à 4 entre-nœuds et les rameaux inférieurs portent de 3 à 5 fleurs; pubescence marquée, glanduleuse;
- calice long de 8 à 11 mm, pubescence plutôt dense, glanduleuse;
- pétales blancs;
- capsule longue de 8 à 10 mm, atteignant rarement 12 mm.

Ce portrait-type correspond à l'ensemble des individus du nord de l'Europe (Norvège, Suède, Finlande, URSS occidentale, Danemark, Allemagne et Pologne), à l'exception de certains individus glabres que nous examinerons plus loin. A ce portrait, se rattache également l'ensemble des populations rencontrées au nord des Alpes (Belgique, Pays-Bas, France, Suisse, Autriche et Tchécoslovaquie); cependant, dans la partie la plus méridionale de cette aire, nous observons une certaine pénétration des tendances morphologiques propres au sud des Alpes.

A part cette "contamination", et contrairement aux conclusions de DE BILDE et ses collaborateurs, nous n'observons aucune différence significative entre les populations nordiques et continentales du nord des Alpes.

Quant au type de Linné, il vient de Suède et correspond au portrait-type dans les limites d'une variation acceptable. Le portrait-type est ainsi valable pour le *Silene nutans* L. subsp. *nutans*.

### Les neuf tendances observées chez le *Silene nutans*

#### *La tendance glabre*

Des populations glabres ont été décrites pour plusieurs localités, sous des noms différents; il s'agit des

- *Silene amblevana* Lej. = *S. nutans* var. *glabra* Otth in DC: Belgique;
- *S. infracta* Kit. in Waldst. & Kit.: Hongrie;
- *S. nutans* var. *baltica* Zapal.: Pologne;
- *S. nutans* var. *filiformis* Lange: Espagne;
- *S. lagunensis* Link in Buch: Canaries.

Cependant, si on ne retient dans la "tendance glabre" que les échantillons entièrement glabres sur toutes les parties de la plante (hampe, feuilles, inflorescence et calice), seuls les *Silene amblevana* Lej., *S. infracta* Kit. in Waldst. & Kit. et le var. *baltica* Zapal. peuvent être retenus. Ce sont toutes des populations du nord de l'Europe, dont la répartition coïncide d'ailleurs avec le nord de l'aire

du subsp. *nutans*. Les populations de la "tendance glabre" les plus méridionales sont, à l'ouest, celles d'Amblève en Belgique et, à l'est, celles de Hongrie. Les individus provenant de stations encore plus méridionales sont en effet toujours plus ou moins pubescents. Ainsi, chez le var. *filiformis* Lange, le limbe de la feuille est glabre, par contre une pubescence courte se reconnaît sur la hampe et le calice. Aux îles Canaries, les feuilles et la hampe sont glabres, par contre l'inflorescence et le calice présentent une pubescence glanduleuse marquée; de toute façon, les plantes canariennes ont une morphologie générale très spéciale, qui en font une espèce à part, connue sous le nom de *S. lagunensis* Link in Buch.

#### *La tendance "pubescence rétrorse"*

Les populations appartenant à cette tendance sont bien connues sous le nom de *S. dubia* Herb., elles présentent les caractéristiques suivantes:

- tige couverte d'une pubescence très courte et rétrorse vers le bas, de densité moyenne;
- feuilles pratiquement glabres, sauf sur la marge et la nervure ventrale, où nous observons des poils très courts et rétrorses, du même type que ceux de la tige;
- aire de répartition restreinte à la Transsylvanie.

En effet, nous n'avons observé en dehors de cette aire aucun échantillon possédant de telles caractéristiques morphologiques; à l'intérieur de l'aire, la tendance "pubescence rétrorse" est homogène. Quant aux autres caractères, ils font preuve dans ces populations de la même variabilité que chez le subsp. *nutans*.

#### *La tendance "pubescence forte"*

Cette tendance est caractérisée par une pubescence plus dense et plus longue que la normale, très évidente à l'examen.

Il s'agit de populations situées sur les côtes de Grande-Bretagne (var. *smithiana* Moss) et en quelques localités isolées du littoral du continent, en face de la Grande-Bretagne: nord de la France, Belgique (sous le nom de var. *dunensis* Dumort.) et Pays-Bas.

Ce caractère nous semble lié aux conditions écologiques du littoral; il serait une réponse à des contraintes écologiques particulières: grande exposition, vents, etc. Un parallèle peut être fait avec d'autres espèces de *Silene*, comme le *S. mollissima* (L.) Pers., qui prospère sur les falaises des îles Baléares et se distingue également par une forte pubescence laineuse (JEANMONOD & BOCQUET, 1981). On retrouve également cette tendance chez les populations de haute montagne (*S. nutans* var. *incana* Ser., par exemple), où les contraintes écologiques sont assez semblables.

### *La tendance "feuilles spatulées"*

Des feuilles basales à limbe très large, éventuellement des feuilles spatulées, se rencontrent assez fréquemment à des degrés divers au sud des Alpes. C'est l'un des caractères que JORDAN (1848) a retenus pour décrire le *S. spathulifolia*. On observe ainsi des feuilles spatulées sur des échantillons de France, d'Italie, d'Albanie, de Yougoslavie, du sud de l'Autriche et de l'Espagne méditerranéenne. Le caractère "feuilles spatulées" apparaît tout à fait indépendamment d'autres tendances, mais il semble lié à des conditions xérothermiques marquées, peut-être aussi à un sol calcaire et peu profond (voir DE BILDE, 1973); ces conditions sont assez fréquentes au sud des Alpes et sur le pourtour méditerranéen.

En ce qui concerne le *S. spathulifolia* Jordan lui-même, il faut noter qu'il se distingue principalement par d'autres caractères dont nous reparlerons plus loin.

Au nord des Alpes, nous n'avons jamais rencontré de feuilles grandes et spatulées; toutefois, certaines populations s'engagent vers cette tendance: il s'agit de plantes de Belgique (l'écotype calcicole de DE BILDE) et de Grande-Bretagne (var. *smithiana* Moss); les feuilles y sont en effet assez larges. Enfin, on retrouve également en haute montagne, dans des conditions de sécheresse, d'altitude et d'exposition, des échantillons à toute petites feuilles subspatulées, désignées sous le nom de var. *oligophylla* Otth in DC.

### *La tendance "pétales verts"*

La couleur des pétales est un caractère qui semble important, mais sur lequel nous n'avons malheureusement que très peu d'informations, puisqu'il est impossible à observer sur des échantillons d'herbier. Toutefois, les diagnoses, les notes prises sur de rares étiquettes d'herbier complètes, les diverses publications et nos propres observations font apparaître le caractère "pétales verts" comme particulièrement intéressant (FOURNIER, 1931). En effet, on peut reconnaître à ce caractère une répartition bien définie, alors que les teintes rouge ou rosée ne semblent par contre apparaître que localement, çà et là.

La présence de cette teinte verte sur les pétales se marque:

- sur la face inférieure seulement du pétale, ou sur les deux faces;
- en mélange avec d'autres teintes, notamment le rouge, ce qui donne les nuances suivantes: jaune-vert, brun-vert, "livide", crème strié de vert, vert strié de rouge, etc.;
- plus ou moins fortement; cette dernière expression semble principalement influencée par l'altitude (Alpes, Pyrénées).



Les divers taxons décrits avec mention d'une couleur verte sur les pétales sont les suivants:

- *S. nutans* L. var. *viridella* Otth in DC: pétales verts (sur les deux faces?);
- *S. livida* Willd.: pétales blancs dessus, vert-livides dessous;
- *S. insubrica* Gaud.: pétales blancs dessus, livides à verts olive dessous;
- *S. spathulifolia* Jordan: pétales blancs dessus, jaune-verts dessous;
- *S. brachypoda* Rouy: pétales livides (sur les deux faces?);
- *S. brachypoda* Rouy var. *intermedia* A. Bolos & O. Bolos: pétales verdâtres (sur les deux faces?).

La distribution de ces taxons et les observations des auteurs montrent que cette tendance est vraisemblablement très fréquente au sud des Alpes. Il est possible que toutes les populations s'y rattachent dans ce domaine de l'aire. Malgré les très nombreuses récoltes d'herbier, nos connaissances sont insuffisantes à l'heure actuelle.

#### *La tendance "grande capsule"*

Les caractères "longueur" et "forme" de la capsule ont souvent été retenus: ROUY (1895) les utilise comme caractère diagnostique principal pour distinguer son *S. brachypoda* du *S. nutans* L. HEPPER (1951) considère la taille de la capsule comme un excellent caractère taxonomique; il l'utilise pour séparer le var. *smithiana* Moss du var. *salmoniana* Hepper en Angleterre.

Dans les traitements proposés par DE BILDE et ses collaborateurs (1973, 1974, 1975 et 1977), la taille de l'ensemble capsule-gonophore est mise en évidence comme le caractère le plus discriminatoire; malheureusement rien n'est dit par ces auteurs sur le rapport gonophore/capsule. Quant à MOLERO (1975) il fait une étude de ce caractère "grande capsule" sur les populations espagnoles et il en montre la variabilité et la relativité.

Les taxons dans lesquels nous retrouvons le caractère "grande capsule" sont donnés, dans l'ordre décroissant du caractère, dans le tableau ci-après.

La tendance "grande capsule" s'affirme donc très nettement dans le sud de la France et en quelques points du nord de l'Espagne. Elle réapparaît plus ou moins bien exprimée au travers de toute l'aire méditerranéenne du *Silene nutans* L., notamment dans le sud des Alpes. Ainsi, nous avons souvent observé des échantillons à capsule longue de 13 à 14 mm en Italie également.

Au nord des Alpes, par contre, nous n'avons jamais observé d'individus dont les capsules dépassent 12 mm, à l'exception toutefois de quelques localités en Angleterre, notamment sur la côte et dans une petite aire continentale vis-à-vis de la Grande-Bretagne (nord-ouest de la France et Belgique). Il faut remarquer toutefois que dans le cas de ces populations le rapport gonophore/capsule

<i>Taxon</i>	<i>Longueur de la capsule</i>	<i>Longueur gonophore</i>	<i>Rapport gon./caps.</i>	<i>Aire de répartition</i>
<i>S. brachypoda</i> var. <i>brachypoda</i>	(14-)15-17(-18)	2-3	1/6-1/8	Sud France & Nord Espagne
<i>S. brachypoda</i> var. <i>minor</i>	13-14	2-3	1/5-1/6	Sud France
<i>S. brachypoda</i> var. <i>intermedia</i>	(12-)13-14(-15)	2-3	1/5-1/6	Nord Espagne
<i>S. livida</i>	10-13	2-3	1/4-1/5	Alpes du sud
<i>S. nutans</i> var. <i>smithiana</i>	11-13(-14)	3-4	1/3-1/4	Grande-Bretagne
“Ecotype silicicole“	10-13	2	1/3-1/4	Belgique

est plus grand qu'en Méditerranée, car le gonophore y est proportionnellement plus important. C'est donc un phénomène différent de ce qui s'observe chez les populations méridionales, où seule la capsule est plus grande.

DE BILDE montre qu'en Belgique ce caractère est lié à la nature siliceuse du sol. Dans le sud, curieusement, il semble plutôt lié au calcaire. Nous pensons qu'il faut davantage voir l'effet d'un milieu xérique, comme le relève d'ailleurs DE BILDE (1974).

Il faudrait davantage d'observations pour établir s'il y a relation, en Méditerranée aussi, entre la grosseur des graines et celle de la capsule, comme DE BILDE l'a montré pour les populations belges.

#### *La tendance “inflorescence pyramidale“*

Certaines populations se caractérisent par des inflorescences bien développées, où les caractères “nutant“ (inclinaison de l'inflorescence) et “second“ (inclinaison unilatérale) sont très peu marqués. Les inflorescences s'étalent alors en un ensemble pyramidal plus ou moins dressé. Naturellement, ce caractère, frappant sur le terrain, est beaucoup plus difficile à apprécier en herbier. Il distingue plusieurs taxons (voir tableau ci-après).

On retrouve cette “tendance pyramidale“ en Europe orientale, en Hongrie, Roumanie et Yougoslavie. Ce caractère correspond donc à une aire géographique relativement définie: le versant sud des Alpes. Cette aire est d'autant plus intéressante si l'on considère l'hypothèse messinienne: c'est précisément à ce niveau que les contacts Téthys-Méditerranée se sont réalisés au Messinien (BOCQUET & al., 1978).

<i>Taxon</i>	<i>Aire de répartition</i>	<i>Tendance inflorescence pyramidale</i>
<i>S. livida</i> et <i>S. insubrica</i>	Alpes dolomitiques du sud	Très grande inflorescence, caractère très bien marqué
<i>S. nutans</i> var. <i>erecta</i>	Région d'Innsbruck	
<i>S. spathulifolia</i>	Alpes méridionales	Caractère variable, un peu moins bien marqué
<i>S. nutans</i> var. <i>viridella</i>	Typus de localité inconnue	Caractère bien marqué
<i>S. brachypoda</i>	Sud de la France et nord de l'Espagne	Caractère moins bien marqué

#### *La tendance "viridiflora"*

Chez le *Silene viridiflora* L., espèce voisine du *S. nutans* L., la hampe, entre sa base et l'inflorescence, se caractérise par un grand nombre de nœuds (4 à 10), plus ou moins équidistants et portant des feuilles sessiles, ovales, de taille plus ou moins égale sur toute la hampe. L'aspect est très frappant.

Chez le *S. nutans* L. nous n'avons généralement que deux à trois nœuds, dont l'écartement augmente très fortement de bas en haut. Parallèlement, les feuilles diminuent et se rétrécissent. Toutefois, certaines populations du *S. nutans* L. se rapprochent du type *S. viridiflora* L.; il s'agit de populations actuellement désignées sous les noms suivants:

- *S. livida* Willd.;
- *S. insubrica* Gaud.;
- *S. spathulifolia* Jordan;
- *S. nutans* L. var. *viridella* Otth (le type).

Cette tendance se manifeste dans le même groupe de populations que la tendance pyramidale, mais sur une aire encore plus restreinte et de façon ponctuelle.

#### *La tendance "naine"*

De nombreuses populations tendent au nanisme; elles ont été désignées sous les noms de var. *alpina* Reyn., var. *pygmaea* Stengel, var. *oligantha* Zapal. et var. *oligophylla* Otth in DC. Dans ces populations les hampes sont petites (10 à 20 cm), les inflorescences courtes et pauciflores et les feuilles minuscules.



A proprement parler, cette tendance n'a pas d'aire de distribution, elle apparaît dans la Cordillère Cantabrique, les Pyrénées, les Alpes ou les Carpathes, toujours en haute montagne. Il s'agit manifestement de convergences écologiques que l'on retrouve chez de nombreux autres genres.

### Synthèse

L'examen et la synthèse de ces neuf tendances permet de dégager sur l'ensemble de l'aire de répartition du *Silene nutans* L. quelques unités plus ou moins bien délimitées.

#### 1. Les aires

Deux grands domaines géographiques se dessinent très nettement, l'un au nord des Alpes, l'autre au sud. Au nord des Alpes, la variabilité est plutôt faible, tandis qu'au sud (y compris dans les Alpes méridionales) elle est accusée: quatre tendances se manifestent alors, soit les tendances "feuilles spatulées", "inflorescence pyramidale", "grande capsule" et "fleurs vertes".

Une telle différence entre les aires nordique et méridionale d'une espèce n'est pas unique: on la rencontre par exemple chez le *Digitalis purpurea* ou chez le *Silene vulgaris*. On peut expliquer le phénomène en invoquant le brassage génétique causé par les glaciations au nord des Alpes. Par contre, dans le sud, les populations décimées par le changement de climat se sont retrouvées isolées les unes des autres sans échanges génétiques réguliers; il est donc normal que la différenciation soit plus importante au sud qu'au nord.

#### 2. Le cas *dubia*

Des neuf tendances analysées, une seule est nettement circonscrite tant dans son aspect morphologique que géographique: il s'agit de la tendance "pubescence rétrorse", donc du subsp. *dubia* Herbich ex Zapal.

Une analyse plus poussée des populations de Transsylvanie sur le terrain et expérimentalement serait nécessaire pour déterminer le degré atteint d'isolement à la reproduction. En l'absence de telles données nous estimons plus judicieux de maintenir ce taxon comme sous-espèce de *nutans*, plutôt que comme espèce.

Naturellement les autres tendances se manifestent également chez ce taxon, mais très discrètement et sporadiquement: feuilles parfois spatulées, fleurs parfois jaune-verdâtres, inflorescence rarement pyramidale; la capsule par contre est toujours petite (7 à 9 mm). C'est probablement ce qui a amené SCHUR (1866) et ZAPAŁOWICZ (1911) à ne décrire pas moins de onze variétés et formes du *S. dubia* Herb.

### 3. *Les individus glabres*

Une autre tendance tranchée prenant la forme d'un caractère bien défini est la "tendance" glabre. Elle n'apparaît cependant que sporadiquement dans une aire de distribution large.

Les caractéristiques de cette "tendance" sont:

- l'absence de pubescence en toutes les parties de la plante;
- la présence dans une même population d'individus glabres et d'individus typiquement pubescents;
- l'absence d'individus de pubescence intermédiaire;
- l'aire de répartition, entièrement comprise dans celle du subsp. *nutans*.

Cet ensemble de caractéristiques laisse à penser que ce phénotype pourrait être lié à l'absence d'un gène, par exemple à la suite d'une mutation. Ce nouveau génotype se serait alors répandu vers le sud à partir de son lieu d'apparition, sans toutefois dépasser une ligne allant de la Belgique à la Hongrie.

Chez ces différents individus glabres, les autres tendances décrites n'apparaissent généralement pas. Seule la tendance pyramidale s'exprime parfois, discrètement, dans les stations les plus méridionales, c'est-à-dire celles de Belgique et de Hongrie. Pour cette raison, le type du *Silene infracta* Kit. in Waldst. & Kit. n'est pas très représentatif de l'ensemble des individus glabres, dont la morphologie est généralement très semblable à celle du subsp. *nutans*.

### 4. *Le cas de l'Angleterre*

Le *S. nutans* L. y montre une adaptation écologique associée à une morphologie particulière. Il s'agit de populations s'échelonnant le long des côtes, sur les falaises, et qui ne pénètrent que peu à l'intérieur des terres; en outre viennent s'ajouter quelques populations du centre de l'Angleterre, dans les environs d'York et de Notts; elles aussi peuplent des falaises ou les murs du château de Nottingham.

Ces populations insulaires ont une morphologie assez spéciale:

- tige particulièrement robuste atteignant fréquemment 5 mm de diamètre;
- pubescence soit courte éparse, soit longue et plutôt dense.

Ces caractères reflètent une adaptation à des conditions maritimes: résistance au vent et à la salinité, il faut cependant noter que les échantillons du centre de l'Angleterre ne se distinguent guère de ceux du littoral.

HEPPER en 1951, considère deux variétés, les var. *salmoniana* Hepper et *smithiana* Moss. Cependant l'examen du matériel d'herbier de différentes populations nous a montré à quel point l'attribution à l'une ou l'autre de ces variétés était difficile. Nous résumons ci-dessous nos propres observations sur les caractères diagnostiques utilisés par HEPPER:

<i>Stations</i>	<i>Capsule</i>	<i>Feuilles</i>	<i>Pubescence</i>
Wight, Sussex, Kent	12-14 mm	étroites	courte
Surrey	11-12 mm	moyennes	courte
Jersey	10-12 mm	moyennes	courte
Devon, Dorset	9-11 mm	moyennes	courte
Yorks, Derbyshire	9-11 mm	étroites	courte
Scotland	9-11 mm	étroites	courte et dense
N. Wales	9-10 mm	larges	longue et dense
E. Kent	9-10 mm	moyennes à larges	longue et dense

Si nous considérons les traitements proposés pour les populations anglaises par MOSS (1920) et par HEPPEL (1951), aucun ne nous paraît ainsi plus justifié que l'autre. Les deux variétés, par leur morphologie, leur écologie et leur distribution géographique nous apparaissent imbriquées l'une dans l'autre. Nous regroupons donc l'ensemble des populations anglaises sous le nom de subsp. *smithiana* stat. nov.

Sur le continent certaines populations du littoral de la Manche se rattachent au subsp. *smithiana*; elles sont toutefois souvent moins caractéristiques et intermédiaires d'un point de vue morphologique avec le subsp. *nutans*. Des récoltes et des observations seraient nécessaires sur ce littoral continental pour compléter nos connaissances et cerner les relations existantes entre ces deux sous-espèces.

##### 5. La parenté "viridiflora"

Au sud des Alpes, les populations expriment toute une série de tendances morphologiques; ces tendances se combinent et s'expriment avec plus ou moins de netteté selon les localités: c'est l'*effet mosaïque* mentionné plus haut où tantôt l'un, tantôt l'autre des caractères en variation domine. Il est difficile de distinguer des unités méritant une consécration nomenclaturale.

Nous observons toutefois une condensation et fusion particulièrement marquée de trois tendances: "pétales verts", "viridiflora" et "inflorescence pyramidale", dans une aire allant du versant sud des Alpes en France, à la Yougoslavie et la Hongrie. Ce sont de telles populations qui sont connues, par exemple, sous les noms de *S. livida* Willd., *S. insubrica* Gaud. et *S. spathulifolia* Jordan; nous les regroupons ci-dessous sous le nom de subsp. *livida* comb. et stat. nov.

L'aire de répartition et les caractères de cette sous-espèce appellent une comparaison avec le *Silene viridiflora* L., dont les caractéristiques sont les suivantes (fig. 1):

- hampe élevée comportant de nombreux entre-nœuds plus ou moins équidistants;
- feuilles largement ovales, subsessiles, subégales de bas en haut de la hampe;



Fig. 1. — Comparaison entre trois sous-espèces du *S. nutans* L. et le *S. viridiflora* L.  
 a, *S. nutans* subsp. *nutans*; b, *S. nutans* subsp. *smithiana*; c, *S. nutans* subsp. *livida*; d, *S. viridiflora*.

- inflorescence grande, plutôt ouverte et pyramidale, moins penchée que chez le *Silene nutans* L.;
- calice plus long que chez le *S. nutans* L. (12 à 15 mm), atténué à la base en une sorte de cône;
- pétales verts sur les deux faces;
- capsule grosse;
- aire de répartition: le sud-est de l'Europe jusqu'en France et en Espagne (une seule station dans chacun de ces deux derniers pays).

Nous retrouvons donc très exactement chez le *S. viridiflora* L. les trois tendances morphologiques observées chez le subsp. *livida*; nous pouvons également remarquer chez ce dernier que le calice est plus ou moins atténué en cône à la base et plus long que la normale du *S. nutans* L. (10-12 mm).

Il faut par ailleurs relever que l'aire du subsp. *livida* coïncide avec les points de contact possibles entre le *S. nutans* L. et le *S. viridiflora* L. (fig. 2). On peut donc supposer que le subsp. *livida* soit né d'anciennes introgressions entre les deux espèces. Au gré des croisements en retour, c'est davantage vers le *Silene nutans* L. que le flux de gènes se serait effectué, d'où un *Silene viridiflora* L. homogène et un début de spéciation en subsp. *livida* chez le *Silene nutans* L. Un hybride entre les *Silene nutans* L. et *S. viridiflora* L. a d'ailleurs été décrit par Gusuleac (in SAVULESCU, 1953), de Roumanie, région du Cluj, où la plante existe entre ses parents.

Une autre comparaison est possible: le subsp. *livida* occupe une aire très semblable à celle du *S. nemoralis* Waldst. & Kit. Cette dernière espèce se répartit de la Hongrie aux Pyrénées, dans des stations isolées et dispersées; chacune a une morphologie un peu particulière. Nous considérons le *Silene nemoralis* Waldst. & Kit. comme une espèce rélictuelle occupant une ancienne bande de territoire steppique au pied des Alpes; cette bande a du correspondre à un continuum pendant le Messinien.

Le subsp. *livida*, considéré d'un point de vue introgressif, peut s'être conservé et développé grâce à des niches écologiques qui lui sont particulièrement favorables: par exemple des terrains dolomitiques sur le versant sud des Alpes.

Les caractères du subsp. *livida* se manifestent parfois, mais ponctuellement et indépendamment, au-delà de l'aire mentionnée dans le subsp. *nutans*: tantôt l'un, tantôt l'autre de ces caractères apparaît. La couleur verte des pétales, par exemple, se manifeste très largement dans le sud.

Le *S. nutans* var. *viridella* Otth in DC a comme caractère diagnostique cette couleur verte des pétales. Cependant les caractères morphologiques généraux de l'holotype (Hb G-DC), de provenance inconnue, le rattachent parfaitement au subsp. *livida*. De nombreux collecteurs ont malheureusement désigné sous ce nom des échantillons ayant des pétales verts mais se rattachant par ailleurs au subsp. *nutans*; ceci entraîne une certaine confusion. Afin de permettre d'ap-

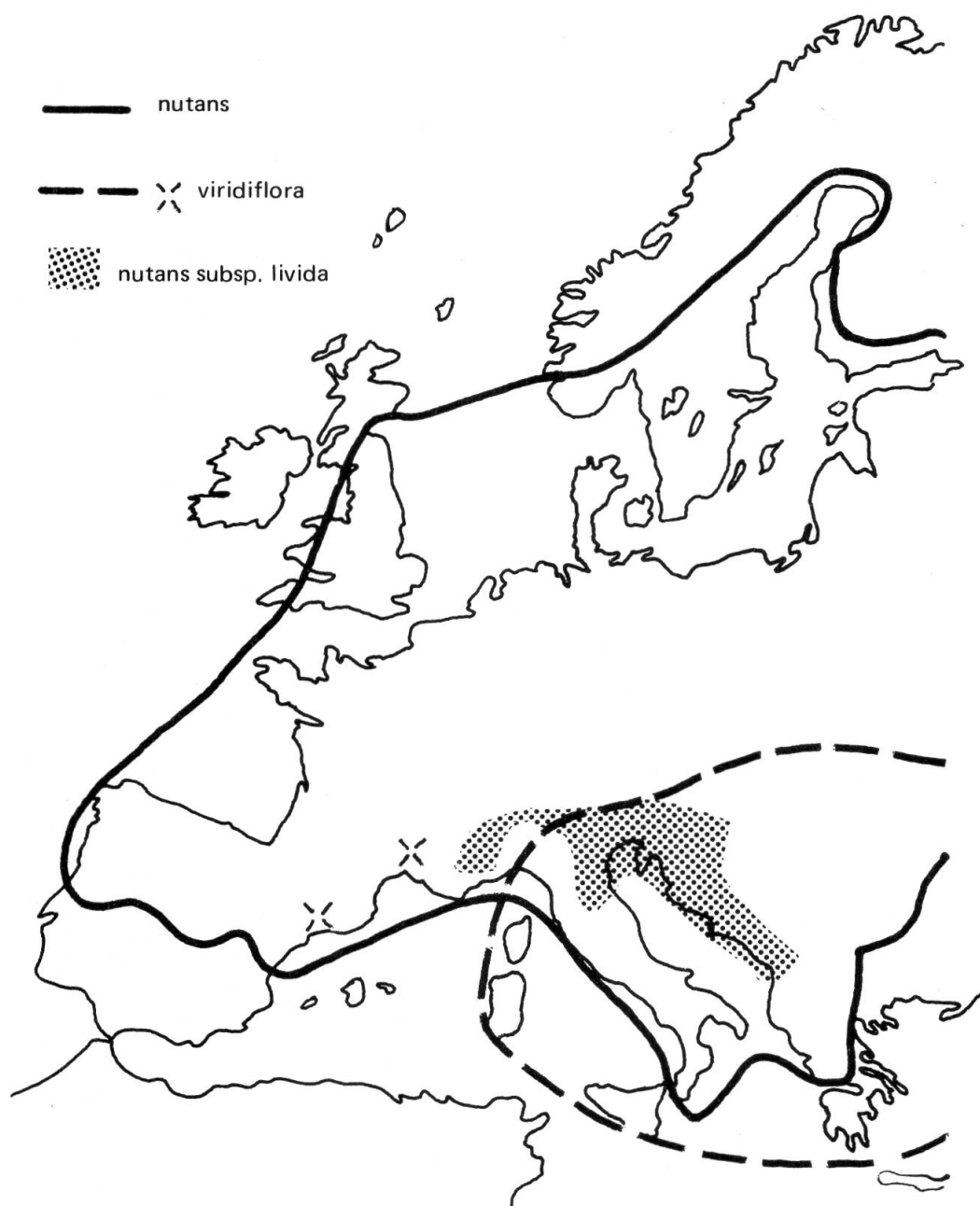


Fig. 2. — Aires de répartition des *S. nutans* L. et *S. viridiflora* L., ainsi que celle du *S. nutans* L. subsp. *livida* (Willd.) Jeanmonod & Bocquet, à la jonction des deux précédentes.

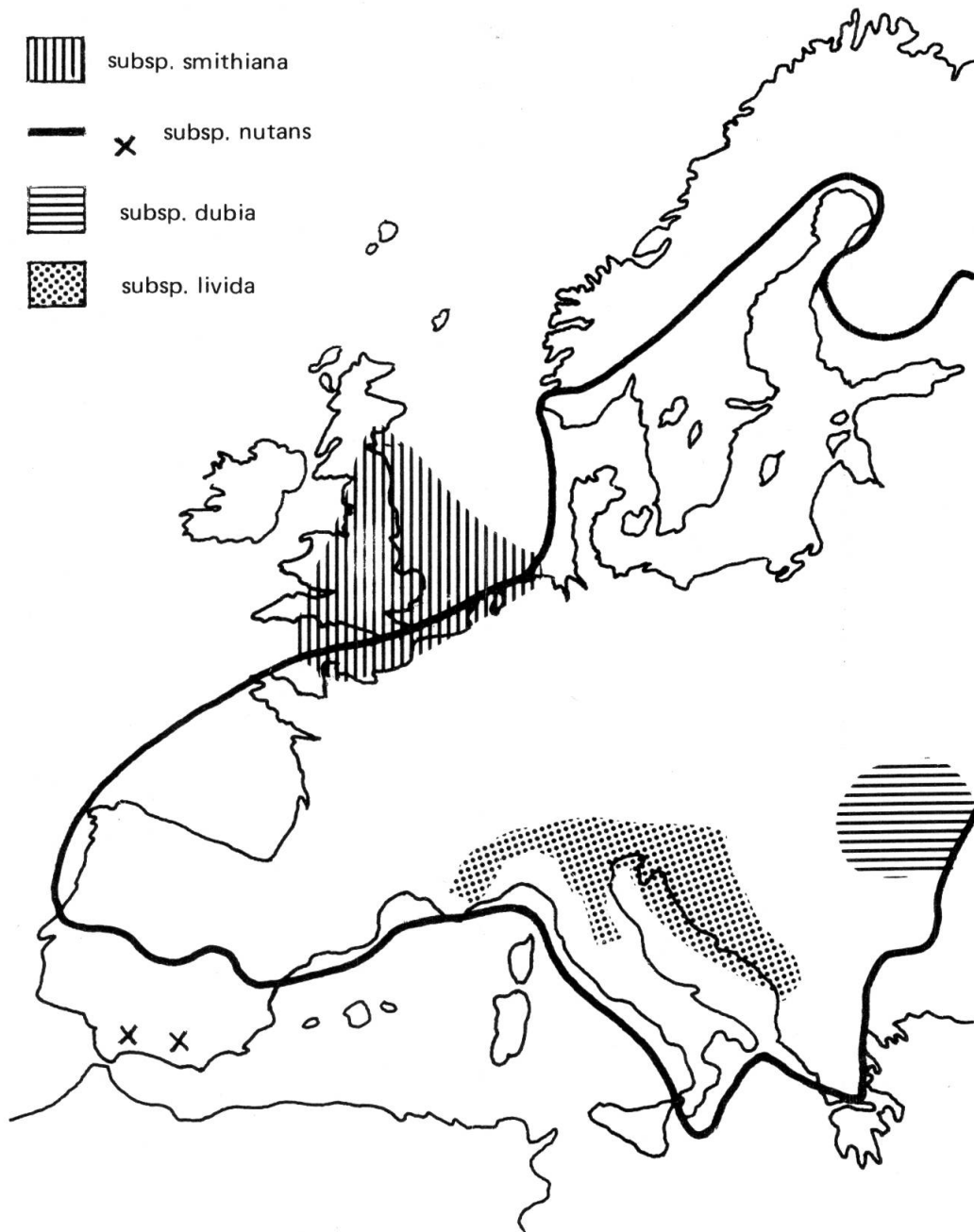


Fig. 3. — Aires de répartition des quatre sous-espèces du *S. nutans* L.



précier l'importance, l'homogénéité et la répartition de telles populations, les collecteurs devraient s'astreindre à noter les couleurs des faces supérieure et inférieure des pétales.

L'introggression du *S. viridiflora* L. dans le *S. nutans* L. aurait donc eu pour effet, d'une part un phénomène de spéciation: apparition du subsp. *livida*; d'autre part un enrichissement de la variabilité du subsp. *nutans* dans l'ensemble du sud de son aire.

#### 6. *Le Silene brachypoda* Rouy

Ce taxon est séparé du *S. nutans* L. par un seul caractère: celui de "grande capsule". Notre analyse a montré que ce caractère a plutôt l'aspect d'une tendance qui apparaît plus ou moins bien marquée sur une aire assez vaste. Dans cette aire de répartition des populations à petites capsules sont également présentes. Par conséquent notre analyse rejoint celle de MOLERO (1975): nous estimons que ce taxon doit plutôt être considéré au niveau variétal.

### Pour un traitement taxonomique

Compte tenu de nos conclusions, malgré certaines lacunes de notre information, nous proposons ci-dessous un traitement taxonomique pour le *Silene nutans* L. Dans ce traitement, nous admettons que les sous-espèces sont des groupes de répartition géographique propre, tandis que les variétés désignent des groupes de populations plus ou moins locales ou des convergences écologiques (VALENTINE & LÖVE, 1958). Nous admettons également que la variété, puis la sous-espèce représentent des étapes successives dans le phénomène de la spéciation, qu'elle soit de type géographique ou de type hybridogène (GRANT, 1963, 1971) (fig. 1 & 3):

Nous ne considérons pas dans ce traitement les différentes variations mineures telles que feuilles spatulées, plantes naines en altitude ou coloration rose de la fleur. De telles variations sont liées à des adaptations très localisées ou à un effet mosaïque peu différencié.

### Conclusion

L'étude du *Silene nutans* L. s'avère particulièrement intéressante en raison de sa variabilité. Cette diversité est parfois liée à des adaptations stationnelles mais interviennent également des phénomènes d'introggression et de microspéciation. Toutefois, comparé avec le *S. italica* sensu lato, (taxon parallèle qui est un véritable agrégat d'espèces), le *S. nutans* L. présente une homogénéité et une cohésion assez forte: les processus de diversification ne semblent avoir abouti nulle part dans l'aire à une spéciation complète.



Ce taxon mérite cependant par les problèmes de microspéciation exemplaires qu'il soulève, une étude biosystématique approfondie. Dans ce sens l'analyse présentée dans cet article se veut principalement un outil pour des recherches ultérieures. Une étude plus complète sur ce taxon exige de nouvelles récoltes et surtout des observations sur le terrain transcrites sur les étiquettes. Elles devraient concerner notamment les populations du sud des Alpes où la diversification est plus forte et marquée en raison des phénomènes d'introgresion. Il serait particulièrement intéressant d'observer sur le frais les caractères de l'inflorescence (port), des pétales (couleur, forme du limbe, appendices ligulaires), du fruit (trop rarement récolté) et des graines. Des informations plus précises sont également nécessaires sur l'écologie des différentes populations (nature du sol, exposition, type de formation végétale), l'époque de floraison, la fréquence et la variabilité des populations.

Dans le cadre de notre étude de la section *Siphonomorpha* Otth en Méditerranée occidentale, nous nous proposons d'examiner prochainement plus en détail la variabilité et la distribution de ce taxon dans la Péninsule Ibérique.

#### Clé des taxons infraspécifiques du *Silene nutans* L.

1. Plante glabre (feuilles, tige et calice) ..subsp. **nutans** var. **infracta**
- 1a. Plante pubescente ..... 2
2. Hampe (et marge des feuilles) à pubescence courte et rétrorse  
subsp. **dubia**
- 2a. Hampe et feuilles à pubescence étalée ..... 3
3. Inflorescence grande, pyramidale un peu nutante, hampe à nombreux  
entre-nœuds (3-8) en dessous de l'inflorescence; pétales livides ... 4
- 3a. Inflorescence modeste, nettement nutante et seconde, hampe à peu  
d'entre-nœuds (2-4) en dessous de l'inflorescence ..... 5
4. Feuilles basales spatulées .....subsp. **livida** var. **spathulifolia**
- 4a. Feuilles basales non spatulées .....subsp. **livida** var. **livida**
5. Tige robuste (jusqu'à 5 mm de diam.); plantes du littoral ou de falaises  
en Grande-Bretagne et du littoral de la Manche .subsp. **smithiana**
- 5a. Tige plus grêle (jusqu'à 3 mm de diam.) ..... 6
6. Capsule grande (> 12 mm).....subsp. **nutans** var. **brachypoda**
- 6a. Capsule plus petite (< 12 mm) .....subsp. **nutans** var. **nutans**

### Pars systematica

#### **Silene nutans** L.

**Silene nutans** L., Sp. Pl. ed 1: 417. 1753. **Typus**: "in europae borealis pratis aridis", lectotypus: fol. 583.18, specimen medium (LINN).

#### **1a. Silene nutans** L. subsp. **nutans** var. **nutans**.

*Hampe* modeste (20-50 cm) comportant généralement sous l'inflorescence 2-4 entre-nœuds de plus en plus longs à partir de la base, pubescence variable, étalée, non rétrorse; *feuilles* étroitement elliptiques à elliptiques de pubescence moyenne; *inflorescence* à 2-4 entre-nœuds, inclinée, seconde; *pétales* blancs, parfois teintés ou veinés de jaune, de rouge ou de vert; *capsule*: 8-12 mm de long; *gonophore* 1-3 mm de haut.

#### *Répartition*

Ensemble de l'Europe sauf l'extrême nord sur toute l'aire de l'espèce, Grande-Bretagne exclue.

#### *Remarque*

Cette variété englobe un grand nombre de formes et de variétés décrites, notamment celles basées sur des variations de feuilles (f. *obovata* Zapal., f. *subalpina* Beck, f. *lancifolia* Zapal., var. *Rehmanni* Zapal.), de pubescence (var. *incana* Ser., *subcanescens* Rehb., *villosula* Zapal.), de couleur de pétales (*rubens* Vest., *rosea* Pacher), de taille (*alpina* Reyn., *pygmaea* Stengel, *oligantha* Zapal.) etc.

#### *Specimina selecta*

**Finlande**: Huittinen, 17.8.1971, *Alava & Alha s.n.* (G); Paimio, Rukki-joki, 20.6.1914, *Alava & Rukkonen 4214* (G, MA); Sottunga, 25.6.1970, *Nordstrom s.n.* (BM); Askala, 3.7.1971, *Alava s.n.* (G); Lojo, 11.6.1906, *Lindberg 124* (G, K); Turku, Vasaramäki, s.d., *Viljamea s.n.* (G). **Suède**: s.d., *Linne s.n.* (lectotypus LINN); Upsala, 6.1869, *Ahlberg s.n.* (K, P); Upsala, s.d., *Andersson s.n.* (MA); Stockholm, 10.6.1852, *Nyman s.n.* (G); Stockholm, 1867, *Brown s.n.* (G); Strängnäs, Dalsängsbergen, 29.6.1919, *Samuelsson 788* (BM, G); Vislanda, 6. 1905, *Vifell s.n.* (G); Kjeplinge, 5.1894, *Nordström s.n.* (BM). **Danemark**: Odden, 13.6.1971, *Jacobsen 415* (G); Vosnaes pynt, 1.6.1971, *Jeppesen 676* (MA). **Allemagne de l'Ouest**: Stankrug, W. of Lauenburg, 2.6.1972, *Larsen & Jeppesen 196* (G, MA); Deidesheim, 30.5.1871,

*Schultz 729* (G); Kaiserstuhl, Heidelberg, 6.1839, *Stuart s.n.* (K). **Pologne:** Klucze, 31.5.1971, *Piekos 311* (G); Krakow, 16.6.1938, *Ign. s.n.* (G, K). **Tchécoslovaquie:** Rybarna, 6.1938, *Deyl s.n.* (G, P); Brno-Obrany, 4.6.1963, *Seda 1427* (G). **Belgique:** Namur, 5.1863, *Wesmael s.n.* (G); Hastières-Lavaux, 10.5.1949, *Lawalrée 2096* (G); Fornères, 22.6.2972, *Lawalrée 17353* (G). **France:** Dannemois, La Vanne, 3.6.1920, *Despaty 3365* (G); Beauvais, 26.5.1919, *Despaty 2972* (G); St Prest près Chartres, 06.1859, *Lefevre s.n.* (G); St Florent-le-Viel, 17.5.1907, *Lechevallier s.n.* (P); Vuache, 24.6.1969, *Bocquet 6321 à 6327* (ZT); Gd Salève, 22.6.1884, *Mayor s.n.* (G); Reynier, 14.10.1963, *Bocquet 8310* (ZT); Petit Bornand les Glières, 9.8.1967, *Charpin s.n.* (G); Col de l'Iseran, 2.9.1969, *Bocquet 8046, 8047* (ZT); St Nizier de Moucherotte, 28.6.1969, *Bocquet 6362, 6363* (ZT); Le Foutenil, vallée du Drac, 18.7.1981, *Aeschimann 2711* (G); Col Bayard, 6.1907, *Girod 31* (G); Mt Ventoux, 8.7.1973, *Bocquet 6613* (ZT); Ventoux, 7.7.1877, *Reverchon s.n.* (MPU); Col de Tende, 7.1832, *Boissier s.n.* (G); St Vallier près Grasse, 1848, *Duval s.n.* (MPU); Esterel, 18.4.1936, *Campbell s.n.* (BM) sub var. *viridella*; Esterel, s.d., *Perreymoud s.n.* (P) "fl. verdâtre"; Entre Molières et St. Ambrois, 27.5.1855, *Planchon s.n.* (MPU); Mt Aigual, 15.7.1969, *Bocquet 6687, 6691 à 6695* (ZT); Valleraugue, 11.4.1913, *Noack s.n.* (ZT); Laissac, 9.6.1904, *Foures s.n.* (MA); Coupiac, 16.6.1892, *Sennen s.n.* (MPU); St Amans-de-Mounis, 6.1865, *Aubouy s.n.* (MPU); Lamalou, 21.6.1925 *Blanchet 562* (MPU); Avene, 7.1869, *Aubouy s.n.* (MPU); St Papoul, 13.5.1885, *Lechevallier s.n.* (P) sub var. *viridella*; Villefranche, 20.4.1897, *Sennen s.n.* (MPU); Col d'Aspin, 2.6.1969 *Bocquet 6937* (ZT). **Suisse:** Neuchâtel, s.d., *Godet s.n.* (G); Saanenmatt, 6.1920, *Jaquet s.n.* (G); Dardagny, 13.10.1969, *Bocquet 8266* (ZT); Allondon, 12.6.1941, *Regel s.n.* (G); Zinal, 8.8.1896, *Romieux s.n.* (G); Lötschental, 7.1939, *Weibel 10* (G); Susch, 8.9.1970, *Bocquet 9554* (ZT). **Autriche:** Aschbach, 9.1909, *Klammerth 962* (BM). **Italie:** Mte Baldo, 20.7.1970, *Bocquet 9227, 9228, 9231* (ZT); La Thuile, 31.8.1969, *Bocquet 8038* (ZT); Pistoia, 7.1846, *Le Sourd s.n.* (MPU); Mt. Gottero, 7. 1854, *Huet du Pavillon s.n.* (G). **Yougoslavie:** Trsa, 8.8.1970, *Bocquet 9435* (ZT); Pasina Voda, 8.8.1970, *Bocquet 9440* (ZT); Mt Greben, Gusinje, s.d., *Rechinger & Scheffer s.n.* (K).

- 1b. *Silene nutans* L. subsp. *nutans* var. *infracta* (Kit.) Wahlenb., Fl. Carp.: 128. 1814 ≡ *S. infracta* Kit. in Waldst. & Kit., Pl. rar. Hung. 3: 237. 1812. **Typus:** "in Scepusio, ubi detecta & nobiscum benevole communicata est per Thomann Maukxh".**
- = *S. nutans* var. *glabra* DC. in Lam. & DC., Fl. Franç., ed. 3, 5: 605. 1815 ≡ *S. amblevana* Lej. Fl. Spa 1: 119. 1811 ≡ *S. nutans* var. *amblevana* (Lej.) Dum. Fl. Belg.: 107. 1827 [nom. illeg.]. **Typus:** "sur les collines qui bordent l'Amblève, entre Aiwaille & Sougnez", isotypus, v.i. (K).
- = *S. nutans* var. *baltica* Zapal., Consp. Fl. Galic. Crit. 3: 193. 1911. **Typus:** "En Pomeranie près de l'île Rygi, à l'endroit nommé Assern" [polonice].

*Hampe* modeste (20-50 cm), comportant généralement sous l'inflorescence 2-4 entre-nœuds de plus en plus longs à partir de la base, pubescence variable,

étalée, non rétrorse; *feuilles* étroitement elliptiques à elliptiques de pubescence moyenne; *inflorescence* à 2-4 entre-nœuds, inclinée, seconde; *pétales* blancs; *capsule* plutôt petite: 8-11 mm de long; *gonophore*: 1-3 mm de haut.

### Répartition

Nord de l'Europe jusqu'en Belgique à l'ouest et en Hongrie à l'est.

### Specimina selecta

**Finlande:** Harjavalta, 7.7.1970, *Satakunta s.n.* (G); Turku, 14.7.1885, *Hollmen 195* (K, P); Vasaramäki, 28.6.1966, *Viljamaa s.n.* (G).; Pernio, 10.6.1964, *Alava, Ahlo & Laine 4153* (G). **Suède:** Högsby, 6.1860, *Ahlberg s.n.* (K); Borgholm, 7. 1860, *Ahlberg s.n.* (BM); 7. 1907, *Johansson s.n.* (BM); Öland, 3.7.1958, *Womensley 150* (K); Resmo, s.d., *Sjöstrand s.n.* (BM, G, P). **URSS:** Latvia, Riga, s.d., *Ign. s.n.* (BM). **Pologne:** Nessau, 196.1885, *Froelich s.n.* (K); Pieniny mountains, Katamy, 6.6.1968, *Jasiewicz s.n.* (G). **Allemagne:** Schweinitz, 11.6.1880, *Obsc. s.n.* (G); kleiner Müggelberg, 3.6.1886, *Scheppig s.n.* (K); Eisleben, 31.5.1911, *Eggeri s.n.* (BM). **Tchécoslovaquie:** Pfarzwald, 5. 1909, *Petrak s.n.* (BM); Brünn (Brno), 20.6.1871, *Schur 5462* (P). **Hongrie:** Bakabanyae, 4.6.1912, *Kupcok s.n.* (K).

- 1c. *Silene nutans* L. subsp. *nutans* var. *brachypoda* (Rouy) Molero, Anales Inst. Bot. Cavanilles 32(2): 354. 1975 ≡ *S. brachypoda* Rouy, Ill. Pl. Eur. Rar. 4: 26. 1895 ≡ *S. brachypoda* var. *latifolia* Rouy, op. cit. [nom. inval.]**  
**Typus:** "endroits pierreux à l'ubach de Lagnes", holotypus: 20.6.1879, Albert s.n. sub *S. paradoxa*, v.i. (LY specimen in folio dextrum), isotypus v.i. (LY).  
 = *S. brachypoda* var. *angustifolia* Rouy, Ill. Pl. Eur. Rar. 4: 26. 1895. **Typus:** "endroits pierreux à l'ubach de Lagnes", holotypus: 2.6.1879, Albert s.n. sub *S. paradoxa*, v.s. (LY specimen sinistrum).  
 = *S. brachypoda* var. *minor* Rouy in Rouy & Foucaud, Fl. France 3: 143. 1896. **Typus:** "Privas", lectotypus: Juin 1882, Mue s.n. sub *S. paradoxa*, v.i. (LY).  
 = *S. brachypoda* var. *intermedia* A. Bolos & O. Bolos, Veg. Comarcas Barcel.: 295. 1950. **Typus:** "Obac (Cad. in Hb. Cad.); Coll D'Estenales; Montcau".

*Hampe* généralement plus élevée que chez le var. *nutans* (40-60 cm) comportant sous l'inflorescence 2-5 entre-nœuds de plus en plus longs à partir de la base, pubescence peu marquée, courte, étalée; *feuilles* étroitement elliptiques à elliptiques de faible pubescence; *inflorescence* assez importante à 2-5 entre-nœuds inclinée et seconde (plus faiblement que chez le var. *nutans*); *pétales* blancs en dessus, livides en dessous; *capsule* grande: 13-18 mm de long; *gonophore* 1-3 mm de haut.

*Répartition*

Sud de la France et Nord de l'Espagne.

*Specimina selecta*

**France:** Mortagne, Vendée, 1.6.1862, *Genevier s.n.* (BM); St. Florent (Cher), 12.7.1853, *Deseglise s.n.* (G); le Mont Doré, 8.1896, *Camus 556* (P); Privas, 6.1882, *Mue s.n.* (lectotypus *S. brachypoda* var. *minor* LY); L'Hort de Dieu, 15.7.1969, *Bocquet 6713* (ZT); Serignan, 3-5.6.1879, *Delacour s.n.* (K); Gourdon, 7.6.1901, *Burnat & Cavillier s.n.* (G-BU); Gourdon, 7.6.1924, *Rodie 17* (G-BU); Gourdon, 26.5.1975, *Charpin 11485* (G); Entre Mons et Fayence, 5.6.1896, *Burnat, Briquet, Cavillier & Fehlmann s.n.* (G-BU); Ampus, 20.6.1879, *Albert s.n.* (holotypes et isotypes des *S. brachypoda* var. *brachypoda* et var. *angustifolia* LY); Pierrefitte, 1833, *Ign s.n.* (P); Sarrance, 11.6.1959, *Chamberlain 788* (BM); Capcir, 24.3.1916, *Sennen s.n.* (LY). **Andorre:** Rio Valira d'Orient, 7.7.1972, *Spitzenbergen 131* (BM); Pla de Sorteny et Pessous, 7.1949, *Losa y Monserrat s.n.* (BC). **Espagne:** Ordesa, 11.6.1959, *Chamberlain 796* (BM); La Geo, 1928, *Anselmo s.n.* (BM); Cerdagne: Llivia, Villeneuve, Angoustrine, Font-Romeu, 6.1926, *Sennen 5675* (G, MA); Ripoll, 7.6.1914, *Sennen s.n.* (BM); S. Feliu de Pallarols à la Salut, 9.6.1927, *Gonzalo 6288* (BM, MA); Burgos: Rio Quintonita, 25.5.1976, *Fernandez Diez s.n.* (MA); El Rasio de Cameros, 26.6.1874, *Ign. s.n.* (MA).

**2. *Silene nutans* L. subsp. *dubia* Herbich ex Zapał., Consp. Fl. Galic. 3: 194, 1911.**

*Hampe* modeste (20-50 cm) comportant généralement sous l'inflorescence 2-4 entre-nœuds de plus en plus longs à partir de la base, pubescence courte, rétrorse; *feuilles* étroitement elliptiques à elliptiques, glabrescentes sauf sur la marge qui porte des poils courts et rétrorses; *inflorescence* à 2-4 entre-nœuds, inclinée, seconde; *pétales* blancs à jaune-verts; *capsule* 8-11 mm de long; *gonophore* 1-3 mm de haut.

*Répartition*

Roumanie: Transsylvanie.

*Specimina selecta*

**Roumanie:** Campulung Moldovnesc – Vatra Dornei, 17.7.1971, *Frazer Jenkins 3274* (BM); Rodna, 1.8.1896, *Missbach s.n.* (G); Czanochora, 25.8.1958, *Kosij s.n.* (BM); Nagy-et-Kys-Aranyos, s.d., *Simonkai 2490* (BM); Someșul, 7.1920, *Peterfi 234* (BM, K); Kronstadt, 12.7.1894, *Baenitz s.n.* (G,



K); Brasso, 25.7.1906, *Richter s.n.* (BM); Rother Thurmpass, 16.7.1873, *Barth s.n.* (K); Petroseny, s.d., *Barth s.n.* (K); Petrilla, 17.7.1893, *Barth s.n.* (BM); Campulung, s.d., *Woloszczak 915* (K), Romosél 4.8.1894, *Barth s.n.* (K); Parenz, 19.6.1893, *Barth s.n.* (BM); Neppendorf, 20.6.1914, *Barth s.n.* (K); Coronam, 7.1894, *Römer s.n.* (G, K, MA); Talmesch, 24.6.1909, *Barth s.n.* (G); Salicea, 9.6.1930, *Nyarady 1688* (G).

**3. *Silene nutans* L. subsp. *livida* (Willd.) Jeanmonod & Bocquet, **comb. et stat. nov.** [≡ *S. livida* Willd. Enum. Pl. Hort. Berol.: 474. 1809]. **Typus:** “Carniola“, lectotypus: Herb. Willd. 8621, fol. tertium (B).**

**3a. *Silene nutans* L. subsp. *livida* var. *livida* (Willd.) Otth in DC., Prodr. 1: 278. 1824 ≡ *S. livida* Willd., Enum. Pl. Hort. Berol.: 474. 1809.**

= *S. nutans* var. *viridella* Otth in DC., Prodr. 1: 377. 1824. **Typus:** sans précision de localité, holotypus: v.i. (G-DC).

= *S. insubrica* Gaud., Fl. Helv. 3: 173. 1828. **Typus:** “in M. Generoso et San Giorgio“, lectotypus: “Mont Genero“, s.d., Schleicher s.n., v.i. (LAU).

= *S. nutans* var. *erecta* Murr., Allg. Bot. Z. Syst. 10: 39. 1904. **Typus:** “an der Figgen bei Innsbruck einzeln“.

= *S. grecescui* Gusul., in Savulescu, Fl. Rep. Pop. Rom. 2: 178. 1953. **Typus:** “Cluj, Turda“.

*Hampe* élevée (30-100 cm) comportant sous l'inflorescence de nombreux entre-nœuds (3-8) subégaux, pubescence peu dense moyenne étalée; *feuilles* basales elliptiques grandes, celles de la hampe étroitement elliptiques à elliptiques, généralement grandes jusque sous l'inflorescence; *inflorescence* grande (3-6 entre-nœuds) souvent large, un peu nutante et un peu seconde, d'aspect pyramidal ouvert; *calice* souvent plus grand que chez le type: 8-12 mm, peu tronqué et presque atténué à la base; *pétales* livides à verts olive sur la face inférieure, souvent plus grand que chez le var. *nutans*; *capsule* 10-13 mm de long; *gonophore* 1-3 mm de haut.

#### Répartition

Alpes méridionales dolomitiques et calcaires: France, N. Italie, Suisse (Tessin), Sud Autriche, Yougoslavie, N. Albanie, Hongrie, Roumanie (?).

#### Specimina selecta

**France:** Vaugelas, 1880, *Marquis s.n.* (P); Valgaudemar, 8.7.1887, *Darnaud 4473* (P); col de Tende, 11.7.1861, *Gays n.* (P). **Italie:** Vinadio, 27.7.1883, *Burnat s.n.* (G-BU); Alto Vergante 2.5.1914, *Pluccon s.n.* (G); Ormea, 25.7.1880, *Vetter & Gremlis n.* (G-BU); Cerisola, 26.6.1891, *Burnat & Cavillier s.n.* (G-BU); Valsecca-Brembana, 28.7.1911, *Chevenard, s.n.* (G); Imagosa, 1911, *Wilczek s.n.* (G); S. Martino di Castrozza, 19.7.1925, *Barton s.n.* (BM);

Battaglia, 17.5 & 7.6.1914, *Beginot s.n.* (K); Trieste, 1855, *Schultz s.n.* (P); 6.1910, *Stolba s.n.* (K); 5.1843, *Tommasini 622* (G, K, P); 10.5.1856, *Vangelhard s.n.* (ZT); 5.5.1921, *Vatora s.n.* (BM); Mt. Sirente, s.d., *Groves s.n.* (BM) sub *viridiflora*; Aprutii, 1855, *Obsc s.n.* (P). **Suisse:** Moscia près Ascona, 28.5.1900, *Chevenard s.n.* (G); Frasco, 26.8.1903, *Chevenard s.n.* (G); Lugano, s.d., *Favrat s.n.* (G), 22.5.1907, *Chevenard s.n.* (G); Lugano, 30.5.1936, *Walo Koch s.n.* (ZT); Mt Campione s.d., *Wilczek s.n.* (G); Mt. S. Salvatore, 8.6.1962, *Landolt s.n.* (ZT); Mt Generoso, 1811, *Schleicher s.n.* sub *insubrica* Gaud. (lectotypus LAU), (isotypus K); s.d., *Thomas s.n.* (BM); 27.7.1899, *Chevenard s.n.* (G); Monte Bre 17.6.1879, *Favrat & Barbey s.n.* (K); 1930, Kilcher s.n. (G). **Autriche:** Carinthia, Bärnlahner, 4.8.1886, *Hutter s.n.* (G, P) Luttach, 28.6.1899, *Trepper s.n.* (G). **Yougoslavie:** Canfanaro, 5.1923, *Meebold s.n.* (K); Fiume (= Rijeka), 5.1826, *Müller s.n.* (G); Ljubljana, 11.6.1961, *Wagenitz & Traber 179* (G); Clipa, 1843, *Prior s.n.* sub *italica* (K); Postojna, 12.6.1962, *Hopflinger s.n.* (G); Ostarje, 1881, *Pichler s.n.* (G); Tarabovac, 6.1890, *Brandis 2612* (G, K); Vlasic, 1.8.1976, *Landolt 102* (ZT). **Albanie:** zwischen Nrehaj & Palaj, 10.7.1916, *Dörfler s.n.* (G); Bertiscus, 17.7.1933, *Rechinger fil. & Scheffer 1081* (G).

**3b. *Silene nutans* L. subsp. *livida* var. *spathulifolia* (Jordan) Burnat, F. Alpes marit. 1: 213. 1892 ≡ *S. spathulifolia* Jordan, Cat. Graines Jard. Dijon: 31.1848. **Typus:** "d'Annot", 1848, Jordan s.n. v.i. (G, P).**

*Hampe* élevée (30-90 cm) comportant en dessous de l'inflorescence de nombreux entre-nœuds subégaux, pubescence éparsse, moyenne, étalée; *feuilles* basales spatulées grandes, celles de la hampe elliptiques généralement grandes jusque sous l'inflorescence; *inflorescence* grande (3-6 entre-nœuds) souvent large, un peu nutante et un peu seconde, d'aspect pyramidal ouvert; *calice* 8-10 mm, tronqué à la base parfois presque atténué; *pétales* livides sur la face inférieure; *capsule* 10-12 mm de long; *gonophore* 1-3 mm de haut.

#### Répartition

Sud-est de la France et Nord-ouest de l'Italie.

#### Specimina selecta

**France:** Briançon, 2.7.1854, *Jordan s.n.* (BM); Entre Château-Queyras et Ville-Vieille, 2.8.1898, *Brachet 4218* (G, P); Gap, 16.7.1871, *Reverchon s.n.* (K, P); Entre St. Etienne et le Pra, 1.8.1877, *Burnat s.n.* (G-BU); St. Etienne, 21.8.1877, *Leresche s.n.* (G); Isola, 21.7.1908, *Burnat s.n.* (G-BU); St. Martin d'Entraunes, 7.1875, *Reverchon s.n.* (G-BU); 20.7.1855, *Reverchon s.n.* (K); 2.8.1875, *Reverchon s.n.* (G); 10.8.1875, *Reverchon s.n.* (P); 27.8.1875, *Reverchon s.n.* (G); Annot, 1848, *Jordan s.n.* (Typus) (P, G); 2.9.1874, *Reverchon s.n.* (G-BU); 27.6.1851, *Jordan s.n.* (BM); s.d., *Colin s.n.* (BM); 24.7.1877,

*Burnat s.n.* (G-BU); Formose, mine de Tende, 17.5.1856, *Boissier & Reuter s.n.* (G, G-BU, K); Argenton, 15.7.1885 & 21.8.1885, *Reverchon 38* (G, G-BU, K, P); Fontan, 14.8.1886, *Reverchon 33, 38* (G, P); Sospel (gorges de Cuous), 11.6.1896, *Burnat s.n.* (G-BU); Entre Moulinet et le col de Turini, 18.7.1972, *Van Assche s.n.* (BM); Mt Agel, 5.1912, *Bruyère s.n.* (G-BU). **Italie:** Val Pesio, 14.7.1874, *Burnat s.n.* (G-BU); 30.7.1912, *Burnat s.n.* (G-BU); vallon de Cavallo, 13.8.1912, *Burnat s.n.* (G-BU).

Seuls les échantillons de St Martin d'Entraunes, d'Annot, d'Argenton et de Fontan sont à feuilles nettement spatulées, tous les autres sont intermédiaires.

#### 4. *Silene nutans* L. subsp. *smithiana* (Moss) Jeanmonod et Bocquet, **stat. nov.**

[≡ *S. nutans* var. *smithiana* Moss, *Cambr. Brit. Fl.* 3: 80. 1920]. Lectotypus (cl. F.N. Hepper a 1951): "Chalk cliffs. Kingdown", 30.6.1915, Fox (Hb Salmon, BM).

= var. *salmoniana* Hepper, *Watsonia* 2: 82. 1951. **Typus:** "Down, Beven-dean, East Sussex", holotypus: 10.7.1904, Salmon (Hb Salmon BM).

= var. *dunensis* Dumort., *Fl. Belgica Prodr.*: 107. 1827.

*Hampe* modeste (20-50 cm) mais robuste (diamètre 2-5 mm) comportant généralement en dessous de l'inflorescence 2-4 entre-nœuds de plus en plus longs, pubescence courte-éparse à longue-dense, étalée; *feuilles* étroitement elliptiques à elliptiques; *inflorescence* modeste, souvent resserrée, un peu inclinée et un peu seconde; *pétales* blancs à jaunes; *capsule* 8 à 14 mm de long; *gonophore* 1-4 mm de haut.

#### *Répartition*

Grande-Bretagne (Scotland, Wales, Derby, York, Notts, Surrey, Devon, Dorset, Sussex, Isle of Wight, Kent, Jersey); Pays-Bas; Belgique; France (Seine Maritime, Manche, Pas de Calais).

#### *Specimina selecta*

**Grande Bretagne:** St Cyrus, 6. 1844, *Gardner s.n.* (K); Carnavon (N. Wales), 30.6.1925, *Britton s.n.* (K); Flintshire, Meliden (N. Wales), 29.5.1961, *Brummit, Cullen & Gibbs 61.194* (MA); Deep Dale, Buxton (Derby), s.d., *Bayley s.n.* sub. *dubia* (K); Ham (Surrey), 22.6.1917, *Britton 1792* (K); Beer (Devon), 12.6.1959, *Turrill s.n.* (K); Isle of Wight, 21.6.1930, *Lousley s.n.* (K); Dungeness (Kent), 28.6.1956, *Bullock s.n.* (K); St. Margaret's Bay (Kent), 1.7.1948, *Townsend s.n.* (K); St Queen Bay (Jersey), 27.6.1935, *Obsc 178* (BM); Don Bridge (Jersey), 1907, *Druce s.n.* (G). **France:** Bleville près Dollemard (Seine-Maritime), 27.5.1939, *Debray 3954* (P). **Belgique:** De Panne, 9.7.1862, *Thielens s.n.* (G). **Pays-Bas:** Noordwijk aan Zee, 15.6.1950, *Van Hattum 4149* (K); Wijk aan Zee, 7.1908, *Schoute s.n.* (P).



*Remarque:*

Les typifications de six taxons liés au *S. nutans* L. dans cette "pars systematica" sont publiés dans le cadre d'un article séparé dans cette même publication (JEANMONOD & BOCQUET, 1983).

## REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M<sup>lle</sup> L. Guibentif ainsi que M<sup>me</sup> S. Van Hove de leur précieuse collaboration dans la réalisation des dessins.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASCHERSON, P. & P. GRAEBNER (1921). *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora* 5,2. Engelmann, Leipzig.
- BOCQUET, G., B. WIDLER & H. KIEFER (1978). The Messinian Model – A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- CAIN, A. J. & J. D. CURREY (1963). Area effects in Cepaea. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B.* 246: 1-86.
- CHATER, A. O. & S. M. WALTERS (1964). *Silene* L. In: T. G. TUTIN & al., *Flora Europaea* 1: 158-181. University Press, Cambridge.
- CLARKE, B. (1966). The evolution of morph-ratio clines. *Am. Nat.* 100: 389-402.
- DE BILDE, J. (1973). Publication n° 5: Etude génécologique du *Silene nutans* L. en Belgique: populations du *Silene nutans* L. sur substrats siliceux et calcaires. *Rev. Gen. Bot.* 80: 161-176.
- (1974). Place relative des écotypes calcicoles et silicicoles du *Silene nutans* L. au sein des populations européennes. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. (Ser. D)* 279: 251-254.
- (1975). Statut taxonomique de populations transplantées du *Silene nutans* L. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 108: 287-294.
- R. GORENFLOT & J.-P. BRIANE (1977). Traitement numérique de populations de *Silene nutans* L. d'Europe nord-occidentale et centrale. *Rev. Gen. Bot.* 84: 341-354.
- DEBRAY, M. (1965). Sur une variété franco-britannique de *Silene nutans* L. *Rev. Soc. Savantes Haute-Normandie* 39: 21-24.
- FOURNIER, P. (1931). Le *Silene nutans* L. à fleurs vertes de la flore parisienne: *S. viridella* Link. *Bull. Soc. Bot. France* 78: 501-502.
- GRANT, S. (1963). *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York.
- (1971). *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York & London.
- HEPPER, F.N. (1951). The variations of *Silene nutans* L. in Great Britain. *Watsonia* 2: 80-90.
- (1956). *Silene nutans* L. *J. Ecol.* 44: 693-700.

- JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1981). Remarques sur la distribution du *Silene mollissima* (L.) Pers. et des espèces affines en Méditerranée occidentale. *Candollea* 36: 279-287.
- & G. BOCQUET (1983). Types nomenclaturaux de quelques taxa de la section Siphonomorpha Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae). *Candollea* 38: 387-400.
  - & J.-M. MASCHERPA (1982). Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. Méthodologie. *Candollea* 37: 497-523.
- JORDAN, A. (1948). *Catalogue des graines récoltées au Jardin Botanique de la ville de Dijon en 1848, offertes en échange*. Dijon.
- MOLERO, J. (1975). Notas taxonomicas y fitogeograficas. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 32: 349-361.
- MOSS, C. E. (1920) *The Cambridge British Flora*. Vol. III. Cambridge University Press.
- PAU, C. (1895). *Notas botanicas a la Flora española* (Fasc. 6). Romani y Suay, Segorbe. 115 pp.
- SAVULESCU, T. (1953). *Flora Republicii Populare Romane*. Vol. II. Ed. Academiei Republicii Populare Romane, Bucuresti.
- SCHUR, P. J. H. (1866). *Enumeratio Plantarum Transsilvaniae*. G. Braunmüller, Vindobonae.
- VALENTINE, D. H. & A. LÖVE (1958). Taxonomic and biosystematic categories. *Brittonia* 10(4): 153-166.
- WHITE, M. J. D. (1978). *Modes of Speciation*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- ZAPAŁOWICZ, H. (1911). *Conspectus Florae Galiciae Criticus* 3. Academia Litterarum Cracoviensis, Krakowie.

