

UN EXEMPLE DE BIODIVERSITÉ : LE GENRE *ACACIA* SUBGEN. *HETEROPHYLLUM*

J. VASSAL

Institut de la carte internationale de la végétation - CNRS - Université P. Sabatier
39, Allée J. Guesde, 31062 Toulouse Cedex, France

Résumé : Dans le genre *Acacia*, le sous-genre *Heterophyllum* constitue un immense groupe, fondamentalement australien, de 900 espèces environ. Ce taxon est l'un des plus remarquables exemples de biodiversité chez les Angiospermes. BENTHAM le subdivise en trois séries (*Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Phyllodineae*) essentiellement à partir des caractéristiques végétatives de l'adulte. Cette note illustre différents aspects du polymorphisme de l'appareil végétatif (types de feuilles bipennées et de phyllodes, particularités phyllotaxiques, écailles, phylloclades, spinescence) dans ce groupe. L'accent est mis sur 1/ les étapes morpho-anatomiques de la spécialisation foliaire et caulinare au cours de l'ontogénèse ; 2/ l'intérêt taxonomique des caractères des plantes (cotylédons et éophylles). Les deux principaux groupes mis en évidence sont centrés sur les deux séries d'espèces à feuilles bipennées (*Pulchellae*, *Botrycephalae*) et constituent des ensembles par enchaînement amalgamant différentes fractions de la série hétérogène des *Phyllodineae*.

Mots-clés : Genre *Acacia* sous-genre *Heterophyllum*, biodiversité, caractères végétatifs, polymorphisme, phyllodes, phylloclades, spinescence, *Phyllodineae*.

Abstract: In the genus *Acacia*, the subgenus *Heterophyllum* forms a huge group of around 900 spp. mainly distributed in Australia. This taxon is one of the most remarkable examples of biodiversity in the Angiosperms. It was subdivided by BENTHAM into three series (*Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Phyllodineae*) mainly on the basis of vegetative characteristics of adults. This paper takes into account several aspects of the polymorphism of vegetative characters (types of bipinnate leaves and phyllodes, phyllotactic patterns, scales, phylloclades, spines) in this group. It emphasises 1/ the morphological and anatomical stages of specialization of leaves and stems through the ontogenetic sequence ; 2/ the taxonomic interest of seedling characters (cotyledons and eophylls). Two main sets of species are recognized: they include, separately, the two series of taxa with bipinnate leaves (*Pulchellae*, *Botrycephalae*) which amalgamate fractions of the heterogeneous series *Phyllodineae*.

Keywords: Genus *Acacia*, sub-genus *Heterophyllum*, biodiversity, vegetative characters, polymorphism, phyllode, phylloclade, spines, *Phyllodineae*.

Introduction

Dans le très vaste genre *Acacia*, qui compte aujourd'hui 1 300 à 1 400 espèces, le sous-genre *Heterophyllum* Vas. constitue un exemple remarquable de biodiversité. Endémique à 98 % du continent australien (où le « wattle » est l'emblème floral national), ce groupe compte aujourd'hui 900 espèces environ dont certaines sont depuis longtemps introduites en Europe sous le nom de « mimosas ». En Australie, elles colonisent des milieux variés, surtout arides à semi-arides, grâce à une large gamme de « stratégies adaptatives ». La feuille phyllodique, majoritaire dans le groupe, est souvent considérée comme une réponse adaptative aux conditions sèches. Certains acacias dominent les communautés végétales, comme le « brigalow » (*A. harpophylla*) du Queensland ou le « mulga » (*A. anura*), fortement présent de l'est à l'ouest du continent (MASLIN & PEDLEY, 1982). D'autres, comme *A. melanoxyton*, ont un rôle pionnier notamment en milieu forestier. Les acacias australiens jouent de façon générale un rôle important sur le plan écologique notamment grâce à leurs capacités à coloniser et fixer les sols pauvres (parfois salés), à résister au feu et à se multiplier abondamment (NEW, 1984).

L'objectif de cette note est d'illustrer quelques aspects de la diversité de l'appareil végétatif dans ce groupe et de montrer comment l'étude des phases du développement hétéroblastique peut aider à déterminer les degrés d'affinité systématique entre espèces et les niveaux de spécialisation des taxons. Nous débordons nécessairement du cadre biogéographique strictement tropical pour inclure des espèces de tempérament méditerranéen de la moitié sud de l'Australie.

Traits principaux de la biodiversité dans le sous-genre *Heterophyllum* : conceptions systématiques de BENTHAM et des auteurs contemporains

La classification des Acacias australiens publiée par BENTHAM en 1875 se fonde sur l'étude de 300 espèces environ. Elle rend compte de la diversité phénotypique des espèces au stade adulte et distingue trois séries :

Les *Pulchellae*

Petit groupe sud-occidental, composé d'espèces de taille réduite, à feuilles bipennées et fleurs en épis ou glomérules axillaires, solitaires ou fasciculés (ex. *A. drummondii*).

Les *Botrycephalae*

Taxon sud-oriental et tasmanien, de faible importance numérique, rassemblant des espèces arbustives ou arborescentes à feuilles bipennées et glomérules floraux disposés en grappes (ex. *A. dealbata*, « mimosa » le plus commun en Europe).

Les *Phyllodineae*

Vaste taxon très diversifié répandu à travers toute l'Australie, caractérisé par la présence de phyllodes de types divers, à fleurs en glomérules / épis isolés ou associés en grappes ou fascicules (ex. *A. retinodes* : « mimosa des 4 saisons »). Pour rendre compte de la diversité de ce groupe, BENTHAM a créé huit sous-séries. Les *Uninerves* (à phyllodes uninervés et glomérules floraux axillaires, isolés, fasciculés à racémeux - ex. *A. retinodes*), les *Plurinerves* (à phyllodes à nervures parallèles et glomérules axillaires isolés, fasciculés ou en courtes grappes - ex. *A. melanoxyton*) et les *Juliflorae* (à phyllodes à nervures parallèles et fleurs en épis - ex. *A. longifolia*) sont les groupes plus importants numériquement. Les *Alatae* et *Continuae* ont des phyllodes décurrents (respectivement deux et trois expansions ailées sur la tige). Les phyllodes sont linéaires, rigides et pointus chez les *Pungentes* ; leur section est subcylindrique/tétraogonale chez les *Calamiformes*. Ils sont linéaires, verticillés à fasciculés dans la sous-série des *Brunioideae*. Les nervations phyllodiques, dans ces cinq

groupes, ne sont généralement pas précisées. Les fleurs sont en épis ou glomérules (*Continuae*, *Pungentes*) ou uniquement en glomérules (*Alatae*, *Calamiformes*, *Brunioideae*).

Les spécialistes australiens se réfèrent encore globalement à la conception de BENTHAM (adaptée par PEDLEY, 1978) pour la rédaction de la Flore d'Australie. Ils reconnaissent ainsi les sections *Botrycephalae* (une quarantaine d'espèces), *Alatae* (une dizaine d'espèces), *Phyllodineae* (près de 400 espèces - groupe centré sur les *Uninerves* Benth.), *Plurinerves* (près de 200 espèces), *Juliflorae* (près de 230 espèces) et *Pulchellae* (une trentaine d'espèces). Le système que nous avons publié en 1972 est pour une part fondé sur des données ontogéniques et séminologiques et admet trois sections (*Uninerveae*, *Heterophyllum* et *Pulchelloideae*) clairement démarquées de la classification de BENTHAM. Ces subdivisions sont partiellement reprises par PEDLEY dans un nouveau système de classification (1986) où le sous-genre *Heterophyllum* est élevé au rang de genre (*Racosperma*) ⁽¹⁾.

Quelques aspects de la diversité de l'appareil végétatif adulte dans le sous-genre *Heterophyllum*

La feuille bipennée

C'est chez les *Botrycephalae* que la diversité des feuilles bipennées est la plus marquée. Le nombre de paires de pennes varie de 1 (*A. terminalis*, *A. muellerana*) à 22 (*A. trachyphloia*). Le nombre de paires de folioles s'échelonne de 6 (*A. leptoclada*) à 68 (*A. filicifolia*). La gamme de variation des dimensions des folioles est par ailleurs très grande : de 1 mm (*A. cardiophylla*) à 80 mm (*A. elata*). La diversité est nettement plus faible chez les *Pulchellae* où l'on observe en général 1-2 (3) paires de pennes portant 2 à 10 paires de pinnules. L'espèce *A. pentadenia* fait exception avec une feuille à 2-5 paires de pennes et 20-30 paires de pinnules. Une particularité de ce groupe, bien distinct des *Botrycephalae*, est la réduction du pétiole. Ainsi, chez *A. pulchella*, les 2 pennes de la feuille semblent s'insérer directement sur le rameau et s'associent aux 2 stipules ainsi qu'à deux organes normalement situés à l'apex du pétiole : une glande longuement pédonculée et une languette rigide ou « terminal seta » (VASSAL, 1971). A l'aisselle de cet ensemble faussement fasciculé s'insèrent d'autre part 1 à 2 rameaux courts, épineux et écailleux (fig. 25ab). On note une morphologie assez comparable chez les espèces voisines *A. megacephala* et *A. lasiocarpa* (épine axillaire possible). La variété *epacantha* d' *A. lasiocarpa* présente curieusement un glomérule submédian sur l'épine courte axillaire.

Le phyllode

Types phyllodiques

Les formes et dimensions des phyllodes (que nous considérons comme des pétioles modifiés) sont telles que les différents types observés simulent une large gamme de feuilles entières d'Angiospermes voire de Gymnospermes (figs 1-18). Les descriptions données par BENTHAM se fondent sur un vocabulaire relativement pauvre et imprécis. Ainsi a été notamment ignorée l'existence de phyllodes atypiques aplatis horizontalement (et non verticalement comme dans le cas le plus « classique »). Dans une étude sur les phyllodes et la phyllodisation dans le genre *Acacia* (VASSAL et MASLIN, 1979), nous avons rendu compte de la diversité des types et structures phyllodiques en établissant une nomenclature descriptive qui distingue :

● 3 types fondamentaux de phyllodes ⁽¹⁾ :

l' orthophyllode ⁽²⁾ : phyllode nettement aplati verticalement (largeur/épaisseur > 2 - fig. 39 d)

le diaphyllode : phyllode nettement aplati horizontalement (largeur/épaisseur > 2 - fig. 42 d),

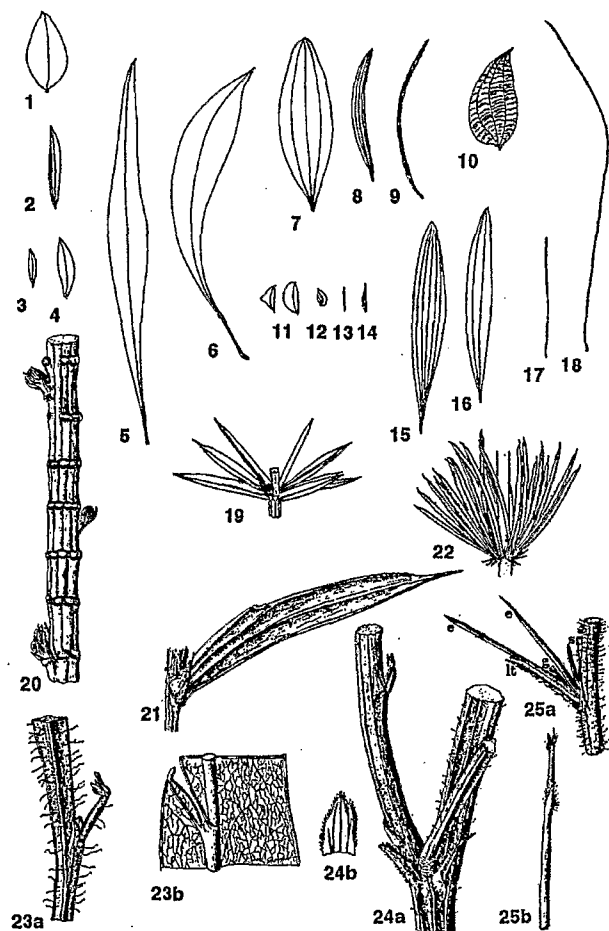
(1) Décision jugée prématurée par les spécialistes du groupe international pour l'Étude des Mimosoideae au congrès international de Botanique à Berlin (1987).

(2) HOCHREUTNER (1896) a été le premier à reconnaître l'existence d'orthophyllodes et diaphyllodes chez les Phyllodineae.

le **pachyphyllode** ⁽³⁾ : phyllode linéaire, non aplati, à symétrie axiale/subaxiale (largeur/épaisseur = 1 - fig. 41c).

● 2 types intermédiaires pour lesquels le rapport largeur/épaisseur est compris entre 1 et 2 : le **orthopachyphyllode** phyllode faiblement aplati verticalement (fig. 40 d) et le **diapachyphyllode** ; phyllode faiblement aplati horizontalement.

Notons que les diaphyllodes/diapachyphyllodes ne sont observés que dans une vingtaine d'espèces.



Appareil végétatif adulte

1-18. Diversité des types phyllodiques (x 0,38) : 1. *A. podalyriifolia*. 2. *A. dodonaeifolia*. 3. *A. decora*. 4. *A. myrtifolia*. 5. *A. saligna*. 6. *A. pycnantha*. 7. *A. cyclopis*. 8. *A. confusa*. 9. *A. elongata*. 10. *A. urophylla*. 11. *A. cultriformis*. 12. *A. glandulicarpa*. 13. *A. verticillata*. 14. *A. oxycedrus*. 15. *A. heterophylla*. 16. *A. longifolia*. 17. *A. calamifolia*. 18. *A. peuce*. 19. Pseudoverticillation des phyllodes d'ordre 1 et 2 chez *A. verticillata* (x 2,5 - RUTISHAUSER, 1986) - 20. Cicatrices des phyllodes d'ordre 1 (avec bourgeons axillaires et stipules) et 2 (sans ces caractères) chez *A. verticillata* (x 3) - 21. Phyllode d'ordre 1 stipulé et glanduleux (bourgeon axillaire non représenté) chez *A. verticillata* (x 6) - 22. Verticille de phyllodes chez *A. longipedunculata* (x 1,5 - RUTISHAUSER, 1986) - 23. Phyllocladisation d'*A. wildenowiana* (x 3,5) : a. stade 5^e feuille avortée et articulée ; b. stade 8^e feuille phyllodique décurrenente - 24. Rameau écailleux et écaille d'*A. spinescens* : a. niveau 8^e feuille (stipulée et bipennée - pétiole à tendance phyllodique partiellement représenté) et ramification à tendance écailleuse (x 5) ; b. nervation d'une écaille (x 13) - 25. *A. pulchella* : a. fraction de rameau avec association des stipules (s), glande stipitée (g), rameaux axillaires écailleux (e) et languette terminale (lt) plus ou moins spinescence de la feuille (x 5 - les 2 pennes de la feuille sessile correspondante ne sont pas représentées pour clarifier le dessin). b. rameau axillaire écailleux (x 13).

Phyllotaxie des phyllodes verticilles à pseudoverticilles

Nous avons déjà souligné (VASSAL, 1970) des particularités phyllotaxiques chez certaines *Phyllodineae* (*A. oxycedrus*, *rossei*, *ulicifolia*, *verticillata*.) où les phyllodes sont très nombreux et tendent à se regrouper en verticilles (figs 19, 22). Chez *A. verticillata* (figs 19 à 21), dont les particularités phyllodiques ont déjà été remarquées par différents auteurs (dont GOEBEL, 1928), on distingue morphologiquement : 1/ des phyllodes d'ordre 1, stipulés, pourvus d'une glande et à bourgeon axillaire ; 2/ des phyllodes d'ordre 2, généralement non stipulés, dépourvus de glande et de bourgeon axillaire, disposés en pseudoverticilles et assimilables, pour KAPLAN (1984) à des stipules modifiées. Les phyllodes d'ordre 1 se situent sur les deux hélices fondamentales auxquelles appartiennent les feuilles primordiales. On note d'autre part, dans cette espèce, une augmentation du nombre d'hélices foliaires entre les phyllodes d'ordre 1. Chez *A. oxycedrus* il y a également accroissement du nombre d'hélices foliaires dès l'apparition du phyllode chez le jeune individu. Malgré un nombre encore insuffisant d'observations sur cette dernière espèce, il semble qu'il apparaisse 6 hélices sénestres succédant aux 2 hélices dextres amorcées au niveau des feuilles primordiales (comm. pers. J.E. LOISEAU).

Des recherches récentes sur la phyllotaxie des phyllodes ont été effectuées par RUTISHAUSER (1986) et RUTISHAUSER & SATTLER (1986).

(3) Les termes de pachyphyllodes, ortho- et pachyphyllode ont été créés par VASSAL et MASLIN (1979).

Elles mettent en évidence :

- des caractéristiques et arrangements des phylloides analogues chez *A. baueri* subsp. *aspera* et *A. verticillata* (1-3 trace(s) vasculaire(s) par phylloide selon qu'il est exstipulé ou stipulé),
- des regroupements de 5-27 phylloides stipulés en verticilles réguliers chez *A. hippuroides* et *A. longipedunculata* (fig. 22), espèces de la section *Lycopodiifoliae* Pedley (anneau nodal à nombre restreint de traces vasculaires primaires : 6 chez *A. longipedunculata*),
- des dispositions désordonnées « chaotiques », des phylloides, tous stipulés (1 trace vasculaire par phylloide) chez *A. conferta*.

RUTISHAUSER (1986) a également observé des dispositions en fascicules ou demi-verticilles. Cette distribution foliaire est régulière (*A. minutifolia*, *A. conjunctifolia*, *A. subternata*) ou occasionnelle (*A. verticillata*, *A. longipedunculata*, *A. conferta*).

Le phylloclade

La tendance « tige ailée » est rare et plus ou moins nette selon les espèces. Elle est caractérisée par une décurrence plus ou moins prononcée du phylloide sur la tige (fig. 23b). La phyllocladisation est ainsi soit partielle et localisée (*A. triptera*, *A. continua*), soit constante sur la tige, l'alation étant alors largement marquée tout au long de l'axe caulinaire (*A. glaucoptera*, *A. willdenowiana* - fig. 23b).

L'écaille et les rameaux épineux

Les feuilles-écailles sont rares et s'observent sur des espèces essentiellement buissonnantes ou sous-arbustives et épineuses. Chez les *Phyllodineae*, *A. spinescens*, *A. aphylla* sont « aphyllées » et portent de minuscules écailles. Celles-ci existent en mélange avec des phylloides chez *A. jacksonioides* et *A. restiacea*. Chez les *Pulchellae*, on note des modifications foliaires écailleuses sur les différentes épines (axillaires ou terminales) d'*A. pulchella* (fig. 25b). Les espèces proches *A. megacephala* cf. p. 8. et *A. lasiocarpa* portent également des écailles sur les courts rameaux axillaires épineux, fait non mentionné par MASLIN dans son mémoire sur les *Pulchellae* (1975).

Les étapes ontogéniques de la diversification de l'appareil végétatif : implications taxonomique et phylogénique

Les classifications traditionnelles (de BENTHAM ou dérivées) se fondent sur le constat brut de la diversité phénotypique de l'adulte. Elles peuvent difficilement rendre compte des phénomènes de parallélisme évolutif ou des éventuelles affinités entre taxons dont les appareils végétatifs sont morphologiquement très différents.

L'étude des étapes du développement hétéroblastique des acacias australiens peut apporter un éclairage particulier à l'étude de la diversité dans ce groupe en illustrant les étapes de spécialisation de l'appareil végétatif et en aidant à déceler les parentés profondes entre taxons. L'interprétation des séquences ontogéniques constitue ainsi un utile auxiliaire pour la révision systématique du sous-genre *Heterophyllum* sur des bases évolutives. Nous envisagerons ici comment ces données peuvent être exploitées pour apprécier les niveaux de spécialisation de l'appareil végétatif et contribuer à la révision systématique du sous-genre *Heterophyllum*.

Ontogénèse et spécialisation foliaire

Au stade plantule, toutes les espèces du sous-genre *Heterophyllum* observées (à l'exception d'une seule sur les 218 étudiées : *A. diaphylloidea*, à éophylle phyllocladisée) ont au moins une feuille initiale pennée. Ceci illustre l'unité générale du taxon. Au-delà de ce stade foliaire, on assiste à la mise en place plus ou moins précoce de différents types foliaires : feuille bipennée, phylloides articulés ou non (après phyllocladisation de la tige), écailles.

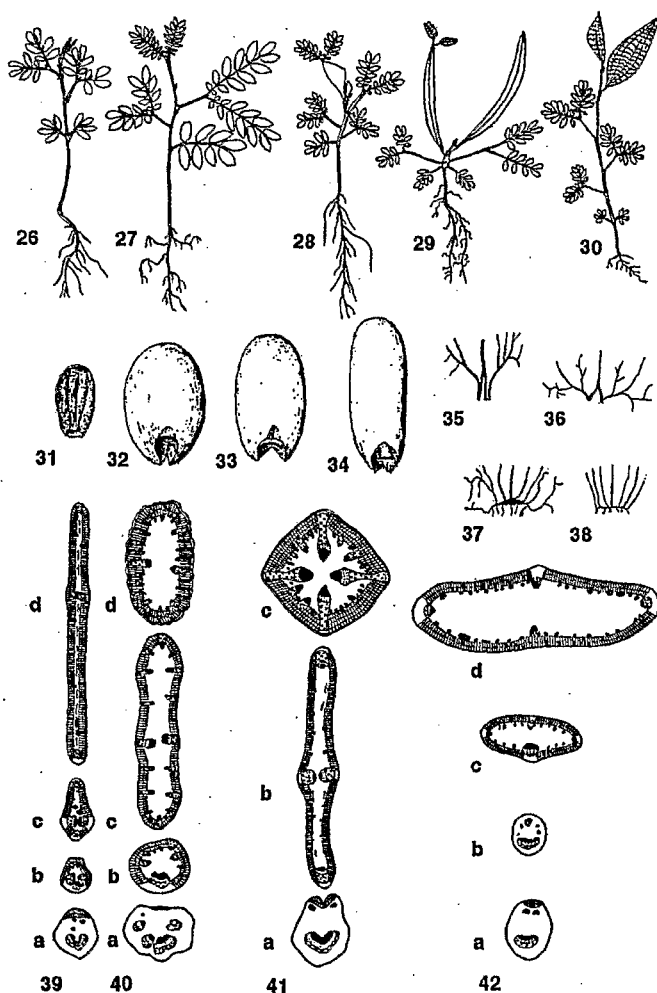
La feuille bipennée

La feuille bipennée, qui succède à la feuille pennée initiale, constitue le morphotype foliaire commun à l'ensemble du genre *Acacia* (figs 26 à 30 - fig. 43).

Chez les *Botrycephalae* : à spécialisation foliaire, au cours de l'ontogénèse, consiste en une augmentation plus ou moins marquée du nombre de paires de pennes et de folioles. On note une tendance à la réduction de longueur du pétiole chez *A. baileyana* et *A. cardiophylla*. La glande pétiole tend à devenir distale alors que les glandes du rachis (rarement couplées) sont préalablement inter-pennaires et se disposent progressivement à l'intersection des pennes.

Chez les *Pulchellae* : l'ontogénèse est marquée par : 1/ la stabilisation précoce du nombre de paires de pennes (limité à 1 dans la plupart des espèces) ; 2/ la réduction nette du pétiole ; 3/ le développe-

ment de la languette terminale (« terminal seta »), plus ou moins rigide et spinescente ; 4/ la persistance des stipules tendant à devenir épineuses. Ce phénomène est particulièrement marqué chez *A. pulchella* (fig. 25a) où l'on note progressivement une pseudofasciculation des pennes, stipules, glande stipitée, languette terminale de la même feuille (cf. § 2), fait révélateur d'une spécialisation foliaire très prononcée. Une morphologie assez similaire s'observe chez les *A. megacephala* et *A. lasiocarpa*.



Plantules et ontogénèse du phyllode

26-30. Quelques types de plantules (x 0,7) : 26. *A. drummondii*. 27. *A. terminalis*. 28. *A. podalyriifolia*. 29. *A. saligna*. 30. *A. urophylla* - 31-34. Quelques types cotylédonaire (x 3,5) : 31. *A. acinacea*. 32. *A. confusa*. 33. *A. brachystachya*. 34. *A. cyclopis* - 35-38. Types de nervation cotylédonaire (x 8) : 35. *A. cyclopis*. 36. *A. iteaphylla*. 37. *A. stronglyphylla*. 38. *A. urophylla* - 39-42. Ontogénèse du phyllode (sections transversales des pétioles des feuilles pennée, bipennée et des phyllodes - x 15) : 39. *A. decora*. a,b,c. feuilles n° 1,2,3. d. orthophyllode de l'adulte. 40. *A. aneura*. a,b. feuilles n° 1, 2. c. orthophyllode juvénile au niveau de la feuille n° 5. d. orthopachyphyllode de l'adulte. 41. *A. peuce*. a. feuille n° 1. b. orthophyllode juvénile au niveau de la feuille n° 3. c. pachyphyllode de l'adulte. 42. *A. spatulifolia*. a,b,c. feuilles n° 1,5,7. d. diaphyllode de l'adulte.

Le phyllode

A de rares exceptions près (*A. diaphyllodinea*, *A. confusa*, *A. grasbyi*), on assiste, au cours de l'ontogénèse, à une différenciation du phyllode par transformation de la feuille bipennée (figs. 28, 29). Dans la plupart des 180 espèces à phyllodes étudiées, la phyllodisation s'effectue par modification progressive (figs 28, 29) ou brutale (fig. 30) du pétiole des feuilles bipennées successives finalement privées de leurs pennes. Elle est particulièrement précoce chez *A. diaphyllodinea* (1^{re} feuille phyllodisée), *A. confusa* (2^e feuille souvent phyllodisée), *A. peuce* et *A. grasbyi* (3^e et 4^e feuilles phyllodisées). Lorsqu'elle est tardive, le rachis peut, dans quelques cas, être lui-même affecté par le phénomène (chez *A. heterophylla* et *A. melanoxyton* par exemple). KAPLAN (1980, 1984) reprend notamment l'interprétation de FLETCHER (1920) et s'appuie

essentiellement sur l'ontogénèse d' *A. melanoxyton* pour considérer que le phyllode est l'équivalent de l'axe pétiole-rachis. Pour notre part, nous maintenons la conception classique, discutée dans une de nos études sur les acacias à phyllodes (VASSAL, 1970 : 56-62) et fondée sur l'homologie entre phyllode et pétiole de la feuille composée. Si l'on considère en effet des types foliaires mixtes observés au cours de l'ontogénèse, il apparaît que : 1/ le pétiole de la feuille bipennée est équivalent au pétiole de la feuille pennée initiale ; 2/ le phyllode, succédant à la feuille bipennée, correspond au pétiole de la feuille bipennée précédente car, même s'il y a parfois tendance à la phyllodisation du rachis (sur des feuilles pluri-pennées tardivement persistantes), on assiste, au cours de la séquence ontogénique, à la *réduction progressive du rachis et à la disparition basipète des paires de pennes*. Notons d'ailleurs que la différenciation ontogénique du phyllode se fait le plus souvent directement à partir du pétiole d'une feuille bipennée dont l'unique paire de pennes disparaît (figs 28, 29).

La différenciation morpho-anatomique de l'*orthophyllode* s'effectue généralement de façon progressive sur les pétioles successifs des feuilles bipennées. Elle est marquée par l'apparition d'une crête d'abord adaxiale puis abaxiale (ex. *A. decora*, fig. 39 bc) dans laquelle se différencient des faisceaux conducteurs ainsi qu'un parenchyme palissadique bifacial (VASSAL et MASLIN, *op. cit.*).

L'émergence du *diaphyllode* (ex. *A. spathulifolia*, fig. 42 a-d) est marquée par un étirement bilatéral progressif des pétioles créant une lame foliacée horizontale où se différencient des faisceaux conducteurs et un parenchyme assimilateur dorsi-ventral (VASSAL et MASLIN, *op. cit.*).

Le *pachyphyllode* peut résulter du fractionnement de faisceaux vasculaires et du développement d'un parenchyme palissadique sur toutes les faces sans modification fondamentale de la symétrie du pétiole (ex. *A. calamifolia*, VASSAL et MASLIN, *op. cit.*). Dans quelques cas néanmoins, un *orthophyllode juvénile* peut précéder ontogéniquement le *pachyphyllode*. C'est le cas chez *A. peuce*, curieuse espèce arborescente du désert de Simpson à longs phyllodes filiformes chez l'adulte (fig. 41 bc). Un fait assez analogue s'observe chez *A. aneura* (fig. 40 cd) mais, dans ce cas, l'*orthophyllode* peut persister jusqu'à l'adulte, d'où la diversité de formes observées dans les populations de cette espèce. Cette différenciation, au cours de la séquence ontogénique, d'un *orthophyllode juvénile* constitue un fait important sur le plan évolutif car ce type structural pourrait représenter un stade de spécialisation adaptative du phyllode dans des biotopes très arides.

Le phylloclade

Chez les *Phyllodineae Alatae* et *Continuae* : un phylloclade apparaît après une phase ontogénique plus ou moins brève à phyllodes articulés (ex. *A. willdenowiana* - fig. 23 ab ; *A. triptera*) marquée par une réduction puis une disparition de l'articulation foliaire, c'est-à-dire du pulvinus. La phyllocladisation constituerait donc une étape de spécialisation plus avancée que la phyllodisation.

L'écaille

L'écaille semble avoir une origine légèrement différente selon les espèces. Chez *A. spinescens* (*Phyllodineae Pungentes*), nous avons observé qu'elle résulte de la fusion de l'axe foliaire avorté et des stipules (VASSAL, 1970 - fig. 24 ab). On constate en effet, au cours de l'ontogénèse foliaire, une réduction progressive de l'axe de la feuille composée, puis la coalescence plus ou moins complète des stipules et de la feuille avortée. Ainsi s'expliquerait la présence d'une nervation subparallèle de l'écaille et la persistance possible d'une denticulation, témoin de la soudure incomplète d'une stipule. Il est important de noter que le pétiole des feuilles bipennées précédant l'écaille montre une nette tendance à la phyllodisation (fig. 24 a). Chez *A. restiacea*, la feuille-écaille succède à des phyllodes par avortement de l'axe phyllodique. Elle est d'abord flanquée de stipules et, par la suite, sa différenciation paraît similaire de celle d'*A. spinescens*. Chez *A. aphylla* et *A. jacksonioides* son origine pourrait être identique mais ceci reste à confirmer par un suivi ontogénique précis. Chez *A. pulchella* (VASSAL, 1971 - fig. 25 b), où les écailles se situent sur les rameaux épineux courts (axillaires) et les extrémités des rameaux moyens à longs, la séquence ontogénique rappelle celle observée chez *A. spinescens* et *A. restiacea* : il semble qu'il y ait coalescence des stipules et de l'axe foliaire avorté (voire de la languette terminale ?). Nous avons fait une observation comparable chez *A. lasiocarpa*. Au total l'écaille, compte tenu de son ontogénèse, illustre une étape de spécialisation foliaire très avancée s'effectuant à partir de structures foliaires soit bipennées soit phyllodiques.

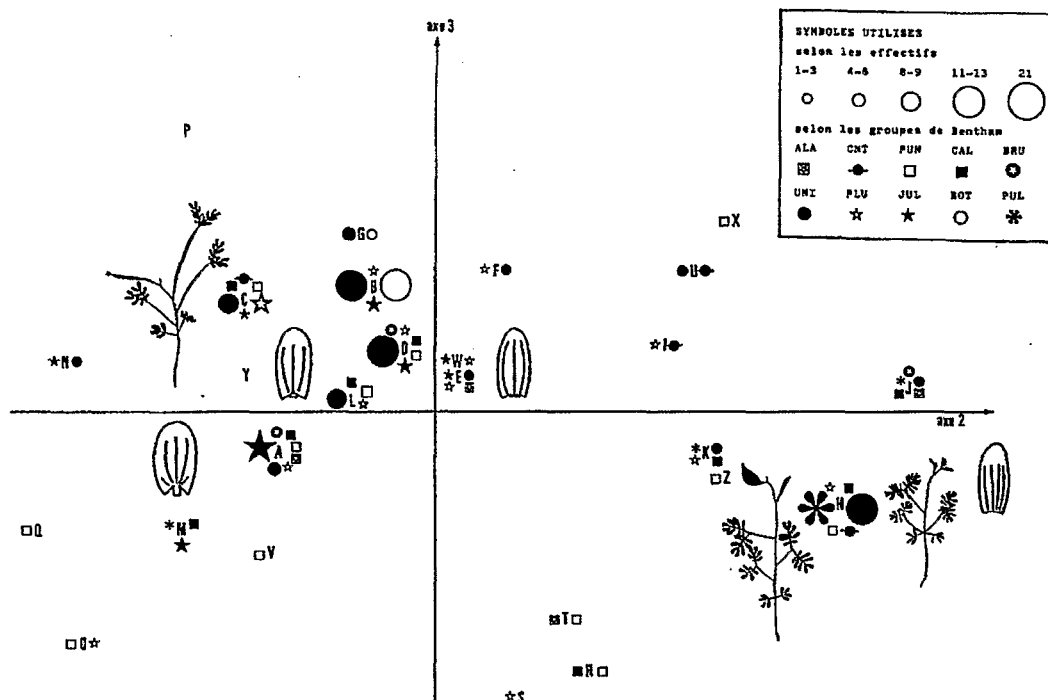


Figure 43

Principales étapes ontogéniques de la spécialisation foliaire dans le genre *Acacia* sous-genre *heterophyllum*.

L'ensemble des séquences ontogénétiques foliaires observées peut être résumé dans un schéma général illustrant les liens de continuité pouvant exister entre les divers types de feuilles (fig. 43). Nous considérons que ces différentes étapes de l'ontogénèse foliaire sont autant de niveaux de spécialisation illustrant des phases de l'évolution de l'appareil végétatif dans le sous-genre *Heterophyllum*. Nous faisons ainsi l'hypothèse que ce groupe dérive d'un stock ancestral caractérisé par un feuillage bipenné (VASSAL, 1972 ; GUINET et VASSAL, 1978), type foliaire caractéristique des deux autres sous-genres du genre *Acacia*.

Formes juvéniles et taxonomie

Nous avons caractérisé les formes juvéniles de 218 espèces du sous-genre *Heterophyllum* (VASSAL, 1981 ; VASSAL et ROUANE, 1991) en vue de tester la classification traditionnelle de BENTHAM. Deux types nettement distincts de plantules ont été distingués :

- l'un a des cotylédons pétiolés, avec limbe auriculé à nervation flabellée, relativement charnus et persistants (figs 34, 35) et une feuille primordiale pennée (type 2A in VASSAL, 1981 - figs 27, 28) ;
- l'autre a des cotylédons sessiles, avec limbe tronqué à nervation subparallèle, non charnus et éphémères (figs 31, 38) et deux feuilles primordiales pennées (type 1B in VASSAL, 1981 - figs 26, 29, 30).

Différents types cotylédonnaires intermédiaires ont été également observés (figs 32, 33, 36, 37). Rappelons que les stades primordiaux à feuilles composées sont parfois occultés par une phyllodisation très précoce (ex. *A. diaphyllodinea* et *A. confusa*).

Un traitement des données par la méthode d'Analyse Factorielle des Correspondances (fig. 44) a permis de confronter 26 « noyaux » d'espèces (obtenus par croisement de deux méthodes de traitement numérique : une analyse factorielle discriminante et une analyse en nuées dynamiques) et 27 « variables juvéniles ». Le plan 2-3 retenu (4) (exprimant 35,1 % de l'inertie) distingue deux

(4) Le plan 1-2 n'a pas été retenu car le noyau Y s'opposant, de part et d'autre de l'axe 2, à l'ensemble des autres « noyaux », ces derniers sont ainsi étroitement agglomérés d'où une difficulté d'interprétation.

ensembles principaux de « noyaux » de part et d'autre de l'axe 3 (noyaux ABCDGL et HJKZ) qui rassemblent au total 85 % des espèces étudiées. Nous considérons que ces deux groupes d'espèces appartiennent à deux lignées évolutives distinctes.

L'analyse de la distribution des espèces dans les différents « noyaux » (l'appartenance de celles-ci aux diverses subdivisions de BENTHAM est figurée par des symboles distincts - fig. 44) met en évidence quelques faits importants sur le plan taxonomique.

- Les deux séries d'espèces à feuilles bipennées (*Botrycephalae* Benth. et *Pulchellae* Benth.) sont ici ventilées dans deux ensembles distincts. On admet aujourd'hui, sur la base d'une série de données morphologiques, anatomiques, palynologiques, séminologiques, phytodermologiques et phytochimiques que ces deux groupes d'espèces sont effectivement indépendants taxonomiquement (VASSAL, 1972 ; PETTIGREW et WATSON, 1975 ab ; GUINET *et al.* 1980 ; WEDER et MURRAY, 1981 ; MAUMONT, 1990 ; GROSSO, 1988). Cette concordance des résultats confirme la valeur taxonomique des caractères juvéniles.
- Les espèces des différentes subdivisions des *Phyllodineae* Benth. sont réparties dans un grand nombre de « noyaux ». Ceci est particulièrement net pour les grands groupes *Uninerves* et *Plurinerves*. Seule la série des *Juliflorae* semble conserver une cohérence partielle. Les espèces à phyllodes uninerves ou plurinerves ne sont donc pas des groupes naturels. Les deux types de nervation phyllodique pourraient s'être ainsi différenciés indépendamment par *parallélisme évolutif*.

Analysons de façon plus détaillée les deux ensembles principaux obtenus par l'AFC :

- l'ensemble ABCDGL, le plus important numériquement, est structuré autour des *Botrycephalae*, groupe sud-oriental d'espèces arborescentes et à feuillage bipenné que nous considérons, avec TINDALE et ROUX (1973), comme le moins spécialisé dans le sous-genre *Heterophyllum* (GUINET et VASSAL, 1980). Ce groupe est amalgamé à des espèces à phyllodes uninervés (du groupe *Racemosae* Benth.) avec lesquelles il a en commun outre la disposition des glomérules en grappes différents caractères séminaux, (VASSAL, 1971 ; MAUMONT, 1990), anatomiques (PETTIGREW et WATSON, 1973), phytochimiques (TINDALE et ROUX, 1969, 1974 ; PETTIGREW et WATSON, 1975 b ; WEDER et MURRAY, 1981) et phytodermologiques (GROSSO, 1988). Les liens de continuité entre les *Phyllodineae Uninerves (Racemosae)* et les *Botrycephalae* sont illustrés par des espèces charnières telles que *A. muellerana (Botrycephalae - feuilles bipennées à tendance phyllode)* et *A. rubida (Phyllodineae - longue persistance du feuillage bipenné - phyllodisation retardée)*. Nous considérons que les espèces *Phyllodineae Uninerves Racemosae* dérivent des *Botrycephalae*. C'est pour rendre compte de tels enchaînements entre groupes d'espèces que nous avons créé la section *Uninervea* (VASSAL, 1972) qui s'identifie aujourd'hui à la section *Racosperma* PEDLEY (1986). A ce « pôle Uninervea » s'associent en outre des espèces à phyllodes plurinervés que nous avons préalablement classées dans une section particulière (*Heterophyllum* VASSAL, 1972 - conception reprise par PEDLEY dans sa section *Plurinervia*, 1986). Les données que nous possédons aujourd'hui sur les formes de jeunesse ne confirment donc pas la possibilité d'établir deux groupes taxonomiques à partir du nombre de nervures du phyllode.
- l'ensemble HJKZ réunit le quart des espèces étudiées. Il est centré sur les *Pulchellae*, groupement d'espèces sud-occidentales à port buissonnant à herbacé. Il comprend un important effectif de taxons à phyllodes uninervés (comme *A. myrtifolia*, *A. scirpifolia*...) et associe des espèces présentant des morphologies foliaires très diverses : phyllodes plurinervés (*A. urophylla*...), écailles (*A. spinescens*, *A. aphylla*) ou tendance écailles (*A. restiacea*, *A. jacksonioides*), phyllodes décurvants (*A. continua*) et phylloclades (*A. willdenowiana*). Les 4/5 des espèces qui composent l'ensemble ont, comme les *Pulchellae*, une répartition sud-occidentale et un port sous-arbustif/herbacé. On y observe des taxons « charnières » comme *A. insolita* (qui a toutes les caractéristiques des *Pulchellae* mais forme, outre des feuilles bipennées, des phyllodes uninerves), *A. spinescens* (tendance phyllode avant l'apparition des écailles - spinescence), *A. restiacea*, *A. jacksonioides* (feuillage mixte associant phyllodes et écailles - spinescence) et *A. pulchella*, *A. lasiocarpa*, *A. megacephala* (feuilles bipennées et écailles - spinescence). Cet ensemble par enchaînement correspond à notre conception de la section *Pulchelloidea* (VASSAL, 1972). Des liens entre espèces

Phyllodineae de ce groupement et les *Pulchellae*, déjà très sensibles chez *A. insolita*, ont été mis en évidence sur la base de différents marqueurs morphologiques, palynologiques, séminaux, histologiques (téguments séminaux) et phytodermologiques (VASSAL, 1971 ; GUINET *et al.*, 1980 ; GROSSO, 1988 ; GROSSO, SAINT-MARTIN & VASSAL, article soumis ; MAUMONT, 1990). Au total, nous considérons que ce groupe « *Pulchelloidea* » constitue une lignée marquée par une grande diversité morphologique et un degré élevé de spécialisation et de réduction de l'appareil végétatif. Il est intéressant de remarquer que *A. insolita*, espèce herbacée à phyllodes uninerves mais d'aspect « *Pulchellae* » (voir plus haut) peut fleurir au stade foliaire bipenné. Il s'agit là, vraisemblablement, d'une tendance de type *néoténique*. Les *Pulchellae* pourraient ainsi dériver d'une souche d'espèces à phyllodes uninerves.

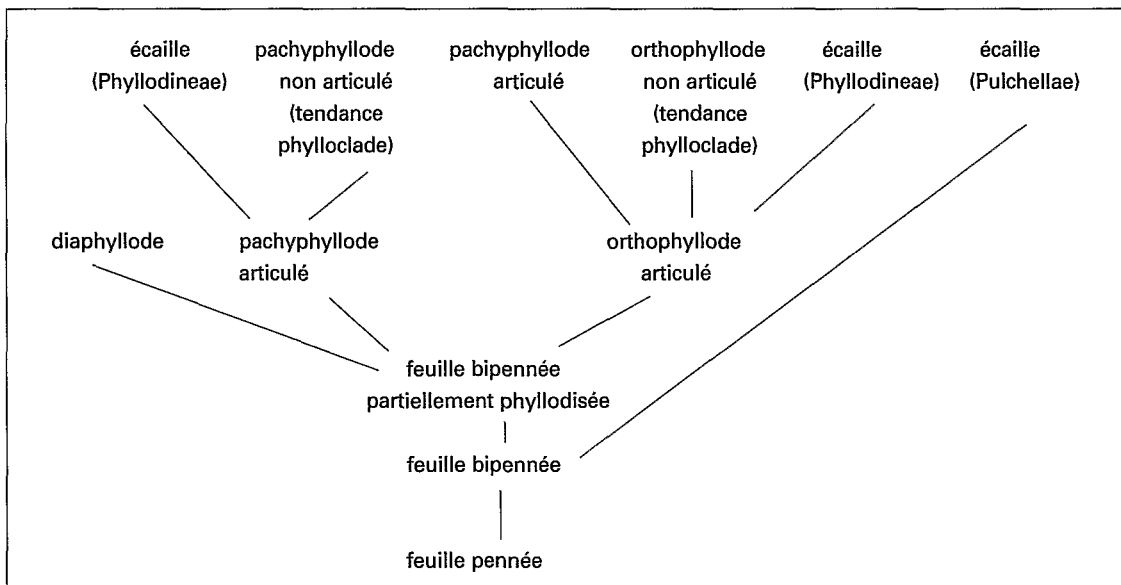


Figure 44. A.F.C. confrontant 26 noyaux d'espèces (A à Z) et 27 caractères juvéniles
(plan factoriel 2-3)

Symboles des groupes de Bentham : série *Botrycephalae* (BOT) ; série *Pulchellae* (PUL) ; sous-séries de la série *Phyllodineae* : *Alatae* (ALA), *Continuae* (CNT), *Pungentes* (PUN), *Calamiformes* (CAL), *Brunioideae* (BRU), *Uninerves* (UNI), *Plurinerves* (PLU), *Juliflorae* (JUL). Pour alléger la figure les symboles des variables juvéniles ne sont pas figurés. Les noyaux P et Y, n'étant pas représentés dans le plan 2-3, ne sont pas analysés.

Conclusion

Le genre *Acacia*, sous-genre *Heterophyllum*, apparaît comme l'un des meilleurs exemples de biodiversité au sein des Angiospermes. Un des aspects les plus marquants de l'*explosion évolutive* observée dans ce groupe, à travers le vaste continent australien, est certainement l'émergence de cet organe foliaire particulier, diversement spécialisé et très « plastique », qu'est le *phyllode*. Dans un écheveau complexe de formes et de similitudes morphologiques trompeuses, l'étude ontogénique offre un fil conducteur précieux pour l'interprétation des structures si l'on admet que les séquences observées illustrent les phases de diversification et de spécialisation de l'appareil végétatif.

Sur le plan systématique, les conceptions sont longtemps demeurées figées car fondées sur les caractéristiques des phénotypes adultes. L'étude des caractères juvéniles de 218 espèces d'acacias australiens montre que les *Botrycephalae* Benth. et les *Pulchellae* Benth. constituent des entités distinctes auxquelles s'associent des espèces à phyllodes. Les *Phyllodineae* Benth. apparaissent très hétérogènes et ne constituent pas un ensemble taxonomique cohérent. Ces résultats étayent partiellement le système de classification que nous avons publié en 1972. Les *Pulchellae* et les espèces

« gravitant » autour d'elles forment un ensemble s'identifiant bien à la section *Pulchelloidea* Vas. Par contre, la distinction entre les espèces à phyllodes uninerves et plurinerves (sections *Uninervea* Vas. et *Heterophyllum* Vas.), qui fut ensuite reprise par PEDLEY, n'apparaît pas justifiée par ces nouveaux résultats. Il reste à préciser dans quelle mesure les deux grands ensembles d'espèces mis en évidence peuvent s'identifier à deux taxons différenciés dans deux voies évolutives distinctes.

L'étude des formes juvéniles contribue donc à remettre en cause la classification traditionnelle des acacias australiens. Les travaux en cours dans notre équipe visent à tester les hypothèses et résultats obtenus en exploitant d'autres types de marqueurs (phytodermologiques : types stomatiques - coll. B. GROSSO et M. SAINT-MARTIN - histologiques : téguments séminaux - coll. S. MAUMONT - moléculaires : ADN chloroplastique - S. MAUMONT) et en traitant l'ensemble des données par des analyses cladistiques. Ils s'inscrivent dans un vaste programme de recherches concertées initiées à l'échelon international en vue de la révision biosystématique concertée du genre *Acacia*.

BIBLIOGRAPHIE

- BENTHAM G. - 1875 - Revision of the suborder Mimoseae. *Trans. Linn. Soc. London*, 30, 335-668.
- FLETCHER J.J. - 1920 - On the correct interpretation of the so-called phyllodes of the Australian phyllodineous Acacias. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 45, 24-47.
- GOEBEL K. von - 1928 - *Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- GROSSO B. 1988. - Contribution à l'étude phytodermologique du genre *Acacia*. Thèse 3^e cycle, univ. P. Sabatier, Toulouse, 171 p.
- GROSSO B., SAINT-MARTIN M. & VASSAL J. - Stomatal types of the genus *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae). An appraisal of diversity and taxonomic interest (soumis à publication).
- GUINET P. & VASSAL J. - 1978 - Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia*. *Kew Bull.*, 32, 509 - 527.
- GUINET P., VASSAL J., EVANS C.S. & MASLIN B.R. - 1980 - *Acacia* (Mimosoideae): composition and affinities of the series *Pulchellae* Benth. *Bot. J. Linn. Soc. London*, 80, 53-68.
- KAPLAN D.K. - 1980 - Heteroblastic leaf development in *Acacia*. Morphological and morphogenetic implications. *La Cellule*, 73 (2), 137-203, 20 pl.
- KAPLAN D.K. - 1984 - The concept of homology and its central role on the elucidation of plant systematic relationship. In : STUESSY T. & DUNCAN T., eds., Columbia Univ. Press, New York, 51-70.
- MASLIN B.R. - 1975 - Studies in the genus *Acacia* (Mimosaceae) - 4. A revision of the series *Pulchellae*. *Nuytsia*, 1 (5), 388-494.
- MASLIN B.R. & PEDLEY L. - 1982 - The distribution of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Australia. Part 1. Species distribution maps. *Research Notes*, Western Australian Herbarium, 6, 1-128.
- MAUMONT S. - 1990 - Intérêt taxonomique de l'histologie des téguments séminaux chez les *Acacieae* et les *Ingeae*. Thèse univ. P. Sabatier, Toulouse, 194 p.
- NEW T.R. - 1984 - A biology of Acacias. A new source book and bibliography for biologists and naturalists. Oxford Univ. Press Melbourne, 153 p.
- PEDLEY L. - 1978 - A revision of *Acacia* Mill. in Queensland. *Austrobaileya*, 1, 75-234.
- PEDLEY L. - 1986 - Derivation and dispersal of *Acacia*, with particular reference to Australia, and the recognition of *Senegalia* and *Racosperma*. *Bot. J. Linn. Soc. London*, 92, 219-254.
- PETTIGREW C.J. & WATSON L. - 1975 a - Taxonomic patterns in amino-acids of *Acacia* seed globulins. *Phytochemistry*, 14, 2623-2625.
- PETTIGREW C.J. & WATSON L. - 1975 b - On the classification of Australian Acacias. *Aust. J. Bot.*, 23, 833-847.
- RUTISHAUSER R., 1986. - Phyllotactic patterns in phyllodinous Acacias (*Acacia* subgen. *Heterophyllum*). Promising aspects for systematics. *Bull. Int. Group Study Mimosoideae*, 14, 77-106.
- RUTISHAUSER R. & SATTLER R. - 1986 - Architecture and development of the phyllode - Stipule whorls of *Acacia longipedunculata*: controversial interpretations and continuum approach. *Canad. J. Bot.*, 64 (9), 1987-2019.
- TINDALE M. & ROUX D.G. - 1969 - A phytochemical survey of the Australian species of *Acacia*. *Phytochemistry*, 8, 1713-1727.
- TINDALE M. & ROUX D.G. - 1974 - An extended phytochemical survey of Australian species of *Acacia*: chemotaxonomic and phylogenetic aspects. *Phytochemistry*, 13, 829-839.
- VASSAL J. - 1970 - Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'Acacias. Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaïi. 1^{re} partie : Acacias à phyllodes ou *Phyllodineae*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 106 (1/2), 191-276.
- VASSAL J. - 1971 - Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'Acacias. Acacias insulaires des Océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaïi. 2^e partie : Les Acacias bipennés : *Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Gummiferae*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 107 (1/2) : 247-278.
- VASSAL J. - 1972 - Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 108 (1/2), 125-247.
- VASSAL J. - 1981 - New data on seedlings and taxonomy in *Acacia* subgen. *Phyllodineae* Ser. (= subgen. *Heterophyllum* Vas.). *Bull. Int. Group Study Mimosoideae*, 9, 50-55.
- VASSAL J. & MASLIN B.R. - 1979 - Phyllodes et phyllodisation dans le genre *Acacia*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 115 (3/4), 393-401.
- VASSAL J. & ROUANE P. - 1991 - Apport des caractères juvéniles à la classification des Acacias australiens. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 127, 101-109.
- WEDER J.K.P. & MURRAY D.R. - 1981 - Distribution of proteinase inhibitors in seeds of Australian Acacias. *Z. Pflanzenphysiol.*, 103, 317-322.