

Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 9 (1960)

Artikel: Monographie systematique des Andropogonées du globe
Autor: Roberty, Guy
Kapitel: Conclusion
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-895674>

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: 29.12.2025

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

CONCLUSION

Il ne semble pas utile de revenir sur les détails techniques de la méthode employée : ils ont été précisés dans l'introduction puis abondamment illustrés d'exemples, naturellement divers, par l'application de cette méthode aux cohortes, genres, sections, espèces et subdivisions intraspécifiques d'Andropogonées.

Nous voudrions, en revanche, indiquer ici quelques possibilités générales de cette méthode.

Elle semble, notamment, permettre :

I^o une représentation homogène (à diverses échelles) et donc l'analyse comparative des phénomènes évolutifs ainsi que des causes dont ils procèdent ;

II^o une définition systématique des milieux, généraux ou particuliers, en fonction de la distribution adaptative qu'y présente un groupe de végétaux lui-même systématiquement défini (à petite ou grande échelle) ;

III^o la recherche d'une loi générale de la nature, commune à la matière et à la vie.

Notre premier sous-chapitre, illustré par une esquisse schématique de l'évolution dont procèdent les genres actuels d'Andropogonées, servira de conclusion particulière à leur étude monographique.

I^o Représentation graphique des phénomènes évolutifs.

Nous en traiterons successivement :

- a) à l'échelle de la tribu et, plus précisément, des Andropogonées ;
- b) à l'échelle de la famille ;

dans l'un et l'autre cas nous arrêtant au genre.

Ces schémas pourraient être, l'un appliqué à l'analyse des espèces à l'intérieur des genres, l'autre poussé jusqu'au niveau de la section et des espèces qui la composent. Nous nous en sommes abstenu pour deux raisons. D'une part, le grand nombre des espèces complique beaucoup le dessin des schémas où elles sont représentées. D'autre part et surtout, dans l'état présent de notre documentation nous tendrions ainsi, même pour les Andropogonées, vers un degré de précision très certainement supérieur à nos possibilités d'exactitude.

I a) *Analyse théorique de l'évolution des genres, illustrée par l'exemple des Andropogonées.*

En admettant que les définitions objectives des caractéristiques de genre puissent être tenues pour analogues sinon identiques, le

schéma théorique (voir introduction, p. 22) fournit 81 points : centres d'équilibre ou, tout au moins, de condensation morphologique.

En réalité ces points doivent être, à l'intérieur même de leurs groupements adaptatifs ou cohortes, regroupés sur divers degrés d'évolution selon leur nombre absolu de valeurs spécialisées.

On peut estimer, en effet, que tout « dépouillement évolutif » s'effectue en sens inverse d'une « progression involutive » conduisant les caractéristiques en cause, de leur formule initiale, pluripotentielle et moyenne, vers leur formule terminale, médiane et irréversiblement fixée, ainsi : de $I_{02}I_{02}I_{02}I_{02}$ vers III dans le cas des genres.

Or cette formule médiane peut être considérée à la fois : 1^o comme non évoluée puisqu'elle demeure située sur l'axe médian du phylum, 2^o comme traduisant un équilibre morphologique optimal, puisque cet équilibre est le seul qui puisse être obtenu indépendamment de toute action du milieu.

Si l'on traduit par :

$x + 1$, x étant la somme des valeurs descriptives, le degré adaptatif (de 0000 vers 2222) correspondant au numéro d'ordre (purement arbitraire) des cohortes ;

$y + 1$, y étant le nombre des valeurs x , moyennes ou médianes, le niveau d'involution (inverse du niveau d'évolution) ;

la distribution numérique des genres se présente comme il suit :

$x + 1$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	total
$y + 1 = 5$	1	1
4	.	.	.	4	.	4	.	.	.	8
3	.	.	6	.	12	.	6	.	.	24
2	.	4	.	12	.	12	.	4	.	32
1	1	.	4	.	6	.	4	.	1	16
total	1	4	10	16	19	16	10	4	1	81

De surcroît, chez les Andropogonées (Andropogoninées) ainsi très probablement que dans toute autre sous-tribu comparablement riche en types génériques, ces caractéristiques doivent être successivement redéfinies, dans une progression d'affinement morphologique et d'efficacité fonctionnelle.

Finalement, chez les Andropogonées peuvent être distingués à l'intérieur du schéma évolutif des genres : quatre niveaux archaïques et un à quatre niveaux actuels.

A — Du niveau le plus inférieur se sont détachés les *Dimeria* : sans doute en un temps où la spécification tribale était encore inachevée. On rencontre ainsi dans ce genre une juxtaposition de caractéristiques, dont les plus importantes, taxinomiquement, suffisent à en faire des Andropogonées certaines, mais dont plusieurs autres, fort visibles, ne se retrouvent que chez les Panicées, tribu voisine.

B — Le niveau suivant est essentiellement celui dont procède le vaste complexe rottboellio-ischaemoïde. Les surspécialisations de détail y abondent : squelette spicaire excavé ou dorsalement aplati, dédoublement des épillets basaux fertiles, ornementation excessive des glumes, etc. Les sous-spécialisations fondamentales y sont aussi nombreuses, établissant notamment une gamme continue de variation

dans la disposition des épillets : spiralée (*Rottboellia* s. s.) à unilate-rale (*Ischaemum* s. s.).

Se sont détachés à ce niveau :

1^o les *Rottboellia* vers la zoophilie et les *Ischaemum* vers l'anémophylie, en ségrégation large mais imparfaitement achevée ;

2^o depuis les formes prérottboellioïdes une petite partie des *Schizachyrium*, de section *Salzmannia* ;

3^o depuis les formes préischaemoïdes,

a) très probablement la totalité des *Pogonatherum* plus une petite partie des *Saccharum*, de section *Pseuderiochrysis*, et l'unique *Bhidea*,

b) la très grande majorité des *Sehima* et le genre *Thelephogon*,

c) dans le prolongement conjoint des *Sehima* et *Pogonatherum*, les *Apocopis* sensu stricto,

d) une très petite partie des *Cymbachne* sensu stricto ;

4^o dans le prolongement conjoint des tendances rottboellioïde et ischaemoïde,

a) les *Apluda*,

b) la séquence *Elionurus* → *Vossia* ;

5^o indépendamment du complexe précité, les *Arthraxon*, dont le squelette spicaire, gracile et articulé, porte des épillets très irrégulièrement géminés ou solitaires, dont en outre l'arête glumellaire, plus ou moins développée, naît d'une bifurcation dorsale de la nervure médiane alors que dans tous les autres genres elle en est la prolongation.

C — Nous caractériserons le troisième niveau de détachement évolutif par des épis au squelette inarticulé mais banalement gracile.

Se sont détachés à ce niveau :

1^o vers la zoophilie, les *Trachypogon* et, dans leur prolongement recombiné avec les tracés voisins du niveau suivant, les *Themeda* de section *Iseilema* ;

2^o vers l'anémochorie quelques formes primitives du genre *Sorgum* dont subsistent les rares représentants de la section *Astenochloa* ; dont procèdent en outre, pour partie sans doute assez faible puisque ce déterminisme héréditaire de l'épi non articulé n'affecte que des formes annuelles, tous les sorgos cultivés ;

3^o en recombinaison avec les ischaemoïdes du niveau précédent, les rares *Apocopis* de section *Lophopogon* et l'unique *Sehima* de section *Pogonache* ;

4^o en recombinaisons diverses et parfois encore variables, non seulement avec ces mêmes ischaemoïdes, mais encore avec les tracés voisins d'un niveau ultérieur, E, les assez nombreux *Saccharum* à épi non ou imparfaitement articulé.

D — Nous détacherons depuis ce niveau supérieur des Andropogonées archaïques l'ensemble des genres ou espèces dont les épis tendent, surévolutivement, à devenir pseudospiculaires, vaste complexe, où l'on peut identifier trois groupements plus ou moins distincts :

1^o depuis les *Heteropogon* zoophiles, séquences subcontinues vers

a) les *Themeda* sensu stricto,

b) les *Hyparrhenia* de sections *Exotheca* et *Ruprechtia* ;

2^o depuis les *Sorgum* anémophiles, double séquence subcontinue vers les *Chrysopogon* puis les *Capillipedium*, plus une irradiation possible vers quelques *Saccharum* de section *Eccolopus* ;

3^o par conjonction de tendances plus ou moins directement dérivées des deux précédentes,

- a) nombreux *Hypogynium*, notamment de section *Pobeguinea*,
- b) faible partie du déterminisme héréditaire propre à l'espèce *Anatherum bicornis*.

Dans le stade évolutif présumé actuel, on peut encore différencier quatre niveaux probablement successifs, mais dont chacun s'identifie alors à la ségrégation d'une caractéristique définie du genre.

E — Les épillets basaux sont souvent stériles ($G.1 = 0$) chez les *Dichantium*, dont dérivent pour partie les rares *Hyparrhenia* de section *Dibarthria*. Les épillets pédicellés peuvent être fertiles ($G.1 = 2$) ou pourvus d'un rudiment d'ovaire plus ou moins visible chez de nombreux *Andropogon* à inflorescence plus ou moins abondante et qui semblent ainsi constituer une ébauche résiduelle des *Saccharum* proprement dits, ainsi que des autres sections de ce genre où se rencontrent également des épis parfaitement articulés.

F — Les épillets sont insérés en spirale plus ou moins irrégulière et lâche ($G.2 = 0$) sur les épis, surévolués ou non, des *Hypogynium*. Ils sont, en revanche, plus ou moins nettement insérés sur un seul côté de l'épi ($G.2 = 2$) chez les *Cymbachne* non ischaemoïdes.

G — Les épis sont monopodialement géminés ($G.3 = 0$) dans les formes typiques d'*Anatherum* et toujours ainsi dans la séquence qui en procède vers les *Hyparrhenia* non réévolués puis vers les *Cymbopogon*. Les épis se disposent en racèmes plus ou moins abondants et complexes, parfois paniculés ($G.3 = 2$), dans le genre *Leptopogon*.

Le *Lasiorrhachis hildebrandtii*, seule espèce d'un genre endémique malgache, peut procéder directement du prototype *Leptopogon*; on peut encore y voir le résultat d'une hybridation d'un *Hyparrhenia* récent avec le reliquat d'une hybridation beaucoup plus ancienne, entre *Sorghum* primitifs et *Trachypogon*... Ou encore une forme aberrante de *Dichanthium*. Nous insistons sur ce point pour souligner que l'étude réelle des parentés évolutives ne peut être sérieusement fondée que sur une étude statistiquement comparative des peuplements naturels et des hybrides artificiellement obtenus à partir de tels peuplements.

H — Ce dernier niveau, supérieur, peut être assigné à la grande majorité des *Schizachyrium*, genre exactement médian pour ses trois premières caractéristiques, mais dans lequel varie encore largement l'épaisseur des articles et pédicelles ($G.4 = I_{02}$).

Il est malaisé de comparer notre schéma ⁽¹⁾ et celui publié par

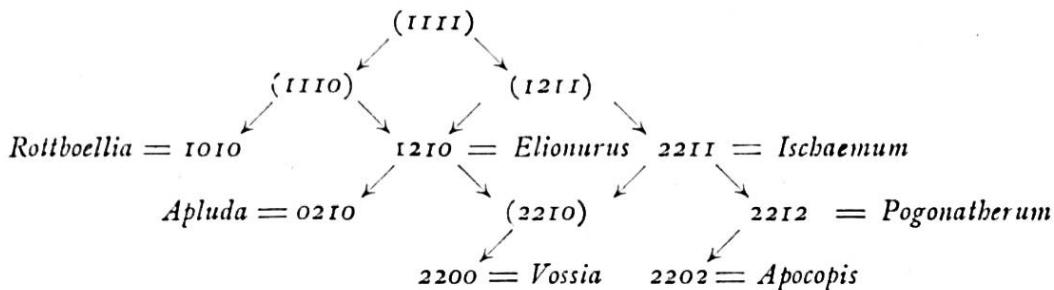
(1) Ce schéma et une centaine d'autres définissant soit la forme adaptative et la séquence évolutive des unités employées, soit leur distribution et variation géographiques ont été mis au point avec une élégante minutie par M. Bernard Hardy, dessinateur-cartographe de l'O. R. S. T. O. M. On pourra s'étonner de n'en trouver aucun reproduit dans cet ouvrage; ceci tient à deux raisons principales : d'une part, ces schémas sont des outils de travail plutôt que des résumés illustratifs ; d'autre part, ils doivent être employés à l'analyse d'autres groupes — et aussi différents que possible de celui traité dans cette monographie — avant de pouvoir être considérés effectivement comme les outils à même de résoudre tous les problèmes que pose le classement complet, logique et pratique à la fois, des végétaux phanérogames.

Hackel (1889 : tab. II) à partir d'hypothèses uniquement fondées sur les affinités morphologiques apparentes : « tabula affinitatis (partim probabilitate genealogica) ... » et une très différente subdivision systématique. Nos principales séquences, toutefois, se retrouvent sur ce tableau (mais parfois inversement orientées) ainsi que nos groupements marginaux : centrés sur les genres *Rottboellia*, *Ischaemum*, *Saccharum* et *Dimeria*. La principale différence résulte de ce que nous avons « rassemblé » ces genres marginaux et, en revanche, divisé l'unique genre central, *Andropogon*, admis par Hackel ; dans notre hypothèse, les différences morphologiques doivent être estimées, non d'après leur amplitude apparente, mais en fonction de leur efficacité fonctionnelle.

Dans la distribution générale par cohortes, adaptatives, et degrés d'involution (voir p. 404) les formules centrales ou typiques de nos 29 genres d'Andropogonées se regroupent comme il suit :

	... 1.	... 2.	... 3. 4.... 5..... 6....	... 7.	... 8.	... 9.	total
5					1111					1
4				0111 1011		1112 1121				4
3			1010		0112 0121 1012 1021 1102		1212 1221			12
2				0012 0102 0201 0210	1201 1210 2101		2211			
1						1022		2122 2212		7
total	0	0	1	6	12	3	4	2	1	29

Les liaisons évolutives entre ces points théoriques forment un réseau très complexe. Nous nous bornerons à indiquer sommairement celui qui se rattache au niveau d'évolution rottboellio-ischaemoïde (B, p. 404) :



I^o b) Représentation normale de l'évolution des familles.

Dans tout individu, nous l'avons déjà souligné (introduction, p. 20), les divers caractères de sous-famille, tribu, genre, espèce... évoluent indépendamment les uns des autres. Tout individu devrait donc être schématiquement matérialisé par une superposition de feuillets transparents, chacun portant un seul éventail, à 3, 5, 9, 17... branches simples, une seule de ces branches dans chacun des feuillets menant à un point lui-même entouré, selon le degré de fixation du caractère correspondant, par une auréole plus ou moins complexe et large.

Cependant, si l'on veut représenter les familles et non plus définir

les individus, le schéma classique, en éventail à branches successivement de plus en plus ramifiées, est le seul commode.

Nous ne disposons pas d'un nombre suffisant de familles systématisées selon notre propre méthode pour insister longuement sur la forme de ce schéma, qui doit être constamment la même si l'on veut disposer de descriptions évolutives, résumées, comparables entre elles. Un certain nombre de points peuvent être pourtant tenus pour acquis.

Il est, notamment, impossible de fournir une représentation correcte de ces éventails évolutifs dans un plan. Chacun des points, en effet, où se terminent les branches d'un même stade, sont théoriquement équidistants de l'origine phylétique (familiale). Aux coordonnées usuelles, soit x pour l'adaptation et y pour l'involution (voir ci-avant, p. 404), doit donc venir s'ajouter une coordonnée de compensation (ou d'efficacité spécialisatrice) z , telle qu'aux termes de chacun des stades évolutifs, 1, 2, 3... la distance de tous les points $P_1, P_2, P_3\dots$ représentatifs des sous-familles, tribus, cohortes... au point commun d'origine O , soit une constante, $K_1, K_2, K_3\dots$ généralement définie par : $\overline{OP} = K = (x^2 + y^2 + z^2)^{1/2}$.

Le système ainsi construit se développe donc dans un quart de sphère. Sa projection dans le plan xv reproduit la forme classique des éventails évolutifs. Sa projection dans le plan xz fournit un schéma⁽¹⁾ plus complexe mais qui nous semble mettre beaucoup plus clairement en valeur les groupements adaptatifs et leur degré moyen d'involution (ou d'évolution proprement dite). Nous espérons pouvoir un jour, dans le cadre d'un Genera Phanerogamarum, disposer d'un nombre de ces schémas, volumétriques et projetés, suffisant pour en apprécier correctement l'efficacité systématique. A leur échelle, les différences des degrés évolutifs à l'intérieur d'un même stade peuvent être assimilées à la courbure du quart de sphère dans l'auréole entourant chaque sommet de branche : nulle pour les cohortes extrêmes, simple et à 4 points pour les cohortes 2 et 8, double et à 6 + 4 points pour les cohortes 3 et 7..., etc.

II^o Définition réciproque des groupements taxinomiques et des milieux qui les hébergent plus ou moins partiellement.

Il convient tout d'abord de préciser *comment le milieu peut agir sur l'évolution apparente des espèces*. Les généticiens admettent un ordre de grandeur, moyen, voisin de 1/500 000 pour la probabilité d'une mutation. Dans notre système, toute mutation s'identifie à l'actualisation d'une valeur adaptative, neutre ou spécialisée (0, 1, 2), normale ou surévoluée. Un tel ordre de grandeur suffit largement aux raisonnements du systématicien : il y a beaucoup plus de 500 000 graines de pin maritime en vol chaque automne au-dessus des Landes⁽²⁾ et ainsi au moins une possibilité de mutation dans cette minime partie de l'espace et du temps sur lesquels s'étend l'évolution de cette espèce de pin. Donc l'actualisation de toutes les valeurs potentielles conte-

(1) Ce schéma-type a déjà été publié (Roberty 1953 : 10).

(2) L'existence de mutations encore actuelles dans ce cas particulier est, notamment, prouvée par ce fait que les résines recueillies à partir de ces pins, apparemment de même forme dans la même espèce, peuvent être tantôt lévogyres et tantôt dextrogyres.

nues, à raison de 3 par caractéristique, dans un caractère plus ou moins complexe est, pratiquement, une certitude. Des formes correspondant à ces divers arrangements de valeurs (0, 1 ou 2) il s'en trouvera toujours une de mieux adaptée que ses concurrentes dans un milieu déterminé. Du fait de cette meilleure adaptation, elle croîtra plus vite, grainera plus abondamment, occupera un plus grand espace... Peu à peu sera dominante, puis caractéristique et enfin exclusive. Dans un biotope voisin un autre écotype étant le mieux adapté, peu à peu les différences de milieu seront traduites par une différence morphologique entre unités de même ascendance.

Le milieu ne crée pas. Il accepte et alors favorise plus ou moins les expansions ultérieures. Plus souvent il refuse mais telle forme ou tel détail morphologique déjà irréversiblement actualisés, non pas en bloc des groupes ou des caractères encore pluripotentiels. Ainsi exerce-t-il une action sélective : de tri, d'encouragement si l'on veut ; modélant l'apparence des populations, mais non pas les réalités héréditaires dont elles procèdent.

Il est donc possible de définir un milieu biogéographique d'après sa végétation et, réciproquement, de prévoir la distribution ou le comportement des diverses formes d'une même espèce dans un milieu préalablement et correctement défini.

Bien entendu, cette *définition du milieu en fonction de sa végétation* (naturelle ou cultivée) doit être faite par statistiques. Or toute statistique ne peut être valable que si elle est fondée sur un système homogène et d'unités de même ampleur.

Prenons le genre *Combretum* tel qu'il est analysé en espèces dans la deuxième édition du Flora of West Tropical Africa (Keay, 1954, I : 264-275). Il y est distingué 49 espèces, dont certaines diffèrent par une caractéristique minime, ainsi les plus ou moins grandes longueur et densité de l'indument péricalicinal dans le cas des *C. platypteron* et *C. mooreanum*. D'autres, en revanche, diffèrent quant à de nombreuses caractéristiques majeures, ainsi les *C. racemosum* et *C. glutinosum* par : leur port, lianescent ou arborescent ; les disposition et forme de leurs inflorescences ; les dimension et couleur de leurs pétales et la présence ou l'absence de bractées colorées. Il est bien évident que la présence en un même milieu des *C. platypteron* et *C. mooreanum* n'aura pas, quant à l'acceptation par ce milieu du genre *Combretum* dans son ensemble, une signification comparable à celle qu'y auraient, simultanément présents, les *C. racemosum* et *C. glutinosum*⁽¹⁾.

Même après un regroupement systématisé des espèces, ces inégalités quantitatives entre leurs limites ne peuvent être évitées.

Entre les espèces telles que nous les définissons, la disparité morpho-

(1) Dans cet exemple, les formules spécifiques sont les suivantes (Roberty 1952 : 19) :

C. glutinosum = 2222.2212,
C. racemosum = 2000.0000,

C. constrictum = 0010.0000 = *C. mooreanum* + *C. platypteron*. On voit que la présence simultanée, ainsi au Fouta-Djallon sur latérite friable, des deux premières espèces implique une « recevabilité » locale du genre égale à 0,8102 (13/16). Alors que celle, commune dans les friches périforestières, des deux dernières, la réduit à 0,1875 (3/16).

logique peut être estimée en faisant la somme des différences entre les valeurs adaptatives de leurs huit caractéristiques. Toujours égale à 2 au niveau initial d'évolution (ainsi entre 1111.1101 et 1101.1111 ou 1121.1111), cette somme peut varier de 16 à 2 sur son niveau extrême (0000.2222 et 2000.2222 ou 2222.0000). Ceci revient à dire que, même après une hiérarchisation systématique dominée par le souci d'aboutir à des unités comparables, deux espèces du même genre pourront être huit fois plus différentes entre elles que deux autres espèces de ce même genre.

Il est donc logique de choisir les valeurs adaptatives des caractéristiques d'espèce comme unités de compte dans les relevés biogéographiques, non pas les espèces elles-mêmes.

De nombreux relevés biogéographiques sont déjà disponibles. Qu'ils aient été établis selon la méthode « sociologique » de Braun-Blanquet (1928) ou en agrément avec le « spectre biologique » de Raunkiaer (1907), tous ont pour unités de compte les espèces usuellement admises. Il en résulte un défaut général d'efficacité, indépendant de la conscience et de la compétence apportées à leur établissement sur le terrain.

Pondérer comparativement les degrés d'anémochorie ou aridité, de zoothorie ou pluviosité, fournis par les caractéristiques d'espèces appartenant à des genres différents et, plus encore, à des tribus ou familles différentes est certainement très difficile. On ne peut espérer y parvenir que dans de nombreuses années, une fois complètement achevée la définition détaillée, dans le temps et l'espace, de l'évolution des Phanérogames. Le problème, toutefois, d'une définition des milieux par leur végétation peut trouver sa solution dans des relevés sélectifs et non pas exhaustifs : toute association végétale se définit pratiquement par un petit nombre de plantes caractéristiques et la signification de ces plantes, quant à une définition générale du milieu, varie mais selon des lois relativement simples. Nous allons maintenant tenter de le montrer.

Les distribution et variation géographiques (ou biogéographiques) d'un groupement taxinomique bien défini peuvent se résumer par des conventions graphiques très simples ; ainsi, dans les divers milieux pris en compte, représentés par des carrés égaux (puisque ces milieux correspondent à des unités présumées équivalentes), les deux diagonales représentant, l'une la zoophilie, l'autre l'anémoophilie, seront tracées avec une épaisseur proportionnelle au décompte de leurs valeurs dans ce milieu. Nous avons établi ces schémas, dans le cadre général d'une planisphère simplifiée à très petite échelle, pour tous les genres d'Andropogonées comme pour toutes leurs espèces.

Ces schémas permettent une reconstitution du passé des genres et, partiellement tout au moins, des espèces, dans la mesure où les hypothèses de Vaviloff (1922) et de Willis (1922) sont correctes. Nous les croyons telles.

Selon Vaviloff, le « berceau » géographique d'une espèce ou d'un genre demeure sa localité de variation maximum : immédiatement visible sur nos schémas, qui indiquent, pour chacun des compartiments géographiques admis, le nombre des valeurs adaptatives présentes relativement à leur maximum théorique.

Selon Willis, l'âge d'un genre peut être estimé d'après la disconti-

nuité de son aire, elle-même naturellement liée au degré actuel de spécialisation de ses espèces, donc à l'inverse de leur niveau d'involution (voir p. 404) : nombre des valeurs τ relativement à celui, total, des valeurs τ , o ou z .

Dans l'exemple du genre *Hyparrhenia*, notre schéma de distribution et variation géographiques et le décompte dont il procède mettent en évidence un berceau localisé au SE du lac Tchad, entouré par une aire de grande variabilité largement étendue sur toute l'Afrique intertropicale. L'indice d'après Vaviloff y est partout voisin de l'unité, c'est-à-dire du maximum. L'indice d'après Willis est égal ou faiblement inférieur à l'unité ; ceci indiquant un genre en pleine continuité d'expansion : adulte. Au N, bassin méditerranéen, comme au S, Afrique australe, de cette aire, ne se retrouvent plus qu'environ les deux tiers des valeurs adaptatives. Dans les deux cas, le manque affecte surtout les adaptations orientées vers la zoothorie : indice d'une localisation sur sols ou sous climats plutôt arides — et l'observation directe confirme ce fait. Le genre, cependant, conserve, d'après son indice d'âge (0,9 à 1), un aspect adulte. A l'E comme à l'W, en revanche, cet indice d'âge devient très différent pour un indice de variabilité dans les deux cas très faible (voisin de 0,5, le minimum théorique étant égal à 0,25). En Amérique ne se rencontrent que des espèces très spécialisées, en Asie que des espèces adaptativement neutres ; l'indice d'après Willis traduit ce fait, égal à 1,5 dans le premier cas et à 0,5 dans l'autre, en moyenne.

Dans l'exemple du genre *Ischaemum*, à partir d'un berceau localisé en Chine subtropicale, peuvent être assez facilement identifiées des irradiations maritimes et zoothories sur le pourtour de l'océan Indien et les îles occidentales du Pacifique, continentales et anémochores vers l'Asie septentrionale et centrale : indice (extrêmes) voisins de 0,4 pour la variabilité, de 0,25 pour la spécialisation en Mongolie, contre 0,8 et 0,9 respectivement en Micronésie.

Il n'est pas utile de multiplier ces exemples. Pour l'instant ils ne constituent que des indices. On peut imaginer à partir d'eux : pour les *Hyparrhenia*, nés en Afrique centrale, une extension vers l'Asie limitée au temps où le genre était encore juvénile, une immigration vers l'Amérique postérieure à sa découverte par Christophe Colomb ; pour les *Ischaemum* une irradiation continentale très ancienne, utilisant surtout le vent, de nos jours nulle ou presque alors que la colonisation, depuis le même berceau en Chine subtropicale, des îles et côtes lointaines s'effectue encore de nos jours, après avoir attendu les premiers navires et, pour s'y embarquer, un développement maximum des dispositifs préhensiles inscrits dans les potentialités héréditaires des fruits (akène plus glumelles et glumes). Cependant rien de tout cela n'est prouvé, dans l'état présent des connaissances et de leur synthèse comparative.

Il est néanmoins possible, dès à présent, pratiquement, à partir de tels schémas concernant le groupe en cause ou un groupe morphologiquement et biogéographiquement voisin, de prévoir le comportement probable de ses écotypes dans les biotopes divers où ils peuvent vivre. Ainsi les schémas relatifs au genre *Gossypium* indiquent une aire-berceau, à variabilité maximum, couvrant toute la surface émergée du globe entre les tropiques ; il en résulte qu'entre les tropiques toute fixation génétique de lignées agricoles améliorées demeure pratique-

ment impossible ; effectivement la culture du cotonnier n'est rémunératrice que sur les limites extrêmes de l'aire du genre et, devenue alors possible, l'étude corrélative des formes et des milieux montre que le delta du Nil présente les conditions requises à un développement optimal de cotonniers à longue soie (*G. barbadense*), de même que le climat du Texas favorise particulièrement certains cotonniers à moyenne soie (*G. hirsutum*).

III. Résumé des conclusions de méthode ; leur valeur éventuelle dans la recherche d'une loi générale de la nature, commune à la matière et à la vie.

Pour obtenir des classements biologiques maniables et cohérents, quatre hypothèses fondamentales, elles-mêmes fondées sur plusieurs vérités d'expérience ou de raison, nous semblent nécessaires et suffisantes.

1^o Origine et isolement des phylum évolutifs.

a) Tous les êtres vivants d'un même groupe général (par exemple celui des végétaux Phanérogame) dérivent non tant d'un même ancêtre que d'un même ensemble de potentialités organisatrices.

b) Les plus grossières de ces potentialités s'actualisent avant les plus fines, de même qu'une eau boueuse, mise au repos, dépose d'abord ses sables et ensuite ses argiles.

c) Toute actualisation héréditairement définitive d'un caractère quelconque, organique ou fonctionnel, suffit à isoler du complexe initial un ensemble, physiologiquement complet, d'impulsions organisatrices. Ainsi apparaissent successivement, à partir d'un déterminisme primaire progressivement affiné, des ensembles évolutifs isolés les uns des autres.

2^o Constitution physiologique et analyse fondamentale des êtres vivants.

a) Toute vie résulte du jeu combiné d'un petit nombre de fonctions physiologiques fondamentales.

b) La diversité des êtres vivants repose sur celle de ces combinaisons fonctionnelles.

c) Cette diversité prouve que les fonctions physiologiques fondamentales, dans l'ensemble des êtres vivants, évoluent indépendamment les unes des autres. Chacune d'entre elles peut donc être assimilée à un « caractère » évolutif.

d) Toute fonction s'analyse en processus plus ou moins nombreux, créant (et servis par) un plus ou moins grand nombre d'organes. Ainsi tout caractère évolutif peut-il être considéré comme constitué par un plus ou moins grand nombre de « caractéristiques » adaptatives.

3^o Support matériel et comportement évolutif des impulsions héréditaires.

a) Toute impulsion héréditaire peut s'analyser en facteurs simples (mendéliens) précisément attachés sur des éléments matériels (gènes) contenus dans le noyau des cellules vivantes.

b) Chacun de ces facteurs, potentiels, n'est susceptible que de trois

expressions actualisées (que nous avons symbolisées par o , 1 et 2), dont une médiane et deux diamétralement opposables.

c) Le nombre des éléments matériels qui supportent ces facteurs augmente irréversiblement dans un phylum évolutif et, semble-t-il, toujours par dédoublement.

d) Ce comportement évolutif des impulsions héréditaires peut donc se concevoir sous la forme générale d'un développement trinomial tel que celui de : $(a + 1 + 1/a)^y$ où $y = 2^{x-1}$, x lui-même étant toujours un nombre positif et entier.

4^o Traduction systématique des impulsions héréditaires et des réactions du milieu.

a) Pour fournir à la hiérarchie systématique une armature précise et constante, il est nécessaire et légitime d'admettre que toute actualisation définitive d'un caractère ($2^o\ c$) correspond à l'achèvement d'un stade évolutif.

b) Tout stade évolutif ainsi entendu a pour numéro d'ordre l'exposant secondaire, x , du développement trinomial précédemment indiqué ($3^o\ d$).

Le nombre des caractéristiques ($2^o\ d$) réunies dans le caractère actualisé à ce stade est pour sa part égal à celui de l'exposant primaire $y = 2^{x-1}$.

Chacun des termes successifs du développement trinomial ($a^y, a^{y-1} \dots 1/a^{y-1}, 1/a^y$) correspond à une valeur adaptative, globale, du caractère en cause ; leur nombre est égal au double de l'exposant primaire augmenté de l'unité ($C = 2^y + 1$).

Chacune de ces valeurs globales est susceptible d'une à plusieurs expressions morphologiques, « isoadaptatives », en nombre égal à celui du coefficient correspondant ($1 a^8, 8 a^7, 36 a^6 \dots 1 a^{-8}$) dans le développement trinomial ; leur nombre total au stade x est égal à 3^y .

c) Il existe ainsi quatre catégories différentes d'unités systématiques.

Les unités préévolutives s'arrêtent à la famille, identifiée ici à un phylum évolutif dérivant directement du complexe initial. En deçà, d'après le degré progressif d'efficacité fonctionnelle et donc de simplicité morphologique des familles qui en procèdent, peuvent être distingués des ordres, sous-classes et classes, secteurs successifs de moins à plus grande amplitude, formant un schéma général pseudo-cyclique.

Les unités évolutives à proprement parler vont de la famille à l'espèce, en quatre stades successifs, comportant chacun :

des unités adaptatives globales, sous-famille, tribu, cohorte, section, et des unités adaptées, morphologiques, sous-famille, sous-tribu, genre, espèce.

Au-delà, les subdivisions et formes d'espèce, les génotypes et phénotypes, forment une quatrième catégorie d'unités, imparfaitement évoluées, donc par nécessité plus ou moins arbitrairement définies.

d) Logiquement, les caractères génétiquement les plus simples rejoignent rapidement et les plus complexes lentement leur statut propre d'équilibre, c'est-à-dire leur actualisation définitive. En fait, la vitesse de cette évolution peut être accélérée par l'action du milieu : tout dépaysement géographique et toute surspécialisation morphologique résultante correspondant à un vieillissement supplémentaire (même s'ils provoquent, surévolutivement, un retour apparent aux

formes primitives du phylum). Ainsi l'action d'un milieu donné peut s'exercer plus intensément sur tel ou tel des caractères évolutifs et tel genre encore imprécis en un lieu donné pourra néanmoins y inclure des espèces déjà très précises.

En bref, ce que nous savons de l'évolution biologique nous permet d'admettre :

1^o l'existence d'une réserve générale de ces potentialités organisatrices qui sont l'essentiel de la vie ;

2^o la coexistence dans tout être vivant d'impulsions indépendantes, combinées dans un ensemble physiologiquement fonctionnel ;

3^o la soumission générale de ces impulsions, héréditaires, à un rythme simple et constant d'évolution adaptative ;

4^o la possibilité subséquente d'une hiérarchie systématique décalquée sur ce rythme homogène et simple.

Ce sont là nos quatre hypothèses fondamentales.

* * *

Est-il possible, utile ou nécessaire d'aller plus outre : de donner à ces hypothèses de méthode une forme philosophique, tendant à définir des causes premières et non plus seulement un système commode pour le classement des végétaux Phanérogames ainsi, peut-être, que de tous les autres groupes majeurs d'êtres vivants ?

Quant à l'utilité, la nécessité même, il semble permis d'être affirmatif.

Pour Jeannel (1950 : 58) : « L'hérédité des caractères acquis est un fait qui s'impose. » Pour Caullery (1950 : 219) : « L'hérédité des caractères acquis... est aujourd'hui écartée par les résultats de l'observation. »

Ces deux citations, empruntées à des ouvrages de maîtres, non seulement d'égal renom, mais encore d'un indiscutable savoir, suffisent à résumer une discussion déjà ancienne mais encore très vive.

Cependant, de Cuvier et Lamarck jusqu'à Lyssenko et Huxley, cette discussion a, pendant cent cinquante ans, été sans cesse alimentée en arguments nouveaux fondés sur des observations de plus en plus nombreuses et précises.

Subsist-il des inconnues ? Certainement.

Malgré les récents et très grands progrès de la chimie macromoléculaires (cf. Vendrely 1957), la définition physico-chimique des gènes et de leur action à distance demeure inconnue. Rien cependant, parmi les faits connus, cytogénétiques ou biochimiques, ne permet de prévoir que soit un jour contredite la définition, pragmatique, déjà ancienne (1946 : 308) que nous avons donnée des gènes : foyers ponctuels d'énergie susceptibles de régler l'ontogénèse en déterminant ses cadences.

Le rôle des rythmes physiologiques dans le développement des individus, donc dans l'adaptation au milieu, est de mieux en mieux connu et son importance, corrélativement, de moins en moins discutée (cf. Baillaud 1958). Les généticiens les plus orthodoxes admettent que « beaucoup de gènes affectent la vitesse des processus de développement » (Huxley 1950 : 15). Il peut être encore trop tôt pour affirmer, à toutes les échelles d'observation (et donc de raisonnement) propres aux diverses disciplines biologiques, que tout progrès adaptatif est sous-tendu par l'abréviation d'un processus ontogénique et donc par une décélération de ses réactions physico-chimiques, moins nombreuses et ainsi plus fines. Cependant, à l'échelle de raisonnement

propre aux systématiciens, depuis les premières affirmations de Pavlov (1901), la plupart des spécialistes de l'évolution biologique ont peu à peu admis que les caractères adultes des êtres vivants actuels correspondent aux caractères juvéniles des formes ancestrales dont ils procèdent (cf. Bolk 1926, Gaussen 1937, Vandel 1949, de Ferré 1952, De Beer 1958).

Or, logiquement, cette vérité correspond à une donnée essentielle de l'hypothèse évolutive elle-même : « Qu'on prodigue le temps, tout le possible arrive » (Amiel ex Guye 1922 : 1). Qu'est une évolution sinon l'apparition progressive (dans un système clos) des possibilités d'abord les plus et ensuite les moins probables !

Ainsi, quant aux lois générales de l'évolution biologique, les vérités d'expérience et les vérités de raison semblent à présent très près de leur point de convergence. Il peut donc être temps d'en faire la synthèse.

La méthode que nous proposons est-elle à même de faciliter cette synthèse ?

Une première objection naîtra de la différence que nous établissons entre unités d'adaptation et unités de forme.

Avant d'en bien saisir l'utilité pratique nous l'avions trouvée dans Linné, fondateur indiscuté des classements systématiques appliqués aux sciences naturelles. Telle que l'expose, toutefois, la Philosophie botanique (1751), elle est devenue à peu près incompréhensible, en raison d'un vocabulaire scholastique et d'une dialectique purement médiévale encore et non pas cartésienne. Cependant l'étymologie même des mots espèce et genre, qui servent de base aux classements linnéens, suffit à indiquer entre eux une différence d'essence et non pas seulement de hiérarchie. *Genus* ou *genos* indique un lien permanent de parenté. *Species*, en grec *phenos*, traduit l'idée d'une apparence fugitive. Entre ces deux mots existe ainsi une différence analogue à celle du noumène et du phénomène dans la classique allégorie de Platon (*République*, livre 7) : toute réalité ne nous est perceptible que par son ombre, dansant au mur de la caverne où l'imperfection de notre esprit nous tient captifs. La typographie même du *Species plantarum*, dans ses trois éditions linnéennes (1753, 1762, 1763) met en relief cette différence par un artifice typographique très marqué : titres en capitales et dans le corps du texte pour les genres ; italiques, mineures et rejetées dans les marges, pour les espèces.

Pour des raisons d'ordre pratique, nous avons conservé aux genres le sens qui leur est accordé depuis plus d'un siècle : celui d'un groupe d'espèces. En revanche, nos tribus et leurs sous-tribus, nos cohortes et leurs genres, nos sections et leurs espèces, reconstituent ce dualisme essentiel de la nomenclature linnéenne.

Une seconde objection naîtra du sort particulier que nous assignons à ces unités majeures de classement dites préévolutives.

Nous pouvons y répondre par une constatation expérimentale, empruntée au domaine de l'embryogénèse animale et non pas de l'évolution végétale⁽¹⁾ mais cependant, nous semble-t-il, suffisante à nous justifier sur ce point.

(1) Il semble, en effet, n'exister chez les végétaux supérieurs que des spécialisations adaptatives : « ... les cellules végétales vivantes sont généralement capables de

Dans le développement des embryons animaux, les tissus de protection se spécialisent avant tous autres. Ils sont et demeurent caractérisés par une vitesse maximum de cicatrisation, alors que cette vitesse est nulle pour les tissus nerveux, qui se spécialisent les derniers. Ultérieurement, chacun de ces grands groupes de tissus évolue en subissant des spécialisations adaptatives : ainsi les épithéliums de protection se divisent en épidermes externes et, à l'extrême opposé, en muqueuses internes. Dans la spécialisation primaire, celle qui conduit pour commencer aux épithéliums et pour finir aux neuromes, joue seulement une différence de temps. Dans les spécialisations secondaires, celles qui mènent, par exemple, aux épidermes ou aux muqueuses, joue aussi une différence de lieu.

De même, dans notre système, les unités préévolutionnaires (famille et en deçà) ne se spécialisent que dans le temps, alors que les unités intraphylétiques (sous-famille et au-delà) se spécialisent à la fois dans l'espace et dans le temps. Certes, comparaison n'est pas raison ; il est pourtant communément admis et très probablement légitime d'interpréter les lois générales de la phylogénèse à la lumière de constatations, moins générales, d'ordre embryogénétiques (références Bolk, Vandel, etc., p. 415).

Ceci admis, l'on pourra objecter encore que nos deux schémas de spécialisation, l'un purement de temps et à forme spirale (pseudo cyclique), l'autre en éventail aux coordonnées spatio-temporelles, vont à l'encontre d'une croyance générale dans l'unité des lois naturelles.

Nous croyons en cette unité. Nos deux schémas, nos deux modes généraux de raisonnement systématique, loin d'y contredire la démontrent : dans une autre comparaison dont ici la valeur de raison nous semble absolue.

A l'échelle de l'individu, par exemple d'un arbre, l'éternel retour des saisons, schéma cyclique, se combine avec l'éternelle fuite des jours, schéma linéaire, pour engendrer une suite spirale, progressivement amortie, où s'épuise (parfois très lentement) l'impulsion reçue. A l'échelle de l'évolution phylétique, ces mêmes schémas demeurent valables. Toutefois une collectivité, plurale et donc possiblement diverse en un même moment, se substitue ici à l'individu, en un même moment nécessairement un. Mais tout individu prend sa forme de vieillesse en obéissant aux conditions du milieu qui le limite et le nourrit. Dans un autre milieu il aurait pu vieillir autrement. Ainsi apparaît-il comme progressivement dégagé des formes qu'il n'a pas prises : de l'espèce dont il fait partie.

Cette espèce elle-même s'est progressivement dégagée des espèces de même genre et son genre des genres de même tribu... Espèce, genre, tribu, sous-famille sont ainsi des jalons dans le vieillissement général du phylum : des jalons plus que des coupures, essentiellement comparables à ce que sont, chez l'individu, l'enfance, l'adolescence, la matûrité, la vieillesse : *natura non fecit saltus* !

Cette même combinaison de la spire et de l'éventail s'observe encore concrètement dans l'évolution de la population d'un même habitat.

perdre... leur différenciation... Ce caractère les oppose aux cellules animales... La spécialisation d'une cellule végétale paraît donc dépendre... de sa situation dans la plante... » (Buvat 1944 : 216).

Si cet habitat possédait une surface illimitée et sa population des moyens immédiats et illimités de déplacement, tous les êtres vivants possibles y trouveraient place mais, ne se concurrençant pas, ils ne se différencieraient pas. Il n'en est pas ainsi. Dans leur « lutte pour la vie » ces individus concurrents font progressivement appel à toutes les possibilités d'expression morphologique, c'est-à-dire d'adaptation, préincluses dans leur patrimoine héréditaire. Or nul habitat naturel ne constitue un milieu largement homogène. Au cœur de cet habitat se maintiendront, dominent et, pour finir, demeureront seules des formes de plus en plus spécialisées sur l'adaptation localement optimale : schéma involutif en spirale fermée (voir p. 409). Sur les marges, diverses, de cet habitat se rassembleront pour ensuite émigrer plus loin, dans la même direction biogéographique, des formes elles-mêmes de plus en plus diversement spécialisées : schéma évolutif, en éventail ouvert ; dont résulte une diversification adaptative et non pas, comme on l'écrit trop souvent, déterminée par une adaptation diversificatrice.

Pendant un certain temps, cette diversité demeure continue. Peu à peu cependant l'involution progressive des populations, diversement localisées, se combine avec leur prééminence adaptative pour éliminer les formes intermédiaires, adaptées de manière imprécise. Ainsi la diversité discontinue des espèces vivantes est-elle un résultat de la mort et non de la vie : mort d'un nombre immense, non seulement d'individus effectivement nés, mais encore d'espèces demeurées ou non à l'état d'ébauche, selon qu'elles auront ou non trouvé place dans leur habitat préférentiel.

Or cet habitat, préférentiel d'abord mais que le jeu naturel de l'involution progressive peu à peu rend obligatoire, varie lui-même sous l'action, généralement lente, parfois subite, de nombreux facteurs : géophysiques, météorologiques ou même biologiques. Or toute involution correspond à une « perte de fonctions » (Lwow 1943) : de fonctions localement et momentanément inutiles. Ainsi la moindre variation générale du milieu provoquera la mort des derniers représentants, surspécialisés, de ses espèces vieillies : devenues incapables de toute réadaptation fonctionnelle.

En admettant que ces explications semblent fournir tout ce qui peut être espéré d'une théorie générale, biologique et biogéographique, de l'évolution, une dernière objection reste à faire.

Qu'en est-il de cette loi générale commune à la matière et à la vie ? Plus précisément, de quelle énergie procèdent ces « potentialités organisatrices » propres, dans le système proposé, à la vie ?

Les physiciens ont créé une théorie générale de l'énergie qui peut se résumer par une seule phrase : dans un système clos, rien ne se perd, rien ne se crée, tout évolue en tendant vers l'équilibre le plus probable du système.

Nous pensons avoir montré que cette définition générale est exactement celle de l'évolution biologique proprement dite : limitée dans ces « systèmes clos » que sont les éventails phylétiques, familles chez les Phanérogames.

Ces éventails procèdent d'un complexe progressif, en spirale ouverte. Leurs branches se terminent par des surspécialisations, ultracondensations en spirale fermée, dont peuvent procéder, surévolutive-ment

rajeunies, de nouvelles expansions. Ce schéma général est exactement celui qu'admettent les astro-physiciens modernes : « big bang » explosif des ultracondensations, provoquant des réexpansions spirales, dont procéderont les fuites éperdues de nébuleuses qui, freinées à la limite présente de l'espace-temps, s'y condenseront à nouveau.

Si telle est bien la loi générale du cosmos, on peut la dire identique à la loi générale de la vie.

Une différence pourtant subsiste : l'énergie propre à la vie est toute de génie organisateur, non pas d'impulsion aveugle. Nous ne répondrons à cette dernière objection que par deux citations empruntées, l'une à un mathématicien, l'autre à un paléontologue, laissant le lecteur libre de juger si ou non cette métaphysique, du premier degré, peut être acceptée par la science actuelle.

« La nature, dans son aspect le plus fondamental, est à quatre dimensions » (Whitehead ex Bell, 1939 : 8).

« Comme toutes choses, dans un univers où le temps s'est définitivement installé... à titre de quatrième dimension, la vie est et ne peut être qu'une grandeur de nature ou dimensions évolutives. Physiquement et historiquement, elle correspond à une fonction, définissant dans l'espace, dans la durée et dans la forme, la position de chacun des vivants. Voilà le fait fondamental, qui requiert une explication, mais dont l'évidence est désormais au-dessus de toute vérification, comme aussi à l'abri de tout démenti ultérieur de l'expérience » (Teilhard de Chardin, 1955 : 151).