Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 94 (1984)
Heft: 1

Artikel: Les recherches sur le genre Phyllanthus (Euphorbiaceae) : acquis et perspectives

Autor: Nozeran, R. / Rossignol-Bancilhon, L. / Mangenot, G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-65873

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: 06.07.2025

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

Botanica Helvetica 94/1, 1984

0253-1453/84/010199-35$1.50 + 0.20/0
© 1984 Birkhäuser Verlag, Basel

Les recherches sur le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae): acquis et perspectives

R. Nozeran, L. Rossignol-Bancilhon et G. Mangenot
Laboratoire d'étude et d'exploitation du polymorphisme végétal associé au C.N.R.S., Bâtiment 360, Université de PARIS-SUD, F–91405, ORSAY Cedex

Manuscrit reçu le 24 Mai 1983

Abstract

Studies on the Genus *Phyllanthus* (Euphorbiaceae): Latest Developments and Perspectives. Bot. Helv. 94: 199–233.

The genus *Phyllanthus* has proved remarkably well-suited to illustrate the general notion of *«movement»* in higher plants. Throughout this genus, movement manifests itself in the analysis of morphological structures and chromosomal counts, and their linkage allows the characterization of the various successive processes taking place in the course of time. It also manifests itself at the level of systematic units, particularly the «species» which appears to be evolving, as the *odontadenius* and *urinaria* complexes. An understanding of this notion implies a study of the morphogenetic movement occurring within the various parts of the individual.

In this article, our aim has been to synthesize and present our most striking results to date. They have been obtained through studies in many various domains (morphology, morphogenesis, caryostematic studies, genetics, and biochemistry).

We conclude with a discussion of the wide perspectives opened up by these experiments, which extend as far as the exploration of the activity of the hereditary material at the various stages of morphogenesis.

Introduction

Le biologiste de notre temps ne peut manquer d'être frappé par l'importance, dans son objet de recherche, l'être vivant, de ce que l'on peut appeler «mouvement». Ce terme étant pris dans son acception la plus large englobe les changements, les modifications qui interviennent dans le vivant, au fil du temps, sans qu'il s'agisse forcément de l'évolution d'une position dans l'espace par rapport à un système de référence.

Comment ce «mouvement» se manifeste-t-il chez les végétaux supérieurs?

Il se traduit au niveau des structures morphologiques dont l'enchaînement permet de concrétiser le déroulement des étapes de la phylogenèse. Bien évidemment, nous pensons aux caractéristiques, aux formes extérieurement discernables mais aussi à d'autres, internes, telle l'anatomie.

En l'absence des fossiles jalonnant son évolution et tout en prenant en compte les enseignements globaux de la paléontologie, on peut retracer, pour un groupe déterminé, des pans importants de son histoire. Une démarche de ce type peut être suivie

Travail dédié au Professeur Claude Favarger, à l'occasion de son 70e anniversaire.

d'effets positifs si ce groupe est assez nombreux et divers avec certains de ses membres marqués de caractères archaïques, d'autres, de traits témoignant d'une évolution plus ou moins avancée.

L'analyse des garnitures chromosomiques permet d'aborder l'étude au niveau du noyau, siège, du fait de son «mouvement» propre, d'une part importante de l'impulsion du «mouvement» dans l'individu et de sa traduction dans la descendance de celui-ci. En effet, un des aspects largement conséquent du fonctionnement nucléaire détermine la construction de l'être-plante, de sa morphogenèse qui intègre le «mouvement» de chacun des organes ou groupes d'organes (tiges, racines, feuilles, fleurs). A un autre niveau de complexité, c'est la structure des groupes systématiques qui est en question, spécialement celle de l'espèce, pièce de base de ceux-ci, mais conçue comme entité modulée par les conditions physiques externes et changeante aussi à cause de son environnement vivant qui permet, ne permet pas, ou ne permet plus d'échanges d'informations héréditaires.

N'oublions pas enfin que l'ensemble de ces phénomènes, à tous les niveaux, implique une mouvance intracellulaire jusqu'au niveau moléculaire.

Connaissant ces faits, on conçoit sans peine la complexité d'une démarche permettant d'aborder, à partir d'un même groupe de végétaux supérieurs, l'analyse de ces problèmes en ayant, à chaque moment, la possibilité de privilégier l'un ou l'autre d'entre eux tout en gardant celle de se situer dans le cadre d'une réflexion globale les concernant tous.

Il nous semble que le groupe intertropical des *Phyllanthus* (Euphorbiacées) permet une approche de ce type.

Notre but, par cet article, est d'exposer en quoi les études qui ont été poursuivies depuis une vingtaine d'années à l'Institut de Botanique d'Orsay se situent dans cette perspective. Nous n'aurions garde d'oublier, dans les apports concernant la systématique de ce genre, le remarquable travail réalisé par Webster (1956–1958) sur les *Phyllanthus* des Caraïbes, ni les recherches récentes conduites par Brunel et Roux, en particulier sur la subsection *Odontadenii* et la subsection *Swartziani* (Brunel et Roux 1981 a et b).

Nous allons donc exposer les faits mais, tout en sériant les questions, nous souhaitons faire en sorte qu'apparaisse notre démarche unificatrice.

I. – Présentation du matériel d'études, sa perpétuation

Le genre *Phyllanthus,* avec plus de 700 espèces, est numériquement un des plus importants de la famille des Euphorbiacées.

En son sein se sont différenciées des espèces suivant presque toute la gamme des types biologiques de Raunkiaer: phanérophytes (petits arbres, arbustes, arbrisseaux, grandes herbes), chaméphytes (ligneux ou herbacés) surement très nombreux, hémicryptophytes, paraissant assez exceptionnels (*P. rouxii* Brunel, 1980), pyrophyte à longue racine pérenne des savanes de l'Afrique occidentale); en dehors de celles dont il a été expérimentalement démontré qu'elles achèvent obligatoirement leur cycle en moins de 12 mois, on connait peu d'espèces indiscutablement thérophytiques.

Une espèce, au moins, est lianescente (*P. muellerianus* Exell., ligneux).

Plusieurs espèces, sans être des hydrophytes stricts, peuvent vivre dans des stations inondables et supportent, plus ou moins longtemps, une immersion partielle. Van Steenis (1981) donne une liste de 18 espèces de *Phyllanthus* rhéophytiques (adaptation à la

vie dans le lit ou en bordure des torrents) parmi lesquels *P. bourgeoisii* Baill. (Nelle Calédonie et Nelle Guinée) et *P. sellowianus* Muell. Arg. (Amérique australe).

Deux espèces, *P. leonardianus* Lis. Mal. et Sym., d'Afrique centrale, et *P. fluitans* Benth. d'Amérique tropicale sont mentionées comme étant des hydrophytes stricts; le premier est enraciné, le deuxième flottant.

Les *Phyllanthus* peuvent être répartis en deux grandes catégories: les ligneux et les herbacés, avec, bien entendu, des cas intermédiaires entre les deux. Les ligneux sont, indiscutablement, très majoritaires dans le genre. Cette donnée est démontrée par tout ce que l'on sait des flores d'Asie tropicale, de Malaisie, d'Australie, de Nouvelle Calédonie, de Madagascar, des Caraïbes (surtout Cuba), d'Amérique tropicale, d'Afrique tropicale; cette dernière région est relativement pauvre en *Phyllanthus,* comme elle l'est en Palmiers, en *Pandanus,* en *Ficus* et en beaucoup d'autres genres (cf. pour la pauvreté de la flore afrotropicale, Brenan 1978).

Le polymorphisme du genre porte aussi sur des traits morphologiques: structure des axes végétatifs, de la fleur et de ses diverses parties, du fruit et de la graine, parfois de l'inflorescence.

Sans négliger l'étude réalisée sur matériel d'herbier et aussi les données apportées par ceux qui ont travaillé sur la classification de ce groupe (en particulier Pax et Hoffmann 1931, Webster 1956–58, Brunel 1975), notre souci a été d'effectuer, autant que faire se pouvait, nos observations sur du matériel vivant. Cette démarche était guidée par le fait que nous souhaitions ne pas limiter notre analyse à des problèmes de systématique classique. 79 espèces ont servi de matériel de base; pour certaines d'entre elles, nous avons pu travailler sur des origines variées (parfois sur un nombre important). Des observations ont pu être faites directement dans la nature, mais la partie la plus importante des recherches que nous avons effectuées a été conduite sur du matériel cultivé en serre, en général issu de graines, mais aussi de boutures. Pour certaines espèces, en particulier thérophytiques, nous avons été confrontés à un problème, celui de la conservation du matériel de départ de manière à pouvoir, par exemple, à tout moment, refaire ou continuer une expérimentation à partir de génotypes identiques. En effet, malgré des soins attentifs, certains *Phyllanthus* ont une existence limitée, de l'ordre d'une année. Par contre, si, périodiquement (environ tous les mois), on prélève des portions d'axes que l'on bouture, on réalise alors un clone de beaucoup plus longue durée. Ainsi, est-on arrivé à maintenir dans nos serres certains des quelques génotypes d'epèces thérophytiques en notre possession pendant plusieurs années.

D'autre part, nous conservons dans les conditions du laboratoire une collection de graines; la maintenance de leur pouvoir germinatif est variable selon les espèces (de l'ordre de 10 ans chez des herbacées telles que *P. amarus* Schum. et Thonn.).

Au moins pour un certain nombre de *Phyllanthus,* l'utilisation de graines provenant d'une même population à des fins expérimentales assure, chez les individus qui en résultent, une grande homogénéité morphologique. L'origine de celle-ci sera précisée lorsque nous exposerons les résultats concernant les populations naturelles de ces plantes.

L'échantillon que nous avons étudié, comprenant 42 ligneux et 37 herbacés, n'est pas représentatif de l'ensemble du genre; le nombre des herbacés y est excessif. Les herbes, dont beaucoup sont des rudérales, s'imposent en raison de leur large répartition; il est plus facile de recueillir leurs graines et de mettre leurs espèces en collection. De plus, le nombre des herbacés que nous avons étudiés est, par rapport à nos précédentes recherches (Mangenot et coll. 1977, 1978), unilatéralement accru par la prise en compte des espèces nouvelles séparées des complexes *odontadenius* et *urinaria*. La

grande prépondérance des ligneux est cependant mise en évidence, dans notre échantillon surchargé d'herbacés, par un indice qui ne trompe pas. Les espèces étudiées, en effet, appartiennent à 21 des sections distinguées par Webster (1956–58). Or, l'examen des tableaux 1 à 5 révèle que 14 de ces sections sont exclusivement composées de ligneux; 2 autres comprennent des ligneux et des herbacés; 5 sections seulement ne rassemblent que des herbacés *(Apolepis, Isocladus, Loxopodium, Phyllanthus* et *Urinaria)*.

II. – Architecture et tendances évolutives

L'observation de l'appareil végétatif de certains *Phyllanthus* (*P. odontadenius* Muell. Arg., par exemple (fig. 3,C)) laisse apparaître, à l'évidence, une construction à partir de deux types d'axes bien distincts, les uns, orthotropes, dressés, à phyllotaxie rayonnante, à croissance «indéfinie», les autres, produits par eux, plagiotropes, sub-horizontaux, à développement immédiat, à phyllotaxie distique, et destinée limitée; ces derniers rappelant à s'y méprendre une feuille composée de Légumineuse. Cette structure singulière, au demeurant mieux adaptée pour l'assimilation chlorophyllienne qu'un axe dressé, peut être interprétée comme une étape d'un phénomène de bilatéralisation, si bien mis en évidence par Emberger (1960) dans l'évolution au cours des temps géologiques de la structure des végétaux vasculaires de tous les groupes systématiques. Une feuille, les documents fossiles le montrent, est le point d'aboutissement de ces processus de foliarisation.

Or, les différentes espèces de *Phyllanthus* présentent des structures qui, curieusement et avec diverses modalités, marquent les étapes d'une évolution de ce type (fig. 1). Il existe, en effet, des *Phyllanthus* à rameaux semblables, tous orthotropes, et pouvant être tous florifères. Webster les qualifie de «non spécialisés». C'est le cas aussi bien de ligneux, par exemple de *P. calycinus* Labill. ou de *P. thymoides* Muell. Arg. que d'herbacés comme *P. polygonoides* Nutt. et Spr. (fig. 2, A) ou de *P. lacunarius* F. Muell. Ce sont les *Phyllanthus* de type primitif sur lesquels les phénomènes de bilatéralisation, de foliarisation n'ont pas eu de prise.

A partir de structures de ce type, ces processus sont intervenus manifestement suivant deux grandes modalités. Dans un cas, A, ils intéressent seulement des axes latéraux, la plante conservant des axes à structure entièrement orthotrope (l'axe principal notamment); dans un autre groupe, B, tous les axes sont touchés plus ou moins tôt par la bilatéralisation (fig. 1).

Nous envisagerons d'abord le groupe A chez lequel la bilatéralisation ne marque que certains axes dits plagiotropes. La floraison y intéresse exclusivement des rameaux de ce type. Chez certaines espèces, proches sous ce rapport de formes primitives, ces axes plagiotropes peuvent présenter encore une phyllotaxie rayonnante à leur base (*P. grandifolius* L.), leur position sur la tige orthotrope peut ne pas être très bien définie (*P. discoideus* (Baillon) Muell. Arg., fig. 3, A), leur croissance n'est pas limitée, ils peuvent présenter des ramifications. Dans le même temps, pour ces espèces, l'axe orthotrope principal conserve durant toute sa morphogenèse des feuilles chlorophylliennes.

La structure de *P. gunnii* Hook., par exemple (fig. 3, B), marque une nouvelle étape. Les ramifications plagiotropes, toujours à développement important, apparaissent maintenant régulièrement à toutes les aisselles des feuilles de l'orthotrope, ici encore chlorophylliennes.

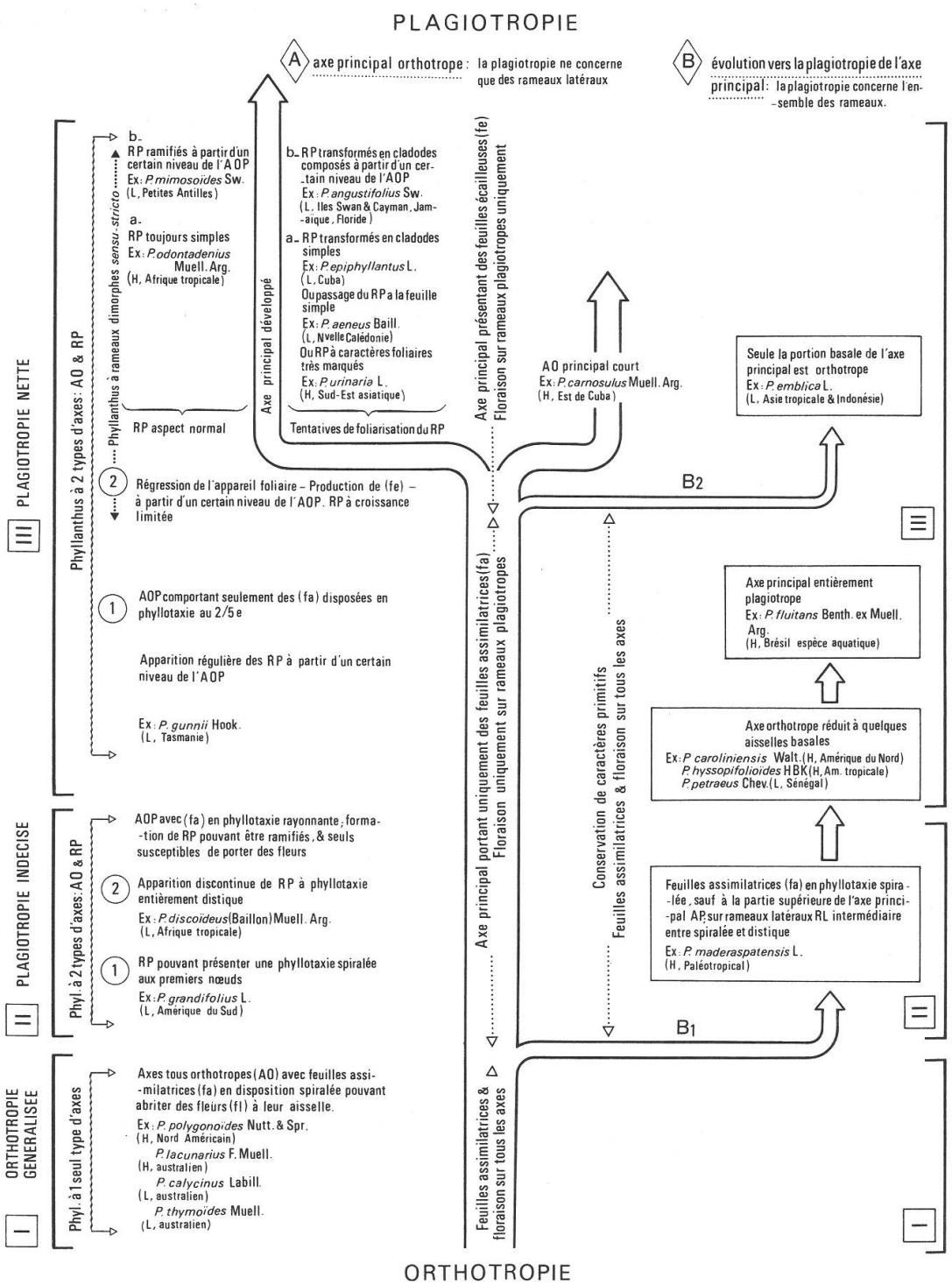

Fig. 1. – A et B: les deux tendances évolutives que l'on peut dégager dans le genre *Phyllanthus*. *A:* Tendance évolutive majoritaire où l'évolution vers la plagiotropie ne concerne que des rameaux latéraux, l'axe principal restant toujours orthotrope; *B:* Tendance évolutive où l'axe principal est lui aussi plus ou moins touché par la plagiotropie qui tend à se généraliser.
I, II, III différents niveaux d'organisation observés. Le niveau I correspond aux *Phyllanthus* de type primitif. Ensuite deux autres niveaux peuvent être notés sur chacune des deux tendances évolutives A ou B suivant que la plagiotropie est encore indécise (niveau II) ou absolument nette (niveau III). Au niveau III la tendance évolutive A se subdivise en deux sous-tendances, d'importances très inégales.
L: ligneux; H: herbacé; AO: axe orthotrope; AP: axe principal; RL: rameau latéral; AOP: axe orthotrope principal; RP: rameau plagiotrope; fa: feuille assimilatrice; fe: feuille écailleuse; fl: fleurs.

On arrive enfin au type d'organisation en même temps le plus représenté dans le genre et aussi celui où les modalités de plagiotropisation sont les plus diverses. Les caractéristiques communes sont les suivantes: outre le fait qu'ils sont les seuls à porter les fleurs, les axes plagiotropes, plus souvent non ramifiés, ont toujours une croissance limitée; ils sont portés par un axe orthotrope principal qui, à partir d'un certain niveau, ne produit plus que des feuilles en écaille, ne jouant aucun rôle dans la photosynthèse. Dans quelques rares cas (type *P. carnosulus* Muell. Arg.), cet axe orthotrope est très court, alors que, en général, il est bien développé. C'est là que l'on observe les modalités diverses de bilatéralisation.

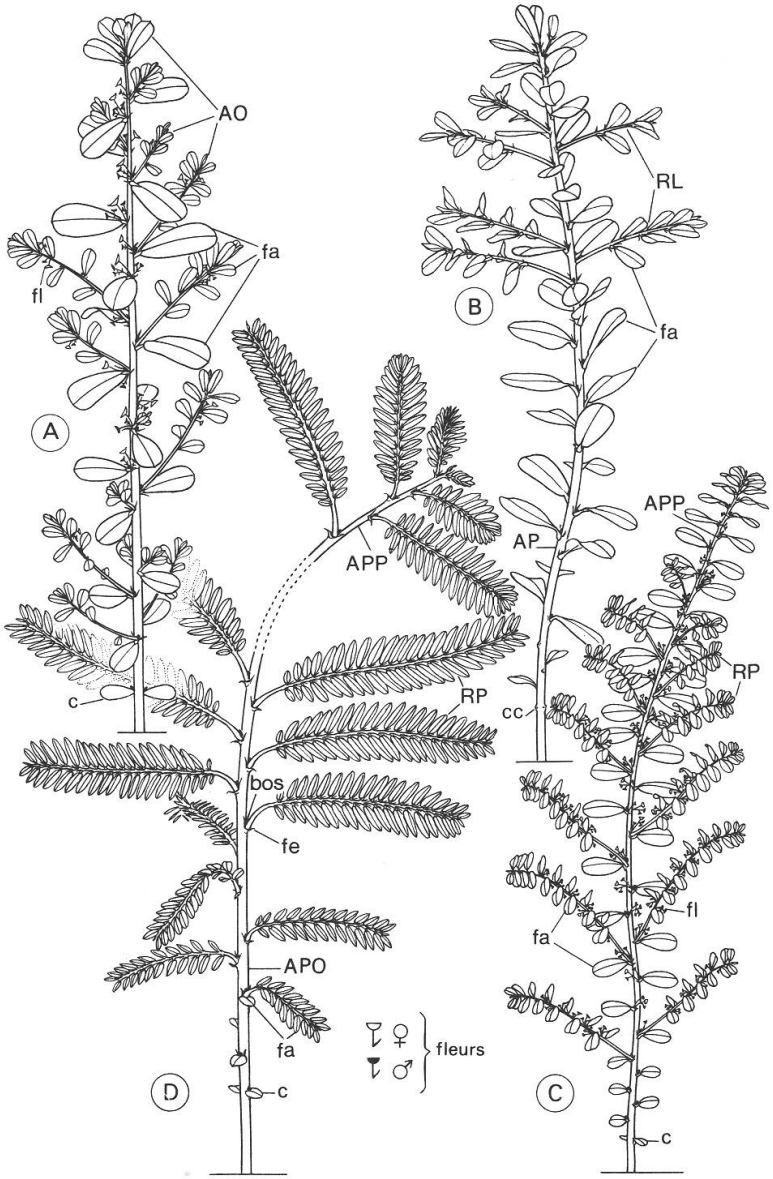

Fig. 2. – A: *P. polygonoïdes* Nutt. et Spr., B.: *P. maderaspatensis* L.; C: *P. caroliniensis* Walt.; D: *P. emblica* L. – A: espèce primitive à un seul type d'axes orthotropes. – B à D: espèces marquant une évolution vers la plagiotropie de l'axe principal.

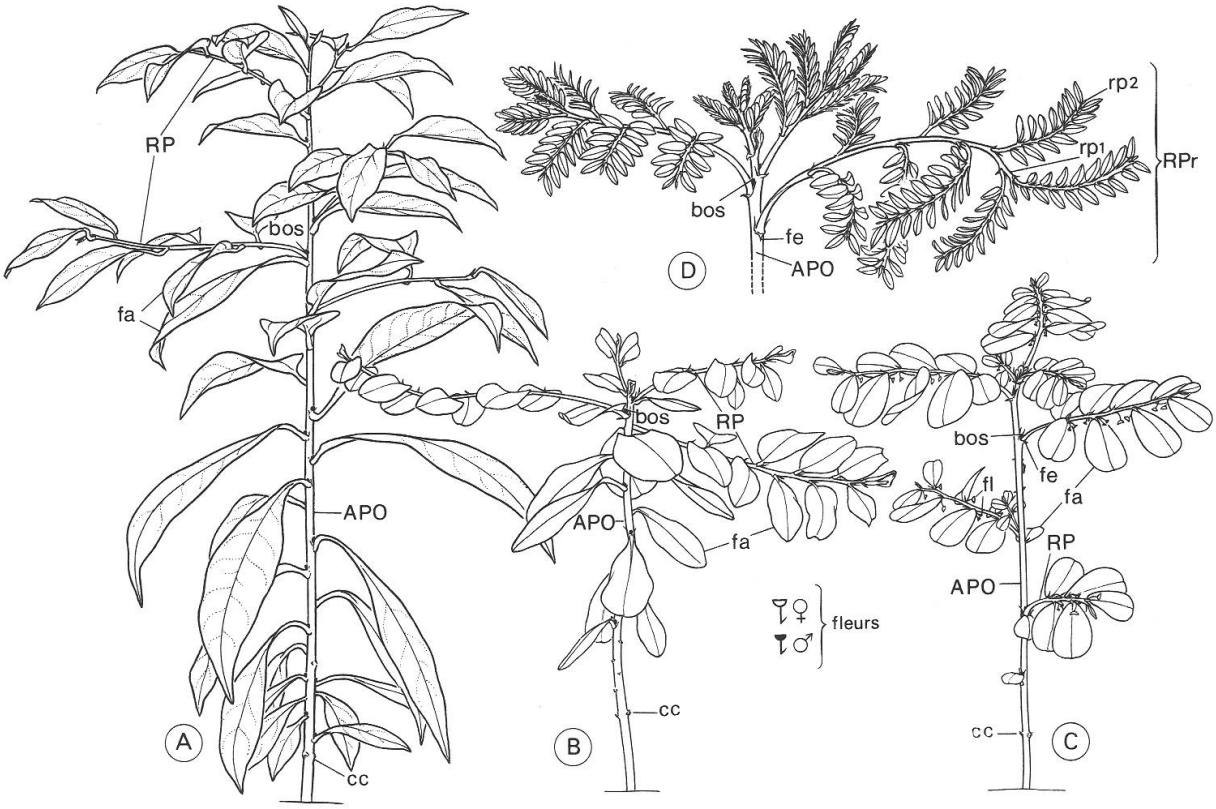

Fig. 3. – A: *P. discoïdeus* (Baillon) Muell. Arg.; B: *P. gunnii* Hook.; C: *P. odontadenius* Muell. Arg.; D: *P. mimosoïdes* Sw. – A: *Phyllanthus* à deux types d'axes mais à plagiotropie indécise – B à D: *Phyllanthus* à 2 types d'axes avec une plagiotropie nette. – C et D: *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu-stricto* mais avec rameaux plagiotropes toujours simples (C) ou rameaux plagiotropes ramifiés à partir d'un certain niveau de l'axe orthotrope principal (D).

Deux cas de figure existent suivant que l'assimilation chlorophyllienne est assumée par des feuilles normales d'un axe simple ou quelquefois ramifié (type *P. mimosoides* Sw., fig. 3, D) ou bien qu'elle est dévolue à l'axe lui-même, cladodifié, mais ne portant plus que des feuilles écailles. Dans le premier cas, chez certaines espèces, la bilatéralisation de l'axe se marque au niveau anatomique; par exemple, le rameau plagiotrope de *P. urinaria* L. (fig. 4, A) présente un système vasculaire bilatéral comme un rachis et reproduit une feuille composée. Il en est de même chez *P. aeneus* Baill. où, en outre, certains rameaux portent une feuille unique en terminaison de l'axe, de telle sorte que celui-ci fait tout à fait figure de pétiole portant un limbe (fig. 4, B). On pourrait attribuer la valeur morphologique de feuille simple au rameau plagiotrope de *P. aeneus,* de feuille composée au rameau plagiotrope de *P. urinaria* (d'autant que celui-ci présente, comme certaines feuilles dans d'autres groupes systématiques, des réactions de sensibilité conduisant à des positions de sommeil), s'ils n'étaient pas à l'aisselle d'une feuille (il est vrai parfois très réduite) et s'ils ne portaient pas les fleurs. Mais on connait des cas (*P. muellerianus* par exemple), où existent deux types de ramifications plagiotropes, les unes mimant des feuilles composées jusque dans la présence à leur base d'un renflement correspondant à la zone d'abscission, mais néanmoins dont l'anatomie est à symétrie axiale, les autres à feuilles réduites.

Dans un deuxième cas, les rameaux plagiotropes sont devenus des cladodes. Ce sont eux les sites de la photosynthèse, toutes les feuilles de l'axe orthotrope principal et

des rameaux plagiotropes étant réduites à des écailles, excepté dans les premières étapes du développement de ces végétaux. Ces cladodes peuvent être le plus souvent simples (*P. epiphyllanthus* L., fig. 4, C) ou composés, au moins à partir d'un certain rang sur l'axe orthotrope (*P. angustifolius* Sw., fig. 4, D).

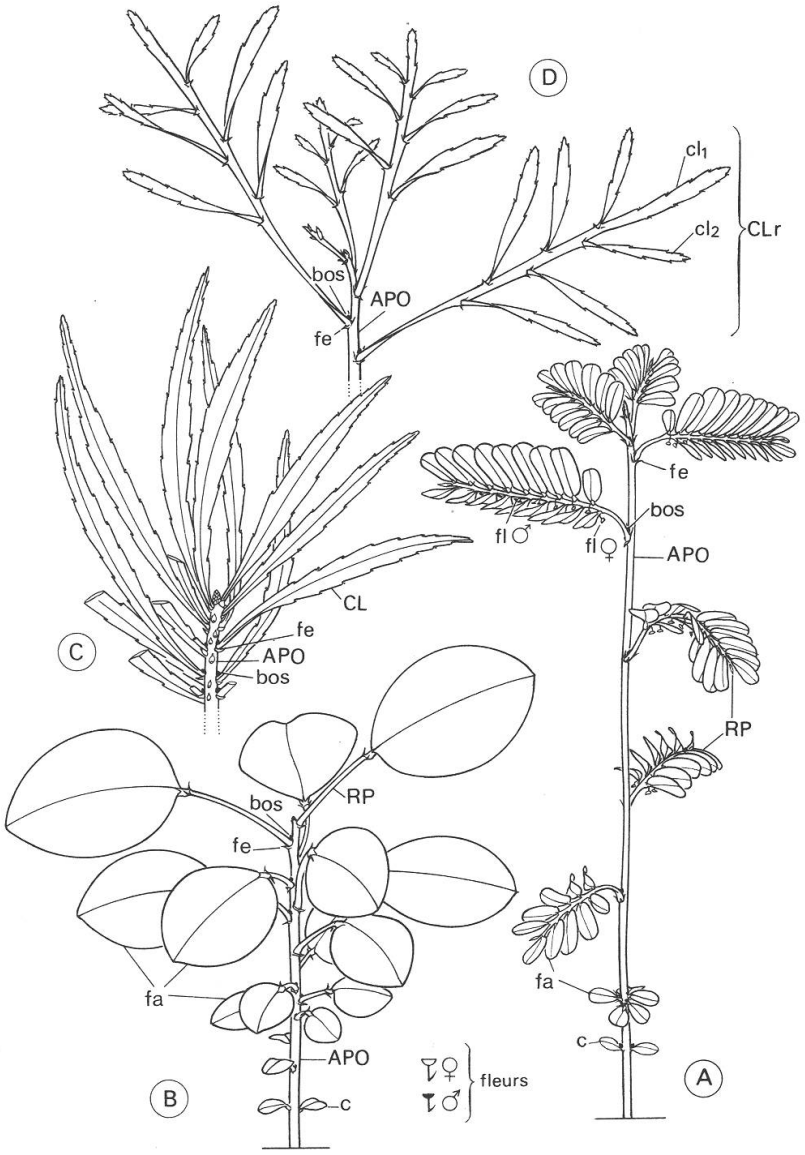

Fig. 4. – A: *P. urinaria* L., B: *P. aeneus* Baill.; *P. epiphyllanthus* L.; D: *P. angustifolius* Sw. – A à D: Diverses tentatives de foliarisation du rameau plagiotrope de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes *sensu-stricto*.

C: cotylédon; CC: cicatrice cotylédonaire; AO: axe orthotrope; AP: axe principal; APO: axe orthotrope principal; APP: axe principal plagiotrope; RL: rameau latéral; RP: rameau plagiotrope; RPr: rameau plagiotrope ramifié avec rp1 et rp2 rameau plagiotrope primaire et secondaire; CL: cladode; CLr: cladode composé avec cl1 et cl2 cladode primaire et secondaire; bos: bourgeon orthotrope secondaire latent; fa: feuille assimilatrice; fe: feuille écailleuse; fl: fleurs.

Pour d'autres *Phyllanthus* composant le groupe B, l'axe issu de la graine, après un temps de fonctionnement avec une phyllotaxie rayonnante et une croissance verticale, passe à une phyllotaxie distique et une croissance au minimum oblique. C'est à dire que, dans ces cas, le méristème terminal de l'axe principal peut fonctionner successivement en orthotrope, puis en plagiotrope. Il y a, de plus, chez ces *Phyllanthus,* conservation de caractères primitifs: possibilité de floraison sur tous les axes et feuilles toujours chlorophylliennes. Le changement de structure peut avoir lieu, avec des hésitations, à la partie terminale de l'axe principal et plus rapidement sur les rameaux latéraux (*P. maderaspatensis* L. fig. 2, B). Il peut se produire aussi très précocement et d'une manière définitive, quelques aisselles après le début du fonctionnement de l'axe principal (*P. caroliniensis* Walt. fig. 2, C, *P. hyssopifolioides* HBK, *P. petraeus* Chev.). On est très près, dans ce cas, d'un individu à structure entièrement plagiotrope du type *P. fluitans* Benth. ex Muell. Arg. On doit mettre à une place à part le type de construction de *P. emblica* L., fig. 2, D, chez lequel le passage de l'orthotropie à la plagiotropie (port oblique et phyllotaxie distique) survient assez tardivement sur un axe principal qui, après quelques aisselles, ne forme plus que des feuilles écailleuses, les feuilles chlorophylliennes étant portées par des axes secondaires typiquement plagiotropes.

Il est intéressant de mentionner que certains des types architecturaux observés chez les *Phyllanthus* coincident avec certains «modèles» définis par Hallé et appliqués par Hallé et Oldeman (1970) aux arbres tropicaux. Ainsi, les structures les plus primitives, pourvues uniquement d'axes orthotropes, sont construites selon le *modèle d'Attims.* Les *Phyllanthus* comprenant deux types d'axes bien distincts obéissent au *modèle de Roux* (si la plagiotropie est encore indécise) ou au *modèle de Cook* (si la plagiotropie est nette). Ceux dont l'axe principal passe très tôt de la construction orthotrope à la plagiotropie correspondent au *modèle de Troll.*

Il est bien évident, pour nous, qu'il n'est pas question, dans l'«arbre phylogénétique» que nous avons tracé, de représenter des filiations entre les espèces actuellement existantes qui y sont mentionnées. Il s'agit uniquement de successions vraisemblables, au cours du temps, de structures morphologiques dont les espèces citées sont actuellement porteuses.

Cette remarque est d'autant plus nécessaire que nous avons été conduits à mélanger, dans notre schéma, plantes ligneuses et herbacées. Toutes sont arrivées actuellement à matérialiser le phénomène de foliarisation. Mais ce sont les *Phyllanthus* ligneux et, parmi eux, ceux qui sont endémiques insulaires de surcroit, qui exhibent les structures de rameaux plagiotropes les plus originales sous ce rapport: pseudo-feuille simple chez *P. aeneus* et *P. peltatus* Guill., cladodes chez les *Xylophylla,* par exemple. Tout se passe comme si l'existence de ces types avait été révélée, à la faveur d'un isolement très ancien, permettant l'expression de potentialités évolutives particulières. Notons aussi que les ligneux affirment leur prépondérance dans les *milieux naturels* (forêts, maquis sur roches ultrabasiques, groupements saxicoles ou orophytiques, lits ou bords de torrents); les herbacés y existent aussi, mais en petit nombre alors qu'ils abondent dans les *milieux anthropiques.*

Le problème de la filiation des structures entre les deux groupes est donc posé, mais compte devant être tenu de la très forte présomption d'antériorité phylogénétique des ligneux sur les herbacés chez les Angiospermes, notion depuis longtemps classique et à l'appui de laquelle Niklas et coll. ont récemment (1980) renouvelé l'argumentation.

Tab. 1 à 5. Dans les tableaux 1 et 2 les nombres en chiffre arabe de la première colonne indiquent les degrés de ploïdie (valences); dans les tableaux 3, 4 et 5 les valences sont indiquées en exposant des nombres de base. Pour tous ces tableaux les chiffres de la 2ème colonne correspondent aux sections et les lettres de la dernière colonne représentent les répartitions géographiques.

Sections				*Répartitions géographiques*	
I	Anisolobium	XII	Hemiphyllanthus	At	Afrique tropicale
II	Anisonema	XIII	Isocladus	At (E)	Afrique tropicale orientale
III	Apolepis	XIV	Loxopodium	As	Asie tropicale
IV	Asterandra	XV	Macraea	Au	Australie
V	Cicca	XVI	Nothoclema	Cl	Nelle Calédonie
VI	Elutanthos	XVII	Pentandra	Cl (NG)	Nelle Calédonie – Nelle Guinée
VII	Emblica	XVIII	Phyllanthus	Cr	Caraïbes
VIII	Epistylium	XIX	Prosurus	Ma	Madagascar
IX	Eriococcus	XX	Urinaria	Nt	Néotropiques (Am. tropicale)
X	Floribundi	XXI	Xylophylla	Nt (N)	Amérique centrale et S. des USA
XI	Gomphidium	I.S.	Incertae sedis	Nt (A)	Amérique australe
				Pl	taxon paléotropical
				Pt	taxon pantropical

Tab. 1.	*x = 13, ligneux*		
1. *acuminatus* Vahl	4	XVI	Cr
2. *aeneus* Baill.	2	XI	Cl
3. *arbuscula* (Sw.) Gmel.	4	XXI	Cr
4. *axillaris* (Sw.) Griseb.	4	VIII	Cr
5. *beillei* Hutch.	2	I	At
6. *bojeranus* Muell. Arg.	2	XVII	At
7. *bourgeoisii* Baill.	4	XI	Cl (NG)
8. *capillaris* Schum. et Thonn.	2	XVII	At
9. *cornutus* Baill.	4	XI	Cl
10. *dinklagei* Pax	2	II	At (E)
11. *discoideus* (Baill.) Muell. Arg.	2	XIX	At
12. *elongatus* (Jacq.) Steud.	4	XXI	Cr
13. *engleri* Pax	2	II	At (E)
14. *epiphyllanthus* L.	4	XXI	Cr
15. *faguetii* Boiv. ex Baill.	4	I.S.	Cl
16. *guineensis* Pax	2	II	At (E)
17. *juglandifolius* Willd.	12	IV	Cr
18. *mcvaughii* Webster	4	XVI	Nt (N)
19. *mimosoides* Sw.	4	XII	Cr
20. *muellerianus* (O. Ktze) Exell	2–4	X	At
21. *nobilis* Muell. Arg.	2	XIX	Cr
22. *nutans* Sw.	4	VI	Cr
23. *ovatus* Poir.	4	XII	Martinique
24. *pancherianus* Baill.	4	XI	Cl
25. *persimilis* Muell. Arg.	2	XV	Cl
26. *piscatorum* H.B.K.	6	XVI	Cr
27. *pittieri* Pax	4	XVI	Nt
28. *pronyensis* Guill.	2	XI	Cl
29. *pulcher* Wall. ex Muell. Arg.	6	IX	Cr
30. *rangoloakensis* J. Leandri	2	I.S.	Ma
31. *reticulatus* Pax	2	II	At
32. *sellowianus* Muell. Arg.	4	VI?	Nt (A)
33. *serpentinicus* S. Moore	2	XI	Cl
34. *subglomeratus* Poir.	4	XVI	Cr
35. sp.	2	I.S.	At
36. sp.	4	I.S.	Ma
37. sp.	4	I.S.	Cl
38. sp.	4	I.S.	Cl

Tab. 2.	*x = 13, herbacés*		
1. *amarus* Schum. et Thonn.	4–2	XVIII	Pt
2. *andranovatensis* Brunel et Roux	2	XVIII	Ma
3. *calycinus* Labill.	8	XIII	Au
4. *dekindtii* Hutch.	6	XVIII	At
5. *lacunarius* F. Muell.	2	XIII	Au
6. *maderaspatensis* L.	4–2	XIII	Pl
7. *niruroides* Muell. Arg.	6–2	XVIII	At
8. *nummulariaefolius* Pax	2	XVII	Ma
9. *pentandrus* Schum. et Thonn.	2	XVII	At
10. *pentaphyllus* Wright, ex Griseb.	4	XVIII	Nt (N)
11. *rheedii* Wright	2	I.S.	As
12. *tenellus* Roxb.	2	XVII	Pt
13. sp. nov.	4	XVIII	At

Tab. 3.	*x = 13, 12, 8, 7; ligneux*		
1. *acidus* (L.) Skeols	$13^2 - 7^4$	V	Pt
2. *angustifolius* (Sw.) Sw.	$13^6 - 13^8 - 12^7$	XXI	Cr
3. *emblica* L.	$13^8 - 14^2 - 14^7$	VII	Pt
4. *grandifolius* H.B.K.	$13^{12} - 14^8$	VI	Nt (N)

Tab. 4.	*x = 13, 12, 14, 25; herbacés*		
1. *filicaulis* Benth.	$13^2 - 8^8$	XV	Au
2. *fraternus* Webster	$13^2 - 12^2$	XVIII	Pt
3. *niruri* L.	$13^2 - 9^4 - 7^2$	XVIII	Pt
4. *simplex*	$13^2 - 12^2$	XV	As
5. *sublanatus* Schum. et Thonn.	$13^6 - 13^2 - 12^2$	XVIII	At
6. *urinaria* L.	$13^4 - 25^2$	XX	Pt

Tab. 5.	*x = 6, 7, 9, 15, 25; herbacés*		
1. *aspericaulis* Pax	7^2	XVIII	At (E)
2. *bancilhonae* Brunel et Roux	7^8	XVIII	At
3. *braunii* Pax	6^2	XVIII	At
4. *caroliniensis* Walter	$7^4 - 9^2 - 9^4$	XIV	Nt
5. *debilis* Klein ex Willd.	6^4	XVIII	Cr
6. *embergeri* Ross. Ross. et Haïc.	25^4	XX	As
7. *fischeri* Pax	6^4	XVIII	Cr
8. *fluitans* Benth. ex Muell. Arg.	9^2	I.S.	Nt (A)
9. *gagnioevae* Brunel et Roux	7^4	XVIII	At
10. *hookeri* Muell. Arg.	25^4	XX	As
11. *hyssopifolioides* H.B.K.	6^8	XIV	Cr
12. *magnificens* Brunel et Roux	6^6 (ou 9^4)	XVIII	At
13. *mieschii* Brunel et Roux	9^2	XVIII	At
14. *nozeranii* Ross. Ross. et Haïc.	25^2	XX	As
15. *odontadenius* Muell. Arg.	$6^4 - 15^2$	XVIII	At
16. *orbiculatus* L.	15^2	III	Cr
17. *polygonoides* Nutt. ex Spreng.	8^2	XIII	Cr
18. *stipulatus* (Raf.) Webster	$6^4 - 6^8$	XVIII	Nt

Tab. 6. *Nombre des espèces à x = 13*

Degrés de ploïdie	Ligneux (tab. 1)	Herbacés (tab. 2)	Ligneux (tab. 3)	Herbacés (tab. 4)	Totaux
diploïdes (2)	15	6	1	4	26
tétraploïdes (4)	19	2		1	22
di- et tétraploïdes (2–4)	1	2			3
hexaploïdes (6)	2	1			3
di- et hexaploïdes (2–6)		1		1	2
octoploïdes (8)		1	1		2
hexa- et octoploïdes (6–8)			1		1
dodécaploïdes (12)	1		1		2
Total: 61 =	38	13	4	6	61

Tab. 7.

♀ \ ♂	56	28	24	12b	12l	12m
56	I_1	T(~13.14j) Ep	F_1	T(~10.11j) SE	T(~10j) SE	T(~10j) SE
28	T(~15.16j) Ed	I_1	F_1	F_1	F_1	F_1
24	F_1	F_1	I_1	T(~11j) SE	T(~14j) SE	T(~15j) SE
12b	T(~10.12j) Ep	F_1	T(~16j) Ed	I_1	F_1	F_1
12l	T(~12.14j) Ep	T(~15.18j) Ed	T(~12.14j) Ed	F_1	I_1	F_1
12m	T(~14j) Ed	T(~15.18j) Ed	T(~15j) Ed	F_1	F_1	I_1

Tableau récapitulatif des divers résultats obtenus à la suite des croisements réalisés entre 6 génotypes faisant partie du complexe *odontadenius*.
F_1: descendance hybride de 1ère génération (cases avec hachures)
I_1: descendance autofécondée de 1ère génération (cases en pointillé)
T: pas de descendance viable: tombée des fruits au bout d'un laps de temps relativement court (cases barrées)
SE: graines sans embryon; Ep: graines avec petit embryon; Ed: graines avec embryon dessèché.

Quoiqu'il en soit, on peut déjà retirer quelques enseignements de ce qui précède. L'analyse des structures et l'enchaînement phylogénétique vraisemblable de celles-ci apporte une confirmation nouvelle, nous semble-t-il, aux conclusions auxquelles Emberger (1960) était parvenu concernant la généralité des phénomènes de foliarisation de l'appareil végétatif aérien des plantes supérieures. Existe-t-il chez les Phanérogames d'autres genres où on puisse ainsi avoir, en quelque sorte, sous la main, des séries de structures illustrant le phénomène évolutif dans la diversité des modalités de son chemi-

nement conduisant à la bilatéralisation? Peut-être, sous certains aspects, peut-on rapprocher ces faits de ceux obervés par l'un de nous chez des Sélaginelles (Nozeran et Espagnac 1975) avec cette différence que, chez ces dernières, l'appareil souterrain est, lui aussi, impliqué?

En outre, la simple observation de l'«arbre phylogénétique» (fig. 1) laisse apparaître que certains types de structures représentent apparemment des «culs de sac» de l'évolution (en particulier parmi les *Phyllanthus* du groupe B) alors que les structures du groupe A constituent les plus favorisées de l'évolution, pouvant répondre aux appels d'exigences écologiques plus diverses. Elles nous paraissent être encore susceptibles de donner naissance à de nouvelles structures.

Certes, ce que nous venons de présenter ne fait pas intervenir l'analyse du polymorphisme au niveau de l'inflorescence, de la fleur, et de ses constituants (en particulier du pollen), du fruit et de la graine.

Dans certains cas, des faits ont été signalés, méritant réflexion, mais nous avons voulu limiter notre exposé, nous réservant d'y revenir plus tard. Mais, il nous semble que les connaissances que nous venons de produire soulignent déjà une des facettes de l'intérêt que présente le genre *Phyllanthus*.

III. – Caryotypes et tendances évolutives

Les nombres chromosomiques ont été comptés, dans le genre *Phyllanthus,* par une vingtaine d'auteurs dont le premier a été Perry (1943). Ces numérations ont fait l'objet d'un mémoire d'ensemble (Mangenot et coll. 1977), suivi par un article des mêmes signataires en 1978. Depuis lors, quelques comptages nouveaux effectués par Brunel et Roux (1981 a et b), les recherches de Haïcour (1982–1983) complètées par la révision de l'espèce collective *urinaria* L. par Rossignol et coll. (1984 a et b) ont sensiblement modifié les données connues en 1977. Si ces nouveautés n'affectent en rien l'interprétation donnée de l'évolution des caryotypes, elles précisent sensiblement ce qu'on pourrait appeler le profil historique du genre.

Les nombres chromosomiques ont été comptés chez les 79 espèces que nous avons étudiées, ce qui ne représente qu'à peine plus du dixième de l'effectif présumé du genre (avec un déséquilibre de l'exploration au profit des herbacés, nous en avons déjà parlé). L'insuffisance de l'échantillon est compensée dans une mesure non négligeable par la diversité des sections explorées et des origines géographiques. Le mémoire de 1977 (Mangenot et coll.) indique les noms des espèces (presque toutes des herbacées polymorphes) chez lesquelles les comptages ont porté sur plusieurs populations différentes, dont le nombre et la localisation sont précisés.

Des 79 espèces considérées, 70 sont réparties dans 21 des sections distinguées par Webster (1956–58), 5 ne peuvent être rattachées avec certitude à l'une ou à l'autre de ces sections et 4 (dont 2 vraisemblablement nouvelles) ne sont ni situées dans le système de Webster, ni même identifiées de façon sure.

Elles sont de toutes provenances néo- ou paléotropicales: surtout africaines, mais aussi asiatiques, malaises, australiennes. Un certain nombre sont des endémiques insulaires (Caraïbes, Madagascar, Nouvelle Calédonie).

Cette base, si large que soit son éventail taxonomique et géographique, suffit-elle, à propos du genre, à conduire à des conclusions définitives? Compte tenu du fait que les neuf dixièmes des *Phyllanthus* sont encore très imparfaitement connus, en particulier en ce qui concerne leur garniture chromosomique, les notions qui vont suivre doivent être reçues avec la prudence qui convient.

Les nombres chromosomiques 2n sont: 12, 14, 16, 18, 24, 26, 28, 30, 36, 48, 50, 52, 56, 64, 78, 84, 98, 100, 104, 112 et 156. Les nombres de base sont donc 6, 7, 8, 9, 13, 15 et 25, ces deux derniers étant sans doute secondaires ($7 \times 2 + 1$ et $13 \times 2 - 1$). Il n'est pas exclu que $x = 12$ soit un palier dans la dysploïdie descendante à partir de $x = 13$ (Mangenot et coll. 1977).

La catégorie de beaucoup la plus nombreuse (cf. tab. 6) est celle des multiples de 13 ($x = 13$): $2n = 26$, diploïdes (15 + 1 espèces ligneuses, 6 + 4 herbacées) et $2n = 52$, tétraploïdes (19 ligneuses et 2 + 1 herbacées), totalisant, à eux seuls, 48 (26 + 22) espèces, soit 79% du contingent à $x = 13$. On compte aussi 3 hexaploïdes, 2 octoploïdes, 2 dodécaploïdes et 6 espèces dont le nombre de base varie suivant la région ou le lieu de la récolte (3 espèces à $2n = 26$ ou 52; 2 espèces à $2n = 26$ ou 78 et une à $2n = 78$ ou 104).

Les espèces étudiées à $x = 13$ (cf. tab. 1,2,3,4) appartiennent à des flores extrêmement diverses, réparties dans toute la zone intertropicale. Elles sont classées dans 19 sections et dans le groupe des taxons «hors-sections». $x = 13$ est le nombre de base de tous les ligneux de l'échantillon (exclusif de tout autre dans 14 des sections). On peut donc considérer comme représentatif l'échantillon des 61 espèces à $x = 13$. Les chances sont très grandes pour que tout comptage nouveau concernant une espèce ligneuse de n'importe quelle origine géographique, et de n'importe quelle section, soit $x = 13$. Aussi convient-il, nous semble-t-il, de mettre en doute les comptages des auteurs qui ont trouvé, chez des espèces ligneuses, des nombres de base différents de 13 (cf. tab. 3).

Les ligneux étant primitifs par rapport aux herbacés, $x = 13$ peut être considéré comme le nombre de base primitif du genre, tel qu'il se présente aujourd'hui.

Restent à examiner les 24 espèces, toutes herbacées, dont les nombres de base sont autres que 13, soit dans certaines populations seulement (tab. 4), soit dans toutes les populations étudiées (tab. 5).

Une première constatation s'impose. Les espèces dont certaines populations ont encore un nombre chromosomique multiple de 13 sont très minoritaires (6 espèces); les nombres de base autres que 13 sont 7, 8, 9, 12 et 25; 12 a été compté chez 3 de ces 6 espèces, 7, 8, 9 et 25 chez 4 espèces seulement. On pourrait considérer que, chez ces espèces qui, toutes, ont encore des populations à $x = 13$, 25 est, peut-être, un amphidiploïde entre espèces à $x = 12$ et $x = 13$, tandis que 12 est un nombre de base secondaire, immédiatement dérivé de 13. Le cas des trois espèces, dont certaines populations sont octoploïdes à base 8 (cas, exceptionnel, d'une population de *filicaulis* à $2n = 64$?) ou diploïdes à base 7, ou tétraploïdes à base 9 (chez «niruri»), doit être réservé.

Les 18 espèces qui ont définitivement abandonné le nombre 13, toutes herbacées (tab. 5), ont des caryotypes numériquement variés en raison, surtout, de la multiplicité des nombres de base: 6, 7, 8, 9, 15, 25. Les degrés de ploïdie sont beaucoup moins diversifiés: on compte 9 diploïdes et 9 tétraploïdes; et le nombre des espèces dont le degré de ploïdie est plus élevé décroit brutalement: un seul hexaploïde (*magnificens,* dont il n'est pas exclu qu'il soit un dixième tétraploïde); 3 octoploïdes; aucune herbacée n'est dodécaploïde. Soit 22 nombres pour 18 espèces, car on connait, chez 3 d'entre elles, des races à nombres différents.

Le nombre de base le moins élevé est $x = 6$, représenté au niveau diploïde par la seule espèce *P. braunii* (Bancilhon et coll. 1974); cette espèce appartient au complexe *odontadenius*. Il parait donc raisonnable de considérer que $x = 6$ est aussi le nombre de base du *P. magnificens,* hexaploïde, autre espèce séparée du même complexe, ainsi que du *P. odontadenius,* type décrit par Mueller Argoviensis, tétraploïde. Concernant les

autres espèces à x = 6 *(debilis, fischeri, hyssopifolioides* et *stipulatus)* toutes polyploïdes, il parait très difficile de décider de leur nombre de base: 6 ou 12.

Les espèces dont le nombre de base est 7 ne soulèvent pas de difficultés: *aspericaulis* est diploïde; certaines races de *caroliniensis* et *gagnioevae* sont tétraploïdes; *bancilhonae* est octoploïde; ces deux dernières relèvent du complexe *odontadenius.*

Une seule espèce *(polygonoides)* a un nombre de base x = 8; elle est diploïde.

P. mieschii, du groupe *ondotadenius,* est un diploïde à x = 9. Il en est de même pour *fluitans.* Certaines populations de *caroliniensis* sont des diploïdes ou des tétraploïdes à x = 9.

15 (9 + 6) est le nombre de base, secondaire, d'*orbiculatus* et aussi d'un taxon africain du complexe *odontadenius.* Comme il est indiqué plus haut, ce complexe comprend des expèces à x = 6, x = 7 et x = 9 et l'on reviendra plus loin sur son haut degré de polymorphisme.

Enfin, les espèces diploïdes à x = 25 séparées du complexe *urinaria* (*nozeranii,* diploïde; *embergeri* et *hookeri,* tétraploïdes) seraient des amphidiploïdes entre taxons à x = 12 et à x = 13.

L'étude des caryotypes contribue à caractériser le profil d'ensemble du genre, aujourd'hui dispersé sur l'ensemble des continents et des îles continentales, petites ou grandes. Les *Phyllanthus* ne disposent pas de diaspores permettant leur dispersion à distance; ils ont, cependant, retenu partout leur vieux nombre chromosomique multiple de 13, leur état ligneux et les autres caractères qui témoignent de l'unicité incontestée du genre. Il faut donc admettre que celui-ci est très ancien. Il s'est diversifié sur toutes les terres séparées après la dislocation de la pangaea et, en chacune de celles-ci, a évolué suivant des voies originales. D'où la localisation géographique de certaines sections: *Macraea* est paléotropical, *Gomphidium* australopapou, *Prosurus* africain, *Elutanthos, Hemiphyllanthus, Nothoclema, Xylophylla* néotropicaux. Dans les conditions d'isolement sévères et prolongées réalisées dans de petites îles continentales et, particulièrement, sur les affleurements ultrabasiques où les conditions de survie sont très difficiles, la spéciation s'est trouvée stimulée comme l'atteste l'existence de plus de cent espèces endémiques, toutes ligneuses (et sans doute à x = 13) réparties en plusieurs sections sur le territoire exigu de la Nelle Calédonie (d'après M. Schmid, inédit), et l'apparition de caractères particuliers, tels que l'extrême foliarisation des rameaux plagiotropes ou les transformations en cladodes dans les îles de l'archipel caraïbe.

Après la dispersion des ligneux à x = 13, sont apparus les herbacés. Entre ceux-ci et les ligneux qui leur ont donné naissance, la coupure n'est pas brutale: la tige de beaucoup d'herbacés est encore ligneuse à la base; les herbacés sont, sans doute en grande majorité, pérennes; certains d'entre eux, en nombre non négligeable, ont encore le nombre de base 13 commun à tous les ligneux.

Dans la plupart des cas, le raccourcissement du cycle et le passage à l'état herbacé ont été traduits, au niveau chromosomique, par une diminution du nombre de base (sans doute accompagnée, fait aussi bien connu, par une diminution du taux d'ADN). D'abord limitée à la perte d'une paire chromosomique (2n = 26→2n = 24: x = 12), la diminution s'est étendue, par paliers, jusqu'à l'apparition d'une espèce au moins à 2n = 12. Le schéma présenté, par Mangenot et coll. en 1977, des faits de dysploïdie et d'hybridation ayant donné lieu à toute l'échelle des nombres chromosomiques reste valable.

A ce niveau de notre travail, comment ne pas être frappé par les faits suivants?

En effet, le nombre de base 13, bien que primitif aujourd'hui pour le genre tel que nous le connaissons, est, très vraisemblablement, en réalité, secondaire, résultat

d'hybridations d'ancêtres à x = 6 et x = 7, suivies de polyploïdisation. Que 6 et 7 soient parmi les nombres gamétiques ancestraux (peut-être du Crétacé) des Angiospermes est très généralement admis.

Or les phénomènes de dysploïdie et d'hybridation qui peuvent être imaginés comme évènements marquants à partir de ligneux à x = 13, conduisent, nous l'avons déjà mentionné, au moins certaines espèces herbacées, à retrouver, comme les lointains ancêtres présumés, les deux nombres de base 6 et 7.

Il est bien évident qu'il ne s'agit pas là d'un retour au passé mais il n'en reste pas moins vrai qu'il est possible d'imaginer, à partir d'eux, un nouveau déroulement d'évènements, sous certains aspects comparables à ceux qui se sont déroulés lors des lointaines époques où le genre *Phyllanthus* s'est mis en place.

En outre, les données expérimentales acquises par l'étude de *P. odontadenius* et de *P. urinaria,* espèces dont les degrés de ploïdie sont très divers, montrent que la réduction du cycle a pour conséquence une variabilité très accrue et une différenciation génétique pouvant conduire à l'apparition d'espèces nouvelles, séparées par des barrières d'interstérilité au moins partielles.

De nombreux *Phyllanthus* à cycle court, quelques uns thérophytiques, existent entre les tropiques où ils se révèlent être des conquérants agressifs; certains même franchissent les tropiques N. et S., et commencent à envahir des terres extratropicales. On pourrait difficilement trouver ici une meilleure justification de la notion d'après laquelle les types biologiques herbacés et, particulièrement, les thérophytes, ne signifient pas résistance aux intempéries, mais constitution de centres d'active et rapide spéciation (Mangenot 1969).

IV – Quelques jalons sur la route actuelle de l'évolution

Permettant, comme nous venons de le voir, une exploration morphologique et caryologique qui a conduit à des propositions concernant leur phylogénèse, les *Phyllanthus* se sont révélés, aussi, être un bon matériel pour l'expérimentation. Aussi bien, grâce à elle, des questions posées par l'analyse de faits d'observation commencent-elles à trouver des éléments de réponse. Mais, malgré l'importance de certains travaux déjà réalisés dans ce domaine, ceux-ci ne constituent, à notre sens, que les premiers pas d'une exploration pour laquelle les résultats obtenus devraient inciter d'autres chercheurs à être partie prenante. Pour nous, nul doute que les voies ouvertes puissent être fertiles en nouvelles découvertes sur la structure et l'évolution des groupes végétaux.

Renseignements génétiques sur deux complexes systématiques *(odontadenius* et *urinaria),* éléments de compréhension du mouvement morphogénétique de l'individu, tels sont les deux volets, en même temps interdépendants et complémentaires, pour les quels nous exposons successivement le point des connaissances.

Les protocoles expérimentaux utilisés dans ces deux volets ont bénéficié d'une circonstance favorable. Pour beaucoup de populations, la descendance présente, pour des conditions écologiques données, une très grande homogénéité morphologique. Ceci s'explique: de l'ensemble de l'analyse qui a pu être réalisée sur la biologie florale d'espèces rudérales herbacées du genre, il ressort que leur mode de reproduction fait intervenir le phénomène sexuel. Mais on peut penser que l'installation de ces plantes dans un nouveau biotope a lieu sans doute, le plus souvent, à partir d'une seule graine ou, en tous cas, d'un nombre toujours restreint de semences.

Le processus de constitution de la colonie implique donc autofécondations et croisements consanguins conduisant au moins à un certain degré d'homozygotie.

Avant de passer en revue les principaux résultats amenés par l'analyse génétique de populations appartenant à chacun des deux complexes étudiés, il convient tout d'abord d'indiquer les raisons de leur choix. Ce dernier a été fait compte tenu des renseignements déjà obtenus à la suite de l'étude morphologique et caryologique précédemment envisagée.

Ces deux complexes diffèrent en effet, en particulier par leur répartition géographique plus ou moins étendue, la diversité plus ou moins grande de leur équipement chromosomique et par l'importance du polymorphisme morphogénétique que l'on peut observer entre les diverses unités qui les composent.

a) *Acquisitions de la systématique expérimentale dans le complexe odontadenius*

Déjà, en 1971, Bancilhon avait noté, dans ce complexe strictement africain, des traits de polymorphisme phénologique distinguant divers génotypes: longueur du rameau plagiotrope, coloration plus ou moins soutenue de l'appareil végétatif, taille et surtout structure de l'endoaperture des grains de pollen. Récemment, complétant les travaux de Brunel (1975), Brunel et Roux (1981a), s'appuyant sur des critères quantitatifs tels que la dimension des divers types de feuilles, celle des pièces du périanthe et des pédoncules floraux, et sur la structure du disque des fleurs femelles, ont proposé la création, à l'intérieur de la section *Phyllanthus* (L.) Webster, d'une sous-section *Odontadenii*. Celle-ci compte actuellement au moins 8 espèces dont 5 nouvelles *P. braunii* Pax (2n = 12), *P. mieschii* Brunel et Roux (2n = 18), *P. odontadenius* Muell. Arg. (2n = 24), *P. gagnioevae* Brunel et Roux (2n = 28), *P. magnificens* Brunel et Roux (2n = 36), *P. bancilhonae* Brunel et Roux (2n = 56), *P. jaegeri* Brunel et Roux et *P. mannianus* Muell. Arg., les deux dernières à caryotype inconnu.

Comme nous l'avons déjà signalé, nous voilà en présence d'un groupe dont les constituants ont des nombres de base différents, en particulier x = 6, x = 7, x = 9. Bien que la prospection concernant cet ensemble ait été encore insuffisante, on peut avoir une idée de la répartition géographique et écologique de ces espèces toutes africaines.

Ainsi, les *P. braunii, odontadenius, gagnioevae, bancilhonae* et, à un moindre degré, *magnificens* ont été récoltés en plusieurs régions d'Afrique. Parmi ceux-ci, les *P. braunii, odontadenius* et *magnificens* à x = 6 se rencontrent exclusivement dans les zones de forêts sempervirentes ou semi-décidues alors que les *P. gagnioevae* et *bancilhonae* à x = 7 peuvent supporter aussi les conditions de milieu de la savane arborée. Quant aux trois dernières espèces, leur habitat est beaucoup plus localisé. *P. mieschii* (x = 9) est une espèce congolaise plutôt de savane. *P. jaegeri* a été découverte sur les Monts Loma (Sierra Leone) et *P. mannianus* sur les montagnes camerounaises.

Tran-Ha (1973), Tran-Ha et Bancilhon (1976) ont présenté les premiers résultats d'une analyse portant sur 6 génotypes collectés en Côte d'Ivoire:

- trois d'entre eux, des environs d'Abidjan, comportent 12 chromosomes et sont à grouper, d'après Brunel et Roux (1981a), dans l'espèce *P. braunii*. Celui qui se rapproche le plus du type a été appelé 12b, les deux autres s'en différencient par des traits morphologiques tels que le feuillage marron (12m) ou des rameaux plagiotropes plus longs (12l).
- un autre a été récolté à Bouaflé; il a 2n = 24 chromosomes et est à ranger dans l'espèce *P. odontadenius*.
- deux autres enfin sont originaires des environs de Bouaké; il s'agit de *P. gagnioevae* (2n = 28) et de *P. bancilhonae* (2n = 56).

Si l'équipement chromosomique de ses taxons est divers, par contre leur morphologie présente de nombreux traits de ressemblance, à tel point qu'il est parfois difficile de les différencier les uns des autres, surtout lorsqu'ils ont atteint un stade de développement avancé.

Le tableau 7 résume les résultats qui ont été obtenus à la suite des 30 croisements possibles, dans les deux sens, avec les plantes de l'échantillon. De sa lecture, retenons quelques faits:

Parmi les croisements réalisés, dans 16 cas, on n'obtient pas directement de descendance viable (tableau 7, cases barrées): les fruits se forment et tombent prématurément. Il en est ainsi lorsqu'on effectue les croisements dans les deux sens entre *P. gagnioevae* (2n = 28) et *P. bancilhonae* (2n = 56). C'est le cas aussi pour les 3 taxons de *P. braunii* (12b, 12l, et 12m) confrontés soit avec *P. odontadenius* (2n = 24), soit avec *P. bancilhonae* (2n = 56). C'est aussi vrai pour certains *P. braunii* seulement (12l et 12m) lorsqu'ils sont partenaires femelles de *P. gagnioevae* (2n = 28).

Dans les croisements ne donnant pas de descendance viable, on assiste a un phénomène, dont nous reparlerons plus loin, de chute des fruits avant la réalisation de graines susceptibles de donner naissance à un nouvel individu. En prélevant précocement la jeune plantule dans la graine pour la cultiver *in vitro* (Belliard, 1975), on est arrivé à obtenir des hybrides déjà dans la moitié de ces croisements [$\overleftrightarrow{(56 \times 28)}$, (12b, 12l ou 12m ♀ × 56♂) (12b, 12l ou 12m ♀ × 24♂)].

Par contre, 14 autres croisements (tableau 7, cases avec hachures obliques) ont conduit à un hybride viable, certains fertiles, d'autres non.

Les seuls hybrides susceptibles de fournir une descendance à devenir normal, sont ceux dont les parents appartiennent à *P. braunii* (2n = 12).

Il faut noter que, dans un certain nombre de croisements où 12b est confronté à 12l ou 12m, on observe, outre la non ouverture de certaines fleurs mâles, parfois des anomalies à la méiose et une quantité assez élevée de grains de pollen mal formés et certainement inactifs.

En outre, l'expérience montre que ces hybrides sont très faiblement autofertiles; 1/100ème environ des fleurs femelles pollinisées avec des fleurs ♂ qui s'épanouissent donnent un fruit qui, lorsqu'il arrive à maturité, ne contient qu'une seule graine bien formée. Une vingtaine d'hybrides F2 ont cependant été obtenus; ils montrent un curieux polymorphisme allant jusqu'à l'existence d'individus aberrants.

Ainsi donc, dans un groupe de plantes que les caractères morphologiques, les appetances écologiques, la garniture chromosomique, conduisent à considérer comme appartenant à la même espèce *P. braunii,* on constate un début d'installation de barrières d'isolement entre les génotypes. En outre, une question se pose à propos de la F2. Comment, partant de parents homozygotes qui donnent naissance à des individus F1 homogènes, arrive-t-on à une F2 hétérogène? Ceci tendrait bien à montrer que l'homozygotie présumée est loin d'être totale.

On obtient encore des hybrides mais toujours stériles, à méioses très anormales et pollen aberrant, dans les croisements:

– entre *P. odontadenius* (2n = 24) d'une part, et *P. gagnioevae* (2n = 28) ou *P. bancilhonae* (2n = 56) d'autre part, et cela dans les deux sens,
– entre *P. gagnioevae* (2n = 28) et le taxon 12b de *P. braunii,* cela encore dans les deux sens,
– entre *P. gagnioevae* ♀ (2n = 28) et les taxons 12l ou 12m ♂ seulement.

Cependant, parmi ces hybrides F1, seuls les deux issus des croisements

P. bancilhonae (2n = 56) × *P. odontadenius* (2n = 24) peuvent, par autofécondation, produire des fruits; mais les graines de ceux-ci sont anormales et on n'a pas, jusqu'à maintenant, réussi à faire poursuivre son destin à la plantule anormalement pâle qu'elles contiennent.

Les observations relatives à l'obtention d'hybrides et à leur fertilité sont consignées dans la figure 5.

L'existence évidente de barrières de stérilité entre les divers génotypes utilisés appuie les promotions au rang spécifique que Brunel et Roux (1981a) ont proposé pour certains d'entre eux. Mais il est intéressant de noter qu'entre une bonne partie de ces derniers, malgré leur nombre de chromosomes très différents (y compris nombre de base), subsistent des affinités suffisantes pour qu'ils puissent donner naissance (naturellement ou après culture *in vitro*) à des hybrides F1. Ces affinités se traduisent bien évidemment, au moment de la fécondation ce qui aboutit à l'apparition d'individus présentant diverses garnitures chromosomiques: (28 × 56)→*42*, (24 × 56)→*40*, (24 × 28)→*26*, (28 × 12)→*20*, *(12 × 12)* →*12* ...

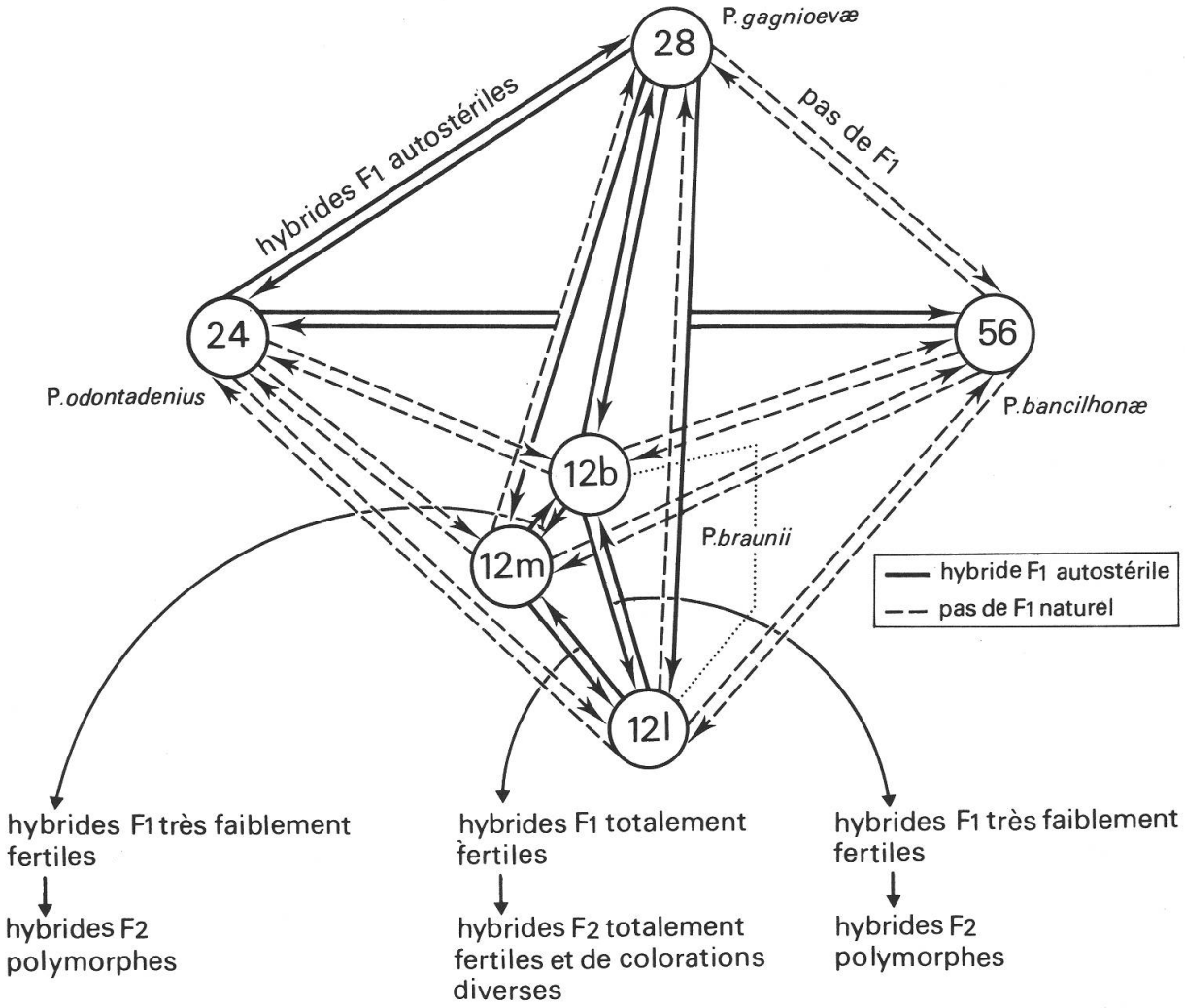

Fig. 5. – Schéma récapitulatif des hybrides F1 obtenus naturellement à la suite des croisements réalisés et de leur fertilité. [La fertilité de certains hybrides F2 (lorsqu'ils ont pu être obtenus) a été aussi mentionnée]. Ce schéma ne tient pas compte de la proximité génétique des 6 taxons utilisés.

Notons l'existence de *2n = 26* où – l'espace d'un hybride – est retrouvé le nombre de base primitif – et encore majoritaire – des *Phyllanthus*. Relevons, à l'occasion de certains croisements, possibles dans un sens, impossibles dans l'autre, l'existence d'un effet maternel.

Soulignons aussi, comme non négligeable, la démonstration de la possibilité d'obtention d'hybrides à partir de génotypes *actuels* à nombres de base différents: x = 6 et x = 7.

Comme nous l'avons déjà dit (voir § III), le passage de souches à x = 13, primitives pour le groupe tel que nous le connaissons aujourd'hui, aux nombres de base x = 6 et x = 7 qu'on peut considérer comme ancestraux, est très certainement le résultat de longs processus de dysploïdies et d'hybridations.

Aussi, l'expérimentation chez les génotypes étudiés qui permet de manipuler aujourd'hui conjointement des taxons à nombre de base 6 et 7 est-elle porteuse d'enseignements sur ce qui a pu se passer avec les *Phyllanthus* au cours des temps géologiques.

Ainsi, l'analyse génétique de certaines composantes de la sous-section *Odontadenii* conduit-elle à la constatation que ce complexe est en plein «mouvement». Nous sommes convaincus qu'une exploration plus systématique des génotypes de ce groupe, tant sur le terrain qu'au niveau expérimental, apporterait sur les conditions et les résultats de ce mouvement d'autres informations intéressantes. Nous évoquerons plus loin des directions possibles pour de nouvelles investigations.

b) *Acquisitions de la systématique expérimentale dans le complexe urinaria*[1])

Alors que le complexe *odontadenius* est africain, le complexe *urania* est *pantropical*. Alors que le premier comporte un large échantillonnage de nombres chromosomiques, chez le deuxième la diversité est beaucoup moins grande. En effet, malgré les investigations qui ont porté sur des dizaines de populations, nous n'avons trouvé que 2 types de numérations: 2n ~ 50, 2n ~ 100. Seul, le premier d'entre eux avait déjà été signalé par les auteurs citant des garnitures chromosomiques variant entre 48 et 52. Enfin, par ses caractéristiques morphologiques, le complexe *urinaria* fait partie d'une section tout à fait à part dans les *Phyllanthus*.

Nous avons eu à notre disposition des échantillons provenant de nombreuses régions intertropicales du monde. *Phyllanthus urinaria* s'y développe, dans des groupements anthropogènes, sous forme de petites populations, composées, chacune, d'individus homogènes. Cette homogénéité concerne la plupart des caractères morphologiques. Elle peut s'expliquer par le mode présumé de constitution de ces populations (voir début § IV).

Cette conformité à l'intérieur des populations contraste avec l'important polymorphisme qui peut exister entre les populations. En particulier, les individus originaires du Nord Viet-Nam peuvent présenter entre eux des différences parfois très grandes, alors qu'elles sont peu importantes, et souvent seulement détectables par une analyse quantitative, entre ceux provenant des autres régions du monde (Afrique, Amérique,

---

[1]) Ce que nous appelons complexe *urinaria* ne recouvre pas tous les taxons que Webster a placés dans la section du même nom. L'ensemble des informations rassemblées a permis (Rossignol et coll., 1983) de réviser cette section et d'y voir 3 sous-sections; deux sont monospécifiques avec d'une part *P. arenarius* Beille et, d'autre part *P. benguetensis* C. B. Rob. Nous n'avons pas eu ces espèces à notre disposition, vivantes; par contre, nous avons eu toutes celles qui ont été groupées dans la 3ème sous-section *«Urinariae»*.

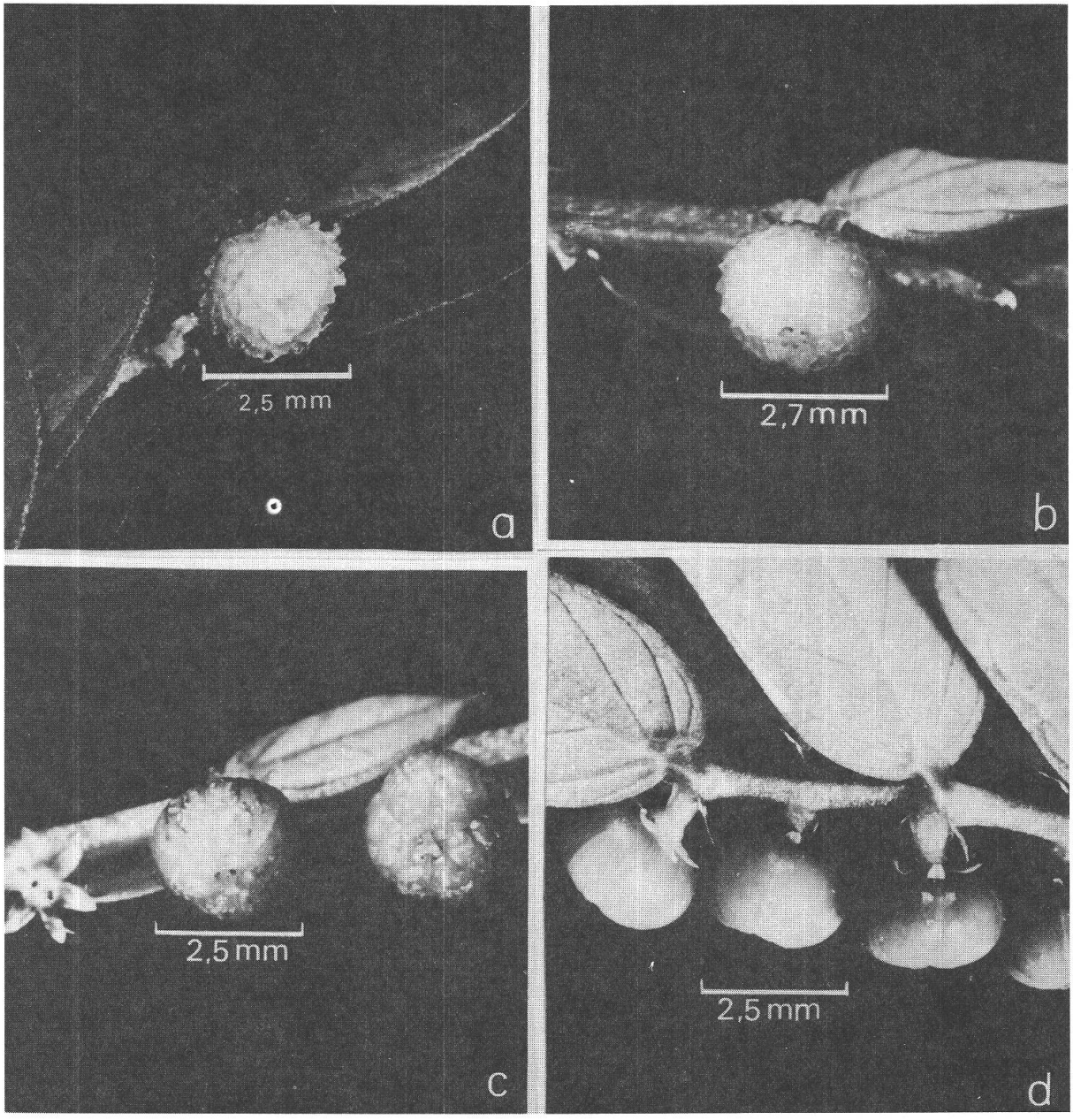

Fig. 6. – Ornementation des fruits: a) très écailleux, b) écailleux, c) rugueux à mamelons peu saillants, d) lisses.

Caraïbes) que nous avons examinés. De plus, chez ces derniers, les dénombrements chromosomiques sont toujours 2n ~ 50.

Nous avons donc été conduits à analyser ce polymorphisme (Nozeran et coll. 1978; Haïcour, 1982–83). Nous avons constaté qui'il se manifeste, au niveau de la structure des divers axes (port et longueur des axes orthotropes principal et secondaires, des ramifications plagiotropes), des feuilles (taille, nombre, couleur, forme), mais aussi au niveau des organes reproducteurs (en particulier fruits, graines et pollen).

Les fruits peuvent être très écailleux, écailleux, rugueux à mamelons plus ou moins saillants ou lisses (fig. 6); Il y a des semences que nous avons appelées «radiaires» car on observe, sur leurs faces latérales, une ornementation symétrique formée de côtes rayonnant à partir d'un hile à profil latéral arrondi. D'autres, qualifiées de «spiralées», ont un hile se présentant comme une échancrure en «coin» et montrent, sur leurs faces

latérales, une ornementation dissymétrique rappelant celle d'une coquille spiralée. En outre, ces graines peuvent être munies, sur leurs faces latérales, de cavités ou fovéoles dont le nombre et la forme varient: 0 ou 2 à 4 chez les «radiaires», 1 petite et ronde ou importante et en forme de croissant chez les «spiralées» (fig. 7). Chez les grains de pollen, toujours ellipsoïdaux et colporés, il existe une variation du nombre de sillons longitudinaux ou colpi. Ils sont au nombre de 4 chez les individus possédant 2n ~ 50 et de 5 chez ceux à 2n ~ 100 (fig. 8).

L'examen des échantillons d'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, provenant de régions diverses d'Asie (Indes Orientales, Ceylan, Pakistan, Est Himalaya, Birmanie, Thaïlande, Laos, Cambodge, Viet-Nam, Chine, Java, Sumatra, Philippines, Haïnan, Formose et Japon) confirme pratiquement, sans l'élargir, le polymorphisme que nous avons noté au Nord Viet-Nam.

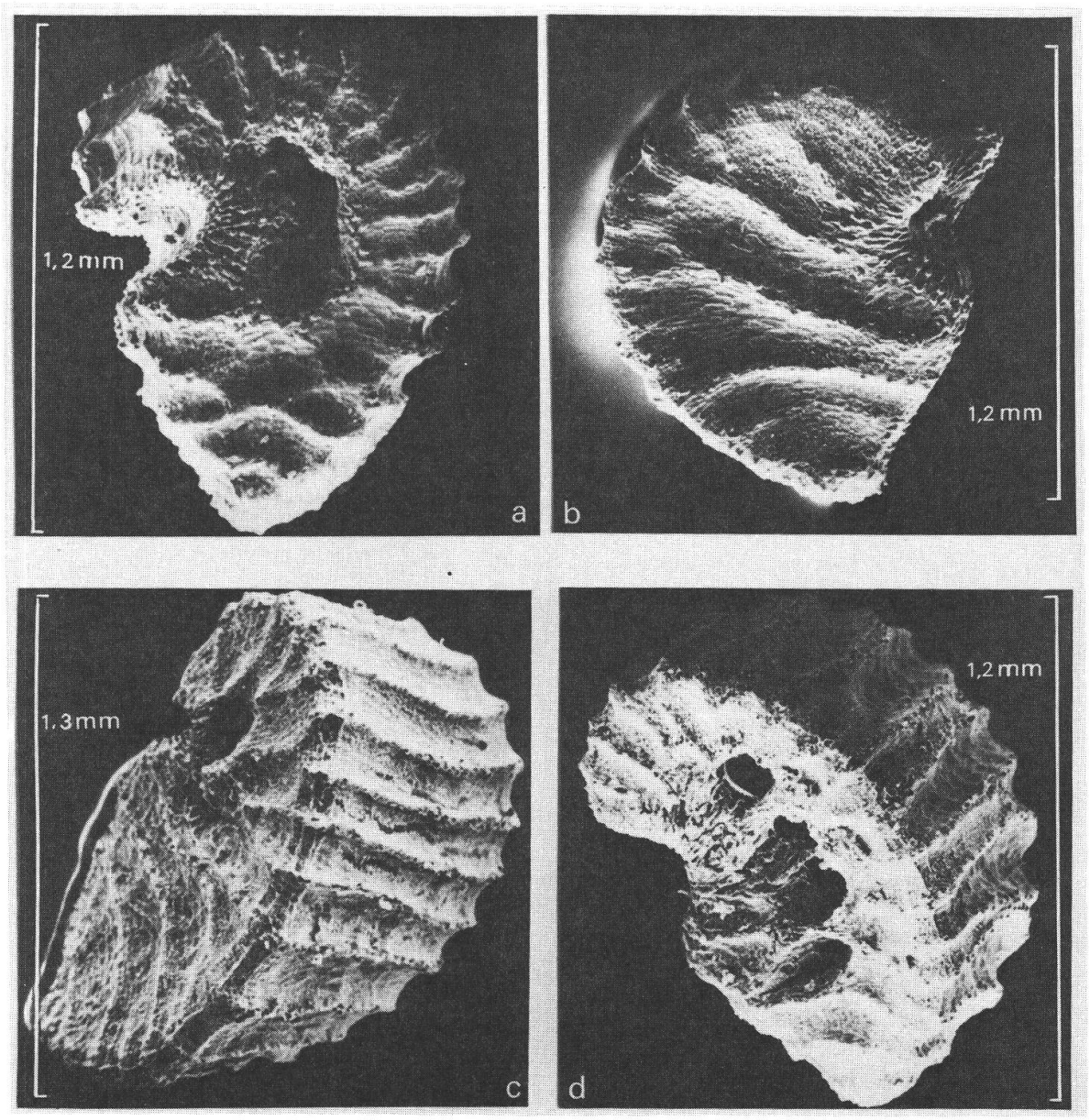

Fig. 7. – Ornementation des graines: a) graine spiralée à 1 grande fovéole en croissant, b) graine radiaire sans fovéole, c) graine spiralée à 1 petite fovéole ronde, d) graine radiaire à 3 fovéoles.

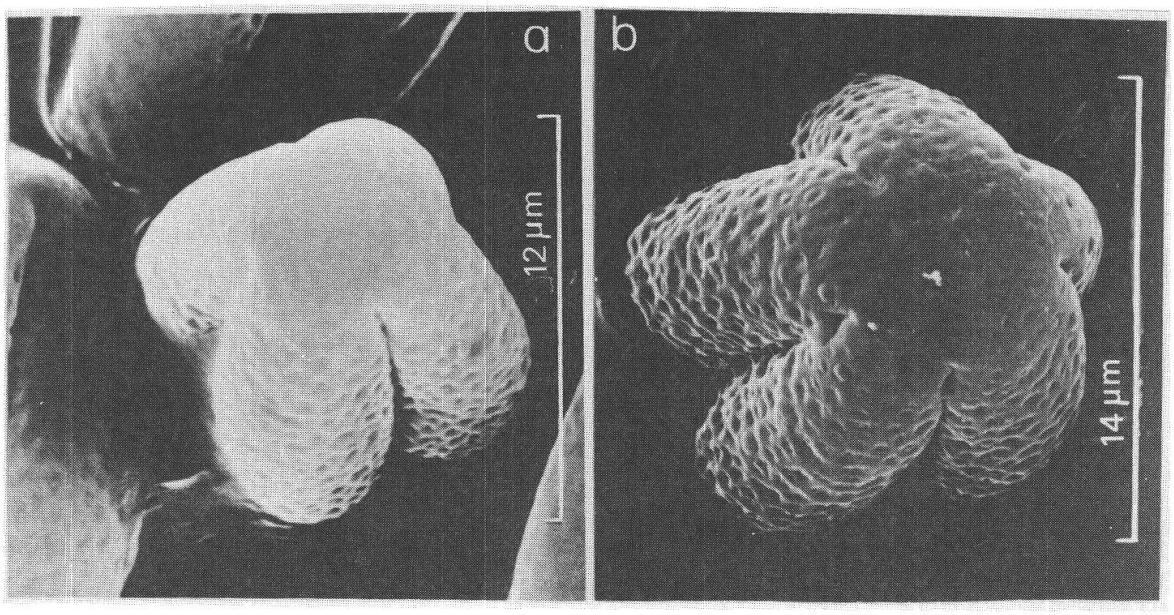

Fig. 8. – Grains de pollen ellipsoïdaux colporés (vues apicales prises au microscope à balayage). a) à 4 colpi chez les taxons à 2n ~ 50, b) à 5 colpi chez les taxons à 2n ~ 100.

Quant à l'observation des exsiccata provenant des autres régions du monde (Afrique Occidentale et Méridionale, Madagascar, Amérique Centrale et Méridionale, Caraïbes), elle permet de retrouver le peu de diversité déjà relevé dans certaines de ces régions.

Sur la base de ces données, on a pu distinguer, dans l'ensemble des taxons constituant le complexe *urinaria,* deux sous-ensembles caractérisés par l'ornementation de la graine et la forme du hile: celui des «spiralés» (S) et celui des «radiaires» (R). Chacun comprend des taxons diploïdes (2n ~ 50) et tétraploïdes (2n ~ 100), ce qui nous a conduit à distinguer 4 groupes systématiques distincts: 50 R, 50 S, 100 R et 100 S.

Dans chacun de ces groupes, la variabilité morphologique est relativement faible, à l'exception du 50 R qui est, lui, très hétérogène. En particulier, certaines plantes du Sud Est Asiatique ont un port sub-horizontal caractéristique et produisent des fruits et des graines dépourvus de reliefs marqués (sous-groupe 50 R 2). Elles s'isolent très nettement des autres taxons du groupe 50 R qui présentent un axe principal dressé, des fruits rugueux-mamelonnés et des graines à 2–4 fovéoles (sous-groupe 50 R 1).

Tout laisse à penser, et cela en accord avec l'opinion de Webster, que le centre d'origine du complexe *urinaria* se trouve dans le Sud Est Asiatique. Les populations que l'on trouve dans les autres régions du monde correspondraient à des introductions.

L'étude de la répartition relative des «spiralés» et des «radiaires» permet de constater qu'à l'«épicentre» de la diversification (Inde, Nord du Viet-Nam, Chine), ce sont les «spiralés» qui dominent alors qu'à la périphérie, leur proportion diminue pour finalement céder la place aux «radiaires» dans les îles proches (Ceylan, Insulinde, Haïnan, Formose, Japon, par exemple). Les populations très éloignées du centre d'origine (Afrique, Madagascar, Amérique, Caraïbes) appartiennent toutes au sous-groupe 50 R 1).

Des informations exposées ci-dessus, il ressort que le phénotype «spiralé» (S) est à considérer comme le plus primitif. Il ressort également que seuls les radiaires et, parmi eux les 50 R1, ont un réel pouvoir colonisateur.

Ces faits signalés, une question vient tout naturellement à l'esprit. S'agit-il d'un polymorphisme dépassant ou non le cadre de l'espèce?

Des éléments de réponse à cette question ont été fournis grâce à la mise en œuvre d'un volumineux programme de croisements (Haïcour, 1983; Rossignol et coll. 1984a et b). L'expérience révèle que tous les individus ne sont pas interfertiles. Il existe des barrières de reproduction qui se manifestent avec une efficacité différente et se traduisent sous une forme, variable suivant les confrontations réalisées:

– A l'intérieur d'une *même population,* les individus sont interféconds et leur descendance est fertile. Néanmoins, on observe un certain nombre de «ratés», se traduisant par des graines vides ou à plantule mal formée ou bloquée; ceux-ci reflètent un certain degré – faible – d'incompatibilité entre individus et donc une hétérogénéité génétique résiduelle. L'homozygotie des populations, pourtant importante, n'est évidemment pas totale.

– Les croisements réalisés entre individus appartenant à des populations différentes mais faisant partie *d'une même groupe* (50 R, 50 S, 100 R ou 100 S) dont nous avons donné les caractéristiques, conduisent à des résultats divers. Généralement, on obtient une descendance fertile. Ainsi que dans le cas précédent, il existe un certain nombre de blocages interenant au stade postzygotique.

Notons – comme nous l'avons observé dans le complexe *odontadenius* – que la proportion de ces «ratés» varie selon le sens du croisement, traduisant l'existence d'un effet d'origine maternelle.

Mais la situation la plus intéressante dans ces confrontations concerne celles qui sont réalisées entre individus 50 R 1 et 50 R 2 (Haïcour et Montfort, 1983). Suivant les populations utilisées, on peut obtenir deux types de résultats:

– Il s'agit, d'une part, d'hybrides fertiles mais ceux-ci présentent en même temps des traits morphologiques particuliers (déplacement de la première feuille de chaque rameau plagiotrope vers l'axe orthotrope principal) et une vigueur hybride; celle-ci peut être spectaculaire, comme c'est le cas pour les individus résultant du croisement entre plantes provenant de populations éloignées géographiquement et sans doute aussi génétiquement [par exemple, croisement d'individus utilisés comme femelle d'une population 50 R2 (P6) récoltée au Viet-Nam, près de Tam Dao à ceux d'une population 50 R1 congolaise (55A), ou vénézuélienne (53B) ou guyannaise (I) ...]. La descendance de ces hybrides à morphologie particulière et vigueur accrue est généralement fertile mais très hétérogène.

– D'autre part, on peut obtenir des hybrides mais dont le développement est bloqué à divers stades de leur morphogénèse. Cela peut-être au stade de 2 cotylédons étalés [(P6♀ (Tam Dao, 50 R 2) × P11′ (Cuc-Phoung, 50 R 1)], rosette [P6♀ (Tam Dao, 50 R 2) × (P2 (Along, 50 R 1)] ou 1 ou 2 rameaux plagiotropes étalés [153B (Cuc-Phuong, 50 R 2) × P2 (Along, 50 R 1)].

Ainsi donc, parmi les groupes que nous avons délimités, il en est qui sont relativement homogènes, dans la mesure où on n'y détecte pas de barrière de reproduction stricte et infranchissable entre les taxons qui les constituent. Par contre, l'hétérogénéité morphologique que nous avons constatée dans le groupe 50 R se retrouve au niveau des confrontations entre des individus appartenant à ses deux sous-groupes 50 R 1 et 50 R 2. Ceci traduit manifestement l'existence entre eux d'une distance génétique conséguente.

Reste à examiner le résultat des confrontations entre individus appartenant à des *groupes différents*. La situation la plus fréquente c'est l'impossibilité d'obtenir des hybrides. Cependant, entre les groupes 100 R et le sous-groupe 50 R 2 d'une part, le groupe 50 S d'autre part, peuvent se manifester des restes de compatibilité. En effet, le croisement d'individus qui en font partie donne naissance à des hybrides, mais ceux-ci

sont, soit stériles bien qu'à développement normal, soit bloqués dans leur morphogenèse au stade 2 cotylédons étalés.

Il existe donc un hiatus sexuel très important entre les groupes 50 R, 50 S, 100 R et 100 S puisque la confrontation d'individus appartenant à deux quelconques d'entre eux ne donne jamais naissance à un hybride fertile; on ne peut donc plus les situer dans une même espèce. Aussi bien, sur la base de l'ensemble des données disponibles, avons-nous procédé à une révision systématique du complexe *urinaria* (Rossignol et coll. 1984 a et b). Nous considérons désormais celui-ci comme constitué de 4 espèces correspondant respectivement aux 4 groupes 50 R, 50 S, 100 R, 100 S; il s'agit de *P. urinaria* L., P. *nozeranii,* P. *hookeri* Muell. Arg., P. *embergeri.* L'espèce P. *urinaria* comporterait 2 sous-espèces: *urinaria* correspondant au sous-groupe R 1, *nudicarpus* au sous-groupe R 2.

On peut aller plus loin dans l'appréciation de la variabilité en focalisant la recherche sur l'examen comparé de caractères phénotypiques, permettant ainsi une approche au niveau infraspécifique. Dans ce cadre, l'analyse de certains d'entre eux fait apparaître que, d'un point de vue quantitatif, la presque totalité de l'information (90 à 95%) est le fait des rameaux plagiotropes (longueur de ceux-ci, de leurs entre-nœuds, dimensions et nombre des feuilles qu'ils portent) et du pollen (dimensions).

L'analyse des caractères phénotypiques, aussi bien en Guyane qu'en Afrique et au Viet-Nam (Bancilhon-Rossignol et coll. 1978, Haïcour et coll. 1982, Rossignol et coll. 1984 b) a permis de montrer que, dans chaque localité, sont sélectionnés les génotypes présentant la meilleure réponse aux facteurs climatiques. Les populations ainsi sélectionnées constituent des écodèmes.

Cette analyse a également montré l'existence (ou la non existence), dans le complexe *urinaria* et au niveau de chaque génotype sélectionné par le climat, de systèmes de régulation permettant le réajustement des formes lors de variations brusques (naturelles ou artificielles) des conditions externes. Ces réajustements jouent sur le nombre de feuilles, la surface de celles-ci, la taille des entre-nœuds qui les séparent, et la longueur des rameaux plagiotropes.

La variation de la surface foliaire alors que la taille de l'entre-nœud reste pratiquement constante est le système de régulation le plus performant et le plus évolué qui caractérise certains taxons radiaires du Viet-Nam ou introduits (ceux de Guyane français ou de Côte d'Ivoire). La variation de la longueur de l'entre-nœud, les dimensions de la feuille restant pratiquement constantes, est un système de régulation moins évolué qui se trouve à la fois chez des taxons radiaires et spiralés du Viet-Nam et le taxon 53B récolté au Vénézuela. Enfin, certains autres taxons vietnamiens se sont montrés dépourvus de tout système de régulation. Ce sont eux les plus sensibles aux variations écologiques du milieu, ce qui expliquerait en partie leur absence hors des limites du centre d'origine. A l'inverse, c'est probablement grâce à leur système de régulation perfectionné et efficace que des taxons 50 R 1 ont pu migrer hors du centre d'origine et coloniser diverses contrées, en particulier d'Afrique et d'Amérique.

Ainsi, cette analyse biométrique de caractéristiques phénotypiques fait donc apparaître, au niveau infraspécifique, la réalité d'un «mouvement» qui, bien que ne se traduisant pas, dans la limite de nos observations, en caractéristiques qualitativement discernables, n'en constitue pas moins une des manifestations de l'évolution du complexe.

Ce mouvement doit aussi être considéré comme un des moteurs de celle-ci, contribuant à permettre la dispersion de génotypes qui, une fois isolés, privés de possibilités

d'échanges génétiques, acquérront, au cours du temps, en fonction du contexte où ils sont placés, des qualités nouvelles.

Voilà donc un ensemble de résultats obtenus chez les *Phyllanthus* avec le complexe *urinaria*. Prenant appui sur une large prospection sur le terrain et sur des données morphologiques particulièrement détaillées, l'analyse génétique a mis en lumière, pour cet ensemble, le «mouvement» qui l'anime. Il est intéressant de constater que les modalités de celui-ci sont différentes de celles observées dans le complexe *odontadenius*. Pour ce dernier, la diversité des garnitures chromosomiques n'est pas accompagnée d'un polymorphisme morphologique conséquent. Chez *urinaria,* au contraire, la diversité des structures morphologiques n'est pas concomittante d'un polymorphisme important du nombre des chromosomes, mise à part cependant l'existence de diploïdes et de tétraploïdes, le passage de l'un à l'autre état, dans les deux sens, jouant un rôle non négligeable dans les phénomènes de diversification.

Tout ceci doit bien avoir une signification! Faut-il la rechercher dans le fait que, dans un cas, *odontadenius,* les nombres de base les plus fréquemment repérés, 6 et 7, sont les plus faibles de ceux connus et que, dans l'autre, *urinaria,* il est de 25, c'est-à-dire très élevé, même si on le considère comme secondaire? Des investigations génétiques nouvelles contribueront peut-être à apporter des éléments de réponse.

En utilisant comme matériel de base le complexe *urinaria* et en s'appuyant sur les connaissances qu'on en a désormais, on peut sûrement faire avancer la solution d'autres problèmes qui ont surgi de son étude. Des éléments de réponse sont, en effet, déjà en notre possession concernant par exemple:

– les phénomènes d'effets maternels ou d'hétérosis; l'expérience en ayant révélé des cas exceptionnellement nets, voire même spectaculaires;

– de même, la génétique de la morphogénèse dont l'étude pourrait utiliser la diversité des structures (orthotropes, plagiotropes) ou l'existence d'hybrides bloqués à diverses étapes de leur développement.

Nous y reviendrons dans les conclusions.

V – Dans l'individu, quelques aspects du mouvement morphogénétique de certains *Phyllanthus*

L'approche de la compréhension du mouvement d'ensemble des diverses unités systématiques du genre *Phyllanthus* implique l'exploration des phénomènes qui se situent à l'intérieur de l'individu. Certes, à ce niveau, la connaissance de la garniture chromosomique est-elle importante, mais aussi doit-on, autant que faire se peut, aborder l'analyse des phénomènes qui interviennent dans les diverses parties de la plante.

Le matériel utilisé (Bancilhon 1969) consiste, pour l'essentiel jusqu'à ce jour, en quelques espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, chez lesquels les processus de bilatéralisation ont conduit à des structures rappelant des feuilles: herbacés comme *P. odontadenius, P. amarus* Schum. et Thonn., ligneux comme *P. distichus* (L.) Muell. Arg. Le choix s'est porté sur eux à cause de la rigueur de leur construction tant au niveau de leur portion végétative que de la floraison. Nous avons bénéficié aussi, au moins pour les herbacés, de la grande homogénéité morphologique des individus issus de graines et dont nous avons déjà parlé. En outre, pour ceux-ci, une large répétition des expériences a été facilitée par la brièveté relative du cycle de reproduction, de l'ordre de 8 semaines et par leur neutralité vis à vis de la photopériode.

a) Les feuilles, sites et moteurs de «mouvements»

Un des aspects les plus significatifs mis en lumière porte sur les rôles des feuilles. Celles-ci interviennent à des niveaux très divers du fonctionnement de l'individu.

Ainsi, elles ont une action sur la floraison: l'expérimentation conduite chez *P. amarus* tend à montrer que, jusqu'à une certaine taille (0,5 à 1 mm) c'est-à-dire jusqu'à une certaine étape de leur morphogenèse, les feuilles des rameaux plagiotropes jouent un rôle globalement retardateur de ce phénomène; par contre, entre 5,5 et 7,5 mm, il en est activateur. Soulignons, à partir de cet exemple, les aspects contradictoires que l'on peut déceler dans l'activité des feuilles au cours de leur ontogenèse.

Des expériences menées par Belliard et Besse (1980), il ressort que les feuilles des axes plagiotropes jouent un rôle dans la croissance et la chute des fruits. Ainsi, nous l'avons déjà signalé, lors des croisements entre certains génotypes du complexe *odontadenius,* se manifestent des phénomènes d'incompatibilité se traduisant par une chute rapide du fruit. Or, l'activité des jeunes feuilles paraît être importante dans ce phénomène, s'opposant, essentiellement durant les 48 heures qui suivent la pollinisation, au développement du fruit. Si on s'intéresse maintenant non plus à la durée de celui-ci, mais au stade atteint par les plantules contenues dans les graines, au moment de leur chute, on constate que la prolongation du développement obtenu à la suite de l'ablation des feuilles n'est pas forcément favorable à leur bonne élaboration. Ceci pourrait être lié au fait que les feuilles exercent en réalité deux influences: elles accélèrent certes la chute des fruits, mais elles sont indispensables par ailleurs pour que les plantules issues de l'embryogénèse se développent normalement.

Sans apporter d'explication aux phénomènes d'incompatibilité qui se manifestent à l'occasion de certains croisements, les faits signalés, en soulignant le rôle qu'y jouent les feuilles, laissent ouvertes des possibilités de réalisation exceptionnelle, *dans la nature,* de conditions qui permettent, dans certains cas, la destinée positive d'une hybridation en général vouée à l'échec.

Un autre rôle des feuilles, mis en évidence (Bancilhon 1972), concerne leur intervention directe dans des processus de bilatéralisation. Il a pu être démontré, en effet, que la symétrie bilatérale que présente l'appareil vasculaire d'axes plagiotropes de certains *Phyllanthus (P. aeneus* Baill., *P. yaouhensis* Schlechter, *P. urinaria)* est directement corrélée à l'activité des feuilles que portent ces rameaux.

Cette constatation, en elle-même, sans toucher évidemment aux mécanismes intimes de la phylogénèse n'en permet pas moins de situer un des points d'impact qui permet le déroulement de certaines étapes de celle-ci. Connaissant celui-ci, ne peut-on pas penser qu'une voie est ouverte, permettant d'aller plus loin dans la compréhension du déterminisme de celle-ci? Ceci est d'autant plus concevable que, chez d'autres *Phyllanthus* qui, pourtant, au plan morphologique, ont atteint au niveau de leurs ramifications plagiotropes, une étape fort avancée des processus de foliarisation (par ex. *P. muellerianus*) les feuilles que portent celles-ci, ne jouent aucun rôle détectable sur l'évolution bilatérale de leur système vasculaire.

Les feuilles des *Phyllanthus* interviennent manifestement encore dans d'autres étapes de la morphogénèse de la plante.

Ainsi, elles exercent une action sur le rythme de fonctionnement du méristème terminal de l'axe orthotrope. En effet, la suppression régulière, à un jeune stade, des ramifications plagiotropes qu'il contribue à produire détermine une accélération de deux à trois fois du rythme d'organogénèse de ce méristème. Ce phénomène de rétroinhibition est certainement sous la dépendance essentielle des feuilles du rameau à leurs jeunes étapes. Tend à le démontrer la comparaison avec ce qui a été observé chez

d'autres plantes, *Gleditsia triacanthos* L. par exemple (Bancilhon et Neville 1966) où les jeunes feuilles jouent directement ce rôle, ou chez les *Chara* où la suppression des jeunes pleuridies (Ducreux 1975) détermine l'accélération des divisions de la cellule apicale de l'axe qui les produit.

Nous pensons aussi que les feuilles, par le rôle qu'elles assument dans la photosynthèse, déterminent certains types d'orientation dans les processus biochimiques se produisant dans l'individu. Bien entendu, il y a tout ce qui est classiquement lié à l'assimilation chlorophyllienne. Mais il s'agit, pour nous, ici, d'évoquer des phénomènes qui conduisent à la production de substances plus spécifiques. La démarche de départ a été inspirée par la constatation que certains *Phyllanthus* sont utilisés dans la pharmacopée locale de beaucoup de régions intertropicales. Nous avons pu mettre en évidence que les décoctions de feuilles de nombreuses espèces du genre présentent une activité, au minimum bactériostatique (Nozeran et Haïcour 1974). L'analyse biochimique des principes antibactériens a révélé la présence de deux substances actives possédant les caractéristiques des composés phénoliques, la mieux représentée appartenant au groupe des *tanins* ellagiques (Haïcour 1975). Or, il existe une bonne corrélation globale entre l'appartenance d'un *Phyllanthus* à un des groupes systématiques délimités par Webster et l'activité plus ou moins importante de décoctions de leurs feuilles. Chez certaines d'entre eux, elle est nulle. Des différences peuvent même être notées chez divers individus d'un même groupe systématique jusque, semble-t-il, à l'intérieur d'une espèce, donc en fonction du génotype (Nozeran et Haïcour 1974).

Une expérimentation faisant intervenir diverses cultures de tissus réalisées à partir des différents organes d'une plante et dont l'évolution est analysée au fil des repiquages et en liaison avec les conditions lumineuses dans lesquelles elles sont placées, amène à conclure que l'élaboration des produits antibactériens détectés se produit en liaison avec la photosynthèse (Haïcour 1974). Les feuilles sont donc directement impliqués dans le phénomène, mais, suivant le génotype de la plante qui les met en place, elles présentent vis à vis de celui-ci des possibilités diverses. Peut-être des substances de ce type pourraient-elles servir de marqueurs biochimiques pour caractériser des filiations ou des étapes dans les phénomènes phylogénétiques? Cette remarque pourrait prendre plus de relief, si l'examen à ce niveau était plus poussé, prenant en compte entre autres ce que l'on sait empiriquement d'autres propriétés de certains *Phyllanthus,* par exemple de l'activité ichtyotoxique de *P. brasiliensis* Poir.

Les exemples que nous avons cités ne recouvrent, bien évidemment pas, tous les registres de l'activité des feuilles dans l'organisme. En particulier, nous n'avons rien dit des phénomènes corrélatifs conduisant à des inhibitions, à une croissance rythmique, à des dormances, etc...

Nous nous sommes limités à des faits qui nous ont paru en même temps significatifs et avoir place dans notre raisonnement global sur les phénomènes de «mouvements» dans les *Phyllanthus,* en ce sens qu'ils illustrent bien certains niveaux de ceux-ci.

b) Les méristèmes caulinaires, sites et moteurs de «mouvements»

Une préoccupation comparable nous guide pour exposer un certain nombre de faits concernant les méristèmes caulinaires.

Nous avons déjà parlé de la vitesse de fonctionnement du méristème orthotrope, modulée par les productions foliaires que celui-ci met en place. Nous voulons maintenant attirer l'attention sur un rôle différent qu'il joue. La démonstration a été faite (Bancilhon 1965, 1969) que, chez des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes, le méristème de l'axe orthotrope a un rôle «organisateur». C'est en effet lui qui détermine, sur les

ébauches d'axes mises en place à la suite de son fonctionnement, leur orientation vers un type de morphogenèse plagiotrope. La mise en évidence du phénomène a été réalisée grâce à l'ablation de ce méristème au-dessus d'ébauches latérales plus ou moins avancées dans leur ontogénèse. Suivant le stade atteint par ces dernières, c'est-à-dire suivant leur temps d'exposition plus ou moins long à l'action «organisatrice», on obtient des plagiotropes normaux, des structures intermédiaires entre orthotropes et plagiotropes, enfin des orthotropes.

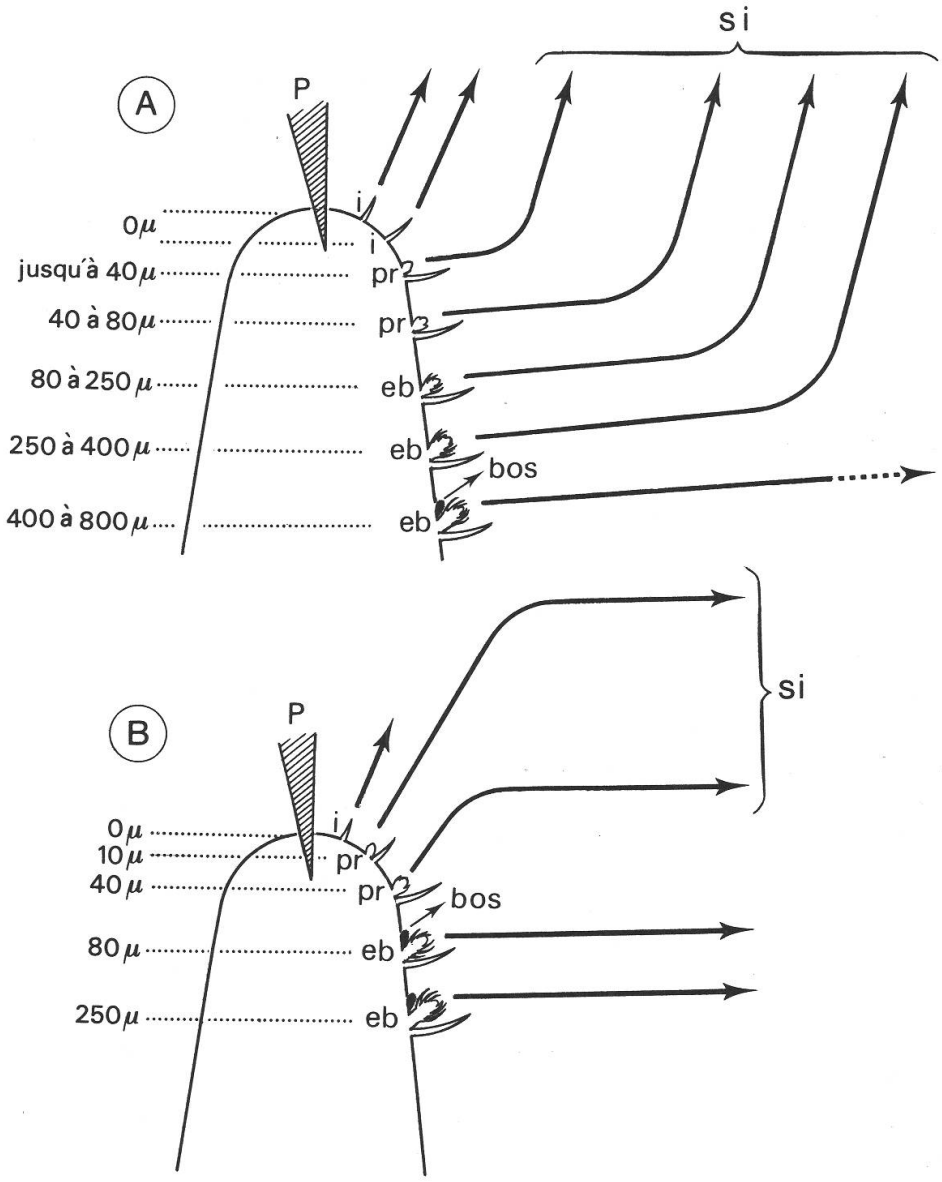

Fig. 9. Représentation schématique des divers comportements manifestés par les ébauches de rameaux plagiotropes contenus dans le bourgeon orthotrope terminal après traumatisme du méristème apical. A – chez un Phyllanthus ligneux, B – chez un Phyllanthus herbacé. En A et B, nous avons réuni, par une accolade, toutes les structures intermédiaires (si) observées et nous avons donné, pour chaque ébauche, ses dimensions au moment de l'intervention.
p: piqûre; i: initium; pr: primordium; éb: ébauche; bos: bourgeon orthotrope secondaire. Pour la clarté du schéma toutes les ébauches de rameaux plagiotropes ont été représentées d'un seul côté de l'apex.

A ce propos, il est intéressant de noter une différence curieuse entre des espèces ligneuses (*P. distichus, P. muellerianus, P. juglandifolius* Willd.) et des espèces herbacées (*P. urinaria, P. amarus, P. odontadenius* en particulier). Les rameaux intermédiaires des premières espèces citées ont un fonctionnement plus ou moins long sur le mode plagiotrope suivi d'une réversion vers l'orthotropie (fig. 9a). Chez les secondes, on observe au contraire, au début, un mode de fonctionnement orthotrope suivi, plus ou moins tardivement, d'un passage à la plagiotropie (fig. 9b). Chez *P. capillaris* Schum. et Thonn., petit arbuste présentant la particularité de fleurir à un stade précoce, on observe les deux types de situations. Pour une part, il semble bien que l'une ou l'autre se manifeste en fonction du stade suivant la germination de la graine où l'opération a été pratiquée. Malgré la diversité des réponses obtenues, il ne reste pas moins vrai que, dans tous les cas, le méristème de l'axe orthotrope joue bien un rôle «orienteur» sur les ébauches d'axes secondaires qu'il a mis en place.

Bien sûr, et nous l'avons dit, il s'agit ici de faits relevés chez des *Phyllanthus* à rameaux dimorphes bien tranchés. La détermination plagiotrope n'existe, évidemment, pas chez les *Phyllanthus* entièrement orthotropes. Elle a une autre origine chez ceux où la plagiotropie tend à se généraliser sur tous les axes et que nous avons rangé, lors de l'analyse phylogénétique des types architecturaux dans le groupe B. Chez ceux-ci, tous les méristèmes d'axes changent de mode de fonctionnement, passant, plus ou moins rapidement, d'orthotropes à plagiotropes. Dans ce cas, le rôle organisateur n'est pas dévolu au méristème orthotrope puisque c'est lui-même qui est touché par la transformation, mais à d'autres portions de la plante, peut-être à des actions cumulées de feuilles à un certain stade de fonctionnement. Une expérimentation pourrait lever cette indétermination.

Mais il ne faut pas manquer de relever aussi que, chez les *Phyllanthus* à rameaux dimorphes bien tranchés, une phase plus ou moins longue suivant leur germination est exclusivement marquée par des caractéristiques orthotropes. Comme chez les *Phyllanthus* à ramifications toutes orthotropes, le méristème caulinaire terminal n'a pas de qualité organisatrice de la plagiotropie. Il acquiert celle-ci progressivement certainement, au moins en partie, sous l'influence des feuilles qu'il produit. La progressivité de cette acquisition est soulignée par le fait – observable pour tous les *Phyllanthus* à rameaux dimorphes tranchés, aussi bien ligneux qu'herbacés – que les premiers rameaux plagiotropes qu'il met en place peuvent, plus ou moins rapidement selon leur rang sur l'axe principal, reverser vers l'orthotropie. Ils ne sont donc pas encore, comme cela interviendra un peu plus tard dans la morphogenèse de la plante, définitivement orientés dans la voie plagiotrope. Or, dans la phase adulte de l'individu, on connaît un moyen de faire perdre temporairement une partie de son rôle organisateur au méristème orthotrope, c'est-à-dire de le faire revenir à un mode de fonctionnement de type juvénile: il suffit de réduire sa taille grâce à une opération microchirurgicale (Bancilhon 1969). On retrouve ici ce qui a été vu d'une manière plus générale à propos du rôle rajeunissant de la miniaturisation du méristème caulinaire édificateur (Nozeran et coll. 1982).

Nous n'avons évoqué jusqu'à maintenant que l'intervention du méristème caulinaire orthotrope dans la morphogenèse. Qu'en est-il de celle du méristème plagiotrope? Le choix d'un matériel adéquat a permis de mettre en évidence, chez lui aussi, pour une espèce à rameaux dimorphes bien tranchés *P. amarus,* un rôle organisateur. Il oriente en effet, vers une destinée florale, des méristèmes axillaires au'ils a contribué à édifier (Bancilhon 1968). Dans la dynamique de la floraison, l'action des feuilles, que nous avons déjà signalée, est donc complémentaire de celle du méristème plagiotrope.

Ce ne sont là, certes, que quelques informations mais qui montrent qu'existent des perspectives pour aborder, d'une manière approfondie, l'analyse expérimentale comparée du déterminisme interne des formes de ces plantes.

Rappelons que nous avons considéré que les divers types d'agencements orthotropes-plagiotropes marquent différentes étapes dans la phylogénèse des *Phyllanthus*. Les investigations que nous proposons d'entreprendre apparaissent donc comme un moyen d'aborder l'étude de celle-ci.

Nous n'aurions garde d'oublier que le «mouvement» interne de l'individu est modulé par le contexte écologique dans lequel il est placé. Nous avons d'ailleurs souligné, lors de l'analyse des populations naturelles de *Phyllanthus* du complexe *urinaria* combien les conditions de milieu jouaient un rôle au niveau, au moins, de l'évolution infraspécifique. Est-ce que l'action du milieu ne peut pas provoquer de plus grands changements? On peut se poser la question à la lumière de ce qui a été obtenu par Roux (1968) chez une Rhamnacée, *P. aliurus australis* Gaertn., espèce normalement à rameaux dimorphes nettement tranchés. Sous un éclairage de 4500 à 6000 lux, en jours longs de 18 h, ou en été, en serre fortement ombrée, sur un petit pourcentage des individus mis en expérience, l'axe des jeunes plantes issues de la germination de graines, après un temps de développement orthotrope, passe à la plagiotropie. On est arrivé d'ailleurs, et avec un conditionnement externe comparable, à provoquer ce même type de transformation sur l'axe principal de *P. amarus* (Rossignol c.v.). Autrement dit, sous l'influence de conditions extérieures particulières, on peut, chez une plante construite comme les *Phyllanthus* du groupe A, provoquer un comportement morphogénétique du type de celui de certains *Phyllanthus* du groupe B.

Voilà donc, peut-être, un nouveau créneau d'attaque expérimentale de problèmes de phylogénèse au travers de l'analyse du déterminisme d'évènements morphogénétiques provoqués par des facteurs du milieu.

c) Floraison-souvenir emporté par la graine

Parmi les «mouvements» internes de l'individu, il en est un qui ne manque pas d'originalité: il s'agit d'un phénomène de floraison précoce qui peut être rattaché à la néoténie.

La situation la plus caractéristique sous ce rapport a été relevée chez une espèce arborescente, à rameaux dimorphes bien tranchés, *Phyllanthus distichus* (L.) Muell. Arg. En effet, sur de jeunes plantes issues de la germination de la graine, si on pratique la section de l'axe orthotrope au-dessus du premier rameau plagiotrope alors que celui-ci mesure environ 5 mm, dans 50% des cas, on observe que cet axe termine son développement par une fleur. Si la section est pratiquée au-dessus d'un autre plagiotrope, ce phénomène s'estompe et cela d'autant plus que le rang de celui-ci est plus élevé (Bancilhon 1969). Cette situation est d'autant plus curieuse que, dans les conditions naturelles, la floraison de la plante non traumatisée n'intervient que lorsque celle-ci a atteint l'état d'arbre.

Chez *P. bancilhonae* (Brunel et Roux), une situation comparable de floraison terminale des premiers rameaux plagiotropes peut être notée, mais celle-ci est relayée rapidement par une floraison au niveau des aisselles foliaires (Bancilhon 1969).

Tout se passe donc comme si, antérieurement à l'installation progressive de la floraison existait chez ces plantes un gradient de «défloraison». Celui-ci pourrait être le souvenir d'inductions, le résultat d'effets maternels rémanents sur le jeune individu formé par la graine.

On peut sans doute aussi considérer qu'interviennent des processus de ce type dans le cas d'un taxon de *P. amarus* présentant une floraison particulière sur un certain nombre de ses rameaux plagiotropes.

Avec ces exemples, nous nous trouvons confrontés à un type particulier d'hérédité maternelle mais cantonnée à un type de fonctionnement, la floraison se manifestant de manière fugace avec des modalités diverses suivant les cas observés et intervenant dans des groupes déterminés, seulement chez certains génotypes.

Conclusions

Nous avons souhaité, grâce à cet article, partager avec les lecteurs une partie importante de la moisson de faits recueillis lors de l'étude des *Phyllanthus*. Ce faisant, nous avons tenté de montrer que notre souci de chercher à comprendre le mouvement phylogénétique passe par un ensemble de recherches dans des secteurs divers de la science (morphologie comparée, analyse comparée des numérations chromosomiques, morphogenèse et physiologie comparées, génétique, analyses biochimiques). Nous appuyant sur l'intégration des acquis dans ces divers domaines, il nous semble que des considérations non négligeables ont pu être formulées. Mais, quel que soit l'apport de celles-ci, elles permettent d'ouvrir des perspectives très larges et c'est peut-être même là leur apport essentiel. A notre connaissance, il n'y a pas d'autre groupe végétal actuellement étudié qui puisse servir, aussi bien que les *Phyllanthus,* de matériel adéquat pour faire progresser nos connaissances dans certains domaines du déterminisme de la phylogénèse.

Certes, de nombreuses difficultés subsistent, le cadre des recherches demande à être précisé.

Certes, il est bien dommage, qu'au moins dans l'état actuel des techniques, des comparaisons de caryogrammes soient le plus souvent impossibles étant donné la petite taille de chromosomes (inférieurs à 1μ ou compris entre 1 et 2μ généralement) et, dans certains cas, leur nombre.

Certes, de nouvelles prospections sur le terrain s'imposent, par exemple en Afrique pour parfaire la connaissance du complexe *odontadenius* ou dans le Sud Est Asiatique pour conduire, à partir des résultats acquis, une exploration plus fine portant en particulier sur la place et le comportement réciproque des divers génotypes du complexe *urinaria*. D'autres encore ... mais des voies nouvelles nous semblent ouvertes.

Le travail expérimental, en particulier de nouveaux programmes de croisements doivent être entrepris, profitant des connaissances actuelles mais faisant intervenir aussi des génotypes nouveaux, créés au laboratoire, en particulier par polyploïdisation (colchicine) et haploïdisation (culture de gamétophytes ♂ et ♀). Ainsi, pourra-t-on apporter des clartés nouvelles sur des qualités dont sont porteurs les différents nombres de base.

Dans ce programme, l'analyse devra s'étendre aux descendances d'hybrides F1 qui, nous l'avons vu, posent problème. L'exploration de l'hérédité des programmes morphogénétiques pourra profiter de l'existence des hybrides bloqués à certaines étapes de leur développement, de l'apparition dans la descendance de caractéristiques nouvelles morphologiques et physiologiques (par exemple, les cas d'extraordinaire vigueur hybride), de la mise en évidence d'orientations d'origine maternelle (par exemple, l'induction florale communiquée au jeune individu formé dans la graine) et d'autres qui ont certainement joué un rôle dans l'évolution des populations dans la nature.

Enfin, nous l'avons signalé, des substances biochimiques, produits de métabolismes secondaires, peuvent servir de marqueurs. Mais combien passionnante sera l'entreprise si l'analyse peut s'étendre aux productions primaires de l'activité du matériel héréditaire. Ouvrant même la voie à l'analyse comparée d'éléments constitutifs de celui-ci, nous pensons, par exemple, à l'exploration, elle aussi comparée, des spectres enzymatiques aux divers stades de la morphologie et cela chez les divers génotypes.

Voilà bien un immense programme, mais nous avons tenu à évoquer la possibilité de sa mise en chantier car les connaissances déjà acquises chez les *Phyllanthus,* matériel végétal qui nous paraît exceptionnellement favorable, nous permet d'être optimiste sur les chances de succès de l'entreprise.

Résumé

Le genre *Phyllanthus* s'est révélé particulièrement intéressant pour illustrer, chez les végétaux supérieurs, ce qu'englobe la notion de *«mouvement»*. Celui-ci, dans l'ensemble du genre, se traduit au niveau de l'analyse des structures morphologiques et des numérations chronosomiques actuelles dont l'enchaînement permet, nous semble-t-il, de caractériser le déroulement de phénomènes qui ont eu lieu au cours du temps. Il se traduit également au niveau des unités systématiques et notamment de «l'espèce» qui peut s'avérer être en pleine évolution comme en particulier chez les complexes *odontadenius* et *urinaria*. L'approche de la compréhension de ce mouvement implique la prise en compte du mouvement morphogénétique qui se situe à l'intérieur de l'individu, au niveau de ses diverses parties.

Dans cet article synthétique nous n'avons retenu que les résultats les plus marquants. Ils sont le fruit d'un ensemble de recherches qui se placent dans des secteurs très variés (morphologie, morphogenèse, caryosystématique, génétique, voire même biochimie).

A partir de cette somme de résultats nous avons essayé de dégager les voies que ce travail expérimental a permis d'ouvrir et qui sont très larges puisqu'elle s'étendent jusqu'à l'exploration de l'activité du matériel héréditaire aux divers stades de la morphogenèse.

Bibliographie

Bancilhon L. 1965. Sur la mise en évidence d'un rôle «organisateur» du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. C.R. Acad. Sc. 260: 5327–5329.

Bancilhon L. 1969. Etude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. Ann. Sci. Nat., Bot., Paris, 12ème série X: 127–224.

Bancilhon L. 1971. Contribution à l'étude taxonomique du genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées). Boissiera 18: 9–80.

Bancilhon L. 1972. Action des feuilles sur le système vasculaire des rameaux plagiotropes au travers de quelques espèces de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes. Phytomorphology 22: 181–194.

Bancilhon L. et P. Neville 1966. Action régulatrice de jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* Müll. Arg. et *Gleditsia triacanthos* L. C.R. Acad. Sc. 263: 1830–1833.

Bancilhon L., G. Mangenot et S. Mangenot 1974. Nouvelle contribution à l'étude cytotaxonomique du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). C.R. Acad. Sc., Paris 279: 1881–1884.

Bancilhon-Rossignol L., M. Rossignol, R. Haïcour et G. Monniaux 1978. Rôle des facteurs climatiques sur la sélection naturelle de la structure des populations de *Phyllanthus urinaria* en Guyane Française. Bull. Soc. bot. Fr. 125: 457–477.

Belliard J. 1975. Etude préliminaire d'une barrière d'incompatibilité entre des taxons à nombres chromosomiques différents appartenant à l'espèce *Phyllanthus odontadenius* (2n = 28; 2n = 56). Thèse 3ème cycle, Université Paris XI, Centre d'Orsay, 53 p.

Belliard J. et J. Besse 1980. Etude du rôle des feuilles dans un phénomène d'incompatibilité apparu lors du croisement entre deux taxons de *Phyllanthus odontadenius* Müll. Arg. Bull. Soc. bot. Fr. 127, Lettres Bot. (1): 5–21.

Brenan J. P. M. 1978. Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 437–478.

Brunel J. F. 1975. Contribution à l'étude de quelques *Phyllanthus* africains et à la taxonomie du genre *Phyllanthus* L. (Euphorbiaceae). Thèse 3ème Cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 154 p.

Brunel J. F. 1980. Notes sur les Phyllanthoideae (Euphorbiaceae) ouest-africaines IV – *Phyllanthus rouxii* sp. nov., un *Phyllanthus* hemicryptophyte à pivot radiculaire tubérisé. Bull. Soc. bot. Fr. 127, Lettres Bot. 5: 483–491.

Brunel J. F. et G. Roux 1981 a. *Phyllanthus* subsect. *Odontadenii* (Euphorbiaceae) au nord du fleuve Congo (Afrique de l'Ouest). Willdenowia 11: 69–90.

Brunel J. F. et G. Roux 1981 b. Phyllantheae de Madagascar I: A propos de deux *Phyllanthus* de la sous-section *Swartziani* Webster, Adansonia ser. 2, 20: 393–403.

Ducreux G. 1975. Corrélations et morphogénèse chez le *Chara vulgaris* L. cultivé *in vitro*. Rev. gén. bot. 82: 215–357.

Emberger L. 1960. Les végétaux vasculaires In: Chadefaud et Emberger. Traité de Botanique t. II, fasc. 1 et 2, Masson et Cie, Paris.

Haïcour R. 1974. Comparaison chez *Phyllanthus urinaria* L. de l'activité antibactérienne des décoctions de diverses portions de la plante et de cultures de tissus qui en proviennent. C.R. Acad. Sc. Paris 278, Série D: 3323–3325.

Haïcour R. 1975. Premiers éléments d'identification biochimique des principes antibactériens d'extraits du *Phyllanthus urinaria* L. C.R. Acad. Sc. Paris 280, série D: 1789–1792.

Haïcour R. 1982. Eléments d'analyse de la structure et de l'évolution d'une espèce rudérale pantropicale *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiacées). Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris Sud, Centre d'Orsay, Adansonia, 1983 (sous presse).

Haïcour R. 1983. La variabilité de la compatibilité génétique entre divers taxons de *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiacée): Mise en évidence et perspectives ouvertes par son analyse. Bull. Soc. bot. Fr., 130, Lettres bot. (3) 207–226.

Haïcour R. et S. Montfort 1983. Croisements entre diverses populations de *Phyllanthus urinaria* L. Hétérosis et barrières reproductives. Bull. Soc. bot. Fr. 130, Lettres Bot. (1): 43–55.

Haïcour R., L. Rossignol et M. Rossignol 1982. La sélection naturelle des formes par le climat chez diverses populations africaines de *Phyllanthus urinaria* (Euphorbiaceae). Candollea 37: 177–201.

Hallé F. et R. A. A. Oldeman 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie n° 6, Masson et Cie, 178 p., 77 figures.

Mangenot G. 1969. Réflexion sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea 24: 279–294.

Mangenot G., L. Bancilhon et S. Mangenot 1977. Caryologie du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae, Phyllanthoïdeae). Ann. Sc. Nat. 12ème série 18: 71–116.

Mangenot G., L. Bancilhon-Rossignol et S. Mangenot 1978. Un nouveau nombre chromosomique dans le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). Rev. Cytol. Biol. végét. Bot. 1: 105–113.

Niklas K. J., B. H. Tiffney et A. H. Knoll 1980. Apparent Changes of the Diversity of Fossil Plants: a Preliminary Account. Evolutionary Biology 12: 1–89.

Nozeran R. et H. Espagnac 1975. Quelques enseignements tirés de l'analyse de l'anatomie de *Selaginella myosurus* (Sw.) Alston. Ann. Sc. Nat. Bot. Paris 12ème série, 16: 309–318.

Nozeran R. et R. Haïcour 1974. Mise en évidence d'une activité antibactérienne chez des *Phyllanthus* (Euphorbiacées). C.R. Acad. Sc. Paris *278,* série D: 3219–3222.

Nozeran R., L. Bancilhon-Rossignol et R. Haïcour 1978. Une espèce rudérale, pantropicale, en cours de diversification: *Phyllanthus urinaria* L. (Euphorbiaceae). Rev. Gen. Bot. 85: 201–210.

Nozeran R., G. Ducreux et L. Rossignol-Bancilhon 1972. Réflexions sur les problèmes de rajeunissement chez les végétaux. Bull. Soc. bot. Fr. 129, Lettres Bot. (2): 107–130.

Pax F. et K. Hoffmann 1931. Euphorbiaceae In A. Engler et K. Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 19c, 11–233, Engelmann, Leipzig.

Perry B. A. 1943. Chromosome number and phylogenic relationships in the Euphorbiaceae. Amer. J. Bot. 30: 527–543.

Roux J. 1968. Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. Ann. Sc. Nat. Bot., Paris, 12ème série, IX (2): 109–255.

Rossignol L., M. Rossignol et R. Haïcour 1984 a. The *Urinariae* sub-section, subsect in nova of *Phyllanthus* sect. *Urinaria* Webster (Euphorbiaceae) – A systematic revision of the species *urinaria* sensu Websteri. Botanical Journal of the Linnean Society (sous presse).

Rossignol L., M. Rossignol, R. Haïcour et P. Piquepaille 1984 b. Le phénotype moyen des unités systématiques de la sous-section *Urinariae* du genre *Phyllanthus*. Les formes adaptatives et la notion d'écotype. Canadian J. Bot., 62 (sous presse).

Steenis C. G. G. van 1981. Rheophytes of the world, Sijthoff et Noordhoff, ed. Vol. 1, 405 p.

Tran-Ha N. M. 1973. Etude morphologique, cytogénétique et quantitative de divers taxons de *Phyllanthus* (Euphorbiacées). Thèse 3ème Cycle, Université Paris XI, Centre d'Orsay, 88 p.

Tran-Ha N. M. et L. Bancilhon 1976. Premières données sur le mode de reproduction des *Phyllanthus* (Euphorbiacées) découlant d'une étude cytogénétique comparée de six taxons du *P. odontadenius* Müll. Arg. à garnitures chromosomiques différentes (2n = 12, 24, 28, 56). Rev. Cyt. Biol. végét. 39: 201–234.

Webster G. L. 1956, 1957, 1958. A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. J. Arnold Arbor. 37: 91–122, 217–268, 340–359; 38: 51–80, 170–198, 295–373; 39: 49–100, 111–212.