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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 39 (1984)

Heft: 1

Artikel: Application du cladisme à la systématique des Angiospermes : cas des Hamamélidales

Autor: Barabé, Denis

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879898

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: 08.07.2025

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

Application du cladisme à la systématique des Angiospermes: cas des Hamamélidales

DENIS BARABÉ

RÉSUMÉ

BARABÉ, D. (1984). Application du cladisme à la systématique des Angiospermes: cas des Hamamélidales. *Candollea* 39: 51-70. En français, résumé anglais.

L'application du cladisme à la systématique des Angiospermes permet de montrer que les *Hamamelidales*, sensu TAKHTAJAN (1980), se divisent en deux groupes: d'un côté les *Hamamelidaceae, Myrothamnaceae* et *Platanaceae* et, de l'autre, les *Simmondsiaceae, Buxaceae* et *Daphniphyllaceae*. L'exclusion du genre *Simmondsia* des *Buxaceae* apparaît justifiée. Les résultats obtenus à partir de la méthode cladistique se basent sur une analyse de la distribution des caractères dans les *Hamamelidales* et quatre familles apparentées: les *Cercidiphyllaceae*, les *Eupteleaceae*, les *Didymelaceae* et les *Eucommiaceae*.

ABSTRACT

BARABÉ, D. (1984). Application of cladism to the systematics of Angiosperms: case of the Hamamelidales. *Candollea* 39: 51-70. In French, English abstract.

The application of cladism to the systematics of Angiosperms has shown that the *Hamamelidales*, sensu TAKHTAJAN (1980), are divised into two groups: on the one hand the *Hamamelidaceae, Myrothamnaceae* and *Platanaceae* and, on the other hand, the *Simmondsiaceae, Buxaceae* and *Daphniphyllaceae*. The exclusion of the genus *Simmondsia* from the *Buxaceae* seems justified. The results obtained with the cladistic method are based on an analysis of the distribution of characters in the *Hamamelidales* and four related families: the *Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Didymelaceae* and *Eucommiaceae*.

Depuis quelques années, les systématiciens essayaient d'appliquer le cladisme à l'étude de la phylogénie des plantes. La plupart des auteurs ont travaillé au niveau de l'espèce (e.g. DUNCAN, 1980; HUMPHRIES, 1979; SANDERS, 1981) ou, à l'autre extrême, à celui des embranchements ou des classes (BREMER & WANNTORP, 1981; PARENTI, 1980; YOUNG & RICHARDSON, 1982). Seules quelques études, basées sur les principes cladistiques (BREMER & WANNTORP, 1978; CANTINO, 1982; YOUNG, 1981) ont porté sur la classification des famille de plantes à fleurs. Or, la catégorie taxonomique de la famille constitue le fondement de tous les sytèmes de classifications modernes. Dès lors, on peut se demander pourquoi le cladisme n'a pas encore été appliqué régulièrement à l'étude de la phylogénie des familles des plantes à fleurs? La difficulté d'appliquer le cladisme, comme les méthodes phénétiques d'ailleurs (BARABÉ & al., 1981, 1982b), à l'étude de la classification des familles d'Angiospermes est probablement dûe, ainsi que nous le verrons plus loin, au polymorphisme des caractères que présentent la majorité d'entre elles. Autrement dit, certains caractères possèdent plusieurs états à l'intérieur d'une même famille. Ceci cause énormément de problèmes puisqu'il faut caractériser chaque famille par un seul état de caractère pour réaliser une analyse cladistique valable.

Les buts de la présente étude sont d'appliquer les principes de la systématique cladistique à l'analyse de la phylogénie de familles d'Angiospermes, de comparer les résultats obtenus avec ceux de la systématique évolutive et, enfin, de discuter la valeur systématique de l'ordre des *Hamamelidales* tel que défini par TAKHTAJAN (1980), ordre dont la composition a été contesté récemment (BARABÉ & al., 1982a). Celui-ci comprend 6 familles (TAKHTAJAN, 1980): *Hamamelidaceae, Platanaceae, Myrothamnaceae, Daphniphyllaceae, Buxaceae* et *Simmondsiaceae*.

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
39(1) 51 (1984)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1984

La systématique cladistique, tout comme les systématiques évolutive et phénétique, se divise théoriquement en deux parties: l'analyse des caractères et la construction de dendrogrammes. En fait, pour la première, il est plus approprié d'utiliser le terme cladogramme. Celui-ci représente l'ordre hypothétique des embranchements à l'intérieur d'un groupe taxonomique donné; il est costruit à partir d'une matrice (tableau 3) où est indiqué si la famille possède l'état primitif (0) ou évolué (1) pour un caractère donné.

Choix des caractères

Nous avons sélectionné 24 caractères qui ont été étudiés dans l'ordre des *Hamamelidales*. Les caractéristiques des familles d'*Hamamelidales* et des ordres apparentés proviennent de données qui furent utilisées récement pour une analyse phénétique de la sous-classe des *Hamamelididae* (BARABÉ & al., 1982b) et du récent traité de CRONQUIST (1981).

Comme le nombre d'états par caractère peut fluctuer d'un caractère à l'autre, nous avons réduit ce nombre à deux pour simplifier l'analyse. Chez les *Hamamelidales*, cela ne change pas l'interprétation puisque plusieurs états éliminés se rencontrent uniquement dans une seule famille. Dans une analyse manuelle, comprenant un nombre restreint de taxons et de caractères, il est possible de tenir compte de plusieurs états, mais si ce nombre devient trop considérable, il est préférable de ramener les états à deux. Soulignons que pour la systématique évolutive et la systématique phénétique le nombre d'états par caractère ne constitue pas un problème aussi important que pour la systématique cladistique.

Un autre obstacle à l'utilisation de plusieurs états par caractère, concerne la détermination des états primitifs et évolués. En effet, comme WATROUS & WHEELER (1981) l'on montré, la règle de comparaison hors-groupe est difficilement applicable lorsqu'il s'agit de caractères possédant plusieurs états. Pour la plupart d'entre eux il est impossible de dire s'ils sont primitifs ou évolués. Etant donné que nous tenterons d'utiliser cette règle pour déterminer le stade évolutif des états de caractères sélectionnés, il faut donc les organiser de façon à ce qu'elle soit applicable au maximum d'entre eux.

La réduction du nombre d'états doit être réalisée de manière à conserver les deux étapes évolutives les plus significatives. Pour ce faire, il faut prendre en considération la distribution et l'importance évolutive des états des caractères à l'intérieur d'une catégorie taxonomique plus vaste que celle à l'étude. Prenons le type de fleurs: nous sommes en présence de plusieurs états qu'il faut réduire à deux. Chez certaines familles d'*Hamamelididae*, munies de pièces périanthaires, les auteurs ne s'accordent pas sur la nature du périanthe, à savoir s'il est homochlamidé ou hétérochlamidé. Comme la différence entre sépale et pétale n'est pas toujours évidente, nous préférons regrouper les fleurs homochlamidées et hétérochlamidées dans une seule catégorie. Dès lors, nous prenons comme hypothèse que chez les *Hamamelididae* l'étape évolutive la plus importante, en ce qui concerne le type de périanthe, est celle qui sépare les fleurs chlamidées des fleurs achlamidées.

Détermination des stades évolutifs

Pour déterminer quels sont les états primitifs nous utiliserons la règle de comparaison hors-groupe lorsque cela est possible. Cette règle qui apparaît dans certains cas l'une des plus valables, comme WATROUS & WHEELER (1981) l'ont montré, demeure cependant difficilement applicable à l'analyse de la phylogénie des plantes à fleurs dans sa forme originale (BARABÉ, 1982). La règle de comparaison hors-groupe telle qu'exposée par WATROUS & WHEELER (1981) se lit comme suit: pour un caractère présentant deux états à l'intérieur d'un groupe taxonomique donné, celui qui est aussi présent dans les groupes apparentés est considéré comme étant primitif. Si les deux états se trouvent à la fois dans le taxon étudié (groupe interne, G.I.) et le groupe externe (G.E.), la règle ne s'applique pas. Pour solutionner ce problème, on peut enlever l'un ou l'autre des deux états du groupe externe, soit en diminuant la taille de ce dernier, soit en montrant que l'état qui apparaît dans le groupe externe n'est pas homologue à celui qui se trouve dans le groupe à l'étude pour un caratère donné. Soulignons que d'après ces auteurs, il n'est pas nécessaire de postuler une phylogénie à l'intérieur du groupe externe pour déterminer la polarité des caractères dans le groupe à l'étude. En se fondant sur ces principes, il est possible d'appliquer la règle de comparaison hors-groupe à 7 caractères chez les *Hamamelidales* (BARABÉ, 1982); ce qui est très

peu en regard des 24 caractères retenus pour l'analyse. Cependant, si on postule une phylogénie à l'intérieur du groupe externe, ainsi que l'ont suggéré DONAGUE & MADDISON (1982), la règle s'applique à 18 caractères sur 24.

Pour l'application de la règle de comparaison hors-groupe à l'étude des *Hamamelidales,* le groupe externe (G.E.) comprend les *Cercidiphyllaceae,* les *Eupteleaceae,* les *Didymelaceae* et les *Eucommiaceae,* puisqu'il s'agit des familles proximales selon TAKHTAJAN (1980) et d'après une analyse phénétique récente (BARABÉ & al., 1982b).

Le cladogramme de la figure 3 schématise l'ordre des embranchements à l'interieur du G.E. Les *Cercidiphyllaceae* représentent la famille la plus éloignée des *Hamamelidales* alors que le groupe frère de cet ordre est constitué des *Eucommiaceae.* Il s'agit bien entendu, ici, d'un ordre d'embranchement hypothétique. Une fois l'analyse complétée pour les *Hamamelidales* nous reviendrons sur la phylogénie des groupes proximaux.

De façon concrète, pour trouver le sens d'une série évolutive, il faut déterminer, ainsi qui nous l'avons vu précédemment, quel état de caractère est à la fois présent dans le taxon à l'étude et son groupe frère hypothétique. Cet état est alors primitif pour l'ensemble du groupe interne (G.I.). Cependant, étant donné que les deux états se trouvent dans le G.I., on a, à la base de l'embranchement conduisant à ce dernier, la possibilité de trouver l'état *a* ou *b* pour un caractère donné (fig. 3). Pour connaître l'état primitif, il faut analyser la distribution des caractères dans tout le groupe externe. Prenons l'exemple représenté sur la figure 3. Les *Cercidiphyllaceae,* caractérisés par l'état *a,* forment l'un des membres d'un embranchement qui conduit aux *Eupteleaceae,* où l'on trouve l'état *b.* Plus haut, se placent les *Didimelaceae* qui possèdent l'état *a.* En raison du principe de parcimonie, il semble que l'état *a* fut acquis directement de membres possédant le même état. Autrement, il faudrait admettre que l'on a eu l'acquisition de l'état *b (Eupteleaceae)* à partir de l'état *a (Cercidiphyllaceae)* et ensuite un retour à l'état *a (Didymelaceae)* à partir de *b.* Sans autres preuves du contraire nous préférons garder l'hypothèse la plus simple. Ainsi l'état *a* est plésiomorphe, ou primitif si l'on préfère, à la base du groupe comprenant les *Didymelaceae, Eucommiaceae* et *Hamamelidales.* Appliquons le même raisonnement pour les *Hamamelidales.* On voit que les *Eucommiaceae* sont caractérisés par l'état *a.* Cet état se trouve à la base de la lignée qui conduit aux *Hamamelidales,* puisque le groupe frère immédiat de cet ensemble le possède aussi *(Didymelaceae).* Cependant si les *Eucommiaceae* avaient été caractérisés par l'état *b,* la situation aurait été différente. En effet, il aurait été impossible de déterminer quel état est à la base de l'embranchement comprenant les *Eucommiaceae* et les *Hamamelidales,* puisque l'état *b* des *Eucommiaceae* pourrait aussi bien provenir de l'état *a* caractérisant le groupe frère que d'un état *b* caractérisant un autre taxon. Dès lors, on ne pourrait pas déterminer quel état est apparu le premier chez les *Hamamelidales.*

Soulignons que la présence de seulement deux taxons dans le groupe externe rend inutile la formulation d'une phylogénie hypothétique.

Dans le cas où la règle de comparaison hors-groupe ne s'applique pas, nous faisons intervenir d'autres critères utilisés en botanique (STEVENS, 1980).

Caractérisation des familles

Si on se réfère au tableau 1, on voit que pour plusieurs caractères, par exemple le type de stomate, de nervures de premier et de deuxième ordre, les deux états sont présents dans la même famille. Or, pour réaliser la matrice (tableau 3) sur laquelle se fondera le cladogramme, il faut caractériser chaque famille par un seul état de caractère (0 ou 1), pour un caractère donné. Quel état choisir? On conserve celui qui est le plus primitif à l'intérieur de la famille puisqu'il caractérise théoriquement l'espèce ancestrale. Certains genres, par exemple, peuvent acquérir secondairement des caractères qui ne sont pas présents dans les genres primitifs de la famille. Il est bon de rappeler que pour le cladisme, c'est l'espèce, seule unité évolutive, qui est à l'origine des taxons de rangs supérieurs. Dès lors, en prenant les caractères de l'espèce ancestrale, ou des taxons apparentés, on caractérise la catégorie taxonomique qui regroupe tous ses descendants.

		Hamamelidaceae	*Platanaceae*	*Myrothamnaceae*	*Daphniphyllaceae*	*Buxaceae*	*Simmondsiaceae*
1	Cristaux d'oxalate de calcium présents	+	+	+	+	+	−
2	Cristaux d'oxalate de calcium absents	−	−	−	−	−	+
3	Acide ellagique présent	+	−	+	−	−	−
4	Acide ellagique absent	−	+	−	+	+	+
5	Proanthocyanes présentes	+	+	+	−	+	−
6	Proanthocyanes absentes	−	−	−	+	−	+
7	Perforations scalariformes	+	+	+	+	+	−
8	Perforations simples	−	−	−	−	−	+
9	Absence de parenchyme ligneux	−	−	+	−	−	−
10	Parenchyme ligneux diffus	⊕	+	−	+	+	+
11	Stomates polycytiques	+	+	+	−	+	+
12	Stomates paracytiques	+	−	−	+	−	−
13	Feuilles alternes	⊕	+	−	+	⊕	−
14	Feuilles verticillées	+	−	+	−	+	+
15	Nervures de premier ordre actinodromes	⊕	+	+	−	+	−
16	Nervures de premier ordre pennées ou acrodromes	+	−	−	+	⊕	+
17	Nervures de deuxième ordre camptodromes	⊕	+	+	−	+	−
18	Nervures de deuxième ordre craspédodromes	+	−	−	+	⊕	+
19	Feuilles à marge entière	+	−	+	+	⊕	+
20	Feuilles à marge dentée ou autre	⊕	+	−	−	+	−
21	Stipules présentes	+	+	+	−	−	−
22	Stipules absentes	−	−	−	+	+	+
23	Nœuds unilacunaires	−	−	−	−	+	+
24	Nœuds tri- ou multilacunaires	+	+	+	+	−	−
25	Plantes monoïques	+	+	−	−	+	−
26	Plantes dioïques	−	−	+	+	−	+
27	Fleurs chlamydées	+	+	−	+	⊕	+
28	Fleurs achlamydées	⊕	−	+	−	+	−
29	Déhiscence longitudinale	⊕	−	+	+	+	+
30	Déhiscence valvaire	+	+	−	−	−	−
31	Pollen en monade	+	+	−	+	+	+
32	Pollen en tétrade	−	−	+	−	−	−
33	Pollen < 25 µm	⊕	+	+	+	−	−
34	Pollen de 25 à 50 µm	+	−	−	−	+	+
35	Pollen colpé	⊕	+	+	−	−	+
36	Pollen colporé ou poré	+	−	−	+	+	−
37	Gynécée apocarpe	−	+	−	−	−	−
38	Gynécée syncarpe	+	−	+	+	+	+
39	Ovules anatropes	+	−	+	+	+	+
40	Ovules orthotropes	−	+	−	−	−	−
41	Graines albuminées	+	+	+	+	+	−
42	Graines exalbuminées	−	−	−	−	−	+
43	Albumen nucléaire	⊕	+	+	−	+	+
44	Albumen cellulaire	+	−	−	+	⊕	−
45	Fruits secs	+	+	+	−	⊕	+
46	Fruits charnus	−	−	−	+	+	−
47	Fruits déhiscents	+	−	+	−	+	+
48	Fruits indéhiscents	−	+	−	+	⊕	−

Tableau 1. — Liste des caractères utilisés dans l'analyse. Le signe ⊕ indique l'état primitif, lorsqu'il y a deux états d'un même caractère à l'intérieur d'une famille.

Caractères	*Primitif (0)*	*Evolué (1)*
1. Cristaux d'oxalate de calcium	absence	présence
2. Acide ellagique	absence	présence
3. Proanthocyanes	présence	absence
4. Perforations	scalariformes	simples
5. Parenchyme secondaire	présent	absent
6. Stomates	polycytiques	paracytiques
7. Position des feuilles	alternes	verticillées
8. Nervures de premier ordre	pennées	actinodromes
9. Nervures de deuxième ordre	camptodromes	craspédodromes
10. Marge des feuilles	dentée et autres	entière
11. Stipules	absentes	présentes
12. Nœuds	unilacunaires	tri- ou multilacunaires
13. Type de port	monoïque	dioïque
14. Type de fleurs	achlamidées	chlamidées
15. Déhiscence	longitudinale	valvaire
16. Pollen	monade	tétrade
17. Taille du pollen	25-50 µm	10-25 µm
18. Type de d'aperture	colpé	colporé ou poré
19. Type de gynécée	syncarpe	apocarpe
20. Type d'ovules	anatropes	orthotropes
21. Type de graines	albuminées	exalbuminées
22. Type d'albumen	cellulaire	nucléaire
23. Type de fruits	secs	charnus
24. Déhiscence du fruit	indéhiscent	déhiscent

Tableau 2. — Etats primitifs (plésiomorphes) et évolués (synapomorphes) à l'intérieur des *Hamamelidales*.

	Hammamelidaceae	*Platanaceae*	*Myrothamnaceae*	*Daphniphyllaceae*	*Buxaceae*	*Simmondsiaceae*
1.	1	1	1	1	1	0
2.	1	0	1	0	0	0
3.	0	0	0	1	0	1
4.	0	0	0	0	0	1
5.	0	0	1	0	0	0
6.	0	0	0	1	0	0
7.	0	0	1	0	0	1
8.	1	1	1	0	0	0
9.	0	0	0	1	1	1
10.	0	0	1	1	1	1
11.	1	1	1	0	0	0
12.	1	1	1	1	0	0
13.	0	0	1	1	0	1
14.	0	1	0	1	1	1
15.	0	1	0	0	0	0
16.	0	0	1	0	0	0
17.	1	1	1	1	0	0
18.	0	0	0	1	1	0
19.	0	1	0	0	0	0
20.	0	1	0	0	0	0
21.	0	0	0	0	0	1
22.	1	1	1	0	0	1
23.	0	0	0	1	0	0
24.	0	1	0	1	1	0

Tableau 3. — Matrice sur laquelle se base l'analyse. 0 = état primitif; 1 = état évolué.

Détermination de l'état primitif à l'intérieur des familles

Stomates

Les *Hamamelidaceae* possèdent des stomates polycitiques ou paracytiques selon le genre considéré (tableau 1). Si l'on forme un groupe interne (G.I.) correspondant aux *Hamamelidaceae* et un groupe externe (G.E.) comprenant les *Platanaceae* et les *Myrothamnaceae,* on voit que l'état polycitique *(a)* est primitif puisqu'il se trouve dans le G.I. et le G.E., contrairement à l'état paracytique *(b)* qui se rencontre exclusivement chez les *Hamamelidaceae* (fig. 1). Dès lors, les stomates paracytiques ont possiblement été acquis secondairement dans cette famille.

Position des feuilles

Les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae* possèdent à la fois des feuilles alternes et opposées ou verticillées (tableau 1). Cependant, pour aucune de ces familles, il n'est possible d'appliquer la règle de comparaison hors-groupe (fig. 1 et 2), les deux états se trouvant simultanément dans le G.I. et le G.E. Pour les *Buxaceae,* le groupe externe est composé des *Didymelaceae* et des *Simmondsiaceae,* deux familles proximales.

Etant donné que les groupes voisins des *Hamamelidales,* c'est-à-dire les *Cercidiphyllaceae,* les *Eupteleaceae,* les *Didymelaceae* et les *Eucommiaceae,* sont caractérisés par la présence de feuilles alternes, il nous paraît justifié de dire que ce caractère est primitif parmi les *Hamamelidales* (fig. 4). Ainsi, en raison du principe de parcimonie, les feuilles alternes constitueraient chez les *Hamamelidaceae* un état plésiomorphe (= primitif), hérité directement de leurs ancêtres les plus proches. Sinon, comme les feuilles alternes sont une caractéristique primitive dans l'ensemble de l'ordre, il faudrait admettre que l'on a eu, chez les *Hamamelidaceae,* l'acquisition de feuilles opposées à partir de taxons possédant des feuilles alternes puis ensuite un retour, dans certains genres, aux feuilles alternes. En appliquant le même raisonnement que pour les *Hamamelidaceae,* on arrive à la conclusion que les feuilles alternes constituent aussi un état plésiomorphe chez les *Buxaceae.*

Nervures de premier ordre

Les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae* possèdent à la fois les deux types de nervures de premier ordre (tableau 1). La règle de comparaison hors-groupe montre que chez les *Hamamelidaceae* les nervures actinodromes constituent un état de caractère primitif puisqu'il se retrouve aussi dans le G.E. (fig. 1). Ce type de nervure doit donc caractériser cette famille. Chez les *Buxaceae,* par contre, les nervures actinodromes représentent un état dérivé (fig. 2). L'état plésiomorphe est alors représenté par les nervures pennées.

Nervures de deuxième ordre

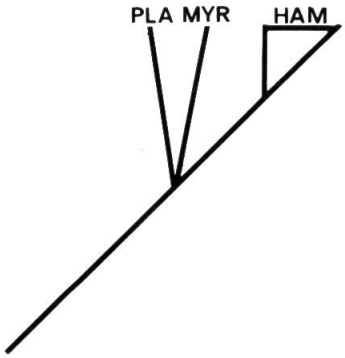
Les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae* possèdent à la fois des nervures de deuxième ordre camptodromes et craspédodromes. Dans le cas des *Hamamelidaceae* (fig. 1), les nervures craspédodromes ne se trouvent pas dans le G.E. Puisqu'il s'agit-là d'un état apomorphe (= évolué) se sont les nervures camptodromes qui doivent caractériser les *Hamalidaceae.*

Pour les *Buxaceae,* l'analyse (fig. 2) montre que les nervures craspédodromes constituent dans cette famille un état de caractère plésiomorphe, puisqu'il se retrouve aussi dans le G.E.

Marge des feuilles

Les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae* sont deux familles caractérisées par des feuilles à marge entière et à marge dentée (tableau 1). La règle de comparaison hors-groupe ne permet pas de résoudre directement le problème pour les *Hamamelidaceae:* les deux états se trouvent dans le G.I. et le G.E. (fig. 1). Par contre, pour les *Buxaceae,* seules les feuilles à marge entière sont présentes dans le G.E. (fig. 2). Ainsi, il s'agit-là d'un état primitif.

Stomates polycitiques	a	a	a
Stomates paracytiques	-	-	b
Feuilles alternes	a	-	a
Feuilles verticillées	-	b	b
Nervures actinodromes	a	a	a
Nervures pennées	-	-	b
Nervures camptodromes	a	a	a
Nervures craspédodromes	-	-	b
Marge entière	-	a	a
Autres	b	-	b
Fleurs chlamydées	a	-	a
Fleurs achlamydées	-	b	b
Déhiscence longitudinale	-	a	a
Déhiscence valvaire	b	-	b
Pollen<25 um	a	a	a
Pollen>25 um	-	-	b
Pollen colpé	a	a	a
Pollen colporé ou poré	-	-	b
Albumen nucléaire	a	a	a
Albumen cellulaire	-	-	b



Feuilles alternes	a	-	a
Feuilles verticillées	-	b	b
Nervures actinodromes	-	-	a
Nervures pennées	b	b	b
Nervures camptodromes	-	-	a
Nervures craspédodromes	b	b	b
Marge entière	a	a	a
Autres	-	-	b
Fleurs chlamydées	a	a	a
Fleurs achlamydées	-	-	b
Albumen nucléaire	-	a	a
Albumen cellulaire	b	-	b
Fruits secs	-	a	a
Fruits charnus	b	-	b
Fruits déhiscents	-	a	a
Fruits non déhiscents	b	-	b

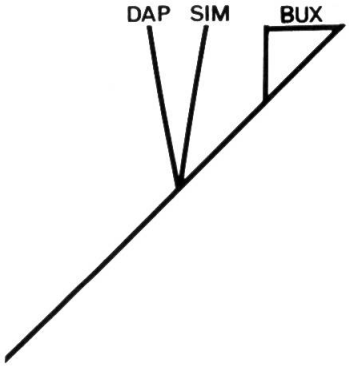


Fig. 1. — Détermination des états primitifs et évolués à l'intérieur des *Hamamelidaceae*.

Fig. 2. — Détermination des états primitifs et évolués à l'intérieur des *Buxaceae*.

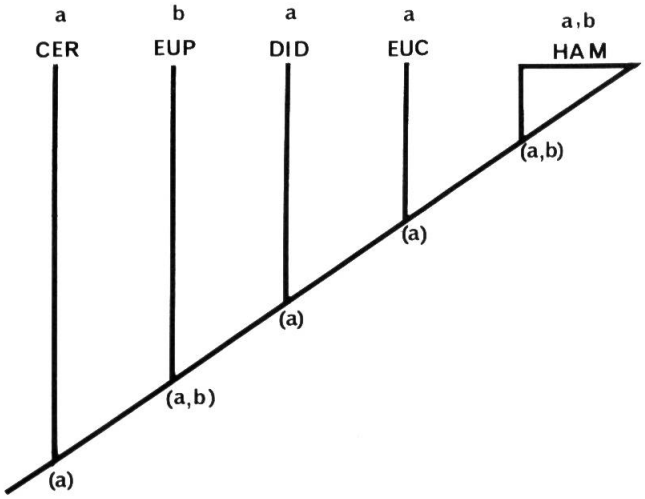


Fig. 3. — Cladogramme théorique montrant comment a été appliquée la règle de comparaison hors-groupe. *CER,* Cercidiphyllaceae; *DID,* Didymelaceae; *EUC,* Eucommiaceae; *EUP,* Eupteleaceae; *HAM,* Hamamelidales.

Dans le cas des *Hamamelidaceae,* nous baserons notre analyse encore une fois sur le principe de parcimonie. Puisque les feuilles à marge dentée représentent un caractère primitif pour l'ensemble des *Hamamelidales,* il semble logique de croire que les *Hamamelidaceae* ont hérité cet état directement de leurs ancêtres les plus proches. Les feuilles à marge entière constitueraient alors un état de caractère dérivé à l'intérieur de cette famille.

Type de fleur

Les fleurs chlamidées et achlamidées sont présentes conjointement chez les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae* (tableau 1). La règle de comparaison hors-groupe montre immédiatement que les fleurs chlamidées constituent, chez les *Buxaceae,* un état primitif. Cependant, elle ne s'applique pas pour les *Hamamelidaceae,* puisque les deux types de fleurs se rencontrent à la fois dans le G.I. et le G.E.

Comme les fleurs achlamidées constituent un caractère primitif pour l'ensemble de l'ordre des *Hamamelidales,* ainsi que nous le verrons plus loin, cette caractéristique fut probablement héritée directement de leurs ancêtres les plus proches par les *Hamamelidaceae.* Sinon, il faudrait admettre que l'on a eu dans cette famille l'acquisition de fleurs chlamidées à partir de fleurs achlamidées et ensuite un retour aux fleurs achlamidées, hypothèse qui est à rejeter si l'on accepte le principe de parcimonie. Soulignons que l'utilisation d'autres critères pour déterminer le sens des séries évolutives peut conduire à une interprétation différente de la phylogénie de la fleur chez les *Hamamelidaceae.* Ainsi, d'après les travaux de ENDRESS (1978), qui sans l'avoir énoncé explicitement a probablement utilisé le critère de spécialisation, les fleurs achlamidées constitueraient un état dérivé, dû à une adaptation à un mode de pollinisation particulier.

Déhiscence des anthères

Chez les *Hamamelidaceae,* la règle de comparaison hors-groupe ne permet pas de déterminer quel type de déhiscence est primitif, car le G.E. contient des éléments à déhiscence longitudinale *(Myrothamnaceae)* et d'autres à déhiscence valvaire *(Platanaceae)* (fig. 1). Cependant, comme la déhiscence longitudinale constitue un état primitif dans l'ensemble de l'ordre, car la déhiscence valvaire ne se retrouve pas dans les autres familles de la sous-classe des *Hamamelididae,* sensu TAKHTAJAN (1980), il faudrait admettre que l'on a eu, chez les *Hamamelidaceae,* l'acquisition de la déhiscence valvaire à partir des familles possédant une déhiscence longitudinale et ensuite, dans certains genres, un retour à la déhiscence longitudinale. Il nous paraît plus juste de croire que la déhiscence valvaire, chez les *Hamamelidaceae,* dérive secondairement de la déhiscence longitudinale que possèdent les éléments primitifs de cette famille.

Grosseur du pollen

Les *Hamamelidaceae* possèdent un pollen dont la taille est plus petite ou plus grande que 25 µm (tableau 1). Or, le pollen plus petit que 25 µm se trouve aussi dans le G.E. (fig. 1). Il s'agit donc de l'état plésiomorphe.

Type d'aperture

Le pollen de type colpé apparaît à la fois dans le G.I. et le G.E. (fig. 1), ce qui en fait un état plésiomorphe chez les *Hamamelidaceae.*

Type d'albumen

On rencontre simultanément les deux types d'albumen chez les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae* (tableau 1). La comparaison hors-groupe permet immédiatement de voir que l'albumen nucléaire constitue un état primitif chez les *Hamamelidaceae* puisqu'il se retrouve à la fois dans le G.I. et le G.E. (fig. 1). Cependant cette règle ne s'applique pas dans le cas des *Buxaceae* (fig. 2). Mais comme nous savons que dans l'ensemble des *Hamamelidales* (voir section suivante), l'albumen cellulaire est un caractère primitif, il semble justifié de penser que l'albumen cellulaire fut

hérité directement par les Buxacées primitives de leurs ancêtres les plus proches et que l'albumen nucléaire est apparu secondairement dans cette famille.

Type de fruit

Les *Buxaceae* possèdent des fruits secs et charnus (tableau 1). Or, la règle de comparaison hors-groupe n'apporte aucun élément de solution à ce problème (fig. 2). Si nous retournons à l'ensemble des *Hamamelidales,* comme dans le cas précédent, et que nous appliquons le même raisonnement que pour le type d'albumen, il apparaît que les fruits secs constituent un état primitif chez les *Buxaceae.*

Déhiscence du fruit

Les fruits déhiscents et indéhiscents se rencontrent chez les *Buxaceae* (tableau 1). Encore une fois, la règle de comparaison hors-groupe ne permet pas de résoudre ce problème. Pour déterminer le sens de la série évolutive concernant la déhiscence du fruit, nous baserons notre raisonnement sur l'ensemble des *Hamamelidales.* Dans cet ordre, les fruits indéhiscents sont primitifs, comme il sera montré dans la section suivante. Dès lors, on peut penser, comme pour le type de fruit, que ce caractère fut hérité directement par les *Buxaceae,* à partir de leurs ancêtres les plus proches.

Détermination des états primitifs et évolués chez les Hamamelidales

Une fois que chaque famille est caractérisée par un seul état de caractère (tableau 1), il s'agit de déterminer si ce dernier est primitif (0) ou évolué (1) à l'intérieur des *Hamamelidales* (tableau 2), afin d'obtenir la matrice des caractères (tableau 3) sur laquelle portera l'analyse cladistique. Pour déterminer le stade évolutif des états de caractères nous utiliserons encore une fois, lorsque cela est possible, la règle de comparaison hors-groupe, telle que décrite précédemment.

Cristaux d'oxalate de calcium

La comparaison hors-groupe indique que l'absence de cristaux d'oxalate de calcium constitue un état primitif chez les *Hamamelidales* (fig. 4). Soulignons cependant l'absence de données pour les *Didymelaceae.* La possession de cette information permettrait de voir si la règle de comparaison hors-groupe s'applique réellement pour ce caractère. En effet, si les *Didymelaceae* ne possèdent pas de cristaux d'oxalate de calcium, cela ne change rien à l'interprétation que nous avons donnée précédemment. Cependant, la présence de cristaux d'oxalate de calcium dans cette famille montrerait que la règle de comparaison hors-groupe ne s'applique pas dans ce cas. Mais cela n'infirme pas pour autant la première hypothèse.

Acide ellagique

L'absence d'acide ellagique représente un état primitif chez les *Hamamelidales,* puisqu'il se situe à la base de l'embranchement comprenant d'un côté les familles de cet ordre et de l'autre son groupe frère, les *Eucommiaceae* (fig. 4). Rappelons que les problèmes soulevés précédemment se posent aussi dans le cas de l'acide ellagique étant donné que nous n'avons pas de données pour les *Didymelaceae.*

Proanthocyanes

Comme toutes les familles du groupe externe possèdent des proanthocyanes, il est évident que la présence de ce produit chez certaines familles doit être considérée comme un état primitif (fig. 4).

Perforations

La règle de comparaison hors-groupe ne permet pas de trouver quel type de perforation est primitif chez les *Hamamelidales.* En effet, il n'est pas possible de déterminer quel état est à la base

1-	Cristaux d'oxalate de calcium	+	-	?	-	+	+	+	+	+	-
2-	Acide ellagique	+	-	?	-	+	-	+	-	-	-
3-	Proanthocyanes	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
4-	Perforations	Sc	Sc	Sc	Si	Sc	Sc	Sc	Sc	Sc	Si
5-	Parenchyme secondaire	+	+	-	?	+	+	-	+	+	+
6-	Stomates	Po	Po	Po	Po	Po	Po	Po	Pa	Po	Po
7-	Position des feuilles	At	At	At	At	At	At	O	At	At	O
8-	Nervures de 1er ordre	Ac	P	P	P	Ac	Ac	Ac	P	P	P
9-	Nervures de 2e ordre	Ca	Cr	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Cr	Cr	Cr
10-	Marge des feuilles	Dt	Dt	En	Dt	En	Dt	En	En	En	En
11-	Stipules	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-
12-	Noeuds	Tr	U	?	U	Tr	Tr	Tr	Tr	U	U
13-	Port	D	M	M	D	M	M	D	D	M	D
14-	Type de fleur	A	A	Di	A	Di	Di	A	Di	Di	Di
15-	Déhiscence	L	L	L	L	L	V	L	L	L	L
16-	Disposition du pollen	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	Mo	T	Mo	Mo	Mo
17-	Taille du pollen	G	Pe	Pe	G	Pe	Pe	Pe	Pe	G	G
18-	Type d'aperture	C	C	C	Cp	C	C	C	Cp	Cp	C
19-	Type de gynécée	Ap	Ap	Ap	Sy	Sy	Ap	Sy	Sy	Sy	Sy
20-	Type d'ovules	An	An	An	An	An	Or	An	An	An	An
21-	Type de graines	Al	Al	E	Al	Al	Al	Al	Al	Al	E
22-	Type d'albumen	Ce	Ce	?	Ce	N	N	N	C	C	N
23-	Type de fruits	S	S	Ch	S	S	S	S	Ch	S	S
24-	Dehiscence du fruit	De	I	I	I	De	I	De	I	I	De

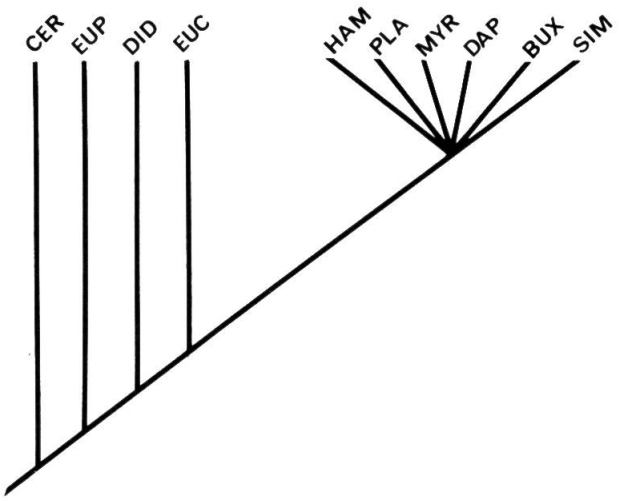


Fig. 4. — Détermination des états primitifs et évolués à l'intérieur des *Hamamelidales*.

A, achlamydés; *Ac*, actinodromes; *Al*, albuminées; *An*, anotropes; *Ap*, apocarpe; *At*, alternes; *Ax*, axile; *C*, colpé; *Ca*, camptodromes; *Ce*, cellulaire; *Ch*, charnus; *Cp*, colporé; *Cr*, craspédodromes; *D*, dioïque; *De*, déhiscent; *Di*, dichlamidée; *Dt*, dentée; *E*, exalbuminées; *En*, entière; *G*, > 25 µm; *I*, indéhiscent; *L*, longitudinale; *M*, monoïque; *Ma*, marginale; *Mo*, monade; *N*, nucléaire; *O*, opposées; *Or*, orthotropes; *Pa*, paracytiques; *P*, pennées; *Pe*, < 25 µm; *Po*, polycitiques; *S*, secs; *Sc*, scalariformes; *Si*, simples; *Sy*, syncarpe; *T*, tétrade; *Tr*, trilacunaires ou multilacunaires; *U*, unilacunaires; *V*, valvaire.

BUX, Buxaceae; *CER*, Cercidiphyllaceae; *DAP*, Daphniphyllaceae; *DID*, Didymelaceae; *EUC*, Eucommiaceae; *EUP*, Eupteleaceae; *HAM*, Hamemelidaceae; *MYR*, Myrothamnaceae; *PLA*, Platanaceae; *SIM*, Simmondsiaceae.

de l'embranchement comprenant, d'un côté, les *Hamamelidales* et, de l'autre, leur groupe frère (fig. 4). Nous prendrons donc pour acquis que chez les *Hamamelidales* les perforations scalariformes constituent un état primitif et les perforations simples un état évolué puisque cette série évolutive a été observée chez plusieurs autres taxons et qu'elle semble être valide pour l'ensemble des Angiospermes.

Parenchyme secondaire

L'absence de données pour les *Eucommiaceae* ne nous permet pas de déterminer si la présence de parenchyme secondaire est un caractère primitif ou évolué. Cependant, comme les *Myrothamnaceae* et les *Didymelaceae* sont les deux seules familles parmi les *Hamamelididae* ligneuses à ne pas posséder de parenchyme secondaire, il nous paraît plausible de penser qu'il s'agit là d'un état de caractère évolué. Au cours de l'évolution des *Hamamelididae,* on aurait eu acquisition de cet état parallèlement dans le G.E. et le G.I.

Stomates

La règle de comparaison hors-groupe montre clairement que les stomates paracytiques constituent un état dérivé puisqu'ils se trouvent uniquement chez les *Hamamelidales* (fig. 4).

Position des feuilles

Tous les membres du G.E. possèdent des feuilles alternes, il s'en suit que cet état est primitif à l'intérieur des *Hamamelidales* (fig. 4).

Nervures de premier ordre

La règle de comparaison hors-groupe montre que les nervures pennées caractérisent la base de l'embranchement comprenant les *Hamamelidales* et leur groupe frère (fig. 4). Nous pouvons donc en déduire, d'après les principes énoncés plus haut, que ce type de nervure est un état primitif à l'intérieur du G.I.

Nervures de deuxième ordre

En appliquant le même raisonnement que précédemment, on arrive à la conclusion que les nervures camptodromes constituent un état primitif chez les *Hamamelidales* (fig. 4).

Marge des feuilles

Les feuilles à marges dentées représentent, chez les *Hamamelidales,* un état primitif, ainsi qu'on peut l'observer sur le dendrogramme de la figure 4.

Stipules

L'absence de stipule représente aussi un état primitif chez les *Hamamelidales,* comme le montre la règle de comparaison hors-groupe (fig. 4).

Nœuds

La règle de comparaison hors-groupe indique que les nœuds unilacunaires représentent un état primitif. Soulignons que lorsque le type de nœud sera connu pour les *Didymelaceae,* cela ne changera rien à l'interprétation précédente.

Type de port

La règle de comparaison hors-groupe ne permet pas d'arriver à une solution dans le cas de ce caractère. Pour déterminer le sens de cette série évolutive, nous nous référerons au travail de BAWA (1980) qui écrit (p. 24): "Thus it is widely believed that diœcy arisen independently from hermaphroditism many times in the evolution of flowering plants". De là, on peut penser que chez les *Hamamelidales* le port dioïque constitue un état dérivé.

Type de fleur

D'après le critère de comparaison hors-groupe, les fleurs achlamydées représentent un caractère primitif (fig. 4).

Déhiscence des anthères

Tous les membres du G.E. possèdent une déhiscence longitudinale, il s'agit automatiquement d'un état primitif à l'intérieur du G.I. (fig. 4).

Disposition du pollen

Comme le pollen en tétrade se rencontre uniquement chez les *Myrothamnaceae,* il s'agit donc d'un état évolué (fig. 4).

Taille du pollen

Pour la taille du pollen, la règle de comparaison hors-groupe ne permet pas d'arriver à une solution (fig. 4). De plus, il n'existe pas de critères directs à partir desquels on pourrait tracer une série évolutive à l'intérieur des *Hamamelidales.* Nous nous référons donc à des critères indirects, c'est-à-dire des tendances évolutives générales pour formuler une hypothèse sur l'évolution de ce caractère. Rappelons cependant que les tendances évolutives générales ne peuvent en rien se substituer à une analyse phylogénétique rigoureuse. Elles sont utilisées à titre compensatoire.

WALKER & DOYLE (1975) écrivent à propos de la taille des grains de pollen (p. 702): "Primitive angiosperm pollen (i.e., the pollen of primitive taxa in the families *Magnoliaceae, Degeneriaceae, Annonaceae, Austrobaileyaceae*) falls largely between 50-99 µm in the large grain size class. It is therefore suggested that the primitive size of angiosperm pollen was in this size range. From large grains two differents trends are apparent already within the subclass *Magnoliideae* — one trend toward even larger of gigantic grains (...), and another trend toward smaller grains (...)". En se basant sur cette tendance évolutive, on peut supposer que chez les *Hamamelididae* l'évolution s'est faite des grains de pollen de 20 à 50 µm vers ceux de 10 à 25 µm, donc dans le sens d'une réduction de taille. Il n'en demeure pas moins que la taille du pollen demeure un caractère peu sûr et suivant les mots des deux auteurs cités précédemment (1975, p. 702): "Pollen size is undoubtly an easily reversible character and determination of primitive size class for pollen of only particular taxon (order, family, etc.) must be based on correlation of pollen size with other characters in the taxon".

Apertures

Ici encore la règle de comparaison hors-groupe ne permet pas d'arriver à une solution (fig. 4). Cependant, d'après les données de la paléobotanique, le pollen colpé représenterait un état primitif par rapport au pollen colporé (HICKEY & DOYLE, 1977). En transposant cette série stratigraphique, qui s'applique à l'ensemble des Angiospermes, aux *Hamamelidales,* le problème de la polarité des types d'apertures se trouve résolu.

Type de gynécée

On voit d'après la figure 4, qu'il n'est pas possible de trouver l'état primitif ou évolué en se basant sur la règle de comparaison hors-groupe. Cependant, si on se réfère au travail de ENDRESS (1977) sur les *Hamamelidales,* on peut émettre comme hypothèse que le gynécée apocarpe de *Platanus* constitue un état dérivé. Cet auteur semble implicitement s'appuyer sur le critère de spécialisation.

D'un autre côté, si on change les *Eucommiaceae* de position pour les placer partout ailleurs dans le groupe externe, on arrive à la conclusion que le gynécée apocarpe représente un état primitif à l'intérieur des *Hamamelidales.* Il s'agit alors d'un état primitif qui a été conservé par les *Platanaceae* au cours de l'évolution. Cependant l'une ou l'autre des interprétations n'influence pas de façon sensible la structure du cladogramme qui sera établi plus loin.

Type d'ovules

La distribution des états de caractères sur le diagramme de la figure 4 montre clairement que les ovules orthotropes constituent un état apomorphe, puisqu'ils se rencontrent uniquement dans le G.I., en particulier chez les *Platanaceae* (fig. 4).

Type de graines

L'application de la règle de comparaison hors-groupe indique que la présence d'albumen constitue un état primitif chez les *Hamamelidales* (fig. 4).

Type d'albumen

L'albumen nucléaire n'est présent que dans le G.I. (fig. 4). Il s'agit donc là d'un état dérivé, si on se base sur la règle de comparaison hors-groupe. Notons que même si ce type d'albumen était connu pour les *Didymelaceae,* cela ne changerait rien à la phylogénie de ce caractère à l'intérieur des *Hamamelidales.* En effet, peu importe l'état qui caractérise les *Didymelaceae,* on retrouvera toujours à la base de l'embranchement, comprenant d'un côté les *Hamamelidales* et de l'autre leur groupe-frère, l'albumen cellulaire.

Texture du fruit

La règle de comparaison hors-groupe montre clairement que les fruits secs constituent un état primitif à l'intérieur des *Hamamelidales* (fig. 4).

Déhiscence du fruit

En ce qui concerne la déhiscence du fruit, les fruits indéhiscents représentent l'état plésiomorphe (fig. 4).

Construction de cladogrammes

A partir des séries évolutives déterminées pour chaque caractère (tableau 2), il devient possible de construire la matrice des caractères ou le chiffre 0 indique que la famille possède l'état primitif et le chiffre 1 l'état évolué (tableau 3).

En se fondant sur les principes de la systématique cladistique, selon lesquels seule la possession commune d'états évolués (apomorphes) permet de réunir les taxons dans un même groupe taxonomique (HENNIG, 1966; WILEY, 1981), nous avons tenté de construire un cladogramme montrant les liens phylogéniques qui unissent les familles d'*Hamamelidales.* Cependant, comme des structures similaires ont souvent évolué de manière différente dans des familles étroitement apparentées, on obtiendra des cladogrammes différents selon les caractères utilisés. Par exemple, la présence de cristaux d'oxalate de calcium (tableau 3, caractère 1), qui constitue un état évolué, permet de placer dans un même clade: les *Hamamelidaceae, Platanaceae, Myrothamnaceae, Daphniphylla-*

ceae et *Buxaceae* (fig. 5). Le groupe-frère, dans ce cas-ci les *Simmondsiaceae,* qui doit aussi être caractérisé par au moins un état évolué, possède des perforations simples et des graines exalbuminées (tableau 3, caractères 4 et 21). Les subdivisions subséquentes sont aussi basées sur la possession commune de caractères évolués comme cela est indiqué sur la figure 5. De même on pourrait construire un autre cladogramme en prenant comme caractères de base la présence d'acide ellagique et le type de fleur (tableau 3, caractères 2 et 14). Les deux clades principaux seraient alors respectivement composés des *Myrothamnaceae* et *Hamamelidaceae,* qui possèdent de l'acide ellagique, et des *Platanaceae, Daphniphyllaceae, Buxaceae* et *Simmondsiaceae* caractérisées par des fleurs chlamidées. Cependant la délimitation des clades inférieurs est plus hypothétique que dans le premier exemple étant donné qu'il n'est pas possible de les construire à partir de caractères évolués exclusifs: il faut faire intervenir des convergences.

L'évolution en mosaïque des caractères, appelée hétérobathmie par TAKHTAJAN (1980), ne permet donc pas d'obtenir un cladogramme unique où il y aurait concordance de tous les caractères. Dès lors, quel cladogramme choisir parmi toutes ces possibilités? Deux aspects ont été pris en considération dans la sélection d'un cladogramme représentant la phylogénie des *Hamamelidales:* la pondération des caractères et le nombre de convergences. Pour être valable, un cladogramme doit être fondé sur des caractères représentant de bons marqueurs phylogéniques, c'est-à-dire des caractères plus ou moins stables à l'intérieur de la famille, et dont les transformations au cours de la phylogénie marquent une étape évolutive réelle. Par exemple, une division en deux clades principaux faite uniquement sur la base de la taille du pollen demeurerait peu valable étant donné la grande variabilité attachée à ce caractère (WALKER & DOYLE, 1975). Par contre, l'utilisation de caractères comme le type de nœud, d'albumen, de gynécée, pour ne mentionner que ceux-là, permet de parvenir à une meilleure représentation phylogénétique. De plus, il faut privilégier les cladogrammes qui présentent le moins de convergences, autrement dit ceux qui concordent avec le plus grand nombre de caractères possibles. Cependant ce principe de parcimonie ne peut pas être érigé en règle stricte comme cela se produit trop souvent lorsque des algorithmes sont utilisés dans la construction de cladogrammes. C'est la pondération réciproque de ces deux principes qui doit guider la construction de cladogrammes.

Suite à ces considérations théoriques, nous avons réalisé le cladogramme représenté sur la figure 6. Les caractères 8, 9, 11, que l'on peut considérer comme de bons marqueurs phylogéniques, permettent de diviser les *Hamamelidales* en deux groupes principaux: d'un côté les *Hamamelidaceae, Myrothamnaceae* et *Platanaceae,* qui possèdent des nervures de premier ordre actinodromes (tableau 3, caractère 8) et des stipules (tableau 3, caractère 11) et de l'autre les *Daphniphyllaceae, Buxaceae* et *Simmondsiaceae* réunis sur la base de leurs nervures de deuxième ordre craspédodromes (tableau 3, caractère 9). Dans le premier groupe, les *Hamamelidaceae* sont unis aux *Myrothamnaceae* à cause de la présence d'acide ellagique chez ces deux familles qui sont les seules, dans l'ordre des *Hamamelidales,* à posséder cet état évolué (tableau 3, caractère 2). Leur groupe-frère, les *Platanaceae,* possèdent trois états de caractères évolués, exclusifs: la déhiscence valvaire des anthères (tableau 3, caractère 15), le gynécée apocarpe (tableau 3, caractère 19) et les ovules orthotropes (tabl. 3, caractère 20). Pour tracer une phylogénie à l'intérieur du groupe *Daphniphyllaceae-Buxaceae-Simmondsiaceae,* deux caractères peuvent entrer en ligne de compte: la présence de proanthocyanes (tableau 3, caractère 3) et le type d'aperture (tableau 3, caractère 18). Si on se base sur l'absence de proanthocyanes, que les *Daphniphyllaceae* et *Simmondsiaceae* sont les seuls à ne pas posséder, on unira dans un même groupe ces deux taxons, alors que si on tient compte du type de pollen (tableau 3, caractère 18), qui caractérise les *Daphniphyllaceae* et les *Buxaceae,* on pourrait considérer les *Simmondsiaceae* comme le groupe-frère des deux dernières familles. Ce n'est qu'en privilégiant un des deux caractères qu'on parviendra à une solution. Comme le type de pollen nous apparaît un caractère plus stable que la présence d'anthocyanes, nous l'utiliserons pour déterminer l'ordre des embranchements. En effet, les flavonoïdes, à cause de leur patron biosynthétique, ne semblent pas constituer un caractère phylogénétique valable pour comparer les familles de plantes entre elles (CRAWFORD, 1978). Ainsi, devant deux hypothèses phylogénétiques, le cladisme ne peut éliminer complètement la pondération des caractères, élément central de la systématique évolutive.

Si on regarde un peu plus en détail le type d'aperture, on s'aperçoit que les *Daphniphyllaceae* se caractérisent par des grains de pollen tricolporés alors que les *Buxaceae* produisent du pollen généralement périporé. Cependant, on rencontre du pollen tricolporé dans un genre de *Buxaceae,*

les *Styloceras* (ERDTMAN, 1966). Comme le pollen périporé représente un caractère dérivé par rapport au pollen tricolporé (VAN CAMPO, 1976), on peut penser que ce dernier type de pollen caractérise les éléments primitifs des *Buxaceae*. Ainsi, les *Daphniphyllaceae* seraient plus près des *Buxaceae* que des *Simmondsiaceae*. Il n'en demeure pas moins qu'il s'agit, ici, d'un point de vue qui s'appuie sur peut de données et que d'autres études sont nécessaires avant de trancher définitivement la question.

Les états que l'on retrouve dans deux lignées phylogénétiques différentes n'apparaissent pas sur les cladogrammes. La présence de ces états dans des taxons qui ne sont pas réunis dans un même groupe monophylétique s'explique par la convergence. On note aussi l'absence de caractère évolué, unique (autapomorphie), chez les *Hamamelidaceae* et les *Buxaceae*. Ce phénomène pourrait remettre en cause l'existence de ces deux familles en tant que taxons monophylétiques.

Classification des Hamamelidales

L'analyse cladistique montre que l'ordre des *Hamamelidales* se divise en deux groupes principaux: d'un côté les *Hamamelidaceae, Myrothamnaceae* et *Platanaceae* et, de l'autre, les *Simmondsiaceae, Buxaceae* et *Daphniphyllaceae* (fig. 6). Contrairement à ce qu'a suggéré TAKHTAJAN (1980), les *Daphniphyllaceae* sont plus près des *Buxaceae* et des *Simmondsiaceae* que des autres familles d'*Hamamelidales*. Ces données concordent avec une analyse phénétique récente (BARABÉ & al., 1982a) qui indiquait que les *Daphniphyllaceae, Buxaceae* et *Simmondsiaceae* présentaient peu d'affinités avec les *Hamamelidales,* sensu TAKHTAJAN (1969). Cependant, l'analyse cladistique faite précédemment ne permet pas de dire catégoriquement si ces trois familles doivent être exclues ou non de l'ordre des *Hamamelidales,* puisque nous n'avons pas inclus dans le groupe interne les autres familles d'*Hamamelididae* et d'*Euphorbiales,* ordre dans lequel elles sont souvent placées (TAKHTAJAN, 1969). Pour la même raison, il n'est pas possible de savoir si les résultats obtenus permettent de confirmer ou d'infirmer les hypothèses des auteurs contemporains en ce qui concerne la composition de l'ordre (tableau 4). Le cladogramme de la figure 6 fait tout de même ressortir des aspects phylogénétiques intéressants au niveau de certaines familles d'*Hamamelidales*.

Les *Hamamelidaceae* et les *Myrothamnaceae* sont plus près les uns des autres qu'ils ne le sont des *Platanaceae:* la présence d'acide ellagique dans ces deux taxons permet de les rapprocher. Cette position correspond à l'interprétation de CRONQUIST (1981), HUTCHINSON (1973) ET TAKHTAJAN, 1980; THORNE, 1976). D'ailleurs DAHLGREN (1980) considère ces deux derniers taxons assez éloignés l'un de l'autre pour les placer dans deux super-ordres différents (tableau 4): les *Rosiflorae (Buxaceae)* et les *Malviflorae (Simmondsiaceae)*. Une étude récente des plastes et du pollen, réalisée par BEHNKE (1982), a aussi montré que les *Buxaceae* ne devraient pas être unis aux *Simmondsiaceae*. Notre analyse ne nous permet pas cependant de commenter l'opinion de BEHNKE (1982) voulant que les *Daphniphyllaceae* soient placés dans un taxon différent des *Buxaceae*. Enfin, certains caractères du bois suggèrent quand même des affinités entre le genre *Simmondsia* et les *Buxaceae* (CARLQUIST, 1982).
l'exclusion du genre *Simmondsia* des *Buxaceae* (CRONQUIST, 1981; DAHLGREN, 1980; TAKHTAJAN, 1980; THORNE, 1976). D'ailleurs DAHLGREN (1980) considère ces deux derniers taxons assez éloignés l'un de l'autre pour les placer dans deux super-ordres différents (tabl. 4): les *Rosideae (Buxaceae)* et les *Malviflorae (Simmondsiaceae)*. Une étude récente des plastes et du pollen, réalisée par BEHNKE (1982), a aussi montré que les *Buxaceae* ne devraient pas être unis aux *Simmondsiaceae*. Notre analyse ne nous permet pas cependant de commenter l'opinion de BEHNKE (1982) voulant que les *Daphniphyllaceae* soient placés dans un taxon différent des *Buxaceae*. Enfin, certains caractères du bois suggèrent quand même des affinités entre le genre *Simmondsia* et les *Buxaceae* (CARLQUIST, 1982).

Analyse du groupe externe

Pour les besoins de l'analyse, nous avons utilisé un groupe externe que l'on pourrait qualifier de fonctionnel. Cependant, nous avons tracé une phylogénie hypothétique à l'intérieur de ce dernier afin d'appliquer la règle de comparaison hors-groupe le plus adéquatement possible. Or, notre analyse nous permet-elle d'émettre quelques hypothèses sur les relations phylogéniques entre les *Cercidiphyllaceae,* les *Eupteleaceae,* les *Didymelaceae* et les *Eucommiaceae?*

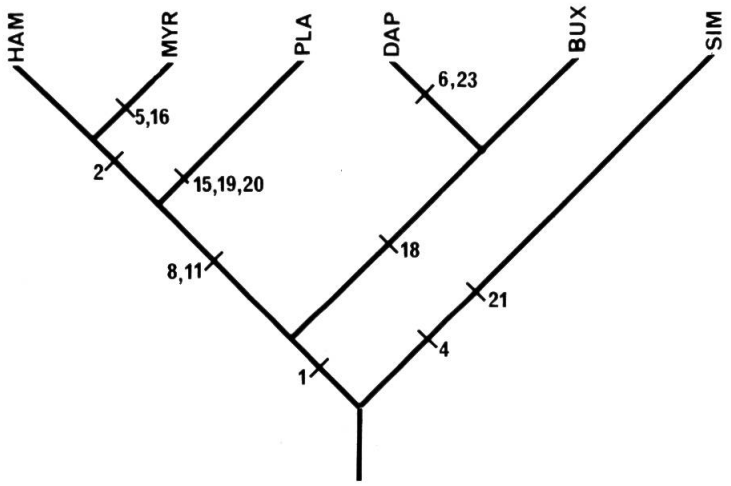


Fig. 5. — Cladogramme hypothétique.
BUX, Buxaceae; *DAP,* Daphniphyllaceae; *HAM,* Hamamelidaceae; *MYR,* Myrothamnaceae; *PLA,* Platanaceae; *SIM,* Simmondsiaceae.

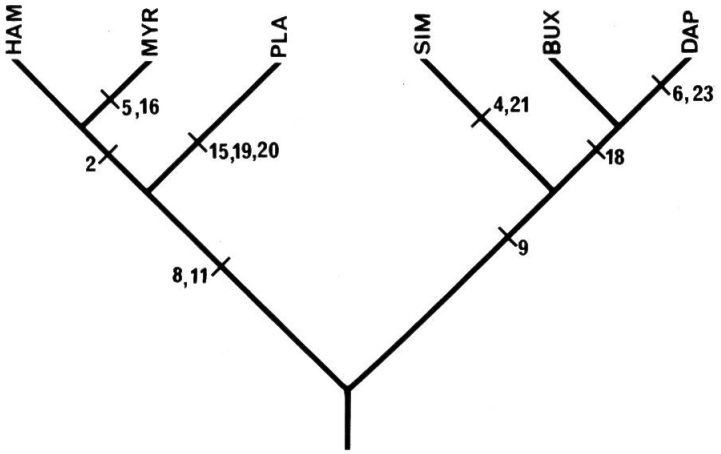


Fig. 6. — Cladogramme montrant les liens phylogénétiques entre les familles d'*Hamamelidales*.
BUX, Buxaceae; *DAP,* Daphniphyllaceae; *HAM,* Hamamelidaceae; *MYR,* Myrothamnaceae; *PLA,* Platanaceae; *SIM,* Simmondsiaceae.

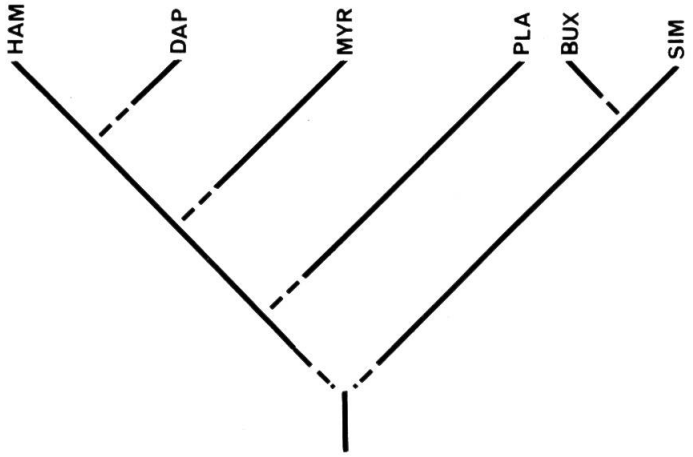


Fig. 7. — Cladogramme construit à partir des données de TAKHTAJAN (1980).
BUX, Buxaceae; *DAP,* Daphniphyllaceae; *HAM,* Hamamelidaceae; *MYR,* Myrothamnaceae; *PLA,* Platanaceae; *SIM,* Simmondsiaceae.

	Cronquist (1981)	*Dahlgren (1980)*	*Hutchinson (1973)*
Cercidiphyllaceae ...	Hamamelidales (Hamamelidae)	Trochodendrales (Rosiflorae)	Magnoliales (Lignosae)
Eupteleaceae	Hamamelidales (Hamamelidae)	Trochodendrales (Rosiflorae)	Magnoliales (Euptelea inclut dans Trochodendraceae)
Didymelaceae	Didymelales (Hamamelidae)	Euphorbiales (Malviflorae: Dilleniiflorae)	Buxaceae (Lignosae)
Eucommiaceae	Eucommiales (Hamamelidae)	Eucommiales (Corniflorae)	Urticales (Lignosae)
Hamamelidaceae	Hamamelidales (Hamamelidae)	Hamamelidales (Rosiflorae)	Hamamelidales (Lignosae)
Platanaceae	Hamamelidales (Hamamelidae)	Hamamelidales (Rosiflorae)	Hamamelidales (Lignosae)
Myrothamnaceae	Hamamelidales (Hamamelidae)	Hamamelidales (Rosiflorae)	Hamamelidales (Lignosae)
Daphniphyllaceae ...	Daphniphyllales (Hamamelidae)	Buxales (Rosiflorae)	Hamamelidales (Simondsia inclut dans Buxaceae)
Buxaceae	Euphorbiales (Rosidae)	Buxales (Rosiflorae)	Hamamelidales (Lignosae)
Simmondsiaceae	Euphorbiales (Rosidae)	Euphorbiales (Malviflorae: Dilleniiflorae)	Hamamelidales (Lignosae)

	Melchior (1964)	*Takhtajan (1980)*	*Thorne (1976)*
Cercidiphyllaceae ...	Magnoliales (Archichlamydeae)	Cercidiphyllales (Hamamilididae)	Hamamelidales (Hamamelidiflorae)
Euptelaceae	Magnoliales (Archichlamydeae)	Eupteleales (Hamamelididae)	Hamamelidales (Hamamelidiflorae)
Didymelaceae	Leitneriales (Archichlamydeae)	Didymelales (Hamamelididae)	Euphorbiales (Malviflorae)
Eucommiaceae	Urticales (Archichlamydeae)	Eucommiales (Hamamelididae)	Hamamelidales (Hamamelidiflorae)
Hamamelidaceae	Rosales (Archichlamydeae)	Hamamelidales (Hamamelididae)	Hamamelidales (Hamamelidiflorae)
Platanaceae	Rosales (Archichlamydeae)	Hamamelidales (Hamamelididae)	Hamamelidales (Hamamelidiflorae)
Myrothamnaceae	Rosales (Archichlamydeae)	Hamamelidales (Hamamelididae)	Pittosporales (Rosiflorae)
Daphniphyllaceae ...	Geraniales (Archichlamydeae)	Hamamelidales (Hamamelididae)	Pittosporales (Rosiflorae)
Buxaceae	Celastrales (Archichlamydeae)	Hamamelidales (Hamamelididae)	Pittosporales (Rosiflorae)
Simmondsiaceae	Celastrales (Simondsia inclut dans Buxaceae)	Hamamelidales (Hamamelididae)	Pittosporales (Rosiflorae)

Tableau 4. — Tableau comparatif montrant comment différents auteurs modernes classifient les familles d'*Hamamelidales*.

Avant tout, pour parvenir à une phylogénie exacte de ces quatre familles, il faudrait réaliser une analyse des caractères aussi détaillée que celle dont ont été l'objet les *Hamamelidales*. Les familles du groupe externe ont été choisies en raison de leur proximité phénétique des *Hamamelidales*. L'ordre de leurs embranchements n'avait de valeur qu'en autant qu'il permettait de déterminer avec plus ou moins de certitude des séries évolutives à l'intérieur du groupe interne. On peut se demander s'il est justifié de considérer les *Cercidiphyllaceae* comme la famille la plus éloignée des *Hamamelidales* et les *Eucommiaceae* comme le groupe-frère des familles de cet ordre? Pour répondre à cette question et retracer la phylogénie exacte du groupe externe, une analyse tenant compte de la plupart des familles d'*Hamamelididae* s'avère nécessaire. Sans avoir déterminé quels sont les états primitifs et évolués à l'intérieur du groupe externe, il n'est pas possible de trouver les relations phylogénétiques entre les *Cercidiphyllaceae,* les *Eupteleaceae,* les *Didymelaceae* et les *Eucommiaceae*.

Un autre aspect touchant la question du hors-groupe concerne la détermination des stades évolutifs à l'intérieur des familles où deux états étaient présents conjointement. Dans certains cas, la règle de comparaison hors-groupe ne permettait pas de déterminer le caractère primitif à l'intérieur de la famille. A ce moment, nous considérions que l'état primitif dans l'ensemble des *Hamamelidales* l'était aussi à l'intérieur de la famille. Ceci est justifié si l'ordre des *Hamamelidales* est réellement monophylétique. Or, les résultats suggèrent, étant donné la nette séparation entre les groupes *Hamamelidaceae-Myrothamnaceae-Platanaceae* et *Daphniphyllaceae-Buxaceae-Simmondsiaceae,* que les *Hamamelidales* constituent peut-être un taxon polyphylétique, d'où il faudrait exclure les trois dernières familles. Dès lors, il n'est pas justifié de déterminer le stade évolutif des états de caractères chez les *Buxaceae* en utilisant des séries évolutives concernant l'ensemble des *Hamamelidales*. Ainsi, dans cette famille, les séries évolutives déterminées pour la disposition des feuilles, le type d'albumen, la texture du fruit et son mode de déhiscence pourraient fort bien être inversées. Malgré tout, ce changement n'occasionne pas de modifications du cladogramme étant donné que ces caractères n'entrent pas en jeu directement dans la formation des clades. Ils touchent des caractères qui apparaissent dans des groupes monophylétiques différents. Ceci nous amène à dire que la polyphylie qui semble être présente chez les *Hamamelidales* n'a pas nuit et même faussé les résultat obtenus à partir de l'analyse cladistique. Au contraire, celle-ci a permis, par comparaison avec d'autre types d'analyse, de mettre en évidence la possibilité qu'il y ait un certain degré de polyphylétisme à l'intérieur de l'ordre.

Systématique cladistique — systématique évolutive

Nous avons vu précédemment qu'il est impossible de construire des cladogrammes sans faire une analyse approfondie des caractères. Celle-ci porte d'abord sur la sélection des caractères et ensuite sur la détermination des stades primitifs et évolués. Il est surprenant de constater que la majorité des études cladistiques, comme évolutives, n'approfondissent pas la partie consacrée à la détermination des stades évolutifs. Or, nous l'avons vu précédemment, cette étape constitue théoriquement l'élément majeur de toute analyse phylogénétique. Voilà pourquoi nous avons cru bon d'exposer le plus clairement possible les critères à partir desquels ont été déterminées les séries évolutives. Un changement dans le sens d'une ou deux séries évolutives peut transformer substantiellement un cladogramme.

En ce qui concerne la systématique évolutive, philosophie systématique la plus répandue parmi les botanistes, on s'aperçoit qu'elle ne se fonde pas toujours sur une analyse rigoureuse de la distribution et des stades évolutifs des caractères pour construire des arbres phylogénétiques (BARABÉ & BROUILLET, 1982). TAKHTAJAN (1980), par exemple, tout comme THORNE (1976) ou CRONQUIST (1981), ne dit presque rien sur les caractères utilisés pour classifier les *Hamamelidales;* plusieurs points phylogénétiques demeurent obscurs et flous. Sur la figure 7, nous avons tenté de construire un dendrogramme évolutif à partir des données de TAKHTAJAN (1980). La seule chose dont on peut être certain, c'est la subdivision des *Hamamelidales* en deux groupes: les *Hamamelidaceae, Daphniphyllaceae, Myrothamnaceae* et *Platanaceae* d'une part et les *Buxaceae* et *Simmondsiaceae* d'autre part. L'ordre des embranchements et la composition des sous-groupes demeurent complètement hypothétiques, puisque l'auteur n'en parle pas. A cet égard, la systématique cladistique permet de formuler des hypothèses phylogénétiques beaucoup plus précises que celles qu'on retrouve dans les systèmes de classifications modernes. Pourtant, il n'est pas nécessaire

d'adhérer au cladisme pour analyser en profondeur les caractères. En réalité, la systématique évolutive exige une analyse de caractères aussi rigoureuse que le cladisme. Il est cependant curieux de constater que celle-ci est absente dans la plupart des grands traités de systématique modernes (CRONQUIST, 1981; TAKHTAJAN, 1980; THORNE, 1976). Seuls DAHLGREN (1980) et CLIFFORD & DAHLGREN (1982) ont touché plus ou moins en détail cet aspect.

Conclusion

L'étude précédente montre qu'il est possible d'appliquer le cladisme à la systématique des familles d'Angiospermes. Celui-ci exige cependant une analyse approfondie au niveau de la détermination des stades évolutifs des caractères, point qui demeure toujours sujet à discussion. En ce qui concerne l'analyse des caractères, le cladisme offre l'avantage de présenter une méthode rigoureuse à partir de laquelle on peut construire des cladogrammes et par la suite des arbres phylogénétiques.

En ce sens, la systématique évolutive aurait intérêt à adopter certains aspects du cladisme, afin de construire des arbres phylogénétiques sur une base solide, qui laisse peu de place à l'intuition. On peut se demander s'il est possible de faire une synthèse entre les modèles évolutifs et cladistiques? Peut-être est-il souhaitable de construire des systèmes de classification où on trouverait la rigueur des modèles cladistiques et la compréhension de l'adaptation des vivants à leur milieu que veut refléter une classification évolutive? Par exemple, le point de départ pourrait être un cladogramme à partir duquel on construirait un arbre phylogénétique montrant les ancêtres et reflétant le degré de divergence des taxons.

REMERCIEMENTS

Je remercie M. Luc Brouillet, Institut botanique de l'Université de Montréal, pour ses nombreuses suggestions concernant les idées exprimées dans ce texte. De plus, il a eu l'amabilité de m'exposer en détail la communication donnée par DONOGUE & MADDISON (1982) à la Botanical Society of America. M. Michel Labrecque, Institut botanique de l'Université de Montréal, a dessiné les figures.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARABÉ, D. (1982). Le critère de comparaison hors-groupe et son application à la systématique des Angiospermes: cas des Hamamelidales. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris,* Sér. III, 295: 755-758.

BARABÉ, D. & L. BROUILLET (1982). Commentaires sur le système de classification des Angiospermes de Takhtajan. *Acta Biotheoretica* 31: 129-143.

BARABÉ, D., Y. BERGERON & G. A. VINCENT (1981). A numerical method to describe flowering plant families. *Taxon* 30: 628-629.

BARABÉ, D., Y. BERGERON & G. A. VINCENT (1982a). La position des Daphniphyllaceae, Buxaceae, Simmondsiaceae et Cecropiaceae dans la sous-classe des Hamamelididae. Etude numérique. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris,* Sér. III, 294: 891-896.

BARABÉ, D., Y. BERGERON & G. A. VINCENT (1982b). Etude quantitative de la classification des Hamamelididae. *Taxon* 31: 619-645.

BEHNKE, H.-D. (1982). Sieve-element plastids, exine sculpturing and the systematic affinities of the Buxaceae. *Pl. Syst. Evol.* 139: 257-266.

BREMER, K. & H.-E. WANNTORP (1981). The cladistic approach to plant classification. *In:* FUNK, V. A. & D. R. BROOKS (eds.), *Advance in cladistic: proceeding of the first annual meeting of the Willi Henning Society:* 87-94. New York Botanical Garden.

CANTINO, P. D. (1982). Affinities of the Lamiales: a cladistic analysis. *Syst. Bot.* 7: 237-248.

CARLQUIST, S. (1982). Wood anatomy of Buxaceae: correlations with ecology and phylogeny. *Flora* 179: 463-491.

CRONQUIST, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press, New York.

DAHLGREN, R. (1980). A revised system of classification of the Angiosperm. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.

DAHLGREN, R. & H. CLIFFORD (1982). *The Monocotyledons: a comparative study.* Academic Press, London.

DONOGUE, M. & W. MADDISON (1982). *Out groups and ontogeny: parsimony, information and polarity assessment.* Botanical Society of America, miscelleous publication, 162: 78.

DUNCAN, T. (1980). A cladistic analysis of the Ranunculus hispidus complex. *Taxon* 29: 441-454.

ERDTMAN, G. (1952). *Pollen morphology and plant taxonomy.* Almqvistol, Wildsell Stockholm; Waltham, Mass., U.S.A. Tome I.

ENDRESS, P. K. (1977). Evolutionary trends in the Hamamelidales — Fagales group. *Pl. Syst. Evol.*, suppl. I: 321-347.

HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic systematics.* Translated by D. D. Davis & R. Zongerl, University of Illinois Press, Urbana, Chicago, London.

HICKEY, L. J. & J. A. DOYLE (1977). Eearly cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 43: 3-104.

HUMPHRIES, C. J. (1979). A revision of the genus Anacyclus L. (Compositae: Anthemideae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Bot.)* 7: 83-142.

HUTCHINSON, J. (1973). *The families of flowering plants.* Third edition. Clarendon Press, Oxford.

MELCHIOR, H. (éd.). *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien.* Gebrüder Bornträger, Berlin. II. Band.

PARENTI, L. R. (1980). A phylogenetic analyses of the land plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 13: 225-242.

SANDERS, R. W. (1981). Cladistic analysis of Agastache (Lamiaceae). *In:* FUNK, V. A. & D. R. BROOKS (eds.), *Advance in cladistic: proceeding of the first annual meeting of the Willi Henning Society:* 95-114. New York Botanical Garden.

STEVENS, P. F. (1980). Evolutionary polarity of characters states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 333-358.

TAKHTAJAN, A. (1969). *Flowering plants. Origin and dispersal.* Translated by C. Jeffrey. Edinburgh, Oliver and Boyd.

TAKHTAJAN, A. (1980). Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.

THORNE, R. F. (1976). A phylogenetic classification of the Angiospermae. *Evol. Biol.* 9: 35-106.

VAN CAMPO, M. V. (1976). Patterns of pollen morphological variation within taxa. *In:* FERGUSON, I. K. & J. MULLER (eds.), *The evolutionary significance of the exine:* 125-137. Linnean Society Symposium Series No. 1.

YOUNG, D. A. (1981). Are the angiosperms primitively vesselless? *Syst. Bot.* 6: 313-330.

YOUNG, D. A. & P. M. RICHARDSON (1982). A phylogenetic analysis of extant seed plants: the need to utilize homologous characters. *Taxon* 31: 250-254.

WALKER, J. W. & J. A. DOYLE (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 664-723.

WATROUS, L. E. & Q. D. WHEELER (1981). The out-group comparaison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.

WILEY, E. O. (1981). *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics.* John Wiley & Sons, New York.

Adresse de l'auteur: Jardin botanique de la Ville de Montréal, 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal, Québec, Canada H1X 2B2.