HAL
open science

Utilisation de l'analyse multifactorielle des correspondances pour l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules de Diptérocarpacées

Géma Maury-Lechon, Jean-François Ponge

To cite this version:

Géma Maury-Lechon, Jean-François Ponge. Utilisation de l'analyse multifactorielle des correspondances pour l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules de Diptérocarpacées. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 1979, 26, pp.107-127. hal-01098520

HAL Id: hal-01098520

https://hal.science/hal-01098520v1

Submitted on 26 Dec 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UTILISATION DE L'ANALYSE MULTIFACTORIELLE DES CORRESPONDANCES POUR L'ÉTUDE DES CARACTÈRES DES FRUITS-GERMINATIONS, EMBRYONS ET PLANTULES DE DIPTÉROCARPACÉES

Géma MAURY-LECHON et Jean-François PONGE

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy

Resumé Le principe de cette méthode d'analyse multifactorielle est exposé, ainsi que les procédés de codage et de transformation des données utilisées. Les graphiques réalisés à l'aide des résultats de l'analyse sont décrits. L'exposé se termine par quelques considérations sur l'emploi de l'analyse multifactorielle dans une étude phylogénique et l'importance des formes cotylédonaires.

Summary The principle of this method of multifactorial analysis and the coding and converting processes of the employed data, are reviewed. Diagrams resulting from this analysis are described. Some considerations are given on the utilization of the multifactorial analysis within a phylogenetic study, and on the importance of cotyledonary shapes.

I. INTRODUCTION.

L'analyse des correspondances (LEBART et FENELON, 1973; BENZECRI et collaborateurs, 1973) est une méthode d'analyse multifactorielle maintenant largement utilisée en taxonomie numérique, notamment pour l'étude de la morphologie végétale (BRUNERYE, GORENFLOT et ROUX, 1969; BLAISE, BRIANE et LEBEAUX, 1973; DECAMPS, 1976). L'étude des organes

embryonnaires ou conservant des caractéristiques embryonnaires (tels que les plantules) doit normalement conduire à une meilleure différenciation des lignées puisque les phénomènes de convergence liés à la spécialisation écologique sont moins marqués à ce niveau (STEBBINS, 1974, p. 100). Si le systématicien est amené à choisir un certain nombre de caractères qui lui paraissent plus discriminants ou, au contraire, permettent d'établir des filiations, il reste à valider un tel choix par une analyse prenant en compte un nombre beaucoup plus élevé de caractères. C'est ce qui a été tenté dans le présent travail.

II. MÉTHODE UTILISÉE : L'ANALYSE DES CORRESPONDANCES.

A. PRINCIPE:

L'analyse des correspondances est un cas particulier d'analyse multifactorielle. Elle tend à supplanter, notamment en France, l'analyse en composantes principales (*principal component analysis*) qui était précédemment la plus connue et la plus utilisée (essentiellement pour des raisons de commodité d'interprétation des graphiques et de souplesse dans le choix des données). Primitivement destinée à l'étude des tableaux de fréquences, notamment en linguistique, puis en écologie et en sociométrie, elle a été étendue à toutes sortes de données de nature différente (notations, données de mesure ou de présence-absence). L'exposé complet de cette méthode nécessitant des développements mathématiques assez longs, seuls les principes généraux en seront exposés, les lecteurs plus curieux (et tant soit peu au fait des statistiques et de l'informatique) sont donc renvoyés aux ouvrages précédemment cités.

Comme toutes les méthodes d'analyse factorielle, l'analyse des correspondances traite des tableaux de description à double entrée, représentés mathématiquement par des matrices de vecteurs de description. Dans le cas présent, c'est un tableau croisant les

espèces et les caractères qui est utilisé. Si l'on veut représenter géométriquement l'ensemble de ces données, on peut construire le nuage des espèces dans un espace possédant autant de dimensions qu'il y a eu de caractères pris en compte. La figure 1 représente un exemple simplifié, puisqu'il s'agit d'une seule espèce décrite par trois caractères.

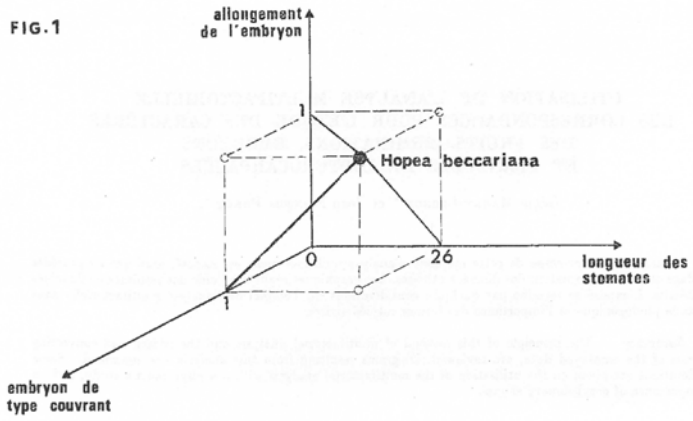


FIG. 1. Représentation géométrique d'une espèce décrite par trois caractères (le schéma ne tient pas compte des échelles).

Lorsque l'on étudie, comme ici, un nombre élevé de caractères, on voit que cette construction défie l'imagination et est parfaitement ininterprétable. Or il existe entre ces variables (caractères) bon nombre de corrélations, plus ou moins marquées, mais qui permettent de réduire à quelques grands facteurs de variation l'ensemble des disparités entre les espèces. Pour cela, l'analyse recherche les axes principaux d'inertie du nuage ainsi construit (avec une mesure de distance appropriée, comme cela sera expliqué plus loin), de manière à mettre en évidence les principales directions d'allongement, qui vont servir à représenter le nuage dans un nouveau système d'axes, en le déformant le moins possible, c'est-à-dire en conservant la majeure partie de l'information initiale. Ces

axes d'inertie, orthogonaux deux à deux et passant par le centre de gravité du nuage sont appelés axes factoriels. Le premier de ces axes correspond à la direction générale d'allongement du nuage, le second forme avec le précédent un plan correspondant au plan d'aplatissement du nuage, le troisième forme avec les deux autres le sous-espace ajustant au mieux le nuage multidimensionnel de départ, etc...

On peut avoir une image de ces axes en observant un objet tridimensionnel simple, et en cherchant la meilleure façon de le représenter dans un plan (fig. 2). Les axes 1, 2 et 3 sont les axes principaux d'inertie, minimisant le moment d'inertie de l'objet. L'axe 1 est l'axe d'allongement de la boite, le plan des axes 1 et 2 est le plan d'aplatissement, la projection de l'objet sur ce plan permet la meilleure représentation possible. C'est un procédé bien connu en dessin industriel.

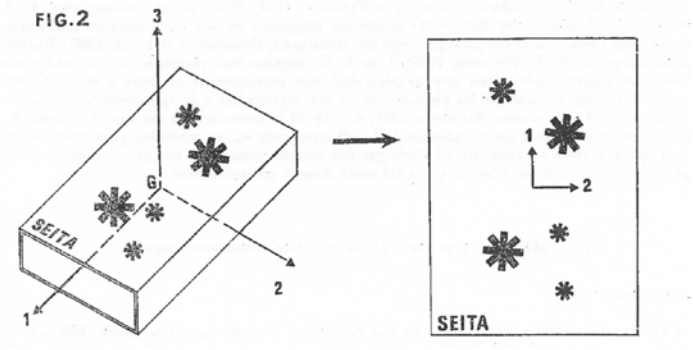


FIG. 2. Recherche des axes principaux d'inertie d'un objet tridimensionnel simple et représentation dans le plan des axes 1 et 2.

L'analyse factorielle n'effectue pas ces opérations sur le nuage des espèces ainsi construit. La mesure de distances entre deux espèces, utilisée en analyse en composantes principales, est $d^2 = 2\,(1-r)$, r étant le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson. Cela revient à calculer la distance euclidienne habituelle sur des données

centrées et réduites. En analyse des correspondances, c'est la distance du chi-carré généralisé qui est mesurée entre deux espèces, chacune étant considérée comme une distribution de fréquences (rappelons que cette analyse a été conçue pour traiter des données de fréquence, il s'agit ici d'une extension de la méthode). Le choix de cette mesure permet une grande stabilité de l'analyse; par exemple, si un organe a été l'objet de nombreuses mesures, et un autre d'une seule, cela ne déséquilibrera pas l'analyse.

B. REPRÉSENTATION GRAPHIQUE:

Les points représentant les espèces sont projetés sur les plans réfléchis par les axes factoriels 1, 2, 3, etc... (autant que l'on juge nécessaire pour extraire toute l'information utile des données). Dans le cas présent, l'interprétation a porté jusqu'au troisième axe. L'espace de départ à n dimensions a donc été ajusté à un sous-espace à trois dimensions. L'origine et la direction des axes sont figurées au centre du graphique. L'origine correspond au centre de gravité du nuage des espèces et non à l'origine des axes de départ (valeur 0 pour chaque caractère), donc à la valeur moyenne pour chaque caractère.

On peut représenter sur ces graphiques les points correspondant aux caractères. En effet, de même que l'on a construit le nuage des espèces dans l'espace des caractères, on peut construire un nuage de points représentant les divers caractères dans l'espace des espèces. La figure 3 représente un exemple de trois espèces avec un seul caractère.

L'analyse portant sur le nuage des caractères fournit de même un centre de gravité et des axes factoriels. On démontre qu'il existe une relation simple entre les deux systèmes d'axes issus de l'une et de l'autre analyse: si l'on reporte les caractères sur le graphique des espèces, chaque caractère se trouve à une homothétie près (la même pour tous les points) au barycentre des espèces (si l'on affecte chaque espèce d'une masse égale à la valeur du paramètre décrivant le caractère chez cette espèce). La figure 4 montre le

rapport entre espèces et caractères pour un exemple simple, avec 1 caractère et 5 espèces. On voit que le caractère « sépales imbriqués » vient se placer au milieu des espèces chez lesquelles l'imbrication des sépales est (en moyenne) la plus marquée. De même, à la même homothétie près, les espèces sont situées au barycentre des caractères. Espèces et caractères jouent donc le même rôle vis-à-vis des axes factoriels et peuvent donc être représentés simultanément.

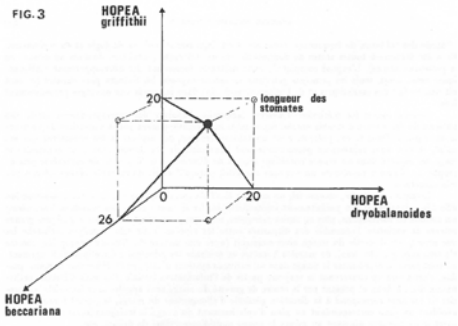


FIG. 3. Représentation géométrique d'un caractère décrivant trois espèces.

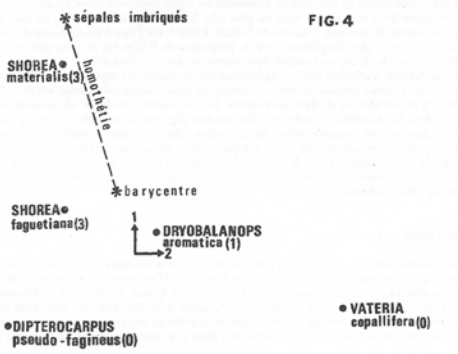


FIG. 4. Représentation simultanée dans un plan factoriel de 5 espèces et 1 caractère; le nom de chaque espèce est suivi de la valeur prise par le paramètre décrivant ce caractère.

C. CODAGE DES DONNÉES:

Trois types de données ont été utilisés:

— données de mesure. Par exemple, la longueur des stomates exprimée en microns.

— données de présence-absence. Il s'agit de quantifier la présence ou l'absence d'un caractère. Par exemple, le caractère « sépales réfléchis »: le paramètre vaut 0 si le caractère est absent (sépales appliqués), 1 si le caractère est présent (sépales réfléchis). Lorsqu'il se présente des intermédiaires, par exemple pour le caractère « sépales imbriqués », le codage est assoupli, de manière à traduire la progression dans la présence ou l'absence du caractère. Pour ce caractère, 4 états ont été distingués :

  - 0 = sépale valvaire,
  - 1 = sépale valvaire mais traces d'imbrication,
  - 2 = sépales imbriqués mais imparfaitement,
  - 3 = sépales imbriqués.

— données morphologiques complexes. Lorsque la forme d'un organe était trop complexe pour être décrite par un seul paramètre, autant de paramètres ont été créés qu'il était nécessaire pour traduire le phénomène. Prenons l'exemple du développement des ailes sur les sépales des fruits. II existe des espèces dont les fruits ne possèdent pas d'ailes, d'autres qui en possèdent 2, d'autres qui en possèdent 5. Mais, dans toutes ces catégories, il existe tous les intermédiaires entre l'absence complète et le fort développement d'une aile, celui-ci pouvant d'ailleurs être inégal selon les sépales. Chaque sépale a donc été indexé

(du plus externe vers le plus interne) et le développement de l'aile a été quantifié (4 états: échelle de 0 à 3) pour chacun des sépales. Ceci se justifie car clans un même groupe d'espèces, ce sont toujours les mêmes sépales qui sont affectés par le développement d'une excroissance en forme d'aile. 5 paramètres devraient donc décrire ce caractère complexe. En réalité, 3 d'entre eux seulement ont été retenus, car les sépales 1 et 2 d'une part, 4 et 5 d'autre part, sont identiques en ce qui concerne le développement de l'aile.

II est conseillé, lorsque l'on travaille sur de telles données, de dédoubler les variables. En effet, sur les graphiques, un caractère se situe à proximité des espèces chez lesquelles le paramètre décrivant ce caractère présente (en moyenne) la plus forte valeur. Or, dans ce cas, on ne sait pas où se trouvent les espèces chez lesquelles sa valeur est la plus faible. II faut donc créer un paramètre conjugué (C-x, C étant une constante, x le paramètre initial) ayant une forte valeur lorsque le paramètre initial a une faible valeur.

D. TRANSFORMATION DES DONNÉES :

Les divers caractères, tels qu'ils ont été codés, possèdent des variantes (dispersion autour de la moyenne) très différentes, ce qui est dû uniquement au choix d'une échelle de mesure, donc sans signification biologique. Or, la distance d'un caractère à l'origine des axes factoriels dépend de la variance, ce qui entraîne une dispersion très grande des points sur le plan. Le même phénomène ne se produit pas pour les espèces, car leur variance est toujours du même ordre de grandeur, les espèces affines sont donc groupées sur le graphique alors que les caractères correspondants sont très dispersés. Pour remédier à cet inconvénient, il a été envisagé de ramener la variance des paramètres à une valeur constante. Les données ont donc été, pour chaque paramètre, centrées et réduites (moyenne 10 et variance 1). La distance des caractères à l'origine, dans un plan factoriel, dépend alors uniquement de la saturation en l'un ou l'autre des deux

facteurs correspondant à ce plan. Les graphiques sont ainsi beaucoup plus lisibles, sans que le résultat de l'analyse soit changé en ce qui concerne les espèces.

III. RÉSULTATS.

Dans le sous-espace forme par les trois premiers axes factoriels, on observe 4 groupes d'espèces, les trois premiers se trouvant étalés dans le plan des axes 1 et 2, le quatrième étant éloigné des trois autres le long de l'axe 3 et se projetant non loin de l'origine clans le plan des axes 1 et 2 (figs. 5 et 6).

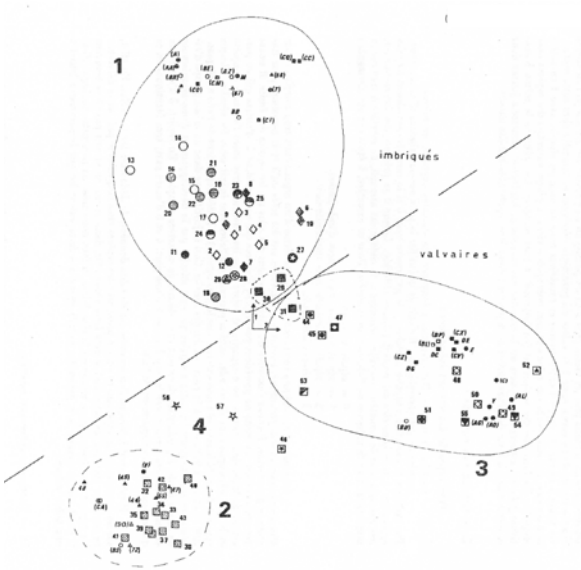


FIG. 5. Analyse totale (morphologie, phytodermologie, anatomie). Position des espèces et caractères dans le plan des axes 1 et 2 (légende des symboles en fin d'article).

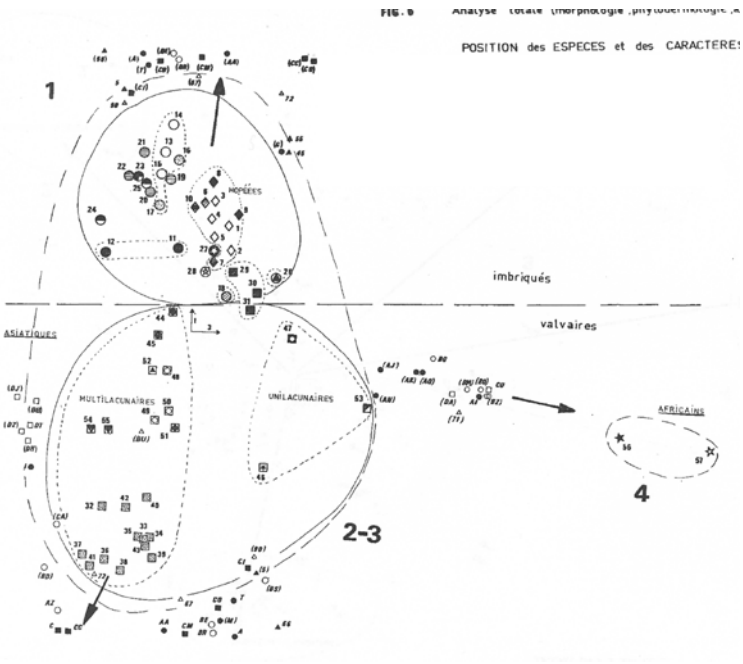


FIG. 6. Analyse totale (morphologie, phytodermologie, anatomie). Position des espèces et des caractères dans le plan des axes 1 et 3 (légende des symboles en fin d'article).

La figure 7 représentant le nuage des caractères dans le plan des axes 1 et 2 montre l'existence de 4 grands axes d'étirement du nuage. Ces axes correspondent aux caractères les plus déterminants et expliquent l'existence des 4 groupes d'espèces. Cette figure 7 ne concerne que les seuls caractères morphologiques (analyse partielle). Les figures 5 et 6 portent sur les caractères morphologiques, phytodermologiques et anatomiques (analyse totale).

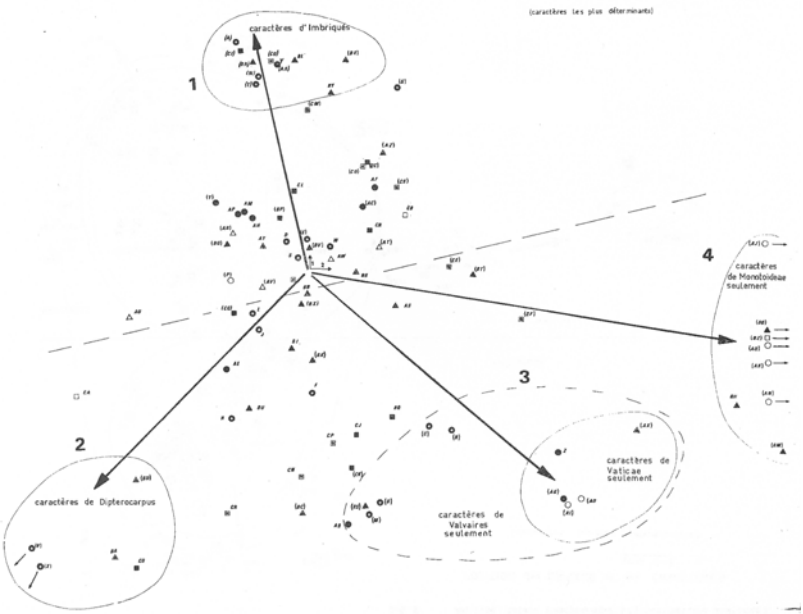


FIG. 7. Analyse partielle (morphologie). Position des caractères dans le plan des axes 1 et 2 (légende des symboles en fin d'article).

A. GROUPE 1:

Il comprend les genres *Shorea*, *Hopea*, *Balanocarpus*, *Parashorea*, *Pentacme* et *Dryobalanops.* Bien que ce caractère ne figure pas dans l'analyse, c'est le nombre chromosomique (n = 7) qui distingue ce groupe des autres (n = 11), à l'exception peut-être des genres *Marquesia* et *Monotes* pour lesquels il n'est pas encore connu avec certitude. Le genre *Dryobalanops* est proche de l'origine des axes et se trouve en partie dans le groupe 2 (espèces 29, 30, 31: figs. 5 et 6).

Les deux genres les plus caractéristiques de ce groupe sont

Hopea et surtout *Shorea*, avec les espèces *S. materialis* (14), *S. flava* (13) et *S. glauca* (16) appartenant toutes trois a la section *Shoreae*. Le genre *Shorea* se trouve d'ailleurs réparti tout au long de ce groupe, l'espèce la plus proche de l'origine des axes (donc la moins différenciée) étant *S. talura* (18) (section *Anthoshoreae*), la plus eloignée (donc la plus différenciée) étant *S. materialis* (section *Shoreae*).

Les caractères associés à ce groupe sont, en commençant par les plus éloignés de l'origine des axes (donc les plus caractéristiques: fig. 5):

— sépales imbriqués (A): ce caractère est présent dans tous les genres de ce groupe, à l'exception du genre *Dryobalanops* (cependant *D. aromatica* présente une trace d'imbrication parfois),

— téguments du péricarpe rigides (AA): présents dans tous les genres de ce groupe; présents aussi dans le genre *Marquesia*, qui appartient au groupe 4,

— présence de chlorophylle dans les cotylédons après la germination (CQ), cotylédons libres (CC),

— embryon de type couvrant (BR): présent dans toutes les espèces du groupe, sauf les genres *Parashorea* (27), *Dryobalanops* (29-30-31) et *Shorea macrophylla* (26): cette dernière espèce est d'ailleurs proche de l'origine des axes, donc peu différenciée dans le sens du groupe 1); présent aussi chez *Vatica maingayi* du groupe 3 (en realité intermédiaire entre couvrant et encerclant), espèce qui est la plus proche de l'origine des axes clans le genre *Vatica*,

— implantation basale de l'hypocotyle (BE) dans l'embryon: ce caractère n'est pas constant, mais c'est dans ce groupe que l'on trouve les implantations les plus basales,

— cellules voisines des stomates recloisonnées (56),

— présence de chlorophylle dans les cotylédons avant la

germination (CM),

— stomates enfoncés dans l'épiderme 5,

— sépales des fruits libres à base M,

— hypocotyle latéral (AZ),

— présence de pigments rouges dans les cotylédons après la germination (CO),

— présence de poils capités à tête aplatie avec 4 cellules (trichome épiderme inférieur) (67),

— bases des sépales des fruits épaissies (T),

— hypocotyle non vertical BD,

— cotylédons lobés (Cl), etc...

II faut noter que ces caractères définissent en moyenne le groupe, mais des exceptions peuvent se présenter. La position d'une espèce dépend de l'ensemble des caractères qu'elle possède, de même la position d'un caractère dépend de l'ensemble des espèces chez lesquelles il est présent.

Les caractères les plus déterminants, pour le groupe 1, sont ceux des fruits: (A), (AA), et de la plantule: (CQ), (CC), avec une légère prédominance pour l'estivation du calice (A), puis un niveau égal pour les autres caractères. Vient ensuite l'embryon: (BR), (BE) et, après seulement, les épidermes des plantules: (56), 5, (67) et les autres caractères des fruit, plantule et embryon.

B. GROUPE 2:

Il s'agit du genre *Dipterocarpus*. Le genre *Upuna* (46) est en position intermédiaire entre ce groupe et le groupe 3. L'espèce la plus éloignée de l'origine des axes est *Dipterocarpus pseudo-fagineus* (41), la plus proche étant *D. penangianus* (40), mais le groupe est très homogène et l'on n'observe pas un échelonnement des espèces comme dans le genre *Shorea*.

Ce groupe est défini en moyenne par les caractères suivants (fig. 5):

— embryon de type encerclant (BS),

— présence de poils capités en massue (trichome épiderme inferieur (72) et supérieur (90)),

— radicule passant par un pore (CA),

— absence du type stomatique cyclo-tétracytique 48,

— présence des types stomatiques anomocytique -normal (44), anomo-staurocytique (45) et aniso-tétracytique (55),

— absence du type stomatique cyclo-staurocytique (47),

— excroissances sur les bords des sépales des fruits (V), etc...

Pour ce groupe ce ne sont plus les caractères du fruit mais ceux de l'embryon: (BS), et de l'épiderme de la plantule: (72), (90), 48, (44), (45), (55), (47), qui dominent. L'isolement du groupe 2 est ici accentué par l'absence des caractères palynologiques que l'analyse mathématique n'a pu prendre en compte (nombre d'espèces étudiées insuffisant). Dans l'analyse qualitative qui incorpore la totalité des caractères étudiés le genre *Dipterocarpus* est bien moins isolé, bien qu'il apparaisse aussi comme un groupe particulier.

C. GROUPE 3:

Ce groupe (fig. 5) comprend les genres *Vateria*·(52), *Stemonoporus* (54-55), *Vatica* (48-49-50), *Anisoptera* (44-45) et *Cotylelobium* (53). Le genre le moins différencié est *Anisoptera* (très proche du genre *Dryobalanops*, sans qu'il y ait de frontière nette avec le groupe 1). II faut remarquer que *Vatica maingayi* (47) est relativement proche de l'origine des axes, alors que *V. papuana* (49), *V. wallichii* (50) et *V. affinis* (48) en sont éloignés: on a là le même phénomène que dans le genre *Shorea*, bien que les espèces soient moins nombreuses. L'isolement de *V. maingayi* (section *Sunapteae* actuelle) est peut-être accentué par le petit nombre d'espèces de *Vatica* disponibles pour cette analyse, mais ses caractères embryonnaires et plantulaires sont réellement différents de ceux des trois autres espèces étudiées.

Les caractères distinguant ce groupe sont les suivants (fig. 5) :

— présence de sillons sur le fruit (AL),

— fruit possédant une symétrie d'ordre 3 (AO),

— présence de lignes d'ouverture sur le fruit (AG),

— sépales des fruits réfléchis (C),

— téguments du péricarpe souples Y,

— sépales n° 1 des fruits sans aile E,

— embryon de type juxtaposé (BU),

— F3 présente au 1er nœud de la plantule (CV),

— entre-nœud F3-F4 non développé DE,

— F4 présente au 1er nœud de la plantule (CX),

— entre-nœud F2-F3 non développé DC,

— nombre maximum de canaux dans la brèche principale du nœud cotylédonaire grand (DP),

— nombre total de canaux supérieur au nombre de brèches (nœud cotylédonaire) (DL),

— F5 présente au 1er nœud de la plantule (CZ),

— entre-nœud F4.-F5 non développé DC, etc...

Dans ce groupe les caractères du fruit dominent sur ceux de l'embryon et de la plantule.

D. GROUPE 4:

Il s'agit des deux genres africains *M arquesia* (56) et *Monotes* (57) (les autres genres étudiés étant asiatiques). Le genre *Cotylelobium* (53) et le genre *Upuna* (46) et, dans une moindre mesure, *Vatica maingayi* (47: section *Sunapteae*) sont les seuls taxons (tous du groupe 3) à présenter quelque ressemblance avec les genres africains.

Les caractères suivants sont associes a ce groupe (fig. 6):

— F2 absente au 1er nœud de la plantule CU,

— graine protégée par ses téguments (BZ),

— ouverture du fruit sans éclatement AI,

— cotylédons extérieur (BO) et placentaire (BM) repliés dans l'embryon,

— entre-nœud F1-F2 développé (DA),

— embryon de type juxtaposé (BU),

— présence de poils capités à tête sphérique (trichome épiderme inferieur) (71),

— cotylédon placentaire atteignant la base de l'embryon (BG),

— fruit indéhiscent (AK) (uniquement dans le genre *Monotes*),

— fruit présentant une symétrie d'ordre 4 (AQ) (uniquement dans le genre *Monotes*),

— fruit déhiscent (AJ) (uniquement dans le genre *Marquesia*), etc....

Ici les trois types de caractères de la plantule, de l'embryon et des fruits, sont presque aussi déterminants mais il y a une légère prédominance des deux premiers.

IV. CONCLUSIONS.

On peut se poser la question de l'utilité de !'analyse des correspondances pour aborder la phylogénèse d'un groupe. II faut remarquer tout d'abord qu'aucune analyse automatique ne fournit d'arbre généalogique: dans tous les cas, on obtient une classification naturelle, groupant les espèces par affinité, selon leur degré de ressemblance. Mais, à la différence de la classification automatique (qui fournit des dendrogrammes), l'analyse factorielle procède par décomposition de la variance. Ainsi, un axe peut séparer deux groupes d'espèces mais un autre axe montrera, par exemple, que certaines espèces de ces deux groupes présentent des affinités avec un troisième. L'interprétation est donc plus souple et rend mieux compte de la complexité des affinités. Le travail du systématicien consiste, ensuite, à essayer de comprendre comment telle structure a

pu dériver de telle autre structure (anatomie comparée) et établir ainsi des filiations possibles. Lorsque des convergences se produisent dans des lignées différentes, liées à une adaptation à un même mode de vie, l'analyse ne peut cependant pas les distinguer des caractères faisant partie, par exemple, du stock ancestral commun à ces lignées. Il est donc nécessaire de rester extrêmement prudent devant une classification naturelle mise en évidence par l'analyse statistique, et ne pas y voir d'emblée un résumé de la phylogénèse. L'étude des caractères embryonnaires permet cependant de contourner cet écueil (dans la mesure où les caractères de l'embryon et de la plantule sont effectivement parmi les caractères les plus stables: STEBBINS, 1974, p. 100) et d'approcher la phylogénèse. Cette dernière est exposée plus loin dans cette publication (MAURY: Interprétation phylogénétique des caractères des pollens, fruits-germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées).

Il est intéressant de remarquer encore que *l'aspect des cotylédons résume, à lui seul*, l'essentiel des résultats précédents: fig. 8. Si l'on prend en effet le diagramme des espèces, projetées, par exemple, sur le plan des axes 1-3 (analyse partielle avec les seuls caractères morphologiques), et que l'on remplace les points des espèces par la forme cotylédonaire de l'espèce considérée, on retrouve, non seulement les groupements taxonomiques, mais encore leur degré de parenté. C'est ainsi que l'on visualise les affinités des groupes 1 et 2-3 d'une part, et l'éloignement du groupe 4 d'autre part. Dans chacun de ces groupes apparaissent aussi les subdivisions exposées dans la précédente communication et leurs relations (MAURY: Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées).

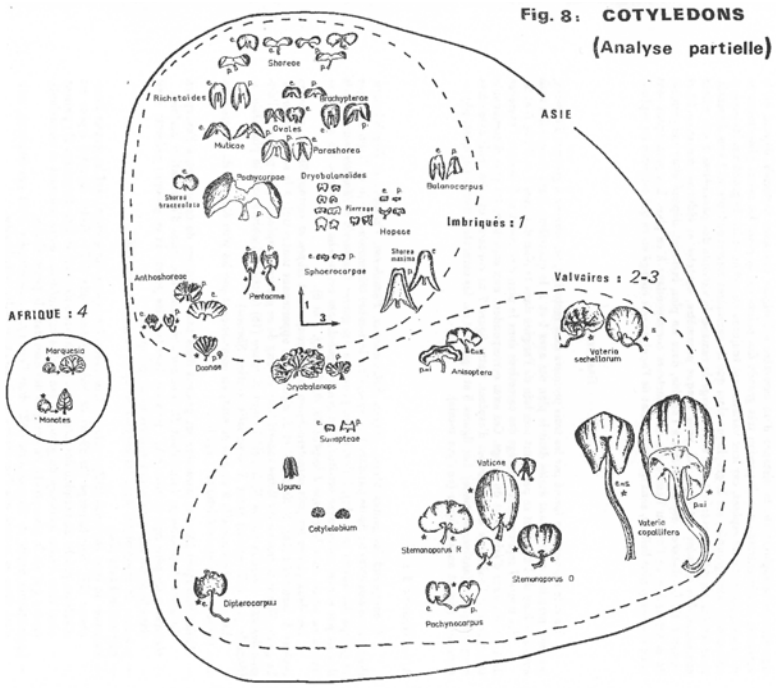


FIG. 8. Analyse partielle (morphologie). Position des espèces dans le plan des axes 1 et 3.

ANNEXE 1

(liste des espèces ayant participé à l'analyse)

1. *Hopea beccariana*
2. *Hopea dryobalanoides*
3. *Hopea griffithii*
4. *Hopea mengarawan*
5. *Hopea pedicellata*
6. *Hopea minima*
7. *Hopea tenuinerµula*
8. *Hopea nutans*
9. *Hopea odorata*
10. *Balanocarpus heimii*
11. *Shorea faguetiana*
12. *Shorea maxima*
13. *Shorea flava*
14. *Shorea materialis*
15. *Shorea sumatrana*
16. *Shorea glauca*
17. *Shorea ladiana*
18. *Shorea talura*
19. *Shorea curtisii*
20. *Shorea leprosula*
21. *Shorea parvifolia*
22. *Shorea macroptera*
23. *Shorea ovalis ovalis*
24. *Shorea oleosa*
25. *Shorea pauciflora*
26. *Shorea macrophylla*
27. *Parashorea tomentella*
28. *Pentacme siamensis*
29. *Dryobalanops aromatica*
30. *Dryobalanops lanceolata*
31. *Dryobalanops oblongifolia*
32. *Dipterocarpus appendiculatus*
33. *Dipteracarpus baudii*
34. *Dipterocarpus chartaceus*
35. *Dipterocarpus crinitus*
36. *Dipterocarpus costulatus*
37. *Dipterocarpus exalatus*
38. *Dipterocarpus grandiflorus*
39. *Dipterocarpus intricatus*
40. *Dipterocarpus penangianus*
41. *Dipterocarpus pseudo-fagineus*
42. *Dipterocarpus sublamellatus*
43. *Dipterocarpus tuberculatus*
44. *Anisoptera laevis*
45. *Anisoptera megistocarpa*
46. *Upuna borneensis*
47. *Vatica maingayi*
48. *Vatica affinis*
49. *Vatica papuana*
50. *Vatica wallichii*
51. *Vatica stapfiana*
52. *Vateria copallifera*
53. *Cotylelobium burckii*
54. *Stemonoporus acuminatus*
55. *Stemonoporus reticulatus*
56. *Marquesia excelsa*
57. *Monotes kerstingii*

ANNEXE 2
(liste des caractères ayant participé à l'analyse).

CARACTÈRES DU FRUIT:

(A)/A sépales imbriqués/valvaires.
(C)/C sépales réfléchis/appliqués.
(E)/E aile développée/non développée sépales n° 1 et 2.
(G)/G aile développée/non développée sépales n° 3.
(I)/I aile développée/non développée sépales n° 4 et 5.
(M)/M sépales soudés/libres.
(P)/P bases des sépales développées/non développées par rapport au fruit.
(R)/R sépales soudés/non soudés au fruit.
(T)/T bases des sépales épaissies/non épaissies.
(V)/V présence/absence d'excroissances au bord des sépales.
(Y)/Y téguments du péricarpe rigides/souples à la base.
(AA)/AA téguments du péricarpe rigides/souples au sommet.
(AC)/AC téguments du péricarpe épais/minces à la base.
(AE)/AE téguments du péricarpe épais/minces au sommet.
(AG)/AG présence/absence de lignes d'ouverture.
(AI)/AI ouverture du fruit avec/sans éclatement.
(AJ)/AJ ouverture du fruit par déhiscence/sans déhiscence.
(AK)/AK fruit ne s'ouvrant pas/s'ouvrant.
(AL)/AL présence/absence de sillons sur le fruit.
(AN)/AN présence/absence d'arrêtes sur le fruit.
(AO)/AO présence/absence d'une symétrie d'ordre 3.
(AQ)/AQ présence/absence d'une symétrie d'ordre 4.
(BZ)/BZ graine expulsée/non expulsée.

CARACTÈRES DE L'EMBRYON:

(AR)/AR embryon allongé/court.
(AT)/AT plus grande largeur au milieu/au tiers inferieur.
(AV)/AV embryon grand/petit.
(AX)/AX hypocotyle horizontal/non horizontal.
(AZ)/AZ hypocotyle à implantation latérale/médiane.

(BB)/BB hypocotyle à direction dextre/non dextre.
(BC)/BC hypocotyle à direction senestre/non senestre.
(BD)/BD hypocotyle à direction verticale/non verticale.
(BE)/BE hypocotyle à implantation basale/apicale.
(BG)/BG cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas la base.
(BI)/BI cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas l'apex.
(BK)/BK cotylédon extérieur atteignant/n'atteignant pas la base.
(BM)/BM cotylédon placentaire replié/non replié.
(BO)/BO cotylédon extérieur replié/non replié.
(BP)/BP cotylédons charnus/non charnus.
(BR)/BR embryon de type couvrant/non couvrant.
(BS)/BS embryon de type encerclant/non encerclant.
(BT)/BT embryon de type superposé/non superposé.
(BU)/BU embryon de type juxtaposé/non juxtaposé.
(BV)/BV cotylédon extérieur plus développe/pas plus développé que le placentaire.
(BX)BX plan de séparation des cotylédons vertical/horizontal.

CARACTÈRES DE LA PLANTULE (MORPHOLOGIE):

(CA)/CA radicule passant/ne passant pas par un pore germinatif.
(CC)/CC cotylédons libres/prisonniers.
(CE)/CE absence/présence d'un hypocotyle développé.
(CF)/CF présence/absence d'un rétrécissement au collet.
(CG)/CG cotylédons allongés/non allongés.
(CI)/CI cotylédons lobés/non lobés.
(CK)/CK cotylédons émarginés/non émarginés.
(CM)/CM présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons avant la germination.
(CO)/CO présence/absence d'anthocyanes dans les cotylédons après la germination.
(CQ)/CQ présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons après la germination.
(CS)/CS plantule filiforme/non filiforme.
(CU)/CU présence/absence de F2 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(CV)/CV présence/absence de F3 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(CX)/CX présence/absence de F4 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(CZ)/CZ présence/absence de F5 au 1er nœud post-cotylédonaire.
(DA)/DA entre-nœud F1-F2 développé/non développé.

(DC)/DC entre-nœud F2-F3 développé/non développé.
(DE)/DE entre-nœud F3-F4 développé/non développé.
(DG)/DG entre-nœud F4-F5 développé/non développé.

CARACTÈRES DE LA PLANTULE (ANATOMIE):

(DH)/DH nombre maximum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible.
(DJ)/DJ nombre minimum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible.
(DL)/DL nombre de canaux supérieur/égal au nombre de brèches.
(DN)/DN nombre maximum de canaux de la brèche centrale élevé/faible.
(DP)/DP nombre minimum de canaux de la brèche centrale élevé/faible.
(DR)/DR dédoublement/non dédoublement de la brèche mediane.
(DT)/DT brèche centrale plus grande/pas plus grande que les autres.
(DV)/DV nombre maximum de brèches au nœud F1 élevé/faible.
(DX)/DX nombre minimum de brèches au nœud F1 élevé/faible.
(DZ)/DZ nombre maximum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible.
(EB)/EB nombre minimum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible.
(ED)/ED dédoublement/non dédoublement de la brèche médiane.
(EF)/EF brèche principale plus grande/pas plus grande que les autres.

CARACTÈRES DE LA PLANTULE (APPAREIL STOMATIQUE):

(1)/1 rapport longueur/largeur des cellules de garde grand/petit.
(2)/2 longueur des cellules de garde grande/petite.
(3)/3 largeur des cellules de garde grande/petite.
(5)/5 stomates au niveau de l'épiderme/enfoncés dans l'épiderme.
(6)/6 présence/absence d'épaississements en bandes autour des cellules de garde.
(7)/7 présence/absence d'épaississements en T autour des cellules de garde.
(8)/8 présence/absence d'épaississements circulaires autour des cellules de garde.
(9)/9 présence/absence d'épaississements autour des cellules

voisines.
(13)/13 pourcentage de stomates à 3 cellules voisines élevé/faible.
(14)/14 pourcentage de stomates à 4 cellules voisines élevé/faible.
(15)/15 pourcentage de stomates à 5 cellules voisines élevé/faible.
(16)/16 pourcentage de stomates à 6 cellules voisines élevé/faible.
(17)/17 pourcentage de stomates à 7 cellules voisines élevé/faible.
(18)/18 pourcentage de stomates à 8 cellules voisines élevé/faible.
(23)/23 présence/absence de stries sur les cellules voisines.
(44)/44 présence/absence du type stomatique anomocytique normal (épiderme inférieur).
(45)/45 présence/absence du type stomatique anomo-staurocytique (épiderme inférieur).
(46)/46 présence/absence du type stomatique cyclocytique normal (épiderme inférieur).
(47)/47 présence/absence du type stomatique cyclo-staurocytique (épiderme inférieur).
(48)/48 présence/absence du type stomatique cyclo-tétracytique (épiderme inférieur).
(49)/49 présence/absence du type stomatique cyclo-paracytique (épiderme inférieur).
(50)/50 présence/absence du type stomatique hemi-paracytique (épiderme inférieur).
(51)/51 présence/absence du type stomatique paracytique normal (épiderme inférieur).
(52)/52 présence/absence du type stomatique para-tétracytique (épiderme inférieur).
(53)/53 présence/absence du type stomatique anisocytique normal (épiderme inférieur).
(54)/54 présence/absence du type stomatique aniso-cyclocytique (épiderme inférieur).
(55)/55 présence/absence du type stomatique aniso-tétracytique (épiderme inférieur).
(56)/56 présence/absence de recloisonnements des cellules voisines.

CARACTÈRES DE LA PLANTULE (TRICHOME, ÉPIDERME INFÉRIEUR):

(57)57 présence/absence de poils unicellulaires isolés simples.
(58)/58 présence/absence de poils unicellulaires isolés en doigt de

gant.
(59)/59 présence/absence de poils unicellulaires isolés ampoulés.
(60)/60 présence/absence de poils unicellulaires isolés pédicellés.
(61)/61 présence/absence de poils unicellulaires et touffes simples.
(62)/62 présence/absence de poils unicellulaires en touffes étoilés.
(63)/63 présence/absence de poils unicellulaires en touffes à brin central.
(64)/64 présence/absence de poils pluricellulaires lobés.
(65)/65 présence/absence de poils pluricellulaires digités.
(66)/66 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (2 cellules).
(67)/67 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (4 cellules).
(68)/68 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (6 cellules).
(69)/69 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (8 cellules).
(70)/70 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (plus de 8 cellules).
(71)/71 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête sphérique.
(72)/72 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête en massue.
(73)/73 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête en enclume.
(74)/74 présence/absence de poils pluricellulaires en corolle.

CARACTÈRES DE LA PLANTULE (TRICHOME, ÉPIDERME SUPÉRIEUR:

(75)/75 présence/absence de poils unicellulaires isolés simples.
(78)/78 présence/absence de poils unicellulaires isolés pédicellés.
(82)/82 présence/absence de poils pluricellulaires lobés.
(83)/83 présence/absence de poils pluricellulaires digités.
(84)/84 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (2 cellules).
(85)/85 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (4 cellules).
(86)/86 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête

aplatie (6 cellules).
(87)/87 présence /absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (8 cellules).
(88)/88 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête aplatie (plus de 8 cellules).
(89)/89 présence/absence de poils pluricellulaires capités à tête sphérique.
(90)/90 présence/absence de poils pluricellulaires capités en massue.
(92)/92 présence/absence de poils pluricellulaires en corolle.

RÉFÉRENCES

BENZECRI J.P. et collaborateurs, 1973. *L' analyse des données, tome 2, L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 pp.

BLAISE S., BRIANE J.P. et LEBEAUX M.O., 1973. Le genre *Myosotis*: exemples d'application des méthodes numériques en taxinomie végétale, in *L'analyse des données, tome 1, La taxinomie*. Dunod, Paris, pp. 326-359.

BRUNERYE L., GORENFLOT R. et ROUX M., 1969. Application de l'analyse factorielle des correspondances au traitement numérique de populations de *Senecio helenitis* (L.) Cuf. *Rev. Gen. Bot.,* **76**: 217-256.

DECAMPS O., 1976. *Ontogénèse des Renonculacées, essais d'utilisation de méthodes quantitatives.* Thèse de doctorat d'état, Toulouse.

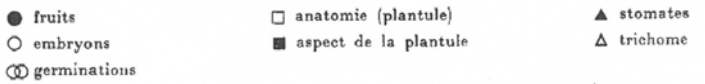
LEBART L. et FENELON J.P., 1973. *Statistique et informatique appliquées, 2ème édition*. Dunod, Paris, 457 pp.

STEBBINS G.L., 1974. Flowering plants: evolution above the species level. Harvard University Press, Cambridge, 399 pp.

FIGS. 5 et 6. Position des espèces et des caractères : axes 1-2 (fig. 5) et axes 1-3 (fig. 6).

— Taxons

— Caractères



Caractères morphologiques des fruits, embryons, plantules: voir légende de fig. 7.

Caractères anatomiques et phytodermologiques:

ANATOMIE:

(DH)/DH nombre maximum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible[1]
(DJ)/DJ nombre minimum de brèches au nœud cotylédonaire élevé/faible
(DL)/DL nombre de canaux supérieur/égal au nombre de brèches
(DN)/DN nombre maximum de canaux de la brèche centrale élevé/faible
(DP)/DP nombre minimum de canaux de la brèche centrale élevé/faible
(DR)/DR dédoublement/non dédoublement de la brèche médiane
(DT)/DT brèche centrale plus grande/pas plus grande que les autres
(DV)/DV nombre maximum de brèches au nœud F1 élevé/faible
(DX)/DX nombre minimum de brèches au nœud F1 élevé/faible
(DZ)/DZ nombre maximum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible
(EB)/EB nombre minimum de canaux dans la brèche centrale élevé/faible
(ED)/ED dédoublement/non dédoublement de la brèche médiane
(EF)/EF brèche principale plus grande/pas plus grande que les autres

APPAREIL STOMATIQUE:

(1)/1 rapport longueur/largeur des cellules de garde grand/petit[1]
(2)/2 longueur des cellules de garde grande/petite
(3)/3 largeur des cellules de garde grande/petite
(5)/5 stomates au niveau de l'épiderme/enfoncés dans l'épiderme
(6)/6 présence/absence d'épaississements en bandes autour des cellules de garde
(7)/7 présence/absence d'épaississements en T autour des cellules de garde
(8)/8 présence/absence d'épaississements circulaires autour des cellules de garde
(9)/9 présence/absence d'épaississements autour des cellules voisines
(13)/13 pourcentage de stomates à 3 cellules voisines élevé/faible
(14)/14 pourcentage de stomates à 4 cellules voisines élevé/faible
(15)/15 pourcentage de stomates à 5 cellules voisines élevé/faible
(16)/16 pourcentage de stomates à 6 cellules voisines élevé/faible
(17)/17 pourcentage de stomates à 7 cellules voisines élevé/faible
(18)/18 pourcentage de stomates à 8 cellules voisines élevé/faible

(23)/23 présence/absence de stries sur les cellules voisines
(44)/44 présence/absence du type stomatique anomocytique normal (épiderme inférieur)
(45)/45 présence/absence du type stomatique anomo-staurocytique (épiderme inférieur)
(46)/46 présence/absence du type stomatique cyclocytique normal (épiderme inférieur)
(47)/47 présence/absence du type stomatique cyclo-staurocytique (épiderme inférieur)
(48)/48 présence/absence du type stomatique cyclo-tétracytique (épiderme inférieur)
(49)/49 présence/absence du type stomatique cyclo-paracytique (épiderme inférieur)
(50)/50 présence/absence du type stomatique hemi-paracytique (épiderme inférieur)
(51)/51 présence/absence du type stomatique paracytique normal (épiderme inférieur)
(52)/52 présence/absence du type stomatique para-tétracytique (épiderme inférieur)
(53)/53 présence/absence du type stomatique anisocytique normal (épiderme inferieur)
(54)/54 présence/absence du type stomatique aniso-cyclocytique (épiderme inférieur)
(55)/55 présence/absence du type stomatique aniso-tétracytique (épiderme inférieur)
(56)/56 présence/absence de recloisonnements des cellules voisines

[1]valeurs réelles utilisées dans l'analyse.

TRICHOME, ÉPIDERME INFÉRIEUR:

(57)/57 présence/absence de poils unicellulaires isolés simples
(58)/58 présence/absence de poils unicellulaires isolés en doigt de gant
(59)/59 présence/absence de poils unicellulaires isolés ampoulés
(60)/60 présence/absence de poils unicellulaires isolés pédicellés
(61)/61 présence/absence de poils unicellulaires isolés en touffes simples
(62)/62 présence/absence de poils en touffes étoilés

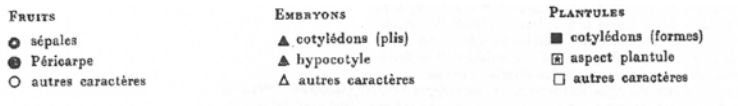
(63)/63 présence/absence de poils en touffes à brin central
(64)/64 présence/absence de poils lobés
(65)/65 présence/absence de poils digités
(66)/66 présence/absence de poils capités à tête aplatie (2 cellules)
(67)/67 présence/absence de poils capités à tête aplatie (4 cellules)
(68)/68 présence/absence de poils capités à tête aplatie (6 cellules)
(69)/69 présence/absence de poils capités à tête aplatie (8 cellules)
(70)/70 présence/absence de poils capités à tête aplatie (plus de 8 cellules)
(71)/71 présence/absence de poils capités à tête sphérique
(72)/72 présence/absence de poils capités en massue
(73)/73 présence/absence de poils capités en enclume
(74) /74 présence/absence de poils en corolle

TRICHOME, ÉPIDERME SUPÉRIEUR:

(75)/75 présence/absence de poils isolés simples
(78)/78 présence/absence de poils isolés pédicellés
(82)/82 présence/absence de poils lobés
(83)/83 présence/absence de poils digités
(84)/84 présence/absence de poils capités à tête aplatie (2 cellules)
(85)/85 présence/absence de poils capités à tête aplatie (4 cellules)
(86)/86 présence/absence de poils capités à tête aplatie (6 cellules)
(87)/87 présence/absence de poils capités à tête aplatie (8 cellules)
(88)/88 présence/absence de poils capités à tête aplatie (plus de 8 cellules)
(89)/89 présence/absence de poils capités à tête sphérique
(90)/90 présence/absence de poils capités en massue
(92)/92 présence/absence de poils en corolle.

— les pointillés sur la figure 6 correspondent à certains groupes cités dans « Conséquences taxonomiques de l'étude des caractères des fruits-germinations, embryons et plantules de Diptérocarpacées » dans cette publication.

FIG. 7. Position des caractères axes 1-2 (analyse partielle: morphologie).



CARACTÈRES DU FRUIT (MORPHOLOGIE)

(A)A sépales imbriqués/valvaires
(C)/C sépales réfléchis/appliqués
(E)/E aile développée/non développée sépales n° 1 et 2
(G)/G aile développée/non développée sépales n° 3
(I)/I aile développée/non développée sépales n° 4 et 5
(M)/M sépales soudés/libres
(P)/P bases des sépales développées/non développées par rapport au fruit
(R)/R sépales soudés/non soudés au fruit
(T)/T bases des sépales épaissies/non épaissies
(V)/V présence/absence d'excroissances au bord des sépales
(X)/X présence/absence de tubercules au bord des sépales
(Y)/Y téguments du péricarpe rigides/souples à la base
(AA)/AA téguments du péricarpe rigides/souples au sommet
(AC)/AC téguments du péricarpe épais/minces à la base
(AE)/AE téguments du péricarpe épais/minces au sommet
(AG)/AG présence/absence de lignes d'ouverture
(AI)/AI ouverture du fruit avec/sans éclatement
(AJ)/AJ ouverture du fruit par déhiscence/sans déhiscence
(AK)/AK fruit ne s'ouvrant pas/s'ouvrant
(AL)/AL présence/absence de sillons sur le fruit
(AN)/AN présence/absence d'arêtes sur le fruit
(AO)/AO présence/absence d'une symétrie d'ordre 3
(AQ)/AQ présence/absence d'une symétrie d'ordre 4
(BZ)/BZ graine expulsée/non expulsée

CARACTÈRES DE L'EMBRYON (MORPHOLOGIE):

(AR) /AR embryon allongé/court
(AT)/AT plus grande largeur au milieu/au tiers inferieur

(AV)/AV embryon grand/petit
(AX)/AX hypocotyle horizontal/non horizontal
(AZ)/AZ hypocotyle à implantation latérale/médiane
(BB)/BB hypocotyle à direction dextre/non dextre
(BC)/BC hypocotyle à direction sénestre/non sénestre
(BD)/BD hypocotyle à direction verticale/non verticale
(BE)/BE hypocotyle à implantation basale/apicale
(BG)/BG cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas la base
(BI)/BI cotylédon placentaire atteignant/n'atteignant pas l'apex
(BK)/BK cotylédon extérieur atteignant/n'atteignant pas la base
(BM)/BM cotylédon placentaire replié/non replié
(BO)/BO cotylédon extérieur replié/non replié
(BP)/BP cotylédons charnus/non charnus
(BR)/BR embryon de type couvrant/non couvrant
(BS)/BS embryon de type encerclant/non encerclant
(BT)/BT embryon de type superposé/non superposé
(BU)/BU embryon de type juxtaposé/non juxtaposé
(BV)/BV cotylédon extérieur plus développé/pas plus développé que le placentaire
(BX)/BX plan de séparation des cotylédons vertical/horizontal

GARACTÈRE DE LA PLANTULE (MORPHOLOGIE):

(GA)CA radicule passant/ne passant pas par un pore germinatif
(CC)/CC cotylédons libres/prisonniers
(CE)/CE absence/présence d'un hypocotyle développé
(GF)/CF présence/absence d'un rétrécissement au collet
(CG)/CG cotylédons allongés/non allongés
(CI)CI/ cotylédons lobés/non lobés
(CK)/CK cotylédons émarginés/non émarginés
(CM)/CM présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons avant la germination
(CO)/CO présence/absence d'anthocyanes dans les cotylédons après la germination
(CQ)/CQ présence/absence de chlorophylle dans les cotylédons après la germination
(CS)/CS plantule filiforme/non filiforme
(CU)/CU présence/absence de F2 au 1er nœud post-cotylédonaire
(CV)/CV présence/absence de F3 au 1er nœud post-cotylédonaire

(GX)/CX présence/absence de F4 au 1er nœud post-cotylédonaire
(CZ)/CZ présence/absence de F5 au 1er nœud post-cotylédonaire
(DA)/DA entre-nœud F1-F2 développé/non développé
(DC)/DC entre-nœud F2-F3 développé/non développé
(DE)/DE entre-nœud F3-F4 développé/non développé
(DG)/DG entre-nœud F4-F5 développé/non développé