



Vegette:

**Rôle des facteurs climatiques  
sur la sélection naturelle de la structure  
des populations de *Phyllanthus urinaria*  
en Guyane française (\*)**

par L. BANCILHON-ROSSIGNOL, M. ROSSIGNOL,  
R. HAICOUR et G. MONNIAUX *Guy BB*

Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale, associé au C.N.R.S.  
Université Paris-Sud, Centre d'Orsay, 91405 Orsay.

**Résumé.** — Il existe une grande correspondance de caractères (morphologiques et cytologiques en particulier) chez tous les individus de l'espèce *P. urinaria* L. de Guyane étudiés par nous; cette homogénéité, ajoutée au fait qu'ils sont alloféconds et que leur descendance est fertile, nous incite à penser qu'ils appartiennent à un même génotype.

Une étude biométrique entreprise sur la descendance de 12 populations provenant de localités situées tant en bordure de mer qu'à l'intérieur du pays, a permis de dégager des différences quantitatives significatives entre populations et de caractériser plusieurs groupes statistiques.

La corrélation entre ces groupes et certains facteurs du climat a été mise en évidence. Les différences constatées sont, semble-t-il, des modes d'expression du génotype dans sa réponse sélective aux contraintes climatiques, plus spécialement au couple température-humidité relative de l'air.

**Summary.** — A strong homogeneity in morphological and cytological features characterize all the specimens of *Phyllanthus urinaria* L. observed in French Guiana. Considering further that they present a good allofecundity, their descendants being fertile, it is strongly suggested that they all own to the same genotype.

On the other hand, a biometric study of populations from twelve localities siting by the coast or inside the country, set forth significative differences between some of these populations, the classification of which showing several statistical groups.

A correlation with some climatic parameters has been found. It is thought as a conclusion of our study, that the observed differences would be the morphological expressions of the genotype selective response to climatic constraints, specially to the temperature-relative air humidity couple.

\*\*

(\*) Manuscrit reçu le 18 novembre 1977; accepté le 23 janvier 1978.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 303 ex 1

Cpte : B

Date

28 AVRIL 1981

B 303 ex 1

## I. INTRODUCTION : PRESENTATION DU MATERIEL UTILISE

*Phyllanthus urinaria* L. est, d'après WEBSTER (1957), une espèce native d'Asie qui, introduite assez fréquemment dans plusieurs localités dispersées des tropiques, serait devenue rapidement une espèce pantropicale.

Le grand pouvoir colonisateur de ce *Phyllanthus* est probablement en liaison avec le fait qu'il s'agit d'une rudérale herbacée, normalement annuelle, localisée le plus fréquemment le long des routes, dans des fossés plus ou moins humides, en tous cas toujours dans des groupements plus ou moins en relation avec l'habitat humain, avec de grandes possibilités d'autofécondation, prolifique et dont les petites graines peuvent se disperser largement.

Dans son aire originelle, *P. urinaria* présente un polymorphisme important, observé pour la première fois par R. NOZERAN et dont l'analyse fera l'objet d'un autre article.

A l'inverse, les individus issus de graines récoltées dans plusieurs régions des deux principaux continents où cette espèce a été introduite (Afrique et Amérique) paraissent homogènes à l'œil nu et cette homogénéité se retrouve d'ailleurs dans plusieurs domaines.

Ils montrent, en effet, la même organisation morphologique déjà décrite (BANCILHON, 1971), cela dès leur première phase de développement et jusqu'au niveau floral. Quelques taxons, cependant, (en provenance des environs de Brazzaville en particulier) se distinguent des autres par leur feuillage fortement anthocyané.

Ils sont pourvus du même type de pollen, de fruits et de graines : pollens longiaxes, à ores allongés selon l'équateur et exine scabre tectée, fruits capsulaires relativement peu ornements, juste mamelonnés, graines munies sur leur face convexe de 12 à 15 côtes transversales (souvent coalescentes par paires) et de 2 à 3 cavités profondes sur les deux parois latérales (BANCILHON, 1971). Seules des différences très minimes ont pu être constatées dans la taille et l'ornementation de ces organes.

Leur garniture chromosomique est aussi identique, malgré les résultats quelque peu divergents émis par différents auteurs (BANCILHON, 1971 ; BRUNEL, 1975 ; MANGENOT *et al.*, 1977) dont les numérations sont comprises entre  $2n = 48$  et  $2n = 52$  chromosomes.

En outre, un travail antérieur (HAÏCOUR, 1973) a permis de préciser que les divers taxons introduits que nous avons étudiés appartenaient à un même groupe du point de vue de leur activité antibactérienne, toujours marquée chez cette espèce.

Nous avons enfin réalisé des croisements entre des *P. urinaria* d'Afrique et d'Amérique et avons obtenu des hybrides fertiles.

Afin d'étudier de façon plus précise les limites de cette homogénéité, et d'essayer de saisir le déterminisme du comportement de cette espèce dans les régions où elle a été introduite, nous avons entrepris une étude biométrique comparée de quelques populations de la Guyane française.

Par leur schéma architectural simple et bien défini, leur croissance rapide, leur cycle de reproduction relativement court, ces plantes se prêtaient bien à une telle étude.

## II. ANALYSE BIOMETRIQUE COMPAREE DE DIVERSES POPULATIONS DE LA GUYANE FRANÇAISE

## 1) Populations étudiées

Cette étude a porté sur 12 populations de la Guyane française provenant de prélèvements effectués par L. ROSSIGNOL et C. SASTRE au niveau des sites indiqués par un triangle noir sur la figure 1 :

P 1 :	Cayenne, Centre ORSTOM	
P 2 :	Cayenne, Bac du Larivot	
P 3 :	Tonate	
P 4 :	Sinnamary	
P 5 :	Iracoubo	
P 6 :	Organabo	population ombragée
P 7 :		population ensoleillée
P 8 :	Mana	
P 9 :	Grand Santi	} sur fleuve Maroni
P 10 :	Pompidou, près de Maripasoula	
P 11 :	Saut Maripa, près de St Georges	} sur fleuve Oyapock
P 12 :	Camopi	

Les sites de récolte des populations P 1 à P 8 sont localisés sur la frange côtière, tandis que ceux des populations P 9 à P 12 sont situés à l'intérieur du pays.

Dans chacune de ces populations, qui sont en réalité de petites populations s'étendant sur environ 50 à 100 m de longueur en bordure de route, les graines ont été récoltées pied par pied jusqu'à concurrence d'une dizaine de plantes. La descendance de chacune de ces plantes constitue une famille.

Plusieurs essais ont été mis en place mais, dans notre étude statistique, nous ne citerons les résultats que de deux d'entre eux :

- le premier ne portant que sur des populations du littoral,
- le second comprenant des populations de la frange côtière et de l'intérieur du pays.

## 2) Etude comparée des 8 populations de la frange côtière

Dans cette 1<sup>re</sup> expérimentation, l'analyse de P 1 à P 8 a porté sur la descendance d'un seul pied par population. Ainsi chaque population n'est représentée que par une seule famille.

Le dispositif choisi, mis en place le 30-11-73, a été un essai composé de 3 blocs. Chacun d'eux comprenait les 8 familles et 6 plantes par famille, soit au total 144 plantes (+ 64 plantes en bordure). Cet essai occupait la partie centrale d'une serre où les conditions de milieu ont été maintenues aussi constantes que possible (température de 25 à 30 °C, 60 à 90 % d'humidité relative et, comme l'expérience s'est déroulée durant les mois d'hiver, apport important de lumière artificielle).

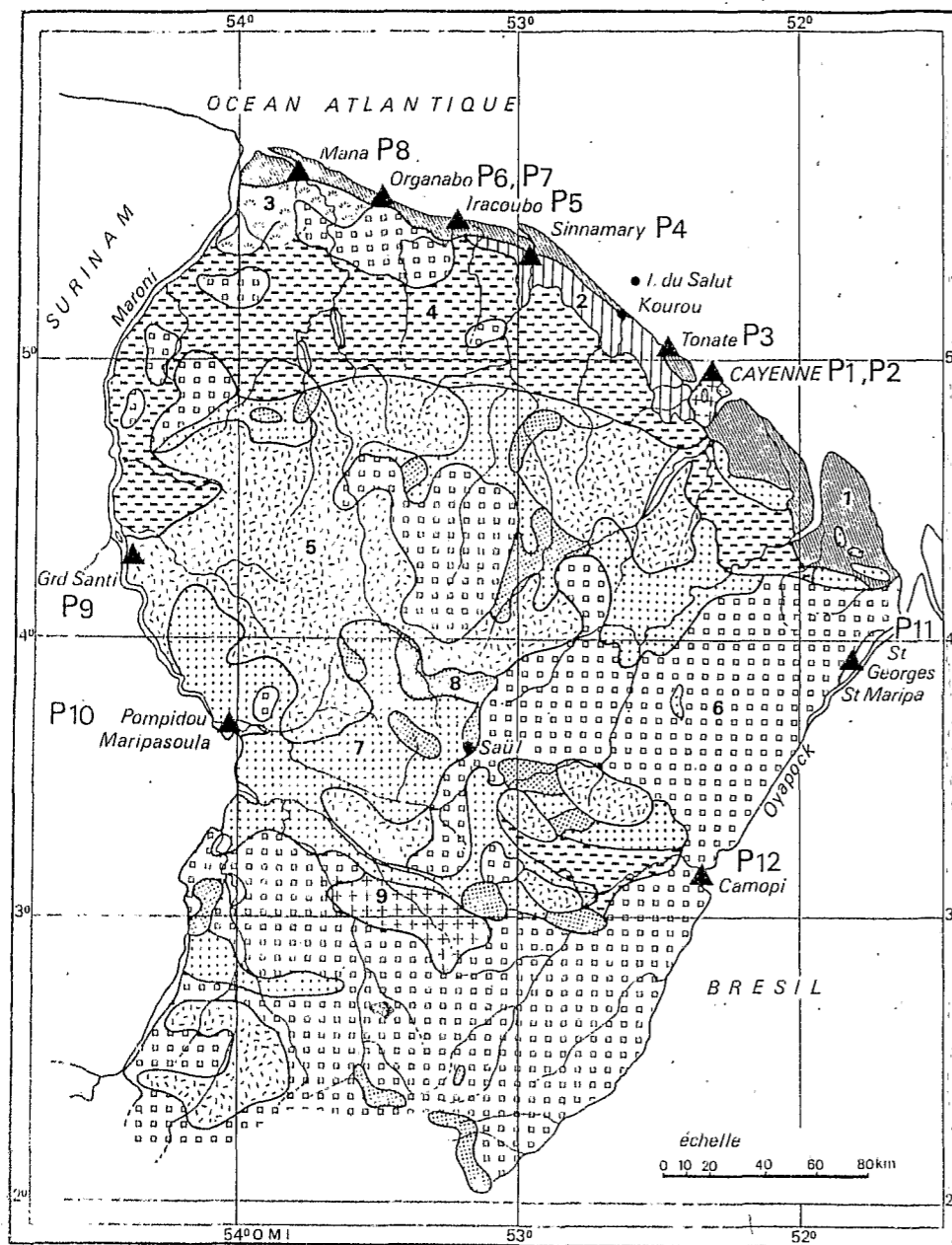


Fig. 1. Carte pédologique de la Guyane française (tiré de P. BLANCANEUX, 1974).

1 : sols sur alluvions marines récentes, argileuses. 2 : sols sur alluvions marines anciennes, argilo-sableuses et argilo-limoneuses. 3 : sols sur série

Cinq caractères numériques ont été retenus :

- 1 : taux de germination (% de graines germées, 58 jours après le semis) ;
- 2 : longueur maximale du limbe de la 5<sup>e</sup> feuille assimilatrice au-dessus des cotylédons sur l'axe orthotrope (moyenne sur 6 mesures) ;
- 3 à 5 : nombre de feuilles visibles sur les 1<sup>er</sup>, 3<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> rameaux plagiotropes une fois leur croissance terminée (ce qui s'est produit au bout d'environ 8 semaines pour le RP 1 et 11 semaines pour le RP 5).

L'expérimentation visait à séparer dans la variabilité totale observée celle due au facteur environnemental et celle due au facteur génétique.

Dans un premier temps, nous avons testé l'homogénéité des variances pour les différents caractères. Le test F max d'homogénéité des variances nous a alors montré que les différentes variances intra-familles estimées sont homogènes, sauf pour les deux premiers caractères cités, où, pour respecter l'homogénéité des variances, nous avons dû retirer les populations P 1 à P 6.

Nous avons effectué ensuite une analyse de variance suivant un modèle croisé (bloc  $\times$  population) et une comparaison des moyennes à l'aide du test de TUCKER, afin de classer les différentes populations.

Laissant de côté le développement des calculs relatifs à l'étude statistique de ces 8 populations, nous mentionnerons seulement les résultats les plus intéressants que cette étude a amenés.

Il existe une grande homogénéité à l'intérieur de chaque descendance. A l'inverse, l'effet population est hautement significatif (seuil 1 %) ou très hautement significatif (seuil 1‰) pour tous les caractères étudiés : des différences nettes apparaissent donc entre les populations étudiées. Seule l'étude des caractères biométriques est capable d'identifier ces populations introduites, parfaitement indissociables à l'œil nu. Parmi elles, la comparaison des moyennes à l'aide du test de TUCKER a permis finalement de discerner 3 groupes bien distincts :

- P 3 (Tonate),
- P 4, P 1, P 2 (Sinnamary ; Cayenne, Centre ORSTOM ; Cayenne, Bac du Larivot),
- P 7, P 6, P 8, P 5 [Organabo (pop. ensoleillée) ; Organabo (pop. ombragée) ; Mana et Iracoubo].

détritique de base. 4 : sols ferrallitiques sur matériau schisteux. 5 : sols ferrallitiques sur matériau granitique. 6 : sols ferrallitiques sur matériau granito-gneissique du socle cristallin. 7 : sols ferrallitiques sur complexe volcano-sédimentaire. 8 : sols ferrallitiques sur roches éruptives, volcaniques. 9 : sols ferrallitiques, lessivés ou appauvris, rajeunis et remaniés, sablo-argileux, à concrétions. 10 : sols sur alluvions fluviales, sablo-argileuses, de fond de vallée.

P 1, P 2... P 12 : emplacement des diverses populations étudiées.

TABLEAU I. - Valeurs moyennes et écart-types des trois caractères les plus propices à la séparation des populations (Populations étudiées dans la 1<sup>re</sup> expérimentation).

	P 1 Cayenne, ORSTOM	P 2 Cayenne, Bac Larivot	P 3 Tonate	P 4 Sinnamary	P 5 Iracoubo	P 6 Organabo	P 7 Organabo	P 8 Mana
Nombre moyen de feuilles R P 1	$\bar{x}$	9,56	9,61	9,00	8,94	9,67	9,67	9,44
	$\sigma$	0,51	0,70	0,77	0,64	0,59	0,84	0,62
Nombre moyen de feuilles R P 3	$\bar{x}$	18,76	19,28	17,89	17,44	20,28	19,72	19,78
	$\sigma$	1,29	0,75	1,08	0,86	0,89	1,02	1,06
Nombre moyen de feuilles R P 5	$\bar{x}$	28,67	28,72	27,11	28,17	31,22	30,72	30,89
	$\sigma$	1,09	1,49	1,02	2,04	0,94	1,41	1,28

Le caractère le plus intéressant pour cette séparation est le nombre de feuilles visibles sur les rameaux plagiotropes en fin de croissance, et particulièrement, dans les limites étudiées, sur le 5<sup>o</sup> RP (tableau I).

### 3) Etude comparée de populations situées aussi bien sur la frange côtière qu'à l'intérieur du pays

#### a) DESCRIPTION DE L'EXPÉRIMENTATION

Elle a porté sur les 7 populations suivantes : P 2, P 3, P 5, P 9, P 10, P 11 et P 12.

Pour chacune d'elles, nous avons mis à germer, en boîte de Pétri humide, les graines de 6 pieds différents, tirés au hasard. De chacune des 6 descendances ou familles, nous n'avons conservé que 3 plantes, tirées elles aussi au hasard.

Le dispositif mis en place le 30-5-76 a été encore un essai composé de 3 blocs. Dans chaque bloc se trouvait un représentant de chaque famille.

Il y avait donc : 7 populations } soit au total 126 plantes  
6 familles par population } (+ 58 plantes  
3 sous-familles par famille } en bordure)

Cette 2<sup>o</sup> expérimentation a été réalisée, comme la précédente, dans la portion centrale d'une serre mais avec des conditions écologiques un peu différentes du fait qu'elle s'est déroulée, non plus en hiver, mais durant les mois d'été (de juin à septembre), c'est-à-dire avec des températures maximales journalières plus élevées (atteignant et même dépassant parfois 40 °C) et sans aucun apport de lumière artificielle.

Nous avons examiné les dix caractères quantitatifs suivants :

- 1 à 3 : nombre de feuilles visibles sur les 3<sup>o</sup>, 5<sup>o</sup> et 7<sup>o</sup> rameaux plagiotropes, une fois leur croissance terminée ;
- 4 à 6 : longueur maximale du limbe de la 3<sup>o</sup> feuille assimi-

trice des 3<sup>o</sup>, 5<sup>o</sup> et 7<sup>o</sup> rameaux plagiotropes, lorsque ces feuilles ont atteint leur plein développement ;

- 7 : hauteur totale des plantes des cotylédons à l'apex ;
- 8 : nombre total de rameaux plagiotropes à feuilles étalées (jusqu'à celui possédant au moins 2 feuilles étalées) ;
- 9 : diamètre de l'axe orthotrope principal, mesuré juste au-dessus du 1<sup>er</sup> rameau plagiotrope ;
- 10 : nombre total de rameaux orthotropes secondaires visibles (jusqu'à celui de 2 à 3 mm de longueur).

Les mesures ou complages effectués sur les 4 derniers caractères l'ont été à la fin de l'essai (c'est-à-dire au bout de trois mois et 1/2 après sa mise en place).

#### b) BASES STATISTIQUES DE L'ÉTUDE

Trois critères de classification partiellement hiérarchisés ont été retenus :

- un effet bloc qui est fixe (imposé par les lieux),
- un effet famille et un effet population qui sont aléatoires.

L'effet bloc est croisé avec les effets famille et population, l'effet famille est subordonné à l'effet population.

Dans un premier temps, nous avons réalisé pour chaque population et pour chaque caractère une analyse de variances à 2 critères de classification : famille bloc, modèle croisé, mixte.

Un calcul du coefficient de variation a été appliqué afin d'apprécier l'homogénéité intra-famille.

Au vu des résultats obtenus, nous avons effectué ensuite une analyse de variance à 1 critère de classification (population), modèle aléatoire, pour chaque caractère.

Le test de TUCKER a permis de comparer les moyennes et le test de CONTRASTES de SCHEFFÉ a fait ressortir des groupes de moyennes.

Bien entendu, pour tous ces tests, nous avons vérifié les conditions d'application.

#### c) INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS DONNÉS PAR L'ANALYSE STATISTIQUE

L'analyse de variance à 2 critères montre :

- 1) qu'il n'y a pas d'effet bloc dans les familles et ceci pour toutes les populations étudiées,
- 2) qu'il n'y a pas d'effet famille entre les 6 descendances d'une même population,
- 3) qu'il n'y a pas d'interaction bloc-famille.

L'étude du coefficient de variation, calculé sur l'ensemble des familles, montre que, pour un caractère donné, les variations sont peu importantes, de même le coefficient de variation calculé famille par famille montre que la variation des mesures intra-famille est faible (< 12 %).

Ces résultats permettent, par conséquent, d'assimiler toutes les plantes

d'une même population à des répétitions. Ces populations sont donc *fortement homogènes* (à l'exclusion de P 10).

L'analyse de variance à un critère de classification (population) montre alors que, selon le caractère étudié, il y a ou non des différences significatives entre les populations.

Le test d'homogénéité de variances (test de BARLETT) nous a amenés à exclure de notre analyse statistique la population P 10 (Pompidou) qui semble être surdispersée.

Pour les 6 populations restantes, trois caractères sur 10 permettent de les différencier. Ce sont le nombre des feuilles du RP 3 en fin de croissance (au seuil de 1 %), et celui des RP 5 et RP 7 (au seuil de 1 %).

TABLEAU II. — Valeurs moyennes et écart-types des trois caractères retenus.

Populations étudiées dans la 2 <sup>ème</sup> expérimentation (à l'exclusion de P 10)	P 2 Cayenne, Bac Larivot	P 3 Tonate	P 5 Iracoubo	P 9 Grand Santi	P 11 Saut Maripa	P 12 Camopi
Nombre moyen de feuilles R P 3	$\bar{x}$ 19,33	19,44	20,44	20,13	21,00	19,20
	$\sigma$ 1,76	2,50	1,08	1,70	3,14	2,88
Nombre moyen de feuilles R P 5	$\bar{x}$ 28,06	28,06	30,39	28,54	30,13	28,20
	$\sigma$ 1,82	2,76	3,31	1,98	2,70	1,88
Nombre moyen de feuilles R P 7	$\bar{x}$ 33,22	33,67	36,55	34,87	36,00	33,27
	$\sigma$ 2,89	1,76	3,44	3,84	2,00	1,35

Les valeurs moyennes de ces caractères et leurs écart-types sont donnés dans le tableau II.

Le test de TUCKEY suivi du test de contrastes de SCHEFFÉ permettent de montrer que ces moyennes ne sont pas distinctes deux à deux mais qu'elles forment des groupes d'autant plus individualisés qu'on s'adresse à un rameau plagiotrope de rang élevé, dans les limites étudiées :

RP 3 — 2 groupes :

P 12 (Camopi), P 2 (Bac du Larivot), P 3 (Tonate) — P 5 (Iracoubo), P 11 (Saut Maripa).

P 9 (Grand Santi) étant intermédiaire mais plus proche de P 5, P 11.

RP 5 — 2 groupes :

P 2, P 3, P 12 — P 11, P 5.

P 9 se détachant peu du groupe P 2, P 3, P 12.

RP 7 — 3 groupes :

P 2, P 12, P 3 — P 9 — P 11, P 5.

P 9 semblant plus proche du groupe P 11, P 5.

Au terme de cette étude biométrique, les deux faits principaux qu'il faut retenir sont les suivants :

1°) l'homogénéité en général très grande qui peut exister à l'intérieur d'une population (P 10 excepté) ;

2°) les différences nettes qui permettent, à l'inverse, de distinguer ces populations entre elles et qui sont mises particulièrement en évidence par l'analyse de certains caractères.

### III. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS DE L'ANALYSE BIOMÉTRIQUE A L'AIDE D'UNE ÉTUDE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES AUXQUELLES SONT SOUMISES CES POPULATIONS

#### 1) Bref rappel des résultats statistiques

Nous venons de mentionner que l'étude statistique des données de la 2<sup>e</sup> expérimentation (comportant des populations de la frange côtière et de l'intérieur du pays) permet de discerner deux groupes bien distincts :

— un groupe (1) avec P 5, P 11 (Iracoubo ; Saut Maripa, près de Saint-Georges),

— un groupe (2) avec P 2, P 3, P 12 (Cayenne, Bac du Larivot ; Tonate ; Camopi),

et un groupe intermédiaire représenté par P 9 (Grand Santi), plus proche du 1<sup>er</sup> groupe dans l'ensemble.

Ces résultats sont parfaitement en accord avec ceux fournis par la 1<sup>e</sup> expérimentation concernant huit populations (P 1 à P 8) de la seule frange côtière, à une nuance près cependant. Rappelons qu'alors, par une analyse statistique analogue, nous avons constaté que la population P 3 (Tonate) s'écartait des autres populations, tout en restant assez proche du groupe P 1, P 2, P 4 (Cayenne, Centre O.R.S.T.O.M. ; Cayenne, Bac du Larivot ; Sinnamary) équivalent du groupe (2) de la 2<sup>e</sup> expérimentation. Quant aux populations restantes P 5, P 6, P 7, P 8 (Iracoubo ; Organabo (pop. ombragée) ; Organabo (pop. ensoleillée) ; Mana), elles constituaient un 3<sup>e</sup> groupe (équivalent du groupe (1) de la 2<sup>e</sup> expérimentation), bien isolé des deux précédents.

Nous voyons donc, qu'entre ces deux expérimentations, il y a une légère différence dans le classement de P 3, cette population pouvant soit être rattachée au même groupe (2) (2<sup>e</sup> expérimentation(1)), soit former un groupe à part (1<sup>e</sup> expérimentation).

Enfin, il ressort nettement, de tous les essais qui ont été réalisés, que le caractère « nombre de feuilles en fin de croissance » est, dans les limites étudiées (RP 1 à RP 7), d'autant plus intéressant dans le degré de signification pour séparer les groupes, qu'il concerne un rameau plagiotrope de rang plus élevé.

(1) Ce résultat a été confirmé lors d'une expérimentation menée par G. MONNIAUX (1975) sur 3 populations de la frange côtière (P 2, P 3, P 8).

2) Signification des différences observées :  
relations possibles avec les conditions du milieu  
(facteurs édaphiques et climatiques)

Si on examine la répartition des diverses populations étudiées en Guyane française (Fig. 1), les résultats cités paraissent, au premier abord, complètement aberrants. On comprend mal pourquoi, sur la frange côtière, la population P4 (Sinnamary) entre dans le même groupe que les deux populations P1 et P2 (Cayenne), alors que P3 (Tonate) s'en écarte. Le fait que P5 (Iracoubo), situé sur le littoral Ouest, puisse se comporter de la même façon que P11 (Saut Maripa, près de Saint Georges), qui se trouve à l'intérieur du pays et à l'est, semble encore plus inexplicable.

On peut tenir pour responsables de ces différences deux types de facteurs : — soit édaphiques, — soit climatiques.

La nature du sol semble devoir être aussitôt écartée (Fig. 1). On voit en effet que les populations P11 et P12 (Saut Maripa et Camopi), récoltées sur le même type de sol, appartiennent à deux groupes distincts alors qu'à l'inverse P2, P3 et P12 (Cayenne, Tonate, Camopi), prélevées sur 3 sortes de terrains, peuvent faire partie du même groupe.

Ce classement ne peut pas non plus être corrélé avec les moyennes annuelles de caractères climatiques tels que la température vraie ou les précipitations.

Par contre, les groupes séparés par l'analyse statistique deviennent des unités « cohérentes » si l'on se réfère au modèle de climat défini par M. ROSSIGNOL (1977). Rappelons-en brièvement les particularités :

« Le climat guyanais, avec ses nuances ou ses anomalies locales, est sous la dépendance de deux phénomènes :

— l'un, s'exerçant sur une très vaste échelle : les alizés, engendrés par les anticyclones atlantiques,

— l'autre, plus local : la « machine thermique » sub-équatoriale du nord de l'Amérique du Sud, responsable de la diffusion convective et des perturbations régionales.

L'air au sol d'une localité peut être considéré comme le mélange d'un air marin humide, relativement frais (amené par les alizés du nord-est ou du sud-est), et d'un air continental sec et chaud qui a pour origine la moyenne altitude de l'intérieur du pays (couche de l'inversion des alizés), et pour vecteur vers le sol le système convectif sub-équatorial.

Fig. 2. — Caractérisation du climat guyanais : diagramme  $\bar{\Delta} (T_x - T_n) / \bar{T}_x$  ou test du « triangle convectif » (d'après M. ROSSIGNOL, 1977 : La machine thermique sub-équatoriale du nord de l'Amérique du Sud). Position des localités par rapport aux systèmes convectifs.

$\bar{T}_x$  : température maximale journalière (en °C) (moyenne annuelle) ;  $\bar{\Delta} (T_x - T_n)$  : écart moyen au sol (en °C) ;  $\bar{U}_n$  : moyenne annuelle minimale journalière (en %). Zone délimitée par un pointillé épais : conditions climatiques optimales pour *Phyllanthus urinaria*.

Remarque : L'observateur est censé regarder vers le sud.

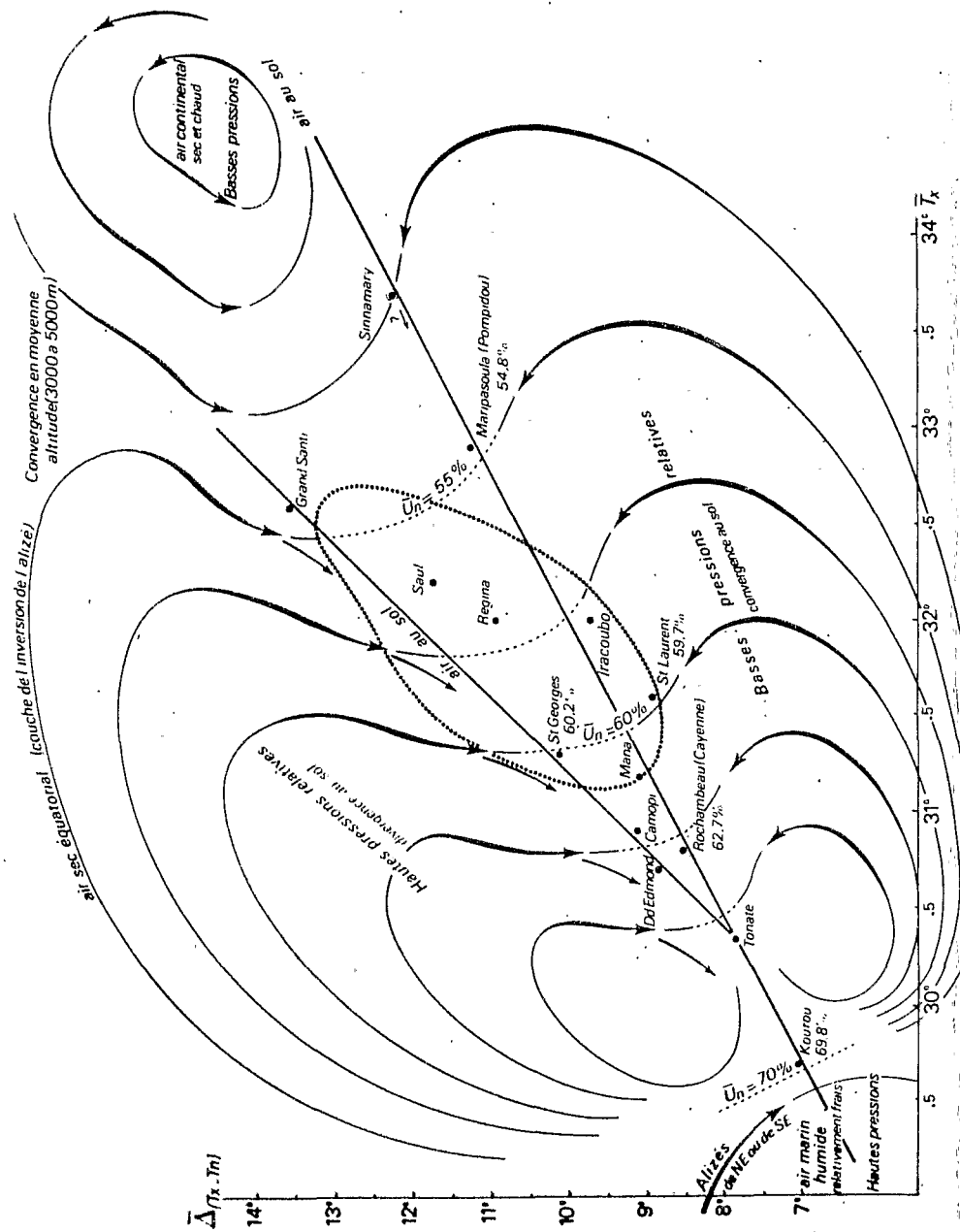


Fig. 2

La température maximale  $T_x$  ou température de l'air au sol au moment de la journée où le système convectif atteint son plein développement (entre 12 et 15 h) est fonction de la concentration en air continental. Plus cette concentration est forte, plus  $T_x$  est élevé et plus l'humidité relative minimale journalière  $Un$  est basse.

Quant à l'écart journalier des températures (maximale et minimale)  $\Delta (T_x - T_n)$ , il est fonction de la radiation nocturne terre  $\rightarrow$  espace. Il est donc d'autant plus grand que l'air est plus sec, ou encore que la localité se situe dans une zone de hautes pressions relatives (zone anticyclonique) ». Cela est clairement illustré dans le diagramme de la figure 2 : exemples de Grand Santi et Maripasoula, de St Georges et de St Laurent, etc.

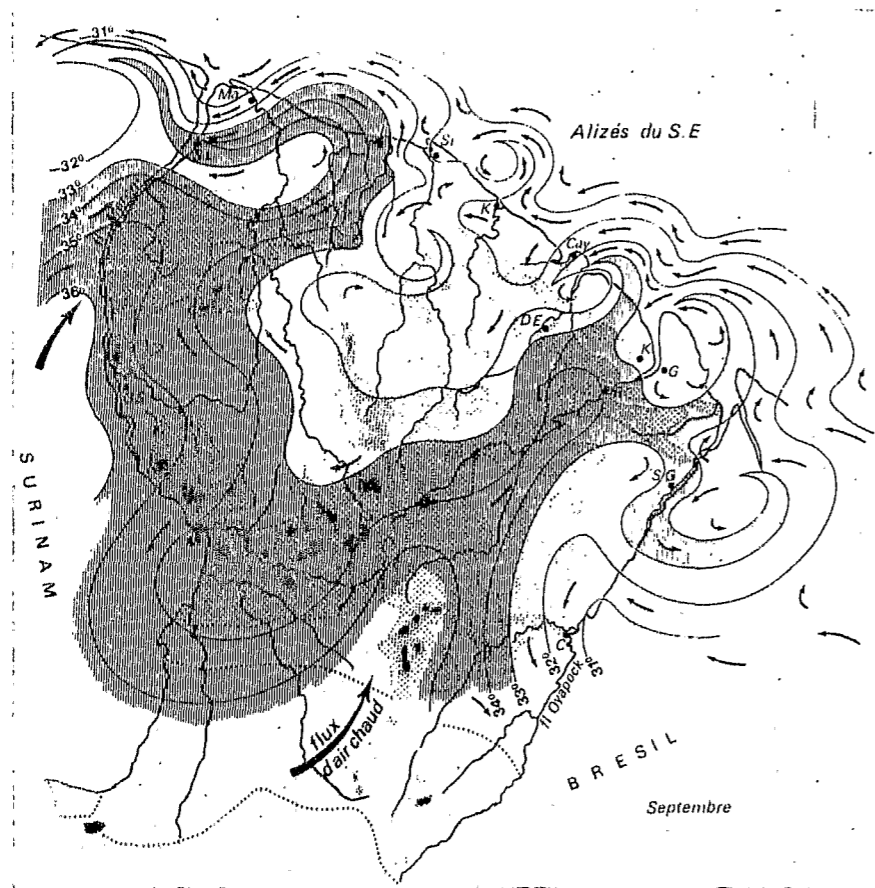


Fig. 3. — Étude de l'écoulement de l'air au sol (tiré de M. ROSSIGNOL, 1977). Répartition des  $T_x$  (isothermes). Petites flèches : direction du vent. Zones en pointillés : relief, hauteurs supérieures à 150 m.

Une fois ces données acquises, si on « situe » les groupes statistiques précisés auparavant par rapport au schéma de la circulation de l'air au sol (Fig. 3), on constate que les localités correspondant aux populations du groupe (1), c'est-à-dire P 5 ; P 6 ; P 7 ; P 8 (2) ; P 11 et la population intermédiaire P 9 présentent un point commun, celui d'avoir un climat caractérisé par un rapport important d'air continental chaud et sec se dirigeant de l'intérieur vers la côte.

Il semble, à première vue, qu'on puisse lier la valeur des caractères les plus propices à la séparation des populations étudiées à l'enthalpie du système atmosphérique qui détermine le microclimat propre à chaque localité.

### 3) Relation entre la température maximale journalière ( $\bar{T}_x$ = moyenne annuelle)

et le nombre moyen de feuilles des RP 3, RP 5, RP 7 en fin de croissance ( $\bar{N}_f$ )

Pour vérifier notre hypothèse, nous avons tenu compte des résultats des deux expérimentations. Nous avons également inclus dans notre analyse les valeurs de P 10 (Pompidou) dont on ne s'était pas servi dans l'étude statistique pour les raisons déjà indiquées ; la population P 4 de Sinnamary a également été prise en considération bien que les données climatiques ne portent que sur quatre mois (juin, juillet, octobre, décembre).

Les températures maximales de référence sont celles de l'année 1969, année qui a été retenue par M. ROSSIGNOL pour son étude dynamique du climat parce qu'elle présentait des saisons bien tranchées.

#### a) COURBES DE DISTRIBUTION (Fig. 4)

On remarque tout d'abord que la distribution des valeurs correspondant aux diverses populations étudiées est la même dans chacune des expérimentations réalisées et, ce, pour chacun des rameaux considérés. Cette distribution met en évidence une zone à  $\bar{N}_f$  maximal encadrée par les populations P 5, P 8, P 11 (Iracoubo, Mana, Saut Maripa), les conditions les plus favorables au développement des rameaux plagiotropes semblent très voisines de celles qui règnent dans le secteur d'Iracoubo (P 5) (Fig. 4).

(2) La localité correspondant à la population P 8 (Mana) fait partie de ce groupe bien que cela n'apparaisse pas sur la figure 3, dressée pour le mois de septembre uniquement. Mana présente en effet la particularité d'avoir une saison chaude pendant les premiers mois de l'année (janvier à avril) alors que, dans les autres stations, cette saison chaude correspond aux mois de grande saison sèche (juillet à novembre).

Le terme de saison sèche est utilisé par les météorologistes pour indiquer une diminution significative du volume des précipitations pendant un laps de temps donné, alors que la saison chaude caractérise la période de l'année pendant laquelle on enregistre les  $t^{\circ}$  maximales et les variations journalières de température les plus élevées.

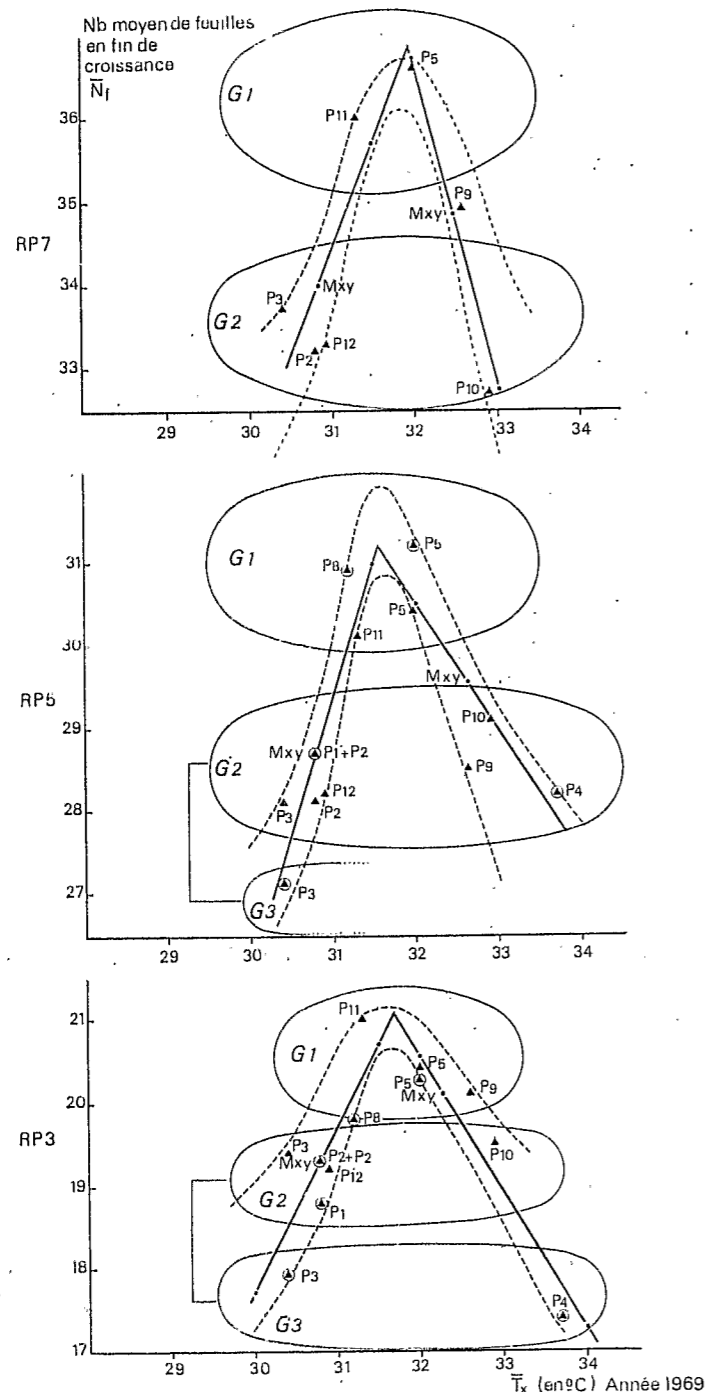


Fig. 4

b) CORRÉLATION ENTRE  $\bar{N}f$  ET  $\bar{T}x$ 

Les coefficients de corrélation entre  $\bar{N}f$  et  $\bar{T}x$ , calculés pour chaque rameau, ont donné les résultats suivants :

— hautement significatif (niveau de 1 % avec 6 degrés de liberté), pour les paires  $\bar{N}f/\bar{T}x$  de RP 5 dont les  $\bar{T}x$  sont inférieures à  $31^{\circ}5$  ; et significatif (très voisin de la borne du niveau 5 %, avec 3 degrés de liberté seulement), pour les valeurs de  $\bar{T}x$  supérieures à  $31^{\circ}5$  ;

— significatif (niveau de 5 % pour 6 degrés de liberté) pour les RP 3 correspondant à des  $\bar{T}x$  inférieurs à  $31^{\circ}5$  ; et hautement significatif (très voisin de la borne du niveau 1 %, avec 3 degrés de liberté seulement), pour les valeurs correspondant à des  $\bar{T}x$  supérieurs à  $31^{\circ}5$ .

En ce qui concerne les RP 7, il existe une corrélation évidente, mais le peu de points représentatifs observés (donc de degrés de liberté) dont nous disposons, augmente considérablement la marge d'insécurité ; c'est la raison pour laquelle, malgré un coefficient semblable ou meilleur que celui de RP 3 ou RP 5, on se trouve au-dessous du niveau de signification de 5 %.

Compte tenu de cette remarque et des résultats obtenus pour RP 3 et RP 5, on peut cependant conclure, avec un faible risque d'erreur, que le nombre moyen de feuilles par rameau est dépendant de la température maximale journalière et qu'il varie avec elle.

## c) AJUSTEMENT DES VALEURS OBSERVÉES

Nous avons estimé que le modèle qui permet le meilleur ajustement des valeurs observées est une double droite de régression de  $y$  en  $x$ , où  $y$  est la moyenne foliaire  $\bar{N}f$  et  $x$  la température maximale moyenne  $\bar{T}x$ . Les deux droites ont une pente de signe opposé, et le point d'intersection correspond à l'optimum de température pour le caractère considéré (Fig. 4).

Fig. 4. — Variation du nombre moyen de feuilles en fin de croissance ( $\bar{N}f$ ) sur les rameaux plagiotropes de rang 3, 5 et 7 en fonction de la température maximale moyenne annuelle  $\bar{T}x$ .

En trait plein : droites de régression  $\bar{N}f/\bar{T}x$ . Les données concernant la 1<sup>re</sup> expérience ont été encadrées.  
G 1, G 2, G 3 : groupes statistiques.



## Equation des demi-droites :

1.  $\bar{T}_x$  inférieures à 31°.5 (pente de la droite positive)

- R P 3 :  $y = 2,02 x - 42,97$ , avec  $r = 0,76$  pour 6 degrés de liberté.  
 $n = 138$  ;  $\bar{y} = 19,30$  ;  $\bar{x} = 30,81$  ;  $\sigma_x = 0,30266$  ;  $\sigma_y = 0,80126$

- R P 5 :  $y = 3,275 x - 72,12$ , avec  $r = 0,87$  pour 6 degrés de liberté.  
 $n = 138$  ;  $\bar{y} = 28,72$  ;  $\bar{x} = 30,81$  ;  $\sigma_x = 0,30262$  ;  $\sigma_y = 1,14387$

- R P 7 :  $y = 2,58 x - 45,64$ , avec  $r = 0,74$  pour 2 degrés de liberté.  
 $n = 66$  ;  $\bar{y} = 33,995$  ;  $\bar{x} = 30,83$  ;  $\sigma_x = 0,32180$  ;  $\sigma_y = 0,12680$

2.  $\bar{T}_x$  supérieures à 31°.5 (pente de la droite négative)

- R P 3 :  $y = -1,65 x + 73,25$ , avec  $r = -0,94$  pour 3 degrés de liberté.  
 $n = 84$  ;  $\bar{y} = 20,10$  ;  $\bar{x} = 32,34$  ;  $\sigma_x = 0,65861$  ;  $\sigma_y = 1,15561$

- R P 5 :  $y = -1,53 x + 79,38$ , avec  $r = -0,86$  pour 3 degrés de liberté.  
 $n = 84$  ;  $\bar{y} = 29,53$  ;  $\bar{x} = 32,63$  ;  $\sigma_x = 0,65876$  ;  $\sigma_y = 1,17877$

- R P 7 :  $y = -3,995 x + 164,575$ , avec  $r = -0,95$  pour 1 degré de liberté.  
 $n = 48$  ;  $\bar{y} = 34,85$  ;  $\bar{x} = 32,47$  ;  $\sigma_x = 0,38601$  ;  $\sigma_y = 1,62756$

## 4) Discussion — Interprétation des résultats

Le modèle indique parfaitement qu'en-deçà et au-delà d'un certain seuil par rapport à un optimum de température, les conditions se dégradent pour la plante. Cette dégradation s'accompagne, au sein des populations, d'une dispersion de  $\bar{N}_f$  d'autant plus grande que la  $\bar{T}_x$  de la localité est plus éloignée de l'optimum : ainsi en est-il de Tonate dans les températures basses, et de Pompidou de même que, sans doute, de Sinnamary, dans les températures élevées.

Cependant, à des températures élevées voisines (cas de Grand Santi et de Pompidou par exemple), la  $\bar{N}_f$  diffère selon que la population provient d'une zone de basses pressions (Pompidou), ou d'une zone de hautes pressions à air relativement plus sec, et dont l'écart journalier de température ( $\Delta T_x - T_n$ ) est plus élevé (Grand Santi). Ceci peut être traduit de la façon suivante : la population de Pompidou reçoit quotidiennement, par rapport à celle de Grand Santi, une plus grande quantité de chaleur provenant du fait que le rayonnement nocturne terre → espace est freiné et que la température nocturne y est relativement plus élevée.

On arrive alors à la notion de *quantité d'énergie absorbée* par la plante, et à la conclusion que le facteur déterminant à considérer n'est pas le seul facteur « température », mais plutôt la température et la qualité de son support (qui est ici l'air de la localité), c'est-à-dire, en définitive, le *couple température/humidité relative de l'air*.

On conçoit mieux à présent la signification des groupes statistiquement différents, et le rôle joué par la sélection naturelle dans la réponse de la plante aux exigences du milieu.

Dans l'un et l'autre cas correspondant à des conditions extrêmes, le phénomène naturel sélectionne les plantes correspondant le mieux par leur morphologie à un « régime d'économie ». C'est ainsi que la réduction du nombre de feuilles (phénotype) représente l'expression d'un moyen de défense qui joue dans deux directions diamétralement opposées.

Précisons notre pensée en considérant tout d'abord le cas de Tonate ( $\bar{T}_x$  inférieures à l'optimum). La quantité d'énergie primaire fournie à la plante pendant la journée par l'intermédiaire des radiations solaires, est insuffisante pour assurer une bonne assimilation chlorophyllienne. La quantité d'énergie transformée représentée par le carbone assimilable est réduite. De plus, une partie importante du carbone est restituée sous forme de  $\text{CO}_2$  à l'atmosphère par le phénomène de la respiration nocturne, anormalement intense à cause de la température et de l'humidité qui restent élevées pendant la nuit. Le quotient d'assimilation est donc mauvais ; il y a déséquilibre dans le cycle du carbone.

En ce qui concerne Grand Santi, Pompidou et Sinnamary ( $\bar{T}_x$  supérieures à l'optimum), l'énergie primaire reçue est, au contraire, excédentaire et rien ne semble s'opposer à une bonne assimilation. Mais deux réactions de la plante viennent limiter le rendement de la photosynthèse :

- d'une part réaction à la lumière, à cause d'une trop forte *luminosité* qui diminue l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne ;
- d'autre part réaction à la chaleur par le phénomène de la *transpiration*, où une partie de l'énergie primaire est évacuée avec la vapeur d'eau.

Si la température nocturne est basse, la respiration n'est pas intense et le déséquilibre n'est pas grand : c'est le cas de Grand Santi.

Si, par contre, la température et l'humidité nocturne restent relativement élevées comme à Pompidou ou mieux à Sinnamary, il y a intensification de la respiration, et on retrouve une situation analogue à celle de Tonate : mauvais quotient d'assimilation et déséquilibre dans le cycle du carbone.

Le déséquilibre est encore plus accentué en période de floraison, car le phénomène de la respiration est plus intense chez les tissus jeunes. Pour y remédier, la plante devra « réajuster » sa fonction-respiration sur les nouvelles valeurs de sa fonction-assimilation. C'est-à-dire qu'elle devra trouver, dans son information génétique (génotype), un mode d'expression morphologique qui permettra ce réajustement. Celui-ci peut être obtenu par la réduction du nombre de stomates, et le moyen le plus simple pour y arriver est la diminution du nombre de feuilles par rameau. Mais cette diminution n'ira pas indéfiniment sans perturber à son tour la fonction assimilatrice, et sans compromettre la vie de l'individu. La marge de possibilités nouvelles est donc étroite, et on arrive sans doute assez vite à des conditions létales.

Il est bon de mettre l'accent sur le fait qu'il y a eu *sélection*, donc élimination progressive *dans le temps*, des types morphologiques non ou mal adaptés, et non point réponse directe de l'organisme à la température ambiante. Les deux expérimentations montrent bien qu'on retrouve une

distribution des valeurs de  $Nf$  comparable quelles que soient les conditions de température et d'humidité auxquelles est soumise la descendance des populations (pendant l'expérimentation).

Les résultats confortent également l'idée selon laquelle l'homogénéité des petites populations étudiées de *P. urinaria* serait liée à une forte homozygotie provenant du fait qu'elles auraient été constituées, à partir d'un nombre restreint de semences, par autofécondations successives et croisements consanguins durant un nombre important de générations. On ne peut cependant pas entièrement écarter, néanmoins, pour expliquer cette homogénéité, l'éventualité d'une intervention de reproductions apomictiques.

Considérons, en effet, les cas de P 3 - Tonate (1<sup>o</sup> expérimentation), et de P 10 - Pampidou (2<sup>o</sup> expérimentation), en rappelant que les caractères de la famille ont été établis : à partir des graines provenant de 6 plants différents dans la 2<sup>o</sup> expérimentation ; à partir d'une souche unique dans la 1<sup>o</sup> expérimentation.

Apportons de plus une information supplémentaire sur le climat, information indispensable à la compréhension des faits : les valeurs des groupes 1 et 2 (Fig. 4), qui définissent les caractères moyens des populations, correspondent à un type moyen de climat qui s'est instauré dans les différentes localités depuis que *P. urinaria* a été implanté en Guyane.

Mais, à une échelle plus petite, on a pu constater des variations plus ou moins importantes et plus ou moins longues, comme la tendance à la sécheresse (liée à une augmentation de température) dans la zone subéquatoriale américaine depuis les années 1950 et particulièrement depuis les années 1960. En fonction de ce qui a été dit plus haut, cela doit se traduire au sein de la population soumise aux conditions extrêmes, par une proportion relativement plus grande de plants ayant une moyenne foliaire moins élevée, et donc par une plus grande probabilité de pouvoir en prélever dans un échantillonnage au hasard. Selon que l'échantillon -- descendance a été constitué à partir de plusieurs plants ou à partir d'un seul plant, les situations suivantes pourront être trouvées dans une étude de la variance :

#### a) ÉCHANTILLONNAGE A PARTIR DE PLUSIEURS PIEDS

*Situation 1.* -- Tous les plants prélevés présentent les caractères moyens de la population (probabilité élevée) : les valeurs de la famille sont distribuées suivant une courbe normale autour de la moyenne ; la variance est faible.

*Situation 2.* -- Un ou quelques plants sont affectés du nouveau caractère (diminution du  $Nf$ ) : la famille présente une dispersion des valeurs du caractère étudié ; la variance augmente, la moyenne diminue ; la courbe de distribution est soit une courbe normale dissymétrique, soit une courbe qui présente une kurtosis. C'est ce qui a été constaté dans le cas de P 10 - Pampidou.

#### b) ÉCHANTILLONNAGE A PARTIR D'UN SEUL PIED

La famille présente toujours une distribution normale, s'il y a une forte homozygotie ou un mode de reproduction uniparental. Quant à la moyenne, elle correspond soit au caractère moyen de la population (cas le plus fréquent), soit à une valeur plus faible qui est l'expression de la réponse sélective de la plante aux conditions actuelles de climat : c'est le cas de la moyenne de P 3 (dans la 1<sup>o</sup> expérimentation), qui constitue le sous-groupe 3 différencié par l'analyse statistique.

#### Correction de $\bar{T}_x$ .

L'année 1969 peut être considérée comme une année « sèche » ; elle a, en effet, été caractérisée par une grande saison sèche anormalement développée qui s'est prolongée jusqu'en décembre.

Or, la valeur absolue de  $\bar{T}_x$  pour l'optimum climatique est la moyenne correspondant à une longue période pendant laquelle les épisodes secs ont été compensés par les épisodes pluvieux.

On pourrait prendre comme référence la moyenne des quinze dernières années (des vingt dernières pour certaines stations) dont dispose le Service de Météorologie de Guyane ; mais elle présenterait encore un biais provenant du fait que ces années sont en grande partie comprises dans un épisode sec.

Nous estimons préférable de donner pour optimum de température maximale une valeur intermédiaire entre les deux extrêmes fournis par une année « sèche » et une année « pluvieuse », c'est-à-dire entre 31.7 et 30.7 (°C) [Humidité relative minimale correspondante : entre 58 % et 68 %].

#### CONCLUSIONS

En résumé, on peut définir *P. urinaria* comme une espèce intertropicale à exigences très précises, dont les réponses à un climat particulier comme celui de la Guyane sont très nuancées.

Peu sensible à la quantité d'eau versée sous forme de pluies (volume des précipitations), elle atteint son plein épanouissement dans les régions qui reçoivent un apport modéré d'air sec continental, et à ensoleillement moyen :

— Température maximale journalière (moyenne annuelle) :

$$\bar{T}_x = 31.2 \text{ (}^\circ\text{C)} \pm 0.5$$

— Humidité relative maximale journalière (moyenne annuelle) :

$$\bar{U}_n = 63 \% \pm 5 \%$$

Lorsque les conditions s'éloignent de l'optimum climatique, le comportement de *P. urinaria* illustre parfaitement bien le concept de DARWIN : élimination progressive des formes mal ou non adaptées et sélection d'un type morphologique moyen (phénotype) qui présente une meilleure adaptation aux exigences du milieu. Il y a symétrie de la réponse chez la plante ; c'est-à-dire que, pour des raisons diamétralement opposées

(soit que la quantité d'énergie fournie sous forme de radiations solaires est insuffisante, soit qu'elle est trop élevée), le nouveau phénotype est également caractérisé par une diminution du nombre de feuilles sur les rameaux. Il correspond, en fait, à un « régime d'économie ». C'est ce que nous retrouvons dans les groupes de populations significativement différenciés par l'analyse statistique.

Le groupe 1 comprend les populations dont le climat se rapproche le plus des conditions optimales (Iracoubo, St Georges-St Maripa, Mana). Nous l'avons délimité par des pointillés dans le diagramme de la figure 2, ou « Test du triangle convectif » (M. ROSSIGNOL, 1977), dénommé ainsi parce qu'il permet de « situer » les différentes localités par rapport aux systèmes convectifs responsables de la circulation des masses d'air dans cette région du globe ; il permet également d'évaluer, pour chaque localité, le transport moyen de chaleur (plus exactement, le transfert d'enthalpie), l'année « humide » étant caractérisée par un diagramme contracté, alors qu'un diagramme étiré représente une année « sèche ».

De part et d'autre du groupe 1, on trouve le groupe 2 (Rochambeau -- Cayenne -- Bac du Larivot, Camopi et Tonate dans les températures basses, et Maripasoula, Pompitou, Grand Santi, Sinnamary dans les températures élevées), le sous-groupe 3 faisant son apparition au sein de G. 2 à Tonate (1<sup>o</sup> basses) et à Sinnamary (1<sup>o</sup> élevées), en raison de la tendance actuelle du climat à la sécheresse depuis les années 1960.

Kourou, localité à microclimat océanique caractérisé par un air très humide et relativement frais, semble présenter des conditions extrêmes, sans doute *létales* pour l'espèce ; ce qui expliquerait que *P. urinaria* ait toujours été absente des récoltes de *Phyllanthus* faites à cet endroit de la côte guyanaise, malgré les investigations très poussées de L. BANCILHON en juillet 1972 et de C. SASTRE en avril 1975. A l'opposé de la zone à optimum, on doit très probablement trouver des conditions également *létales* dans les régions semi-arides ou de savanes de l'intérieur du continent sud-américain (nord du Brésil, Vénézuéla...).

Un des mérites de notre étude est d'avoir montré que l'homogénéité, visible à l'œil nu, des *Phyllanthus* introduits (de Guyane en particulier) se retrouvait lors d'une étude biométrique dans la plupart des populations observées. Cette homogénéité est liée au mode de multiplication de l'espèce.

Par contre, les variations morphologiques quantitatives qui peuvent être observées entre les populations, voire même à l'intérieur d'une même population (P 10 par exemple) sont, elles, le résultat d'une sélection par certains facteurs bien précis du climat.

Sans aller aussi loin dans l'analyse écologique, d'autres travaux ont essayé de relier le polymorphisme des populations avec les conditions du milieu. Il en est ainsi en particulier du travail de PERNES *et al.* (1970) sur *Panicum maximum* Jacq. Ces auteurs ont, en effet, mis en évidence, chez certaines populations ivoiriennes de cette Graminée intertropicale, l'acquisition de modifications de l'expression de l'information génétique entretenues au cours de la multiplication par voie végétative et permet-

tant à cette plante de s'ajuster à des conditions de milieu différentes. On peut citer aussi les conclusions de MORLEY (1975) à propos des diverses répartitions spécifiques et subs spécifiques dans la tribu des *Memecyleae* (famille des Melastomacées), observées dans le nord de l'Amérique du Sud. D'après cet auteur, la distribution des *Memecyleae* est en relation non seulement avec les conditions climatiques présentes, mais également avec des variations climatiques qui ont eu lieu dans le passé.

*Remerciements.* — Nous remercions tout particulièrement M. le Professeur R. NOZERAN qui nous a conseillé d'effectuer ce travail et qui a accepté de lire cet article et de faire des suggestions dont nous avons tenu compte.

Nous tenons aussi à remercier bien vivement M. C. SASTRE qui a bien voulu consacrer une partie de son temps à la récolte de notre matériel végétal au cours de ses missions en Guyane.

Nous adressons aussi tous nos remerciements à MM. J. BELLARD et P. PIQUEPAILLE pour les conseils précieux qu'ils nous ont prodigués au cours de l'étude statistique.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BANCILHON (L.), 1971. — Contribution à l'étude taxonomique du genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées). *Boissiera*, 18, 9-81.
- BLANCANEAUX (P.), 1974. — Essai de synthèse pédo-géomorpho et sédimentologique de la Guyane française. *Mémoire ORSTOM*, Cayenne, 141 p.
- BRUNEL (J.F.), 1975. — Contribution à l'étude de quelques *Phyllanthus* africains et à la taxonomie du genre *Phyllanthus* L. (Euphorbiaceae). 1 vol. ronéo, 154 p., Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Université Louis-Pasteur, Strasbourg.
- HAICOUR (R.), 1973. — Propriétés antibiotiques de l'extrait aqueux de certains *Phyllanthus* (Euphorbiacées). Mise en évidence et premiers éléments de l'analyse. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, *Amélioration des plantes*, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 51 p.
- MANGENOT (G.), BANCILHON (L.) et MANGENOT (S.), 1977. — Caryologie du genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae, Phyllanthoidéace). *Ann. Sci. Nat., Bot., Paris*, 12<sup>e</sup> s., 18 (1), 71-116.
- MONNIAUX (G.), 1975. — Structure de populations chez *Phyllanthus urinaria* L. Etude comparée de huit populations de la frange côtière de la Guyane française. *Rapport de stage, D.E.A. d'Amélioration des plantes*, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 61 p.
- MORLEY (Th.), 1975. — The South-American distribution of the Memecyleae (Melastomaceae) in relation to the Guiana area and to the question of forest refuges in Amazonia. *Phytologia*, 31 (3), 279-295.
- PERNES (J.), COMBES (D.) et RENÉ-CHAUME (R.), 1970. — Différenciation des populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles, les unes par graines apomictiques, d'autres par multiplication végétative. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 270, 1992-1995.
- ROSSIGNOL (M.), 1978. — La frange marine continentale de la Guyane française : Influence de la dynamique du milieu sur l'écosystème marin. T. 1 : Les composantes du milieu et leurs variations (*sous presse*).
- WEBSTER (G.L.), 1956-1958. — A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. *Journ. Arn. Arbor.*, 37, 91-122, 217-268, 340-359 ; 38, 51-80, 170-198, 295-373 ; 39, 40-100, 111-212.