

Zeitschrift: Boissiera : mémoires de botanique systématique
Herausgeber: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
Band: 16 (1970)

Artikel: Remarques sur des feuilles de dicotylédones
Autor: Cusset, Gérard
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-895675>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

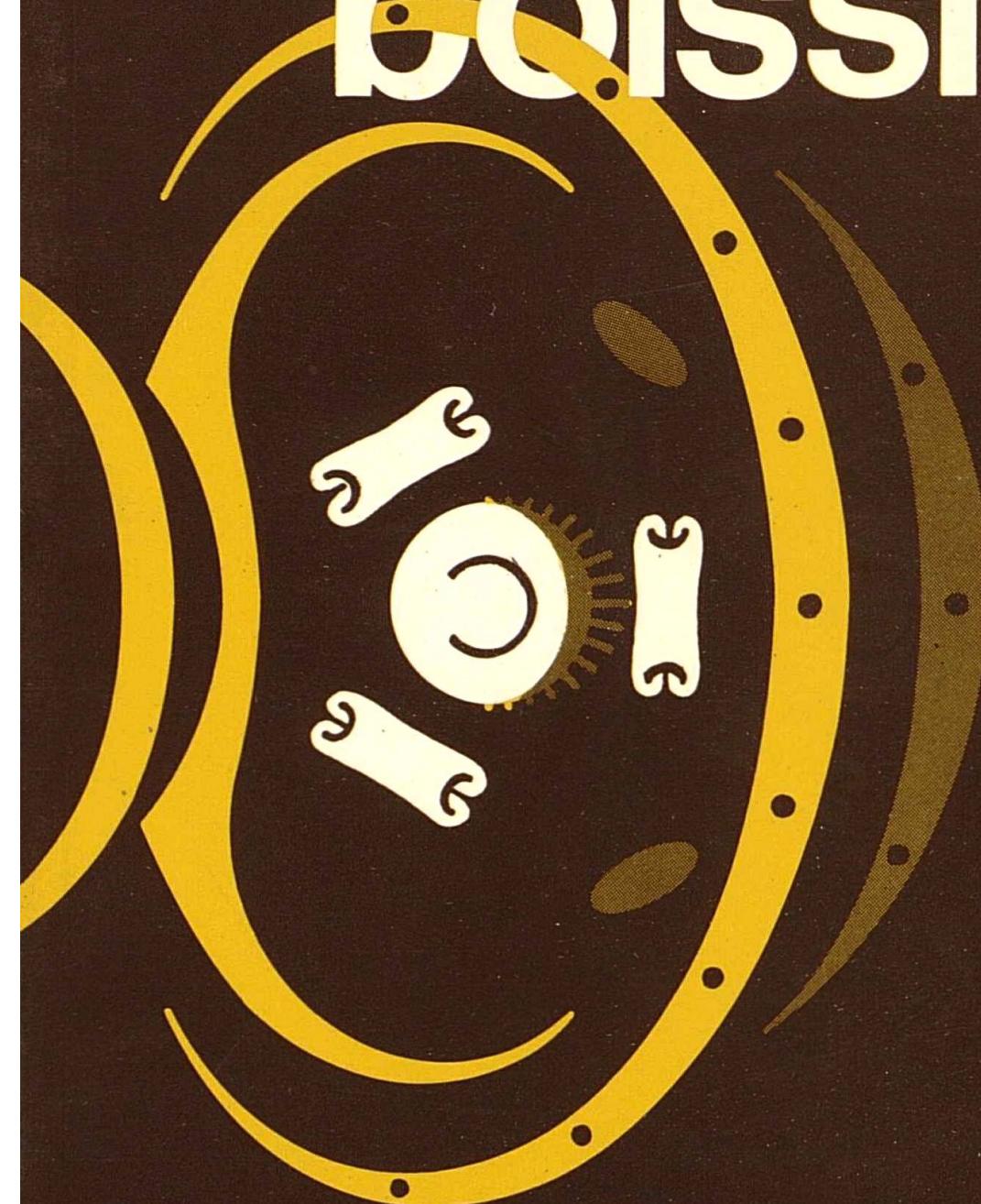
Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 09.12.2025

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

boissiera



Volume 16

Mémoires des Conservatoire
et Jardin botaniques
de la Ville de Genève

Couverture: *Boissiera bromoides* Hochst. & Steud.
espèce type du genre *Boissiera* Hochst. & Steud.

Diagramme floral de M. H. M. Burdet
Maquette et réalisation de Mlle S. Wikström

volume **boissiera**
16

**Mémoires
des Conservatoire et Jardin botaniques
de la Ville de Genève**



Direction et édition:
Professeur Jacques Miège

Rédaction:
Werner Greuter

Réalisation:
Robert Meuwly
avec la collaboration de
Mme Y. Rondelli

Toute correspondance doit être adressée à:
Conservatoire botanique
Rédaction "Boissiera"
Route de Lausanne 192
CH-1202 Genève

Imprimerie du Journal de Genève

boissiera
volume
16

GÉRARD CUSSET

**Remarques sur des feuilles
de dicotylédones**

Genève, le 28 février 1970

“... as we have seen, the homology concept is much older than the theory of evolution. The categories of organs were defined on intuition (postulated) and so was the communal basic form of each distinctive group of homologous organs, the ‘idea’, ‘pattern’, morphological ‘type’ or common ‘Gestalt’... After the introduction of evolutional ideas in biology, the postulated typological prototypes were replaced by the phylogenetic prototypes or the ancestral forms or conditions, and thus the homologous series from primitive to advanced became the complete parallel of the evolutionary history of the taxa from more ancient to more recent forms. The change-over to the evolutionary homology concept was deceptively easy; even the terminology (‘primitive’ and ‘advanced’ conditions) could be adopted. The danger lay, and still lies, in uncritical acceptance of typological findings, as if the latter indeed always reflect the phylogenetic processes and sequences”.

A. D. J. Meeuse (1966)

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Avant-propos	9
1. Sur certaines feuilles actuelles	10
1.1. Feuilles simples et feuilles composées	10
1.1.1. La feuille des Vitacées	10
1.1.2. La feuille des Acer	11
1.1.3. La feuille des Clematis	13
1.1.4. La feuille des Bauhinia	20
1.1.5. La feuille des Passifloracées	34
1.1.5.1. De quelques feuilles simples et entières	35
1.1.5.2. Feuilles composées, lobées ou entières	39
1.1.5.3. Conclusions	47
1.1.6. Conclusions	48
1.2. La notion de métamère	53
1.2.1. Glandes et “unités morphologiques provisoires”	53
1.2.2. L’individualité des territoires foliaires	59
1.2.2.1. Feuilles juvéniles et feuilles adultes	59
1.2.2.2. La phyllotomie	61
1.2.2.3. Les folioles subsidiaires	63
1.2.3. Conclusions	69
1.3. Remarques sur le concept de nervure	70
1.3.1. La feuille de quelques Alchemilla	70
1.3.2. Mésolimbes et épilimbes	73
1.3.3. Conclusions	82
1.4. Les structures foliaires non planifiées	83
1.4.1. Remarques sur des feuilles diplophyllées	83
1.4.1.1. La feuille de quelques Caltha	84
1.4.1.2. La feuille de l’Alchemilla diplophylla Diels	88
1.4.1.3. Sur l’ontogenèse des feuilles diplophyllées	90
1.4.1.4. Sur L’anthocleista djallonensis A. Chev.	92
1.4.1.5. Conclusions	96
1.4.2. De certaines aisselles de nervure	97
1.4.2.1. Les expansions foliacées	98
1.4.2.2. D’autres formations axillaires de nervures	105
1.4.2.3. Conclusions	108
1.5. De certaines microphyllées	109
1.5.1. La notion de feuille dans les Tristicha	109
1.5.2. La feuille de l’Hippuris vulgaris L.	117
1.5.3. Conclusions	119
2. Essai sur l’évolution de la feuille	121
2.1. La ramification foliaire fondamentale	121
2.1.1. Autour du concept de dichotomies	121
2.1.2. Remarques sur des feuilles à “nervation dichotome”	122

	Pages
2.2. Autour de la notion de la foliarisation	137
2.2.1. Foliarisation et hyperfoliarisation	137
2.2.2. Hyperfoliarisation et alation	148
2.2.3. Remarques sur la défoliarisation	163
2.2.4. Conclusions	172
2.3. Une voie évolutive de la feuille des Dicotylédones	173
2.3.1. De certaines plantes de l'ère primaire	173
2.3.2. L'évolution des prométamères	178
2.4. D'autres voies évolutives possibles	185
2.4.1. La feuille "par condensation"	185
2.4.2. La feuille sans "minor venation"	186
2.4.3. La feuille issue d'énações	186
2.4.4. Conclusions	187
3. Conclusions générales	188
Bibliographie	190
Index des noms latins	203

AVANT-PROPOS

Dès le seuil de ce mémoire, nous tenons à adresser à tous ceux qui ont contribué à notre formation, ou nous ont aidé dans l'élaboration de ce travail, l'expression de notre profonde reconnaissance.

Nous devons beaucoup à M. le professeur Schnell, qui nous a permis de venir à Paris travailler dans son laboratoire, et qui ne nous a jamais ménagé ses encouragements. Nous serions heureux qu'il trouve ici le témoignage de notre sincère gratitude.

M. le professeur Chadefaud nous fait l'honneur de présider notre thèse de doctorat, ce qui nous oblige grandement; M. le professeur Boureau, après avoir déjà accepté de faire partie de notre jury de thèse de troisième cycle, a bien voulu juger notre travail de thèse d'Etat; nous leur en adressons nos vifs remerciements.

M. le professeur Mangenot, que nous avons le plaisir de compter parmi les membres de notre jury, nous a facilité notre travail en nous donnant l'occasion d'étudier sur le terrain certaines plantes tropicales; nous lui en sommes, comme de ses bons conseils, respectueusement reconnaissant. M. le professeur Camus, directeur général de l'ORSTOM, a accepté de nous accueillir dans le beau centre de recherche que cet organisme possède en Côte-d'Ivoire, et où notre ami F. Hallé nous a guidé parmi le monde tropical; nous leur en savons beaucoup de gratitude.

Nos notes à l'Institut de France ont été présentées par MM. les professeurs Heim et Plantefol. Nous leur sommes respectueusement reconnaissant de cette faveur.

Nous avons eu la chance, au cours de nos études de licence, de suivre les enseignements de MM. les professeurs Champagnat et Loiseau; nous espérons que ce travail leur montrera comme ils surent nous donner le goût de la recherche botanique.

Au cours de nos recherches, nous avons eu le privilège de pouvoir consulter les belles collections du Laboratoire de phanérogamie du Muséum national d'histoire naturelle grâce à la bienveillance de M. le professeur Aubréville. Nous lui en sommes très reconnaissant.

De nombreuses et amicales conversations eurent lieu avec nos collègues du Laboratoire de phanérogamie et avec nos amis du Laboratoire de botanique tropicale. Il est certain que ce mémoire leur doit beaucoup, et nous les en remercions ici.

Nous voulons, enfin, adresser nos remerciements à celles qui ont eu le travail ingrat d'assurer la préparation matérielle de ce mémoire; leur dévouement nous a été du plus précieux concours.

L'occasion de publier ce mémoire nous a été fournie par M. le professeur Miège, directeur des Conservatoire et Jardin botaniques de Genève. Nous lui en sommes respectueusement reconnaissant.

1. SUR CERTAINES FEUILLES ACTUELLES

1.1. Feuilles simples et feuilles composées

Les morphologistes qui étudièrent les relations entre feuilles simple et composée ont généralement eu des préoccupations phylogénétiques. C'est ainsi que pour Sinnott et Bailey (1915), Parkin (1953), Ryder (1954), Takhtadjan (1954) et surtout Arber (1950) la feuille simple, par une lobation de plus en plus marquée, a donné la feuille composée. Pour de nombreux autres auteurs, Vuillemin (1886), Lignier (1909, 1911a), Morvillez (1924), Bouygues (1926), W. Zimmermann (1930), Bouvrain (1941), Corner (1949), Chadefaud (1949), Debraux (1951), Lam (1952) et Emberger (1960) notamment, il s'est produit une coalescence d'éléments primitifs (compris de manière très diverse), coalescence dont l'aboutissement est la feuille simple.

Examinons quelques-uns des exemples sur lesquels ces conceptions opposées ont été basées: la feuille des Vitacées (Emberger 1950), la feuille des Acéracées (Troll 1935), la feuille des Clématites (Arber 1950).

1.1.1. *La feuille des Vitacées*

Dans son "Traité", Emberger (1960) souligne, à juste titre, que la "feuille des Vitacées est très intéressante pour saisir les liens phylétiques entre les feuilles composées et les feuilles simples. On y voit très bien comment une feuille simple peut dériver d'une feuille composée"; et sa figure 1065 représente quinze types foliaires de Vitacées. Le rapprochement avec la figure 1179 de Troll (1937) n'apporte rien de plus.

L'examen de la planche d'Emberger permet de dégager quelques grands types d'organisation foliaire:

- feuilles bipennées (fig. 1 à 3)
- feuilles palmées (fig. 4 à 6)
- feuilles simples (fig. 7 à 15),

étant bien entendu qu'il existe des nuances dans ces grands types, nuances portant sur le degré de lobation.

En suivant le sens de l'évolution foliaire tel qu'Emberger le définit, on voit nettement la coalescence des trois foliolules de la foliole terminale en un seul appendice (passage d'*Ampelopsis orientalis* Planch. à *Ampelopsis aconitifolia* Bunge) le même phénomène affectant les foliolules des folioles latérales.

Dans un deuxième temps, ce sont ces folioles latérales elles-mêmes qui forment, avec la foliole terminale, une lame unique (passage de *Vitis Pagnucii* Romanet à *Ampelopsis heterophylla* Sieb. et Zucc).

Deux remarques s'imposent:

- quand nous parlons de "passage d'une espèce à l'autre", il faut évidemment l'entendre du point de vue typologique;
- si la filiation typologique de 1 à 15 apparaît comme tout à fait satisfaisante, à priori rien n'interdit de supposer une filiation inverse, allant de 15 à 1. On sait que cette dernière serait conforme aux processus ontogéniques, toute ébauche foliaire commençant par être entière.

On voit combien, dès le départ, apparaît ambigu ce que l'on peut avancer sur le sens de l'évolution foliaire; Emberger le reconnaît lui-même, écrivant: "cependant il existe sûrement aussi des feuilles composées issues de feuilles simples..." (l.c.: 305).

1.1.2. *La feuille des Acer*

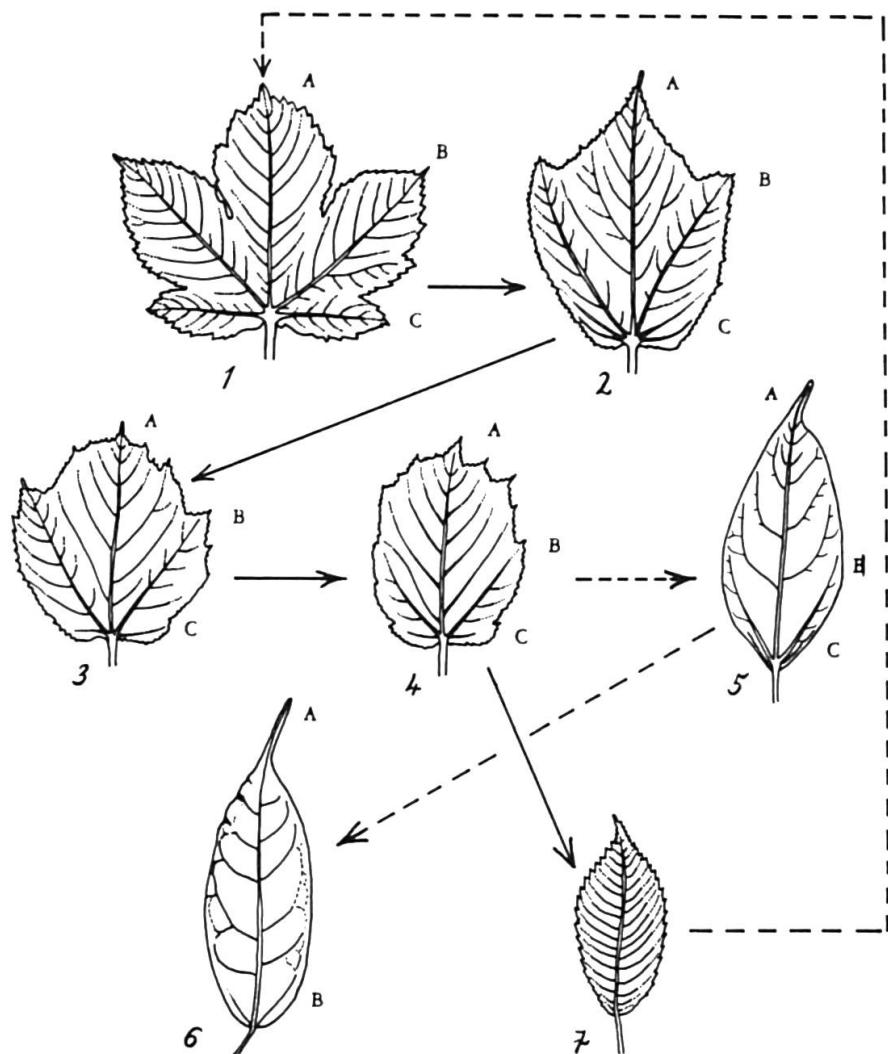
Troll (1935) choisit, entre autres, l'exemple des *Acer* pour montrer comment la feuille simple est une forme partiellement avortée d'une feuille découpée "Es handelt sich also um Hemmungsformen von Fiederblättern", exemple figuré par sa planche 81 montrant la marche de la réduction "Die Reihe der Blattformen in Abb. 81 demonstriert den Gang der Reduktion".

Nos figures 1 à 4 et 7 reprennent les formes foliaires données par Haas (1933) et recopiées par Troll; nous y avons ajouté avec les dessins des feuilles de deux érables du sud-est asiatique, *Acer laevigatum* Wall. et *A. erythranthum* Gagnep. Les flèches en trait plein représentent l'évolution admise par Troll.

En ce qui concerne les quatre premiers types foliaires, on saisit très aisément leur parenté; il paraît indubitable que les formes 1 et 4 sont reliées typologiquement, encore que, comme pour le cas des Vitacées, il ne soit pas du tout certain que l'on doive aller de 1 à 4 plutôt que de 4 vers 1.

Les figures 5 et 6 peuvent donner une indication sur ce point. La figure 5 (*Acer laevigatum* Wall.) est voisine, la denticulation mise à part, de la figure 4 (*A. tataricum* L.); on note que les lobes latéraux C ne sont représentés que par une nervure de très faible importance. Chez l'*Acer erythranthum* Gagnep. (fig. 6), ces nervures C n'existent pas. Si l'on suit, du point de vue phylogénétique, le sens 1→6, il paraît concevable que le stade ultime soit marqué par la disparition, par avortement total, de ces nervures. Si l'on choisit le sens 6→1, il faut admettre qu'au niveau de 5 il y a néoformation de deux nervures basales, puis développement de ces nervures et d'un territoire adjacent pour donner les lobes latéro-basaux C de 1; cela peut sembler moins probable. En effet, les tenants de l'origine de la feuille composée à partir de la feuille simple, eux-mêmes, conçoivent toujours qu'il s'agit du développement de nervures préexistantes et non d'une néoformation: "the two main lateral veins of the simple leaf have acquired the status of midribs, and have become associated with laminae of their own" (Arber 1950).

Les données de la paléobotanique semblent également confirmer la prééminence, au tertiaire, des formes lobées dans les feuilles d'*Acer*. Zittel (1884: fig. 315-



1, *Acer Pseudoplatanus* L.; 2, *A. pennsylvanicum* L.; 3-4, *A. tataricum* L.; 5, *A. laevigatum* Wall.; 6, *A. erythranthum* Gagnep.; 7, *A. carpinifolium* Sieb. et Zucc. (les figures 1-4 et 7 d'après Haas 1933; les figures 5-6 d'après du matériel d'herbier).

323) en représente de nombreux exemples: toutes sont fortement lobées. Attirons au passage l'attention sur la nervation des folioles basales de l'*Acer palmatum* var. *pliocaenicum* Sap. Elles ne possèdent pas toutes une nervation également "ramifiée": nous y reviendrons.

Reste le cas de l'*Acer carpinifolium* Sieb. et Zucc. (fig. 7), en lequel Troll voit le terme de l'évolution phylogénétique. Il ne nous semble pas que cette opinion soit juste: plutôt qu'à la totalité de la feuille d'*A. Pseudoplatanus* L. (fig. 1), nous l'homologuerions au seul lobe médian de cette feuille, dont il possède, et la denticulation, et la nervation. Autrement dit, les feuilles de l'*Acer erythranthum* Gagnep. et de l'*Acer carpinifolium* Sieb. et Zucc. ne seraient pas entièrement homologues.

On notera, à la suite de S. Bloembergen, que la structure inflorescentielle de l'*Acer niveum* Bl. (= *A. laurinum* Hassk.), dont la feuille est quasi identique à celle de l'*Acer erythranthum* Gagnep., impose que cette espèce soit rangée en dehors de la section *Integrifolia*. Quant au rapprochement fait par Troll avec les cotylédons des Ombellifères (“ein solches einfaches Blatt ist vergleichbar den Kotyledonen der Umbelliferen”...), bien qu'il reprenne une opinion déjà émise par De Saporta et Marion (1885: fig. 119), nous ne voyons aucun argument qui l'autorise; leur nervation n'a rien de comparable.

Il convient également de noter, dès maintenant, la forme très étroite et allongée de la région distale du limbe des *Acer laevigatum* Wall. et *A. erythranthum* Gagnep. Une explication en sera fournie au paragraphe 2.2.3.

En somme, la feuille des Acer nous conduirait plutôt à penser que la phylogénie de la feuille, dans ce genre au moins, se ferait dans le sens feuille lobée→feuille entière. Il ne s'agit cependant pas de preuves formelles, mais bien d'indications.

On pourrait penser que la phytogéographie de ce genre permet une confirmation de cette opinion. En effet les espèces tempérées, considérées comme primitives, ont des feuilles lobées alors que les espèces du sud-est de l'Asie et d'Indo-Malaisie, comprises comme évoluées, ont souvent des feuilles entières (Pax 1893). Nous ne retiendrons pas ce critère géographique, car il apparaît que le plus ou moins grand degré “d'évolution” de ce genre a, surtout, été estimé d'après la forme des feuilles, en posant en a priori (ce qui est une possibilité et non une certitude) que la feuille lobée a précédé la feuille entière. Aucune discontinuité d'aire ne nous permet de conclure sur ce point.

1.1.3. La feuille des *Clematis*

A. Arber dans son œuvre maîtresse (1950), reprend l'idée de Goethe (1790) du “repetitive branching”. Il s'agit d'une tendance de la plante à donner de nouvelles générations de pousses feuillées homologues des pousses plus âgées: “the whole plant is thus a matriarchal tribe of shoots, many generations of individuals living together...” et Arber étend cette opinion à la feuille, envisagée comme “partial shoot”, décrivant “the passage from the simple to a ternately lobed or divided leaf... this process may be repeated, the pinnae themselves suffering ternation, and even the pinnules so produced showing a further trifid division (*Clematis*)”.

En d'autres termes, c'est ce qui avait déjà été exposé par Fermond (1868): “l'état normal de la feuille du *Clematis Vitalba* est une feuille à cinq folioles, où le principe de la trisection se fait parfaitement remarquer trois fois de suite”, à propos de son concept de l'exastosie “c'est-à-dire la tendance à la séparation des parties végétales”.

Il importe de remarquer, comme Arber le souligne, que “to compound leaf, the leaflet stands in the relation of part to whole, but it is also the equivalent of the compound leaf as a whole, though in another generation”, ce qu'elle résume par l'expression d’“identity-in-parallel”.

Cette conception a indubitablement une base très philosophique; Arber ne reprend-elle pas, à travers le $\delta\lambda\eta\ \acute{e}n\ p\acute{a}soi\ kai\ \acute{e}n\ \acute{o}t\omega\acute{o}n\ \acute{a}ut\omega\acute{o}n\ \delta\lambda\eta$ de Plotin, une vieille idée aristotélicienne ? Du point de vue scientifique, elle présuppose, comme ancêtre de la feuille des clématites, une feuille simple unique dont seraient issues toutes les formes foliaires de ce genre.

Mais l'échantillonnage des formes dont disposait Arber était-il suffisant ? Il semble bien qu'elle n'ait utilisé que trois espèces de ce genre. Nous avons repris ce problème par l'étude d'environ deux cents espèces de clématites.

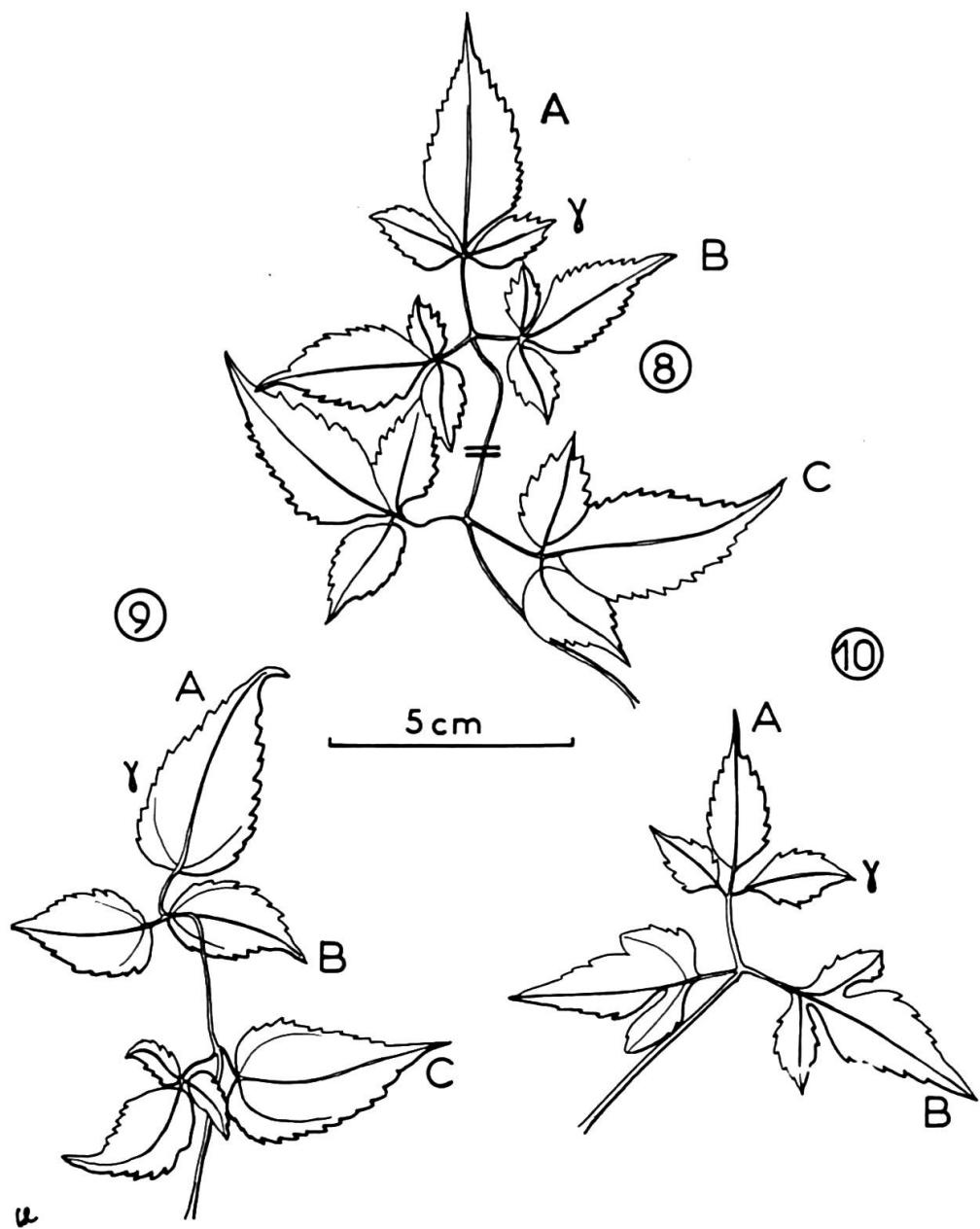
Le type le plus habituel ne diffère guère de ce qu'a figuré Arber dans le *Clematis Vitalba* L. (l.c.: fig. 24 D-E). Nous en prendrons ici, comme exemple, le *Clematis lasiandra* Maxim. Sur le même rameau, nous remarquons deux feuilles (fig. 8 et 9) légèrement différentes. Alors que la première a des folioles (A, B, B', C, C') trifoliolées, la seconde possède des folioles simples. Cependant, la comparaison des folioles C et C' de la seconde feuille montre bien la valeur des deux nervures latéro-basales des folioles A, B, B', et C; elle sont homologues des nervures médianes des foliolules basales de C'. Cette homologie est parfois masquée par la brachydodromie de la nervation, mais un examen attentif la montre toujours (voir Troll 1939: fig. 50) sur le *Clematis Jackmannii* Hort¹.

Un autre caractère, très commun dans les clématites, nous est révélé par l'échantillon de Henry. Alors que nombre de ses feuilles sont du type représenté en fig. 8, quelques-unes ne possèdent pas de folioles C et C'. Il ne faudrait pas croire qu'il s'agit d'une feuille identique à celle de la fig. 9 dont l'aspect est voisin. L'examen de la nervation montre immédiatement qu'elle doit être rapprochée de la feuille à 5 folioles de la fig. 8. Il ne s'agit pas, comme dans la correspondance entre les feuilles de *Farges 1 bis*, d'une homologie entre foliolules et régions latéro-basales d'une foliole, mais bien d'une feuille à 3 folioles, analogue à la seule partie distale de la feuille figurée en fig. 8.

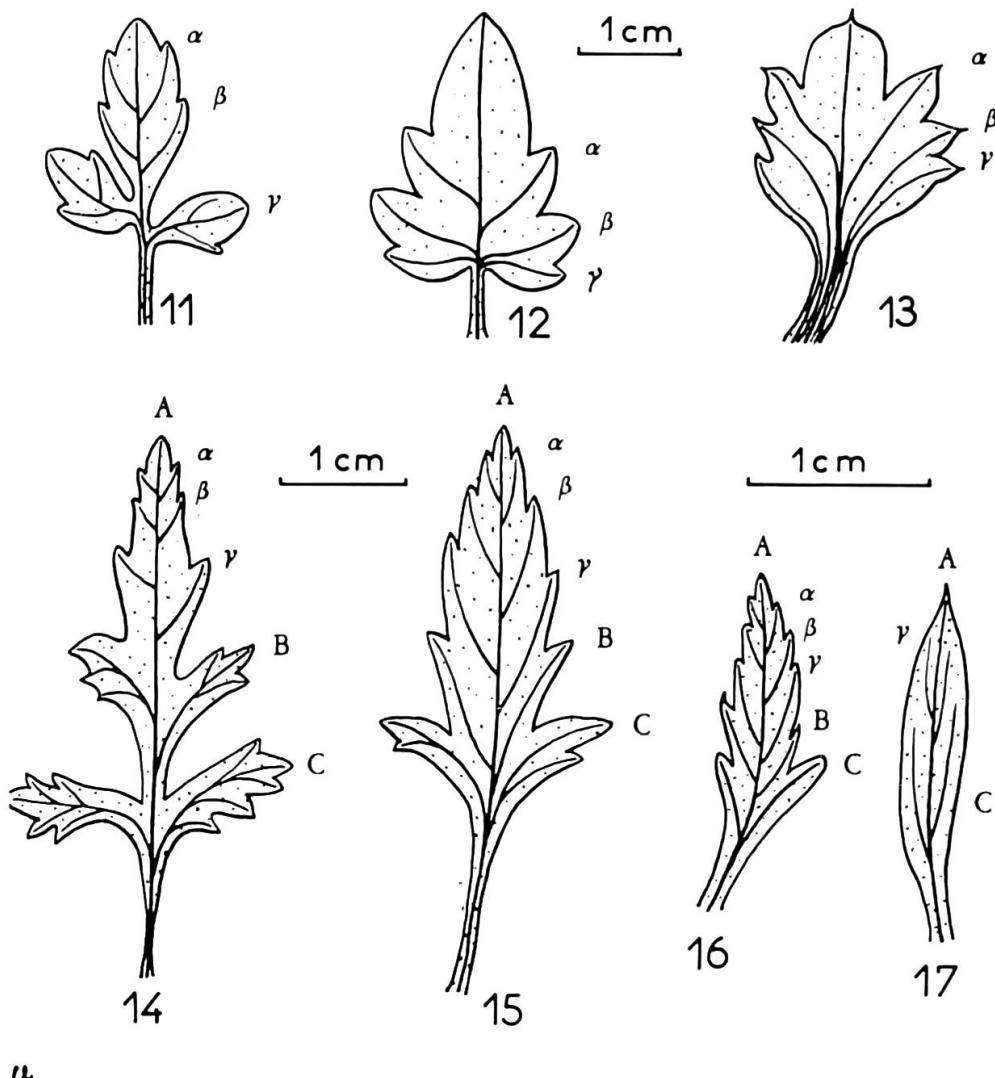
D'autres clématites vont nous montrer quelques traits intéressants. Le *Clematis aethusifolia* Turcz. possède sept folioles, fortement lobées, voir foliolées (échantillon *Maximovicz* s.n., de Mandchourie). C'est aussi le cas de certains exemplaires du *Clematis orientalis* L. (par exemple, *Handel-Mazzetti* 4601), alors que d'autres ne sont munis que de 5 folioles par feuille (Bornmüller 1980). On assiste là à un phénomène identique à ce que nous avions noté pour l'échantillon *Henry* s.n. dans le *Clematis lasiandra* Maxim. Un autre exsiccatum, *Baenitz* s.n. (Silésie), du même *Clematis orientalis* L. présente une alation des pétioles de ses 5 folioles, alation concomitante d'une disposition particulière des nervures foliolaires (fig. 13).

Examinons maintenant quelques feuilles d'un échantillon (*Gaillardot* 28) du *Clematis cirrhosa* L. On sait que cette espèce est à feuilles simples, trifoliolées (voir Troll 1939: fig. 1657 V) ou trifoliolées à folioles elles-mêmes ternées. On remarque aisément l'homologie existant entre les folioles B en fig. 18 et les nervures basales de la feuille simple représentée en fig. 20. Il y a donc parallélisme avec ce que nous avions noté à propos des foliolules du *Clematis lasiandra* Maxim. Un phénomène identique peut être observé dans le *Clematis Rheederana* Hort. (fig. 21 et 22); on y remarquera qu'un lobe apparaissant comme unique (lobe de droite de la fig. 22) correspond, en réalité à l'ensemble $\gamma + B$.

¹Cette hétérophylie apparente est souvent liée au juvénilisme (voir Troll 1939: fig. 1657 V) et probablement aux conditions écologiques (voir l'explication de Willkomm 1888: tab. 122, à propos du *Clematis balearica* Rich.).

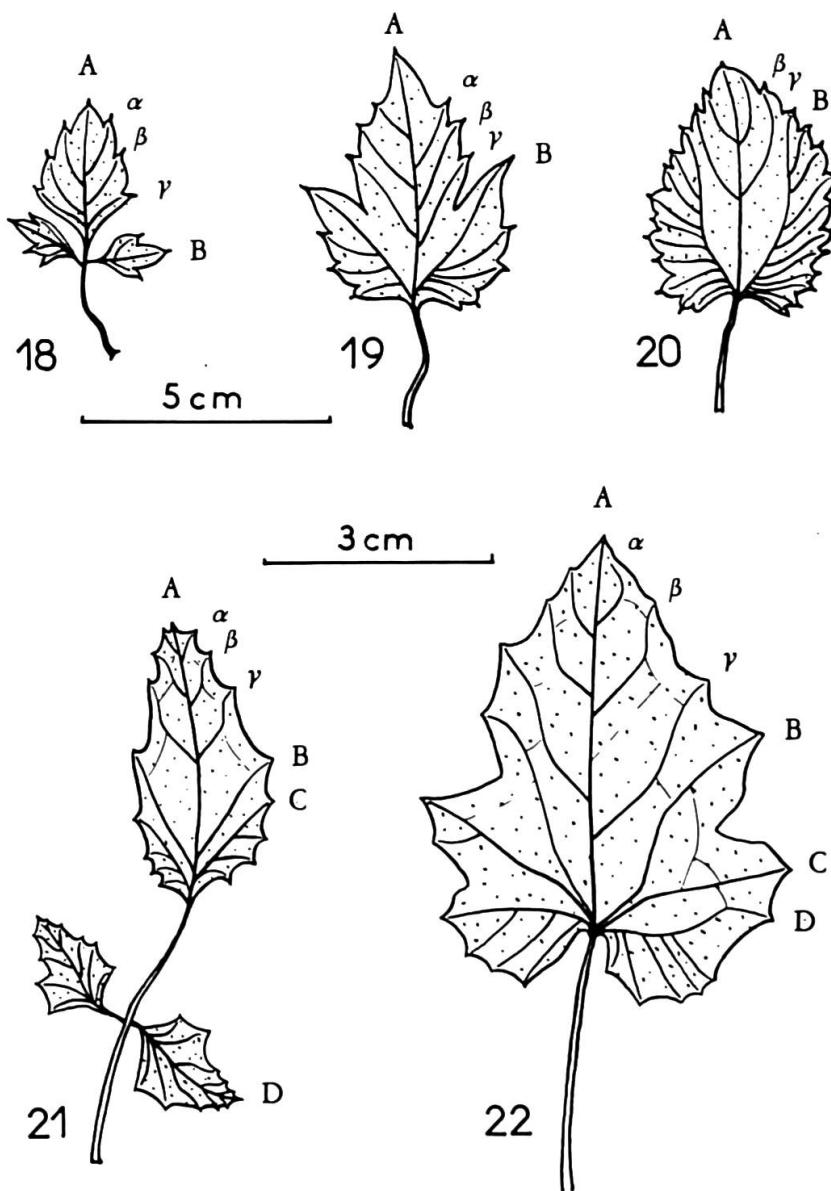


Feuille de *Clematis lasiandra* Maxim.
8-9, d'après Farges 1 bis; 10, d'après Henry s.n. (Hu Peh). Voir l'explication des signes dans la légende à la page 16.



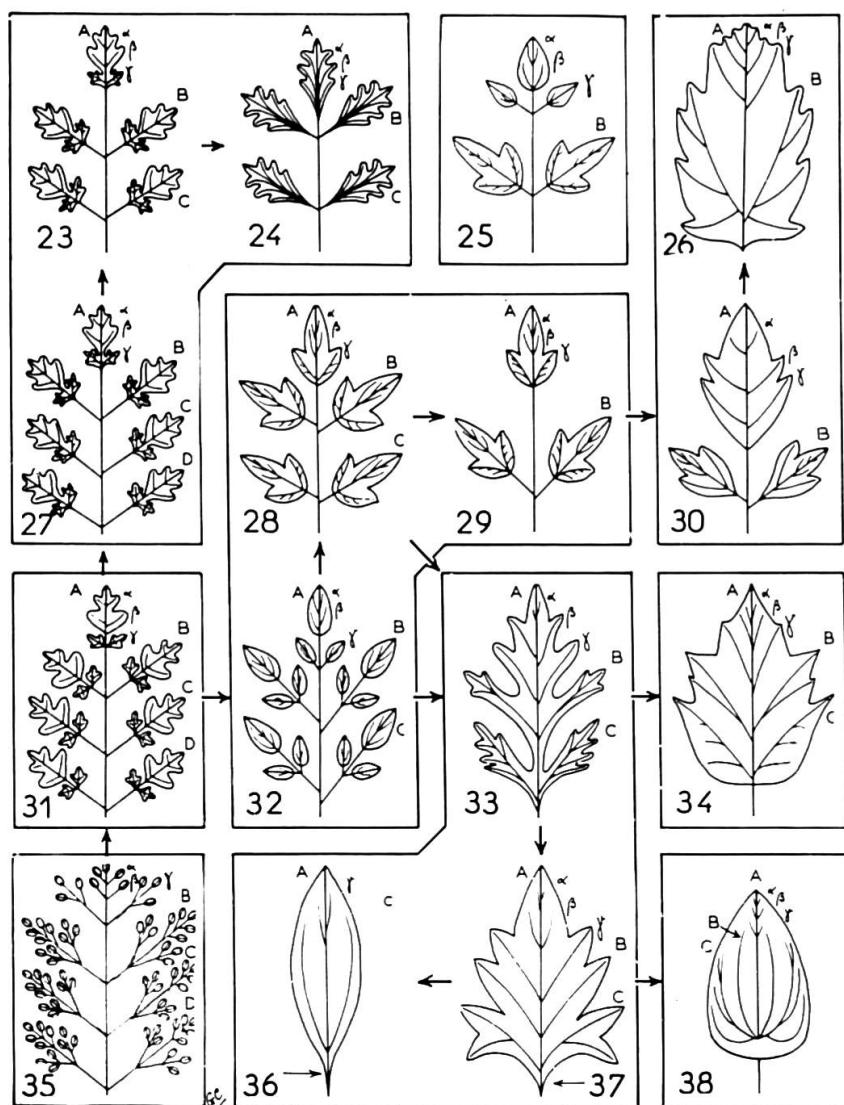
11-13, folioles de *Clematis orientalis* L.: 11, d'après *Handel-Mazzetti* 4601; 12, d'après *Bornmüller* 1980; 13, d'après *Baenitz* s.n. (Silesie). 14-17, feuilles de *Clematis fruticosa* Turcz.: 14-15, d'après *David* 2701; 16-17, d'après *Potanin* s.n. (Tchan Si). A, nervure médiane de la feuille; B et C, nervures latérales, médianes des lobes latéraux; α , β , γ , nervures latérales (d'ordre 2) de la foliole ou du lobe distal.

La feuille du *Clematis fruticosa* Turcz. est toujours simple (fig. 14-17), mais son degré de lobation peut varier considérablement. Elle est parfois fortement 5-lobée, pour ne paraître souvent que trilobée (fig. 15). La feuille représentée en fig. 14 est un stade intermédiaire entre ces deux états. Sur un autre échantillon (*Potanin* s.n., Chan Si) coexistent des feuilles du type de la fig. 15 et des feuilles entières à nervation très simple (fig. 17), reliées par des intermédiaires du type de la



18-20, feuilles de *Clematis cirrhosa* L., d'après Gaillardot 28; 21-22, feuilles de *Clematis Rheedera* Hort., d'après du matériel frais. Voir explication des signes dans la légende à la page 16.

fig. 16. Notons, à ce propos, l'alation du pétiole, alation d'autant plus nette que la feuille est plus entière, et que les régions basales prennent plus d'importance par rapport à la zone distale du limbe. Dans le *Clematis orientalis* L. (Baenitz s.n.) les faits étaient comparables. Dans le *Clematis Addisonii* Britt., qui présente une nette hétérophyllie, les feuilles de type juvénile de la base des rameaux latéraux sont trifoliolées, ou 5-foliolées, avec une paire de folioles basales beaucoup plus grandes



Schémas de diverses formes foliaires des clématites

23-24, *C. orientalis* L.; 25, *Atragene alpina* Mill.; 26, *C. cirrhosa* L.; 27, *C. orientalis* L.; 28-29, *C. lasiandra* Maxim.; 30, *C. cirrhosa* L.; 31, *C. aethusifolia* Turcz.; 32, *C. lasiandra* Maxim.; 33, *C. fruticosa* Turcz.; 34, *C. acerifolia* Maxim.; 35, *C. Flammula* L.; 36-37, *C. fruticosa* Turcz.; 38, *C. smilacifolia* Wall.

que le reste de la feuille; les feuilles du type adulte sont simples, avec un pétiole très visiblement ailé, qui a souvent fait considérer la feuille comme subsessile. Nous reviendrons sur ces phénomènes dans le paragraphe 2.2.2.

Il existe donc une série continue reliant la feuille très découpée du *Clematis aethusifolia* Turcz. à la feuille entière, à nervation restreinte, du *Clematis fruticosa* Turcz. Typologiquement, tous les intermédiaires existants, on peut passer sans difficulté d'une feuille à 7 folioles trifoliolulées, et même d'un état plus décomposé

tel que quelques feuilles de *Clematis flammula* L. le montrent (fig. 35), à une feuille simple, entière.

Phylogénétiquement, il est possible, comme le dit Arber, d'aller de la feuille simple à la feuille *n* fois ternée, tout comme de suivre le chemin inverse. Quelques remarques vont nous permettre de préciser cette alternative.

Considérons, tout d'abord, un certain nombre de feuilles simples de clématites. La feuille du *Clematis fruticosa* Turcz. correspond, nous l'avons vu, à un ensemble de 5 folioles, A, B, B', C et C'. La feuille du *Clematis acerifolia* Max. (fig. 34) n'en est pas très différente, non plus que la feuille des *Clematis* du type *smilacina*. Dans ce dernier cas, on remarque l'importance prise par la partie basale de la feuille (fig. 38), importance liée à la peltation. On notera que l'innervation du territoire antérieur du limbe est entièrement effectuée par des émissaires des nervures C et C', et que cette région ne possède pas de vascularisation spéciale.

Par contre, la feuille simple du type *Clematis cirrhosa* L., ou *Clematis Rheediana*, n'est pas l'homologue d'un ensemble de 5 folioles, mais de 3 seulement.

La feuille simple unique, postulée par Arber, feuille d'où seraient issus tous les autres types foliaires de cette espèce, n'existe donc pas. Ou l'on admet que c'est une feuille du type de fig. 26, et il faut accepter l'idée d'une néoformation ex nihilo des lobes C et C'; ou l'on admet que c'est une feuille du type de fig. 36, et il y aurait néoformation des lobes B et B'; ou l'on admet que c'est une feuille du type de fig. 37 (la feuille du type de fig. 36 dérivant alors par réduction de celle-ci, et la série n'étant plus linéaire) et il convient d'expliquer la structure des feuilles du type de fig. 26. Si on accepte l'idée qu'il s'agit d'un dérivé du type de fig. 37, par avortement de la région proximale du limbe, cette idée est-elle compatible avec le fait que ce même limbe serait doué d'un pouvoir de "repetitive branching"? Il y a là des difficultés pour la théorie d'Arber, et de Fermond.

Ce raisonnement n'est cependant pas décisif. Il ne serait pas totalement impossible que l'on puisse passer d'une feuille du type de fig. 37 à une feuille du type de fig. 26, par un mécanisme analogue à celui qui correspond au passage d'une feuille du type de fig. 28 à celle du type de fig. 29.

Une autre sorte d'argument peut être avancé. On connaît quelques espèces de clématites vivant dans des climats xérophiles et dont la feuille est modifiée en conséquence. Troll (1939: fig. 1658) a représenté ce phénomène chez le *Clematis aphylla* Colenso, Goebel (1913: fig. 326) l'avait fait pour le *Clematis afoliata* Buch.-Ham.; nous l'avons retrouvé dans le *Clematis arizonica* A. A. Heller. Dans tous ces cas, c'est une feuille entière (au plus trilobée, d'après Goebel) qui est atteinte, avec un limbe très réduit et un pétiole fortement développé. Si l'on considère, comme on le fait ordinairement, que les adaptations xérophiles correspondent à un stade assez avancé de l'évolution, et que ces réductions existent selon une aire phytogéographique très disjointe (Amérique du Nord, Nouvelle-Zélande), il semblerait que la feuille entière soit, chez les clématites, évoluée et non primitive.

L'étude des formes foliaires des clématites nous incite à penser, bien que ce soit l'exemple principal choisi par Arber, que l'évolution foliaire va dans le sens feuille composée → feuille simple, plutôt que dans le sens inverse. Là encore, comme chez les Acéracées, il s'agit plus d'indices favorables à cette interprétation que de preuves certaines.

Adressons-nous donc pour l'approfondissement de cette question à un exemple classique en morphologie végétale, et déjà fort discuté, celui de la feuille des *Bauhinia*.

1.1.4. La feuille des *Bauhinia*¹

On sait que les “splitters” et les “fusionists”, pour reprendre les termes de Van der Pijl dans son récent travail (1952), s’opposent nettement sur l’interprétation de la feuille des *Bauhinia*. Pour les premiers le type foliaire original serait une feuille simple, pour les seconds, ce serait une feuille composée. Le nom de *Bauhinia*, lui-même, n’est-il pas une allusion au “souvenir de deux frères étroitement liés l’un à l’autre”, selon l’expression de Candolle ?

Pour Linné (1751), Ventenat (1799), Saint-Hilaire (1816), Bosc (1816), Richard (1822) et Baillon (1870), la feuille des *Bauhinia* est une feuille simple, plus ou moins bilobée. Notons qu’il ne s’agit peut-être pas là d’un jugement véritablement morphologique, mais plutôt de phrases descriptives. Il est significatif de voir les ouvrages d’horticulture adopter constamment cette position (par exemple Bois 1893, Nicholson 1938); peut-on rappeler que c’est également l’habitude des systématiciens ?

Fermond (1868) et Troll (1939) pensent également que la feuille primitive est la feuille simple, mais ils le font à l’issue d’un examen morphologique et ils avancent l’hypothèse d’une “amblosie” ou d’un développement pleuro-plastique, conséquence logique de leur pensée qu’aucune “soudure” ne saurait exister. On peut signaler ici que Goebel (1900) rejettait à propos des “double-leaves” de *Vicia Faba* L. “more or less splitting of the leaf primordium” en disant: “I do not think this view is correct. I regard it as quite similar to what is easily observed in the *Cactaceae*, namely that increased nutrition leads to an increase in the number of orthostichies. It would take me too far to give an explanation in detail here”. Bien que nous n’ayons pas retrouvé ce passage dans la 2^{ème} édition (en allemand) de son “Organographie der Pflanzen” (1913), il est indubitable que l’opinion de Goebel est voisine de celle de Plantefol au sujet des feuilles doubles du lierre.

De Saporta et Marion (1885) envisagent comme type primitif “une feuille entière dont la nervure médiane s’arrête avant la marge pour se rejoindre aux latérales, et celles-ci n’ont qu’à prendre de l’extension pour aboutir à la disposition palmée; elles n’ont au contraire qu’à s’oblitérer pour engendrer aussitôt une feuille penninerve, devenant pinnée si elle se scinde en plusieurs folioles, ...on n’a qu’à établir autant de termes qu’on voudra pour indiquer la marche de l’évolution”. L’interprétation d’Arber (1950) de la feuille des clématites n’est pas très différente de cette conception.

Les “fusionists” partent d’une feuille composée pour aboutir à une feuille simple. A.-P. de Candolle (1827), Seringe (1849), Urban (1885), Lubbock (1892), Fries (1909), Bouygues (1926), Emberger (1960) et Guinochet (1965) pensent qu’il y a eu “fusion”, “coalescence”, “jonction”, “soudure” ou “Verbindung” d’une feuille monojuguée pour former une feuille “pseudo-simple”, Van der Pijl (1952) se rallie, avec quelques réserves, à cette opinion.

¹ Bien que nous n’étudions pas ici la feuille de *Bauhinia* en totalité (inclus ses stipules), nous parlerons de “feuille” pour la commodité du langage. Cette remarque restera vraie dans la suite de notre travail.

Arber (1950) ne comprend pas la feuille des *Bauhinia* comme celle des *Clematis*; elle y voit une feuille trifoliolée avec "two lateral pinnae in a state of union, the median pinna being absent". De façon comparable, Mattei (1927) interprète, dans le protologue de son espèce *Bauhinia Buscalionii*, la feuille "bilobée" de cette espèce comme imparipennée, les Césalpinioidées ayant habituellement des feuilles pennées. Eames (1961) pense qu'il s'agit plutôt d'une feuille multi-foliolée, avec "loss of leaflets and fusion of a surviving distal pair to form a solitary pseudo-terminal leaflet... involved in this union is the free tip of the rachis between the two leaflets".

Hutchinson (1964), au contraire, affirme qu'il y a "reduction of the lateral leaflets, leaving only the terminal one, the unifoliolate leaf", opinion opposée à celle de Velenovsky (1907), parlant de "paarig-gefiedertes Blatt (mit Abortierung des Endblättchens)".

McLean et Ivimey-Cook (1951) résument bien la situation: "leaves of this type may indeed have originated from compound leaves, the arrested growth of the rachis leading to the coalescence of opposite pinnae at their base, but the principle of development is the same in either case, namely arrest of the principal axis, associated with extended lateral growth".

Rappelons, enfin, le travail que nous avons consacré à cette question (Cusset 1966), notamment à propos de ses implications taxonomiques, en examinant environ 230 espèces de ce genre. Nous avons reconnu qu'il existe, en réalité, neuf types foliaires différents dans la tribu des Bauhiniées, dont sept dans le genre *Bauhinia* (*Gigasiphon* exclus).

Nous n'étudierons pas, dans ce chapitre, la totalité de ces types foliaires, mais seulement ceux que nous avions nommés, II, IV A, IV B, et IV C. L'interprétation des autres sera faite dans des chapitres ultérieurs (2.2.3. notamment).

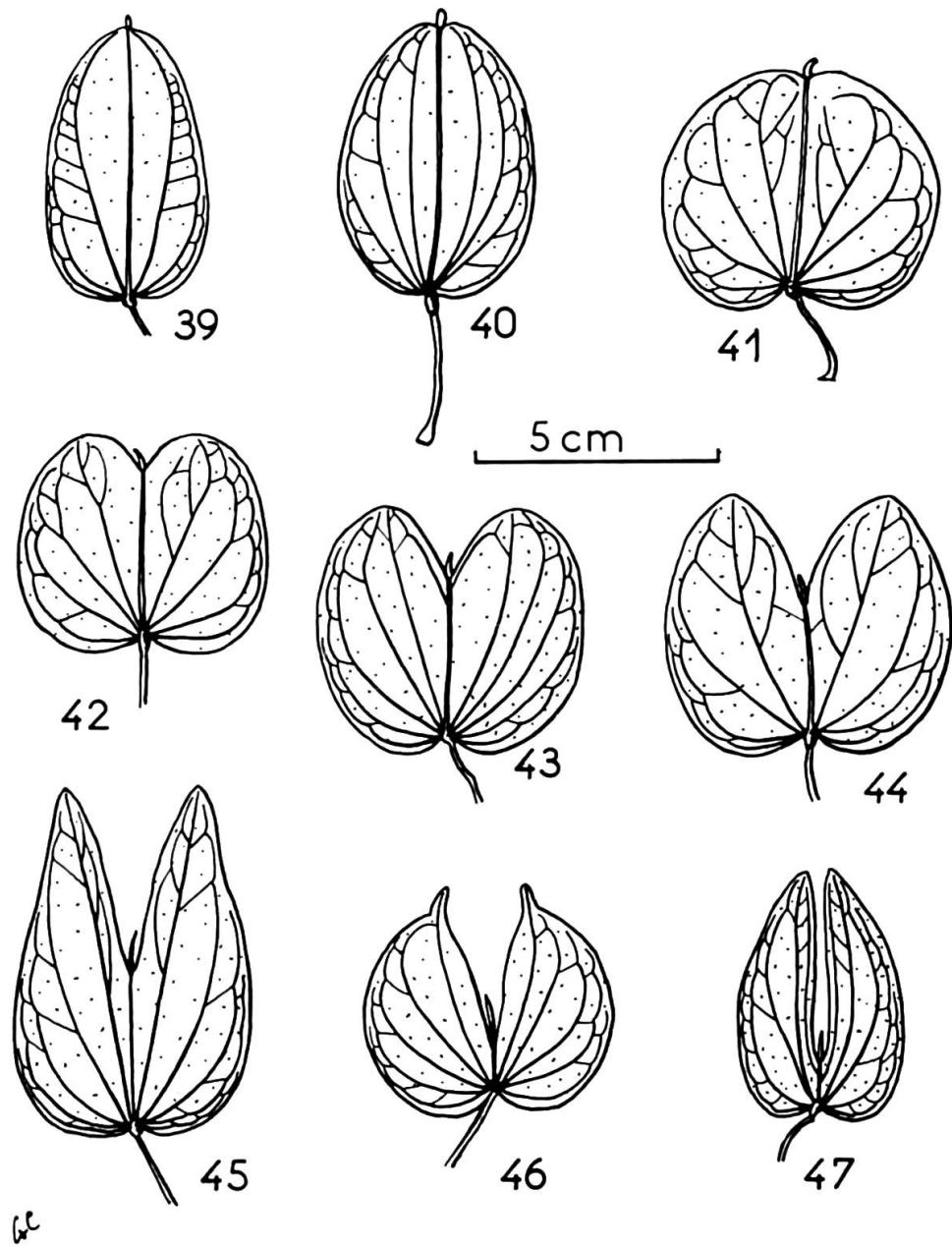
Considérons différentes feuilles de *Bauhinia* (fig. 39-61). Il est bien évident que l'on peut établir une série typologiquement continue de la feuille fig. 39 à la feuille parfaitement bifoliolée. Deux problèmes se posent:

- dans quel sens s'est opérée l'évolution ?
- quelle est la place des *Bauhinia* (exclus les *Gigasiphon*) à "feuille simple" démunie de mucron à son sommet (fig. 53-61) ?

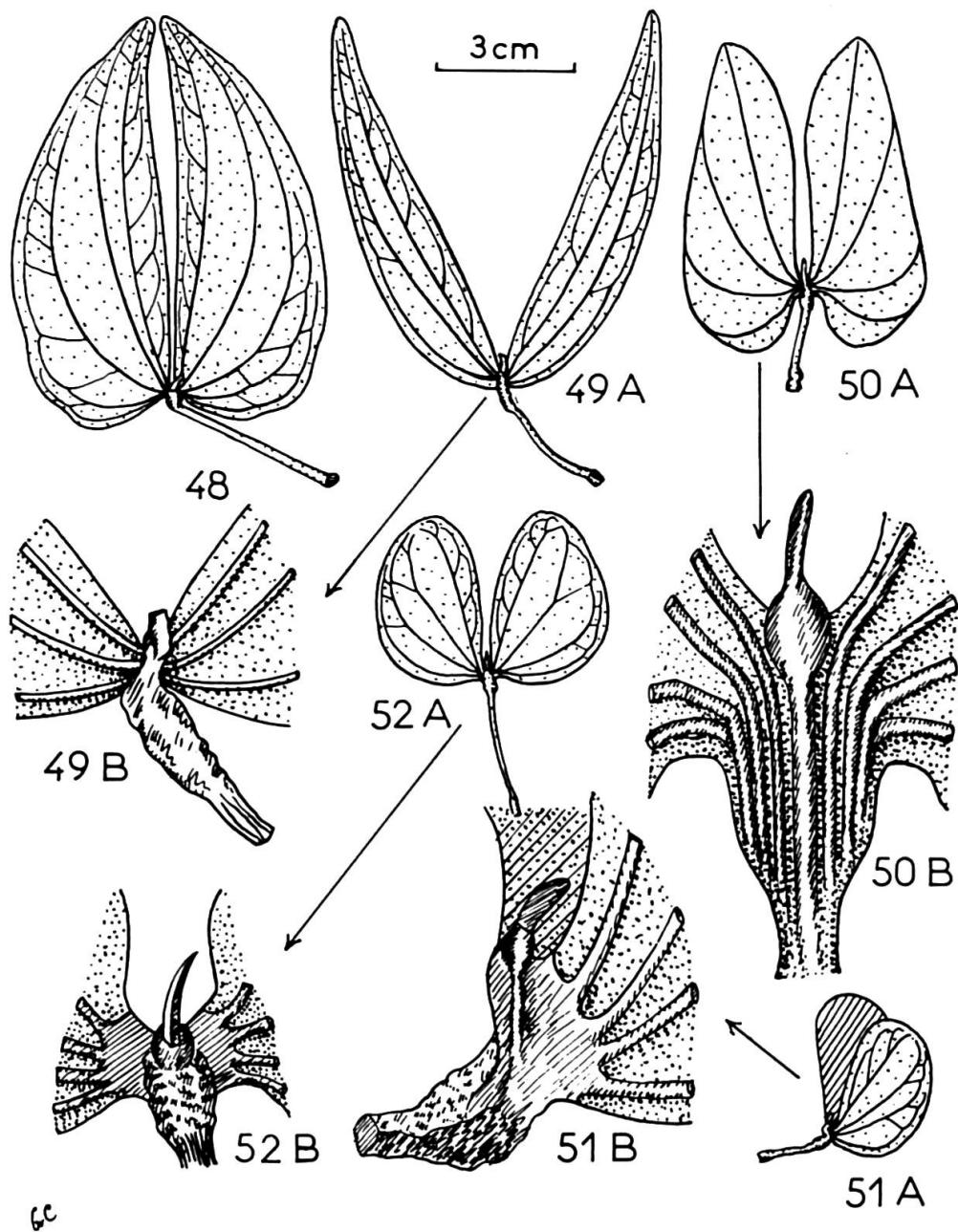
En ce qui concerne la première question, nous allons reprendre, d'un point de vue critique, l'examen fait par Van der Pijl (1952) des divers arguments en présence.

La première partie consacrée à la "comparative morphology", est résumée par ce passage: "as a rule, *Caesalpinioidae* have paripinnate leaves. For this reason, one is at first sight inclined to consider the bifoliolate leaf of *Bauhinia* as the original form. Simple or unifoliolate leaves would be strange". Il nous faut faire remarquer que ces dernières feuilles ne sont pas l'exclusivité des *Bauhinia* dans cette sous-famille. De telles feuilles existent dans les genres *Labichea* Gaudich. ex DC., *Uittinia* Van Steenis, *Zenkerella* Taub., *Griffonia* Baill., *Paloue* Aublet, *Baudouinia* Baill., *Cercis* L., *Dansera* Van Steenis, *Didelotia* Baill. et *Cryptosepalum* Benth.

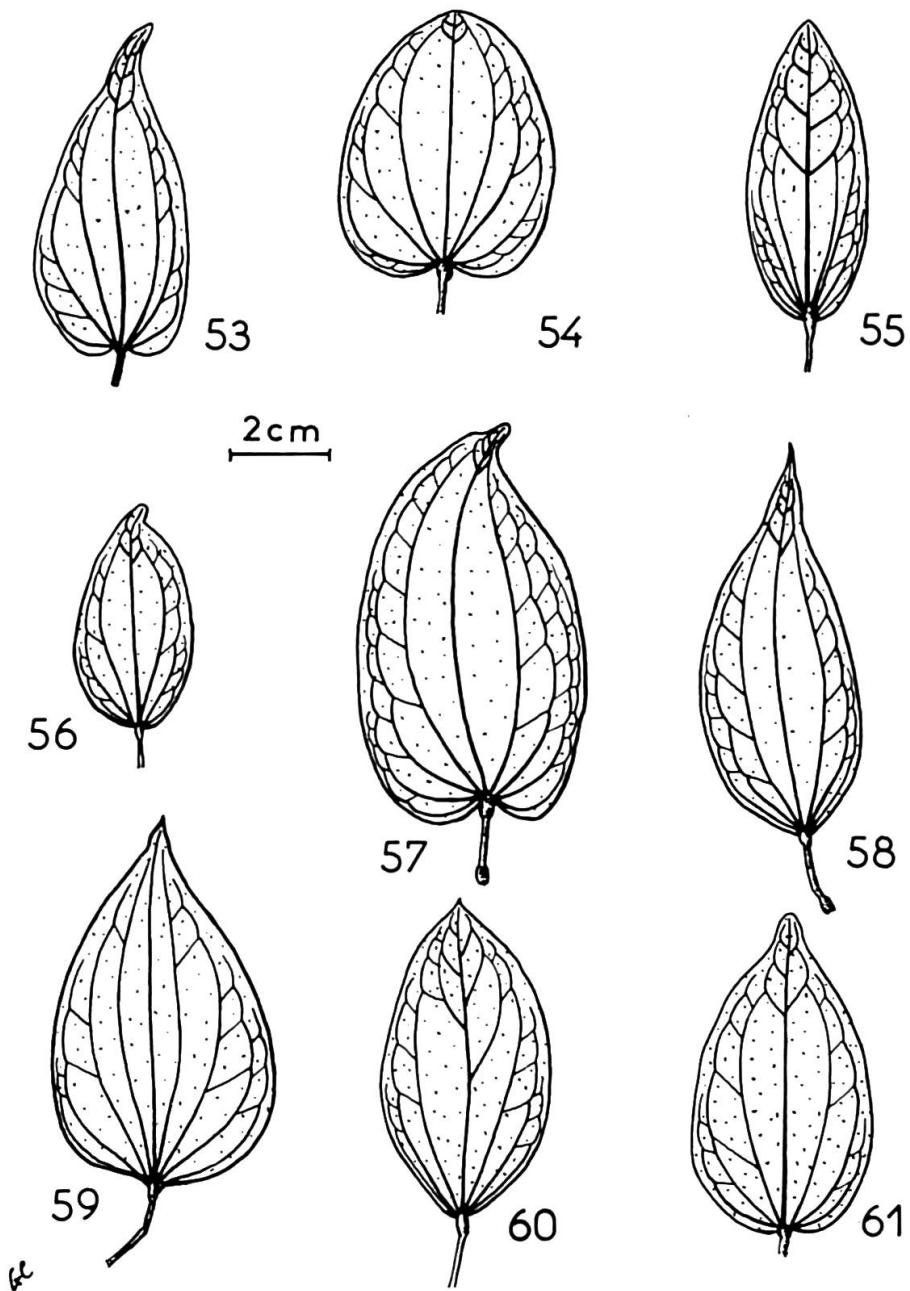
Le deuxième argument est ce que Van der Pijl nomme les "monojugate relatives"; il s'agit des feuilles bifoliolées dont la présence chez quelques Césalpinioidées serait en faveur de la feuille bifoliolée comme feuille primitive des *Bauhinia*. L'exemple classique est celui donné par Velenovsky (1907), *Cynometra* sp., maintes fois repris. Van der Pijl cite notamment *Copaifera mopane* Kirk (= *Colophospermum mopane* (Kirk) Léon.), et *Cynometra cauliflora* L.



Feuilles "simples" de divers *Bauhinia*
 39, *B. acuruana* Moric.; 40, *B. Havilandii* Merr. in Philipp; 41, *B. integrifolia* Roxb.; 42, *B. tenuiflora* Watt ex C. B. Clarke; 43, *B. rufa* Steud.; 44, *B. Langsdorffiana* Bong. 45, *B. forficata* Link; 46, *B. rubiginosa* Bong.; 47, *B. pennicillilobata* Pierre ex Gagnep.



Feuilles "bifoliolées" de divers *Bauhinia*
 48, *B. carcinophylla* Merr.; 49, *B. splendens* H. B. K.; 50, *B. Hasslerana* Chodat; 51, *B. goyazensis* Harms; 52, *B. diphylla* Buch.-Ham. in Symes (les indices A désignent les feuilles, les indices B les détails des mucrons).



Feuilles "simples" de divers *Bauhinia*
 53, *B. calycina* Pierre ex Gagnep.; 54-55, *B. Bonii* Gagnep.; 56, *B. rutilans* Spruce; 57, *B. Finlaysoniana* Grah. in Wall.; 58, *B. smilacina* Steud.; 59, *B. Lecomtei* Gagnep. in Lecomte; 60, *B. strychnifolia* Craib; 61, *B. Poiteauana* Vog.

Nous devons attirer l'attention sur le fait que cette comparaison implique que les feuilles de *Colophospermum mopane* et de *Cynometra* sp. sont de véritables feuilles unijuguées, et notamment que le mucron, dans le sinus des 2 folioles, est la terminaison du rachis. Emberger (1960) le note bien dans la légende de sa figure 1844 bis: "le rachis principal est encore visible sous forme d'une petite dent".

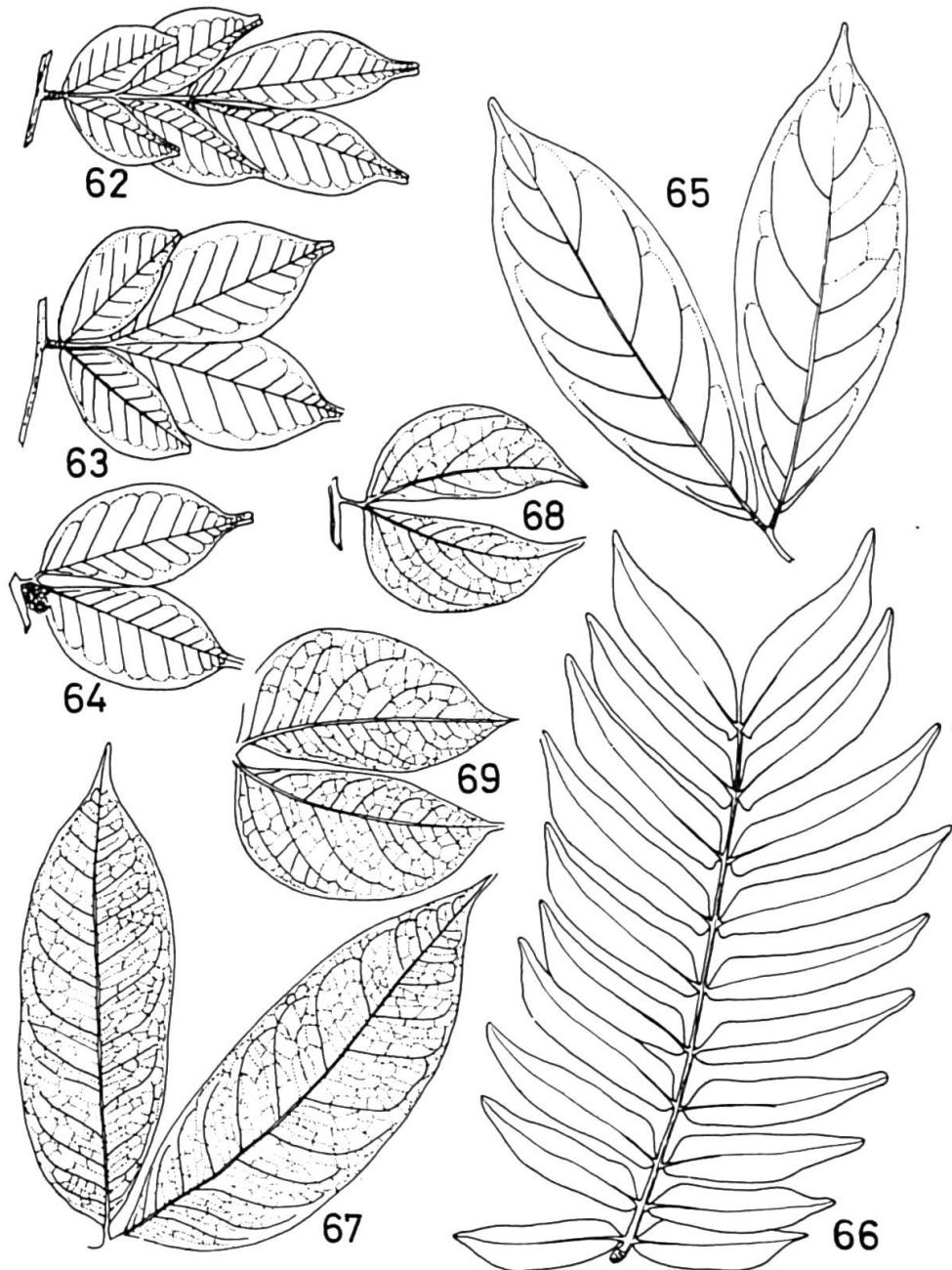
En réalité Baillon (1882), dans le *Copaifera officinalis* L., et Hua (1898) dans le *Cynometra Mannii* (= *Cynometra Schlechteri* Harms) ont observé "une foliole terminale, mais celle-ci a la forme d'une languette subulée et de bonne heure elle se désarticule à la base et tombe. Alors la feuille devient paripennée". Léonard (1949), lors de sa réhabilitation du genre *Colophospermum* écrit, de même: "Entre les bords internes des deux folioles... existe une petite pièce foliacée... condupliquée, sessile, articulée, caduque, dont la nature morphologique reste à préciser. Elle ne constitue pas un prolongement du pétiole puisqu'elle est articulée. Schinz (1889) la considère comme une troisième foliole très réduite". White (1962) parle de "very reduced leaflet (appendage)". Nous avons nous-même observé cet appendice chez le *Colophospermum mopane*, il est certain qu'il s'agit d'une foliole réduite, à 3 nervures palmées (fig. 133). Dans le *Cassia corymbosa* Lam., Clos (1876) a signalé "une foliole terminale toute différente des autres, arrondie au lieu d'être lancéolée comme les latérales et plus petite que ces dernières".¹

On ne peut donc pas utiliser l'argument des "monojugate relatives" pour affirmer que la feuille bifoliolée est primitive. Mais qu'est, au juste, une feuille "bifoliolée" dans les Césalpinioidées ?

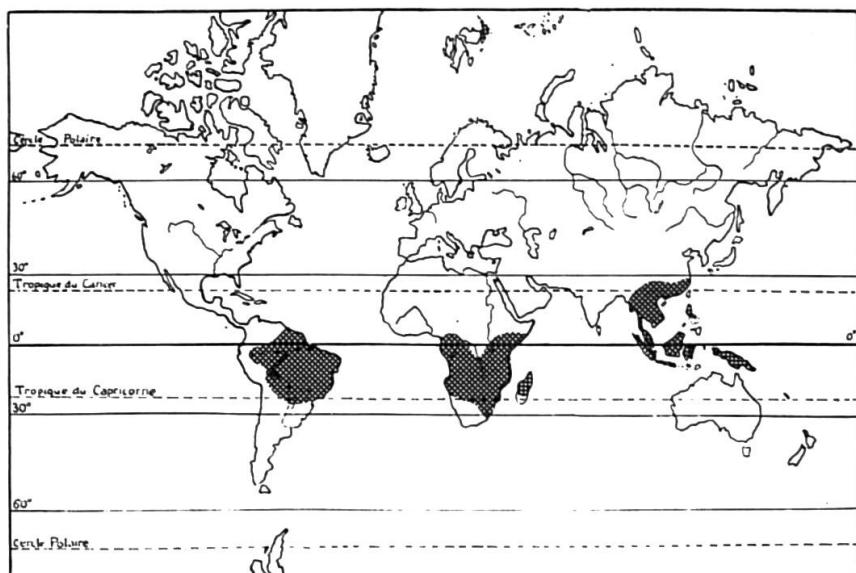
Considérons trois espèces du genre *Cynometra* (fig. 62-64). D'une part, du *C. Schlechteri* Harms au *C. Le-Testui* Léon., on assiste à la réduction de la petite foliole terminale, et, d'autre part, à une diminution du nombre des folioles latérales. Un phénomène comparable à celui évoqué par Eames (1961) est intervenu. La feuille du *C. Le-Testui* Léon., son appendice terminal réduit mis à part, est bien bifoliolée. Dans quelques autres genres, il ne saurait être question d'homologuer les folioles de la feuille "bifoliolée" à celle de la feuille "multifoliolée". Le cas des *Tetraberlinia* est très démonstratif à cet égard (fig. 66-67). Il nous paraît, et l'étude de la nervation foliaire le montre bien, que l'on doit homologuer aux "folioles" des *Bauhinia* celles du *Tetraberlinia bifoliolata* (Harms) Hauman ou des *Guibourtia*. Citons ici l'exemple de deux *Guibourtia* très voisins (mis en synonymie dans "Flora West Tropical Africa"), *G. liberensis* J. Léonard et *G. Dinklagei* (Harms) J. Léonard. La première de ces espèces a une feuille semblable au type C des *Bauhinia*, la seconde une feuille semblable au type A. Chez les Césalpinioidées la relation feuille "apparemment simple" — feuille composée existe dans des tribus différentes, et le passage évolutif entre ces 2 types foliaires s'est produit à plusieurs reprises dans des genres différents, exemple d'évolution parallèle.

Une étude adéquate (et il paraît étonnant que les articles de Baillon, Hua et Schinz soient si complètement tombés dans l'oubli) permet de penser que la forme foliaire primitive est imparipennée, le "mucron" terminal apparaissant comme une foliole non développée. C'est ce qu'une étude anatomique avait amené à conclure

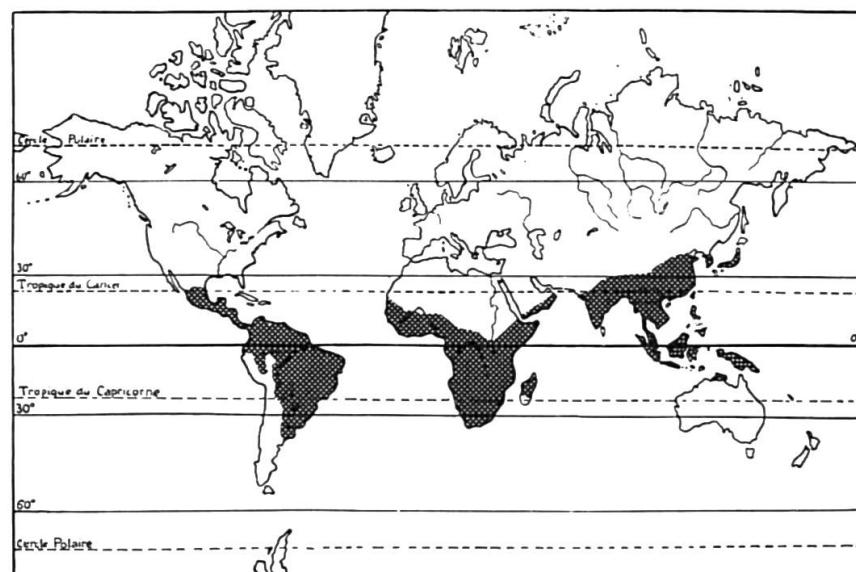
¹ On doit faire, aussi, un parallèle avec la structure foliaire de certains *Entada* où la foliolule terminale de chaque penne est très fortement réduite (Alassane, inédit). Il en est de même dans le *Trigonella Fœnum-graecum* L. où chaque foliole montre un lobe terminal fortement réduit (et glandularisé).



62, *Cynometra Schlechteri* Harms; 63, *Cynometra sanagaënsis* Aubr.; 64, *Cynometra Le-Testui* Léon., 65; *Triplisomeris* "triplisomeris" Aubr. et Pellegr.; 66, *Tetraberlinia Moreliana* Aubr.; 67, *Tetraberlinia bifoliolata* (Harms) Hauman; 68, *Guibourtia ehie* (Chev.) Léon.; 69, *Guibourtia Tessmannii* (Harms) Léon. (d'après Aubréville 1968).



70



71

70, aire des *Bauhinia* à feuille "entièr"e munie d'un mucron (type A); 71, aire des *Bauhinia* à feuille "bilobée" (type B).

(Tran Thi Tuyet-Hoa 1965) pour le mucron du *Bauhinia aurea* Léveillé, étude que nous avons refaite dans d'autres espèces de *Bauhinia*, avec des résultats homologues. C'était également l'opinion de Watari (1934): "there seems to be no need to hesitate to say that the terminal appendage is an abortive leaflet".

Les autres arguments avancés par les différents auteurs, et repris par Van der Pijl, sont interprétables des deux façons opposées, ou ne sont pas reliés directement au cas des *Bauhinia*. C'est ainsi que l'existence de feuilles trifoliolées dans le genre *Krameria* ne paraît pas d'une importance capitale, ce genre ayant passé des Polygalacées aux Légumineuses, avant que Kunz (1913) n'en ait fait le type d'une famille à part, travail confirmé par les données chromosomiques (Turner 1958).

Il semble qu'aucun auteur n'ait songé à utiliser la géographie des caractères pour étudier ce problème; cette méthode nous a cependant paru intéressante. Nous avons retracé l'aire de chacun des types A (feuille entière avec un "mucron"), B (feuille bilobée), C (feuille bifoliolée) et D (feuille entière non mucronnée).

Nous avons rencontré vingt-quatre espèces du type A, dont la feuille est munie d'un appendice ("mucron"):

- *B. scandens* L., *B. Clemensorum* Merrill, *B. cornifolia* Bak. in Hook. f., *B. hunanensis* Hand. — Mazz. et *B. subrhombicarpa* Merrill, en Asie;
- *B. acuruana* Moric., *B. Bongardii* Steud., *B. lamprophylla* Harms in Engl., *B. scala-simiae* Sandwith et *B. Sprucei* Benth. in Mart., pour l'Amérique du Sud;
- *B. strychnoidea* Prain ex King, *B. tubicalyx* Craib, *B. pyrrhoneura* Korth., *B. Wrayi* Prain, *B. Elmeri* Merrill, *B. Lambiana* Bak. f., *B. lucida* Wall., *B. menispermacea* Gagnep. in Lec., *B. scarlatina* Back. ex Cammer et *B. Posthumii* (de Wit) Cusset, en Indo-Malaisie;
- *B. fassoglensis* Kotschy ex Schweinf., *B. Gossweileri* Bak. f. et *B. garipensis* E. Mey., en Afrique;
- *B. madagascariensis* Desv., à Madagascar.

En Asie et en Indonésie, les espèces de ce type sont réparties du Fou-Kien et Kouang-Si à l'Indo-Malaisie. A l'ouest, elles atteignent la Thaïlande et Java, et, à l'est, les Philippines. Il est remarquable de constater que c'est dans cette aire partielle que le pourcentage des feuilles de ce type est le plus fort (environ un tiers du total).

Les cinq espèces américaines se rencontrent dans le Bassin amazonien, allant au sud jusqu'à l'état de Minas Geraïs et, au nord, dans l'Amazonas vénézuelien.

A Madagascar, une espèce a des feuilles de ce type, et, en Afrique, trois *Bauhinia* prennent en écharpe ce continent au sud de l'équateur: *B. garipensis* E. Mey., du Natal et de la Tanzanie au Congo ex-belge et à l'Angola, *B. fassoglensis* Kotschy ex Schweinf., en Ethiopie, Zambie, Botswana, Angola et Ouganda, et *B. Gossweileri* Bak. f. s'étendant du Gabon à l'Angola. Il nous faut faire remarquer ici que *B. Gossweileri* a assez fréquemment une feuille émarginée, l'appendice caduc étant inséré dans l'échancreure. Ce caractère est exceptionnel chez *B. fassoglensis* et nous ne l'avons pas rencontré chez *B. garipensis*.

On rencontre également quelques feuilles émarginées chez *B. ferruginea* Roxb. du nord de l'Indochine au Pakistan oriental, et *B. Williamsii* F. Muell. de la Nouvelle-Guinée.

On notera que ces feuilles émarginées, que l'on peut considérer comme un terme de transition vers le type B (à feuille "bilobée"), se rencontrent aux limites de l'aire du type A. Il paraît donc bien que l'on peut affirmer qu'il s'agit d'un caractère évolutif.

Les feuilles du type B ("bilobées") constituent l'écrasante majorité des feuilles de *Bauhinia*. On les rencontre également dans les *Piliostigma* qui ne diffèrent des *Bauhinia* que par leur dicécie. Sur 230 espèces environ, que nous avons examinées, près de 200 avaient ce type. Bien que des révisions de ce genre soient fort souhaitables (celle de de Wit, 1956, est très partielle), et que des regroupements paraissent indispensables, une telle proportion en montre la prépondérance.

Ce type foliaire couvre une grande partie de l'Asie du Sud et de l'Est. Au nord, il atteint l'île de Hondo avec *B. japonica* Maxim., et monte sur les premiers contreforts de l'Himalaya au niveau du Pakistan oriental avec *B. retusa* Roxb. non Poir. A l'Ouest la variété *glabrata* Oliv. de *B. tomentosa* L. se rencontre à Mascate et Oman ainsi qu'en Arabie du Sud où elle semble bien spontanée. En Malaisie, ce type correspond à certains "*Bauhinia*", *Phanera* et *Lasiobema* au sens de de Wit.

L'anatomie pétioinaire de *B. japonica* Maxim., plante qui atteint 40° lat. N., n'est pas entièrement semblable à celle des autres *Bauhinia* de ce type et correspond plutôt à celle des *Griffonia* (Watari 1934). Cette structure évoluée laisse supposer que *B. japonica*, seule espèce dont l'emplacement géographique permet de penser qu'elle a suivi une migration sud-nord, occupe une position originale dans la phylogénie des *Bauhinia*.

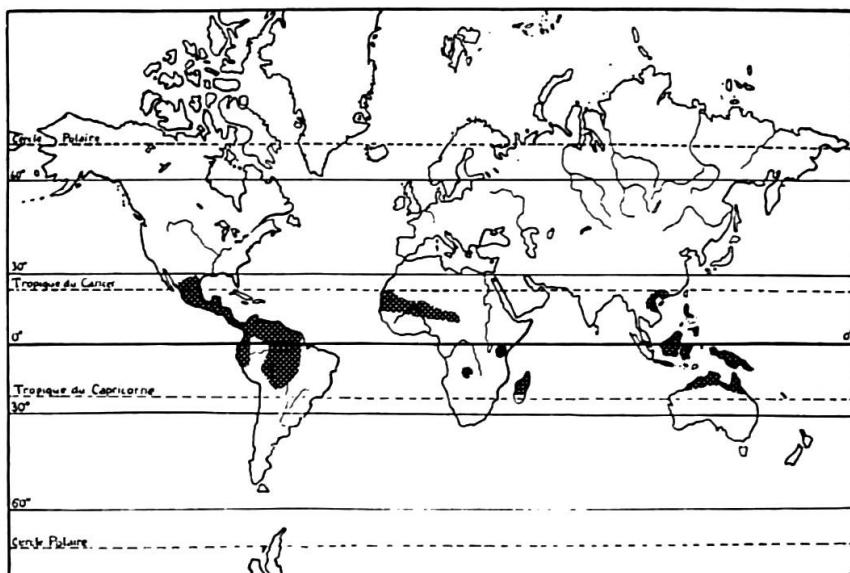
A Madagascar, *B. Grewii* Drake, *B. Hildebrandtii* Vatke et *B. porosa* Boiv. ex Baill. sont du type B. Sa répartition en Afrique est très intéressante. Tout d'abord, il faut négliger de nombreuses espèces cultivées et souvent introduites (*B. acuminata* L., *B. anguina* Roxb., *B. corymbosa* Roxb., *B. monandra* Kurz, *B. picta* DC., *B. purpurea* L., *B. tomentosa* L. et *B. variegata* L.). De même, il convient de mettre à part *B. rufescens* Lam., type de transition entre les types B et C. Restent sept espèces du Sud-Est africain (*B. Galpinii* N. E. Br., *B. fassoglensis* Schweinf., *B. macrantha* Oliv., *B. mucora* Bolle in Peters, *B. natalensis* Oliv. in Hook., *B. parvifolia* Hochst. ex Fiedl. et Gardn., *B. wituensis* Harms in Engl.¹), deux espèces de l'ex Somalie britannique et du Kenya, *B. humifusa* Pichi-Serm. et Roti-Mich. et *B. somalensis* Pichi-Serm. et Roti-Mich., et quelques espèces d'Ethiopie, *B. farec* Desv., *B. Buscalionii* Mattei, *B. Ellenbeckii* Harms et *B. argentea* Chiov.

C'est principalement au nord-ouest de cette aire que l'on rencontre *Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst. et *P. Thonningii* (Schum.) Milne-Redhead. Il ne faut cependant pas oublier que ces deux espèces africaines ne forment qu'une partie de ce genre, où on doit également placer *P. malabaricum* Benth in Miq. et *P. racemosum* Benth. in Miq., plantes s'étendant des Indes à l'Indochine, la Malaisie et l'Australie du Nord.

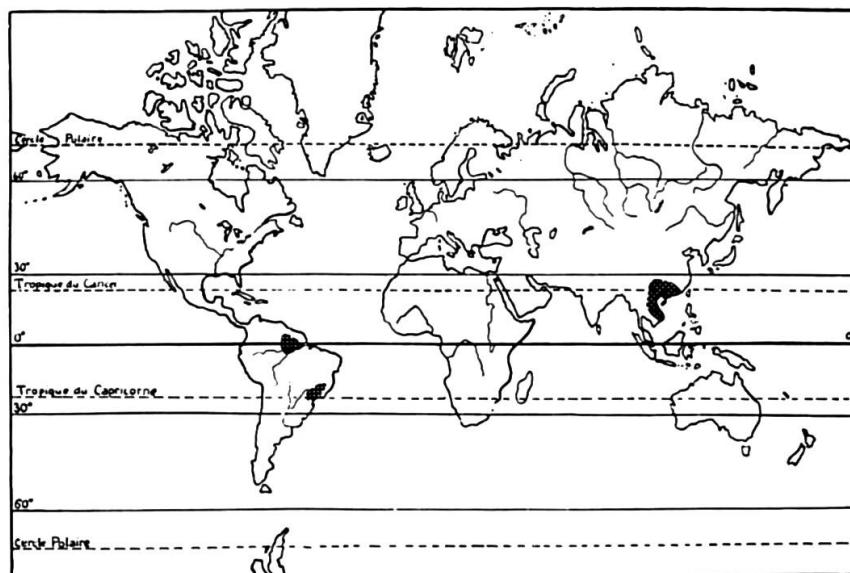
Par ailleurs *B. rufescens* Lam. peut être considéré comme faisant transition entre les types B et C. C'est la seule espèce africaine où nous avons trouvé ce caractère. Corrélativement, c'est la seule espèce répandue dans la partie Nord-Ouest (de la Mauritanie au Tchad) de l'aire spontanée africaine des *Bauhinia*.

En Amérique du Sud, ce type est également assez répandu. Au Sud-Est, il atteint le nord de l'Argentine et l'Uruguay avec *B. candicans* Benth. in Mart., et, au sud-ouest, le Pérou avec *B. tarapotensis* Benth. ex MacBride. Il faut remarquer que cette dernière espèce provient des contreforts de la Cordillera Azul, voisine de l'Amazonie, et que les *Bauhinia* de ce type n'atteignent la côte pacifique qu'au

¹Pour Brenan (1963) *B. wituensis* Harms = *B. tomentosa* L. qui est alors comprise comme une espèce très polymorphe.



72



73

72, aire des *Bauhinia* à feuille "bifoliolée" (type C); 73, aire des *Bauhinia* à feuille dépourvue de "mucron" (type D).

niveau de la Colombie. Au nord sept ou huit espèces dépassent de peu le tropique du Cancer, au Mexique.

Les *Bauhinia* à feuille "bifoliolée" (type C) comprennent une vingtaine d'espèces:

- *B. carcinophylla* Merrill, *B. diphylla* Buch.-Ham. in Symes, *B. penicilliloba* Pierre ex Gagnep. et *B. yunnanensis* Franch., en Asie;
- *B. Bruyoni* (Britt. et Rose) Stendl., *B. guianensis* Aubl., *B. Hasslerana* Chodat, *B. hymenifolia* Triana ex Hemsl., *B. maculata* Ten., *B. microphylla* Vog., *B. pes-caprae* Cav., *B. splendens* H. B. K., *B. superba* Steud., *B. tenella* Benth. in Mart., *B. xanthophylla* Poepp., en Amérique du Sud et du Centre;
- *B. binata* Blanco, *B. Winitii* Craib, *B. foraminifer* Gagnep., *B. diptera* Blume ex Miq., *B. Cunninghamii* Benth. et *B. Carronii* F. Muell., en Indo-Malaisie et en Australie;
- *B. Exellii* Torre et Hillcoat, et certains échantillons de *B. rufescens* Lam. et de *B. kalantha* Harms, en Afrique;
- *B. Grandidieri* Baill. et *B. Pervilleana* Baill., à Madagascar.

En Asie, nous rencontrons quatre espèces, du Kouei-Tchéou et du Nan-Chang au Nord de la Thaïlande: trois espèces aux Philippines et en Malaisie, atteignant le Sud de la Nouvelle-Guinée; en Australie, trois aussi.

Deux espèces malgaches ont des feuilles de ce type. En Afrique, en plus de *B. rufescens* Lam., *B. Exellii* Torre et Hillcoat, endémique du Rio Chiumbe, en Angola, près de la limite sud-ouest des *Bauhinia* africains, doit être rangé dans cette catégorie. Il en est de même pour le *B. kalantha* Harms du Tanganyika.

En Amérique, ce type foliaire atteint, au nord, le Mexique avec *B. Bruyoni* (Britt. et Rose) Stendl. et, au sud-est, le Nord du Brésil par *B. splendens* H. B. K. et *B. tenella* Benth. in Mart. Au sud-ouest, il ne dépasse pas le centre du Pérou avec *B. maculata* Ten.

Cette aire est, évidemment, très disjointe. Cependant, il est facile de remarquer, en comparant les fig. 71 et 72, que chacune des aires partielles est incluse ou est limitrophe de l'aire du type B. Il n'y a certainement pas là un fait du hasard.

Un certain nombre de *Bauhinia*, après un examen très minutieux à la loupe binoculaire, ne nous ont montré, à l'apex de leurs feuilles, aucune trace d'un appendice, ou d'une cicatrice de caducité. Il nous semble, par conséquent, que nous devons admettre qu'il s'agit de plantes réellement dépourvues d'appendice cauduc.

Par ailleurs, il faut souligner que tous ces *Bauhinia* ont une innervation différente de celle des *Gigasiphon*. Ceux-ci ont des feuilles cordiformes à nervures basales portant sur leurs deux côtés des nervures latérales souvent libres à leur extrémité. Au contraire, les *Bauhinia* que nous allons citer ont des feuilles arrondies ou atténues à leur base, avec des nervures basales ne portant de nervures qu'à leur côté externe. Ces nervures latérales sont toutes anastomosées en arceaux très réguliers. Nous considérons qu'il s'agit d'un type foliaire particulier, le type D.

Deux de ces *Bauhinia* sont originaires des états d'Esprito Santo et de Sao Paulo, au Brésil: *B. Maximiliani* Benth. et *B. smilacina* Steud. Quatre autres proviennent du vieux socle guyanais (Guyanes, Amazonie brésilienne du Roraima, "Amazonas" du Venezuela): *B. caudigera* Blake, *B. Kunthiana* Vog., *B. Poiteauana* Vog. et *B. rutilans* Spruce ex Benth. in Mart. Ces 6 espèces possèdent 10 étamines; au

contraire, d'autres *Bauhinia* du même type D n'en ont que 3. Ce sont des plantes asiatiques: *B. Bonii* Gagnep. in Lec., *B. calycina* Pierre ex Gagnep. in Lec. et Finet, *B. cardinalis* Pierre ex Gagnep. in Lec., *B. Pierrei* Gagnep. in Lec., *B. Finlaysoniana* Grah. in Wall., *B. Lecomtei* Gagnep., *B. strychnifolia* Craib et *B. sp.* (Eberhardt 3223 et Cavalerie 3678). Nous avons noté que le *B. cf. Championii* Benth. (Bodinier 870) fait transition entre ce type et le type A. Tous ces *Bauhinia* s'étendent du Sud de la Chine (Kouang-Toung, Kouang-Si, Yun-Nan) au Viêt-Nam du Sud et au Siam.

Comparons maintenant ces aires. Celle du type A, encore que s'étendant sur trois continents, se laisse aisément ramener à une certaine unité, de même que celle du type B, plus étendue. Par contre, celle du type C montre des discontinuités importantes (*B. Exellii* Torre et Hillcoat, *B. rufescens* Lam., *B. kalantha* Harms, en Afrique, par exemple).

D'autre part, si l'on envisage la tribu des Bauhiniées tout entière, il paraît certain (voir Cusset 1966) qu'elle a son origine en Asie du Sud-Est. On s'explique alors la localisation des types de transition entre A et B, aux limites de l'aire de A, l'évolution morphologique allant de pair avec l'extension géographique. De même *B. rufescens* Lam. montre des feuilles du type B (au lieu du type C) au contact de l'aire africaine des *Bauhinia* de type B. Il s'agit d'une espèce en voie d'évolution. La répartition, enfin, des types foliaires en Amérique du Sud, avec une extension vers la côte pacifique, et en Amérique du Nord, confirme une évolution allant du type A vers le type C.

Les critères phytogéographiques concordent pour assurer que l'évolution de la feuille des *Bauhinia* s'est faite dans le sens feuille simple (avec un "mucron") → feuille "bifoliolée". Il y aurait alors, dans ce genre, une tendance inverse de celle que nous ont montré les *Clematis* et les *Acer*.

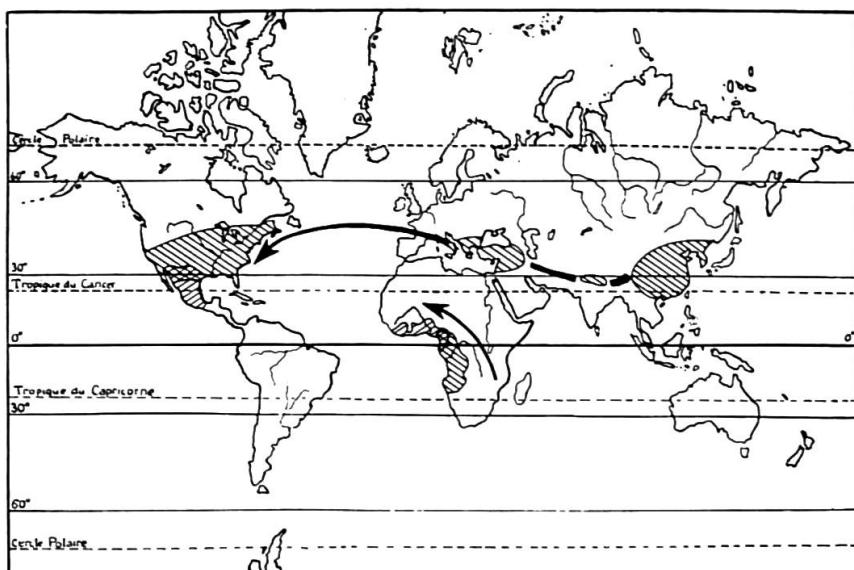
Mais quelle est la valeur morphologique véritable de ces feuilles pourvues d'un "mucron" qui n'est autre qu'une foliole terminale ? Quels sont leurs rapports avec la feuille du type D qui n'en possède pas ?

Le type D se rencontre selon une aire particulièrement disjointe, asiatique et américaine. Au contraire du type A, où l'on peut concevoir facilement un "track", il faudrait ici faire des hypothèses très hardies pour ramener ces localisations à une aire unique. Ceci, joint à la différence remarquable du nombre d'étamines (3 pour les espèces asiatiques, 10 pour les espèces américaines), nous incite à penser qu'il s'agit bien d'aires distinctes, de "lieux de création" séparés.

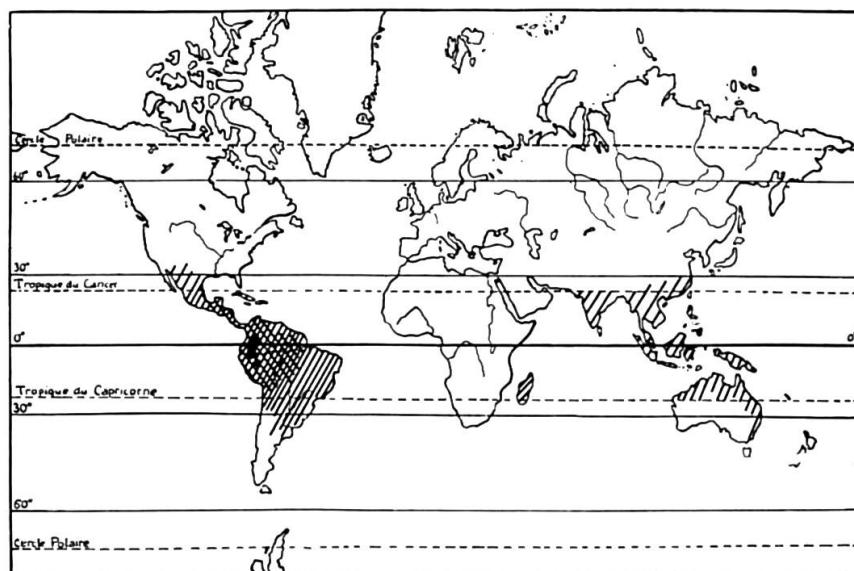
Il existe d'ailleurs deux autres Bauhiniées ayant des feuilles de ce type, *Griffonia simplicifolia* (Vahl) Baill. et *Cercis reniformis* S. Wats. La comparaison des aires de ces deux espèces avec l'aire des genres auxquels elles appartiennent montre leur caractère marginal; géographiquement, elles sont situées aux points extrêmes atteints par leurs genres au cours de leur extension (fig. 74).

Nous sommes alors amené à concevoir que la feuille du type D n'est pas une feuille primitive, mais une feuille "pseudo-simple", dérivée du type A par suppression du "mucron" terminal. On remarquera, à ce propos, que l'aire américaine discontinue du type D correspond aux marges de l'aire du type A.

En somme, la feuille des *Bauhinia* manifeste, à première vue au moins, des tendances évolutives contraires à celles que nous avaient suggérées les *Clematis* et les *Acer*. Il est vrai que nous ignorons présentement la valeur de la feuille du type A, "simple" avec un "mucron" terminal. Nous reviendrons sur ce problème après l'examen de la feuille des Passifloracées, cette dernière ayant souvent été évoquée à propos des Bauhiniées.



74

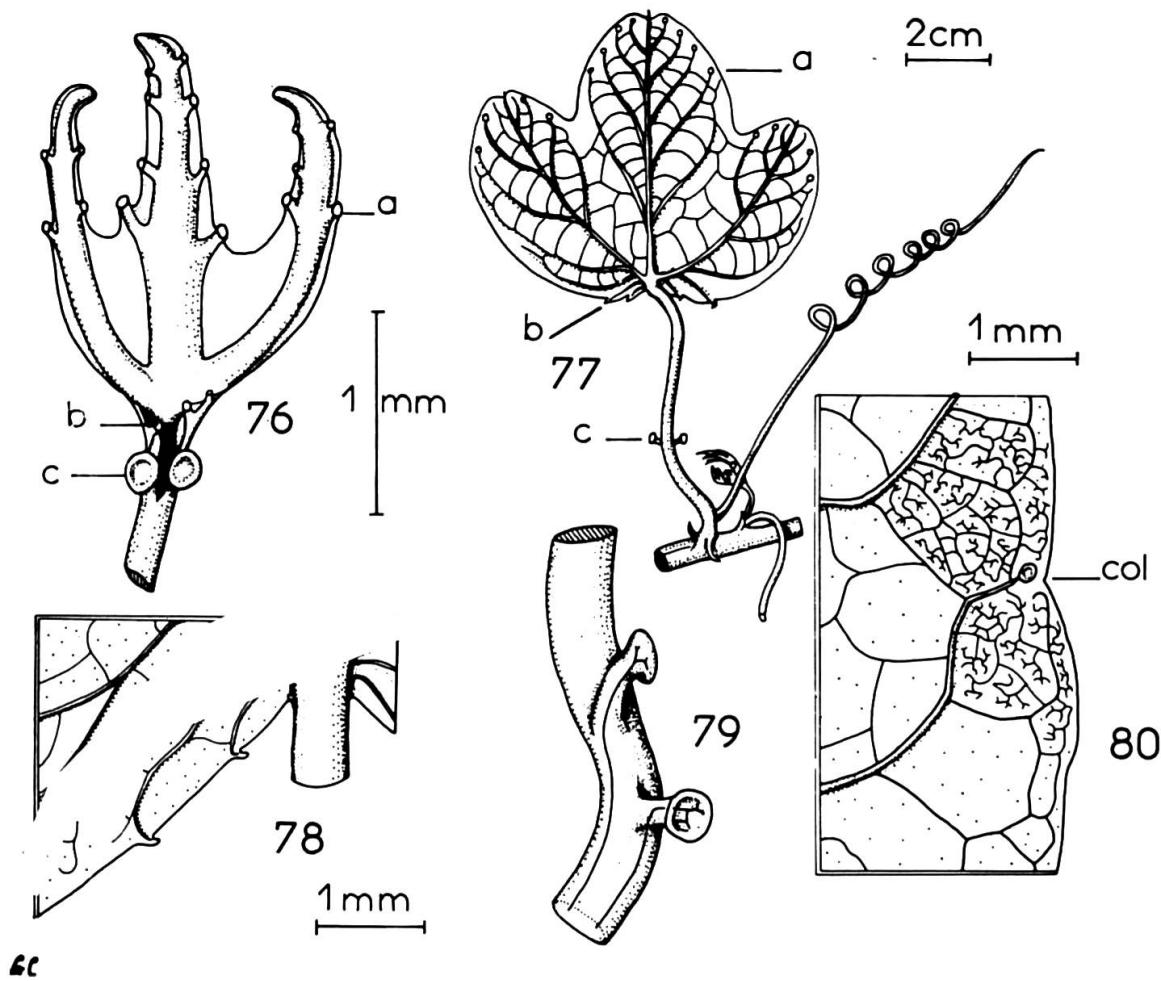


75

74, aire des genres *Cercis* et *Griffonia* (les hachures orientées NW-SE figurent l'aire des espèces à feuilles pourvues de mucron; les hachures orientées NE-SW, l'aire des espèces à feuilles dépourvues de mucron). 75, aire schématique du genre *Passiflora* (espèces adventives ou cultivées exclues). L'aire des *Passiflora* du sous-genre *Astrophea* est indiquée en noir; la densité des hachures est grossièrement proportionnelle au nombre d'espèces.

1.1.5. La feuille des Passifloracées

En 1870, Masters écrivait: "almost every conceivable form of simple, lobed and divided leaves may be met with", pour les Passifloracées. Et cependant, le nombre des formes foliaires de cette famille qui ont été utilisées par les morphologistes (cf. Troll 1939: fig. 1351) est relativement réduit. Il ne semble pas, non plus, que les auteurs aient tiré parti de la présence de glandes sur ces feuilles. Au cours de travaux ayant trait à la systématique de cette famille (Cusset 1967a et b), nous avons eu l'occasion d'en examiner la quasi-totalité des espèces et de vérifier le bien-fondé de l'opinion de Masters. D'autre part, nous avons montré dans des étu-



Feuille de *Passiflora gracilis* Jacq.
76, ébauche foliaire; 77, feuille adulte; 78-80, détails de la feuille adulte, montrant le devenir des glandes a, b, c, de l'ébauche foliaire.

des précédentes (Cusset 1964 et 1965, Schnell et Cusset 1963, Schnell et al. 1963), que les glandes pétiolaires, marginales et sub-marginales des feuilles de Passifloracées apparaissent comme morphologiquement homologues.

Examinons, par exemple, le cas du *Passiflora gracilis* Jacq. (fig. 76 à 80). Son ébauche foliaire a une série de glandes marginales toutes homologues. Au cours du développement foliaire, les glandes c deviendront pétiolaires (croissance intercalaire du pétiole), les glandes b resteront en position marginale et les glandes a seront "dépassées" par le parenchyme et apparaîtront sub-marginales.

1.1.5.1. *De quelques feuilles simples et entières*

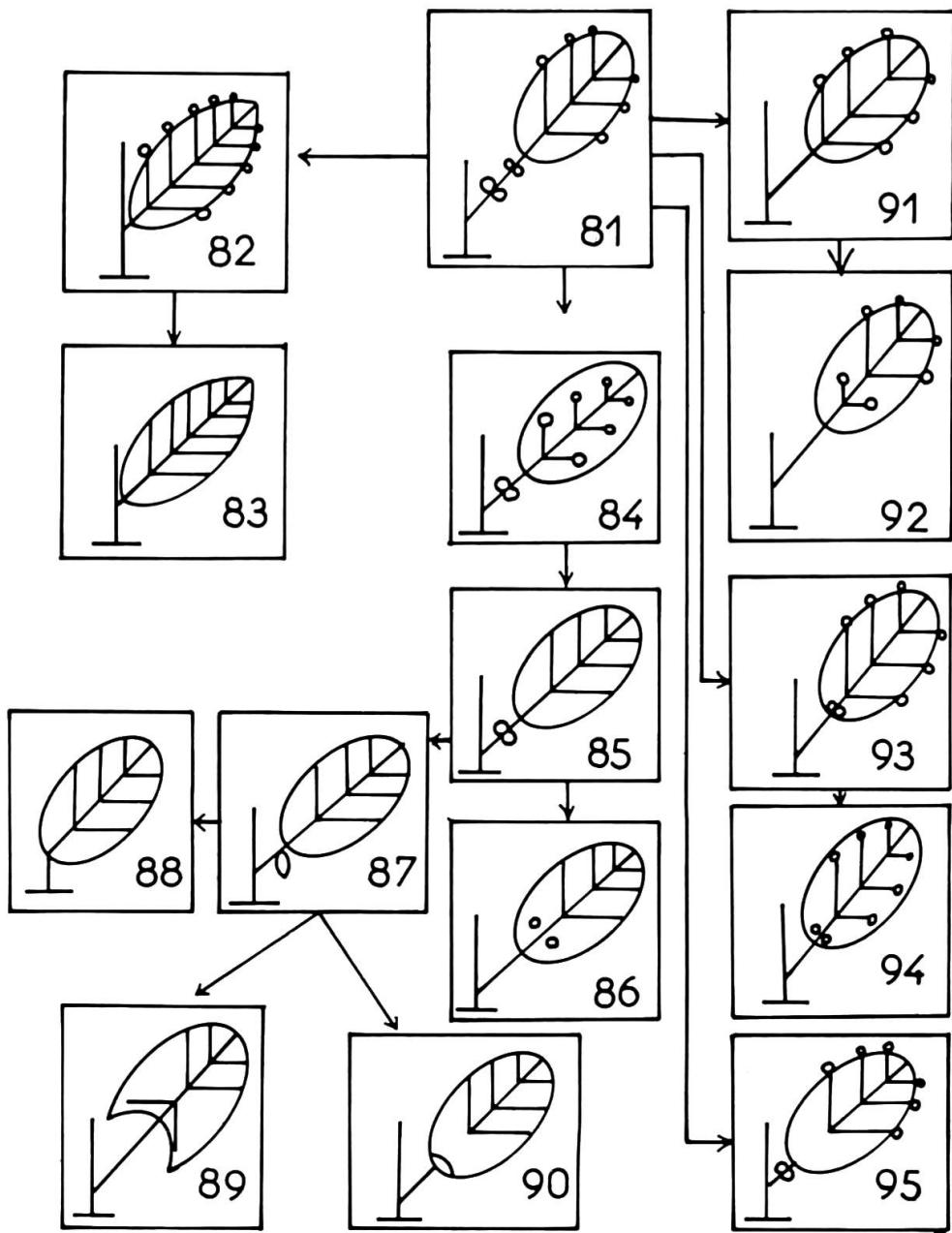
Cette homologie se retrouve du point de vue typologique. Il est aisément de décrire une série continue de formes foliaires (fig. 81-95¹) entre le *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl. et l'*Adenia malangeana* Harms. Les glandes vont nous servir de témoins et de marqueurs pour saisir le sens évolutif de cette série. Les feuilles du *Tryphostemma littorale* Engl. et celle d'un *Adenia* sp. (Schweinfurth 3485) ne diffèrent que par la position sub-marginale des glandes laminaires du second, position secondairement acquise, du point de vue ontogénétique au moins. Notons que l'*A. banaënsis* Cusset a une feuille assez comparable à celle de Schweinfurth 3485, mais il s'agit d'une tout autre espèce, asiatique et non africaine. L'*Adenia tenuispira* Engl. présente parfois le même type de feuille que l'échantillon Schweinfurth 3485 mais, le plus souvent, il ne possède aucune glande laminaire. Les glandes pétiolaires sont placées très haut, à la jonction du limbe et du pétiole.

On rencontre tous les intermédiaires entre cette forme foliaire et celle de l'*Adenia gracilis* Harms. Ce dernier ne montre qu'une glande pétio-laminaire, d'aspect foliacé, à innervation double. Elle est l'équivalent des deux glandes pétiolaires de l'*Adenia tenuispira* Engl. (voir Cusset 1964). Une forme intermédiaire est celle de l'*Adenia Stolzii* Harms. Dans l'*Adenia Poilanei* Cusset, cette "glande double" est entièrement intégrée dans le limbe. Corrélativement, ce limbe est pelté.

Cette intégration des glandes pétiolaires dans le limbe peut s'effectuer indépendamment de leur caractère "simple" ou "double". C'est ainsi que l'*Adenia malangeana* Harms est muni de deux glandes laminaires basales. Il ne faut pas confondre de telles glandes, homologues directes de glandes pétiolaires, avec des glandes sub-marginales (encore qu'en fin de compte elles soient homologues), ni avec des glandes axillaires de nervures basales (dont nous verrons l'intérêt au chapitre 1.4.2.). L'*A. nicobarica* (Kurz) King est d'un type intermédiaire entre l'*A. malangeana* Harms et l'*A. tenuispira* Engl.

Notons également que la feuille de l'*Adenia hastata* (Harv.) Schinz est proche de celle de l'*Adenia malangeana* Harms et de celle de l'*A. Poilanei* Cusset, bien qu'elle ne soit pas peltée. Cependant elle est démunie de toute forme de glande. Il en est de même de l'*A. huillensis* (Welw.) A. et R. Fernandes dont la feuille est sessile, comme celle de l'*A. Goetzei* Harms.

¹La numérotation des schémas correspond à celle qui est adoptée dans le tableau général des formes foliaires des Passifloracées (p. 47).

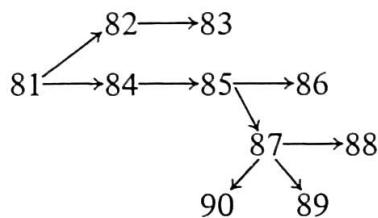


Feuilles simples non lobées de quelques Passifloracées

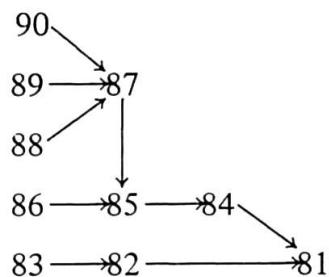
81, *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl.; 82, *T. longifolium* Harms; 83, *T. Baumii* Harms; 84, *Adenia* sp. (Schweinfurth 3485); 85, *A. tenuispira* Engl.; 86, *A. malangeana* Harms; 87, *A. gracilis* Harms; 88, *A. Tisserantii* A. et R. Fernandes; 89, *A. hastata* (Harv.) Schinz; 90, *A. Poilanei* Cusset; 91, *Passiflora haematostigma* Mast.; 92, *P. hexagonocarpa* Barb.-Rodr.; 93, *P. frutescens* Ruiz et Pavon ex Killip; 94, *P. emarginata* Humb. et Bonpl.; 95, *P. costata* Mast.

Une série analogue de formes foliaires peut être mise en évidence dans le genre *Tryphostemma*, mais s'y rajoutent des feuilles dépourvues de pétiole. Il n'y a pas de très grandes différences entre le *Tryphostemma littorale* Engl. et le *T. longifolium* Harms, sauf le développement d'un pétiole dans cette dernière espèce, ce qui modifie la position marginale, ontogéniquement primaire, des glandes en une situation pétiolaire. Le *T. Baumii* Harms est, lui aussi, à feuille sessile, mais elle ne possède pas de glande; le *T. papillosum* A. et R. Fernandes en a de minuscules.

Est-il possible de déterminer le sens de la phylogénèse de ces types foliaires ? Il est certain qu'un schéma évolutif du type



ne demande qu'un mécanisme évolutif simple: disparition progressive des glandes et du pétiole (ou, plutôt, développement de moins en moins important du pétiole, organe ontogéniquement secondaire); alors qu'un schéma du type



outre qu'il nécessite une origine multiple pour la feuille des *Adenia*, exige tout un enchaînement morphologique:

- apparition d'une glande pétiolaire,
- dédoublement de cette glande,
- apparition d'autres paires de glandes pétiolaires,
- apparition de glandes sub-marginales,
- disparition de la peltation de la feuille de fig. 90,

et, dans des genres différents, une évolution convergente des types foliaires. Ces apparitions et dédoublements de glandes n'en expliquent pas la valeur morphologique: il conviendrait, dans cette hypothèse, d'attribuer aux glandes un rôle purement physiologique d'organes apparus "pour favoriser une excrétion".

Notons également que le second schéma évolutif ne s'accorde pas avec la phytogéographie de ces genres. Le genre *Tryphostemma* est endémique de l'Afrique tropicale; le genre *Adenia* se rencontre en Afrique, à Madagascar, aux Indes, en Asie du Sud-Est et en Indonésie, mais son origine africaine fait peu de doute. Il

est d'ailleurs vraisemblable qu'il provient d'un ancêtre qui lui est commun avec le genre *Tryphostemma*. On comprend mal qu'une forme qui serait primitive dans cette hypothèse, celle de l'*A. Poilanei* Cusset, ne se rencontre qu'au Viêt-Nam du Nord, zone la plus récemment occupée par le genre, et au Gabon, (*Adenia* sp., *Le Testu* 7296 et 7850)¹.

Il ne peut s'agir de localités relictuelles et il faut convenir qu'une distribution aussi disjointe n'est certes pas en faveur de la seconde hypothèse.

Il semble donc que l'on ait de fortes présomptions pour admettre la validité du premier schéma évolutif plutôt que celle du deuxième. Indiquons aussi que les genres de la tribu des Paropsiodées, arbres que l'on place soit dans les Passiflora-cées, soit dans les Flacourtiacées, ont des feuilles à glandes marginales et à glandes pétiolaires nettes (voir Cusset 1964), c'est-à-dire du type de fig. 81. Ce type apparaît comme coïncidant avec un port primitif, arborescent et non lianescent.

L'étude de la feuille des *Passiflora* va nous permettre de préciser cette opinion. Examinons tout d'abord les feuilles du sous-genre *Astrophea* (DC.) Mast., et plus précisément de sa section *Astrophea*². Cette section renferme les seules formes arborescentes du genre *Passiflora*, et il y a de nombreuses raisons pour la considérer comme la plus primitive de ce genre (absence de vrille³, inflorescence non contractée, filaments coronariens de forme spéciale, styles non soudés, etc.) ce que corrobore son aire de répartition (fig. 75).

Passiflora ovata Martin ex DC. a des feuilles pourvues d'un pétiole bi-glandulaire et d'un limbe ovale, penninerve. Chaque nervure d'ordre 2 se termine au niveau d'une glande marginale. *P. emarginata* Humb. et Bonpl. lui ressemble beaucoup, à cela près que les glandes pétiolaires et les glandes marginales du *P. ovata* s'y trouvent en position sub-marginale. Un troisième type foliaire se rencontre chez *P. frutescens* Ruiz et Pavon ex Killip, les glandes basales étant en position pétiolaminaire et les marges portant des glandes.

Ces formes foliaires, les seules de la section *Astrophea*, correspondent à ce que nous avons représenté en fig. 81 et 94, le type de *P. frutescens* étant intermédiaire. Il est important de noter combien les formes foliaires de la section la plus primitive (d'après la fleur, l'inflorescence, le port et l'aire phytogéographique) des *Passiflora* sont proches de celles que nous avions de fortes présomptions de tenir pour primitives dans les genres *Adenia* et *Tryphostemma* et de celle des Paropsiodées, tribu qui regroupe des genres arborescents à fleur moins évoluée que celles des Passiflora-cées sensu stricto.

Une autre section du sous-genre *Astrophea* (DC.) Mast. paraît proche du type ancestral des *Passiflora*, la section *Pseudoastrophea* (Harms) Killip. *Passiflora citrifolia* (Juss.) Mast. a une feuille identique, quant à son architecture, à celle du *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl., c'est-à-dire du type de fig. 81. *Passiflora candida* (Poepp. et Endl.) Mast. a également des feuilles de ce type, mais parfois dépourvues de glandes pétiolaires, ce qui est le cas général dans le *P. haematostigma* Mast. et souvent le cas du *P. phaeocaula* Killip. Le *P. hexagonocarpa* Barb. Rodr. a un pétiole démunie de glandes, mais celles-ci sont intégrées à la base du limbe, de

¹L'*Adenia peltata* Schinz, endémique malgache, a des feuilles peltées, mais d'un type que nous verrons ultérieurement, qui lui est commun avec l'*A. aspidophylla* Harms.

²Section *Euastrophea* de Killip (1938), à laquelle nous donnons un nom conforme au "Code de la nomenclature".

³Sur ce point, voir Cusset (1968).

chaque côté de la nervure principale; une forme de transition entre cette espèce et le *P. haematostigma* Mast. est fournie par le *P. faroana* Harms. Quant à la feuille du *P. costata* Mast., elle est peltée à la base, mais non par les glandes pétiolaires intégrées au limbe (cas de l'*Adenia Poilanei* Cusset), car son pétiole est bien muni de ces glandes. L'examen des divers schémas joint aux arguments que nous avons cités, nous amène à conclure quant au sens de l'évolution parmi ces types foliaires. Il semble ne faire aucun doute quant à la primitivité du type de fig. 81 et au caractère évolué des types des fig. 83, 89, 90, 86, 92, 94 et 95.

1.1.5.2. Feuilles composées lobées, ou entières

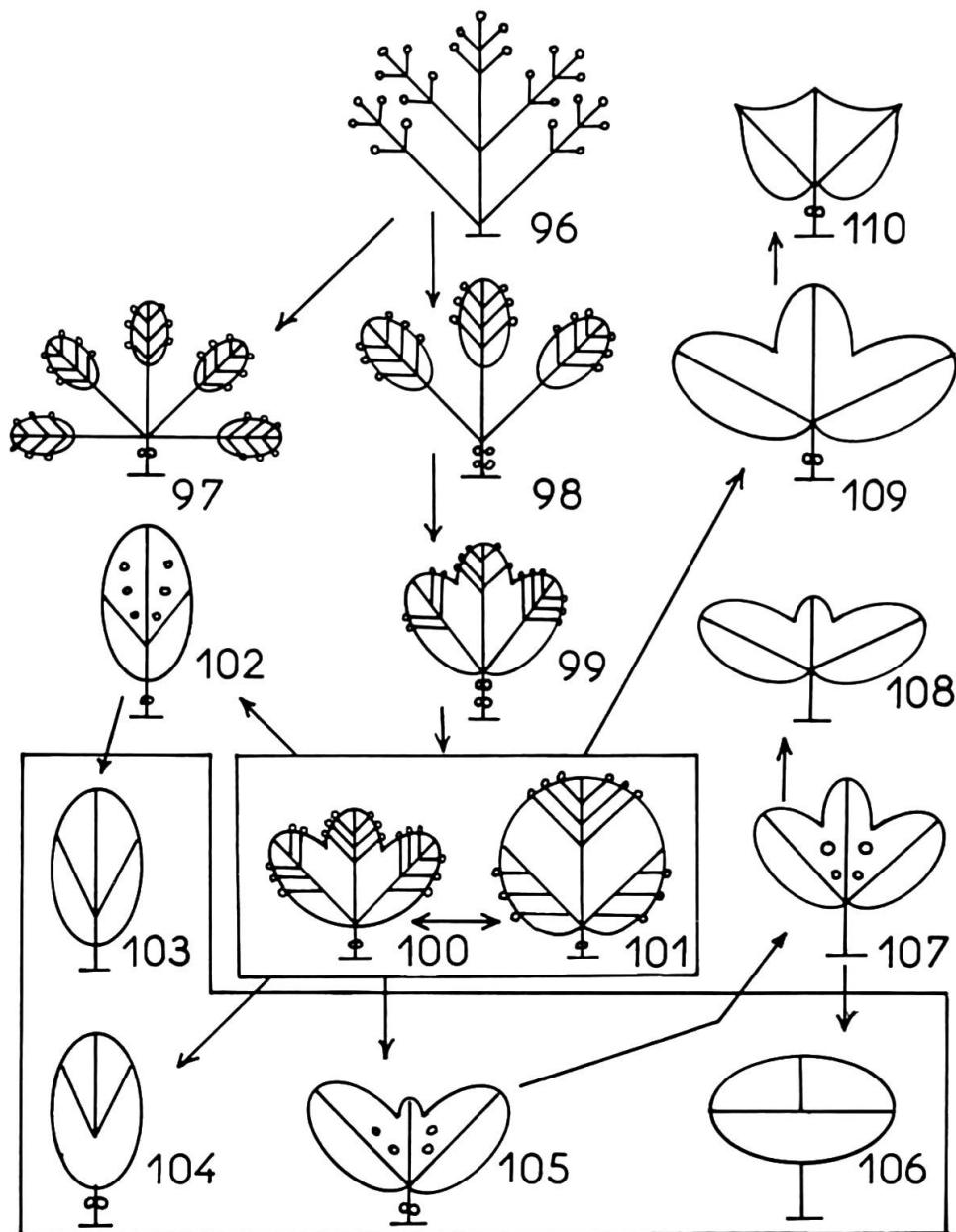
Parmi les *Passiflora* de la section *Decaloba* (DC.) Mast., on rencontre deux passiflores (*P. Berteriana* Balb. ex DC. et *P. heterophylla* Link) qui en constituent la série *Heterophyliae* Killip, et dont la forme foliaire est très remarquable. Elles ont un pétiole dépourvu de glande, surmonté d'un limbe composé à 3, 5 ou parfois 7 folioles. Ces folioles sont, elles-mêmes, composées de foliolules. Cette forme foliaire est analogue à celle que nous avions vue chez le *Clematis lasiandra* Maxim. On en trouvera une représentation dans Urban (1930), sous le nom de *P. coarctata* Urb. et Ekm. (= *P. Berteriana* Balb. ex DC.).

Passiflora deidamoides Harms, seule espèce du sous-genre *Deidamoides* (Harms) Killip, a un pétiole muni de 2 ou 4 glandes, portant un limbe trifoliolé, chaque foliole possédant des glandes marginales innervées par les nervures d'ordre deux des folioles (fig. 98). *Passiflora cirrhiflora* Juss., seule espèce du sous-genre *Polyanthea* (DC.) Killip, a une feuille composée palmée, à 5-7 folioles, avec un pétiole bi-glanduleux (fig. 97). *Passiflora pedata* L. a un type foliaire voisin, mais sa foliole terminale est entière, alors que les folioles latérales sont trilobées.

Ce sont là les seules feuilles composées du genre *Passiflora*. Il est certain qu'elles sont, typologiquement, voisines les unes des autres. Il n'y a aucune difficulté à rapprocher le type foliaire du *P. cirrhiflora* Juss. de celui du *P. deidamoides* Harms. Les feuilles bipennées, à foliolules uninerviées, des passiflores de la série *Heterophyliae* Killip y sont moins immédiatement rattachables. Heureusement, il s'agit d'espèces hétérophylles et elles montrent parfois des feuilles à folioles non composées (et même exceptionnellement des feuilles simples: cf. Plumier 1757 tab. 139, fig. 1). Lorsque ces feuilles sont une seule fois composées, les folioles possèdent des nervures d'ordre 1 et 2, et celles d'ordre 2 se terminent au niveau de glandes marginales. Les glandes marginales apparaissent ainsi comme des témoins, dans cette espèce, des foliolules qui existent dans un état plus divisé.

Autrement dit, l'alternative que nous n'avions pu résoudre lors de la discussion sur l'évolution foliaire des *Adenia* — les glandes ont-elles une valeur morphologique ou une valeur purement physiologique? — les passiflores de la série *Heterophyliae* nous permettent de la résoudre. Dans le genre *Passiflora*, les glandes¹ ont plus qu'une valeur physiologique; elles sont des marqueurs morphologiques.

¹ Rappelons que nous ne parlons, pour l'instant, que des glandes marginales, dont nous avons vu l'homologie avec les glandes pétiolaires et les glandes submarginales.



Types foliaires de quelques Passifloracées

96, *Passiflora heterophylla* Lam.; 97, *P. cirrhiflora* Juss.; 98, *P. deidamoides* Harms; 99, *Tryphostemma trilobum* Bolus; 100, *Passiflora coerulea* L.; 101, *Adenia Chevalieri* Gagnep.; 102, *Passiflora mollis* H. B. K.; 103, *Passiflora Cookii* Killip; 104, *Adenia firiagalavensis* Harms; 105, *Passiflora coriacea* Juss.; 106, *P. porphyretica* Mast.; 107, *P. biflora* Lam.; 108, *P. indecora* H. B. K.; 109, *P. coerulea* L.; 110, *P. celata* Cusset.

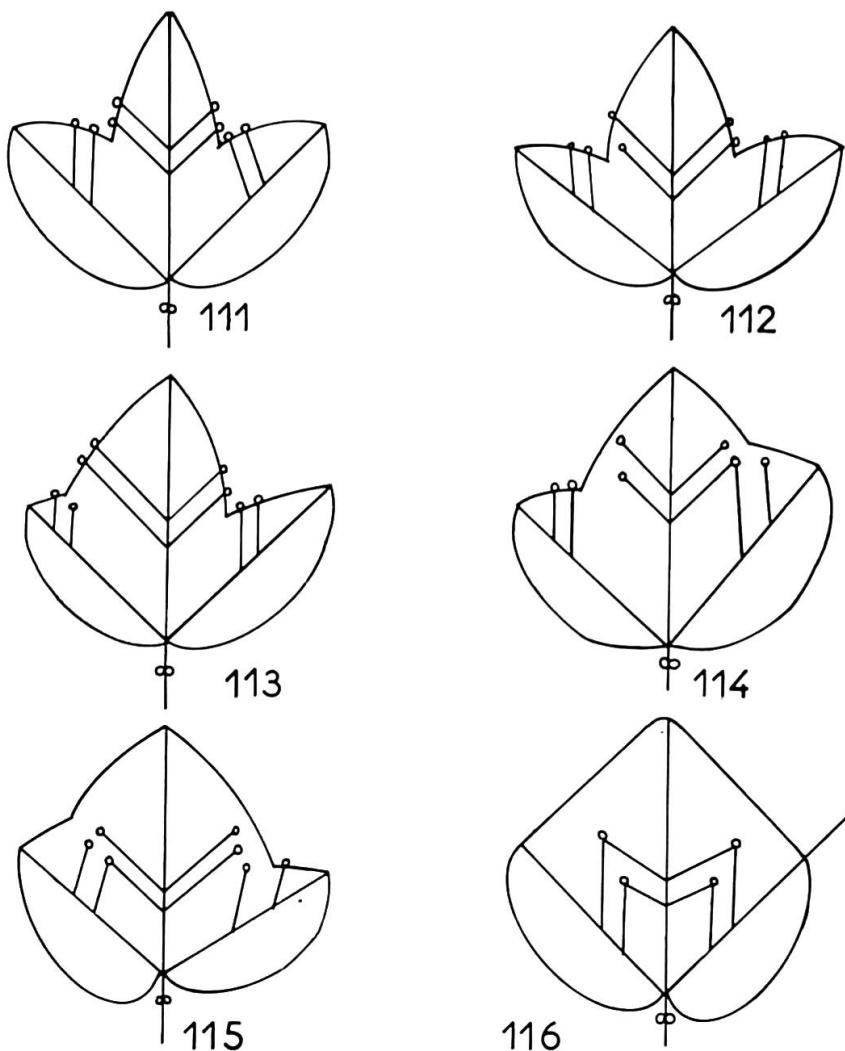
Les feuilles trilobées à glandes marginales et une ou deux paires de glandes pétiolaires sont fréquentes chez les passiflores. Envisageons d'abord celles munies seulement de glandes pétiolaires et marginales (fig. 99 et 100). En morphologie comparée, on peut aisément les rapprocher du type foliaire de *P. cirrhiflora* Juss., comme nous avions rapproché les feuilles du *Vitis Pagnucii* Romanet et de l'*Amelopsis heterophylla* Sieb. et Zucc. Cela est d'autant plus autorisé qu'il existe des intermédiaires entre les types foliaires des fig. 98 et 99. Les feuilles de l'*Adenia digitata* Burtt-Davy, très profondément lobées, ont des lobes eux-mêmes lobés, chacun de ces lobes secondaires étant l'homologue d'une foliolule du *P. cirrhiflora* Juss.

Remarquons que le type foliaire de fig. 99 (ou de fig. 100, qui en est très voisin) se rencontre également dans le genre *Tryphostemma* (*T. trilobum* Bolus par exemple) et dans le genre *Adenia* (*A. Chevalieri* Gagnep.). Dans les mêmes espèces qui présentent ces types foliaires, on rencontre fréquemment une feuille "simple, entière", souvent cordée à la base. Il ne faudrait pas l'homologuer aux feuilles simples entières que nous avons examinées dans le chapitre 1.1.5.1. En effet, les deux nervures basales d'*Adenia Chevalieri* Gagnep. sont munies de nervures secondaires et ce sont ces dernières qui se terminent au niveau des glandes marginales fig. 101. Au contraire, dans les *Adenia* représentés en fig. 81-95, les deux nervures basales sont des nervures secondaires de la nervure médiane et se terminent elles-mêmes au niveau des glandes marginales. Il y a homologie entre les territoires innervés par les deux nervures basales de la feuille de l'*Adenia Chevalieri* Gagnepain et les lobes latéraux de la feuille trilobées du *Passiflora coerulea* L., mais chacun de ces lobes (ou de ces territoires) est l'homologue du limbe entier des *Adenia* du chapitre 1.1.5.1. Nous pouvons dresser un parallèle avec ce que nous avions vu pour la feuille des *Acer*, la feuille de l'*A. carpinifolium* Sieb. et Zucc. étant l'homologue d'un lobe de la feuille de l'*A. Pseudoplatanus* L. Les feuilles des types des fig. 100 et 101 sont entièrement homologues, la feuille du type de fig. 101, apparaissant entière, étant potentiellement une feuille trilobée, et en ayant la valeur morphologique.

Du point de vue typologique, on peut, également, établir une série entre les types du *Passiflora mollis* H. B. K. et du *Passiflora indecora* H. B. K., en plaçant à proximité des feuilles telles que celles du *P. Cookii* Killip et du *P. porphyretica* Mast. (fig. 102, 107, 108, 106, et 103). Pour en saisir le sens phylogénétique, il importe de savoir si c'est la présence, ou l'absence, de glandes laminaires en V qui est primitive. Nommons-les glandes commissurales (voir Cusset 1964). En s'adressant à des feuilles du type de fig. 100, nous en saisirons rapidement la valeur.

La feuille du *P. coerulea* L. est, dans la plante adulte, 5-7-lobée et caractérisée par des glandes marginales très visibles au niveau des sinus entre les lobes. Pendant la première année de vie de la plante, la feuille est entière ou trilobée, avec de nombreuses formes intermédiaires. Nous avons schématisé, fig. 111-116, quelques uns de ces aspects.

Fig. 111 correspond à une feuille trilobée typique, comme celles de la base des rameaux latéraux de la plante adulte. Fig. 112 et 113 montrent deux cas où l'une ou plusieurs de ces glandes marginales se rencontrent en position sub-marginal. Fig. 114 et 115 représentent des feuilles où la plupart des glandes marginales de fig. 111 sont en position sub-marginal. Il est important de noter (lobes de droite de fig. 114, lobes de gauche de fig. 115) que ces glandes peuvent venir au contact les unes des autres et confluer, prenant l'apparence d'une glande laminaire unique.



111-116, feuilles de *Passiflora coerulea* L.
Schémas d'après des cultures issues de graines.

Cette dernière conserve cependant une innervation double. Dans une feuille physiologiquement non lobée comme celle de fig. 116 (mais morphologiquement trilobée), toutes les glandes sont intégrées au limbe et apparaissent en position commissurale, marquant les limites entre les trois lobes potentiels de cette feuille. Il ne semble pas possible d'envisager que la feuille de fig. 116 soit la plus primitive et la feuille de fig. 111 la plus évoluée. Un tel sens phylogénétique impliquerait, outre l'individualisation des lobes latéraux, une division en deux parties des glandes commissurales, puis leur migration en position marginale. Il serait, également, difficile d'expliquer la vascularisation double des glandes commissurales.

Nous admettrons donc que les glandes commissurales sont homologues chacune de deux glandes marginales fusionnées, ce qui revient à affirmer que le sens de l'évolution va du type de fig. 111 vers celui de fig. 116. La feuille du type de fig. 102 identique comme structure, à celle de fig. 116, apparaît alors comme étroitement apparentée à celle de fig. 100. Il en résulte que nous pouvons maintenant tracer une série évolutive partant de la feuille du type de fig. 96 pour aboutir à celle du type de fig. 108. Nous avons, en effet, montré en un premier temps que l'évolution allait du type de fig. 96 à celui de fig. 100, puisque le type de fig. 102 est le plus étroitement voisin de celui de fig. 100, dans la série des fig. 102, 105, 107, 108, 106, 103.

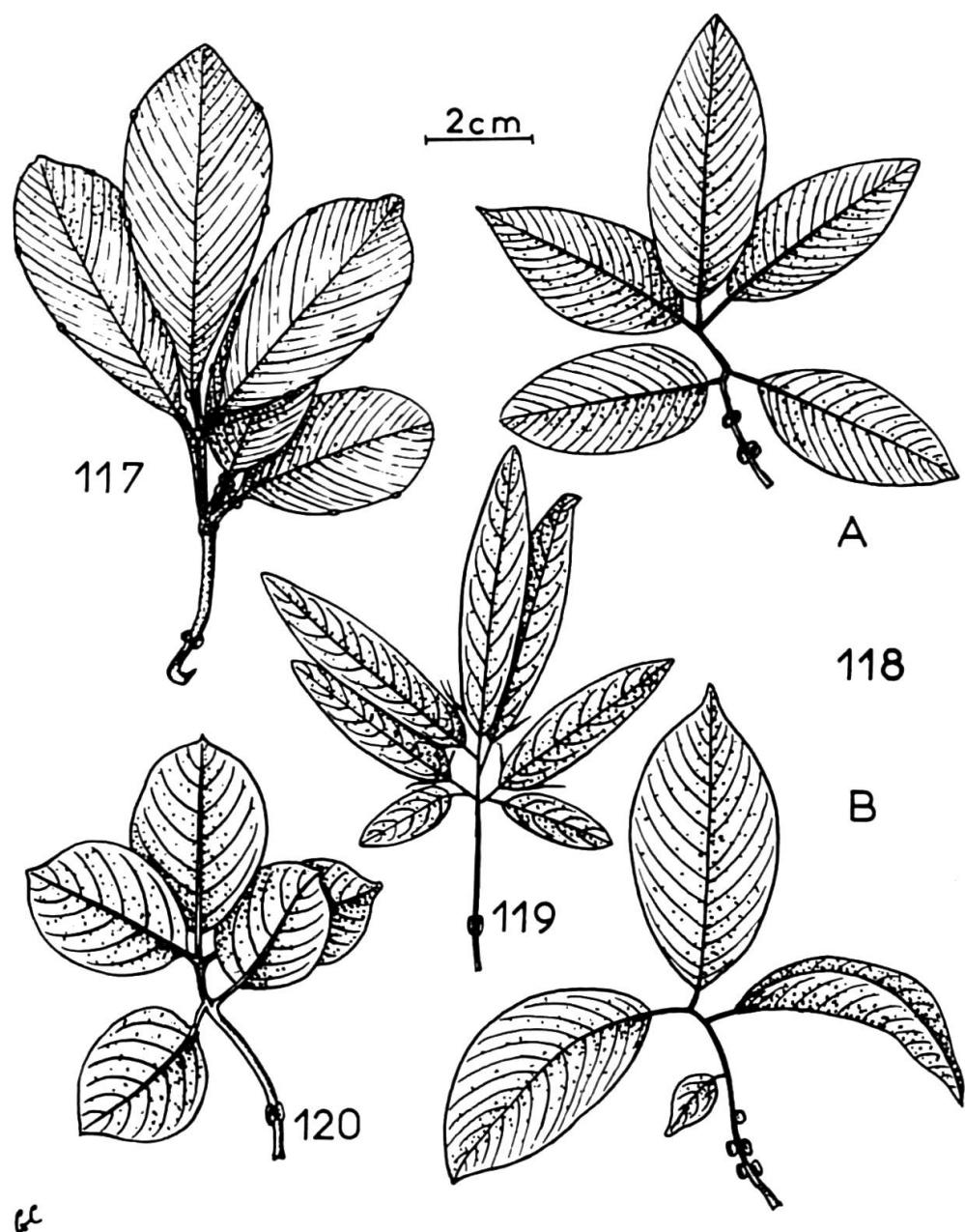
On comprend alors la position phylogénétique de quelques autres types foliaires. La feuille du *Passiflora coriacea* Juss. ressemble à celle du *P. biflora* Link., mais elle est peltée. (C'est par erreur que Troll, 1939: fig. 1351, VI, la figure dépourvue de glandes laminaires, tout comme Harms 1925: fig. 230 A, d'ailleurs.) La feuille de quelques passiflores asiatiques (*P. celata* Cusset, *P. perpera* Mast. in Hook., *P. jugorum* W. W. Sm., etc.) en diffère par l'absence de glandes laminaires.

Certains *Adenia* peuvent être rapprochés de ces types foliaires. L'*Adenia lobata* Engl., comme ses proches parents, l'*A. Letouzeyi* de Wilde et l'*A. Miegei* Aké Assi, a une feuille proche du type de fig. 101, mais les glandes marginales sont en position sub-marginale et assez réduites. Une feuille homologue, mais peltée (type de fig. 104) nous est fournie par les *A. firingalavensis* (Drake) Harms et *A. peltata* Schinz, espèces malgaches, et par l'*A. aspidophylla* Harms, du Cameroun; nous avions déjà noté que ces feuilles (nous pouvons maintenant préciser: à valeur potentielle trilobée), bien que d'un aspect semblable, ne sont pas les homologues de la feuille de l'*A. Poilanei* Cusset (fig. 90). Le *Passiflora paulensis* Killip a une feuille semblable à celle de l'*A. aspidophylla* Harms. On note combien l'aire de ce type foliaire (fig. 104) est disjointe. Joint au fait que ce type s'est réalisé dans deux genres différents, ceci implique qu'il s'agit d'un type secondairement apparu, ce qui est conforme au sens de l'évolution que nous avons déjà dégagé.

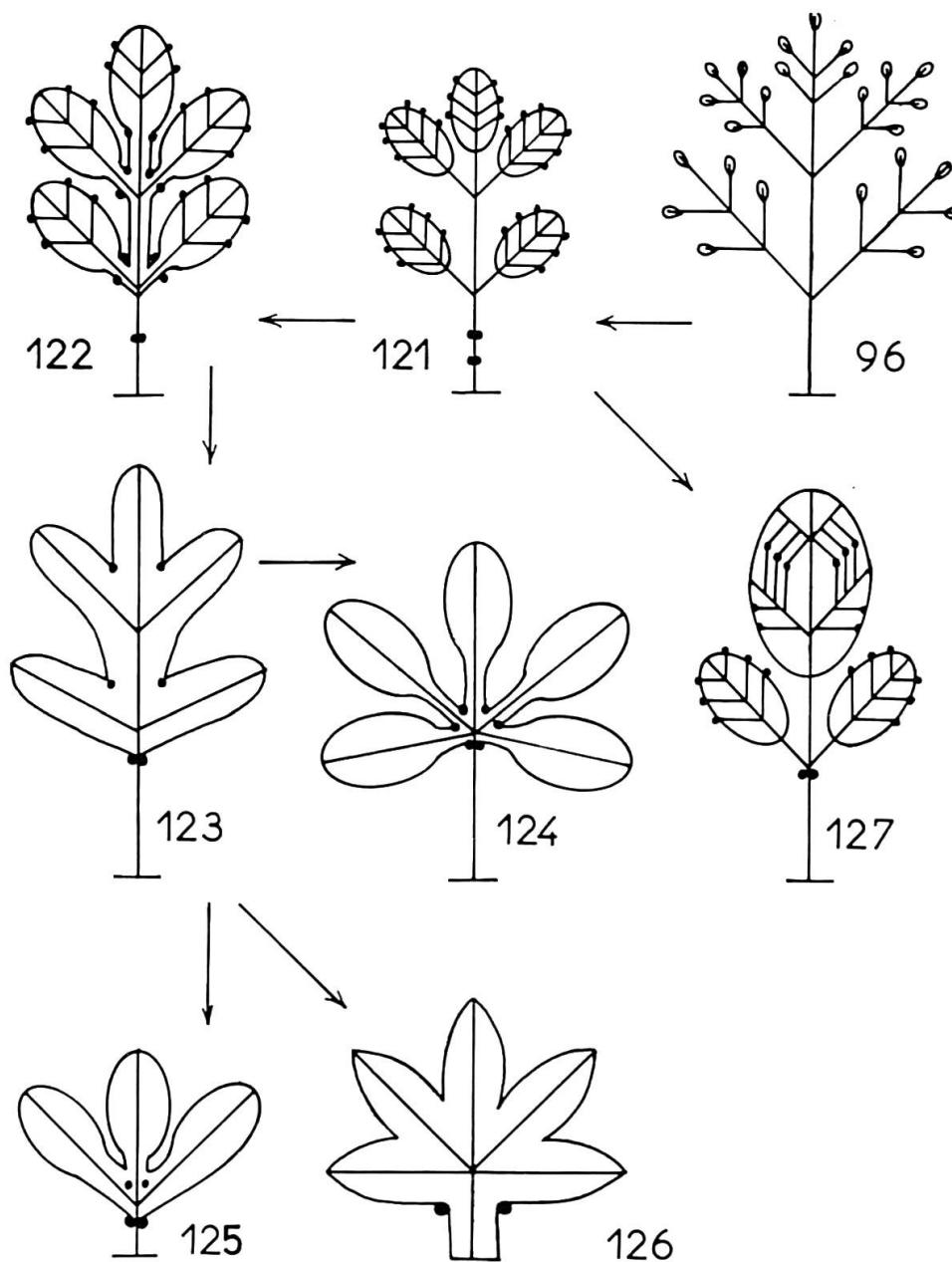
Le genre *Deidamia* présente des feuilles composées pennées (malgré son nom, le *D. bipinnata* Tul. n'est qu'une fois penné), à 5 ou 7 folioles (fig. 118). Le *Deidamia setigera* Tul. est très remarquable par la présence, à la partie marginale basale de ses folioles, de "soies" (fig. 119). Il s'agit de glandes allongées, semblables à celles que l'on rencontre fréquemment dans le genre *Impatiens*, et homologues des glandes marginales du *D. alata* du Petit-Thouars. Cette dernière espèce n'a qu'en apparence une feuille composée: une mince décurrence laminaire borde les pétiolettes et rejoint les folioles entre elles. Les glandes "pétiolulaires" y sont, en réalité, des glandes marginales et les "pétiolules", eux-mêmes, la base cunéiforme des folioles.

Les fig. 123, 124, 124bis et 126 nous présentent d'autres *Adenia* typologiquement apparentés, du point de vue feuille, aux *Deidamia*. L'*Adenia pinnatisecta* Craib, 5-pinnatilobé, a des glandes pétio-laminaires et des glandes submarginales dans les sinus séparant les lobes (fig. 123). Le rapprochement avec le type foliaire du *Deidamia alata* du Petit-Thouars permet d'en comprendre la valeur. Ce sont des glandes commissurales, homologues de celles dont nous avons vu l'origine dans le *Passiflora coerulea* L. (fig. 111-116). L'*Adenia palmata* (Link) Engl. a un type foliaire semblable (fig. 125) mais réduit à 3 folioles¹. D'autres *Adenia* (*A. senensis*

¹ Les glandes marginales des sinus foliaires de certaines Euphorbiacées (voir *Aleurites cordata* R. Br., Schnell et al. 1963: fig. 14) ont une tout autre valeur. Il s'agit de glandes homologues des glandes marginales du *Passiflora coerulea* L.



Feuilles du genre *Deidamia*
117, *D. alata* du Petit-Thouars; 118 A et B, *D. bipinnata* Tul.; 119, *D. setigera* Tul.; 120, *D. bicolor* Perr.



Types foliaires de quelques Passifloracées
 96, *Passiflora heterophylla* Lam.; 121, *Deidamia bipinnata* Tul.; 122, *D. alata* du Petit-Thouars;
 123, *Adenia pinnatisecta* Craib; 124, *Adenia Welwitschii* (Mast.) Engl.; 125, *A. palmata* (Lam.)
 Engl.; 126, *A. Wilmsii* Harms; 127, *Adenia* sp. (Vasse 448).

(Klotzsch) Engl., *A. Perrieri* Claverie, etc.) sont du type de l'*A. pinnatisecta* Craib, avec une nervation palmée, et non pennée. L'*A. Wilmsii* Harms, enfin, palmatilobé comme les précédents, s'en distingue par l'absence de glandes commissurales et une alation nette du pétiole¹ (fig. 126).

Un autre *Adenia*, du Mozambique, correspondant probablement à une espèce non décrite² et connu par le seul exsiccatum Vasse 448, possède des glandes commissurales. Mais toutes les glandes marginales ont conflué en position commissurale et il en résulte tout un alignement de glandes commissurales, analogue à celui que nous avions vu dans les *Passiflora* à feuille du type de fig. 102.

Des alignements de glandes commissurales de ce type, entraînant non pas une disposition en V des glandes laminaires, mais une disposition en plusieurs V superposés, ne sont pas rares dans le genre *Passiflora*. On les rencontre, par exemple, dans le *P. Eberhardtii* Gagnepain (fig. 126 bis).

Ils existent aussi dans quelques *Passiflora* du type de *P. tuberosa* Jacq., mais ils se manifestent alors sur chacune des deux folioles latérales, la médiane étant minime et pouvant même disparaître comme dans certaines feuilles du *P. Maximiliana* Bory (fig. 128). Il y a là un phénomène analogue à celui que nous avons vu à propos des *P. biflora* Lam. et *P. indecora* H. B. K. (fig. 107 et 108). En réalité, et malgré leur très grande ressemblance, les types foliaires des fig. 107 et 128 ne sont pas entièrement homologues. Un lobe latéral du type de fig. 107 correspond à une foliole du type de fig. 98 (de *P. deidamiooides* Harms); un lobe latéral du type de fig. 127 bis correspond à la totalité de la feuille du type de fig. 122 (de *Deidamia alata* du Petit-Thouars), elle-même plus complexe que celle du type de fig. 98.

La comparaison des types foliaires du *P. quadrangularis* L. (fig. 129) et d'un "P. sp."³ nous amène à un fait tout à fait comparable: un lobe du "P. sp." (fig. 130) est l'homologue de la feuille entière du *P. quadrangularis* L.

En examinant les types foliaires du *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl. (fig. 81) et du *Passiflora deidamiooides* Harms (fig. 98), on voit de la même façon qu'un lobe du second est l'homologue de la feuille entière du premier, et, par conséquent, que la feuille du *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl. est homologue d'une foliole, composée de foliolules, du *Passiflora heterophylla* Lam. (fig. 96). Il existe, effectivement, un *Tryphostemma*, le *T. Schlechteri* Harms (voir Cusset 1964: tab. 4 fig. 6), dont la feuille est voisine de celle du type de fig. 96: bien qu'elle ne soit pas composée, on y reconnaît aisément les territoires homologues des folioles du type de fig. 96 notamment dans ses lobes basaux eux-mêmes lobés.

¹Notamment du point de vue phytogéographique, il convient d'opérer ce rapprochement, plutôt que de le faire avec l'*A. lobata* Engl. ou l'*A. Chevalieri* Gagnep. Typologiquement, les deux sont possibles.

²A. et R. Fernandes, dans leur révision des Passifloracées du Mozambique (1958), ne citent pas cet échantillon.

³Cette passiflore a été reçue d'Adiopodoumé sous le nom de *P. indica*, binôme dont nous n'avons pu trouver l'auteur. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une forme horticole du *P. quadrangularis* L. ou de l'un des très nombreux hybrides de ce genre, hybrides horticoles souvent non décrits dans les ouvrages de systématique (*P. Decaisneana* Hort., *P. Allardii* Hort., *P. "Impératrice Eugénie"* Hort., etc.).

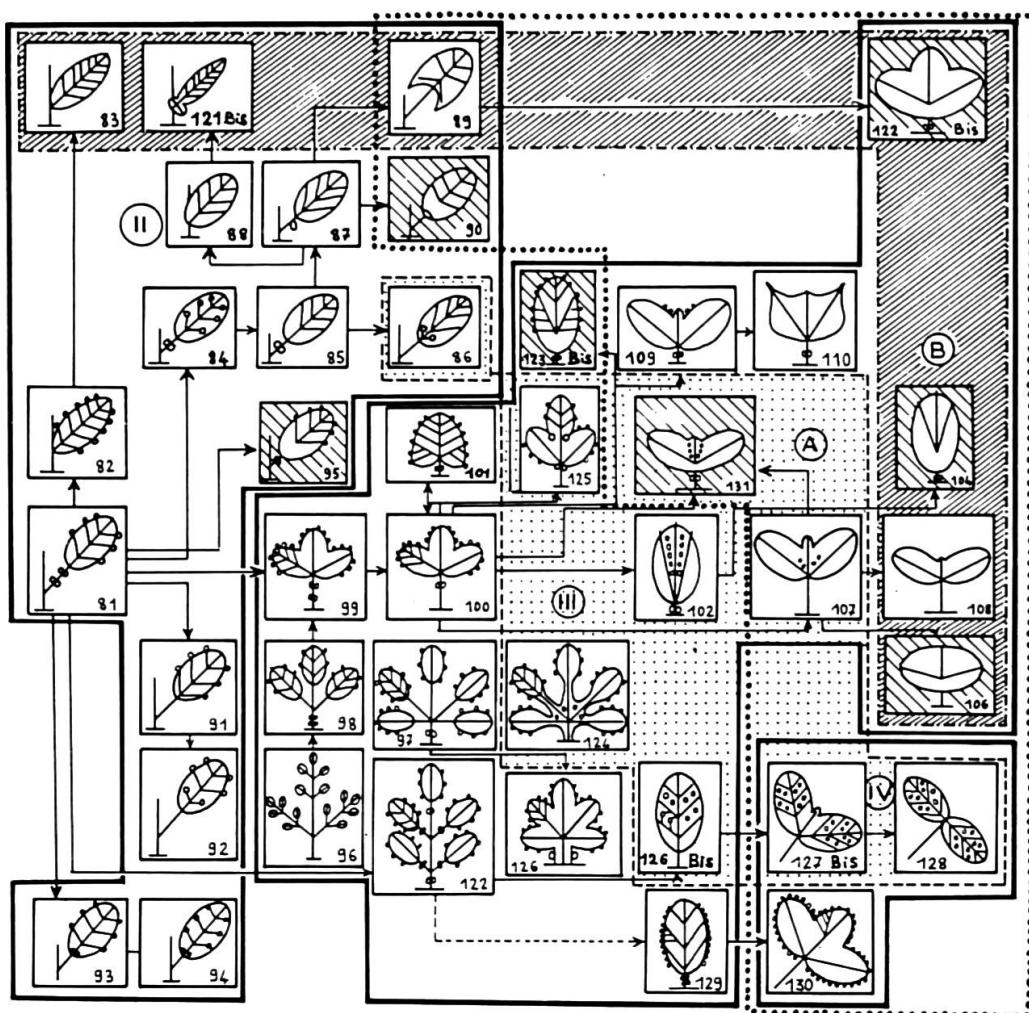


Tableau général des formes foliaires des Passifloracées (voir aussi les légendes précédentes, p. 36, 40, 44 et 45):

121bis, *Adenia huillensis* A. et R. Fernandes; 122bis, *A. globosa* Engl.; 123 bis, *A. firingalavensis* Harms; 126 bis, *P. Eberhardtii* Gagnep.; 127 bis, *P. tuberosa* Jacq.; 128, *P. Maximiliana* Bory; 129, *P. quadrangularis* L.; 130, *P. indica* Hort.; 131, *P. coriacea* Juss. Le pointillé A désigne les feuilles à glandes commissurales, le tireté serré B les feuilles dépourvues secondairement de glandes, le tireté lâche les feuilles peltées; les gros points encadrent les types foliaires dont la partie basale est relativement développée; les chiffres romains II, III et IV correspondent aux groupes phylogénétiques.

1.1.5.3. Conclusions

Il nous est maintenant possible de dresser un tableau cohérent de l'évolution de la feuille des Passifloracées. A la base, nous trouvons une feuille du type *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl., feuille dont nous avons vu qu'elle est l'homologue d'une foliole trifoliolulée du *Passiflora heterophylla* Lam., ensemble que nous qualifierons de type zéro. On peut alors regrouper en trois grandes catégories tous les types foliaires que nous avons vus, catégories que nous nommerons II, III et

IV¹. A l'intérieur de chacune de ces catégories, on retrouve les filiations morphologiques dont nous avons déjà discuté, et qui sont schématisées dans les fig. 81-95 pour II, dans les fig. 96-110 et 121-127 pour III. Les passages entre ces catégories se retrouvent au niveau des contacts 81-96 (ou 81-99 qui est équivalent) et 126 bis-127 bis.

Plusieurs mécanismes de l'évolution foliaire des Passifloracées nous apparaissent alors:

- tendance des glandes pétiolaires à s'intégrer au limbe (ou à être intégré par lui), puis à disparaître,
- passage des glandes marginales en position sub-marginale, puis disparition de ces glandes, précédée ou non de leur jonction sous forme de glandes commissurales,
- disparition progressive du lobe médian des formes trilobées, aboutissant à des feuilles "secondairement composées", du type de fig. 128,
- alation des pétiolules, puis des pétioles,
- extension de la partie basale du limbe, entraînant la peltation de la feuille, peltation apparue à plusieurs reprises dans la famille (fig. 104, 90, 95, 123 bis 131, 122 bis et 106).

1.1.6. *Conclusions*

La présence de glandes foliaires dans les Passifloracées, leurs migrations et leur disparition, nous ont permis d'envisager une évolution: feuille simple (fig. 81) → feuille "composée" (fig. 98) → feuille "simple" (fig. 126 bis) → feuille "composée" (fig. 128). La notion de feuille "simple" et "composée" nous apparaît donc comme très relative: ce qui existe, en réalité, ce sont des passages cycliques d'un de ces aspects à l'autre.

Dans les Bauhiniées, nous le voyons maintenant, le problème est très comparable. La feuille du type C n'est qu'une "pseudo-feuille composée", résultat d'un processus morphogénétique analogue à celui qui conduit au type de fig. 128 des Passifloracées. Il convient que nous nous demandions quelle est la valeur de ses "folioles" latérales. L'ontogénie et la morphologie comparée nous permettront de répondre à cette question. La très jeune feuille du *Bauhinia purpurea* L., où l'on remarque l'importance relative du "mucron", est d'abord vascularisée par une nervure médiane unique, celle qui innervé le "mucron". Rapidement trois paires de nervures d'ordre 2 apparaissent, en succession basipète. Alors que se développe le pétiole, ces nervures latérales voient s'adjoindre à elles des nervures d'ordre 3. On voit donc que chaque lobe latéral, homologue certain d'une "foliole" des feuilles "bifoliolées" de ce genre, n'est pas innervé par une nervure médiane complétée par des nervures d'ordre 3 qui lui seraient propres, mais par plusieurs nervures équivalentes. Chacune de ces nervures, avec ses émissaires, correspond à un territoire homologue au territoire entourant une nervure latérale du *Passiflora Eberhardtii* Gagnep., c'est-à-dire à une feuille du *Passiflora haematostigma* Mart.

¹ La raison du choix de ces nombres sera explicitée au chapitre 2.2.1.

En ce qui concerne le "mucron" terminal, deux cas se présentent: ce mucron peut posséder la totalité des nervures latérales de la nervure médiane (cas du *Bauhinia aurea* Léveillé, étudié par Tran Thi Tuyet-Hoa, du *B. Havilandii* Merr., du *B. grandiflora* Juss. in Poir.), et le "mucron" est alors l'homologue d'un de ces territoires. Le "rudimentaires Blattende" du *Zygophyllum Fabago* L. (voir Troll 1939: fig. 1371) est dans le même cas.

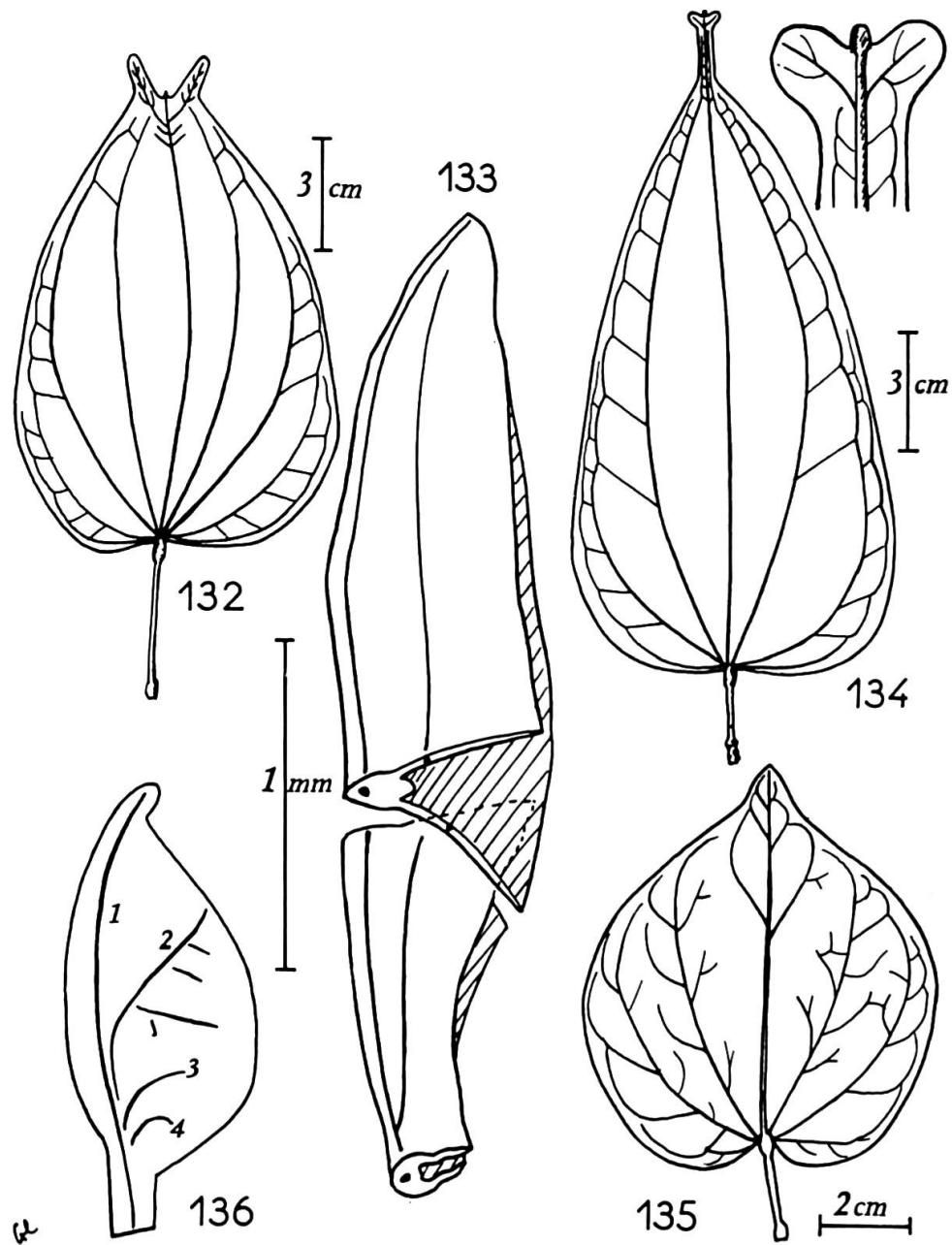
Dans d'autres cas (*B. tenuiflora* Watt ex C. B. Clarke, *B. pennicilliloba* Pierre ex Gagnep. etc.), le "mucron" ne correspond qu'à la subdivision terminale de ce territoire, subdivision homologue de la foliole terminale du *Passiflora heterophylla* Lam. Les portions latérales du territoire forment alors la partie interne des "lobes" latéraux de la feuille (voir fig. 43 et 47).

La valeur multiple du "mucron" se manifeste clairement dans des *Bauhinia* amazoniens (type VII de Cusset 1966): *B. confertiflora* Benth. in Mart., *B. Huberi* Ducke, *B. longicuspis* Spruce ex Benth. in Mart. et *B. viridiflorens* Ducke. Le territoire terminal, homologue de la foliole terminale du *Passiflora heterophylla* Lam., s'y montre composé d'un "mucron" caduc du deuxième type, et de deux véritables mucrons latéraux, homologues de foliolules latérales de cette foliole. L'ensemble de ce territoire correspond à celui innervé par la nervure médiane et ses nervures latérales dans les *Gigasiphon* (fig. 135), ou à son homologue dans les cotylédons des *Bauhinia* (fig. 139). La structure de la feuille, avec la grande importance des territoires des nervures latéro-basales par rapport à celui de la nervure médiane, n'est pas sans rappeler celle du *Morus mesozygia* Stapf (cf. Aubreville 1959, 2: tab. 5).

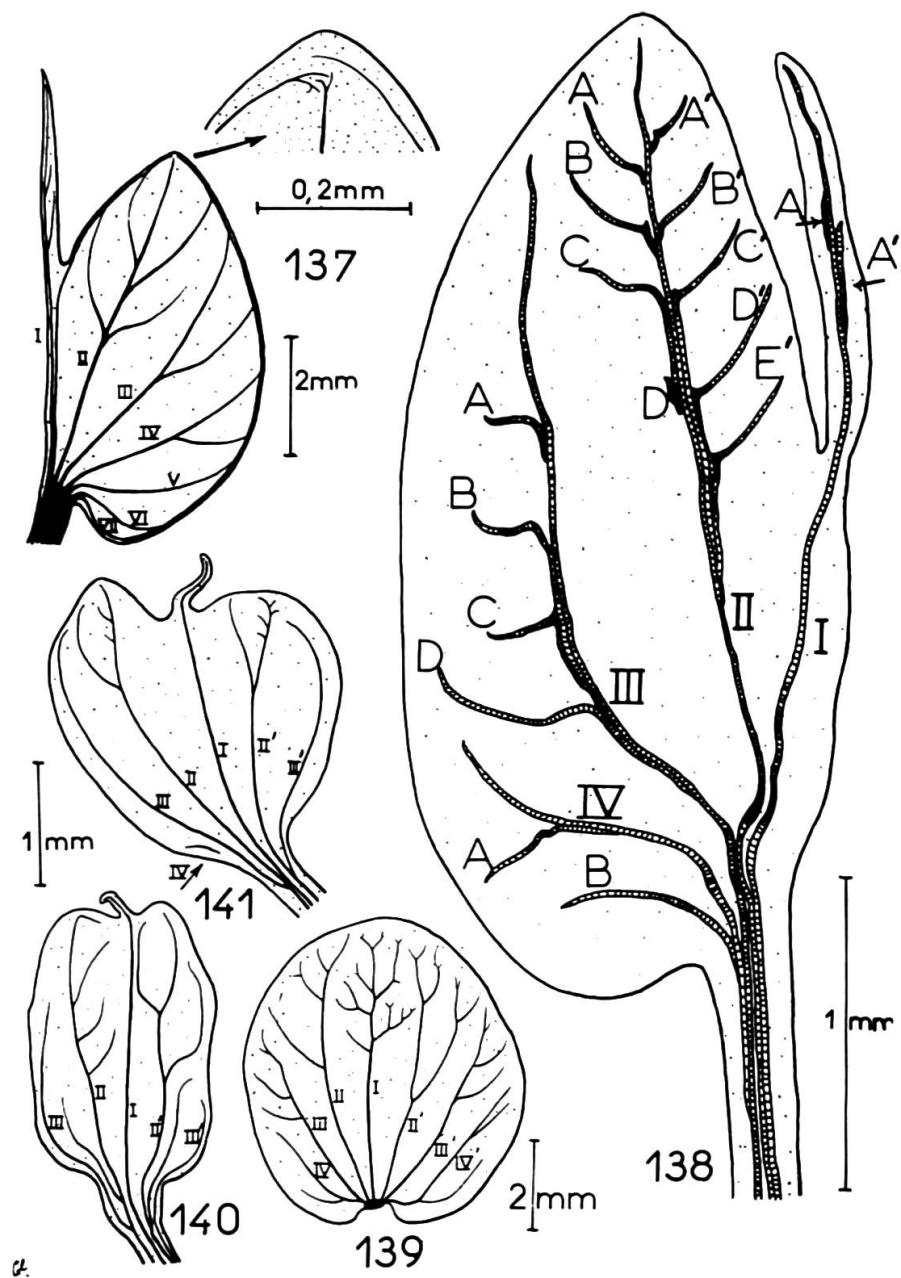
Les feuilles du type D (entières et dépourvues de "mucron") ne sont pas identiques à celles des *Gigasiphon*, comme la phytogéographie nous l'avait déjà montré. En effet, la réduction apicale qui les forme, à partir des feuilles du type A, peut affecter des feuilles à "mucron" à valeur de foliole (*B. Lecomtei* Gagnep. in Lec.) et leur nervure médiane apparaît non ramifiée, ou des feuilles dont le "mucron" est équivalent à la foliolule terminale de cette foliole, et les foliolules latérales se manifestent comme nervures secondaires rattachées à la nervure médiane (*B. calycina* Pierre ex Gagnep., *B. strychnifolia* Craib, etc.). Ces deux types nous sont présentés en fig. 59 et 55.

La feuille du type A, équivalent morphologique de la feuille "composée" du type C, est l'homologue de la feuille du *Passiflora Eberhardtii* Gagnep. (fig. 126bis) et, donc, de la feuille du *Passiflora heterophylla* Lam. Deux différences: la disposition palmée des nervures "basales", d'ordre 2, et la non-intégration, dans l'ensemble laminarisé, du "mucron", c'est-à-dire de la foliole (ou de la foliolule) terminale. Il est très remarquable de noter que l'anatomie pétioinaire des Bauhiniées (type XII de Petit 1887), aberrante parmi les Césalpinioidées, correspond à celle d'une feuille composée, et non d'une feuille simple (Acqua 1887, Morvillez 1919, Watari 1934). Watari les considère comme "a case of palmately compound leaves with many leaflets".

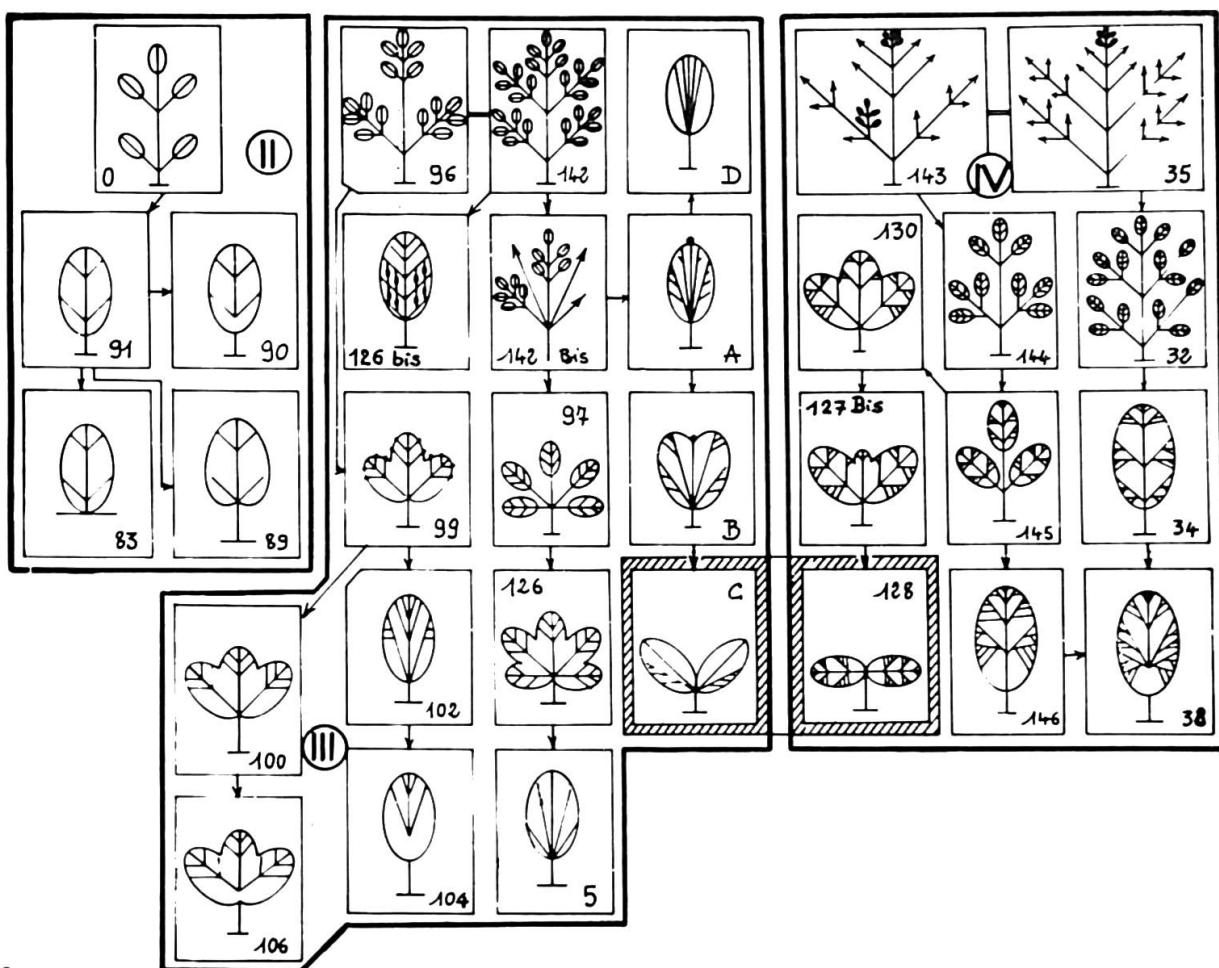
Les feuilles des clématites sont homologues aux feuilles du type de fig. 130 des passiflores (*P. indica* Hort.), celui-ci étant l'intermédiaire entre les types des fig. 145 et 146 chez les clématites, mais aussi proviennent (fig. 35) de feuilles plusieurs fois bipennées (et non trifoliolées à foliolules pennées). C'est, notamment, le cas des types de fig. 32 et 34 de ces Renonculacées. La feuille du *Spiraea opulifolia* (= *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.) représentée par H. Potonié (1912: fig. 130) est homologue du type de fig. 130 chez les passiflores. L'examen de sa nervation, restée ouverte, montre bien cette structure.



132, *Bauhinia confertiflora* Benth. in Mart.; 133, appendice terminal de la feuille du *Colophospermum mopane* (Kirk) Léon.; 134, *Bauhinia longicuspis* Spruce ex Benth.; 135, *Gigasiphon dolichocalyx* Merrill.; 136, *Cercis Siliquastrum* L. (d'après Slade 1957).



137, *Bauhinia aurea* Léveillé; 138, trachéogenèse foliaire du *Bauhinia grandiflora* Juss. in Poir.; 139, cotylédon du *Bauhinia purpurea* L.; 140-141, cataphylles du *B. purpurea* L.



Schémas de quelques types foliaires

A, *Bauhinia* à feuille "entièrè, mucronée"; B, *Bauhinia* à feuille "bilobée"; C, *Bauhinia* à feuille "bifoliolée"; D, *Bauhinia* à feuille non mucronée; O, foliole du *Passiflora heterophylla* Lam.; 1, *Acer Pseudoplatanus* L.; 5, *A. laevigatum* Wall.; 32, *Clematis lasiandra* Maxim.; 34, *C. acerifolia* Maxim.; 35, *C. Flammula* L.; 38, *C. smilacifolia* Wall.; 83, *Tryphostemma Baumii* Harms; 89, *Adenia hastata* (Harv.) Schinz; 90, *A. Poilanei* Cusset; 91, *Passiflora haematostigma* Mast.; 96, *P. heterophylla* Lam.; 97, *P. cirrhiflora* Juss.; 99, *Tryphostemma trilobum* Bolus; 100, *Passiflora coerulea* L.; 102, *P. mollis* H. B. K.; 104, *Adenia firinalavensis* Harms; 106, *P. porphyretica* Mast.; 126, *Adenia Wilmsii* Harms; 126 bis, *P. Eberhardtii* Gagnep.; 127 bis, *P. tuberosa* Jacq.; 128, *P. Maximiliana* Bory; 130, *P. indica* Hort.; 142-144, formes ancestrales hypothétiques; 145, *Clematis lasiandra* Maxim.; 146, *C. cirrhosa* L.

Les feuilles des *Acer* ont une architecture relativement simple: l'*A. carpini-folium* Sieb. et Zucc, correspond au type de fig. 91 chez les Passifloracées; les autres érables cités, aux types des fig. 99 et 102 chez les Passifloracées. Les feuilles des Vitacées, par contre, sont complexes. Une foliole d'*Ampelopsis orientalis* Pl. est un ensemble trifoliolé, chacune des foliolules étant l'homologue d'une feuille

du type de *P. haematostigma* Mart. La feuille des *Ampelopsis* et des *Vitis* étudiés est homologue de la feuille du *Clematis lasiandra* Maxim. (fig. 29) ou du *Clematis cirrhosa* L. (fig. 26).

Si nous prenons comme "unité morphologique provisoire" la foliolule du *Clematis Flammula* L. (fig. 35), nous constatons qu'un certain nombre de feuilles sont homologues à cette unité (groupe II). D'autres (groupe III) sont équivalentes à la totalité de la feuille de cette clématite; un troisième ensemble (groupe IV) a une structure telle que notre unité provisoire apparaît comme homologue d'une foliolule de ses feuilles composées ou du territoire d'une nervure tertiaire de ses feuilles simples. Nous sommes amené à concevoir les feuilles comme formées par un ou plusieurs territoires et à rejeter la notion de feuilles simple et composée, ces aspects phisonomiques n'ayant pas une valeur morphologique définie. Nous pouvons, en effet, dresser le tableau suivant:

une unité homologue:	Exemples observés			
	Feuille simple peltée	Feuille simple non peltée	feuille composée	feuille "secondairement composée" ¹
d'une feuille	+	+		
d'une foliole	+	+	+	
d'une foliolule	+	+	+	+

Il convient donc que nous nous interrogions sur trois points:

- cette "unité morphologique provisoire" est-elle une véritable unité ?
- l'"unité morphologique" peut-elle être caractérisée par la disposition de la nervation ?
- Quels sont les rapports entre ces "unités morphologiques" et les glandes pétiolaires ?

1.2. La notion de métamère

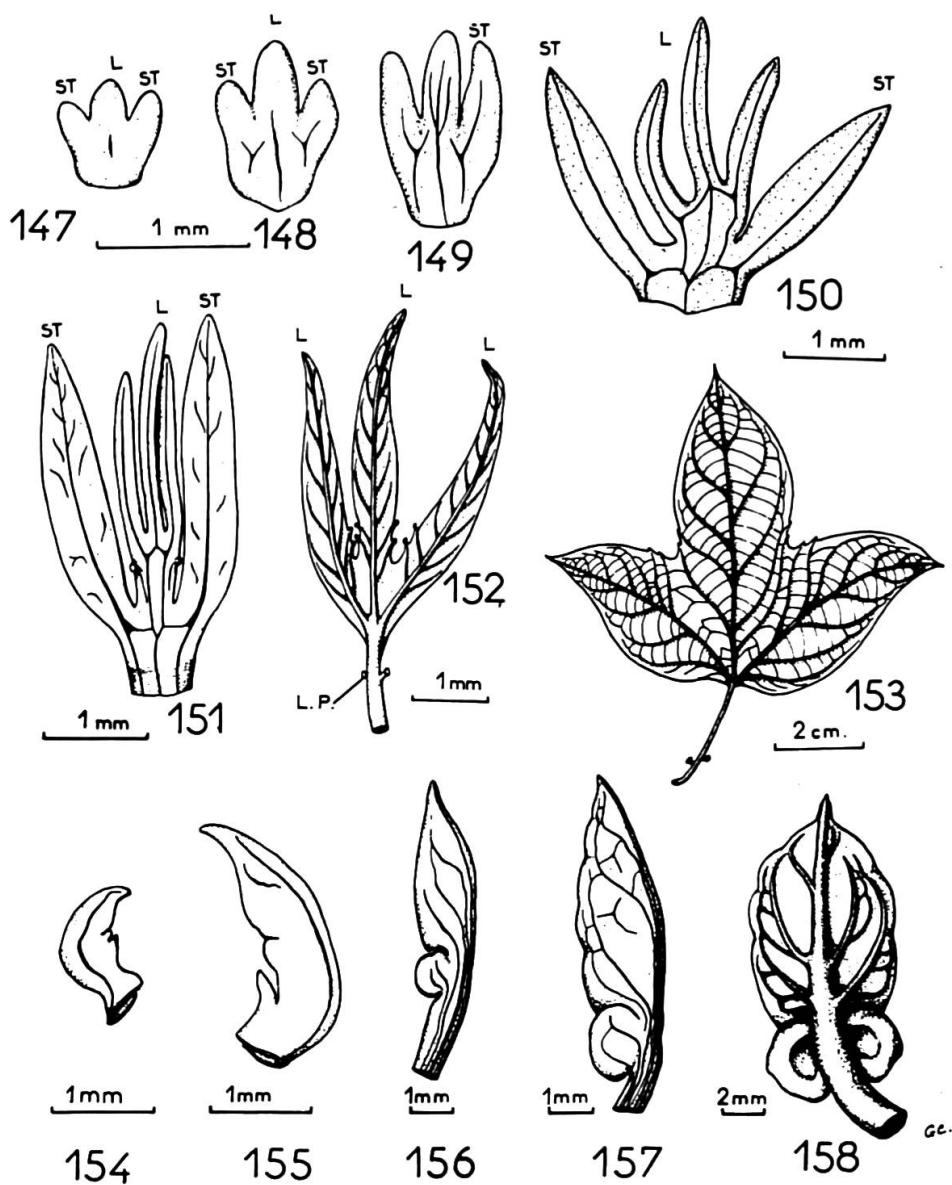
1.2.1. Glandes et "unité morphologique provisoire"

Nous avons vu que la véritable valeur des glandes commissurales est double: chacune est l'homologue de deux glandes sub-marginales, donc de deux glandes marginales ou de deux glandes pétiolaires. Mais l'homologie, que nous avait montrée la feuille du *Passiflora gracilis* Jacq., entre ces deux derniers types de glandes est, en réalité, à nuancer.

¹ Comme l'avait déjà pressenti A.-P. de Candolle (1827), les feuilles "secondairement composées" (types C des *Bauhinia*, fig. 128 chez les Passifloracées) ont des "folioles" non caduques. Ce sont des feuilles polytomes (A. Richard 1811).

Examinons l'ontogenèse foliaire de l'*Adenia lobata* Engl. (fig. 154-158).

Au stade 1 mm, la feuille affecte la forme d'un capuchon. Une légère ondulation de la marge, de chaque côté, traduit seule l'emplacement de ce qui sera stipule ou glande pétioinaire. Il est impossible de délimiter, dans le mamelon commun, leurs territoires respectifs.



Ontogenèse foliaire de deux Passifloracées

147-153, *Passiflora alba* Link et Otto; 154-158, *Adenia lobata* Engl. L, limbe; LP, glande pétioinaire; ST, stipule.

Au stade 1,5 mm (fig. 154) on peut reconnaître, sur chaque marge, deux petites protubérances voisines: l'une, la plus distale, de 1/20 mm environ, constitue le primordium de la glande; l'autre, moitié plus petite, le primordium stipulaire. La vascularisation s'est étendue et le faisceau médian pénètre dans la tige, mais il n'y a encore aucune trace de nervure secondaire.

C'est au stade 2,5 mm (fig. 155) que l'on peut différencier les très jeunes stipules, languettes non vascularisées triangulaires, du primordium de la vrille qui apparaît alors. La glande a une forme demi-circulaire, de 1/10 mm de diamètre environ. Elle commence à être nettement séparée du limbe. C'est à ce moment que l'on peut voir la première nervure secondaire, près du sommet du limbe. Elle ne rejoindra pas encore la nervure principale.

Au stade 5 mm (fig. 156) la feuille a sensiblement sa morphologie adulte; seules les tailles respectives des diverses parties ne sont pas identiques. Les stipules se sont élargies et sont embrassantes; elles marquent nettement la jonction de la feuille avec la tige. Les glandes, et le limbe, en ont été éloignés par la croissance du pétiole. Trois paires de nervures secondaires se sont différenciées dans le limbe. La glande devient également innervée: un faisceau, courbe, se forme à partir d'un point nodal sensiblement à l'insertion de la glande sur la feuille. Son extrémité basale est libre. Ce faisceau est, en tous points, identique à ceux qui constituent les nervures secondaires du limbe. Dans chaque glande apparaît ensuite une seconde différenciation ligneuse qui croît en sens basipète et en sens basifuge.

Bientôt (distance de l'apex foliaire à la base de la glande = 7 mm) la nervation se complique. On voit se former dans le limbe des nervures de 3^e ordre, tandis que les nervures secondaires se sont réunies en arc près des marges. De même, dans chaque glande, les deux faisceaux se sont rejoints par leurs extrémités, et l'on aperçoit une ou deux trachéides qui vont bientôt se compléter par l'apposition d'autres et rejoindre entre eux les deux faisceaux (fig. 157). La glande ne grossira pas davantage, alors que le limbe va s'accroître considérablement pour atteindre sa taille adulte.

Quelles conclusions pouvons-nous tirer de cet examen ?

La glande étant constituée d'un parenchyme — qui ne se différencie qu'assez tard — et d'une innervation libéro-ligneuse apparaissant au stade 5 mm, nous allons considérer successivement l'origine de ces deux tissus.

Il semble hors de doute que le primordium initial, celui que nous avons vu sur la marge de la feuille de 1 mm, est la simple continuation du reste de cette marge. S'il est doué de potentialités différentes, celles-ci ne sont pas fondamentalement opposées, puisqu'une partie de ce territoire fournira une stipule, appendice foliacé analogue au limbe.

La vascularisation de la glande apparaît sous la même forme que les nervures secondaires du limbe. Celles-ci se différencient du haut vers le bas du limbe, et la "nervure" de la glande se montre la dernière, ainsi que l'exige sa position basale. Par ailleurs l'évolution de cette innervation est parallèle à celle des nervures du limbe. On remarque que le second faisceau qui se forme dans la glande — en position plus basale que l'autre — rejoint le premier de la même manière que les nervures secondaires se rejoignent dans le limbe. Il semble que l'on soit conduit à affirmer l'identité de l'innervation des glandes et des nervures secondaires du limbe.

Il apparaît ainsi que les glandes pétiolaires constituent, par leur origine et par une grande partie de leur évolution, des éléments foliaires essentiellement homologues des autres régions du limbe. Il ne semble exister aucune différence de nature

entre les tissus de la glande pétioinaire innervés par deux faisceaux et deux nervures secondaires du limbe avec le territoire qui leur est adjacent, et les deux glandes submarginales qui y correspondent.

Une glande pétioinaire de l'*Adenia lobata* Engl. est, donc, homologue de deux éléments laminaires innervés par une nervure d'ordre 2 et terminés par une glande sub-marginale, alors qu'à un de ces éléments correspondait, dans le *Passiflora gracilis* Jacq., une glande pétioinaire dans sa totalité.

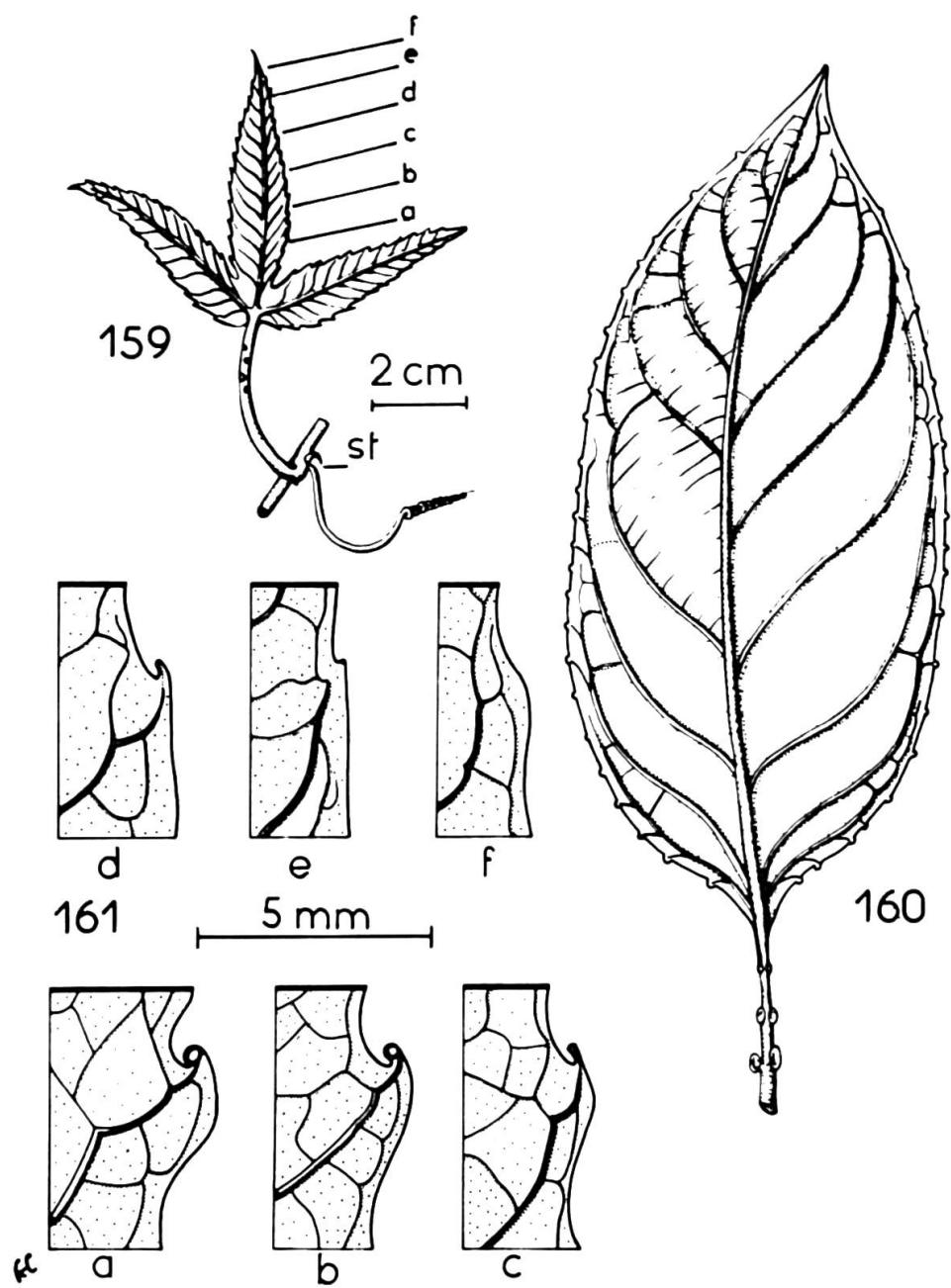
Un second exemple va montrer la valeur morphologique importante que peuvent avoir les glandes pétionaires.

La feuille adulte de *Passiflora alba* Link et Otto montre deux glandes pétionaires pédonculées et, dans le sinus entre le lobe médian et les deux lobes latéraux, quelques dents glanduleuses. Nous avons pu suivre le développement de cette feuille depuis un stade extrêmement jeune (fig. 147-153). Notre point de départ est un mamelon trilobé possédant une trachéide unique; chaque lobe latéral correspond à une stipule, et le lobe médian fournira le reste de la feuille. La fig. 148 permet de voir l'individualisation de ces lobes, alors qu'apparaissent deux amas de trachéides (points noraux) à la base de chacune des futures stipules. Dans les fig. 149-150, nous voyons se compléter la vascularisation: d'une part, à partir des points noraux latéraux, se forment des cordons basipètes et basifuges et, d'autre part, dans le lobe médian, deux faisceaux latéraux apparaissent. Puis se forment deux autres lobes qui seront les lobes latéraux de la feuille adulte. Simultanément, la vascularisation se complique.

Les glandes pétionaires apparaissent un peu après, suivant de peu la formation des lobes latéraux du limbe. A ce moment on reconnaît, dans les stipules, les jeunes nervures secondaires: celles du sommet ont rejoint la nervure médiane, alors que les extrémités basales de celles de la base sont encore libres. Dans la feuille elle-même il n'y a encore aucune trace de nervure secondaire, seules existent les nervures principales des trois lobes. Par contre l'innervation des glandes pétionaires est bien marquée. Chaque glande reçoit un faisceau dont l'extrémité basale est encore libre. Etant donné, d'une part, le sens toujours basipète, dans cette famille, de l'apparition de la nervation et, d'autre part, l'absence totale de nervures secondaires dans la feuille proprement dite, il nous semble que l'on doit considérer les faisceaux innervant les glandes pétionaires comme ayant la même valeur que les nervures médianes de chaque lobe de la feuille. Ce n'est qu'ensuite qu'apparaissent les premières nervures secondaires du limbe, alors que le pétiole se développe. Ces nervures sont visibles au sommet de chacun des lobes: puis, progressivement, on les voit se différencier en direction basipète. Les dernières à se former sont celles qui innervent les dents glanduleuses des sinus entre le lobe médian et les lobes latéraux (fig. 151).

Que peut-on en conclure? Il paraît certain que les glandes marginales et pétionaires ont, dans le *Passiflora alba* Link et Otto, une valeur très différente. Celles-ci ont la valeur morphologique d'un lobe foliaire de cette espèce, c'est-à-dire d'une de nos "unités morphologiques provisoires", celles-là en sont un sous-multiple.

Un second phénomène peut compliquer, à première vue, les homologies entre glandes: fréquemment le tissu proprement glandulaire, bien qu'il existe, ne se manifeste pas en morphologie externe. C'est le cas du *Passiflora mollissima* Bailey (fig. 159 et 161) où l'on peut observer à la marge de chaque lobe toutes les transitions entre glandes bien développées (fig. 161a) et simple inflexion du bord de la feuille, au niveau de laquelle la nervure "glandulaire" n'atteint plus la marge foliaire (fig. 161f). Elle existe mais elle s'arque vers l'intérieur de la feuille. Nous avons déjà



159 et 161, *Passiflora mollissima* Bailey; 160, *Passiflora quadrangularis* L.

eu l'occasion de parler de ces gradients morphologiques (Schnell et Cusset 1963, Cusset 1965) et nous n'insisterons pas ici sur leur déterminisme. Dans le *Passiflora quadrangularis* L. dont la feuille est entière, mais qui appartient au groupe structural III, comme le *P. mollissima* Bailey, se juxtaposent un gradient identique à celui dont nous venons de parler et un gradient général foliaire, les ramifications des nervures d'ordre 2 distales (chacune de ces dernières est équivalente à un lobe du *P. mollissima* Bailey) étant toutes non marquées, en morphologie externe. Leurs territoires sont munis d'une vascularisation en arceau n'atteignant pas la marge.

Malgré ces complications secondaires, et moyennant certaines précautions lors de l'étude de la valeur morphologique des glandes pétiolaires, on peut homologuer les glandes marginales à des territoires foliaires, et plus précisément, aux folioles latérales de notre "unité morphologique provisoire". On remarque que la foliole terminale de cette "unité" ne correspond, dans les Passifloracées, à aucun type spécial de glande.

Il n'en est pas de même dans les Euphorbiacées (Bernhard 1966), notamment dans les genres *Croton*, *Hura* et *Excoecaria*. Dans l'*Hura crepitans* L. (cf. Bernhard l.c.: tab. 7, fig. E), les nervures d'ordre 2 se terminent dans des "dents glanduleuses" alors que les nervures d'ordre 3 correspondent à des "glandes marginales". Ces deux types de formations sont la traduction de la position latérale ou terminale des folioles de l'"unité morphologique provisoire". Mlle Bernhard pense que "les dents glanduleuses seraient des éléments plus anciens [que les glandes marginales] de la feuille, ce qui expliquerait leur fréquence et leur homogénéité relative dans de nombreuses familles". Retenons simplement, pour l'instant, le fait que la position terminale d'une foliole peut lui conférer certaines particularités morphologiques.

Notons, également, que l'on observe assez fréquemment ce que les tératologues nomment des "glandes transformées en éléments foliacés". De tels exemples ont été décrits par Bazavluk (1963) dans des *Prunus*, par Dorsey et Weiss (1920) dans le pêcher¹. Il est intéressant de remarquer que le pétiole d'*Excoecaria guineensis* Müll. Arg. porte de telles structures de façon constante, homologues des glandes pétiolaires d'espèces voisines telle l'*E. venifera* Pax. Dans le *Pseudagrostistachys ugandensis* (Hutch.) Pax et Hoffm. il existe, à la jonction du limbe et du pétiole, trois paires d'éléments homologues, deux appendices foliacés, deux glandes pétiolaires et deux glandes sessiles à la base du limbe (voir "Flore du Congo et du Rwanda-Burundi" 8/1: fig. 15).

Dans les *Passiflora*, la série *Auriculatae* Killip de la section *Decaloba* DC. possède des oreillettes pétiolaires, petits lobes foliacés homologues des glandes habituelles. Deux faits sont à noter:

- Presting (1965), après une étude de 153 Passifloracées, conclut que le *Passiflora ferruginea* Mast. in Mart. a le type palynologique le plus primitif. "Hinsichtlich der Aperturen repräsentiert *P. ferruginea* einen sehr primitiven Typ innerhalb der Gattung". Or cette espèce appartient à la série *Auriculatae* Killip.
- Cette série, par sa structure florale, est la plus proche de la série *Heterophyllae* Killip, dont nous avons déjà parlé, qui correspond au type foliaire que nous jugeons primitif.

¹ Voir aussi les feuilles du *Deidamia bipinnata* Tul. que nous avons représentées en fig. 118: l'une des folioles basales de la feuille 4b est réduite, l'autre apparaît comme une glande pétioinaire surnuméraire.

Nous sommes donc incités à conclure que c'est la glandularisation qui est secondaire, et l'aspect foliacé l'aspect primitif. Par ailleurs, les glandes pétioires correspondent, soit à une "unité morphologique", soit à une ou deux de ses folioles latérales seulement. Il semble donc qu'il y ait lieu de concevoir comme véritable "unité", plutôt que la totalité de notre "unité morphologique provisoire", le sous-multiple qu'est l'une de ses folioles.

1.2.2. *L'individualité des territoires foliaires*

Au cours de la discussion sur les types foliaires des Passifloracées, nous avons eu, à propos des fig. 100 et 101, à signaler l'équivalence entre feuilles trilobée et entière de l'*Adenia Chevalieri* Gagnep. Il s'agissait de deux formes de plantes adultes, formes habituelles. Par contre des territoires foliaires (analogues aux lobes latéraux de cet *Adenia*) peuvent avoir une certaine individualité dans deux cas particuliers, les feuilles juvéniles et la phyllotomie.

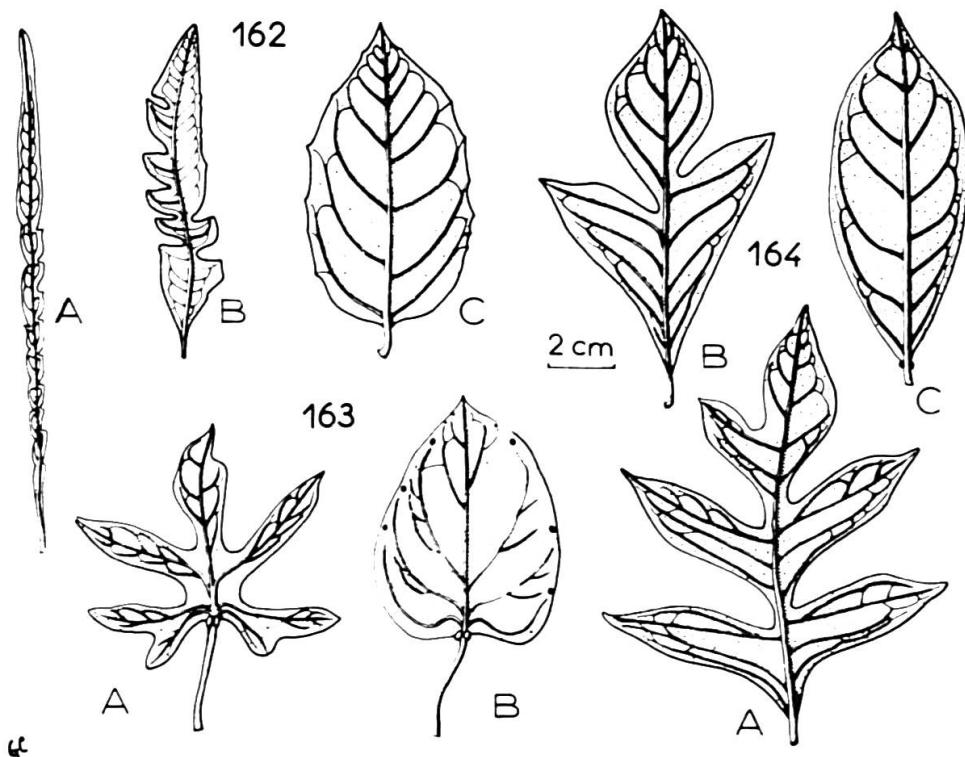
1.2.2.1. *Feuilles juvéniles et feuilles adultes*

Harms, dès 1906, signalait la remarquable hétérophyllie du *Schlechterina mitostemmatoides* Harms. La feuille primordiale (plantule s.n. récoltée par Sacleux) a un aspect très allongé; elle est presque réduite à sa nervure médiane; quelques nervures secondaires très courtes sont entourées par un mésophylle qui semble chlorophyllien; à chacune de ces nervures correspond un petit lobe du limbe. Une feuille récoltée sur une plantule un peu plus âgée (Sacleux 2130) montre une structure en "articles" successifs, sauf à son sommet qui est entier. Une feuille plus vieille encore (Sacleux 1976) témoigne de la disparition successive de ces "articles" en raison de leur coalescence. Les feuilles adultes se présentent comme de banales feuilles simples dentées (fig. 162). Il est, néanmoins, évident que les nervures secondaires des feuilles adultes sont homologues des nervures principales des lobes des feuilles juvéniles.

Les feuilles juvéniles de l'*Adenia lobata* Engl. sont nettement différentes des feuilles adultes, suffisamment pour qu'on en ait fait une espèce distincte (*Modecca caricifolia* A. Chev.). Il est intéressant de constater l'absence de glandes submarginales dans la feuille juvénile. Il semble qu'une certaine indépendance des lobes latéraux coïncide avec l'absence de glandes marginales (secondairement en position submarginale). Le *Modecca incisa* A. Chev. (mis à tort en synonymie avec l'*A. lobata* Engl. dans la 2ème édition de "Flora of West Tropical Africa") correspond à une forme de jeunesse d'un autre *Adenia*, peut-être *A. cissampeloides* Harms, car il ne possède qu'une glande pétioaire impaire.

Une autre Passifloracée, le *Crossostemma laurifolium* Planch., nous montre toutes les transitions entre une feuille juvénile pennatilobée et une feuille adulte entière (fig. 164). Cette hétérophyllie est, également, très marquée dans plusieurs *Adenia* de Madagascar, *A. Perrieri* Claverie et *A. sphaerocarpa* Claverie, notamment.

On voit que chez les Passifloracées les feuilles juvéniles peuvent être plus découpées que les feuilles adultes. Ce n'est pas toujours le cas. Dans le *Passiflora*



Feuilles juvéniles et feuilles adultes de quelques Passifloracées

162, *Schlechterina mitostemmatoides* Harms: A et B, feuilles juvéniles, C, feuille adulte; 163, *Adenia lobata* Engl.: A, feuille juvénile, B, feuille adulte; 164, *Crossostemma laurifolium* Planch.: A, feuille juvénile, B, feuille de transition, C, feuille adulte.

coerulea L., par exemple, nous avons observé une lobation de plus en plus nette depuis les feuilles primordiales à peine trilobées jusqu'aux feuilles adultes profondément 5-fides. On en trouvera une figuration dans Montaldi et al. (1963) avec d'intéressantes expérimentations physiologiques.

Cette dualité se retrouve dans les Cucurbitacées. Alors que les feuilles juvéniles du *Kedrostis heterophylla* Zimm. sont très lobées et les feuilles adultes entières (cf. A. Zimmermann 1922: fig. 13), les feuilles des plantules du *Coccinia moghadd* Asch. sont très peu lobées et les feuilles adultes 5-fides, cas comparable à celui des *Convolvulus* représentés par Troll (1939: fig. 1106), des *Pimpinella* (ibid.: fig. 1115 et 1116) ou de l'*Ipomoea coerulea* L. (Ashby 1948).

Quoiqu'il en soit de l'ordre de succession des formes entières et lobées, il est manifeste qu'elles correspondent à des entités homologues, dans une espèce donnée. Nous en retiendrons la possibilité, pour certains territoires foliaires, de s'individualiser plus ou moins nettement, au cours de la vie de la plante. Cette individualisation, nous l'avons vu dans les *Adenia*, est synchrone d'une disparition des glandes marginales.

1.2.2.2. *La phyllotomie*

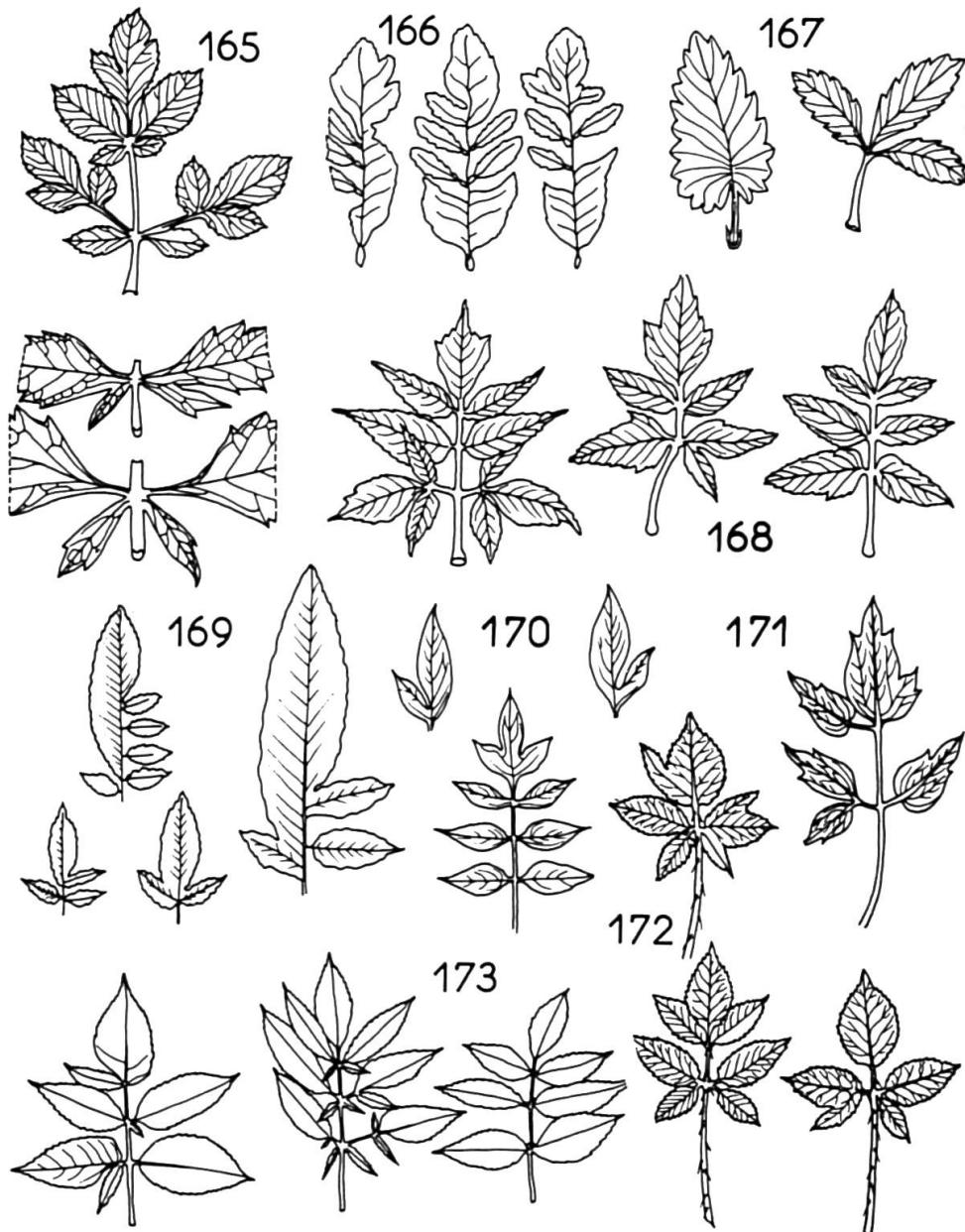
Des cas “anormaux”, relativement fréquents, reproduisent une individualisation de territoires foliaires tout à fait comparable à celle que nous venons de voir; ce sont des cas de phyllotomie. Comme l'écrit Schnell (1965), “chez certaines plantes à feuilles simples (comme certains *Ulmus*), il peut arriver que le sommet du pétiole porte une sorte de petite foliole, qui apparaît comme un élément détaché du limbe... Chez des espèces à feuilles composées-pennées (sureau, certaines Juglandacées), il arrive que la base d'une foliole soit asymétrique, le côté réduit portant, inséré près de sa base, une foliole plus petite, surnuméraire, paraissant bien issue d'une portion du limbe de la foliole-mère”. Depuis Bonnet et Macaire, il s'agit d'une “anomalie” très fréquemment signalée et souvent figurée. Nous avons repris dans les fig. 165-173 quelques-unes de ces illustrations.

On notera que, dans certains cas, dans les ronces notamment, les phyllotomies sont d'une grande fréquence et paraissent des formes de transition entre des feuilles à 3 folioles et à 7 folioles (fig. 172). Plus qu'une anomalie, il s'agit là d'une hétérophylbie (généralement liée au juvénilisme ou à la nutrition de la plante). Chez les *Gleditsia* ou les jasmins, la phyllotomie apparaît trop fréquemment pour que ce soit un phénomène accidentel. Des systématiciens n'ont pas hésité à créer des variétés sur ce seul point (Gillot, par exemple, a décrit une var. *decussata* du *Sambucus nigra* L., Koch une var. *laciniata* du *Sambucus racemosa* L. Le *Cymbalaria Toutonii* A. Chev. est une linaire cymbalaire phyllotomisée (cf. Touton 1940). On ne saurait, pourtant, qualifier ce phénomène de “réversion” sans précautions¹, alors même que, dans un cas au moins, une mutation aboutit à l'intégration dans la feuille de 2 folioles latérales, amenant la création d'une feuille “simple” (celle du fraisier “monophylle” de Duchesne, voir Blaringhem 1911).

Le caractère essentiel de la phyllotomie est l'individualisation de certains territoires foliaires, territoires entourant une nervure d'ordre immédiatement supérieur à celui de la nervure médiane du territoire laminarisé (la feuille dans les espèces à feuille simple, la foliole dans les plantes à feuilles une fois composée, etc.).

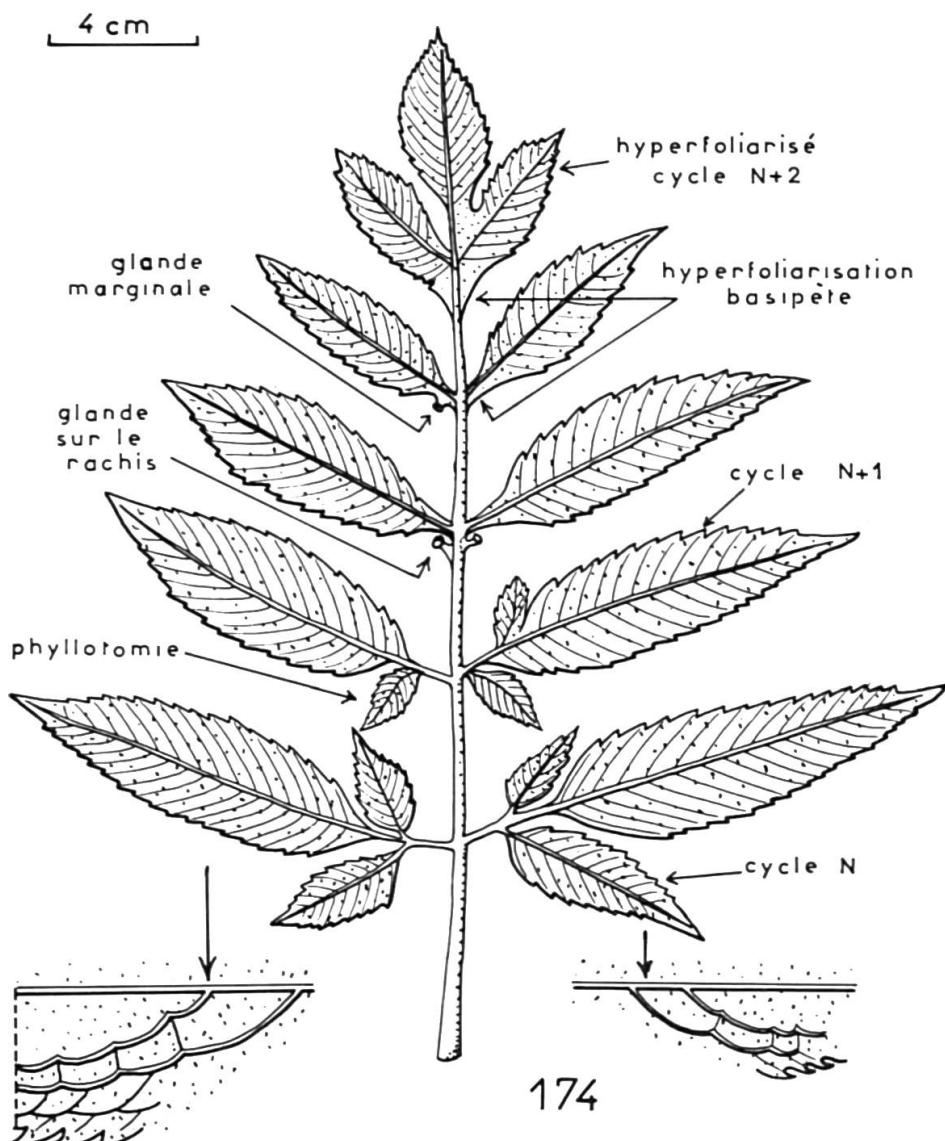
Nous avons représenté (fig. 174) une feuille de *Sambucus Ebulus* L., fort instructive de plusieurs points de vue. On notera que la phyllotomie de ses folioles basales n'affecte plus que le côté basal de la deuxième paire de folioles, encore qu'un début de phyllotomisation se manifeste du côté distal de la foliole de droite. Plus haut vers l'apex de la feuille, apparaissent des glandes, insérées sur le rachis, puis sur la marge des folioles. Il y a lieu de dresser là un parallèle avec ce que nous avons vu dans les passiflores. Chacune de ces glandes est l'homologue de la “foliolule de phyllotomisation” de la région foliaire proximale. A l'apex même de la feuille, alors qu'une seule des deux folioles latérales distales est vraiment libre, leur base s'étend, de façon basipète, sur le rachis, et toute trace de glande a disparu. Cette feuille est un raccourci, dans l'espace, de ce que nous avions avancé de l'évolution, dans le temps, pour les feuilles étudiées au chapitre 1.1.: état divisé à la base, territoires foliaires secondairement glandularisés (glandes “pétiolaires” ou, ici, insérées sur le rachis, puis glandes marginales), enfin, disparition de ces glandes, et fusion complète des territoires foliaires en une lame unique.

¹ Voir dans Vuillemin (1926) une discussion de l'opinion de Potonié (1912) sur ce point.

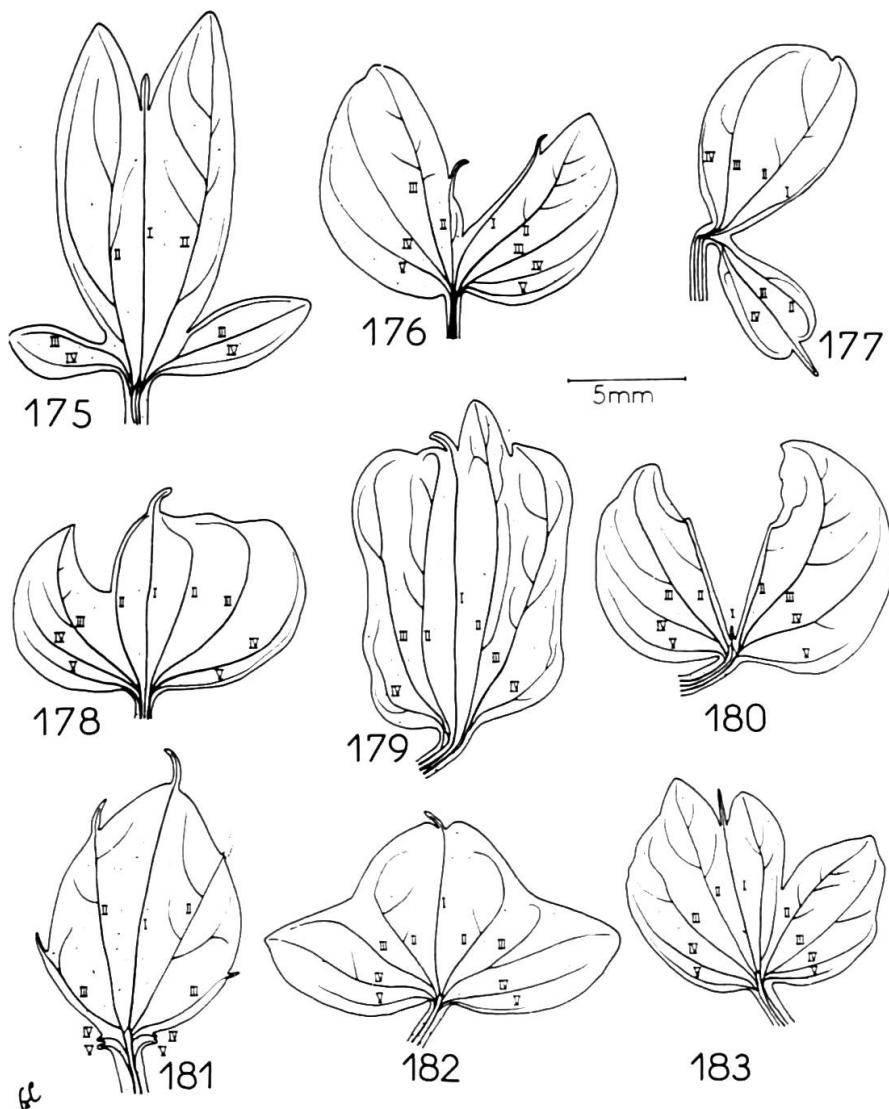


Exemples de phyllotomie:

165, *Dahlia variabilis* Desf. (d'après Troll 1935); 166, *Gleditsia inermis* L. (d'après Baron et al. 1962); 167, *Fragaria monophylla* Desf. (d'après Blaringhem 1911); 168, *Acer Negundo* L.; 169, *Gleditsia triacanthos* L. (d'après Fermond 1868); 170, *Jasminum officinale* L. (d'après Fermond 1868); 171, *Clematis Vitalba* L. (d'après Fermond 1868); 172, *Rubus* sp. (d'après Fermond 1868); 173, *Sambucus nigra* L. (d'après Schnell et al. 1963).

174, feuille du *Sambucus Ebulus* L. Explications dans le texte.

Des exemples très intéressants de phyllotomie nous ont été fournis par les feuilles d'une culture de *Bauhinia purpurea* L. en faible intensité lumineuse (tube fluorescent "lumière du jour" de 40 watts à 1 mètre). Dans tous les cas, cette "disjonction" (au sens de Moquin-Tandon 1841) a affecté les territoires des nervures partant de la base de la feuille, donc ce que nous avons appelé "unité morphologique provisoire" d'après les indications de l'ontogénie et de la morphologie comparée des



175-183, feuilles anormales du *Bauhinia purpurea* L. Explication dans le texte.

feuilles "normales". A vrai dire, elle ne s'est jamais montrée complète, sauf pour deux feuilles (fig. 177 et 180), mais elle concernait alors un ensemble de ces territoires. Une telle anomalie avait été signalée par Costerus et Smith (1904); elle est peu différente d'un passage du type B au type C des *Bauhinia*. Parfois, le résultat de la phyllotomisation est plus original et on peut observer une feuille à 5 lobes (fig. 175).

Nous nous sommes tout particulièrement attaché à l'observation des "mucrons" que présentent ces feuilles. Le "mucron" terminant la nervure médiane, dont nous avons vu qu'il est l'homologue d'une foliolule terminale d'une foliole distale, subsiste en règle générale, mais peut disparaître (fig. 177).

D'autres "mucrons" peuvent apparaître; ils ont tous valeur de foliolule terminale de foliole. La feuille représentée en fig. 181 est particulièrement caractéristique: elle possède 5 mucrons, correspondant aux cinq territoires les plus distaux, les quatre territoires proximaux ne se montrant que comme des lobes extrêmement réduits, au sommet du pétiole. On notera également que les territoires "libérés par phyllotomisation" ont une nervation plus complète qu'il n'est de coutume. Notamment, leur nervure médiane est pourvue de nervures latérales sur ses deux faces, alors que dans la feuille "normale", seule la face externe (du côté opposé à la nervure médiane de la feuille) en est munie; cependant, ceci ne préjuge en rien de l'ordre des nervilles de l'ordre le plus élevé, problème que nous examinerons ultérieurement.

Les phénomènes téralogiques que nous venons de décrire ne font donc que confirmer ce que nous avaient déjà permis d'affirmer la morphologie comparée et l'ontogénie des feuilles normales. Ils nous permettent, en plus, de noter que, dans l'espace, la partie basale d'une feuille (ou d'une foliole) nous montre des états plus proches de ce que, dans le temps, nous considérons comme primitif au cours de la phylogénèse, que sa partie distale.

Une belle expérimentation a récemment été faite par Neville (1964) sur les corrélations intrafoliaires du *Gleditsia triacanthos* L. On sait que ce genre (comme le genre voisin *Gymnocladus*) a une feuille de structure labile, pennée ou bipennée. Des exemples ont été figurés par Fermond (1868), Troll (1935 et 1939), Arber (1950), Baron et al. (1962). La destruction de la région distale de la feuille pennée entraîne deux modifications importantes: certaines folioles "sont, partiellement ou totalement, divisées en folioles secondaires" et "les stipules, normalement réduites à de petits appendices, peuvent se développer pour prendre l'aspect de folioles", tout au moins lorsque l'intervention a lieu avant que l'ébauche foliaire ne dépasse 500 μ . D'autre part, Neville note très justement que "c'est... la partie inférieure de la feuille pennée qui est normalement destinée à donner la feuille bipennée, et que [les] résultats expérimentaux confirment cette attitude particulière" de la zone basale, partiellement "limitée" par la région distale de la feuille.

Nous devons rapprocher ces expériences de la phyllotomie. Dans les cas étudiés par Neville, comme lors de la phyllotomisation, il y a une individualisation de territoires foliaires "normalement" englobés en une lame unique. Cette individualisation, dans les cas de phyllotomie naturelle, atteint la "nervure la plus inférieure" (Vuillemin 1902); nos fig. 165-172 le montrent nettement. L'individualisation de foliolules¹, dans l'expérimentation de Neville, atteint aussi la région basale de la feuille, tout au moins si elle est suffisamment jeune pour ne pas être totalement déterminée. Nous pouvons alors penser, comme la feuille du sureau (fig. 174) nous l'avait déjà suggéré, que la région proximale de la feuille a tendance à manifester une structure plus ramifiée que la région distale et que cette tendance est inhibée par une action physiologique émanant de la région apicale de la feuille. Autrement dit, plus un territoire est basal, plus il a de possibilité d'échapper à cette inhibition. Nous reviendrons sur ce point.

Un problème important se présente maintenant à nous: ces "territoires libérés" n'ont-ils qu'une valeur contingente ou représentent-ils un état foliaire plus ancien (du point de vue phylogénétique)? Comme le dit Schnell (1965), "la subdivision

¹ Nous pensons, bien que Neville ne le précise pas, qu'il s'agit de foliolules articulées, comme celles observées par Baron et al. dans un cas de phyllotomie naturelle du *Gleditsia inermis* L. (= *G. triacanthos* L. var. *inermis*).

des articles en éléments plus restreints paraît, semble-t-il, présenter la même possibilité de répétition que la ramifications d'un axe... la ramifications des nervures rétablira dans chaque article libéré une métamérie semblable à celle du limbe initial". S'agit-il alors d'une ramifications foliaire, comparable au "repetitive branching" d'Arber (1950), chaque territoire phyllotomisé se créant "une nouvelle architecture... avec de nouvelles nervures secondaires", ou bien s'agit-il d'une dissociation foliaire, avec une nouvelle disposition des nervures, mais sans aucune néoformation, comme les résultats du chapitre 1.1. le donnent à penser ?

La réponse va nous être apportée par un cas particulier de phyllotomie, l'existence des "folioles subsidiaires", les "Zwischenfiedern" des auteurs allemands.

1.2.2.3. *Les folioles subsidiaires.*

Ces formations, signalées depuis longtemps, ont été interprétées pour la première fois par Goebel (1924), et l'étude de Müllerott (1940), comme celles de Troll (1939) et d'Arber (1950) ont confirmé cette interprétation. Il s'agit de parties de folioles "entraînées" sur le rachis par croissance intercalaire lors de l'ontogenèse foliaire. Elles peuvent correspondre au territoire entourant une nervure tertiaire (= latérale de foliole), d'ordre 4 ou 5. On les rencontre dans d'assez nombreux genres, généralement d'aire tempérée: *Solanum*, *Artemisia*, *Phacelia*, *Erodium*, *Sisymbrium*, *Scrophularia*, *Potentilla*, *Agrimonia*, *Filipendula*, *Geum*, *Achillea*, etc.

Quelle est l'ontogenèse d'une feuille de tomate ? Une feuille d'environ 0,75 cm montre les primordiums de ses deux paires supérieures de folioles latérales, la troisième paire apparaît, mais ne possède encore aucune vascularisation. Une feuille d'environ 2 cm a ses trois paires de folioles latérales, et, simultanément à leur développement, s'allonge fortement. Les deux nervures les plus basales de la foliole terminale sont situées au niveau de croissance intercalaire de la partie supérieure du rachis et sont dissociées du reste de cette foliole terminale. Une certaine irrégularité existe; d'une feuille à l'autre, les territoires "libérés" sont en nombre plus ou moins grand et proviennent de la foliole terminale, des folioles latérales, ou de territoires, équivalents à des foliolules, eux-mêmes phyllotomisés. Une telle ontogenie est en complet accord avec l'interprétation de Goebel.

L'intérêt des "folioles subsidiaires" est de pouvoir examiner commodément une phyllotomie à répétition¹, et donc de se faire une opinion sur le problème que nous avons posé. Il va nous suffire d'examiner la nervation de folioles subsidiaires d'ordre différent. Nous avons pris comme exemple la feuille de l'*Agrimonia Eupatoria* L., cette espèce pouvant présenter, sous forme de folioles subsidiaires, les produits de quatre phyllotomisations successives (fig. 184, p. 71).

Les folioles "normales", au moins leur partie non phyllotomisée, ont une nervation assez complexe; leur nervilles ultimes sont du 8^e ordre par rapport au rachis (fig. 184B) mais les nervilles marginales en arceau sont d'ordre 5. Les folioles subsidiaires résultant d'une phyllotomisation (fig. 184C) ont des nervilles paginales atteignant l'ordre 7, les nervilles marginales étant d'ordre 4; les folioles résultant de 2 phyllotomisations (fig. 184D), des nervilles paginales d'ordre 6, des marginales

¹Cette "phyllotomie à répétition" est habituelle dans les genres qui la présentent, et à la limite entre le "normal" et le "tématologique".

d'ordre 3; les folioles subsidiaires provenant de 3 phyllotomisations (fig. 184E), des nervilles paginales d'ordre 5 et des nervilles marginales d'ordre 2; les folioles subsidiaires, enfin, résultant de quatre phyllotomisations successives ont des nervilles paginales d'ordre 4 et ne possèdent pas de nervilles marginales (fig. 184F). Nous pouvons établir le tableau suivant:

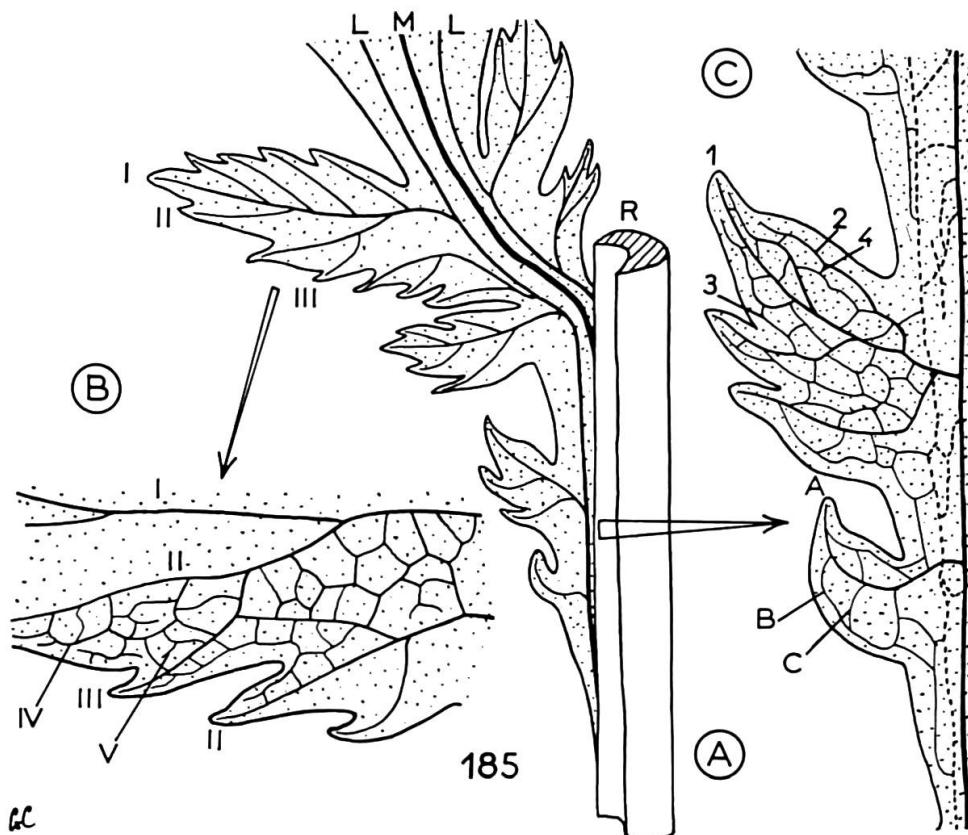
Degré de phyllotomisation	0	1	2	3	4
Nervures d'ordre: 1	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	
6	+	+	+		
7	+	+			
8	+				

En réalité, et d'après l'origine même de ces différents territoires, la nervure d'ordre 2 de la foliole non phyllotomisée correspond à la nervure d'ordre 1 de la foliole une fois phyllotomisée, et ainsi de suite, ce qui nous amène à dresser le tableau de concordance:

Degré de phyllotomisation	0	1	2	3	4
Nervure médiane	1	1	1	1	1
	2	2	2	2	2
	3	3	3	3	3
	4	4	4	4	4
Nervilles marginales	5	4	3	2	1
	6	5	4	3	2
	7	6	5	4	3
Nervilles paginales	8	7	6	5	4

les chiffres désignant l'ordre des nervures existant dans chaque territoire.

Des résultats entièrement comparables nous sont donnés par l'examen de la feuille du *Tanacetum vulgare* L. (fig. 185), bien qu'elle ne montre que deux phyllotomies successives.

185, feuille du *Tanacetum vulgare* L.

A, schéma de position des différents territoires phyllotomisés; B, nervation d'un lobe "normal" (les nervilles les plus fines sont d'ordre 5); C, nervation de folioles subsidiaires (celle une fois phyllotomisée a des nervilles d'ordre 4, celle deux fois phyllotomisée, des nervilles d'ordre 3).

Deux remarques s'imposent:

- D'un territoire à l'autre, malgré le degré différent de phyllotomisation, il n'y a jamais création de nervure (ou de nerville) de novo, ce qui conduit au rejet de la notion de "repetitive branching". La feuille ne se ramifie pas; elle se fend. Cette dissociation entraîne une redistribution des nervures (probablement pas des nervilles des 3 derniers ordres), non une création.
- L'ordre des nervures marginales (qui n'est pas le même que celui des nervilles paginaires) dépend étroitement du degré de phyllotomie. Le territoire le plus réduit que nous ayons pu observer, assez semblable à un poil en morphologie externe, a une nervure médiane correspondant aux nervilles marginales des "folioles" moins phyllotomisées. Il paraît possible d'homologuer ce territoire à l'unité morphologique constitutive de cette feuille; l'ordre des nervures marginales serait alors une traduction du degré de composition de la feuille. Il est à remarquer que les morphologistes ont toujours négligé les nervilles d'ordre élevé (à l'exception de Foster, mais dans d'autres vues). Il semble que

puissent être négligées, pour expliquer la phylogénèse, celles d'un ordre supérieur à l'ordre des nervures marginales; et il en résulte que nous sommes maintenant confronté au problème de la valeur des nervures. Ont-elles toutes même origine phylogénétique ? en existe-t-il de plusieurs valeurs, comme ce que nous venons de voir le laisse supposer ?

1.2.3. *Conclusions*

En examinant les résultats du premier chapitre, nous avons été amené à poser trois questions. Quelles réponses nous ont été apportées par le chapitre 1.2. ?

Tout d'abord, la valeur des glandes pétiolaires est loin d'être uniforme. Dans certains cas (*Passiflora gracilis* Jacq.), elles correspondent à une glande sub-m marginale, c'est-à-dire à un sous-multiple de notre "unité morphologique provisoire"; dans d'autres (*Adenia lobata* Engl.), elles sont l'homologue de deux de ces sous-multiples dans d'autres enfin (*Passiflora alba* Link et Otto), elles correspondent à la totalité de cette unité morphologique provisoire.

"L'unité morphologique provisoire" nous apparaît donc composée de sous-multiples qui ont la véritable valeur unitaire. C'est également ce que nous montrent les cas de phyllotomie et, surtout, les "folioles subsidiaires".

Ces sous-multiples semblent bien pouvoir être caractérisés par la nervation, et plus précisément par l'ordre des nervilles marginales du limbe. Par contre, la disposition des nervures et des nervilles est variable et dépend de corrélations internes au territoire individualisé. C'est ainsi que, quelque soit le degré de phyllotomie, il existe toujours une nervure médiane autour de laquelle se réorientent les nervures d'ordre plus élevé.

Les territoires dont nous avions établi les homologies tout au long du chapitre 1.1. ne sont donc pas des abstractions contingentes, mais, ainsi que le montrent tous les faits que nous avons cités, ont une véritable valeur phylogénétique. L'élément de base à partir duquel les feuilles sont construites est le "sous-multiple de l'unité morphologique provisoire", territoire homologue de la foliolule du *Passiflora heterophylla* Lam. ou de la "foliole subsidiaire" (fig. 184F) de l'*Agrimonia Eupatoria* L. Nous le nommerons "métamère".

Les métamères se comportent différemment selon leur position latérale ou terminale. Lorsqu'ils sont assemblés pour former une feuille du groupe II (= feuille une fois "composée de métamères"), le métamère terminal n'est jamais glandularisé, alors que les latéraux peuvent l'être, avec une glande apicale ou sub-apicale, ou même, secondairement, être dépourvus de glandes.

Il existe donc deux types de métamères latéraux dépourvus de glande. Ce peut être une structure primitive (cas des "oreillettes pétiolaires" du *P. ferruginea* Mast. in Mart.) ou une structure dérivée (cas de l'*Adenia gracilis* Harms). Comme nous avons une alternance feuille composée-feuille simple-feuille composée, nous avons une alternance métamère foliarisé-métamère glandularisé-métamère foliarisé.

Quand ces ensembles de métamères forment une feuille des groupes III et IV, quelques complications apparaissent. Tout d'abord, ce peut être "l'ensemble élémentaire de métamères" qui se glandularise en entier (cas des glandes "marginales" dans des sinus de l'*Aleurites cordata* R. Br., ou du *Passiflora suberosa* L. anormal de

Cusset 1965), ou simplement le métamère terminal de cet ensemble, métamère dont l'aspect diffère alors des glandes dues aux métamères latéraux (cas des Euphorbiacées à "glandes marginales" et "dents glanduleuses" de Bernhard 1966). Les "dents glanduleuses..." qui se trouvent à l'extrémité des dents du limbe de très nombreuses espèces et qui ont toujours la même structure" correspondent aux habituels métamères latéraux glandularisés; par contre, les "glandes marginales dont la morphologie est liée aux taxa d'ordre inférieur (tribus, genres, espèces)" sont la traduction de la glandularisation, plus récente phylogénétiquement, du métamère terminal de chaque ensemble élémentaire de métamères.

Dans les *Bauhinia*, nous l'avons vu, les "mucrons" terminaux peuvent être l'homologue d'un de ces ensembles en entier (cas du *Bauhinia aurea* Léveillé), c'est-à-dire d'une glande du type *Aleurites cordata* R. Br., elle aussi située dans une dépression de la marge, ou du métamère terminal d'un de ces ensembles (cas du *B. tenuiflora* Watt ex C. B. Clarke). Les potentialités différentes des métamères terminal et latéraux se montrent avec éclat dans les *Bauhinia* du type VII de Cusset (1966). Le métamère terminal est caduc, en forme de "mucron", les deux métamères latéraux les plus distaux de l'ensemble terminal de métamères ont l'aspect de lobes de très faible dimension, les autres métamères latéraux de cet ensemble sont englobés dans le limbe (voir. fig. 132-136).

On le voit, il existe des potentialités différentes, selon un gradient base-apex, dans les ensembles de métamères. Il n'en est pas autrement dans la feuille, "ensemble d'ensembles de métamères". C'est ce que révèle l'expérimentation de Neville, c'est ce que nous ont montré les feuilles à folioles subsidiaires et celles phyllotomisées. L'existence de ce gradient pose des questions très intéressantes que nous envisagerons plus loin.

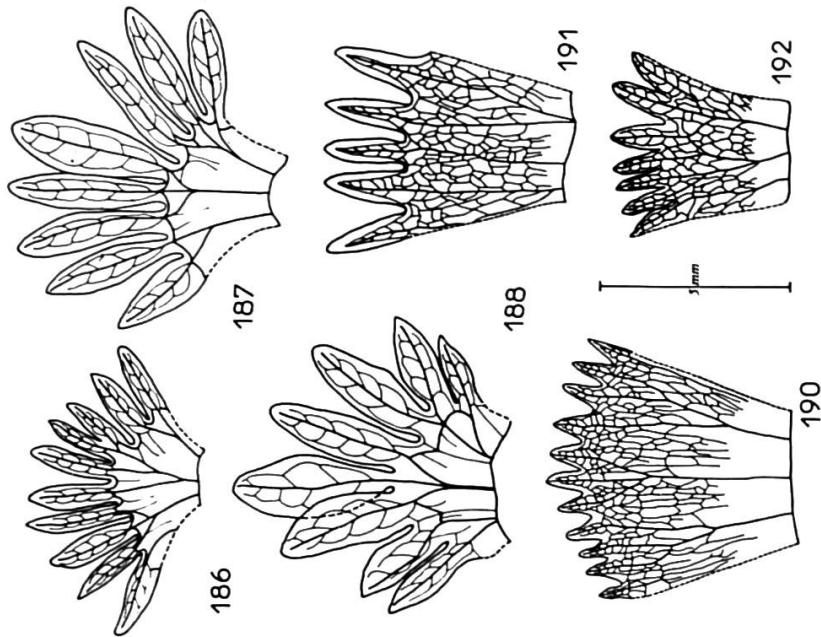
1.3. Remarques sur le concept de nervure

Nous avons eu, lors de l'examen des folioles subsidiaires, à nous interroger sur une éventuelle dualité de valeur morphologique des nervures et des nervilles. L'étude de certains types foliaires va nous conduire à un examen plus précis de ce problème.

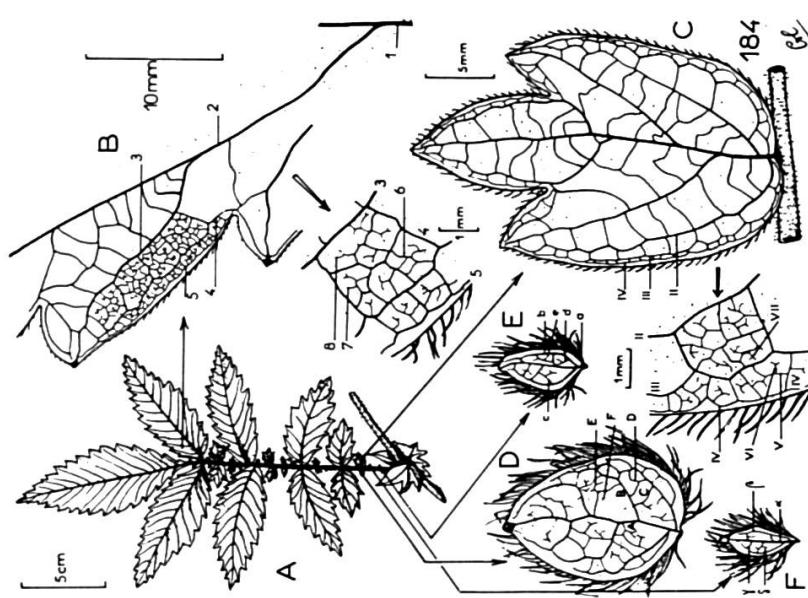
1.3.1. La feuille de quelques *Alchemilla*

On connaît la feuille des alchémilles et les formes qu'elle revêt d'ordinaire (voir les fig. 1042 et 1307 de Troll 1939). La section *Aphanoides* Rothm. de ce genre a un type foliaire plus inhabituel, déjà signalé par Goebel (1891) et par Troll (1939) qui, malheureusement, n'en ont pas étudié la nervation.

L'*Alchemilla aphanoides* L. f., dont l'aire s'étend de la Californie jusqu'à la Bolivie, montre un fort développement des stipules par rapport au limbe, chaque stipule étant formée de trois lobes à nervation pennée. Ce développement va de pair avec une connation des marges stipulaires: la tige est engainée par les stipules.



Feuilles de quelques *Alchemilla*
186, *A. hispidula* Perry; 187-188, *A. galloides* Benth.; 190,
A. nivalis H. B. K.; 191, *A. equisetiformis* Trev.; 192, *A. imbricata*
Rothm.



184, feuille de l'*Agrimonia Eupatoria* L.
A, feuille entière; B, détail de la nervation d'une foliole, C,
foliole subsidiaire une fois phyllotomisée; D, foliole subsidiaire
deux fois phyllotomisée; E, foliole subsidiaire trois fois phyllo-
tomisée; F, foliole subsidiaire quatre fois phyllotomisée.

D'autres *Alchemilla* ont un aspect plus insolite (fig. 186-192), "équisétiforme". Ils le doivent tant au développement des stipules qu'à la réduction du limbe. Seules la phyllotaxie et la nervation permettent de distinguer dans l'ensemble foliaire ce qui revient à chacune de ces parties. Insistons sur l'existence, entre les nervures habituelles, de quelques faisceaux libéro-ligneux se terminant vers le bas de façon aveugle.

Cette innervation "supplémentaire" peut prendre un développement considérable, et une importance supérieure à celle de la vascularisation "normale". On a alors à faire à des feuilles dont le limbe et les stipules sont fortement réduits, et d'aspect très semblable.

Bien entendu, il convient de savoir si cette nervation, que nous qualifions de "supplémentaire", est un apport nouveau dans la feuille ou si les feuilles qui la possèdent sont d'un type primitif et s'il y a eu régression de la vascularisation. La géographie des caractères va nous indiquer si ce sont les espèces "équisétiformes" qui sont ancestrales, ce qui serait conforme à l'opinion de Croizat (1960) sur l'origine de la feuille, ou s'il s'agit d'une évolution secondaire.

Toutes les espèces dont nous venons de parler ont une aire andine, s'étendant du Venezuela à l'Equateur et à la Colombie. Mais une espèce évoluée de la section *Aphanes*, *Alchemilla cornucopiae* Roem. et Sch., qui, elle aussi, montre une réduction du limbe et un développement des stipules, possède une "nervation supplémentaire". C'est une plante du Portugal, d'Espagne et d'Afrique du Nord.

De Wildeman (1921) établit un groupement "*Subcordatifoliae*" pour quelques alchémilles des montagnes africaines, caractérisées par "les stipules des feuilles caulinaires plus ou moins connées à la base, formant un limbe foliacé opposé au pétiole". Une telle structure est très voisine de celle que nous avons observée dans des espèces andines et dans l'*Alchemilla cornucopiae* méditerranéenne, ce qui nous indique que la présence d'une vascularisation supplémentaire est un caractère évolué, ces espèces, différant nettement entre elles du point de vue floral, ne pouvant en aucun cas être considérées comme des reliques d'un groupe primitif.

Dans les alchémilles, cette vascularisation est liée au grand développement pris par la base de la feuille. Il importe de remarquer qu'il ne s'agit pas là d'une constante parmi les Dicotylédones.

Si un travail de Weberling (1955) permet de penser qu'il en est de même lors du grand développement pris par l'"Unterblatt" des feuilles caulinaires supérieures du *Ligularia clivorum* Maxim. (l.c.: fig. 3), la nervation des "Niederblätter" et des "Hochblätter", à base très développée, étudiées par Müller (1944), ne montre aucune vascularisation de ce type. Tyler (1897), dans son beau travail sur les stipules, décrit chez le *Fragaria Virginiana* Duchesne, l'*Agrimonia striata* Michx., le *Trifolium pratense* L. et le *Rosa humilis* Marsch. "a vascular network below [the tip of the stipules] much more extensive and reinforced by several small branches from the lateral bundles which enters the petiole, below the main vascular branch. This additional supply of vascular tissue... seems to be of secondary introduction".

Dans le "phylum des *Anthyllis*", Vuillemin (1892) a rencontré une "nervation supplémentaire nette" dans la gaine (l.c.: tab. 16, notamment). Il la décrit ainsi: "l'espace compris entre les faisceaux primordiaux et l'anastomose supérieure de la gaine contient parfois d'autres faisceaux plus petits... je les appellerai... faisceaux vaginaux". Ils semblent exister surtout dans les Trifoliées. Malheureusement, Vuillemin ne reprend pas ce fait dans son résumé terminal et il semble avoir échappé aux auteurs ultérieurs. Il y a, en effet, lieu de s'interroger sur l'origine et la valeur de ces faisceaux.

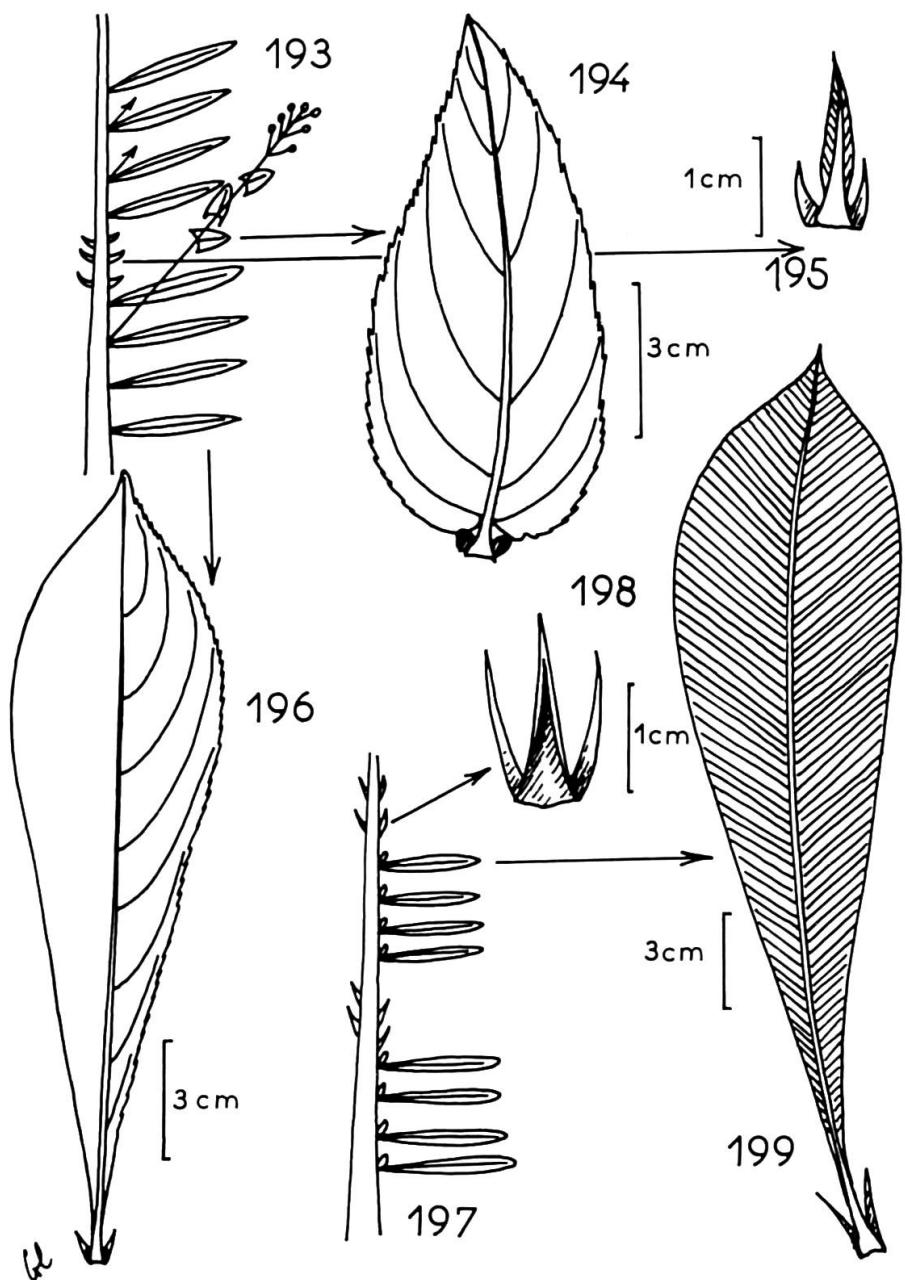
1.3.2. Mésolimbes et épilimbes

Dans la famille des Ochnacées, on ne peut manquer d'être frappé par l'aspect de la nervation foliaire. Certaines feuilles ont une nervation du type habituel; les feuilles d'autres espèces ont "une nervation secondaire parallèle, très abondante et fine" selon l'expression d'Aubréville (1950). Leur aspect très caractéristique a été, comme il le rappelle, décrit poétiquement par Schweinfurth: "ces feuilles, semblables à des rubans de cuir vernis chiffonnés, et qui, tremblantes, font entendre un murmure continu, sont d'abord d'un rouge pourpre et arrivent au vert sombre".

Au cours d'un séjour en Côte-d'Ivoire, il nous a été possible d'examiner de près quelques plantes de cette famille; nous en décrirons ici deux. L'*Ouratea subcordata* (Stapf) Engl., arbrisseau à croissance par rythme endogène, nous a fourni trois formes foliaires: les feuilles "normales", lancéolées et longuement atténues à la base, les feuilles des rameaux courts inflorescentiels ovales et cordées à la base et des "écailles" formées pendant les périodes de ralentissement de la croissance de la plante (fig. 193-199). Le *Lophira alata* Banks ex Gardn. f. a, lui aussi, une croissance par "flush", mais les bourgeons axillaires des feuilles caulinaire restent habituellement inhibés, ce qui lui donne une structure "monocaule" (Hallé 1966). Au premier coup d'œil, on est frappé par un fait très remarquable: dans l'*Ouratea subcordata* (Stapf) Engl., la base des feuilles caulinaire développées assez jeunes est rouge, et le reste du limbe, vert; dans le *Lophira alata* Banks ex Gardn. f., le sommet des feuilles caulinaire développées est rouge, et la base du limbe verte. Les autres formes foliaires sont entièrement vertes.

Les trois formes foliaires de l'*Ouratea subcordata* ont une ontogenèse identique; les "écailles" apparaissent identiques aux très jeunes feuilles des autres formes et semblent en être des ébauches non développées. Les feuilles de l'axe principal ont un développement acropète classique. Leur nervation consiste en des nervures secondaires s'écartant en arceau de la nervure médiane et se terminant au niveau de glandes marginales. Elles "se ramifient" en nervures tertiaires qui, elles aussi, aboutissent à des glandes marginales semblables aux précédentes (fig. 201), comme les nervures d'ordre 4.

Les "écailles" et les préfeuilles des bourgeons axillaires inhibés du *Lophira alata* Banks ex Gardn. f. n'ont pas la même structure que les "écailles" de l'*Ouratea subcordata*. Au lieu de présenter, autour d'une forte nervure médiane triangulaire, un rudiment du limbe, avec des nervures secondaires, elles ont la forme d'un cornet fendu sur la face ventrale, tout à fait identique à celle des "précurseurs" ("Vorläuferspitzen" des auteurs allemands) bien connus dans des feuilles de monocotylédones et de quelques dicotylédones (*Actinidia polygama* Franch. et Sav., etc.). Elles nous ont paru ne posséder qu'une nervure médiane. La feuille caulinaire, qui se développe vigoureusement, a un tel précurseur à son apex. Sa nervation apparaît par trois points noraux presque apicaux qui donnent la nervure médiane et deux nervures marginales. Un très grand nombre de nervures secondaires apparaissent d'abord au sommet, puis dans la région proximale, reliant ces nervures primordiales, puis des nervures tertiaires et des nervilles forment un réseau entre elles (fig. 200). On le voit, cette feuille appartient aux "platyphyllodiums" de Troll (1939: fig. 985), c'est-à-dire que l'homologue du limbe de l'*Ouratea subcordata* est le "précurseur" terminal, l'essentiel du limbe étant formé par le mésopodium de l'ébauche foliaire (partie inférieure de l'"Oberblatt", dans la terminologie d'Eichler 1861). Il s'agit d'une

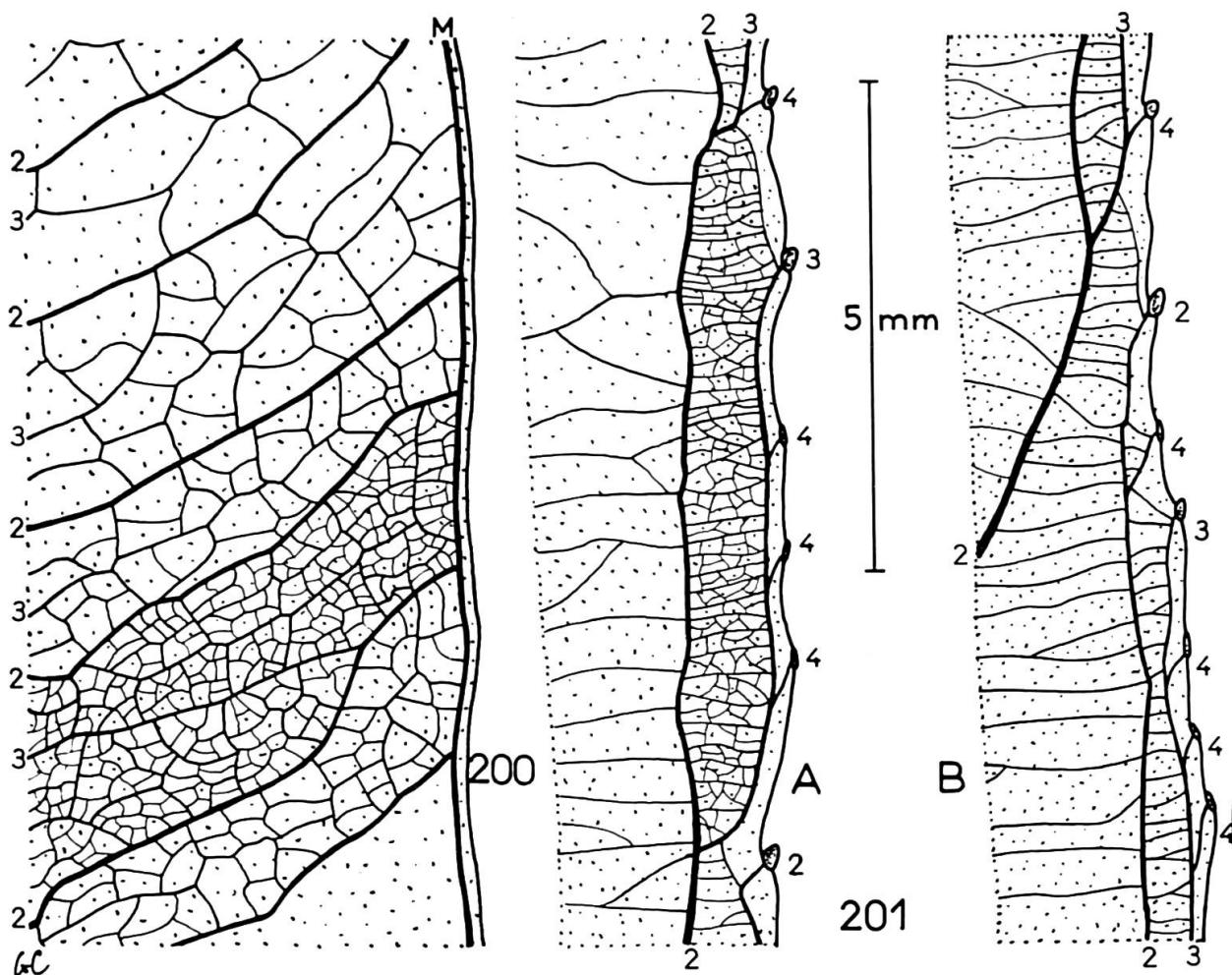


193-196, *Ouratea subcordata* (Stapf) Engl. (= *Campylospermum subcordatum* (Stapf) Farron): 193, position des types foliaires; 194, feuille de rameau court inflorescentiel; 195, feuille ("écaillle") formée au cours des périodes de croissance peu active; 196, feuille de rameau long; 197-199, *Lophira alata* Banks ex Gardn.: 197, position des types foliaires; 198, "écaillle" des rameaux longs, 199, feuille des rameaux longs.

structure voisine des protophyllode (sans différenciation de l'ébauche foliaire) et méso-épiphyllose (où l'épiphyllose est différencié) de Bugnon (1926).

Nous nommerons un tel limbe "mésolimbe", marquant ainsi son origine, les limbes "habituel" étant alors des "épilimbes". Cette distinction n'est pas purement verbale; outre la vascularisation qui est différente, ces deux sortes de limbes peuvent coexister dans la même feuille, étant séparés par un étranglement. C'est le cas de la feuille d'un *Saxifraga* de l'Himalaya, *S. Caveana* W. W. Sm. (voir Engler et Irmscher 1916: fig. 25).

Par ailleurs, les premiers stades ontogéniques de telles feuilles à mésolimbe paraissent, à en croire les photographies publiées par Ramji (1969), caractérisés par un développement relatif très important du soubassement foliaire, dans le cas du *Calophyllum inophyllum* L. tout au moins.



Détail de la nervation de deux Ochnacées
200, *Lophira alata* Banks ex Gardn. f. (exemple de mésolimbe); 201, *Ouratea subcordata* (Stapf) Engl. (espèces à épilimbe). Les chiffres indiquent l'ordre des nervures; M, nervure marginale.

Ces mésolimbes, par leur nervation, sont assez voisins des phyllodes pétiolaires des *Oxalis*, encore que ceux-ci soient fusiformes, et non dans le plan habituel de la feuille, des Ombellifères (*Rhyticarpus*, etc.), des Crassulacées ou des Composées, qui sont cylindriques et différemment nerviés; ils diffèrent assez nettement des phyllodes des *Acacia* développés dans un plan orthogonal au plan des limbes "normaux", mais leur nervation est proche de ceux des "phyllodes" des *Acacia* qui sont dans le plan habituel, les "vaginodes" au sens de Clos (*Acacia cyanophylla* Lindl. par exemple). D'autre part, avec une nervation identique à celle du *Lophira*, ils existent dans plusieurs familles, et il est étonnant que les morphologistes (à l'exception d'une courte note de Kundu et Gupta 1967, qui n'ont pas compris leur origine) ne s'y soient jamais intéressé, alors que les systématiciens utilisent couramment leur aspect particulier. Nous citerons, dans les Ochnacées, les genres *Lophira*, *Rhabdophyllum*, *Fleurydora*, *Schuurmansi*, *Hostmannia*, *Vaselia*, *Trichovaselia*¹, dans les Sapotacées, les genres *Zeyherella*, *Englerophytum*, *Donella*, *Micropholis*, *Gomphiluma*, *Manilkara p.p.*, dans les Guttifères, des *Endodesmia*, *Garcinia*, *Calophyllum*, dans les Thyméléacées, des *Lethedon*, dans les Vochysiacees, des *Qualea*. On peut d'ailleurs se demander si la feuille d'un certain nombre d'espèces fossiles, telle qu'elle a été figurée par les paléobotanistes (*Pentoxylales*, *Williamsoniella*, etc.), n'a pas une nervation analogue.

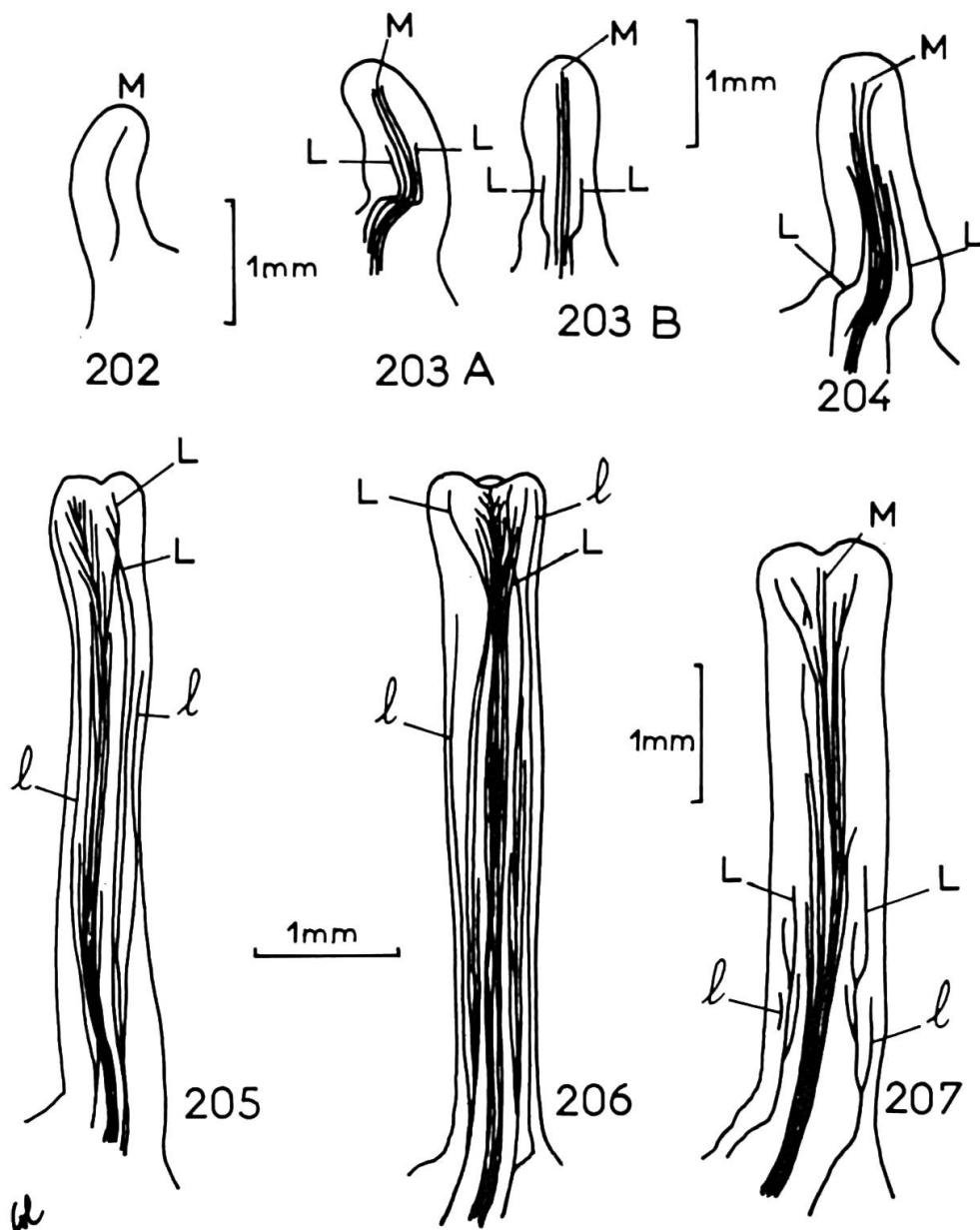
Van Tieghem (1902) avait, cependant, décrit de façon remarquablement exacte la feuille des *Rhabdophyllum*: "de la nervure médiane partent perpendiculairement des nervures secondaires très serrées et très fines, toutes semblables. Il en résulte une striation très fine des deux faces de la feuille... les feuilles ont aussi partout la même forme... atténuée à la base et prolongée au sommet en une pointe plus ou moins étroite et longue à bord gondolé muni de petites dents très espacées". Ces dents du "précurseur" correspondent aux extrémités des nervures secondaires de cet organe, équivalentes des nervures secondaires de l'épilimbe.

Comme dans le cas des alchémilles équisétiformes où le territoire correspondant à l'hypopodium se développe, dans le cas des feuilles à mésopodium développé, c'est-à-dire à mésolimbe, il est évident que les "nervures supplémentaires" ou les "nervures secondaires du mésolimbe" ne sauraient avoir une origine phylogénétique identique à celle des "nervures secondaires" des épilimbes.

Un cas particulier vient aisément à l'esprit, c'est celui des Dioncophyllacées, dont certaines feuilles ressemblent fort, en morphologie externe, à ce que nous venons de définir comme mésolimbe. Nous avons étudié le *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw, que Chevalier (1920), d'après l'aspect de ses feuilles, avait placé dans le genre *Ouratea*, et plus précisément la trachéogénèse de cette feuille munie de deux "crochets" subterminaux. Depuis Baillon (1890) ces "crochets" sont interprétés comme "deux branches révolutées de la nervure médiane".

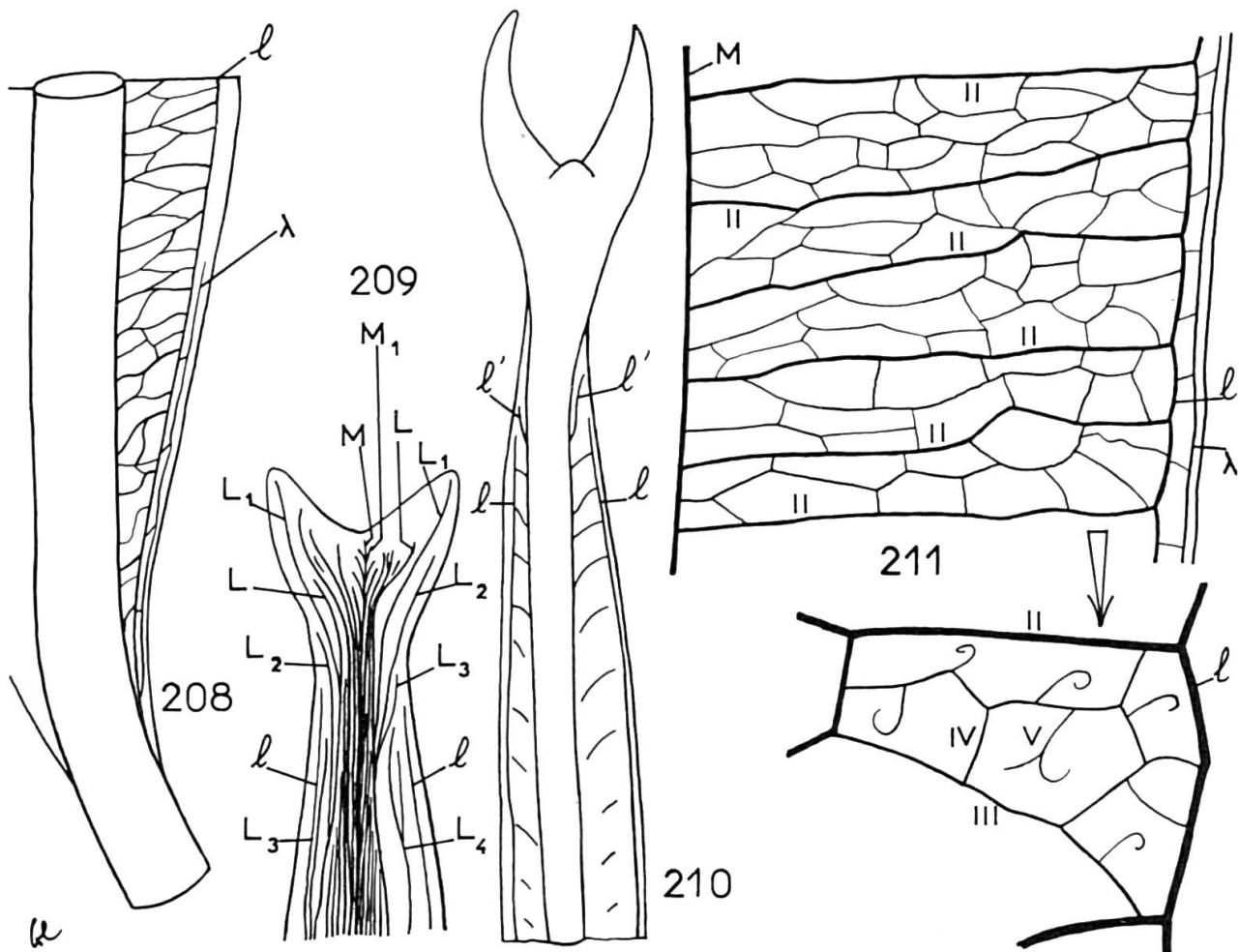
L'innervation de cette feuille apparaît sous forme d'un point nodal médian dans l'ébauche d'1 millimètre. Il se développe rapidement de façon nodifuge et fournira la nervure médiane, M. Sur une ébauche de 2 millimètres, on note qu'il existe deux nervures latérales très proches de la médiane, et les points noraux de deux véritables nervures latérales, L (fig. 203). De nombreux points noraux apparaissent ensuite, dans la zone médiane subapicale, et se développent presque uniquement de façon basipète. Simultanément, on voit s'adjoindre aux nervures L quelques nervures, dont deux nervures l, plus externes qu'elles (fig. 205-207).

¹ L'étude anatomique du pétiole de certaines de ces espèces a été faite par M. Cousin (1953).



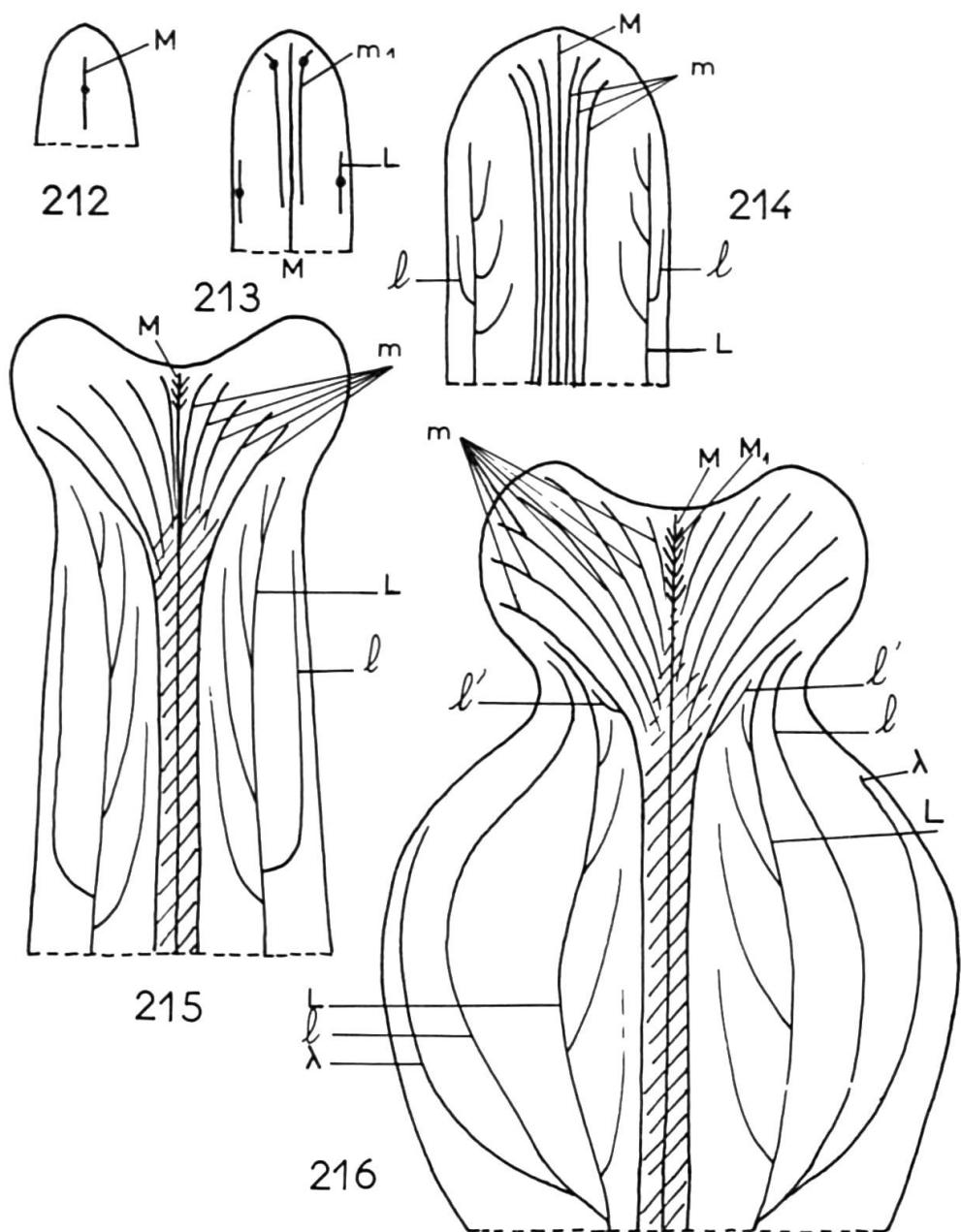
202-207, ontogénie de la feuille "à crochets" du *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw.
Explication dans le texte.

Intervient alors une croissance intercalaire subapicale qui allonge bientôt la feuille, tandis que se forment de nouveaux points nodaux subterminaux qui donnent par croissance basipète, tout un amas de files vasculaires plus ou moins coalescentes (fig. 205-206). Cet ensemble formera "la nervure médiane" de la feuille adulte. On peut considérer la feuille, à ce stade de son développement, comme un rhabdophylode au sens de Troll (1939).



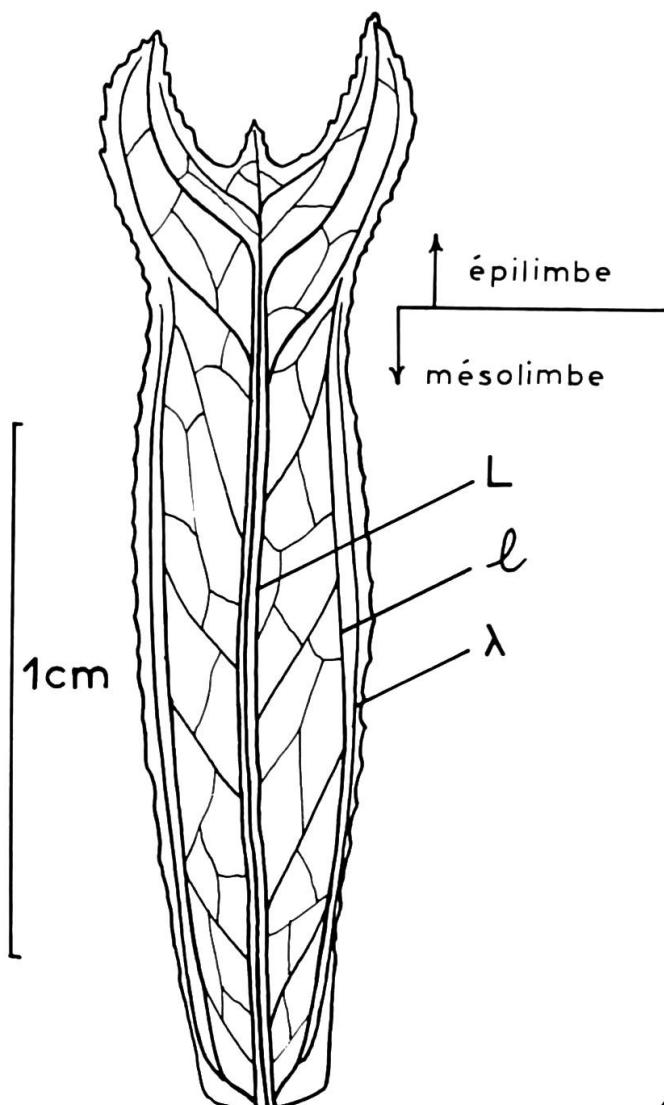
Nervation foliaire du *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw
 208, région basale d'une feuille presqu'adulte; apparition de la nervure λ ; 209, extrémité distale d'une feuille de 3 cm; 210, extrémité distale d'une feuille de 4 cm (les multiples faisceaux de la "nervure" médiane ne sont pas figurés); 211, détails de la nervation de la partie mésopodiale d'une feuille adulte.

Mais ce stade n'est que temporaire et des complications vont apparaître. La partie supérieure de la feuille, au-dessus de la zone de croissance intercalaire, s'élargit nettement, formant les "crochets" caractéristiques, cependant que cette zone s'enrichit encore en points nodaux (fig. 209). Puis, un élargissement de la partie inférieure du rhabdophylode intervient, séparant des nervures L les nervures 1 qui deviennent marginales (fig. 210). Les nervures L, près de leur extrémité supérieure sont rejoints par un faisceau issu d'un point nodal à croissance basifuge, 1', tandis que l'extension basipète des points nodaux de la région distale apporte à la nervure "médiane" un tel nombre de faisceaux qu'il deviendra impossible de continuer à les distinguer des nervures L. La "nervure médiane" est composée par la véritable médiane, M, par les nervures L et par la descente de faisceaux provenant des très nombreux points nodaux subapicaux.



212-216, stades successifs dans le développement de la feuille "à crochets" du *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw.

Des nervures "secondaires" apparaissent alors, reliant la "nervure médiane" aux nervures l . Ces dernières "émettent" elles-mêmes, près de leur base, un rameau externe λ , en position marginale (fig. 208). Cette nervure va rapidement croître en direction basifuge et formera tout au long de la partie inférieure de la feuille la nervure marginale définitive, qui sera jointe par des anastomoses à l'ancienne marginale, l . Un réseau de nervilles se forme enfin, entre les nervures "secondaires" de la région proximale de cette feuille (fig. 211), qui apparaît plus comme un rhabdophyllode ailé que comme un vrai platyphyllode. Cette ontogenèse foliaire est résumée par les figures 212-216.



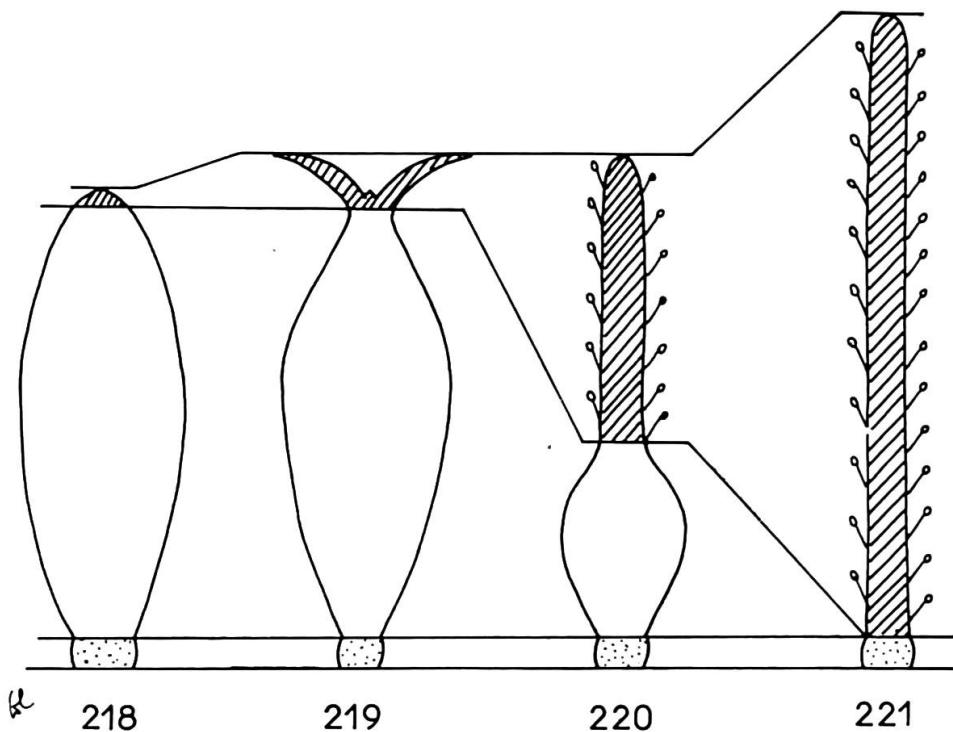
217

d

217, nervation de la feuille du *Bossiaea biloba* Benth.

On reconnaît aisément deux régions dans la feuille du *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw, une région distale homologue d'un épilimbe et une région basale homologue d'un mésolimbe. Elles sont portées sur les rameaux par l'intermédiaire d'un "curiously articulating petiole, leaving a persistent peg on the stem after falling" (Airy Shaw 1952), dont Croizat (1960) dit justement que c'est: "a marked swelling, apparently confluent podarium-wise with the cortex". Bien évidemment il ne s'agit pas d'un véritable pétiole, mais d'une production hypopodiale, homologue d'une base foliaire, ce qui explique le niveau de l'articulation foliaire (entre les hypo- et mésopodium comme à l'ordinaire). On remarquera que la trachéogenèse du mésolimbe du *Tryphyophyllum*, et notamment la présence des nervures λ , n'est pas exactement identique à celle du *Lophira alata* Banks ex Gardn. f., où ce sont les nervures L qui sont marginales. On sait que dans les mésophyllodes de certains *Acacia*, les nervures L sont côte à côte en position médiane (Troll 1939: fig. 999). Il semble, néanmoins, qu'une vascularisation secondaire du même type les relie à la médiane et aux nervures 1 (côte à côte en position ventrale).

La feuille d'une Papilionacée, *Bossiae biloba* Benth., nous présente une structure tout à fait homologue de celle du *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw, mais avec une région distale moins condensée et munie d'une vascularisation moins développée (fig. 217). On notera que le réseau des petites nervures est identique dans les régions épipodiale et mésopodiale.



218-221, homologies entre les types foliaires des Dioncophyllacées.

Une autre forme foliaire du *Tryphyophyllum* est cette feuille "representing a type for practical purposes otherwise unknown" (Airy Shaw 1952), formée, de la base au sommet, par un "pétiole" hypopodial, une région plus ou moins aplatie et un axe orthotrope, le "rhabdode" de Croizat (1960), porteur de nombreuses glandes vascularisées (Metcalfe 1952). Il paraît assuré que la région élargie est homologue d'un mésolimbe, la région glandulaire correspondant alors aux "crochets" distaux de la feuille que nous avons étudiée. Les très nombreux points nodaux que nous avions notés dans cette zone seraient alors un "souvenir" de ceux assurant l'innervation des glandes. C'est le seul argument que nous puissions avoir pour assurer que la feuille glandulaire serait plus ancienne, phylogénétiquement, que la feuille à "crochets", joint au fait qu'il nous a paru que les feuilles glandularisées se rencontrent uniquement à la base des jeunes rameaux, lieu habituel d'un certain juvénilisme.

1.3.3. *Conclusions*

Faisons maintenant le point sur quelques-uns des résultats que nous venons d'exposer. Nous avons vu que dans les épilimbes (limbes "habituelles"), il n'y a jamais création de nervure, ou de nerville, quel que soit le degré de phyllotomie, mais une redistribution topographique de ces nervures. Les nervilles les plus fines, d'autre part, sont exclusivement paginales, alors que les nervilles marginales traduisent le degré de composition de la feuille.

Dans les mésolimbes (homologues de certains phyllodes) on rencontre plusieurs catégories de nervures: des nervures "primordiales" (les nervures habituelles des pétioles), des "nervures secondaires" joignant, à angle droit généralement, les précédentes, et un réseau de nervilles, analogue à celui de la page des épilimbes.

Chez quelques *Alchemilla* équisétiformes, phylogénétiquement évoluées, le *Ligularia clivorum* Maxim. et certaines Rosacées et Trifoliées, la base foliaire (= hypopodium) prend un grand développement. On voit alors apparaître des faisceaux supplémentaires à course essentiellement basipète et, entre eux, un réseau de nervilles (fig. 186-192).

Nous sommes donc devant plusieurs catégories de nervures:

- un réseau de nervilles, paraissant identique quelle que soit la région de la feuille qui se développe;
- les nervures "métamériques", qui peuvent devenir nervures médianes des éléments qui se phyllotomisent, des épilimbes;
- les "nervures secondaires" des mésolimbes;
- les "nervures basipètes" des hypopodiums quand ils prennent une certaine importance dans la feuille végétative.

Ces catégories ont-elles la même valeur phylogénétique ?

Comme le dit Pray (1954), "the attention which has been given by morphologists and anatomists to the venation of such an important structure as the leaf has been remarkably slight". Il est vrai que cet auteur, comme toute l'école de Foster, semble ignorer les travaux français, et notamment ceux de Pellissier (1939, 1945a

et b) et de l'école de Chauveaud. A la question qu'il se pose: "quelle signification prennent ces branches nouvelles pour lesquelles on ne constate plus aucun parallélisme morphologique (lobule ou dent) décelable?", Pellissier répond que chaque nerville "née d'un point initial unique... possède la valeur unitaire" et que "à chaque cordon vasculaire, correspond une unité morphologique", rejoignant l'opinion de C. de Candolle (1868), "la direction de chaque faisceau de la feuille correspond à uneousse de tissu foliaire, de même que chaque faisceau de la tige correspond à une feuille ou un rameau".

Au contraire, Plymale et Wylie (1944) estiment qu'il existe deux sortes de nervures, une "major venation" jusqu'à l'ordre 3, et une "minor venation", distinction repoussée par Pray (1954) car "those veins that comprise the so-called minor venation actually constitute the vast majority of the veins"!

Les auteurs n'ont étudié que la nervation des épilimbes, les limbes "normaux". Il nous semble que l'examen des trois parties de l'ébauche foliaire, quand elles se développent, nous conduit à admettre une "minor venation": le réseau des nervilles d'ordre supérieur à celui des nervilles marginales. L'existence de ce réseau dans les mésopodium et hypopodium quand ils forment le "limbe" de la feuille (ou une partie importante de celle-ci) et l'impossibilité où sont ces nervilles de fournir des folioles subsidiaires, nous conduisent à voir en lui une formation à valeur physiologique.

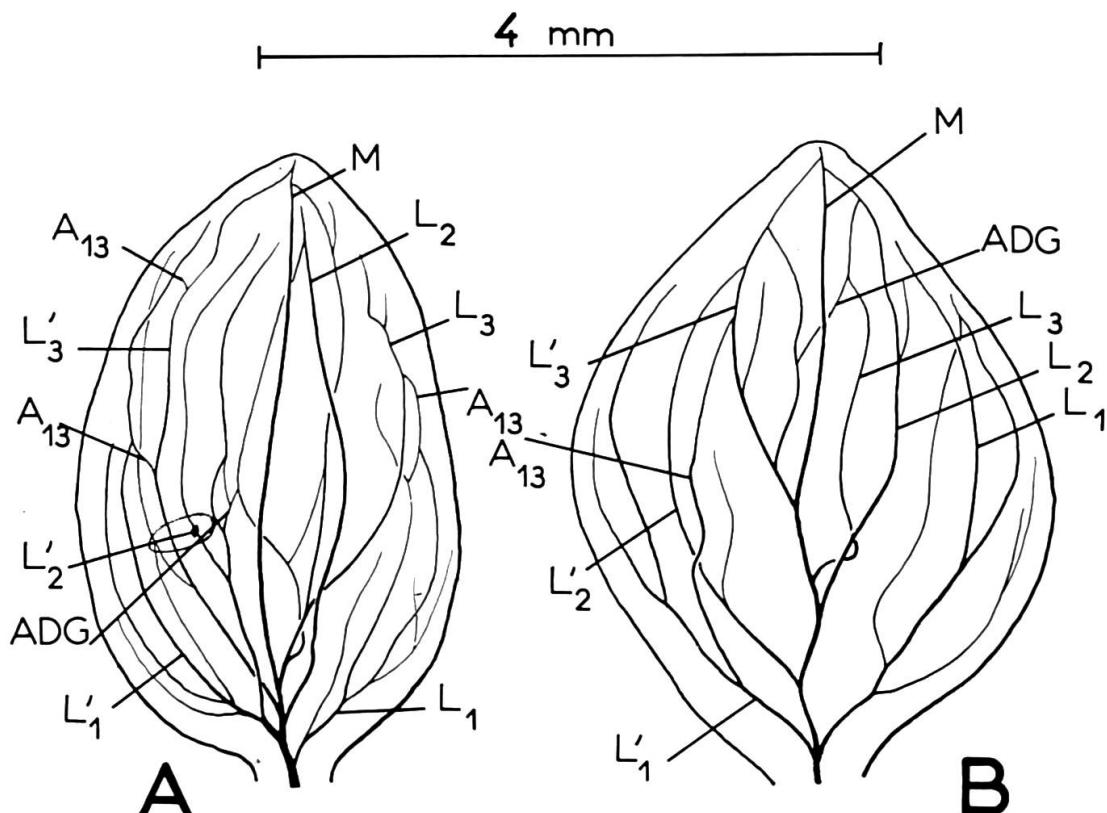
En ce qui concerne les "nervures secondaires" des mésolimbes et les "nervures basipètes" de l'hypopodium, il ne paraît pas possible qu'elles aient la même valeur phylogénétique que les nervures métamériques des épilimbes. Nous concevons donc la notion de nervure comme essentiellement phisyonomique et admettons que leur valeur morphologique est variable.

Il est d'ailleurs évident que certaines nervures ne sauraient avoir valeur phylogénétique. Considérons la feuille du *Sedum dasyphyllum* L. Comme dans la plupart des plantes grasses, ses nervures d'ordre deux ne sont pas disposées en un plan, mais dans l'espace (fig. 222). On voit alors apparaître des anastomoses entre des nervures d'ordre deux non contigües originellement (L_1 et L_3 par exemple) ou même entre nervures appartenant aux moitiés droite et gauche du limbe, dans un plan plus abaxial que la nervure médiane à laquelle elles se superposent.

1.4. Les structures foliaires non planifiées

1.4.1. Remarques sur des feuilles diplophyllées

On sait que l'école de Leinfellner, et celle de Gavaudan, ont insisté sur l'importance des feuilles diplophyllées, en les comparant à la structure des étamines et des carpelles. Pour eux, "les feuilles peltées, ascidiales et diplophyllées dont aucune signification adaptative n'a pu être donnée jusqu'à présent peuvent être considérées comme des sporophylles abortives" (Gavaudan 1966), et la feuille "normale" serait un organe "où les caractères sexuels réprimés ont disparu, entraînant une atrophie de toute la partie antérieure de la feuille diplophylle" (Dupuy 1964). Il importe donc que nous examinions si "la diplophyllie est un caractère latent qui n'attend qu'une occasion favorable pour s'exprimer", c'est-à-dire s'il s'agit d'un caractère primitif.



222

222 A et B, nervation de feuilles adultes du *Sedum dasypphyllum* L.
 A 13, anastomoses entre les nervures L_1 et L_2 ; ADG, anastomoses entre les moitiés droite et gauche de la feuille; L_1 , L_2 , L_3 , nervures d'ordre 2; M, nervure médiane.

Du point de vue ontogenèse, Troll (1931 et 1939) indique deux modes d'acquisition de la diplophyllie. Dans l'*Alchemilla diplophylla* Diels, il s'agirait de replis solides ("solide Falten"), deux parties interfasciculaires, voisines dans la vernation plissée, perdant leur individualité pour former une lame supplémentaire (voir Troll 1931: fig. 33 et Troll 1939: fig. 1504). Dans le cas des *Caltha*, "au méristème habituel qui est à l'origine du jeune limbe avant l'allongement intercalaire du pétiole, s'ajoute, du côté ventral, un méristème supplémentaire, qui produit les deux lames antérieures surnuméraires de la feuille diplophylle... L'ensemble des tissus qui sont produits par ce méristème constitue... la "Querzone" (Guedès et Dupuy 1963).

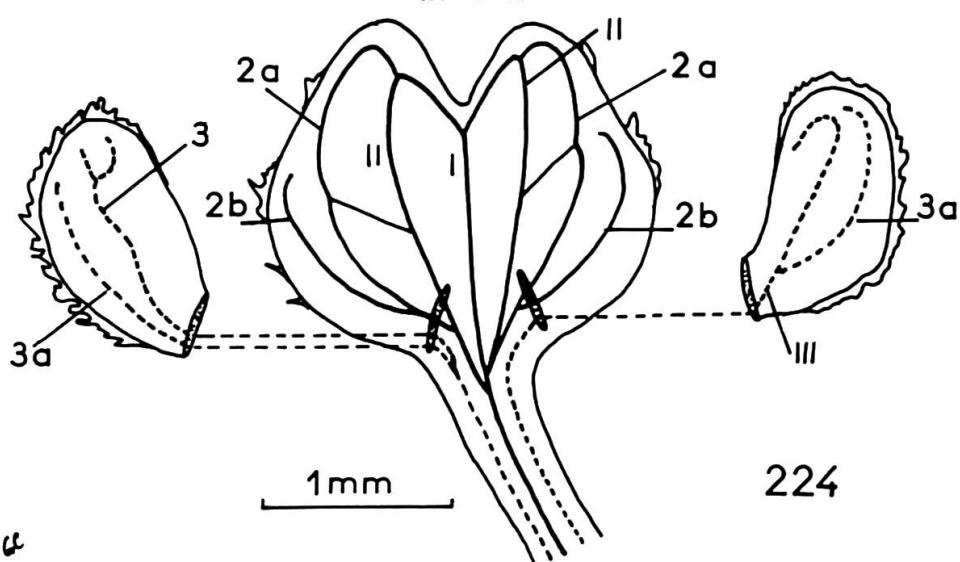
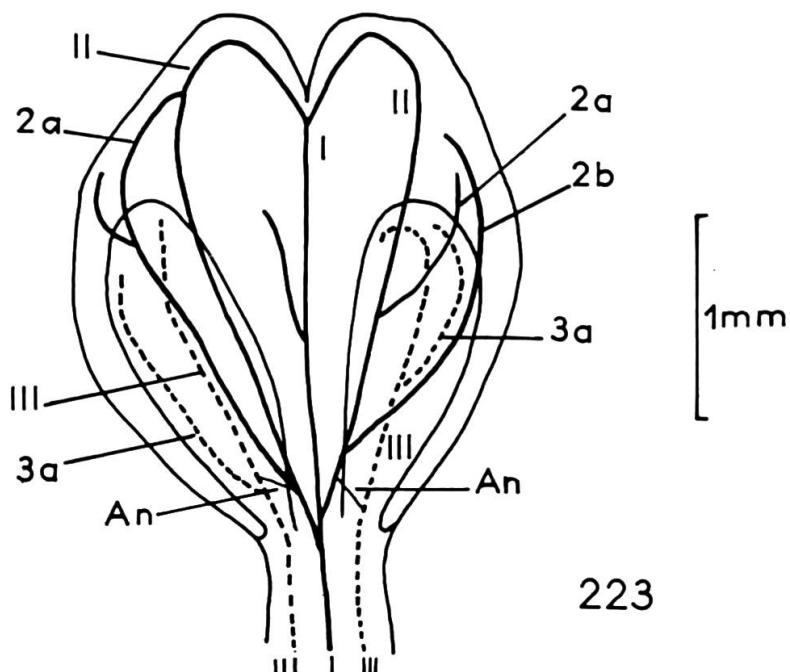
Notons dès maintenant qu'il paraît peu vraisemblable que deux mécanismes différents, donnant une forme diplophylle, soient tous deux l'expression d'un processus primitif du point de vue phylogénèse.

1.4.1.1. La feuille de quelques *Caltha*

Le *Caltha dionaeifolia* Hook. f. du sud du Chili est l'un des exemples classiques d'espèce à feuilles diplophyllées. Il a été figuré par Goebel (1891), Schrödinger (1914) et Troll (1931 et 1939), mais sa nervation n'a été étudiée que par Schrödinger

(1914: tab. 9). Pour cet auteur, la nervure médiane émet deux nervures latérales qui se ramifient une ou deux fois. A la ramification la plus basale de ces nervures latérales, se rattachent les deux faisceaux qui irriguent les appendices ventraux.

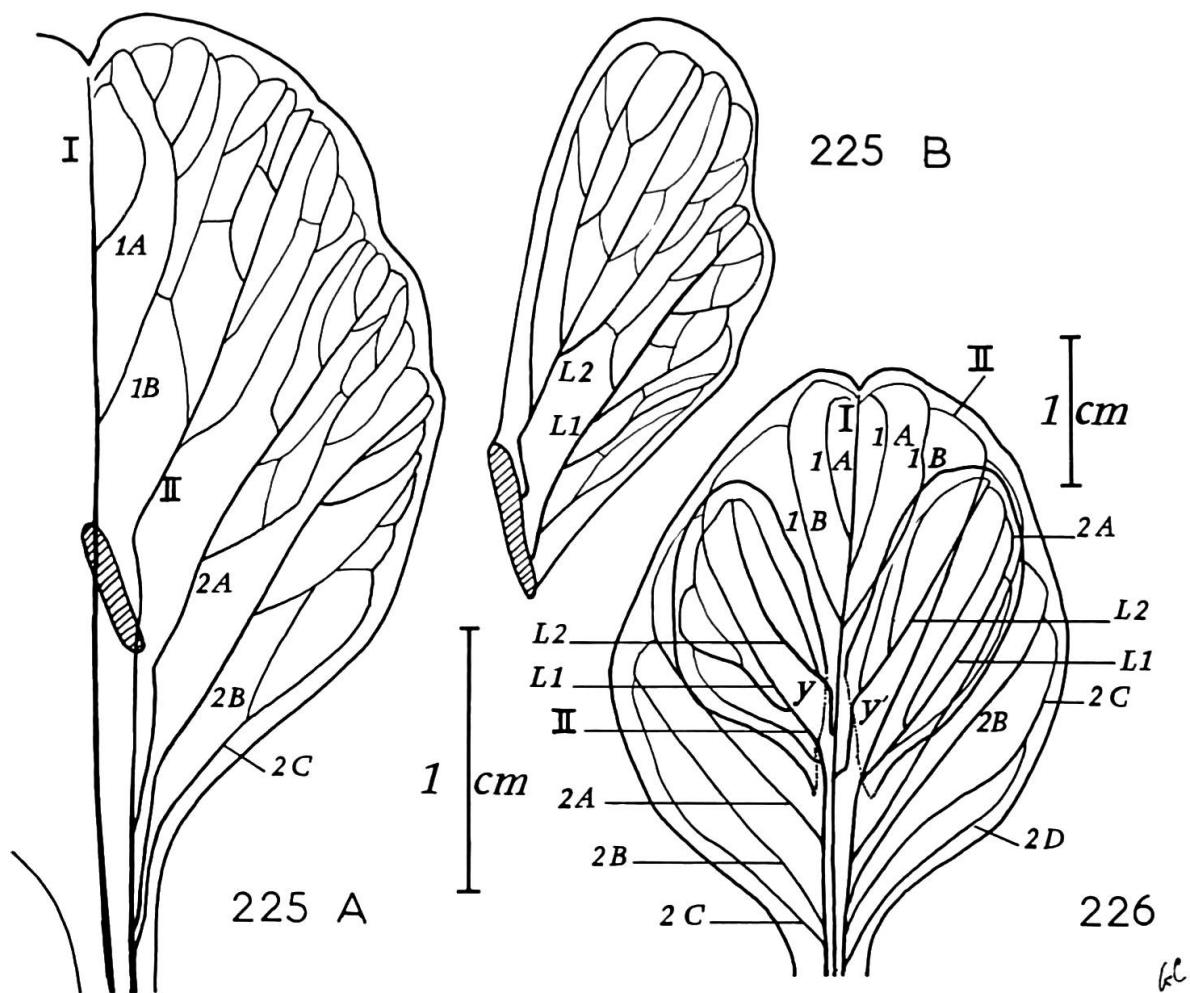
En réalité, comme nous l'ont montré plusieurs échantillons éclaircis et des coupes de vérification, le pétiole ne renferme pas un faisceau unique, mais trois faisceaux. Le médian et ses affluents innervent le limbe "normal", les deux latéraux,



223-224, feuilles du *Caltha dionaeifolia* Hook. f.

et leurs émissaires, correspondent chacun à l'un des appendices ventraux (fig. 223-224). Il peut exister, ou non, des anastomoses entre ces trois systèmes vasculaires.

Le *Caltha appendiculata* Pers. a aussi été figuré par plusieurs auteurs, le premier semblant être Delessert (1821) dans ses *Icones*, et surtout par Schrödinger, mais, malheureusement, sans indiquer les raccords entre l'innervation des ailes ventrales et celle du limbe "normal". Chacun des appendices ventraux est muni de deux nervures principales correspondant à des lobes faiblement marqués. Elles se raccordent en direction basipète, après une inflexion brusque pour celle apparemment distale, au faisceau médian ou à l'une des deux nervures latérales les plus distales du limbe "normal". On notera que ces dernières, et, à un degré moindre, les deux



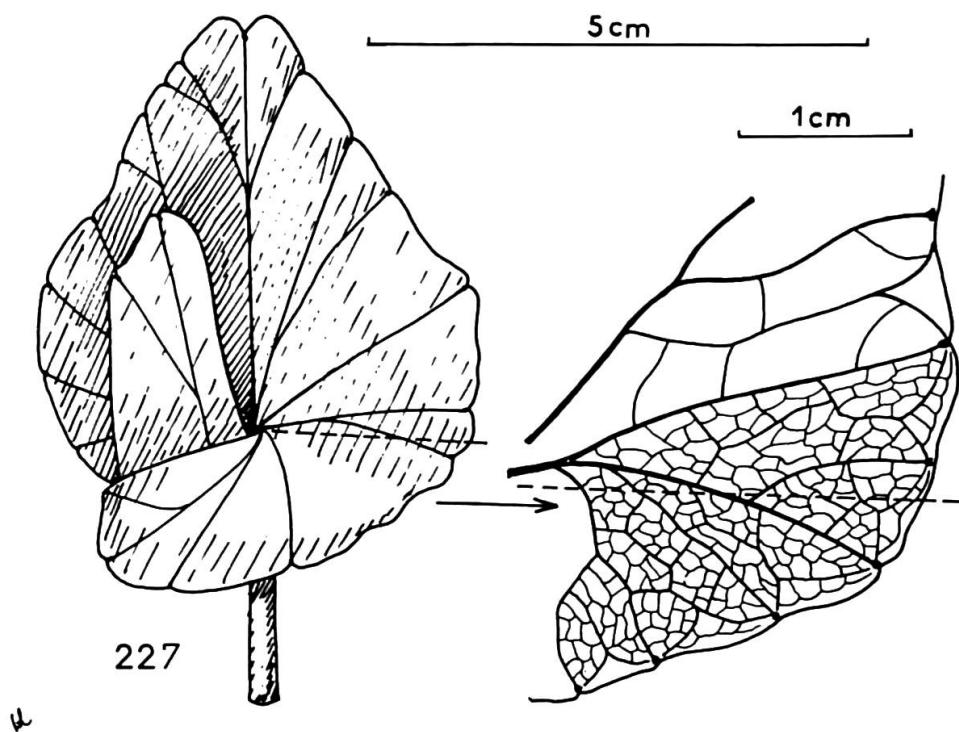
Feuille du *Caltha appendiculata* Pers.
225 A, moitié du limbe; 225 B, appendice ventral; 226, feuille entière (dans les fig. 225 A et B, le lieu d'insertion de l'appendice ventral est hachuré).

nervures latérales suivantes, sont elles-mêmes fortement et brusquement coudées au niveau de l'insertion des lobes ventraux. En dessous de ce niveau cette inflexion n'existe pas (fig. 225-226).

La structure foliaire du *Caltha sagittata* Cav., à première vue, n'est pas la même que celle des deux espèces précédentes. Sa feuille (comme celle du *C. novae-zelandiae* Hook. f., du *C. andicola* Walp., du *C. obtusa* Cheesm., du *C. introloba* F. Muell. et du *C. involuta* A. W. Hill) est munie de "lobes infolded from the base, the axis fold being at right angles to the petiole" (Hill 1918). Ajoutons que la vascularisation de ces oreillettes ventrales est sans aucun doute la continuation de celle du reste du limbe (fig. 227) et que le pli au niveau duquel se replient les oreillettes ne délimite aucun territoire vasculaire spécial. La vascularisation de son pétiole a été décrite par Jäger (1961, sous le nom de *C. andicola*) selon l'optique de l'école de Leinfellner.

Dans le genre *Caltha*, nous avons, en résumé, quatre espèces de la section *Psychrophila* DC. (*Caltha alata* A. W. Hill, *C. appendiculata* Pers.¹, *C. dionaeifolia* Hook. f. et *C. phylloptera* A. W. Hill) présentant une feuille diplophylle caractéristique. Nous avons pu étudier en détail deux d'entre elles. Remarquons que ces espèces ont de 5 à 9 étamines, de 2 à 8 carpelles pauciovulées et des fleurs "sub-

¹ *C. limbata* Schlecht. en est un synonyme.



227, feuille du *Caltha sagittata* Cav. Le tireté indique le niveau de pliure du limbe.

dioïques" selon l'expression d'Asa Gray, alors que les *Caltha* à feuille de type habituel ont de très nombreuses étamines, des carpelles multi-ovulés et sont parfaitement hermaphrodites, tous caractères plus primitifs que ceux de la section *Psychrophila*.

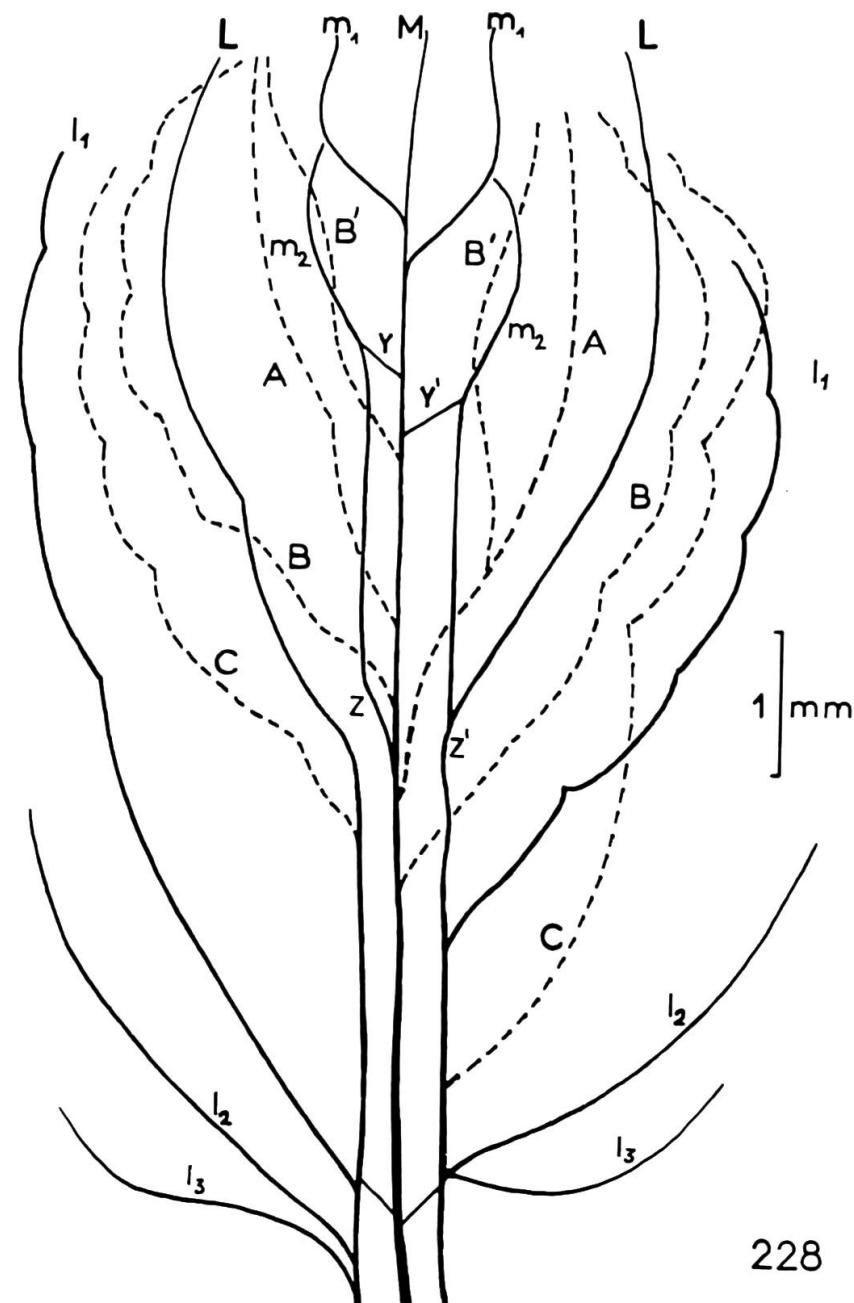
1.4.1.2. La feuille de l'*Alchemilla diplophylla* Diels

Cette espèce péruvienne présente, nous l'avons dit, ce que Troll interprète comme des "plis solides". Notons que cette opinion est très voisine de celle d'Hagerup (1946 et 1953) décrivant, après Ljungström (1883) "a ventral groove" de la feuille de certaines Ericacées, ce qui l'amène à la notion d'"ericoid leaves", terme pris dans un sens très particulier, homologue au concept de "falsche Rollblätter", de Leinfellner (1959); comme ce dernier l'expose, à propos des Frankeniacées, les excroissances inhabituelles sont produites par un méristème supplémentaire, et il existe à côté des "echte Blattränder" des "falsche Blattränder, die durch Auswüchse der Blattunterseite gebildet werden". Dans l'interprétation par Troll de la feuille de cette alchémille, il s'agit cependant de replis du véritable limbe, alors que les "fausses feuilles enroulées" ont un "limbe" qui, suivant l'expression de Leinfellner, est "ein komplexes Gebilde, besteht aus einem Mittelstück, das der eigentlichen Lamina angehört, und aus zwei umfangreichen randlichen Abschnitten, die aus Auswüchsen der Blattunterseite hervorgegangen sind"¹.

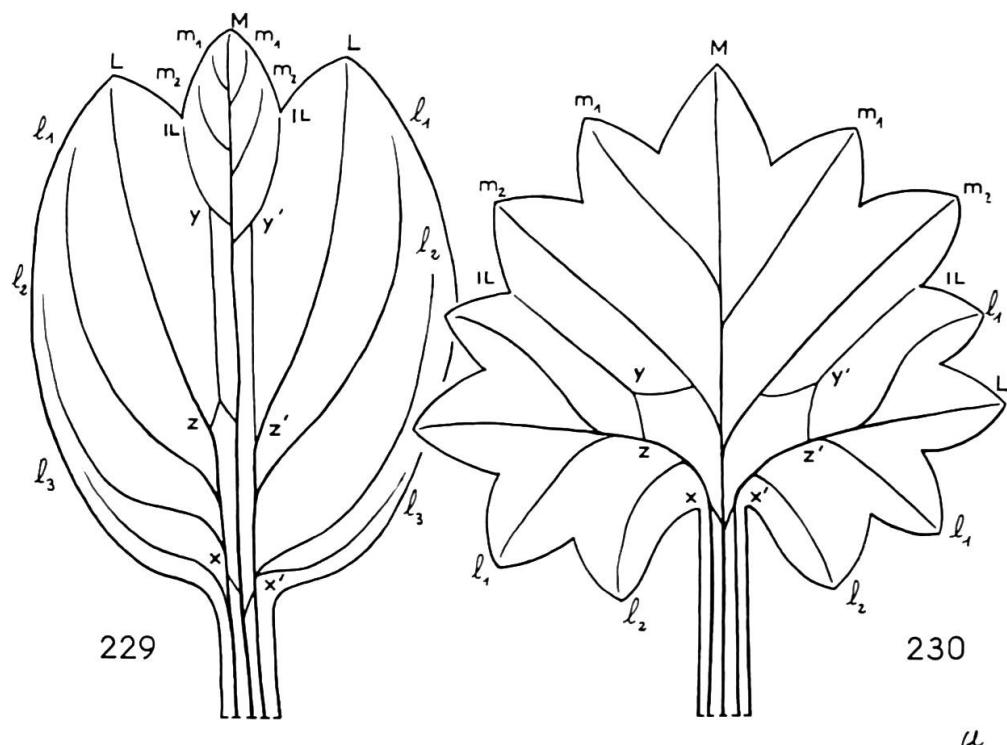
La vascularisation de la feuille adulte de l'*Alchemilla diplophylla* Diels nous a montré quelques caractères peu évidents d'après les figures des auteurs. Le lobe médian du limbe "normal" est très réduit, mais conserve l'essentiel de sa vascularisation, et notamment deux nervures d'ordre 2, m_1 et m_2 . Il en est de même pour les deux lobes latéraux, innervés par une nervure principale, L, et des nervures secondaires, l_1 , l_2 , et l_3 (fig. 228). Ces nervures L sont fortement incurvées dans leur région basale et prennent alors un cours parallèle à celui de la nervure médiane M. Deux nervures aboutissent aux sinus interlobaires; désignons-les par IL. Elles aussi sont fortement infléchies dans leur marche basipète, en dessous d'une anastomose yy' avec la nervure médiane. Elles se rattachent soit à la nervure médiane, soit à une nervure L, au niveau zz'.

En comparant (fig. 229-230) ce système vasculaire à celui d'une feuille de l'*Alchemilla vulgaris* L., on voit aisément les homologies entre nervures, et notamment l'emplacement du niveau yy'. Ce niveau, dans l'"Ableitung von Form und Nervatur der Blattspalte von *Alchemilla diplophylla*" (Troll 1939: fig. 1505), est manifestement mal placé et a été confondu avec celui des anastomoses zz' (voir Troll 1931: fig. 26, où le niveau yy' est très apparent). La différence essentielle entre les limbes des *A. diplophylla* et *vulgaris* est en la très grande élévation de la base du limbe de la première. La vascularisation des ailes ventrales est formée de deux nervures principales dans chaque aile, avec des nervures secondaires qui leur sont presque parallèles.

¹ Dans une douzaine de *Cliffortia*, on peut observer une structure identique (cf. Weimarck 1934).



228, Innervation de la feuille de l'*Alchemilla diplophylla* Diels,
montrant les rapports entre les systèmes vasculaires du limbe et des appendices ventraux. La
vascularisation des appendices ventraux est figurée par un tireté. Explication des signes dans
le texte.

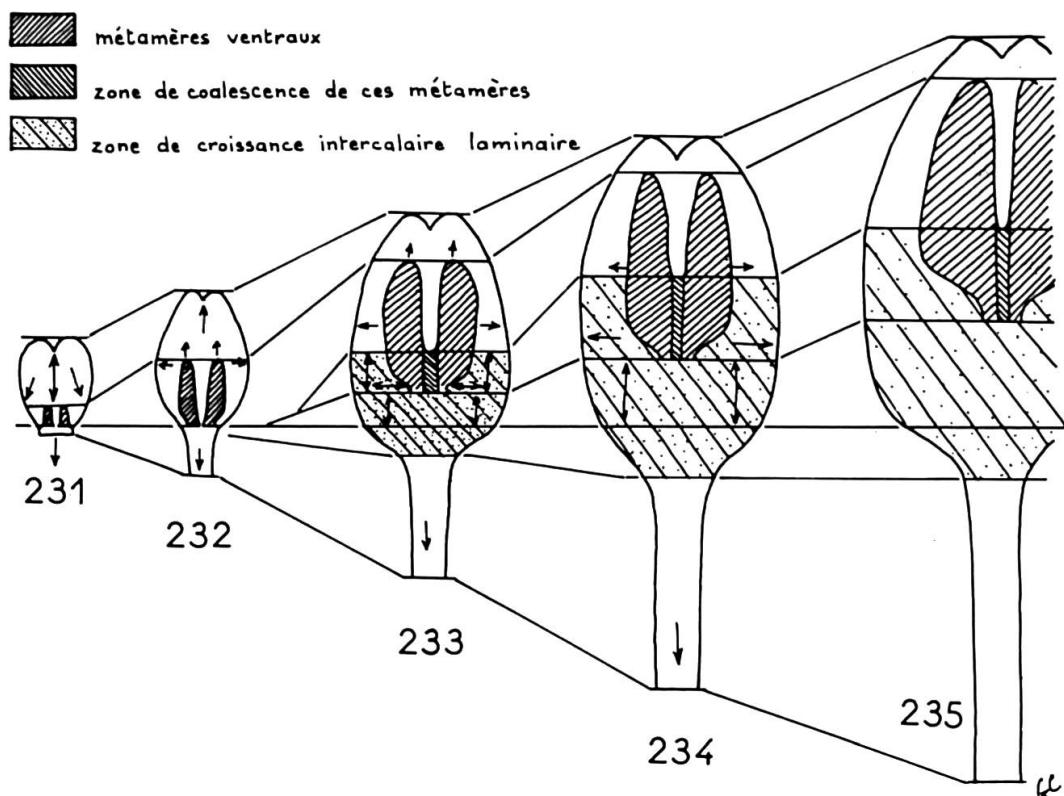


Schémas de la vascularisation du limbe de deux aichémilles
229, *Alchemilla diplophylla* Diels; 230, *Alchemilla pubescens* Bieb.

1.4.1.3. Sur l'ontogenèse des feuilles diplophyllées

Nos observations nous ont montré une ontogenèse tout à fait comparable dans le *Caltha appendiculata* Pers. et l'*Alchemilla diplophylla* Diels. Nous n'avons pu obtenir de matériel en ce qui concerne le *Caltha dionaeifolia* Hook. f. mais il n'y a aucune raison de penser qu'elle est différente. Après le stade primordial, il apparaît en continuité avec les marges de l'épipedium deux ébauches latéro-ventrales insérées à la limite du pétiole. Ce stade a une durée assez longue au cours de l'ontogenèse, alors que le pétiole commence à s'allonger et que le limbe "normal", et les deux lobes latéraux-ventraux eux-mêmes, s'accroissent (fig. 232). Si cette forme persistait jusqu'à l'âge adulte, on aurait une feuille très semblable à celle des *Caltha* du groupe *C. sagittata* Cav.

Mais entre en jeu une zone proximale de croissance intercalaire, entraînant les ailes ventrales vers le haut de la feuille, c'est-à-dire donnant un tissu basal qui soulève au-dessus de lui la partie du limbe antérieurement formée et étirant les lignes d'insertion primitive des lobes ventraux. Ces derniers cessent alors, apparemment, d'être en continuité avec les marges du limbe "normal", mais il ne s'agit que d'une modification secondaire, bien signalée par Troll qui parle d'"interkalare Wachstumsprozesse in der Übergangregion zwischen Stiel und Spreite", pour le *Caltha limbata* (= *C. appendiculata* Pers.). Un autre effet du fonctionnement de cette



231-235, stades successifs de l'ontogenèse foliaire des *Caltha* et *Alchemilla* diplophylls.
Explications dans le texte; les flèches indiquent les principales directions de croissance.

zone de croissance intercalaire est l'apparente déviation dans un sens parallèle à la nervure médiane (perpendiculaire à cette zone) des faisceaux qui se développent lors de son fonctionnement.

Reprendons l'exemple de l'*Alchemilla diplophylla* Diels (fig. 229). Les faisceaux m_1 et m_2 , qui se trouvent au-dessus de la zone d'elongation intercalaire, ne sont en rien affectés. Les faisceaux L et IL, par contre, voient leur branche basipète fortement déviée, les faisceaux L, apparus juste avant le fonctionnement du méristème intercalaire, moins que les faisceaux IL croissant simultanément. La très longue distance entre les niveaux xx' et yy' en est une conséquence directe. Les nervures l_1 , l_2 , l_3 , formées plus tardivement, ne sont pratiquement pas affectées par ce phénomène.

En somme, une zone de croissance intercalaire, limitée dans le temps et l'espace, entraîne un certain nombre de modifications secondaires à la structure de fig. 227 (exemple du *C. sagittata* Cav.). On ne saurait tenir celle-ci comme très différente de la feuille des *Caltha* de la section *Caltha*, d'autant plus qu'elle y existe parfois (Troll 1939: fig. 1498). Cette structure est celle d'un épilimbe composé d'un certain nombre de métamères se terminant en dents glanduleuses, et de notre groupe III, dont les régions latéro-basales sont pliées vers l'intérieur, dès un stade précoce. Il est normal que la nervation qui se différencie dans ces appendices,

repliés à 180° de leur position "normale", soit elle-même "retournée" de 180°, c'est-à-dire formée de faisceaux inverses, et que les branches basipètes de ces faisceaux donnent au pétiole un aspect "unifacial". Nous ne voyons nulle part, dans cette ontogénie, où interviendrait une "Querzone... méristème supplémentaire qui produit les deux lames antérieures surnuméraires". Ce qui se passe, c'est la reprise, par une zone de croissance intercalaire de la base de l'épilimbe, des régions marginales de l'ébauche foliaire en croissant très fermé. Il n'y a jamais jonction des marges de cette ébauche par une "Querzone", dont on ne voit pas pourquoi elle ne donne jamais de feuilles peltées chez les *Caltha* ou l'*Alchemilla*, mais adhérence, au niveau de la nervure médiane de l'épilimbe, de ces marges. On remarquera qu'en aucune hypothèse l'existence d'une "Querzone" ne saurait expliquer les déviations des faisceaux de l'épilimbe et que ces dernières sont un des traits les plus caractéristiques de cette structure. Dans le *Caltha dionaeifolia* Hook. f., dont le pétiole se développe plus tardivement que dans les autres *Psychrophila*, la zone pétiolaire de croissance intercalaire intéresse souvent ces marges foliaires et il se forme des décurances pétiolaires des appendices ventraux, phénomène basipète analogue au phénomène basifuge dont nous venons de parler, lui aussi dû à une zone de croissance intercalaire.

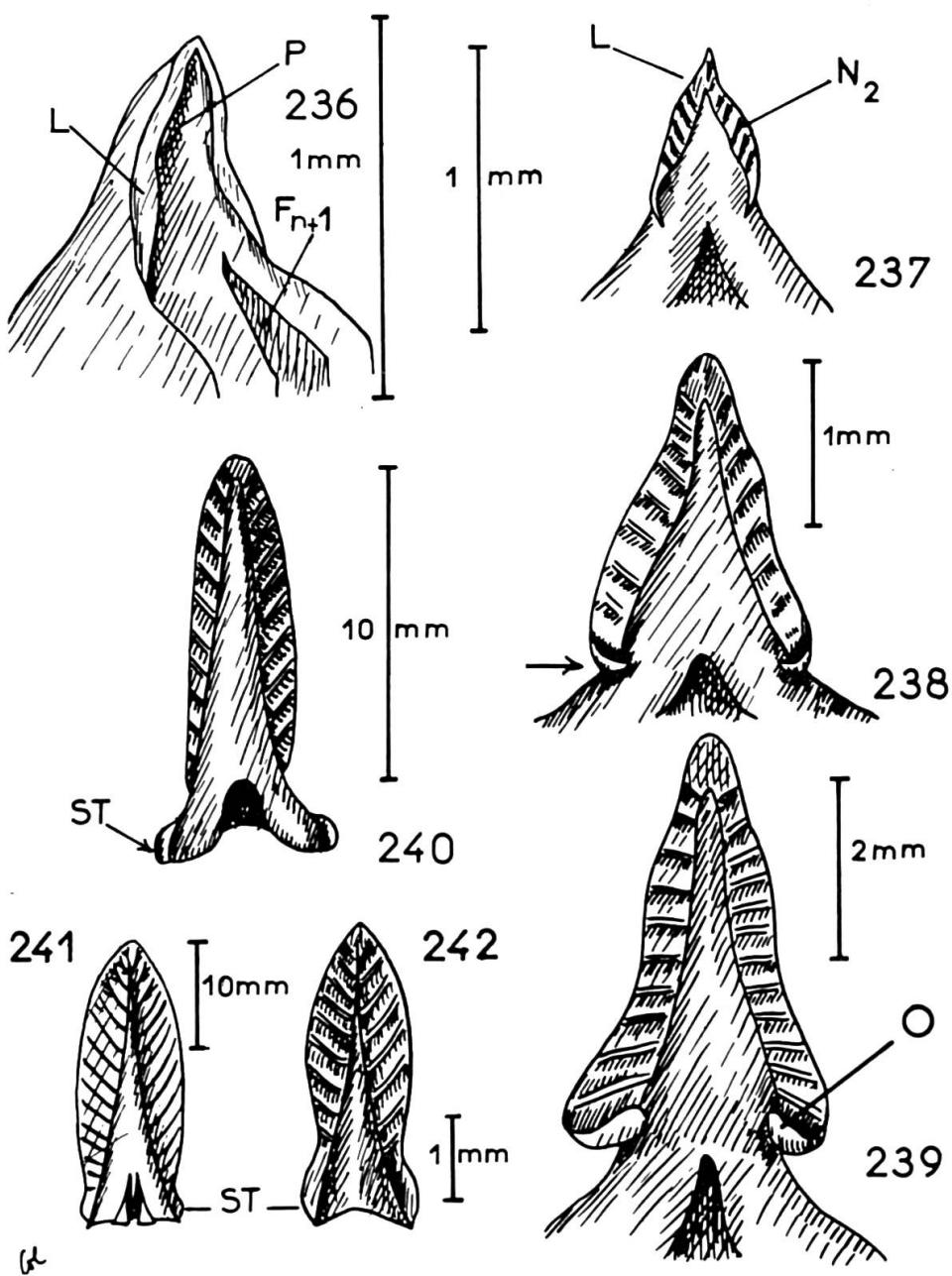
L'examen de deux autres feuilles va nous permettre de préciser l'origine de la diplophyllie.

1.4.1.4. Sur l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev.

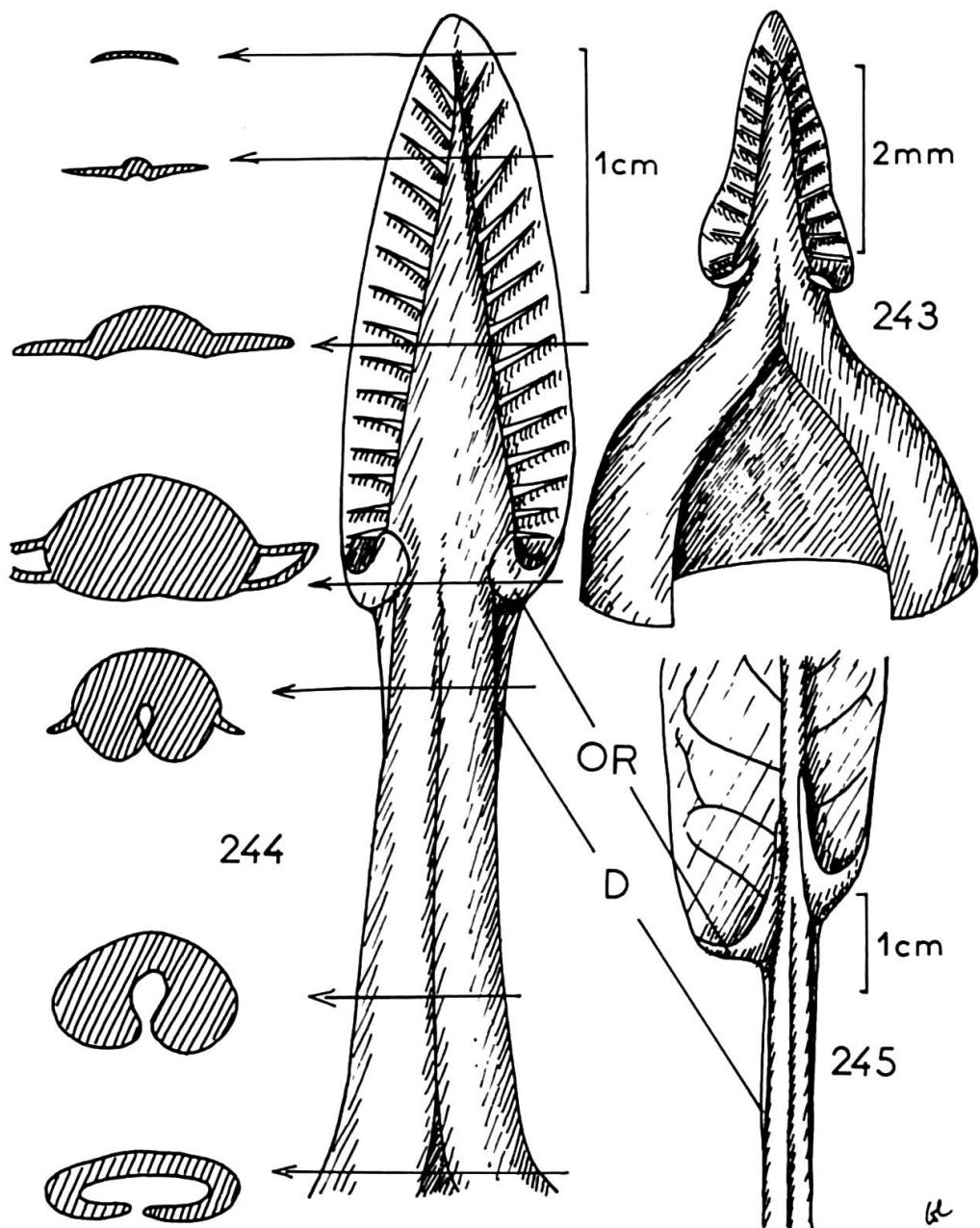
Alors que l'étude des feuilles diplophyllies est souvent rendue difficile par leur taille réduite, l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev. en possède de très grande taille (jusqu'à un mètre). Nous en avons étudié l'ontogénie en Côte-d'Ivoire, où nous avons disposé d'un nombre important d'échantillons frais.

L'ébauche d'1 mm (fig. 236) ne présente aucun signe de diplophyllie, mais une ébauche tronconique avec une bordure laminaire étroite. Ce rebord se développe rapidement (fig. 237) selon le "deuxième type de la formation mixte", de Trécul (1853). Simultanément l'"Unterblatt" s'élargit considérablement et on remarque que les extrémités basales du limbe ne sont plus "insérées" sur la marge de l'"Unterblatt", mais sur sa face ventrale. C'est qu'il existe une dysharmonie de croissance entre les faces ventrale et dorsale de la base foliaire, la face dorsale s'étendant latéralement plus rapidement que la face ventrale. Puis un second phénomène intervient (fig. 238-239), une élévation plus rapide de la face dorsale que de la face ventrale de l'"Unterblatt", ce qui amène les extrémités véritables du limbe en position plus distale qu'une partie de sa base, provoquant la formation d'oreillettes.

A ce moment, le pétiole se différencie (fig. 244) et la zone d'accroissement intercalaire qui le forme intéresse également la région topographiquement basale des oreillettes, morphologiquement plus distale que leur "sommet". Il s'ensuit l'établissement d'un long entonnoir décurrent de chaque côté du pétiole. Plus tard, l'élévation du limbe lui-même atteindra sa région basale (fig. 245) ce qui entraînera vers l'apex foliaire le sommet des oreillettes, réalisant une structure diplophylle. Notons que la feuille de l'*Anthocleista Vogelii* Planch. est identique à celle de l'*A. djallonensis* A. Chev., mais que la zone de croissance intercalaire de son pétiole n'affecte pas les oreillettes basales du limbe, et qu'il n'existe donc pas de décurances pétiolaires en entonnoir. Dans la plupart des *Anthocleista*, encore que la morpho-



236-239, ontogenèse foliaire de l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev.; 240, ébauche foliaire de l'*A. nobilis* G. Don; 241-242, ébauches foliaires de l'*A. procera* Leprieur (on notera la continuité entre limbe et stipules, "métastipules" au sens de Weberling et Leenhouts 1965). L, limbe; N₂, nervure secondaire; O, oreillette, ST, stipule.



Ontogenèse foliaire de l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev.
243-244, développement du pétiole et coupes à divers niveaux; 245, zone proximale d'une feuille presqu'adulte. D, décurrence pétioinaire; OR, oreillette.

logie de l'“Unterblatt” soit variée, il n'apparaît pas de structure diplophylle. Notons que la vascularisation de chaque oreillette de l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev. est assurée par les deux nervures les plus basales du limbe.

La morphologie de cette feuille est homologue de celle de la feuille du *Symmeria paniculata* Benth., du Brésil et d'Afrique occidentale, “à pétiole... présentant sur toute sa longueur deux bordures membraneuses aliformes prolongées aussi sur une courte longueur le long de la côte médiane sur la face supérieure du limbe” (Lemée 1935). Il convient de la rapprocher de la feuille du *Coccoloba ilheensis* Wedd. (*Martius 1240*) dont la morphologie foliaire est voisine de celle de l'*Anthocleista Vogelii* Planch. avec ses oreillettes pétiolaires. On sait que les genres *Symmeria* et *Coccoloba* sont voisins.

Une telle morphologie a été interprétée par Velenovský (1907) comme un développement acropète des marges ailées du pétiole, et par Guedès (1968) comme une zone transverse (“Querzone”) “formée de deux languettes, la région juste médiobasale de la zone transverse ne proliférant pas”.

Comme nous l'avons vu, il ne s'agit de rien de comparable à un méristème ventral néoformé. Ces “oreillettes” et ces “décurrences pétiolaires” sont, en réalité la région proximale de l'épípodium fortement modifiée par le jeu de phénomènes de croissance légèrement inhabituels, un développement transversal, puis longitudinal, de la face dorsale de l'“Unterblatt” supérieur à celui de sa face ventrale, une zone de croissance intercalaire du pétiole affectant l'extrême base du limbe et l'étirant en direction basipète et une zone d'elongation de l'épípodium tardive (feuilles à formation mixte) emportant en direction acropète le sommet des “oreillettes”. On remarque que, selon toutes probabilités, ces phénomènes, ontogénétiquement secondaires, le sont aussi phylogénétiquement. On doit les rapprocher de ce qui se passe dans le *Brassica oleracea* var. *gemmifera* de la figure 1222 de Troll (1939), où l’“oberschlächtige Fiederinsertion” est due à un phénomène morphogénétique très comparable. Il se rencontre dans la plupart des *Brassica* (s.l.), avec une netteté particulière dans le *B. Tournefortii* Gouan. On connaît l'observation de Fermond (1864) sur le chou de Bruxelles: “quelquefois ces sortes d'oreillettes foliolaires se trouvent unies à la grande foliole terminale et forment de chaque côté et à la base de la feuille deux petites poches plus ou moins profondes”. On a alors une structure homologue de celle de l'*Anthocleista Vogelii* Planch. Et Fermond poursuit: “d'autres fois, la feuille... présente sur le milieu de son rachis une ou deux lames foliacées plus ou moins développées, parallèles au rachis, et n'étant autres qu'une des portions d'un phytogène latéral de la feuille qui s'est exastosié¹... pour former cette lame qui prend parfois un tel développement que l'on croirait à un ou deux demi-limbes surnuméraires” (l.c.: 478). C'est là une description, et une interprétation très exacte de la diplophyllie de ces feuilles. On s'étonne que ce passage n'ait jamais été relevé par les auteurs des écoles de Leinfellner ou de Gavaudan, qui utilisent fréquemment les observations de Fermond.

Les *Raphanus* en montrent également de beaux exemples, notamment le radis noir, où presque toutes les feuilles présentent des “oreillettes foliolaires” bien marquées, dues à des dysharmonies dans la croissance de la feuille.

¹ Traduisons: “une des parties d'un des éléments primaires constitutifs de la feuille, latéral et qui s'est individualisé par phyllotomie plus ou moins nette”.

1.4.1.5. Conclusions

Dans ce chapitre, nous venons d'examiner, en quelques exemples, les divers cas de feuilles végétatives diplophyllies. Notons, tout d'abord, que si rien ne s'oppose typologiquement à l'interprétation de Troll de la feuille de l'*Alchemilla diplophylla* Diels, l'ontogenèse de cette espèce est identique à celle des *Caltha* de la section *Psychrophila* et que cette interprétation ne peut expliquer les nettes déviations du cours des faisceaux que nous avons constatées.

Les *Caltha* du groupe *sagittata* ont, comme le pensait le monographe du genre, Hill, des oreillettes basales infléchies vers la face ventrale; ces oreillettes, dans les quatre espèces nettement diplophyllies, sont reprises par une zone proximale de croissance intercalaire qui les étire ou les déplace en direction acropète.

Le même phénomène se retrouve dans l'*Alchemilla diplophylla* Diels, et dans l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev. Pour cette dernière espèce, comme pour le *Symmeria paniculata* Benth., le méristème intercalaire générateur du pétiole allonge l'extrême base des oreillettes de l'épilimbe, en direction basipète.

Toutes ces feuilles diplophyllies doivent donc leur morphologie à des phénomènes ontogénétiquement secondaires. Du point de vue phylogénétique, plusieurs remarques s'imposent:

- ces structures se retrouvent dans des familles très différentes, dont rien ne permet de supposer qu'elles sont toutes primitives: Renonculacées, Rosacées, Loganiacées, Polygonacées, Crucifères;
- la fleur des *Caltha* diplophyllies est plus évoluée, en ce qui concerne l'androcée et le gynécée, que celle des *Caltha* à feuilles "normales";
- ces *Caltha* de la Section *Psychrophila* sont "subdioïques" alors que le *Symmeria paniculata* est dioïque;
- la feuille des *Alchemilla* manifeste de nombreuses possibilités d'évolution (alchémilles équisétiformes, grand développement pris par l'"Unterblatt" dans les bractées, bourgeons adventifs marginaux de l'*Alchemilla minima* d'après Weinmann 1737, polystélie pétioinaire d'après Bouygues 1900, etc.);
- l'anatomie, enfin, des *Caltha* diplophyllies est très spécialisée; ils possèdent, notamment, des chambres à air de très grande taille sous leurs stomates (Hill 1918) et un hypoderme très modifié, servant, selon Diels (1897) de réservoir d'eau.

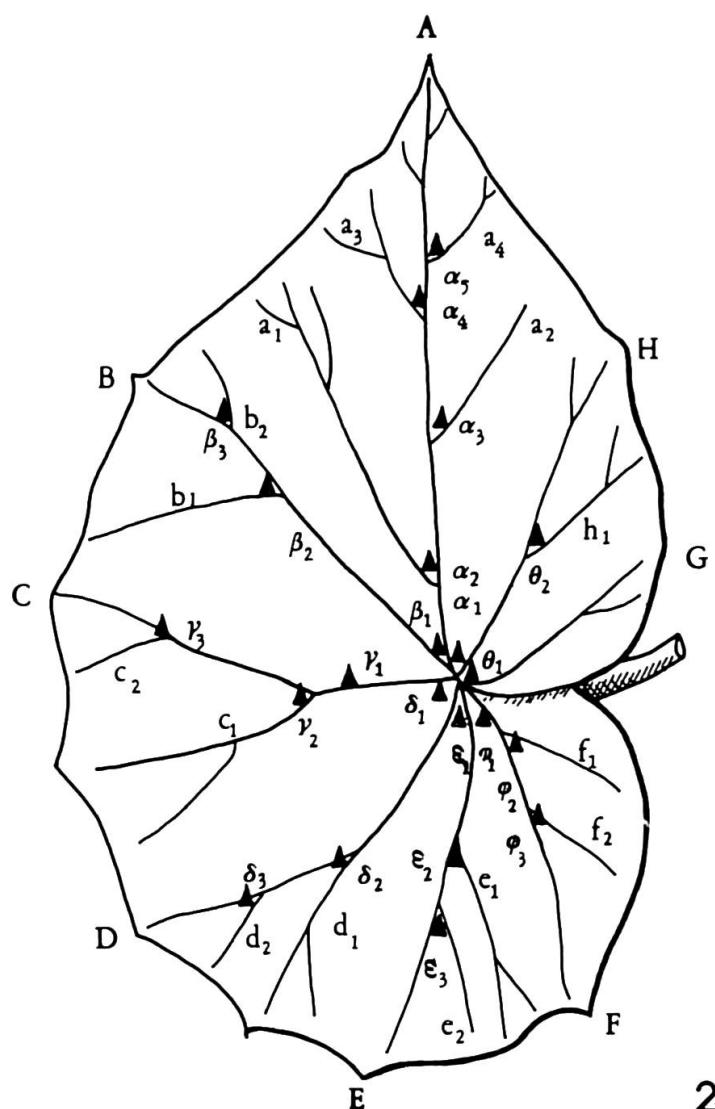
Tous ces caractères nous apparaissent comme évolués, et, joints aux caractères ontogénétiques, nous font rejeter l'opinion de Leinfellner et de Gavaudan selon laquelle la diplophyllie de ces feuilles serait un caractère primitif. Remarquons aussi que nous n'avons trouvé aucun indice d'une "Querzone" au cours de leur morphogénèse. Si cette notion est applicable aux "phyllomes floraux", et elle nous semble l'être (voir Chadefaud 1940), il y aurait là un point de divergence important entre "phyllomes végétatifs" et "phyllomes floraux".

Remarquons aussi que les feuilles des *Adenia* à glande impaire peuvent être considérées comme diplophyllies, notamment quand cette glande est pétio-laminaire (*Adenia Wightiana* Engl., *A. banaënsis* Cusset, *A. cynanchifolia* Harms, etc.). Nous avons montré (Cusset 1964) que cette glande ventrale, homologue des appendices ventraux des feuilles diplophyllies (et comme eux à vascularisation inverse, ce qui donne une "unifacialité" du pétiole), résulte de la fusion de deux territoires latéraux

de la base de la feuille. Il en est de même pour certaines Légumineuses (Alassane, inédit), pour l'hévéa, le *Coussapoa panamensis* Pittier (voir Croizat 1960: fig. 139A) etc.

1.4.2. *De certaines aisselles de nervure*

Il existe d'autres expansions laminaires, orthogonales au plan normal de la feuille, que les lames antérieures des feuilles diplophyllées. Dans certains cas, il s'agit "d'émergences névroplastiques", au sens de Vuillemin (1926), c'est-à-dire



246

246, schéma de position des appendices axillaires de nervures du *Begonia vitichotoma* Hort.
Explication dans le texte.

d'un froncement du mésophylle au cours de l'ontogenèse foliaire, d'une "déformation crispée" (Moquin-Tandon 1841) poussée à l'extrême. Elles ont été particulièrement étudiées dans le tabac (Ivanowský 1903; Storey 1931; Jensen 1933; Limasset et de Montgremier 1946) où elles sont dues, comme dans la tomate, à un virus du type mosaique. Dans d'autres cas, ces formations existent constamment dans la feuille "normale" et présentent un vif intérêt.

1.4.2.1. *Les expansions foliacées*

Dans quelques cas, assez rares, on rencontre aux aisselles des nervures importantes des épilimbes des expansions foliacées; nous les avons étudiées, en collaboration avec J. F. Villiers, dans le *Begonia vitichotoma* Hort. au moyen de méthodes statistiques.

Appelons A la nervure primaire la plus longue; les autres nervures primaires partant de l'insertion pétioinaire seront nommées B, C, D, \dots, N , dans le sens trigonométrique. Les nervures d'ordre 2 de la nervure A seront nommées a_1, a_2, \dots, a_n , de la base au sommet; il en sera de même pour les nervures d'ordre 2 issues des autres nervures primaires. Les appendices épiphylles seront nommés a_1, a_2, \dots, a_n pour ceux insérés sur la nervure A , de la base au sommet; $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$ pour ceux de la nervure B , etc. (fig. 246).

Etudions les corrélations éventuelles entre la longueur des nervures de l'épilimbe et celle des expansions foliacées.

Soient deux variables x et y , chacune répartie selon une distribution gaussienne caractérisée respectivement par (\bar{x}, σ_x) et (\bar{y}, σ_y) . La liaison entre les distributions de \bar{x} par rapport à y et de \bar{y} par rapport à x est étudiée par l'intermédiaire des droites de régression de ces deux dernières distributions, le coefficient de corrélation apparaissant comme une traduction de l'angle formé par ces droites.

On sait que pour $\rho = 0$ (ρ étant le coefficient de corrélation), les variables x et y sont indépendantes; que pour $[\rho] = 1$, ces variables sont liées en liaison fonctionnelle.

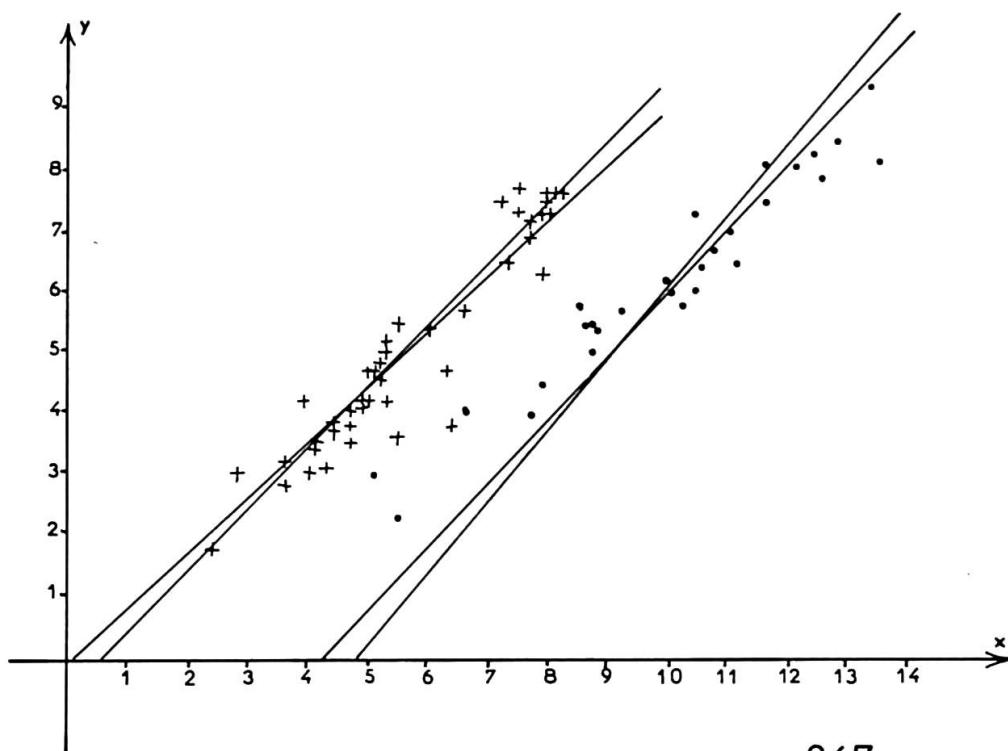
1.4.2.1.1. *Nervure A et nervures $a_1, \dots, a_i, \dots, a_n$*

Soit x_i la distance séparant, sur la nervure A , le point de départ d'une nervure a_i de l'apex de la nervure A , et y_i , la longueur de cette nervure a_i . Un certain nombre de ces mesures nous ont fourni les résultats indiqués par des ronds en fig. 247. Graphiquement, il semble bien exister une corrélation entre ces deux grandeurs x et y . L'étude statistique nous donne:

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 11,29 & \bar{y} = 7,23 \\ \sigma_x = 1,32 & \sigma_y = 1,38 \\ \sigma_{xy} = 0,43 & \sigma_{yx} = 0,41 \end{array}$$

d'où nous tirons

$$\rho = 0,95$$



247

247, *Begonia viticetoma* Hort.

Longueur des nervures latérales i_p (en ordonnées) par rapport à la distance de leur base à l'apex de la nervure I dont elles dépendent (en abscisses). Les points représentent les résultats relatifs à la nervure principale de la feuille et à ses nervures secondaires, les croix aux autres nervures.

les équations des droites de régression étant

$$x = 0,91 y + 4,71$$

$$y = 0,99 x - 3,95$$

1.4.2.1.2. *Nervures B, ..., I, ..., N et nervures b₁, ..., b_n, ..., i₁, ..., i_n*

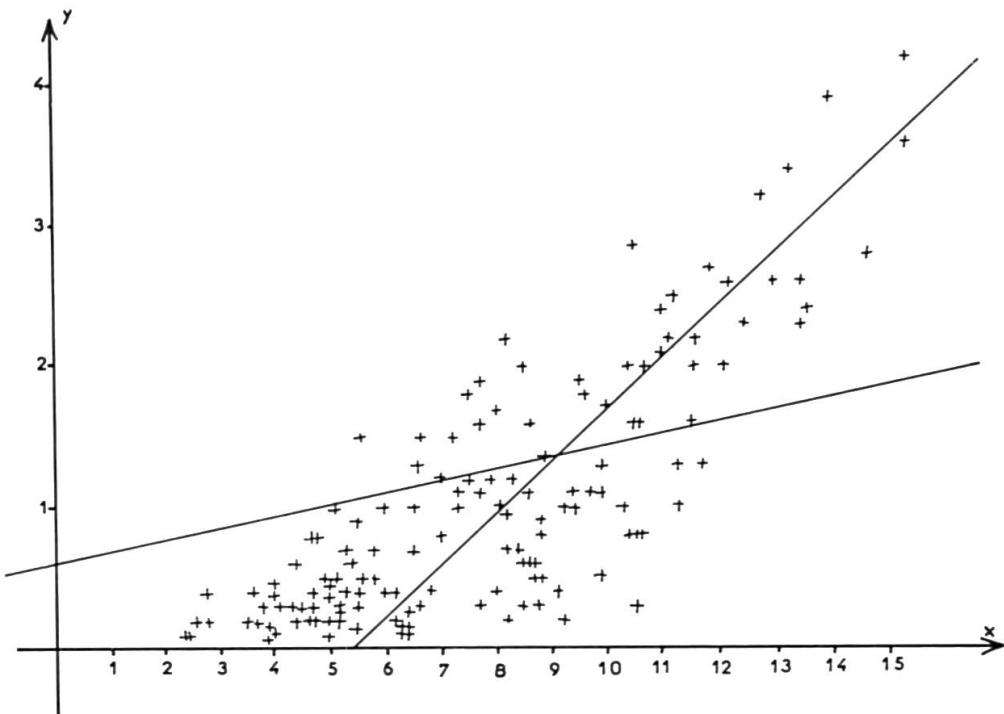
Considérons comme un seul ensemble les nervures primaires autres que A , c'est-à-dire les nervures B, C, \dots, N . Elles portent des nervures d'ordre 2 que nous désignons par

$$b_1, b_2, \dots, b_i, \dots, b_n$$

$$c_1, c_2, \dots, c_i, \dots, c_n$$

et d'une façon générale

$$i_1, i_2, \dots, i_i, \dots, i_n$$



248

248, *Begonia vitichotoma* Hort.
 Longueur des appendices "épiphylles" (en ordonnées) par rapport à la distance séparant l'aisselle où ils sont "insérés" et l'apex de la nervure *I* (en abscisses).

Soient x_i , la distance de l'apex d'une nervure *I* au point de départ d'une nervure d'ordre 2, i_i , et y_i la longueur de cette dernière.

Les mesures que nous avons effectuées nous ont donné les résultats traduits par des croix en fig. 247. Statistiquement, on a:

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 5,39 & \bar{y} = 4,76 \\ \bar{Ox} = 1,96 & \bar{Oy} = 1,77 \\ \bar{Oxy} = 0,49 & \bar{Oy}\bar{x} = 0,55 \end{array}$$

et par conséquent $\rho = 0,96$

les équations des droites de régression étant

$$\begin{array}{l} 0,86 y + 0,16 \\ 1,05 x - 0,39 \end{array}$$

1.4.2.1.3. Nervures *A*, ..., *I*, ..., *N* et appendices épiphyllles $a_1, \dots, a_n, \dots, t_1, \dots, v_1, \dots, v_n$

Soient x_i la distance séparant de l'apex d'une nervure primaire (*A*, *B*, ..., *N*) le point d'insertion d'un appendice épiphylle a_i , et y_i la longueur de cet appendice. Cette dernière correspond, en fait, à la taille de la nervure médiane de a_i . Les

résultats obtenus, traduits graphiquement (fig. 248) nous donnent un nuage de points d'où ne ressort nettement aucune structure. L'étude statistique nous fournit les valeurs suivantes:

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 77,78 & \bar{y} = 0,93 \\ \bar{Ox} = 0,91 & \bar{Oy} = 3,39 \\ \bar{Oxy} = 2,17 & \bar{Oyx} = 0,58 \end{array}$$

d'où $\rho = 0,80$

les droites de régression ayant comme équation:

$$\begin{array}{l} x = 2,86 y + 5,12 \\ y = 1,63 x - 7,0 \end{array}$$

1.4.2.1.4. Nervures $a_1, \dots, a_n, \dots, i_1, \dots, n_1, \dots, n_n$ et appendices $a_1, \dots, a_n, \dots, i_1, \dots, \nu_1, \dots, \nu_n$

Soient x_i la longueur totale d'une nervure d'ordre 2, i_i , et y_i la longueur de l'appendice lui correspondant. Les mesures que nous avons effectuées sont traduites graphiquement par la figure 249.

L'étude statistique donne les valeurs:

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 5,48 & \bar{y} = 1,02 \\ \bar{Ox} = 2,00 & \bar{Oy} = 0,75 \end{array}$$

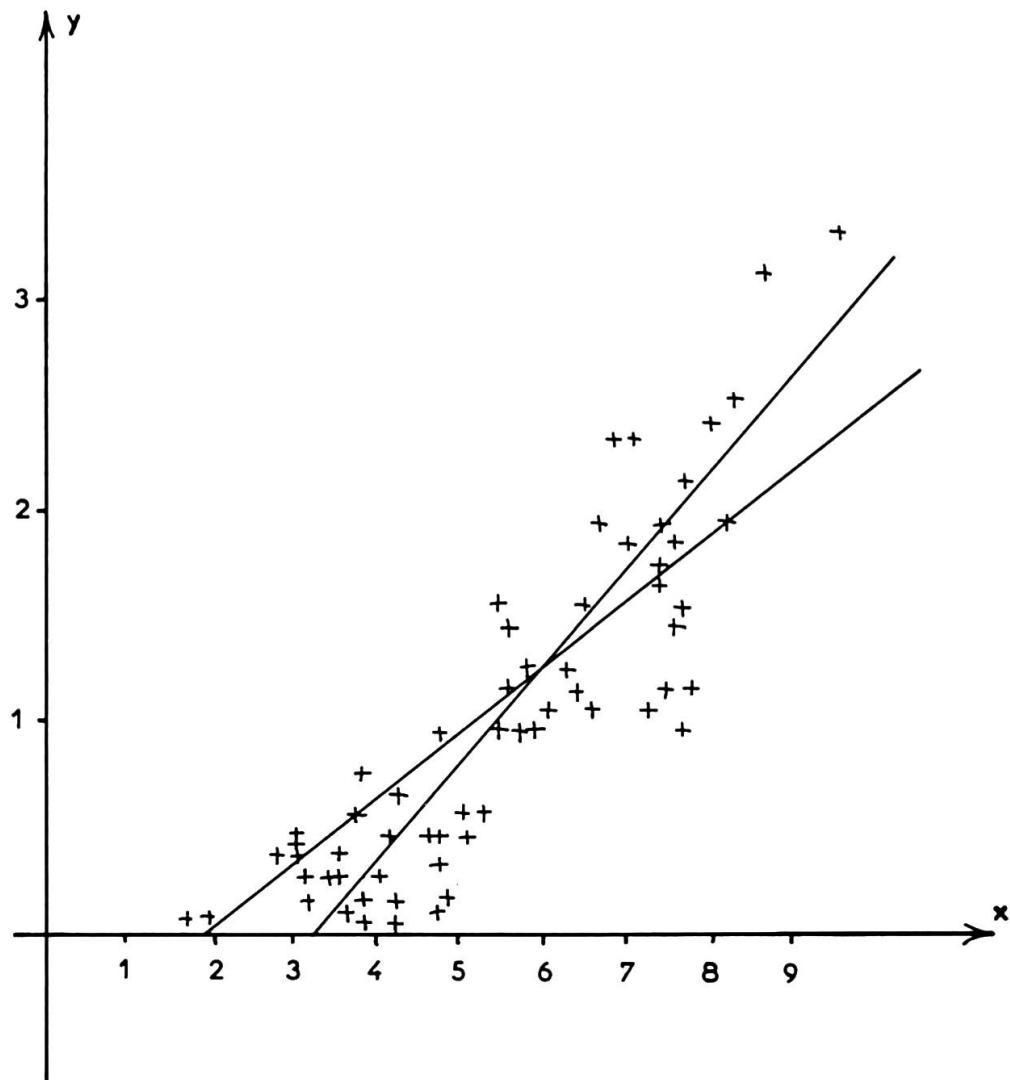
avec $\rho = 0,80$

et, comme équations des droites de régression:

$$\begin{array}{l} x = 2,08 y + 3,36 \\ y = 0,29 x - 0,57 \end{array}$$

1.4.2.1.5. Interprétation morphologique

Faisons dès maintenant quelques remarques concernant la nervation de l'épilimbe du *Begonia* étudié et celle de ses appendices. La nervation du limbe se caractérise par un fait peu courant chez les Dicotylédones, l'absence d'une nervure primaire vraiment nette. Cette caractéristique est à rapprocher de l'existence, dans le même genre, de feuilles véritablement composées, comme chez *Begonia muricata* Schweinf., ou très profondément lobées, comme dans *Begonia heracleifolia* Cham. et Schlecht. ou dans *Begonia lobata* Schott. Il semble bien que l'on doive considérer, d'après les données de la morphologie comparée, chaque nervure primaire du *Begonia vitichotoma* Hort. (et le territoire foliaire qui l'entoure) comme l'homolo-



gue d'une foliole du *Begonia muricata*. D'autre part, au cours de l'ontogenèse foliaire du *Begonia* étudié, toutes ces nervures primaires apparaissent quasi simultanément et se développent en même temps. Il y a donc concurrence entre toutes les nervures d'ordre 1, et non dominance de la première formée sur les autres, comme c'est le cas habituel.

Nous sommes amenés à concevoir le limbe du *Begonia* étudié comme formé de territoires relativement indépendants, chacun homologue d'une feuille du *Passiflora heterophylla* Lam., c'est-à-dire à le ranger dans notre groupe IV. Chacun de ces territoires a sa propre nervation, une nervure médiane I et des nervures latérales ($i_1, i_2, \dots, i_i, \dots, i_n$), portant elles-mêmes des nervures d'ordre 3.

Si nous examinons maintenant la nervation des appendices épiphyllles, nous constatons qu'elle est très différente de celle de la totalité du limbe; elle se compose d'une nervure médiane, nettement dominante, et de nervures latérales pennées, d'ordre 2 par rapport à cette nervure médiane.

Que nous apportent les résultats de l'étude statistique ?

Notons tout d'abord que les résultats concernant les corrélations entre la nervure A et les nervures $a_1, \dots, a_j, \dots, a_n$, d'une part, les nervures B, \dots, I, \dots, N et les nervures $b_1, \dots, i_p, \dots, n_n$, d'autre part, sont pratiquement identiques: la longueur des nervures de deuxième ordre est proportionnelle à la distance entre l'apex de la nervure d'ordre 1 et le point où elle s'en détache (coefficients de corrélation égaux à 0,95 et 0,96). Autrement dit, la longueur d'une nervure d'ordre 2 est proportionnelle à sa distance de l'apex du territoire à laquelle elle appartient; ce qui revient à dire que l'apex de chaque territoire exerce une inhibition sur les nervures d'ordre 2, inhibition proportionnelle à la distance. Nous retrouvons là un résultat déjà indiqué, mais non de façon quantitative, pour les "articles foliaires" des Passifloracées (Cusset 1964 et 1965).

La feuille du *Begonia vitichotoma* nous apparaît alors comme formée de territoires morphologiques équivalents à une feuille du *Passiflora heterophylla* Lam.

Chaque unité morphologique latérale est inhibée par l'unité morphologique terminale, proportionnellement à la distance. D'après ce que nous avons vu préalablement, ceci nous amène à penser que les appendices pourraient bien n'être que des unités morphologiques hors du plan du limbe. Mais que sont au juste ces appendices ?

Un fait remarquable s'impose: contrairement à ce qui se passe dans de nombreuses autres espèces de *Begonia*, il ne paraît pas s'agir de bourgeons épiphyllles. Plusieurs raisons nous conduisent à l'affirmer. Jamais on n'observe, dans les nombreuses cultures que nous avons examinées, autre chose qu'une "feuille" unique qui serait produite par ce bourgeon. D'autre part, les expériences de découpage de la feuille, qui lèvent, dans ce genre, les inhibitions des bourgeons épiphyllles, ne nous ont jamais permis d'obtenir l'apparition d'une seconde "feuille" formée par cet hypothétique bourgeon. Bigot (communication verbale) nous a, également, assuré que les habituelles substances chimiques capables de lever les inhibitions n'ont aucune action sur ces "bourgeons"¹. Enfin, l'étude histologique d'appendices, jeunes ou âgés, ne nous a jamais montré, à leur base, de structure que l'on pourrait assimiler à un apex de tige.

¹ Ce qui est à rapprocher de l'affirmation de Rochford et Gorer (1965) "these leaf-like appendages are of no use in propagation".

Sandt (1921), sur le *Begonia luxurians* Hort., avait observé des "akzessorische Fiederanlagen auf der Spreitenoberseite", naissant "aus der subepidermalen Zellschicht", et noté que cette espèce "von anderen Begonien darin abweicht". Troll (1939) en a donné une interprétation comme "Auswüchse". Il semble que ces formations soient homologues de celles du *Begonia vitichotoma*. En première approximation, on peut les assimiler aux "feuilles adventives" que Goebel (1908) a décrites sur l'hypocotyle du *Cyclamen persicum* L. et dont l'anatomie a été étudiée par Boodle (1920), et que, plus récemment, Champagnat et al. (1966) ont signalé chez des Orchidées.

La nervation de ces "feuilles adventives" est, dans le cas du *Begonia vitichotoma* Hort., bien différente, comme nous l'avons déjà indiqué, de celle de la feuille normale de cette espèce. Notons, d'autre part, que ces "feuilles adventives" ne portent jamais, elles-mêmes, de "feuilles adventives".

L'étude statistique va nous permettre d'en préciser la valeur. Les résultats du paragraphe 1.4.2.1.3. nous montrent que, de façon très significative, la longueur de la nervure médiane des appendices est proportionnelle à la distance de l'apex du territoire qui le porte. L'appendice se comporte donc, sur ce point, comme une des unités morphologiques constituant ce territoire. D'autre part, les résultats du paragraphe 1.4.2.1.4. conduisent à une comparaison directe entre la taille des appendices épiphylles et celle des métamères (longueur totale). De façon très significative, la taille des expansions foliaires et celle des unités morphologiques dans le plan du limbe sont en corrélation directe. Plus précisément, la taille de ces deux formations dépend, de la même façon, de l'inhibition exercée par leur apex.

Autrement dit, par leur nervation comme par leurs corrélations à l'intérieur du système foliaire, "appendices" et unités morphologiques prises dans le plan du limbe sont homologues. Il nous semble, par conséquent, que ces appendices ne correspondent pas à une "feuille adventive", mais bien à une partie seulement d'une feuille, à une unité morphologique.

Devons-nous alors parler d'"unités morphologiques adventives", formations dont l'emplacement sur la feuille serait fonction du hasard, ou ces formations font-elles partie véritablement intégrante de la feuille ?

Examinons donc leur situation sur la feuille, d'après la figure 246 qui est la traduction d'une feuille réelle. Nous voyons rapidement que ces "unités adventives" sont des formations axillaires de nervures, de façon constante, et que leur nervure médiane forme, avec les deux branches de la dichotomie où ils sont insérés, une trichotomie. Cet emplacement n'est certainement pas dû au hasard, les exceptions (par exemple γ_1) s'expliquant par des "recaulescences nervuraires" au cours du développement de la feuille. Sur des feuilles très jeunes, la position "axillaire de nervure" semble toujours respectée.

Cette position à l'aisselle des nervures, et de toutes les nervures, nous incite à penser que ces appendices font partie du plan architectural de cette feuille, que ce ne sont pas des formations "adventives" qui adviendraient par hasard, et nous amène à concevoir la possibilité d'une ramification en trois dimensions de l'épilimbe des Dicotylédones.

Dans une Podostemacée, le *Mourera fluviatilis* Aubl., on connaît depuis longtemps des appendices épiphylles analogues à ceux du *Begonia vitichotoma* Hort. Dès 1775, Aublet les signalait: "ces feuilles ont... à chaque angle formé par les nervures, une épine charnue, âpre au toucher, longue de quatre à cinq lignes", et, en 1852, L. R. Tulasne les décrivait en ces termes: "folia... superne... imprimis in

axillis venarum, processibus linearibus vel longe conicis carnosis rigidis rectis 15-35 centim. longis vel etiam majoribus et ultra medium pluri-aculeatis (aculeis teretibus subcorneis pungentibus ascendentibusque) instructa, ...". On en trouvera une illustration dans Schnell (1967). Nous n'avons pas disposé d'un matériel suffisant pour une étude statistique, mais il ne fait aucun doute que "leur taille décroît de la base au sommet de la feuille" (Schnell et al. 1968) et, probablement, selon les mêmes modalités que pour les appendices axillaires des nervures du *Begonia vitichotoma*. Nous reviendrons dans le chapitre 2.1.2. sur ces appendices.

1.4.2.2. *D'autres formations axillaires de nervures*

Un clone horticole du *Cissus antarctica* Vent. nous a présenté de fortes domaties en cône aux aisselles de ses nervures médianes et des nervures latérales, et de ses deux nervures latéro-basales et des nervures d'ordre 3 qui les rejoignent, c'est-à-dire au niveau des ramifications des nervures médianes de ses trois territoires foliaires, chacun homologue d'une foliole du *Passiflora heterophylla* Lam., la feuille étant du type de fig. 101. Nous considérons qu'il s'agit de domaties, et non de glandes, car elles sont dépourvues de tissu épidermique sécréteur, ni de véritables appendices du type *Begonia vitichotoma* Hort. car elles ne sont pas vascularisées.

Ces domaties, très nettes, n'ont pas manqué d'être signalées par de nombreux auteurs, Ventenat (1803), Planchon (1887) et Ross (1894) notamment. Ce dernier note très justement: "Qualche volta anche alcuni degli nervi laterali presentano negli angoli delle loro ramificazioni gli stessi organi... esiste perciò un certo rapporto tra il numero dei domazii ed il grado di robustezza dei relativi nervi... quanto a dimensioni questi domazii sono altresì molto variabili, il che dipende tanto dal posto che occupano, quanto dal grado di robustezza della lamina fogliare..."

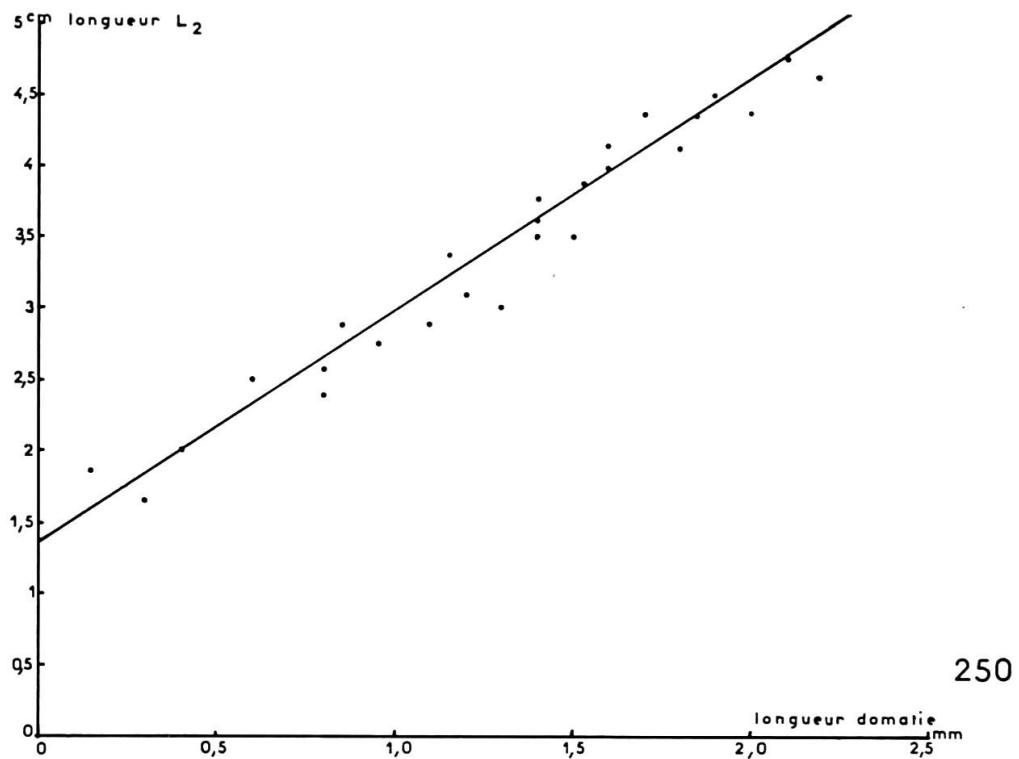
Nous avons porté sur les fig. 250 et 251 la longueur de ces domaties par rapport à la distance à l'apex du territoire qui les porte et par rapport à la longueur de la nervure latérale à laquelle elles correspondent. Il est évident que ces relations sont directement proportionnelles¹. Les "domaties" du *Cissus antarctica* Vent. se comportent donc comme les appendices foliaires du *Begonia vitichotoma* Hort., dont elles ne diffèrent que par l'absence de vascularisation, peut-être liée à leur faible taille. On sait que les feuilles très réduites (par exemple dans les cuscutes: cf. Mc Lean et Ivimey-Cook 1951) ou les stipules (certaines Crucifères: cf. Kursner 1955, et des Chloranthacées: cf. Croizat 1960) inhibées dans leur développement sont, également, dépourvues de vascularisation. Nous admettons que les domaties du *Cissus antarctica* Vent. sont homologues des métamères non pris dans le plan de l'épilimbe du *Begonia vitichotoma* Hort.

L'étude ontogénétique des domaties (cf. Tô Ngoc Anh 1964 et 1968) – les "domaties en ourlets", qui ne sont pas en position axillaire de nervure, exceptées – a mis en évidence, outre l'absence d'hyperplasie ou d'hypertrophie cellulaire, déjà notée par Schnell (1960) et Vroumsia Tchinaye (1961), un tissu à petites cellules à

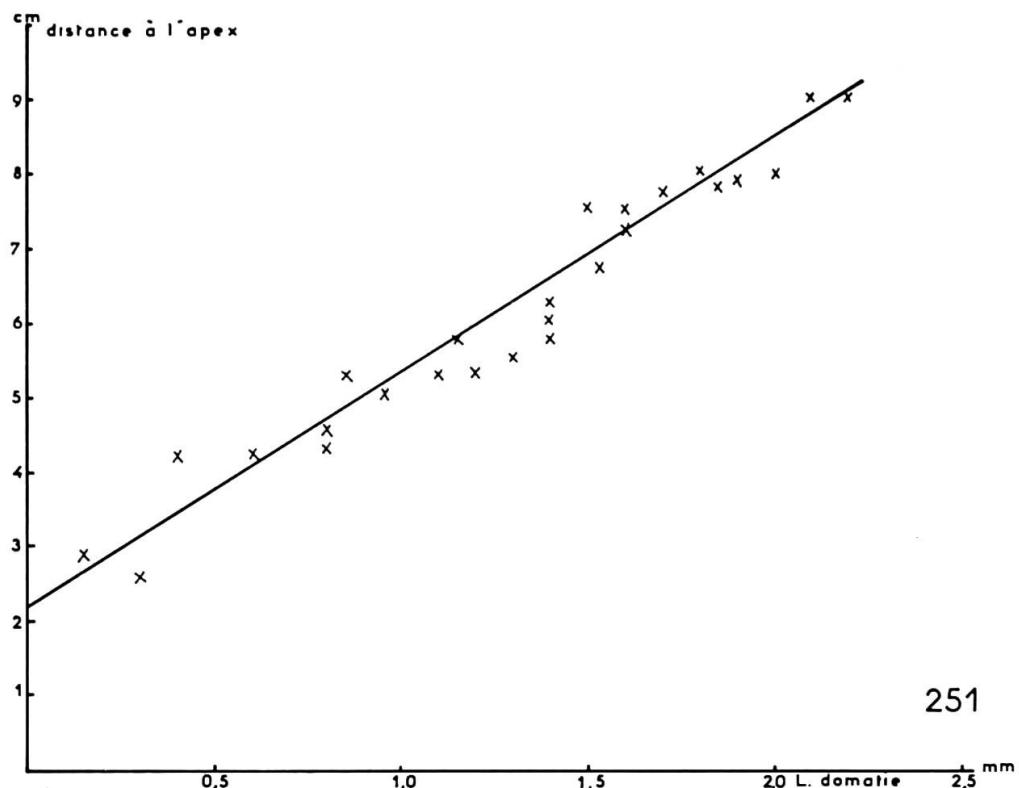
¹ Une étude statistique effectuée par Ngolo Diarra (inédit) a montré un coefficient de corrélation voisin de 0,95.

gros noyau fortement colorable par la safranine, et à cytoplasme dense, mimétiques de cellules méristématiques. De telles cellules se rencontrent également en bordure des épilimbes des Dicotylédones, et c'est leur aspect, en coupe transversale, qui a amené Avery (1933) à proposer la notion de "méristème marginal". Ce "méristème marginal", ainsi que le démontrent les travaux de l'école de F. Bugnon, et ceux de Jeune et Thomasson (inédits), ne fonctionne pas en tant que méristème, mais est un tissu mimétique d'un méristème véritable, ne produisant pas de cellules filles, par suite de la non-division de ses cellules. Il nous semble qu'il en est de même pour le tissu constitutif des domaties — qui ne prolifère pas parce que ses cellules ne se divisent pas — dans le cas général. L'exemple du *Cissus antarctica* Vent. nous montre que ce tissu n'a pas perdu toute possibilité de recloisonnement et de croissance.

En ce qui concerne le "méristème marginal", il est avéré que ce blocage de la capacité de se multiplier est ontogénétiquement secondaire, la très jeune ébauche foliaire étant entièrement véritablement méristématique; il semble en être de même au niveau des aisselles de nervure, leur tissu "mimétiquement méristématique" étant inhibé secondairement. Notons que les feuilles du *Begonia vitichotoma* Hort. et du *Mourera fluviatilis* Aubl. peuvent se caractériser par l'absence d'une nervure unique nettement dominante, et donc d'un gradient foliaire longitudinal important.



250, Longueur des domaties du *Cissus antarctica* Vent. (en abscisses) par rapport à la longueur des nervures d'ordre deux qui les axillent (en ordonnées).



251, Longueur des domaties du *Cissus antarctica* Vent. (en abscisses) par rapport à la distance des aisselles où elles sont placées à l'apex des nervures d'ordre 1 (en ordonnées).

C'est également le cas de la feuille de quelques Ranales, notamment du *Victoria regia* Lindl. Dès 1854, Trécul avait montré que les aiguillons axillaires de ses nervures ne sont pas tous vascularisés, mais que "le système vasculaire se prolonge des nervures... dans les principaux aiguillons", ce qui a été confirmé, indépendamment, par Blake (1887): "fibrovascular bundles only occur invariably in the largest spines". Un examen d'un fragment de feuille du *Victoria regia* nous a permis de retrouver ce fait. Ces "aiguillons", s'ils sont vascularisés, sont indubitablement homologues des "appendices épiphylles" du bégonia étudié; s'ils ne sont pas vascularisés (cas des aisselles des petites nervures), ils sont homologues de "domaties", du type de celles du *Cissus antarctica* Vent. Bien évidemment, ils sont homologues entre eux.

Tout ce qui précède est appuyé par l'existence dans quelques plantes (*Colubrina oppositifolia* Bunge dans les Rhamnacées, *Manniophytion africanum* Müll.-Arg., *Mareyopsis longifolia* Pax et Hoffm. dans les Euphorbiacées, etc.) de glandes axillaires de nervures. Nous les avons étudiées dans plusieurs *Passiflora*, *P. ceratocarpa* F. Silveira, *P. lyra* Planch. et Linden, *P. ocanensis* Planch. Elles nous ont montré, selon l'expression de Bernhard (1966) pour l'*Alchornea cordifolia* Müll.-Arg., "des

cellules petites, isodiamétriques, à noyau relativement très gros,... à cytoplasme dense, sans vacuoles visibles", avec une innervation constituée uniquement de phloème. Ces glandes axillaires sont homologues de "domaties axillaires" qui auraient un début de vascularisation; elles n'en diffèrent que par l'existence, dans les glandes âgées, d'un épiderme sécréteur avec une importante cutinisation périphérique.

Nous avons vu que les glandes foliaires non axillaires de nervures ont la valeur morphologique d'extrémités distales de métamères inhibés par l'apex d'un ensemble de métamère (cf. chapitre 1.2.3). Il semble que les glandes axillaires de nervure ont une valeur identique, la différence étant que les métamères auxquels elles correspondent ne sont pas englobés dans le plan du limbe.

1.4.2.3. Conclusions

En somme, les aisselles des nervures de certains épilimbes (les mésolimbes et les hypolimbes ne présentent rien de semblable) nous montrent des formations reliés par de nombreuses transitions:

- appendices vascularisés du *Begonia vitichotoma* Hort. et appendices innervés par du phloème¹ de *Mourera fluviatilis* Aubl.;
- domaties en cône du *Cissus antarctica* Vent.;
- domaties de nombreuses espèces;
- "épines", vascularisées ou non, du *Victoria regia* Lindl.;
- glandes axillaires, innervées par du phloème seulement, des Euphorbiacées et des Passifloracées.

Toutes ces formations sont orthogonales au plan de l'épilimbe, mais sont soumises aux mêmes corrélations que les métamères qui le constituent, notamment à la dominance distale. Leur structure anatomique nous incite également à les rapprocher de ces métamères laminaires dont ils seraient les homologues.

Nous sommes conduits à estimer que les épilimbes peuvent se ramifier dans les trois dimensions de l'espace, possibilité que nous réexaminerons dans la deuxième partie de ce travail, même si les indices de cette ramification sont réduits. Cette ramification interviendrait toujours aux aisselles des nervures. Notons qu'il ne s'agit pas de n'importe quelles nervures, mais toujours des nervures métamériques des épilimbes; les "nervures secondaires" des mésolimbes, non plus que les "nervures basipètes" des hypolimbes, ne présentent pas une telle possibilité de ramification, pas plus que la "minor venation" des épilimbes, ce qui est un caractère distinctif supplémentaire à ceux que nous avons déjà vus.

Par ailleurs, les résultats de ce chapitre confirment la notion de dominance distale, telle que nous l'avons déjà exposée dans les chapitres précédents, et l'existence d'une structure composée de métamères pour les épilimbes.

¹ Voir Schnell (1967: fig. 7). Warming (1888) signale le même fait dans "les épines" du limbe de *Mourera aspera* (Bong.) Tul. qui "servent évidemment à faire accroître l'appareil chlorophyllien de la feuille".

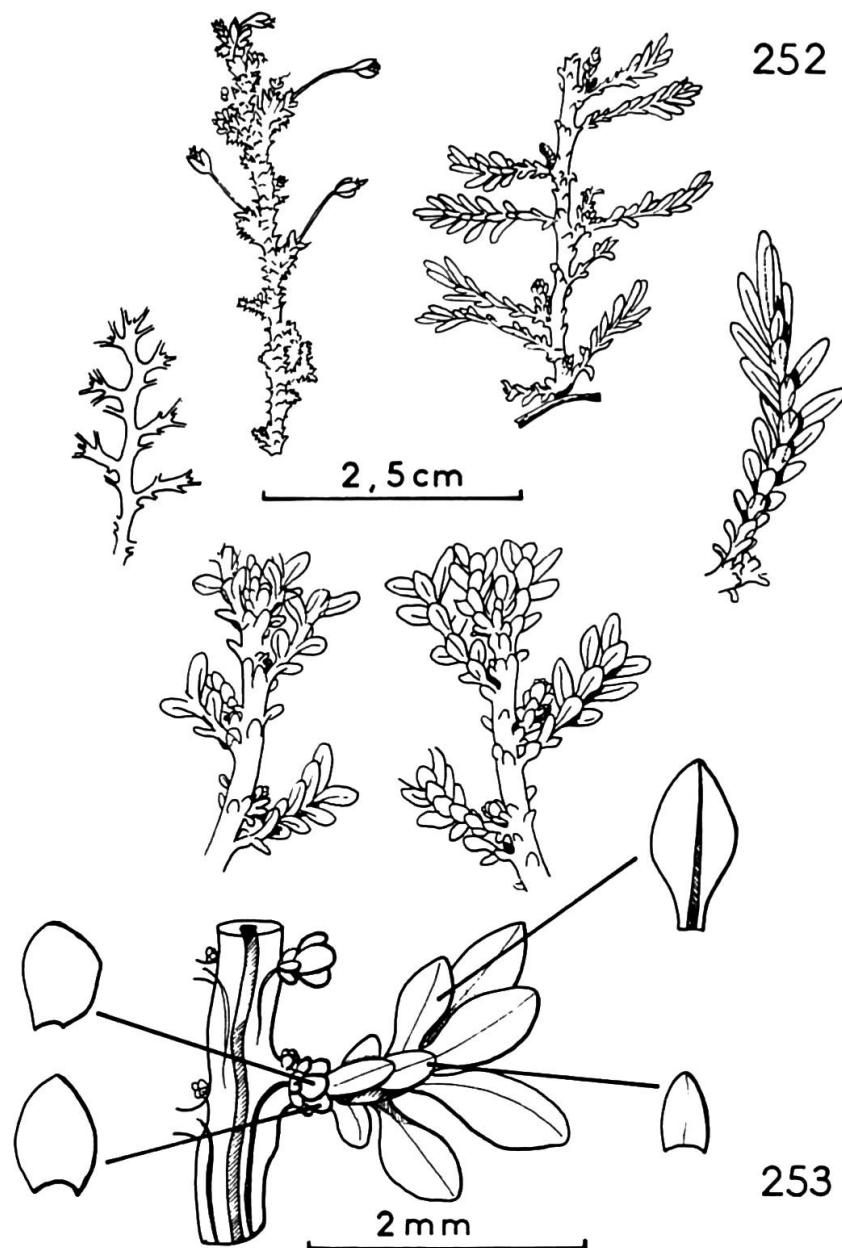
Il y aura lieu, enfin, d'étudier les rapports entre ces formations axillaires et certaines plantules épiphylls originaires des mêmes emplacements: *Cardamine pratensis* L., d'après Cassini (1816), *Nymphaea coerulea* Andr., d'après Kirschleger (1855), *Nasturtium officinale* R. Br., d'après Picard (1840), *Cardamine latifolia* Vahl, d'après Durieu de Maisonneuve (1860), deux *Hydrostachys* malgaches (Perol et Cusset 1968), *Lycopersicum* sp., d'après Duchartre (1853), sans parler de nombreuses fougères (Marchal 1965). On sait que des expériences réalisées par Pellissier (1945b), par amputation ou application d'hétéroauxine, dans quatre espèces de bégonias, ont entraîné l'apparition de plantules en ces points précis, ce qui avait conduit cet auteur à "soupçonner l'existence d'un massif para-axillaire,... mamelon ayant conservé le caractère embryonnaire".

1.5. De certaines microphylls

La notion de microphylls n'est pas exempte de certaines ambiguïtés, probablement dues au choix malheureux de ce terme. Si, habituellement, on entend par là "une feuille, très généralement à nervure simple, dont l'émission de la trace ne produit pas de brèche dans la stèle" (Grambast et Rosello 1965), plusieurs auteurs ne les ont distinguées des "mégaphylls" que par la taille: leurs "faisceaux foliaires..." diffèrent de ceux des Filicinées... qui, au moment de leur sortie du cylindre ligneux central, emportent une portion plus importante de ce cylindre. Mais ce sont là des variantes qui sont évidemment en rapport avec la taille grande ou réduite des feuilles" (Lignier 1903). C'est ainsi que la notion de microphyll au sens habituel est synonyme de celle de "phylloïde" au sens de Lignier, les "microphylls" de cet auteur regroupant les feuilles "des Ginkyoacées, des Cupressinales, des Araucariales et des Cordaïtales" (Lignier 1914) qui forment "le phylum des Microphyllinées". Disons encore que les microphylls, au sens habituel, que nous adoptons, englobent les "Thursophyton-leaves" de Bower (1884) et les "Lyco-leaves" de Lam (1948). On sait que la distinction entre microphylls et macrophylls a été rejetée par Croizat (1960); "the microphyll and the macrophyll are yet not the stuff on which gentlemen like to dwell in their very broad very hazy 'theories' and schemes" (l.c.: 958).

1.5.1. La notion de feuille dans les *Tristicha*

Une bonne description du *Tristicha trifaria* Spreng. a été donnée par Warming, en 1889 (sub nomine *T. hypnoides* Spreng.), qui distingue à juste titre "deux sortes de pousses: des pousses assimilatrices tristiques dont le point végétatif avorte, fort dorsiventrales, et des pousses orthotropes vigoureuses... portant des pousses assimilatrices et des pousses florales".



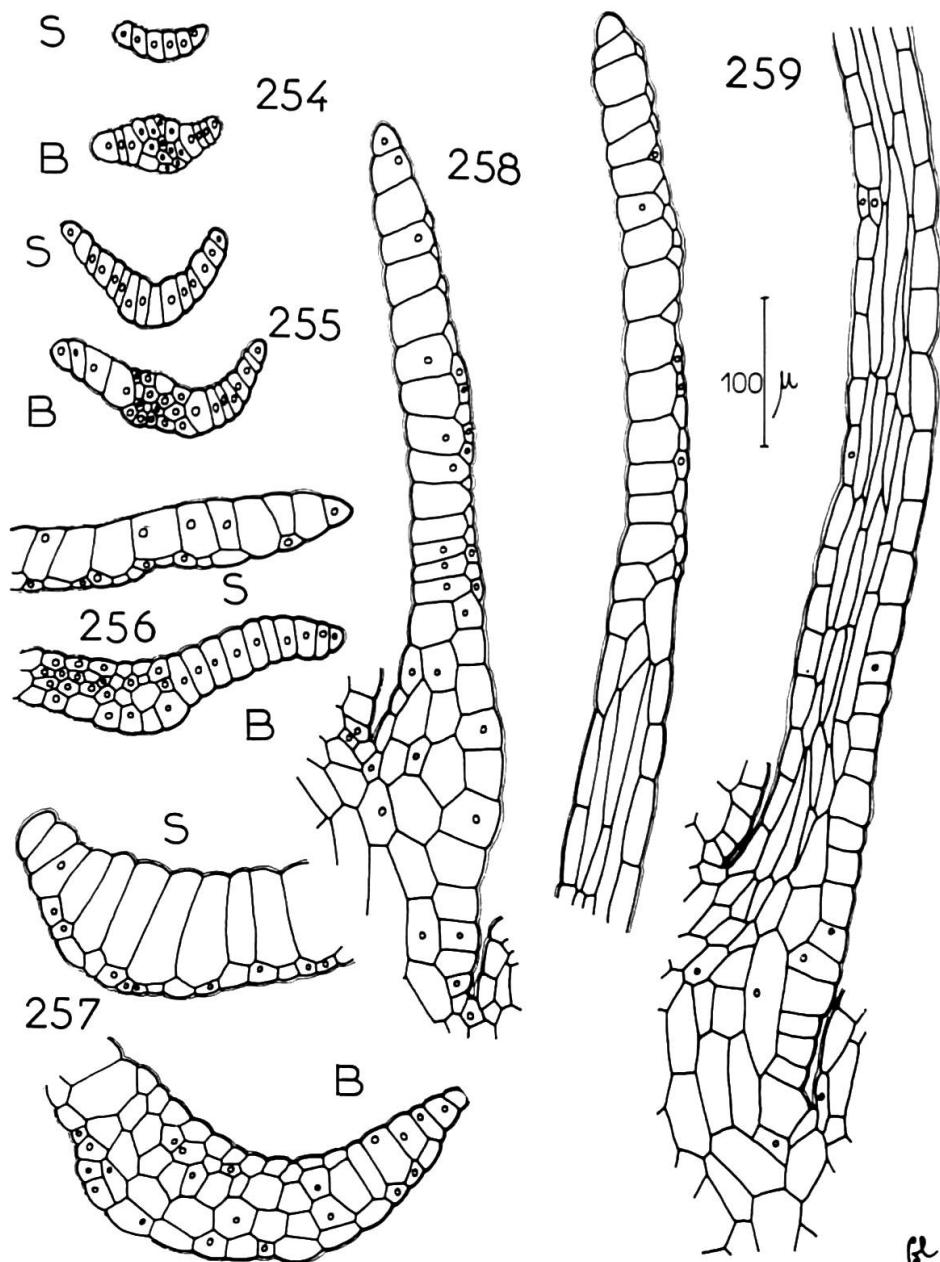
Tristicha trifaria Spreng., d'Afrique occidentale
 252, ramifications de la plante adulte, d'après Warming (1899); 253, portion d'une très jeune
 plantule montrant le développement des "pousses assimilatrices" et des "pousses orthotropes",
 et les formes des microphylls et des "catamicrophylls" de cette plantule.

Nous avons pu observer de jeunes plantules du *Tristicha trifaria* Spreng. en Côte-d'Ivoire et étudier l'ontogenèse de ces deux sortes de "pousses" (fig. 252-253). Les "pousses assimilatrices" apparaissent les premières, comme des rameaux à croissance apicale, porteurs de trois rangées de microphyllles. L'axe principal étant couché sur les rochers, l'anisophylle (notée par Troll 1939: fig. 304) des "rameaux" secondaires apparaît comme dorsiventrale, la rangée des microphyllles topographiquement supérieure étant réduite, ce qui correspond à une plagiotropie orthogonale au plan habituel des rameaux plagiotropes.

Les premières microphyllles apparues sur ces "pousses assimilatrices" sont de taille extrêmement réduite, de l'ordre de 0,07 mm, et ne possèdent aucune nervation. Il semble que ces "catamicrophyllles" n'aient pas été observées par les auteurs antérieurs (elles ne sont visibles que sur des échantillons vivants). Il se forme généralement 6 ou 9 catamicrophyllles avant que n'apparaissent les microphyllles. Deux faits sont à remarquer: ces "rameaux assimilateurs" sont insérés sur une sorte de renflement de l'axe, renflement qui se forme en même temps que les premières microphyllles; ils ont tous, à partir de ce stade, un "bourgeon" extrêmement réduit (de 0,1 mm) à la face morphologiquement supérieure du renflement de l'axe (topologiquement latérale, du côté distal de la plante). L'observation de plantes plus âgées montre que ces "bourgeons" se développeront en "pousses orthotropes" ou avorteront, sans ordre précis (fig. 252).

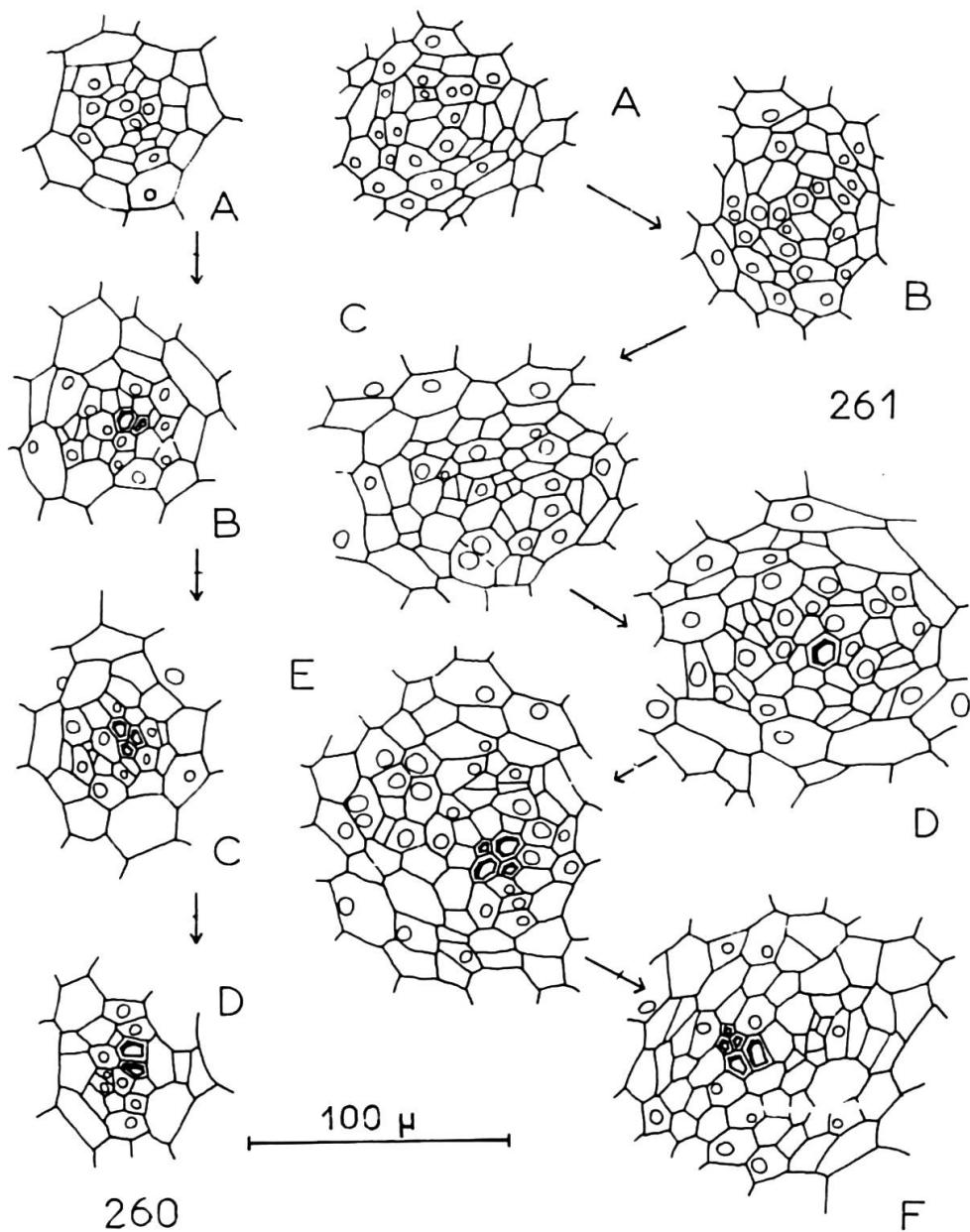
L'anatomie du *Tristicha trifaria* Spreng. a été étudiée par Cario (1881) dont les figures ont été souvent reprises. Nous avons refait l'étude (fig. 254-259) des microphyllles, l'anatomie de l'axe ayant été réexamnée récemment par Schnell (1967: fig. 6). La région distale des microphyllles n'est constituée que par une assise unique de cellules, au moins dans les stades jeunes (ce qui avait déjà été indiqué par Cario: "Im Querschnitte unterscheiden wir am Blatte eine einschichtige Lamina, deren grosse, parenchymatische Zellen" ...), qui sera plus tard complétée par une assise plus ou moins interrompue de très petites cellules occupées par des amas de silice (opal) intracellulaires. La région basale, plus épaisse, comprend plusieurs assises cellulaires, deux épidermes et une zone médiane à cellules allongées (la "nervure" visible en morphologie externe). Aucune trace de lignification n'a pu y être observée, même dans des feuilles très âgées. L'axe de la "pousse assimilatrice", par contre, possède une petite stèle avec quelques trachéides à épaississements annelés ou spiralés. Cette stèle, qui se prolonge dans l'axe orthotrope, semble avoir des cellules libériennes, encore que nous n'ayons pas rencontré de cibles. On sait que ces derniers n'ont été signalés qu'une fois dans la famille des Podostémacées (Wächter 1897: 383), chez le *Weddelina squamulosa* Tul. Les stèles des "rameaux assimilateurs" finissent par fusionner en des stèles plus importantes qui constituent la vascularisation de la pousse orthotrope (fig. 260-261).

La comparaison du *Tristicha trifaria* Spreng. avec quelques espèces voisines va nous apporter d'autres éléments. Le *Tristicha ramosissima* (Wight) Willis a été soigneusement décrit par Willis (1902). Cet auteur note l'existence d'un "peculiar branching; the branches are of two kinds, and are usually arranged in pairs, one above the other, alternatively on the two sides of the main shoot... the lower is a shoot of limited growth, the upper is one of unlimited growth, repeating the structure of the main shoot... these lower short shoots have been termed ramuli... Later in the life of the stem, the ramuli either drop off altogether... one is liable to mistake the two shoots for a leaf with shoot in its axil". Cette structure est identique à celle que nous avons vue dans le *Tristicha trifaria* Spreng. de Côte-d'Ivoire.



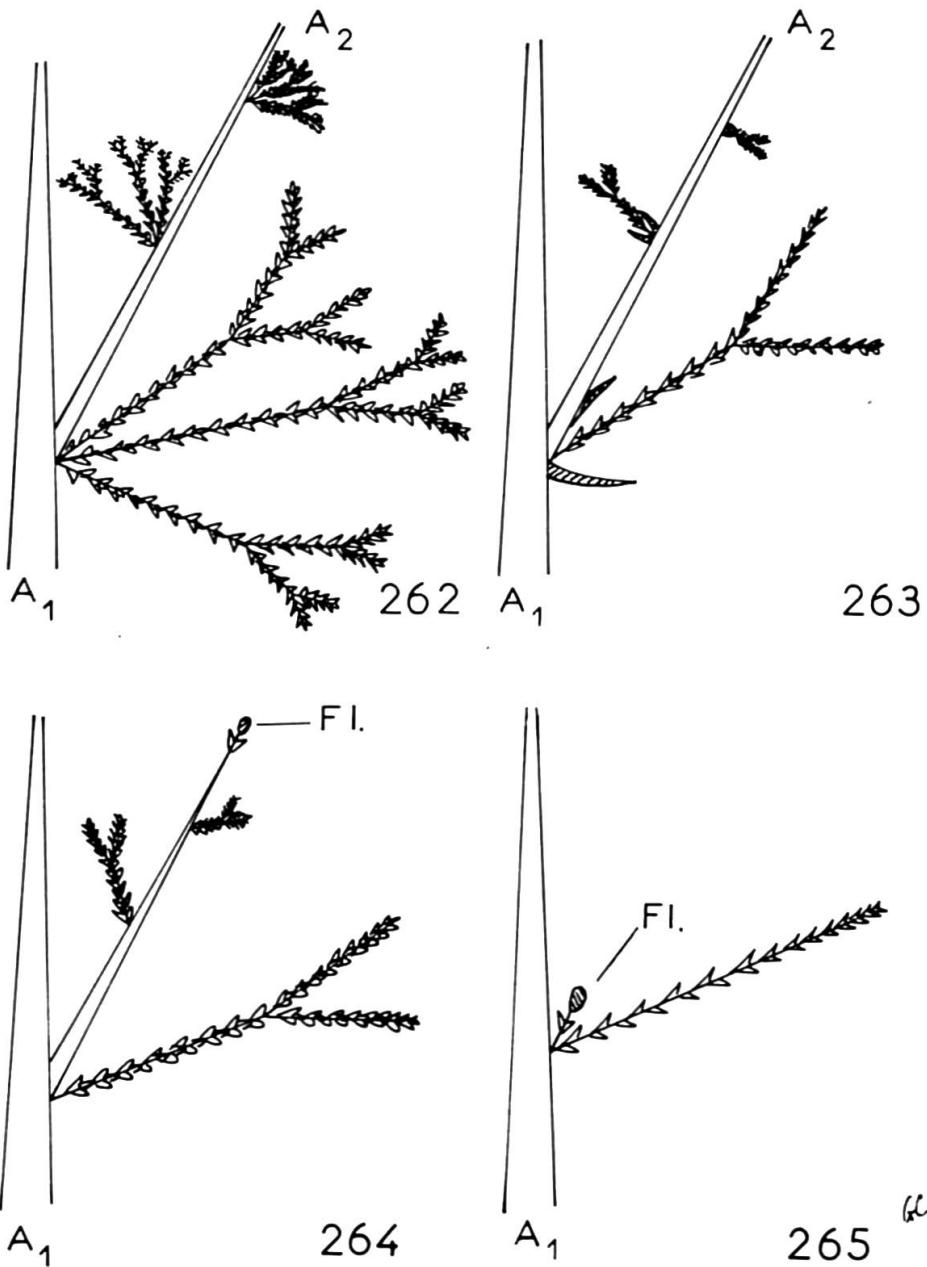
Anatomie des microphylls du *Tristicha trifaria* Spreng.

254-257, coupes transversales de microphylls de plus en plus âgées (l'indice S indique une coupe de leur région distale; l'indice B, une coupe de leur région basale); 258, coupe longitudinale de la région latérale d'une microphylle adulte; 259, coupe sagittale d'une microphylle adulte.



Tristicha trifolia Spreng.

260 A-D, faisceau unique d'une "pousse assimilatrice" (A, région apicale, D, région basale);
 261 A-F, faisceau d'un rameau orthotrope, de la région distale (A) à la région basale (F).



Ramification de divers *Tristicha*
 262, *T. trifaria* Spreng. (Madagascar); 263, *T. alternifolia* du Petit-Thouars; 264, *T. ramosissima* (Wight) Willis; 265, *T. bifaria* Presl.

A Madagascar, il existe deux *Tristicha*; *T. alternifolia* du Petit-Thouars possède "deux grandes stipules latérales" (Perrier 1929) encadrant une "pousse assimilatrice" au-dessus de laquelle se développe un rameau orthotrope porteur de "pousses assimilatrices" et de fleurs. L'autre *Tristicha* est le vrai *T. trifaria* Spreng.¹ Il a des "pousses assimilatrices" ramifiées, réunies par trois, sans qu'il existe de "stipules latérales". Ces pousses sont surmontées de rameaux orthotropes.

Une espèce des Philippines, enfin, *T. bifaria* Presl, est très remarquable par ses microphyllles rangées en deux séries, les microphyllles topographiquement supérieures des autres espèces n'existant apparemment pas. Les "pousses assimilatrices" ne sont pas ramifiées, et ses pousses orthotropes très réduites; il ne subsiste qu'une fleur, la fleur terminale des pousses orthotropes des autres espèces, en position axillaire de "pousse assimilatrice".

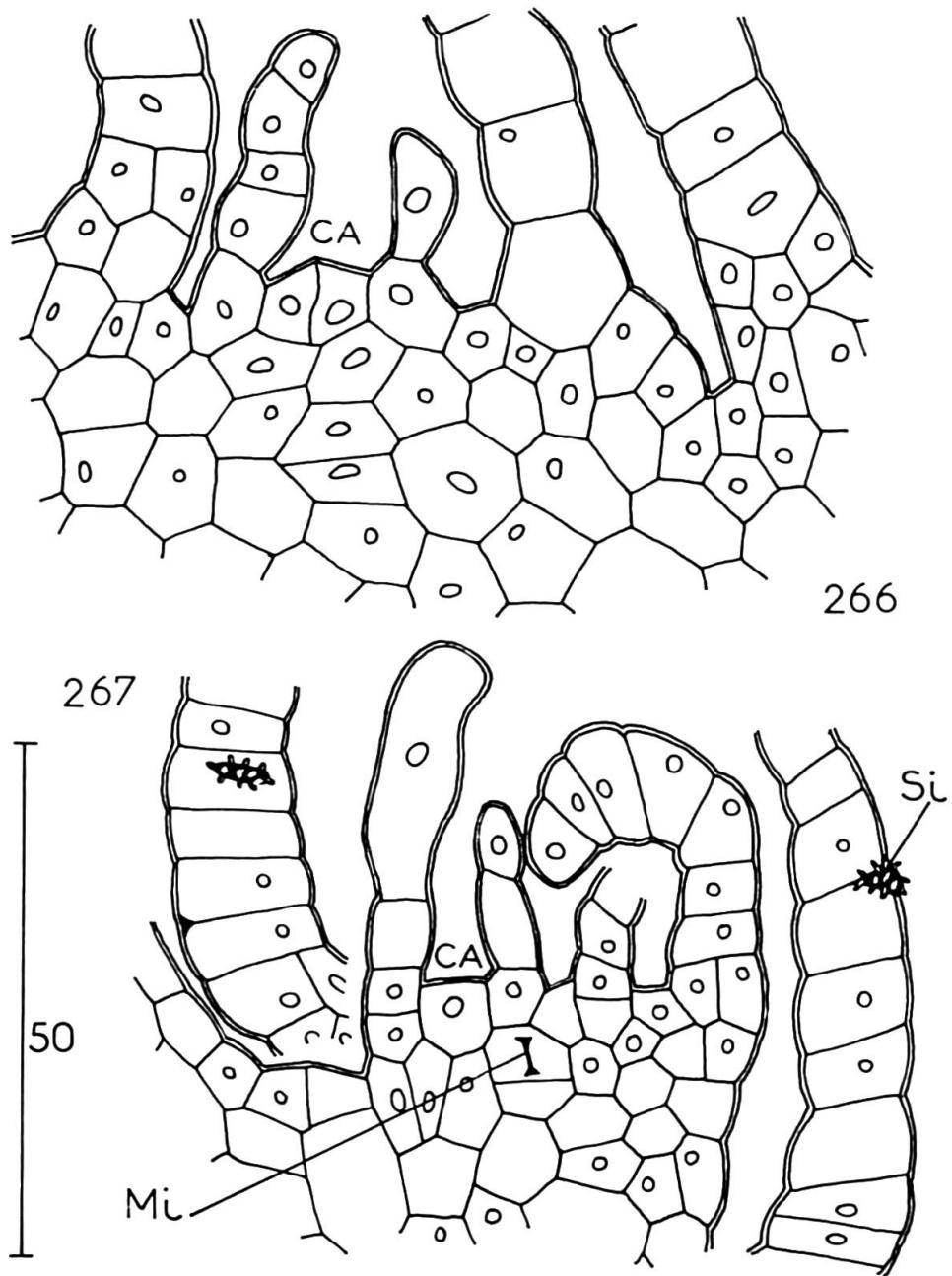
Ces structures sont résumées par les fig. 262-265. Il est facile de dresser une série typologique du *Tristicha trifaria* Spreng. de Madagascar au *T. bifaria* Presl. Ce dernier, ne possédant que deux rangées de microphyllles sur une "pousse assimilatrice" non ramifiée et des pousses orthotropes très réduites, nous apparaît, du point de vue phylogénétique, comme le plus évolué, et le *T. trifaria* Spreng. comme le stade le plus primitif. D'autre part, il est intéressant de noter que les appendices stipuliformes du *T. alternifolia* Thouars sont homologues des deux "pousses assimilatrices" latérales du *T. trifaria* malgache. Dans le *T. ramosissima* (Wight) Willis, on note parfois la présence de tels appendices (Willis 1902).

La question est, évidemment, de savoir quelle valeur accorder à la "pousse assimilatrice". Pour y répondre, nous avons les éléments suivants:

- ontogéniquement, elle apparaît avant le rameau orthotrope;
- elle reste toujours plagiotrope;
- elle est insérée sur un renflement de l'axe qui la porte;
- elle est caduque;
- elle a, à son aisselle, un rameau orthotrope bien visible dans les stades juvéniles;
- elle n'est, elle-même, axillée par aucune autre pièce;
- sa symétrie est dorsiventrale.

Tous ces éléments nous incitent à y reconnaître une feuille axillant un rameau. Les "appendices stipuliformes" nous semblent être les homologues de véritables stipules, ayant chacun même valeur que la partie médiane de la feuille du *T. trifaria* malgache. Interrogeons-nous alors sur la façon dont l'apex des "rameaux à croissance limitée" initie ces microphyllles. Cario, dès 1881, a donné (sa fig. 15) une description: "Der Vegetationskegel zeigt an einem Längsschnitte ein grosszelliges Dermatogen, das ein etwas kleinzelligeres Gewebe einschließt, in dem Periblem und Plerom nicht zu unterscheiden sind. Dieses Gewebe gipfelt in den untersuchten Fällen in einer grösseren Zelle von dreieckigem Querschnitt, die Anordnung der übrigen Zellen liess sich jedoch mit Sicherheit nicht feststellen, da dichte Inhaltsmassen eine genauere Untersuchung verhinderten". Quant à la figure de Willis (l.c.: tab. 7, fig. 111) relative à l'apex du *Tristicha ramosissima* (Wight) Willis (= *Dalziella ramosissima* (Wight) Warm.), elle nous paraît sujette à caution, d'autant plus qu'il s'agit d'une "coupe optique".

¹ Cette espèce est typifiée par une plante malgache; il est douteux que les plantes africaines, mises en synonymie par Warming (1910) et nommées auparavant *T. hypnoïdes* Spreng., appartiennent à la même espèce.



266-267, apex de "rameaux assimilateurs" du *Tristicha trifaria* Spreng. de Côte-d'Ivoire
 CA, cellule apicale; Mi, mitose anticline; Si, silice intracellulaire.

Nous avons repris ce problème en effectuant une cinquantaine de séries de coupes longitudinales de l'apex de "rameaux à croissance limitée" du *Tristicha trifaria* Spreng. de Côte-d'Ivoire. Cette étude s'est, techniquement, révélée délicate, l'apex en question, très flexueux, étant enveloppé de microphyllles fortement silicifiées, et une désilicification préalable endommageant les cellules de l'apex. Sur des coupes à 2 μ , nous avons observé, néanmoins, avec certitude (fig. 266-267) une cellule apicale unique, se cloisonnant anticlinalement. Les microphyllles prennent naissance à partir d'une cellule unique de l'assise la plus externe (= tunica ?). Il semble que cette cellule apicale donne, par ses faces inférieures, naissance à des files cellulaires bien délimitées.

Autrement dit, l'apex des "rameaux à croissance limitée" du *Tristicha trifaria* Spreng. étudié a une cellule unique axiale fournissant, par ses faces latérales, trois séries de cellules-filles immédiatement organogènes. D'autre part, les microphyllles sont mises en place par le fonctionnement d'une initiale "foliaire" unique. Ce fonctionnement apical est extrêmement aberrant pour une Angiosperme.

Par contre, on ne peut pas faire le parallèle avec la structure apicale des Bryophytes, telle qu'elle a été récemment réexposée par Hallet (1969a et b), qui est pratiquement identique à ce que nous avons observé chez le *Tristicha*. Cet auteur envisage "qu'au cours de l'évolution se soit effectué un transfert du pouvoir morphogénétique du centre de l'apex vers les flancs, en même temps que l'on passait de la cellule unique morphogène au groupe de cellules latérales organogènes". Cette conclusion, à laquelle nous adhérons pleinement, conduit à penser que les *Tristicha*, par leur structure apicale comme par bien d'autres caractères, seraient des plantes d'une considérable ancienneté. Quant aux "microphyllles" des *Tristicha*, elles nous apparaissent entièrement homologues des "feuilles" des Bryophytes, ayant la même origine ontogénétique et le même développement.

1.5.2. La feuille de l'*Hippuris vulgaris* L.

Lance-Nougarède et Loiseau (1960) ont montré que, chez quelques Angiospermes aquatiques sans moelle, dont *Hippuris vulgaris* L., "les initiums foliaires... sont des émergences superficielles, nées sans soubassement foliaire et dont l'initiation n'entame pas l'apex... Les feuilles ne sont donc pas mises en place par l'activité latérale et plastochronique d'un anneau initial; elles rappellent plutôt les microphyllles des Psilotales..." On peut donc s'interroger sur le mode d'apparition de la vascularisation dans ce type foliaire particulier.

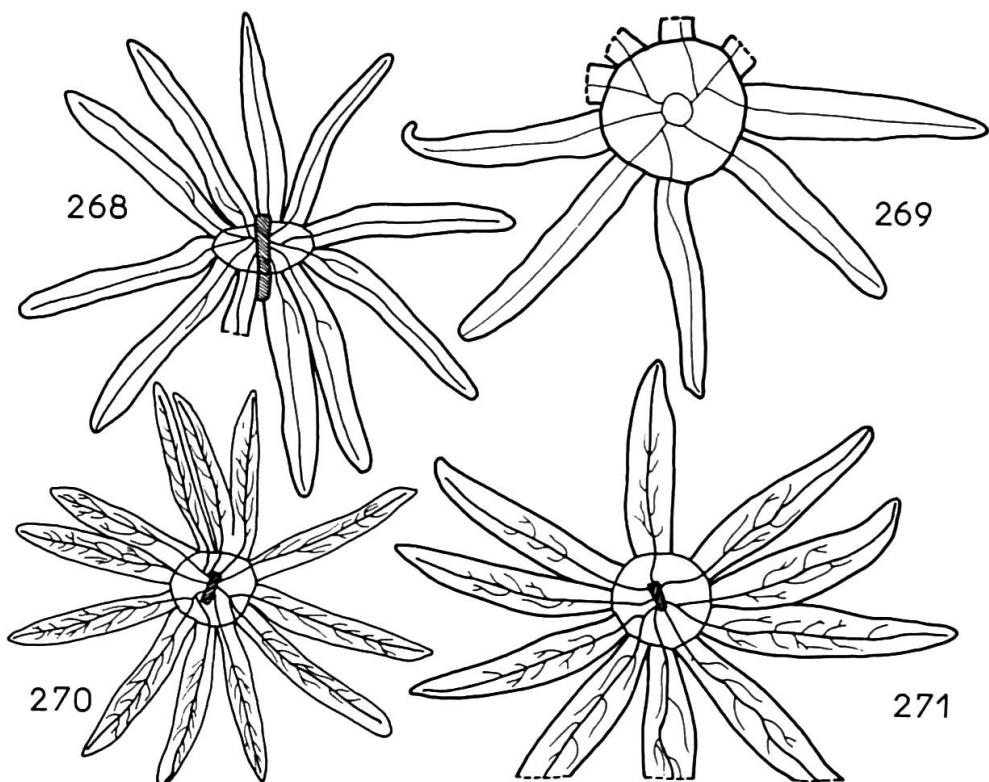
Classiquement (Glück 1911, par exemple) on reconnaît à la feuille adulte de la Pesse un seul faisceau libéro-ligneux, médian. McCully et Dale (1961) ont, cependant, signalé que les feuilles aériennes possèdent des nervures latérales d'ordre 2 et 3. Ces auteurs supposent, de façon hypothétique, que la trachéogenèse serait basipète, mais reconnaissent n'avoir aucune certitude à ce sujet: "it was impossible... to determine the direction of this differentiation".

Nos observations nous ont montré que les feuilles immergées possèdent une nervure médiane unique, celle qui a été figurée par de nombreux auteurs. Cette nervure apparaît par développement nodifuge, à partir d'un point nodal initial situé dans la région subterminale du limbe. Les premiers éléments lignifiés sont des

trachéides annelées, puis spiralées. En ce qui concerne la trachéogenèse des feuilles aériennes, la nervure médiane se forme et se développe selon les mêmes modalités que celles des feuilles immergées. Quand la feuille atteint 1,3 mm environ de longueur totale, on peut observer, à sa région distale, la différenciation, rapide et presque simultanée, de nombreux points nodaux de nervures latérales d'ordre 2. Leur apparition semble basipète, mais il est difficile d'être très affirmatif car ils sont très abondants et serrés les uns contre les autres. A ce moment, on note la formation, à leur voisinage, de nombreuses macles de cristaux d'oxalate de calcium. Cette zone correspond à "l'hydathode" décrit par plusieurs auteurs, depuis Borodin (1870).

Alors que les parties basale et moyenne de la feuille continuent à s'allonger — les régions terminale et subterminale semblant ne plus le faire — il se forme en deux séries basipètes, de part et d'autre de la nervure médiane, des points nodaux, ébauches des nervures d'ordre 2. Leurs éléments sont des trachéides annelées et spiralées, courtes puis allongées. Chaque nervure latérale se développe par adjonction nodifuge, à ces premières trachéides, d'éléments de vaisseaux. Des points nodaux de relais sont souvent visibles, surtout à la base du limbe.

Les points nodaux des nervures de troisième ordre apparaissent très tôt après la naissance des nervures d'ordre 2, souvent alors que ces dernières ne sont pas encore totalement différenciées. C'est ainsi qu'on rencontre, côté à côté, des points



Vascularisation foliaire d'*Hippuris vulgaris* L.
269, feuille croissant dans l'eau; 268 et 271, feuilles de transition; 270, feuille entièrement aérienne.

nodaux d'ordres différents. Le développement des nervures d'ordre 3, bien que plus réduit, est identique à celui des nervures d'ordre 2. Il est nodifuge; souvent la partie basifuge s'étend davantage que la partie basipète.

Remarquons, tout d'abord, la concordance de nos observations avec celles de McCully et Dale, en ce qui concerne l'existence de nervures d'ordre 2 et 3 dans les feuilles aériennes de la pesse. Par contre, nous ne voyons, contrairement à ces auteurs, aucune raison de distinguer des feuilles aériennes de type juvénile. Nous pensons qu'il s'agit là de morphoses transitionnelles telles que celles relevées chez *Veronica Anagallis-aquatica* L., feuilles ayant crû à la limite entre l'air et l'eau (Combes et Cusset 1965). Les figures 268-271 représentent quelques-unes de ces morphoses.

Il est, également, intéressant de souligner l'homologie de la trachéogenèse de la "microphylle" d'*Hippuris* et de la feuille habituelle des Dicotylédones. On sait que ces dernières, médullarisées, ont des feuilles résultant de l'activité d'un méristème annulaire initial, ce qui n'est pas le cas de la pesse. Cette différence ne se reflète pas dans leur trachéogenèse, pas plus que dans leur mode phyllotaxique (Loiseau et Grangeon 1963).

Il ne semble donc y avoir aucune raison de ne pas homologuer la "microphylle" de la pesse et la feuille du type dicotylédone. La feuille de l'*Hippuris* est analogue à celle du *Veronica cupressoides* Hook. f., de Nouvelle-Zélande, ou du *Veronica Armstrongii* Kirk (cf. Troll 1939: fig. 771), c'est-à-dire que c'est une "feuille rudimentaire" au sens de Troll¹. Elle est homologue de la feuille partite du *Ceratophyllum demersum* L. On notera que cette dernière porte des "spinules" (Rouy 1910) correspondant aux "multicellular caducous trichomes" du *Myriophyllum verticillatum* L. (Arber 1920: fig. 110). Ce sont ces dernières formations qui seraient, plutôt, homologues aux microphylles des *Tristicha* (fig. 272-276).

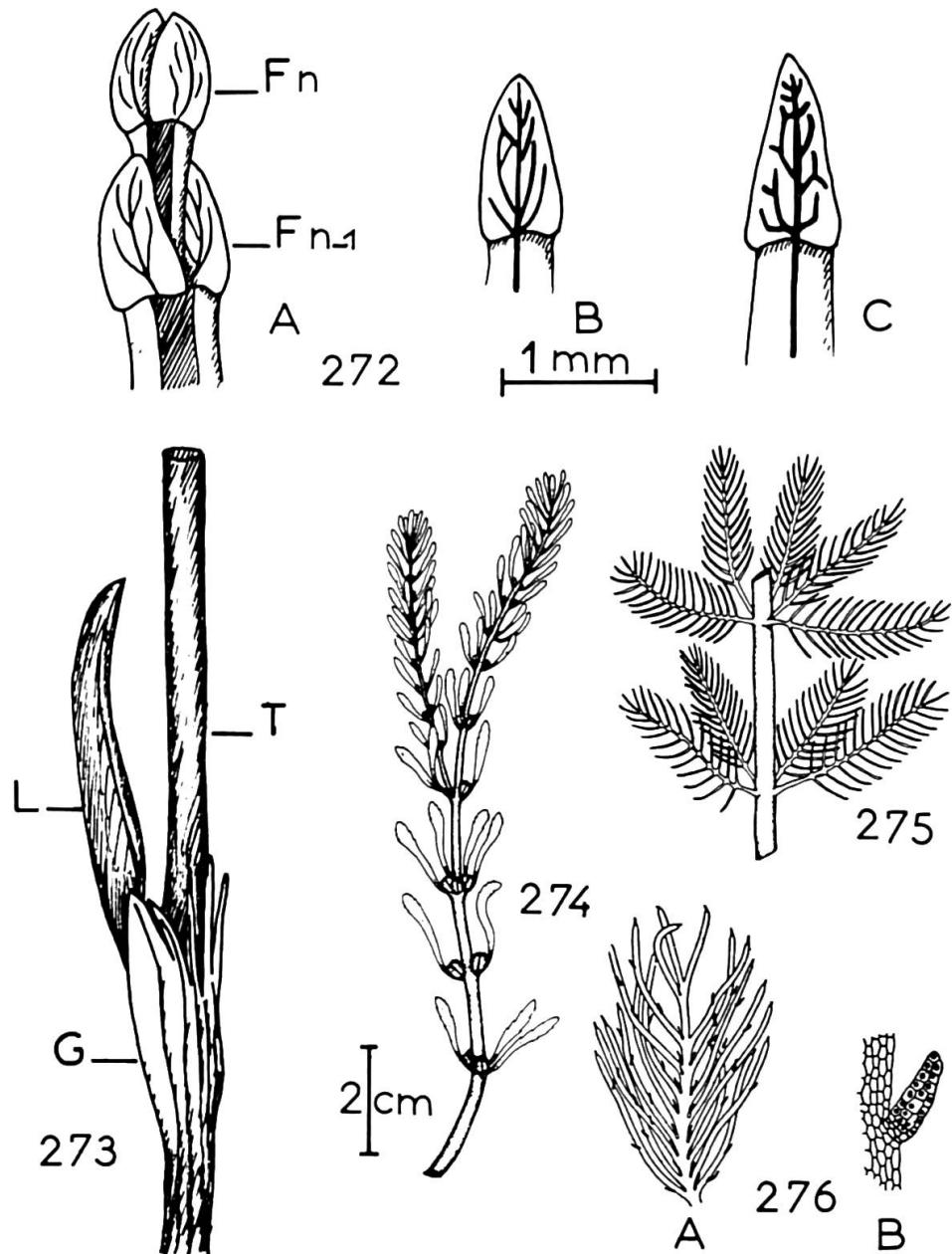
1.5.3. Conclusions

Dans les Dicotylédones, comme nous venons de le voir, il existe deux types différents de microphylles. Les microphylles des *Tristicha* apparaissent comme des émergences portées par des feuilles ramifiées; celles de l'*Hippuris*, comme homologue d'une de ces feuilles tout entière.

Notons que d'autres genres de la famille des Podostemacées possèdent des microphylles, notamment *Lawia*, *Inversodicraea*, *Terniola* et probablement *Willisia* (dont nous n'avons pu examiner d'échantillon). Pour les "microphylles" des Podostemacées qui n'ont pas valeur de feuille, mais d'"épiblastème supérieur" au sens de Warming (1873), nous emploierons désormais le terme de "feuillette".

D'autre part, la feuille du *Tristicha trifaria* Spreng. de Madagascar, et celle du *T. alternifolia* du Petit-Thouars, nous montrent que, dans certains cas tout au moins, les stipules peuvent avoir la même valeur que le reste de la feuille. On sait que les "parastipules" au sens de Weberling et Leenhouts (1965) sont homologues d'un territoire latéral du limbe. L'exemple des *Tristicha* confirme l'ancienne opinion de Lindley (1832), contrairement à celle d'Astaix (1841).

¹ Mis à part son initiation en dehors de la présence d'un anneau initial.



272, nervation foliaire du *Veronica cupressoides* Hook. f.; 273, feuille du *Polygonum equisetiforme* Sm. (la croissance de la tige déchire l'ochréa, G , en segments simulants des feuilles équisétiformes); 274-275, formes foliaires du *Myriophyllum spathulatum* Blatt. et Hallb. (d'après Subramanyan 1962); 276, feuille du *Myriophyllum demersum* L., avec ses "trichomes" (d'après Arber 1925).

2. ESSAI SUR L'ÉVOLUTION DE LA FEUILLE

2.1. La ramification foliaire fondamentale

Il est généralement admis, à l'heure actuelle, que "the stem and leaf would have originated simultaneously" (Bower 1884). Pour les uns, tige et feuille sont des parties de la phylle, constituant de la phyllorhize (cf. Chauveaud 1921), pour d'autres ce sont les éléments de la "pousse feuillée" (cf. Arber 1950), pour d'autres enfin, il s'agit d'un système de télomes en partie foliarisés (cf. W. Zimmermann 1965). Les deux premières de ces théories n'imposent aucune ramification comme primitive, la dernière, reprise de la théorie du mériphyte, oblige à accepter comme type originel d'innervation une nervation dichotome (Lignier 1914). Il convient que nous nous interrogeons sur la ramification foliaire fondamentale, et donc sur sa possibilité d'être dichotome.

2.1.1. *Autour du concept de "dichotomie"*

Le concept scientifique de dichotomie a été introduit par Linné (1751), dans sa définition "caulis dichotomus, bifarium semper divisus" donnant pour exemple la tige du *Viscum*, qui possède, comme on le sait, des bractées axillantes. Une certaine ambiguïté allait s'en suivre. A.-P. de Candolle (1813) reprend le concept linnéen, distinguant seulement les tiges fourchues (= une fois dichotomes) des tiges dichotomes (= plusieurs fois divisées), qu'elles possèdent ou non des pièces axillantes; quant au terme de "dichotomie", "il se dit de l'aisselle ou angle que laissent entre eux les rameaux dichotomes".

Link (1837) crée la notion de partition, qui sera défendue, plus tard, par Clos (1855, 1856). Saint-Hilaire (1840) la définit ainsi: "par la partition on entend le partage d'une tige en deux axes formant une bifurcation... il faut bien se garder de confondre avec les rameaux véritables les espèces de branches qui résultent de la partition... où il y a partage du même axe". La dichotomie, au contraire, est "la disposition qui résulte d'une bifurcation répétée" et dans sa "dichotomie" (au sens de Candolle) "il se trouve souvent un axe avorté ou réduit à la fleur". En effet les deux branches de la dichotomie sont des rameaux véritables, pour Saint-Hilaire.

Sachs (1868) dans son célèbre "Traité", va détourner de ce sens le terme de dichotomie et en faire un synonyme de celui de partition. Pour lui, "il se produit une dichotomie de l'axe quant le sommet cesse de s'accroître dans la direction primitive pour se diviser en deux sommets nouveaux situés côte à côte et qui s'accroissent dans deux directions divergentes", opinion qui sera appuyée de toute l'autorité de Van Tieghem, pour qui "il s'agit d'une ramification où le tronc se divise simplement au sommet pour se continuer en ses membres".

Cette définition de la dichotomie semble celle adoptée actuellement, pour la ramification des axes, encore que "dans la dichotomie vraie d'axes feuillés, on constate qu'il y a toujours une feuille placée dans l'angle de la dichotomie à la manière d'une bissectrice: c'est la feuille angulaire" (Emberger 1960).

L'étonnante distorsion du sens du terme "dichotomie", que nous venons de voir, est due à son application à la vascularisation de la fronde des fougères. Dès 1851, Hofmeister avait estimé que "la formation des pennes de la fronde des *Pteris* est le résultat d'un dédoublement véritable du punctum vegetationis,... chacune des nouvelles pousses étant alternativement plus développée,... et la plus faible rejetée sur le côté en position apparemment latérale". Sachs (1868) propose d'admettre "l'hypothèse de M. Hofmeister" et de "regarder ces sortes de feuilles [les frondes des fougères] comme des dichotomies développées sympodiquement et le plus souvent hélicoïdes", mais il conserve, en ce qui concerne les feuilles des Dicotylédones, l'opinion de Naegeli (1840) qui y voyait une nervation originellement monopodiale. Quant à la "nervation dichotomique" au sens de Link, il l'appelle "nervation pseudo-dichotomique", expression qui sera suivie par Troll notamment.

Tandis que Sadebeck (1874) et Kny (1875) essayaient avec plus ou moins de bonheur de retrouver ontogénétiquement sur les *Adiantum* et les Parkeriacées les conceptions de Sachs, la monographie de Prantl (1875) sur les Hymenophyllacées, puis son travail sur les Schizaeacées (1881), allait étendre à un grand nombre de fougères l'hypothèse d'Hofmeister, à partir de la constatation dans les frondes juvéniles d'une nervation fréquemment dichotome. Prantl n'hésite pas à faire dériver de deux dichotomies successives la ramification "pseudo-dichotome" au sens de Sachs, telle que celle du *Lygodium circinatum* (Burm.) Sw. Les conceptions de Prantl seront étendues à la feuille des Angiospermes par Bower (1917): "in all the primitive phyla of vascular plants where branching occurs, distal dichotomy is the fundamental mode of that branching". Bower, cependant, ajoute: "It is possible that a branching of veins may be initiated de novo in a leaf-expansion. We know that some such new developments have produced the reticulate state". Orth (1938) allait illustrer les conceptions de Prantl en figurant un grand nombre de frondes juvéniles de fougères, et Bugnon (1922) en faire autant pour les feuilles de Dicotylédones, retrouvant une nervation dichotome, dans les cotylédons et les bractées notamment. Plus récemment Van der Hammen (1948) a fourni un répertoire des feuilles de Dicotylédones ayant cette vascularisation.

On voit donc que l'affirmation de l'ancienneté de la dichotomie dans la nervation foliaire des Dicotylédones repose essentiellement sur la morphologie comparée des frondes filicéennes et des feuilles, et sur l'existence d'une nervation dichotome dans quelques-unes d'entre elles. A vrai dire, les arguments majeurs en faveur de cette théorie sont d'ordre paléobotanique; nous les étudierons au paragraphe 2.3.1.

2.1.2. Remarques sur des feuilles à "nervation dichotome"

Reprendons la liste récapitulative de Van der Hammen (1948) et étudions les feuilles dont il signale la nervation "dichotome"¹. Les feuilles "dichotomes" des

¹ Le cas du *Circeaster agrestis* Maxim. et du *Kingdonia uniflora* Balf. f. sera étudié au chapitre 2.4.

Protéacées, de *Nigella damascena* L., de *Cabomba aquatica* Aubl., de *Ceratophyllum* et de *Limnophila* ont été examinées par Schaeppi (1935) et par Troll (1939) de façon approfondie. Il ne semble faire aucun doute qu'il s'agit de "pseudo-dichotomie" au sens de Troll, c'est-à-dire d'une nervation originellement monopodiale, pennée ou trichotome, dont la branche médiane avorte précocement (*Cabomba caroliniana* A. Gray, *Ceratophyllum* spp.), en se glandularisant, ou de feuilles fortement asymétriques où un rameau basal prend un développement égal au reste de la feuille (cas des Protéacées). On ne saurait, dans ce premier groupe, tenir pour primitive la nervation, "pseudo-dichotome" au sens de Troll.

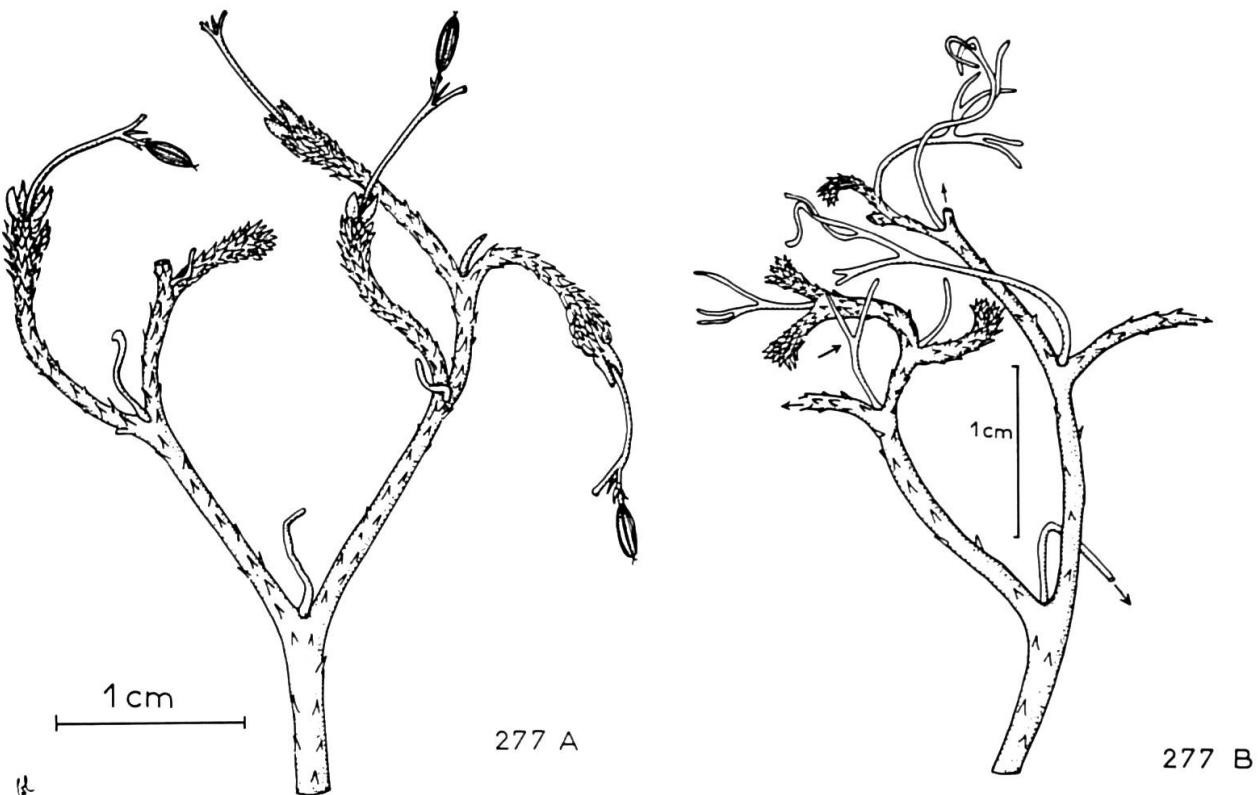
Quelques autres exemples ont été signalés par Van der Hammen, la feuille des *Drosera*, des *Begonia*, des Podostemacées et des Lentibulariacées¹. Examinons les "dichotomously segmented leaves" indiquées dans les Podostemacées des genres *Mourera*, *Pohliella*, *Inversodicraea*, *Macropodiella* et *Winklerella*.

L'*Inversodicraea Abbayesii* G. Tayl. dont nous avons disposé d'une grande quantité de spécimens (récolte de Bourdu, 1948, en Guinée), possède, sortant d'une "racine" dorsiventrale rubanée, des ramifications orthotropes portant, selon G. Taylor (1954) des "scale-like leaves" et des "finely and repeatedly dichotomously divided capillary leaves". En réalité, la base de ces pousses orthotropes, végétative, présente des rameaux dichotomes recouverts de feuillettes, surtout à leur extrémité, et, insérés latéralement près des aisselles de ces dichotomies, des appendices plusieurs fois dichotomes, démunis de feuillettes. En s'approchant de la région florale on voit une simplification progressive de la ramification de ces appendices, qui se réduisent à une pièce linéaire. Au niveau de la fleur, composée de deux étamines sur un andropode fourchu et d'un ovaire, une pièce, nommée "tépale impair" par les systématiciens, est l'homologue de ces appendices (fig. 277).

Une telle languette médiane est fréquente dans la fleur des Podostemacées, où, parfois (*Podostemum*, *Inversodicraea Taylorii* de Wilde et Guillaumet, *Hydrobryum japonicum* Inamura, etc.), elle est remplacée par une étamine. Ce fait a conduit Baillon (1886) et G. Taylor (1959) à l'interpréter comme un staminode, ce qui est effectivement possible. Il existe une homologie entre les appendices dichotomes végétatifs de la base de la plante et une "étamine". L'*Inversodicraea Schlechteri* (Engl.) Engl. va nous présenter une structure voisine de la précédente (Hauman 1948: tab. 21), mais ses fleurs sont "solitaires dans la dichotomie des tiges ou à l'aisselle d'une feuille". Un *Inversodicraea* voisin du précédent (Guillaumet 1569, de Côte-d'Ivoire), ne nous a pas présenté de trace de feuillette, mais un système d'axes trichotomes à la base et "dichotomes" au sommet, avec, latéralement près de l'aisselle des dichotomies, un appendice lui-même dichotome, et, dans la région supérieure, une fleur (fig. 278).

Là aussi, il y a homologie entre une partie végétative ("l'appendice dichotome") et un organe sexué. L'*Inversodicraea Adamesii* G. Tayl. (voir G. Taylor 1953: fig. 9) présente des faits semblables, avec un léger aplatissement dorsiventral des tiges. Dans l'*Inversodicraea cristata* Engl. (voir A. Engler 1930: fig. 51), les "appendices" sont ramifiés dichotomiquement cinq à six fois successives. Un tel système se retrouve, plus ou moins voilé par la thalloïdisation de laousse orthotrope, dans des Podostemacées américaines: *Apinagia exilis* Van Royen, *Apinagia brevicaulis*

¹ Nous passons sous silence la feuille des Aristolochiacées et celles de Papilionacées, où nous n'avons pas observé de dichotomie, mais des nervures d'ordre trois, latérales de nervures d'ordre deux.

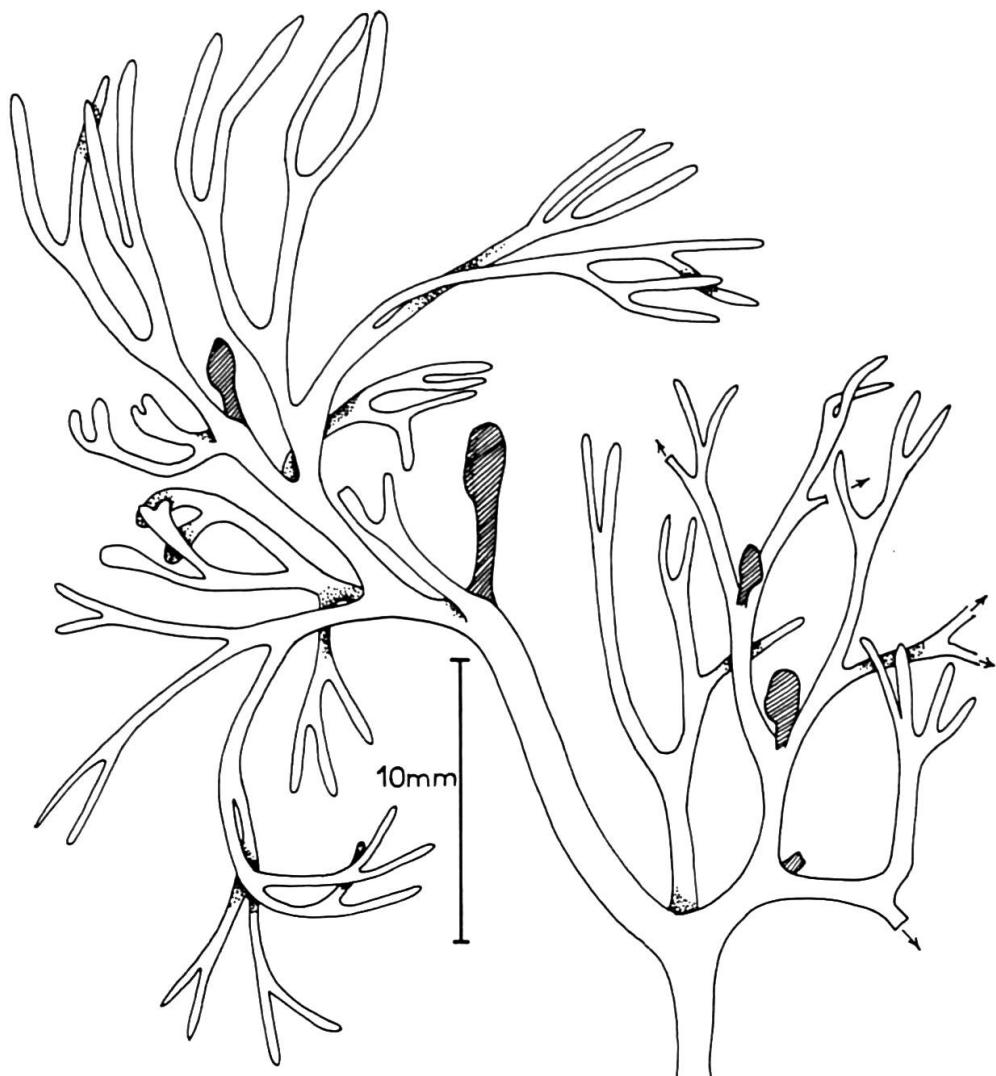


277, *Inversodicraea Abbayesii* G. Tayl.
A, région inflorescentielle; B, région médiane, végétative.

Mildbr., *Marathrum aeruginosum* Van Royen, *Apinagia arminensis* Van Royen (fig. 279-282), dans des *Inversodicraea* malgaches (cf. Perrier 1952), ou dans l'*Oenone Othmeri* Matth. (cf. Matthiesen 1908).

Il est bien évident qu'une telle structure est fort difficile à interpréter en termes de "tige", de "fleur" et de "feuille". Il existe un système d'"axes", homologues entre eux, pouvant être terminés par un organe sexuel mâle ou femelle. Ces "axes" se ramifient dans l'espace de façon trichotome, puis de façon apparemment dichotome. La description de leur ontogenèse par Warming (1888) et Accorsi (1944 et 1946) nous permet de penser qu'il s'agit d'une pseudo-dichotomie au sens de Troll, les "dichotomies" dérivant, en réalité, d'ébauches trichotomes, dont les rameaux latéraux sont déplacés par un mécanisme identique à celui décrit par Hofmeister (1851) qui conduit à un système monopodial à partir d'un ensemble réellement dichotome. Ces "feuilles" de Podostemacées avaient été interprétées comme des feuilles pseudo-dichotomes par Troll lui-même (1943: fig. 2001).

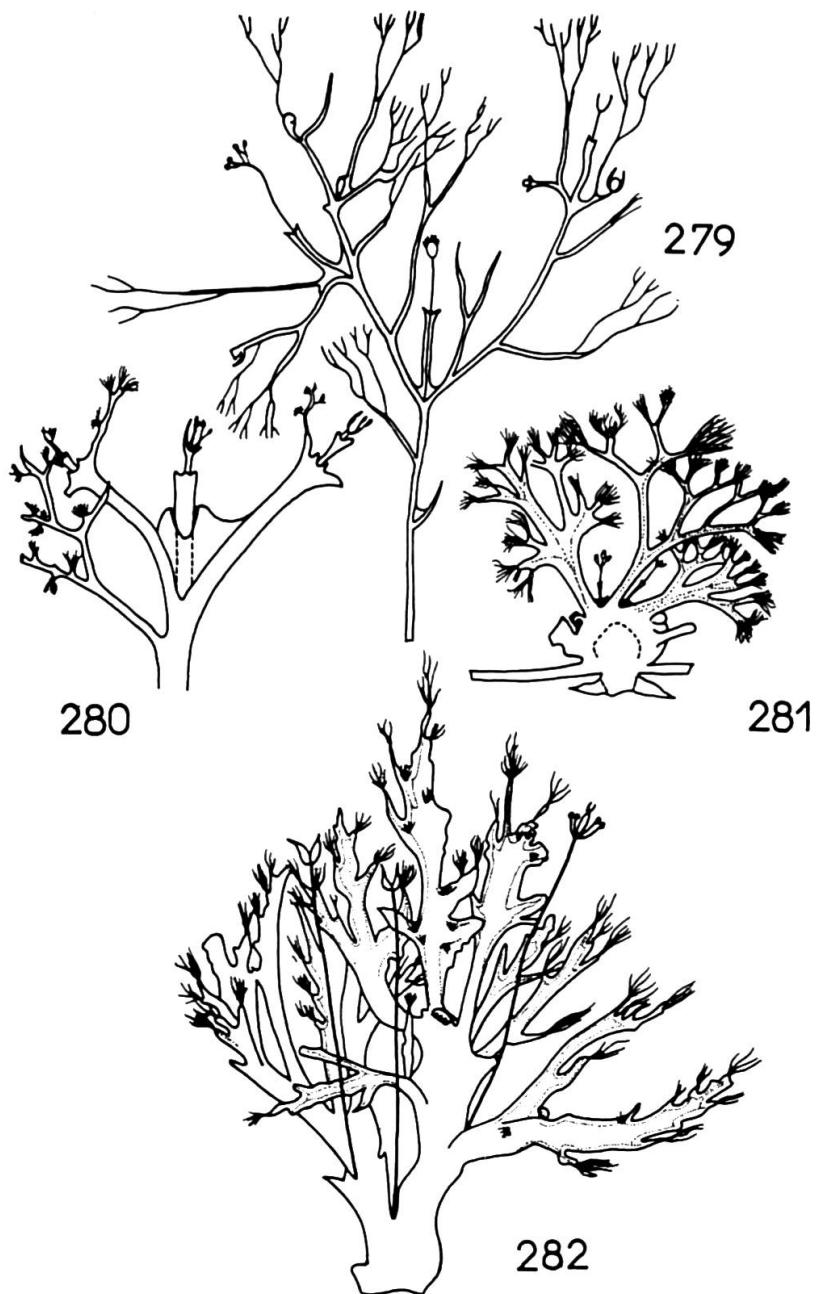
Signalons que l'*Inversodicraea minutiflora* (Tul.) Perr. a des "tiges feuilles... divisées dichotomes" (Perrier 1952), mais qu'une de ses formes, la forme *insolata* Perr., possède de véritables "folioles" à nervation plusieurs fois dichotome, très certainement homologue des "axes" dichotomes des *Inversodicraea* habituels, y compris leur revêtement de feuillettes. Nous reviendrons sur ce point.



278

278, *Inversodicraea* cf. *Schlechteri* (Engl.) Engl.,
d'après Guillaumet 1569. Les fleurs sont encore à l'intérieur des spathelles (hachurées).

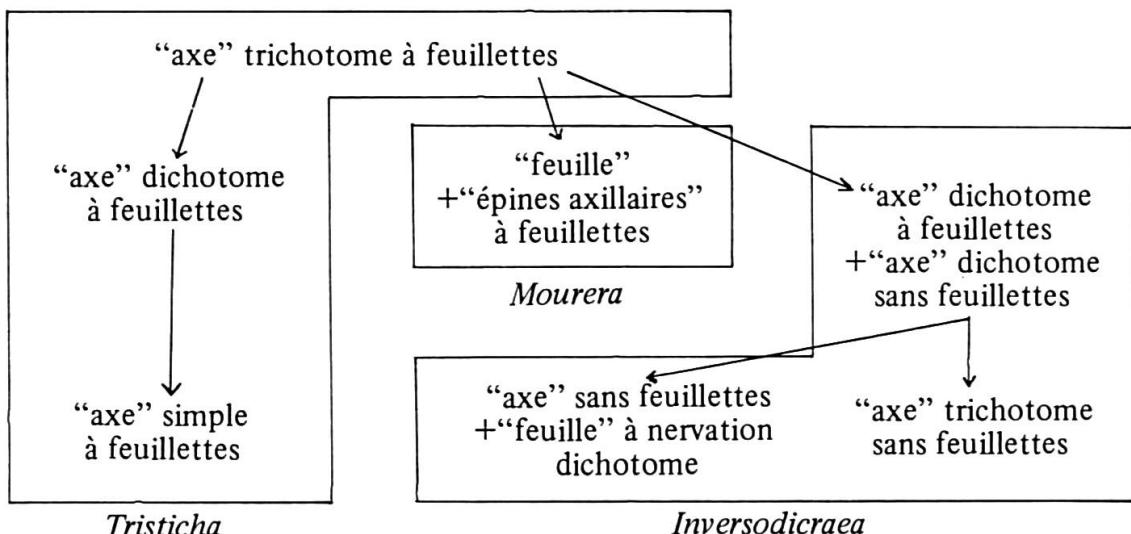
Nous avons déjà parlé, au paragraphe 1.4.2.1., de la feuille d'une autre Podostemacée, le *Mourera fluviatilis* Aubl., "feuille" à ramification dichotome, munie aux aisselles de ses nervures "d'appendices épiphylls" porteurs de "petits éléments squamiformes" (Schnell 1967). On notera que cette feuille apparaît comme à croissance "pratiquement indéfinie" d'après Went (1910). Nous en comprenons maintenant la structure: les "épines" axillaires de nervures, homologues des appendices épiphylls du *Begonia vitichotoma* Hort., sont, aussi, homologues d'une "pousse assimilatrice" du *Tristicha trifaria* Spreng. ("feuille" à valeur de métamère)



Ramification de quelques Podostemacées (d'après Van Royen 1951)
 279, *Apinagia exilis* Van Royen; 280, *Apinagia brevicaulis* Mildbr.; 281, *Marathrum aeruginosum* Van Royen; 282, *Apinagia arminensis* Van Royen. On notera qu'en dépit d'une thalloïdisation plus ou moins poussée, ces espèces américaines ont une ramification analogue à celle des plantes africaines des figures précédentes.

ou d'un appendice situé aux fourches de la ramifications des *Inversodicraea*, et les "écailles squamiformes" qu'elles portent sont homologues des feuillettes des *Inversodicraea*. Le phénomène qui conduit un "axe dichotome" de l'*Inversodicraea minutiflora* (Tul.) Perr. à se palmer en une "feuille à nervation dichotome" a joué de façon analogue sur un ensemble trichotome à feuillettes, voisin de cette structure, pour donner une "feuille à nervures dichotomes", les autres rameaux de la trichotomie (dont nous avons noté qu'ils sont dans un plan différent) apparaissent comme des "épines axillaires de nervures".

Nous pouvons résumer par un schéma ces résultats:



En ce qui concerne les *Tristicha*, nous avons déjà examiné leur évolution, dans le paragraphe 1.5.1. Le passage du *T. trifaria* Spreng., de Madagascar, au *T. bifaria* Presl se fait par une diminution de la ramification et une augmentation de la dorsiventralité de la "pousse assimilatrice", la rangée topographiquement supérieure de feuillettes disparaissant. Pour les *Inversodicraea*, on peut avoir disparition des feuilles de l'une des branches de la trichotomie (cas de l'*I. Abbayesii* G. Taylor) ou de toutes les branches (cas de l'*I. Schlechteri* (Engl.) Engl. ou de l'*I. tenuissima* Hauman), mais aussi palmure, en une "feuille", de rameaux dichotomes (cas de l'*I. minutiflora* Perr.). Dans le *Mourera fluviatilis* Aubl., cette palmure concerne un système trichotome, l'une des branches de chaque trichotomie y échappant, et conservant ses feuillettes, sous forme "d'épine axillaire de nervure". Il est à remarquer que ces "épines", pourvues de plusieurs faisceaux (Schnell 1967), ne sont pas homologues d'un métamère mais d'une feuille du groupe II, ou d'une "unité morphologique provisoire". Autrement dit, chaque épine correspond à une branche ramifiée, dont la ramification n'est plus visible en morphologie externe. Ceci explique probablement que ses feuillettes ne soient pas rangées selon une disposition régulière.

Les autres exemples donnés par Van der Hammen peuvent faire l'objet d'explications voisines, notamment les *Utricularia* dont la morphologie est proche de celle des Podostemacées¹. Les "villes", décrites par Pringsheim (1869), portant

¹ Ce point sera étudié en détail dans un travail ultérieur.

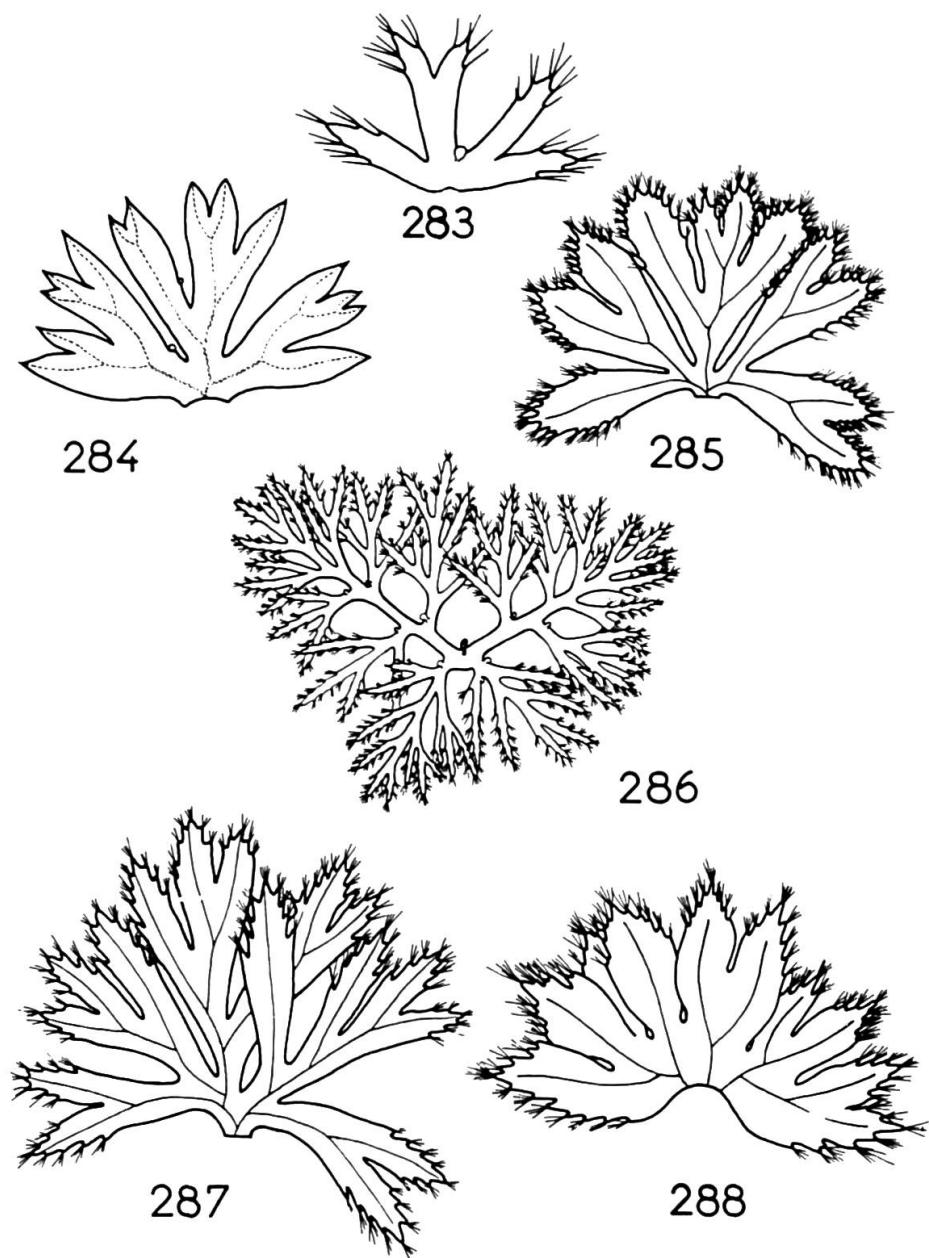
deux rangées de "mussel-shaped leaves" (Llyod 1942), de l'*U. vulgaris* L. sont homologues des "pousses assimilatrices" des *Tristicha*. On notera qu'elles peuvent avoir une croissance apicale prolongée. Dans l'*U. oligosperma* St.-Hil. et l'*U. mixta* Barnh. ces "villes" sont encadrées par deux "clusters of traps", c'est-à-dire des pousses courtes portant des trappes. Elles sont homologues aux "stipules" du *Tristicha alternifolia* du Petit-Thouars. Cette ramification a été étudiée par Barnhardt (1916); il a montré que les "bractées" inflorescentielles des utriculaires sont du même type, qu'elles soient encadrées par deux "bractlets" libres ou "inserted on the same line with the bract and... more or less coherent with it. There results a single three-lobed bract, but the bractlets always manifest their presence as distinct lateral lobes". D'autres *Utricularia* ont une ramification comparable à celle des *Inversodicraea*, c'est-à-dire dichotome ou trichotome (fig. 283-288). L'aisselle des dichotomies porte fréquemment "einen spiralig eingerollten Adventivspross" (Glück 1906) qui apparaît, dans toutes les utriculaires à ramification dichotome, dans les "detached leaves, or leaves connected with a dying axis" (Arber 1920). Secondairement, la position axillaire de ces rameaux peut être voilée par des phénomènes de croissance intercalaire, mais elle est toujours nette dans les stades jeunes (cf. Troll 1939).

Nous avons déjà examiné la feuille des *Begonia* et celle des Ranales du type *Victoria regia* Lindl. La feuille des *Drosera* n'en est pas extrêmement différente. Les glandes marginales foliaires sont des segments foliaires d'ordre 3 ou 4. Certains des tentacules laminaires sont alignés au-dessus des principales nervures, auxquelles leur vascularisation correspond. Ce sont des "pseudo-poils" vascularisés, tout à fait semblables à ceux que nous avons décrits dans la feuille du *Passiflora foetida* L. (Cusset 1964: tab. 11). Les autres tentacules laminaires sont en position axillaire de nervure. Toutes ces formations sont homologues et correspondent, comme Groenland (1856), Nitschke (1861), Trécul (1855) Schacht (cité par Groenland) et Royer (1881) l'ont affirmé, à des éléments foliaires homologues des métamères constituant la partie aplatie du limbe.

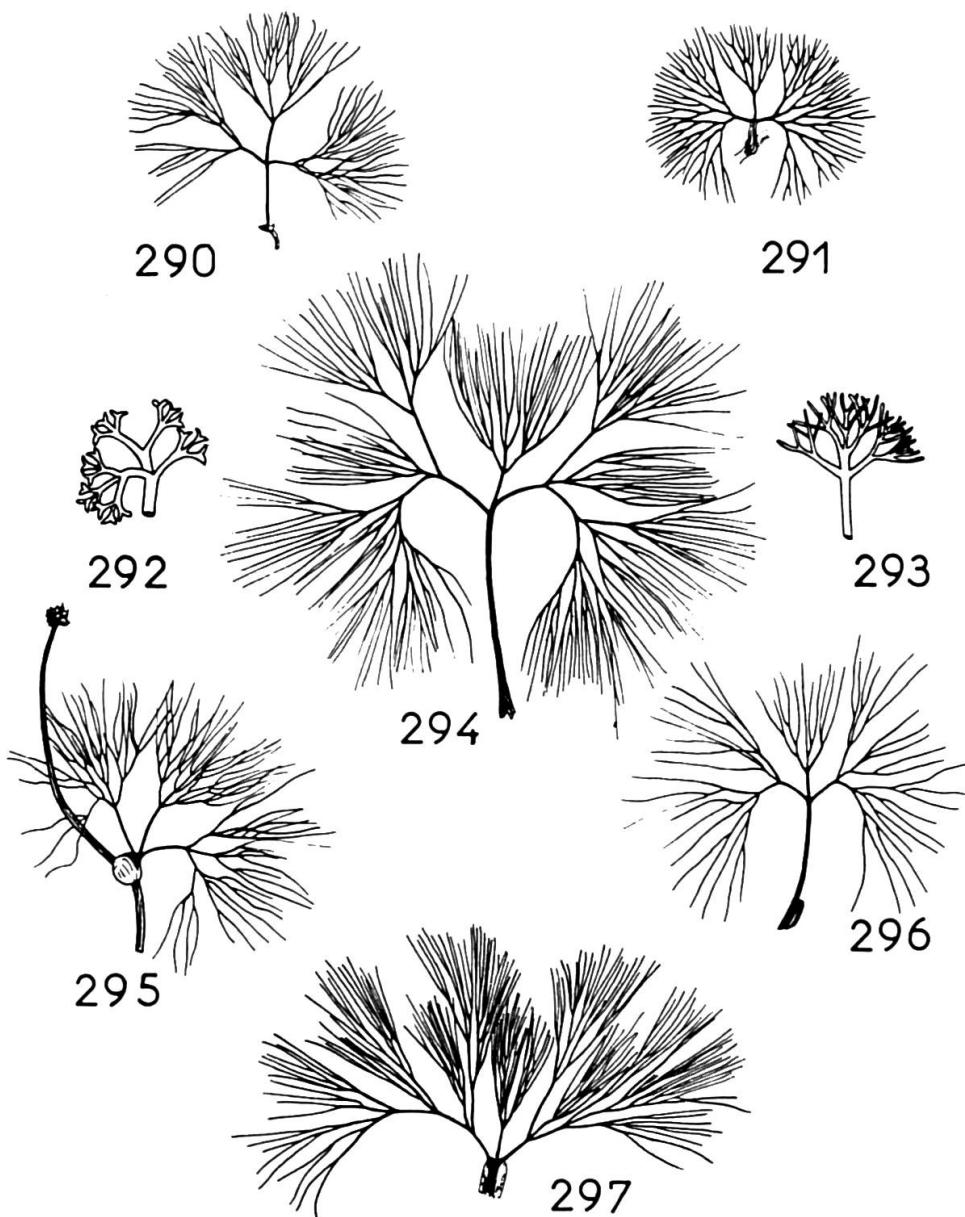
En ce qui concerne la feuille des renoncules de la section *Batrachium*, ce n'est qu'en première approximation qu'il est possible de la qualifier de dichotome. Les figures 290-297 représentent les feuilles de quelques espèces, telles qu'elles ont été figurées dans divers ouvrages. Il est évident que seules les ramifications ultimes peuvent être considérées comme dichotomes, les ramifications proximales étant toutes trichotomes. En réalité, les ramifications distales sont "pseudo-dichotomes" au sens de Troll, leur ontogenèse étant pratiquement identique à celle décrite par Schaeppi (1935) pour le *Cabomba aquatica* Aublet (Thomasson, inédit).

L'examen des "feuilles à nervation dichotome", d'après la liste dressée par Van der Hammen (1948), nous conduit à des conclusions bien différentes des siennes: ou il s'agit de cas de "pseudo-dichotomie" au sens de Troll; ou il s'agit de nervation dichotome, mais chaque "dichotomie" au sens de Candolle est munie d'un appendice, territoire foliaire ou "bourgeon adventif"; ou, comme dans le cas des utriculaires et des Podostemacées, où la notion de feuille est ambiguë, il s'agit, selon l'expression de Perrier de la Bathie (1952) de "tiges-feuilles" (possédant ou non des feuillettes) trichotomes ou "pseudo-dichotomes".

En résumé, la notion de dichotomie comme "ramification où [la nervure] se divise simplement au sommet pour se continuer en ses membres" ne paraît pas applicable à la feuille végétative des Dicotylédones. Remarquons qu'il conviendrait, en ce qui concerne la nervation, que cette division affecte le procambium foliaire,



Feuilles de divers *Utricularia*
283, *U. neglecta* Lehm.; 284, *U. Bremii* Heer; 285, *U. intermedia* Hayne; 286, *U. vulgaris* L.;
287-288, *U. ochroleuca* Hartm.



Feuilles de diverses renoncules aquatiques.

On remarquera la fréquence de la ramification trichotome, notamment dans leur région proximale. 290, *Ranunculus hololeucus* Lloyd; 291, *R. divaricatus* Schrank; 292-293, *R. fucoides* Freyn; 294, *R. aquatilis* L.; 295, *R. tripartitus* DC.; 296, *R. trichophyllus* Chaix; 297, *R. aquatilis* L. (292 et 293 d'après Willkomm 1888, les autres d'après Glück 1924).

la signification s'effectuant par juxtaposition de cordons issus de points nodaux. Dans cette hypothèse, il serait nécessaire que ce procambium se développe de façon acropète; ce point est discuté, et certainement erroné dans certains cas (cf. Perol et Cusset 1968).

2.1.3. *Dichotomie et fronde filicéenne*

La notion de dichotomie est-elle, cependant, applicable à la fronde des fougères ? On sait qu'elle repose sur des études, par Hofmeister (1851) et Prantl (1881), des *Pteris* et des *Schizaeacées*. Comme W. H. Wagner (1952) l'a bien mis en évidence, il existe, en réalité, plusieurs types de "dichotomie" dans les Filicinées. Dans les "midribless blades", on peut observer "a pointed papilla between the two side pinnae", "papilla" qui peut se développer en lobe médian, identique aux lobes latéraux, ou moins développé, ou disparaître (cf. Wagner l.c.: fig. 7). Dans le cas des *Dipteris* et *Matonia*, Lulham et Tansley (1905) avaient déjà réfuté l'opinion de Diels (1906) pour qui leur nervation était un "Gabelsystem", en montrant que "there is a middle pinna arising from the angle of the dichotomy". En ce qui concerne le genre *Rhipidopteris* dont les frondes stériles sont apparemment dichotomes (les frondes fertiles ayant soit une nervation pennée, soit une nervation apparemment dichotome), l'examen de frondes jeunes (exsiccata Bourgeau 3158, Hahn 701 et *L'Herminier* s.n.) nous a permis de voir qu'il s'agit d'une pseudo-dichotomie au sens de Troll. Il en est de même dans le cas du "displaced-midrib type" de Wagner.

Il est bien connu que des "furcations", généralement interprétées comme un retour à un état phylogénétiquement plus primitif, se rencontrent dans les fougères. Wagner les désigne par l'expression de "crested-blade type". Nous avons pu observer un tel phénomène dans le *Blechnum Spicant* (L.) Roth. On remarque l'existence d'une "foliole" pétiolulée, au point de bifurcation de la "dichotomie", visible seulement à la face inférieure de la fronde. Il ne s'agit pas du déplacement d'une penne normale (très largement sessile d'ailleurs), aucune de celles-ci ne manquant le long des rachis, et la "foliole" supplémentaire étant insérée plus bas que les deux lobes les plus distaux de la partie basale du rachis. Nous avons rencontré un aspect tout à fait semblable dans un *Polystichum aculeatum* (L.) Roth.

Cette pièce est homologue de la pousse inhibée de l'aisselle des ramifications des Gleicheniacées. Sa position évoque nettement la "feuille angulaire" caractéristique des "vraies dichotomes" au sens d'Emberger, feuille angulaire existant, d'après Schoute (1936), dans toutes les fougères: "All Filicinae with equally dichotomizing stems have a fixed relation, as far as observed, between the stem branching and a single one of the leaves, the so-called angular leaf of Velonowsky. This relation amounts to the fact that this angular leaf occurs on the podium, at one side of the dichotomy, just under and between the two daughter branches".

Il est bien évident que cette feuille angulaire n'existe pas dans toutes les fougères à ramification "dichotome". Les Gleicheniacées, qui ont des pousses "axillaires de dichotomie", restant dormantes, ou se développant, n'en possèdent pas plus que les Ophioglossacées. On notera que ces bourgeons "axillaires de dichotomie" sont, en réalité, en position latérale et que leur grand axe fait un angle avec chaque

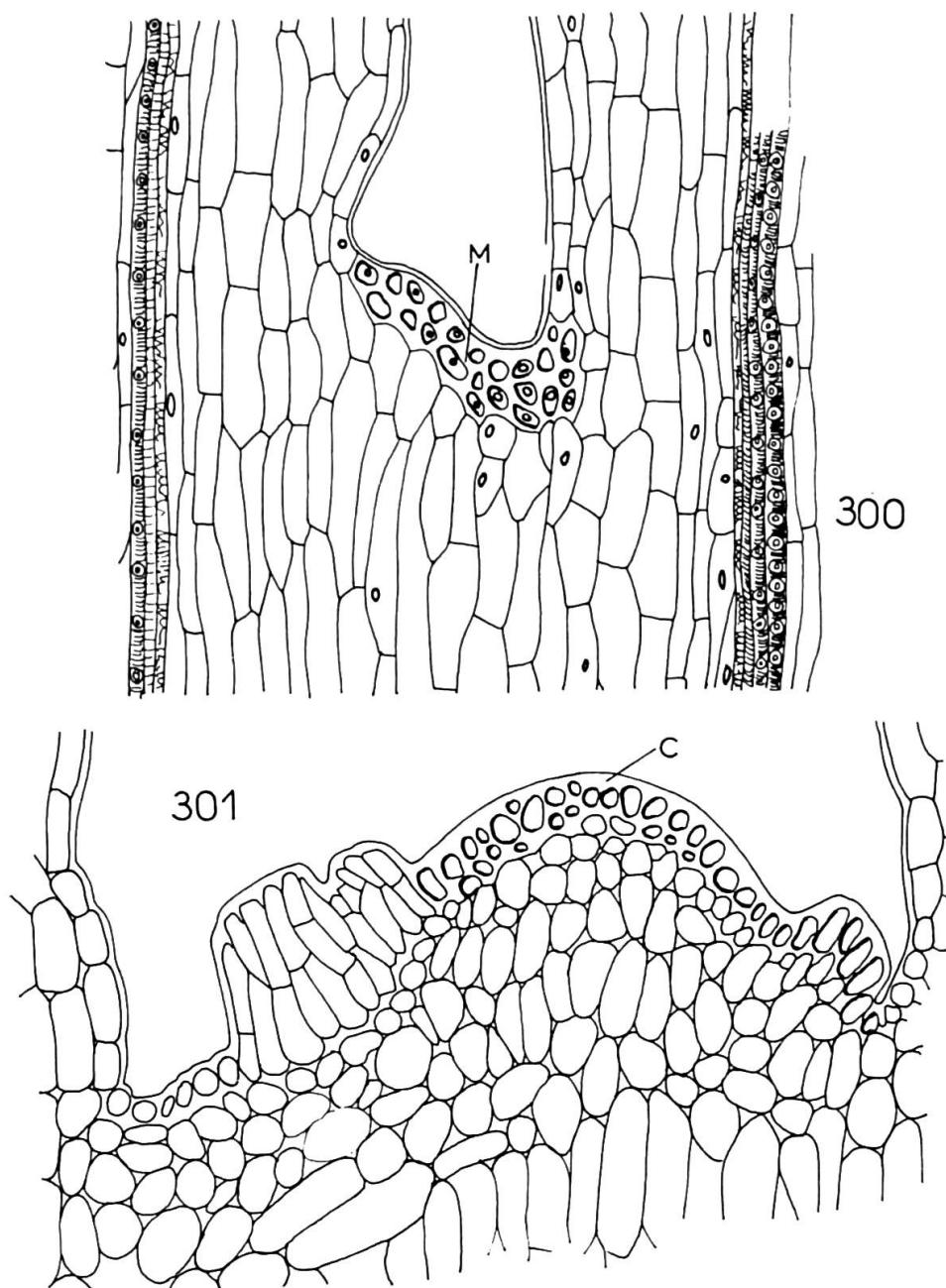
rameau fils égal à l'angle des rameaux fils entre eux. Quand ils se développent, ils prennent une position orthotrope et se ramifient selon les mêmes modalités (cf. Troll 1939: fig. 1233, et Holttum 1957, qui parle de "false dichotomy").

Un dernier exemple, souvent cité, de dichotomie dans la fronde filicéenne est le cas des Ophioglossacées. En ce qui concerne les rhizomes, Gwynne-Vaughan (1902) puis Lang (1915) ont montré dans les genres *Helminthostachys* et *Botrychium* "a regular development of dormant lateral growing points or vestigial in an axillary position". Les figures données par Rostowzew (1892) ont conduit, justement, Bower (1923) à admettre un "lateral branching" identique. Il en est de même dans les *Trichomanes* (*T. radicans* Sw. d'après Bower 1923; *T. javanicum* Bl. d'après Chambers 1911, etc.). La récente publication de Sharma, Srivastava et Tripathi (1969) sur l'ontogénie des "bourgeons dormants" de l'*Helminthostachys zeylanica* Hook. montre qu'il s'agit de fragments du méristème apical caulinaire qui s'individualisent et sont "typically situated in the regions of the conjunctions of the meristoles"— c'est-à-dire que ce méristème apical subit des trichotomies dont le produit médian reste inhibé.

Nous avons fait une étude anatomique du *Botrychium Lunaria* (L.) Sw., qui nous a permis de retrouver des bourgeons, dans des cavités en forme de tubes étroits, aux aisselles des frondes à leur départ du rhizome, conformément aux observations de Bruchmann (1906). La fronde elle-même, dans l'aisselle de sa "dichotomie" entre branches stérile et fertile, nous a donné une formation qui n'avait jamais été signalée. Dans tous les cas, nous avons rencontré une petite masse d'aspect méristématique à cellules de faible taille et à gros noyaux, d'aspect très voisin de celui décrit par Mlle Tô Ngoc Anh pour les "domaties" axillaires de nervures des feuilles angiospermiennes. Dans la plante âgée, ce massif se collenchymatise fortement, sans que ses cellules augmentent de taille. Elles conservent un noyau fortement pyronophile (fig. 300). Dans un cas, nous avons observé deux petites masses ovoïdes surmontant l'aisselle. En coupe longitudinale, elles se sont avérées correspondre à un allongement et un recloisonnement des cellules épidermiques, avec une importante cutinisation des membranes (fig. 301), c'est-à-dire à des proéminences ayant une structure de glande foliaire (voir Cusset 1964), encore qu'elles ne nous soient pas parues sécrétrices.

On connaît des cas "tématologiques" où la fourche de la fronde porte un rameau, soit fertile, soit stérile (la "variété" *fasciculatum* Christ). Nous en avons rencontré un. Aucun tissu spécial ne s'est révélé exister à cette trifurcation. Il semble vraisemblable que le tissu d'allure méristématique de la bifurcation habituelle a pu se développer et qu'il est à l'origine de la troisième pousse¹. Ainsi on peut penser que la ramification du *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. est, en réalité, ternée, la branche médiane restant inhibée, et non visible en morphologie externe. On notera que les "deux rameaux" de la fronde des *Botrychium* sont souvent, eux-mêmes, ternés à la base ou pennatilobés (*B. virginianum* Sw., *B. matricariifolium* R. Br., etc.). *B. lunarioides* Sw. a même une partie stérile deux fois ternée. L'interprétation de Chrysler (1945) des *Botrychium* comme formés d'une série de dichotomies ne nous apparaît pas fondée.

¹ On sait qu'Espagnac (1963) a obtenu, en sectionnant l'apex des rhizomes de *Cyclosorus striatus* Copel., "la formation et le développement de bourgeons" à l'aisselle des frondes "dichotomes". Il est possible qu'un phénomène comparable soit celui qui provoque le développement du "bourgeon axillaire" de *Botrychium*.



300-301, anatomie en coupe longitudinale, dans un plan orthogonal au limbe, et dans le plan du limbe, de la zone entre frondes fertile et stérile de *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. C, cuticule; M, méristème dormant.

2.1.4. Conclusions

Au cours de ce chapitre, nous avons été amené à examiner, essentiellement, la possibilité de l'existence de véritables dichotomies, au sens de Sachs (1868), dans la ramification de la feuille angiospermienne et de la fronde filicéenne.

Un grand nombre des cas signalés par les auteurs, et récapitulés par Van der Hammen (1948) relèvent, en réalité, d'une ramification secondairement modifiée pour donner une "pseudo-dichotomie" au sens de Troll (1939), notamment la feuille des Protacées, des *Nigella*, des *Cabomba*, des renoncules de la section *Batrachium*, des *Ceratophyllum*, des *Limnophila*, des "midribless blades" et des "displaced midrib blades" des fougères, au sens de Wagner (1952).

En ce qui concerne d'autres feuilles (*Begonia*, *Droséra*, *Victoria regia*, etc.), les aisselles des dichotomies des nervures sont munies d'appendices, équivalents de territoires foliaires non inclus dans le plan du limbe. Le *Mourera fluvialis* Aubl. a de tels appendices, pourvus de feuillettes, homologues des "rameaux assimilateurs" des *Tristicha*. L'examen des Podostemacées nous a montré le passage d'une ramification trichotome à branches avec des feuillettes à un système "dichotome", pseudo-dichotome au sens de Troll, dépourvu de feuillettes.

D'autres fougères, si elles paraissent à ramification dichotome, possèdent des "bourgeons" aux aisselles de ces dichotomies, bien visibles comme dans les Gleicheniacées, ou non visibles en morphologie externe comme dans les Ophioglossacées. Notons que le *Gleichenia truncata* Spr. n'a de bourgeons dormants visibles que dans les fourches proximales de ses frondes et que ses fourches distales en sont apparemment démunies. Dans un *Blechnum Spicant* (L.) Roth, à fronde bifurquée, nous avons noté l'existence d'une "foliole supplémentaire" au niveau de cette aisselle, en position de "feuille angulaire". Il ne semble pas faire de doute que cette "foliole supplémentaire" est l'homologue des "appendices axillaires de nervures" du *Begonia* ou du *Mourera*, c'est-à-dire des "rameaux" des *Inversodicraea* ou des "bourgeons dormants" des Gleicheniacées. Seule diffère l'extension de la palmure du limbe. Quelle est donc la valeur de cette "feuille angulaire", caractéristique des "vraies dichotomies" au sens d'Emberger ?

Dans les Angiospermes, on ne connaît que dans trois exemples, signalés par Schoute (1909) et Velenovský (1913), l'*Hyphaene thebaica* Mart., l'*Alstroemeria brasiliensis* Spr. et le *Chamaedorea Martiana* Wendl. La ramification des *Alstroemeria* a été réexamинée par Buxbaum (1951) qui en a démontré la nature sympodiale. L'*Hyphaene thebaica*, comme le montrent d'ailleurs les figures 2 et 3 de Schoute, n'a pas une feuille angulaire; il s'agit des deux carènes latérales juxtaposées de deux feuilles, de type normal à l'état jeune, se desséchant en vieillissant et dont la région médiane disparaît (F. Hallé, inédit). En ce qui concerne les *Chamaedorea*, les fig. 51 et 52 de Velenovský (l.c.) n'emportent pas la conviction; il est impossible d'y déceler une feuille angulaire. Il paraît s'agir d'une partition, au sens de Clos (1855, 1856) phénomène connu dans de nombreux palmiers: *Areca Catechu* L. (d'après Hart 1888, Sinclair 1889, Morris 1893 etc.), *Dictyosperma album* Wendl. (Martius 1839), *Oreodoxa regia* Humb. et Bonpl. (Ramon de la Sagra 1870), *Hyophorbe indica* Gaertn. (Wigand 1887) *Caryota sobolifera* L. (Martius 1839), *Leopoldinia pulchra* Mart. (Morris 1839), etc. En somme, les "vraies dichotomies" ne semblent pas exister dans les tiges des Angiospermes.

Un autre exemple classique de "feuille angulaire" est celle des Lycopodiacées. A vrai dire, la ramification des lycopodes et des sélaginelles est beaucoup plus complexe qu'une "vraie dichotomie". Elle comprend, en effet, dans chaque fourche, deux méristèmes (Cusick 1953) pouvant se développer en "rhizophore" ou en pousse feuillée, et deux feuilles angulaires par fourche, une dorsale et une ventrale. C'est à juste titre que cette ramification a été qualifiée de "tétrachotomie" par Bruchmann (1904). Schoute (1936) lui-même admettait avec doute que les Lycopodiées aient une feuille angulaire "restricted to the Filicinae,... with the only exception of a number of *Selaginella*-species" et concluait "the way is cleared for the assumption that the angular leaf of the dorsiventral *Selaginellae* may be something quite different from the angular leaf of the Filicinae, playing no rôle in the branching itself". C'est également l'impression que nous a laissé la communication de Foulletier au Colloque de morphologie de Strasbourg (1968, sous presse). Nous rencontrons, par contre, dans la ramification du *Podostemum galvone* Warm., une véritable feuille angulaire, bien distincte des feuillettes de cette plante en ce qu'elle est trilobée, et trinerviée. C'est, de façon manifeste, l'homologue des "rameaux axillaires" des *Inversodicraea* et des "épines axillaires" des *Mourera*.

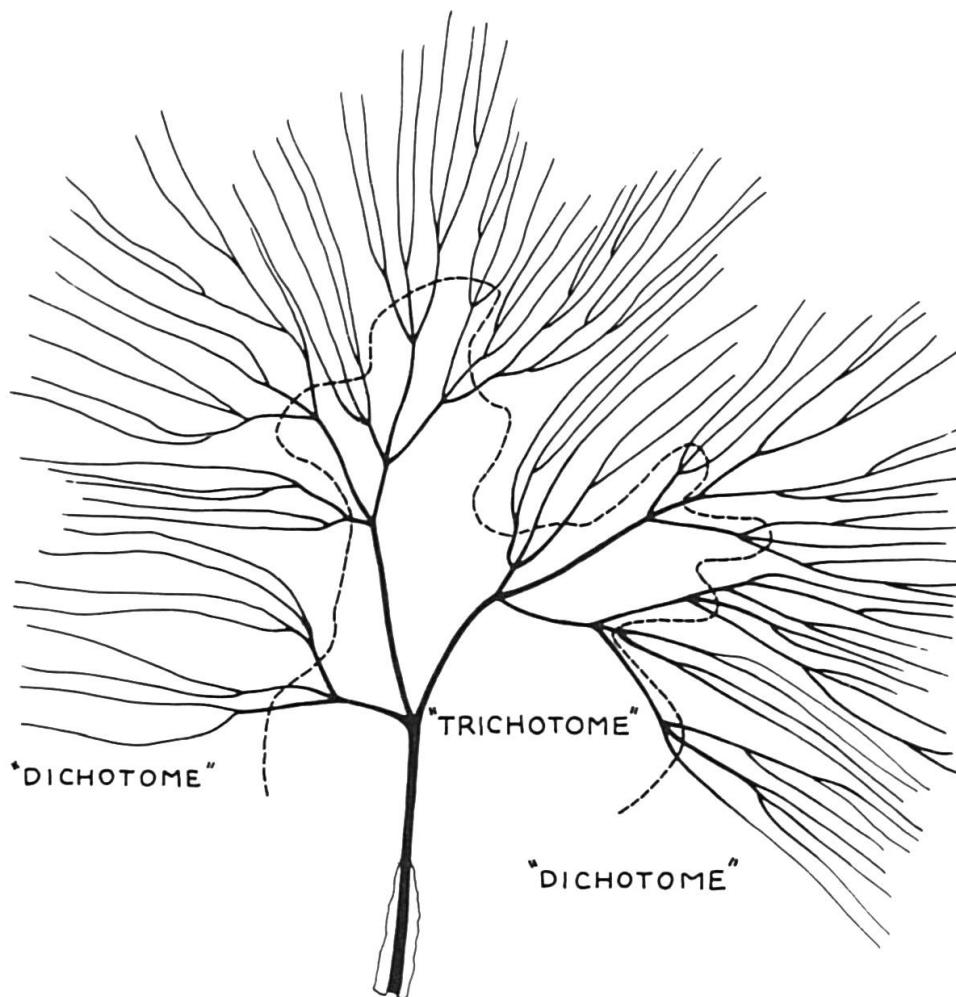
Nous admettrons que la "feuille angulaire" est le vestige d'une ramification trichotome, dans les trois directions de l'espace.

La ramification foliaire fondamentale nous apparaît alors: une "dichotomie apparente", "pseudo-dichotomie" au sens de Troll qui a succédé à une ramification trichotome, dont il ne reste que des vestiges ("épines axillaires de nervures", "rameaux axillaires", "bourgeons dormants", "expansions axillaires de nervures", domaties, glandes axillaires de nervures, etc.), vestiges généralement sous la forme de méristèmes inhibés non fonctionnels. Il n'est pas impossible, et les premiers stades ontogénétiques de la fronde filicéenne semblent l'indiquer, que cette disposition ternée soit elle-même dérivée d'une disposition pennée (par réduction du nombre des rameaux latéraux).

Trois remarques s'imposent:

- cette "pseudo-dichotomisation" est corrélative, dans les Podostémacées, d'une disparition des feuillettes, les "feuilles" dichotomes étant "nues";
- la pseudo-dichotomisation se manifeste plus nettement dans la région distale des feuilles que dans leur région proximale (cf. fig. 302), c'est-à-dire dans la zone ontogénétiquement la dernière apparue;
- les trichotomies existent essentiellement dans des Angiospermes qu'il est possible de tenir pour phylogénétiquement primitives, au point de vue de la morphologie végétative (Ranales, Podostémacées, utriculaires), et surtout dans des plantes aquatiques. Nous reviendrons sur ce point.

Nous concluerons que la feuille morphologiquement primitive des Dicotylédones est un ensemble monopodial, très probablement trichotome, qui subit une pseudo-dichotomisation morphologiquement basipète. Cet ensemble, d'abord peu distinct des "axes" (cas des *Inversodicraea* et des *Tristicha*), perd ses feuillettes, encore que les "trichomes" caducs des *Myriophyllum* puissent en être les descendants, tout comme les "Drüsen am Ende" de la feuille des *Ceratophyllum* (cf. Troll 1939: fig. 1411 XI), et ensuite (ou simultanément ?) se palme plus ou moins pour former une feuille au sens habituel du terme. La dichotomie au sens de Sachs (1868) n'existe pas dans la feuille angiospermienne; peut-être ne la rencontre-t-on que



302

302, feuille de *Ranunculus aquatilis* L., montrant le niveau de base de la dichotomisation.

chez les algues évoluées à axides (Chadefaud 1952) et les Bryophytes. On notera que, du seul point de vue cytologie, Martens (1952) n'estime pas que la dichotomie puisse être un caractère primitif.

Disons encore qu'il existe vraisemblablement deux sortes de pseudo-dichotomies au sens de Troll, l'une "primitive", telle que celle affectant certains rameaux des Podostemacées, l'autre, "évoluée", comme celle qui transforme les feuilles

pennées des Protacées en feuilles “faussement dichotomes”. Plus exactement, il semble que le phénomène de pseudo-dichotomisation soit intervenu plusieurs fois au cours de la phylogénèse¹.

Bien entendu, il nous faudra examiner (chapitre 2.3.) si cette conception s'accorde avec les faits paléontologiques.

2.2. Autour de la notion de foliarisation

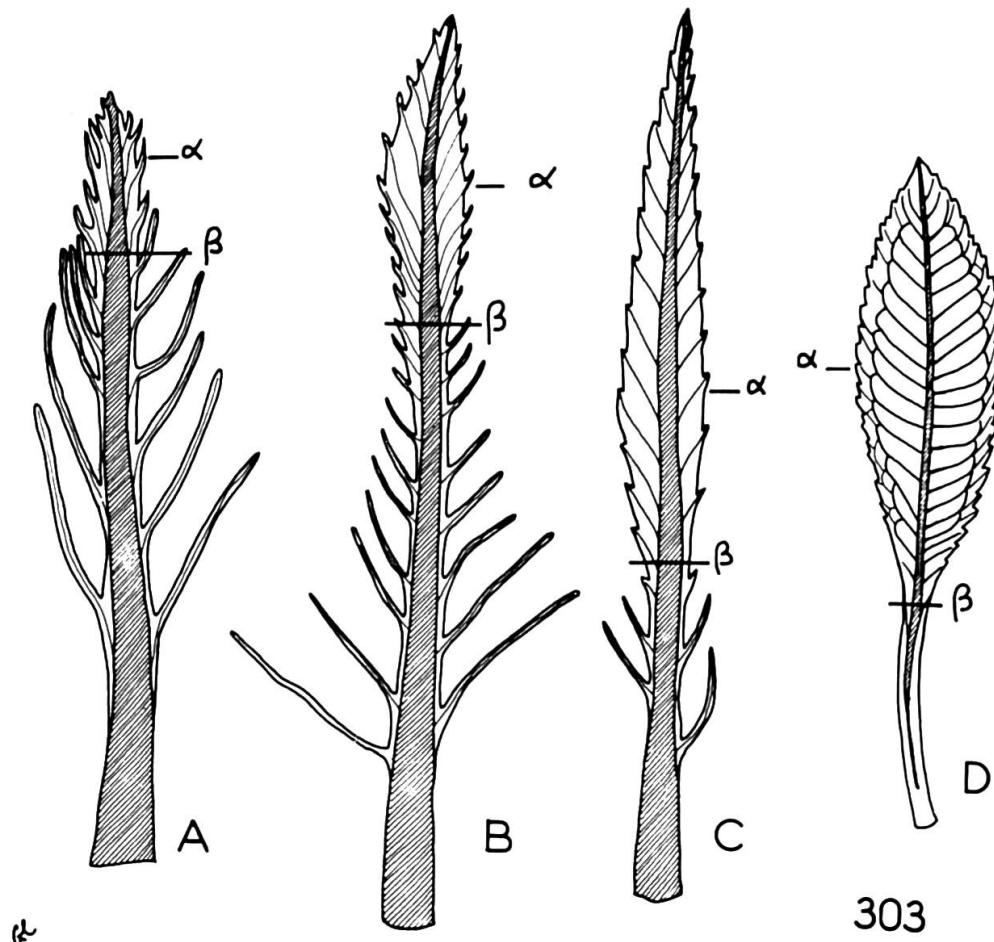
2.2.1. Foliarisation et hyperfoliarisation

Reprendons l'exemple de l'*Inversodicraea minutiflora* (Tul.) Perr. qui possède des “tiges-feuilles” au sens de Perrier de la Bâthie (1952). Il ne fait aucun doute que les “rameaux latéraux”, caduques, de sa variété *innombrata*, à segments linéaires, filiformes ou capillaires, sont homologues des “rameaux” à folioles lancéolées de sa variété *isolata*. Les “segments” filiformes correspondent à la nervation d'allure dichotome des folioles. Pour passer du premier état au second, un phénomène de palmure est intervenu. Cependant les “rameaux latéraux” de la variété *innombrata* au même titre que les “pousses assimilatrices” du *Tristicha trifaria* Spreng., axillant des rameaux orthotropes, caduques, et insérés sur un renflement de l'axe qui les porte, renflement analogue au “podarium” des feuilles habituelles, nous semblent devoir être qualifiés de “feuilles”. Ils sont assimilateurs, car munis de chloroplastes, et leur anatomie paraît bilatérale, bien que la vascularisation soit peu développée. Nous dirons que les “tiges-feuilles” de la variété *innombrata* ont été foliarisées, alors que celles de la variété *isolata* sont hyperfoliarisées.

Plus généralement, nous considérons comme foliarisé tout système vascularisé à symétrie bilatérale, caduc, en général chlorophyllien, à croissance généralement limitée, et comme hyperfoliarisé tout ensemble foliarisé ayant acquis une palmure. Ces définitions provisoires seront précisées dans la suite. Notons cependant qu'elles sont très larges, plus qu'il n'est habituel. C'est ainsi que la définition de Chadefaud (1941) de l'hyperfoliarisation, faisant intervenir “l'incapacité à produire des axes d'ordre plus élevé”, ne tient pas compte des cas de bourgeonnement épiphyllie, et est plus restrictive que celle que nous proposons. La distinction faite par Schnell (1965) entre cladodisation et foliarisation, qui nous paraît nécessaire, sera étudiée par la suite.

Le *Cochlearia Armoracia* L. possède de très grandes feuilles, en rosette basilaire, dentées-glanduleuses. Les premières feuilles parues chaque année à partir de cette souche, par contre, sont très profondément pennatifides (et de taille beaucoup plus réduite). Une étude anatomique montre que les premières feuilles sont constituées de métamères terminés par une glande apicale. La quatrième ou la cinquième feuille à paraître nous montre un phénomène nouveau, la palmure de la région distale du limbe (fig. 303), palmure qui, dans les feuilles suivantes, s'étend en direction basipète, jusqu'à obtention de la structure foliaire habituelle de cette espèce.

¹ Nous reviendrons sur ce point au paragraphe 2.3.

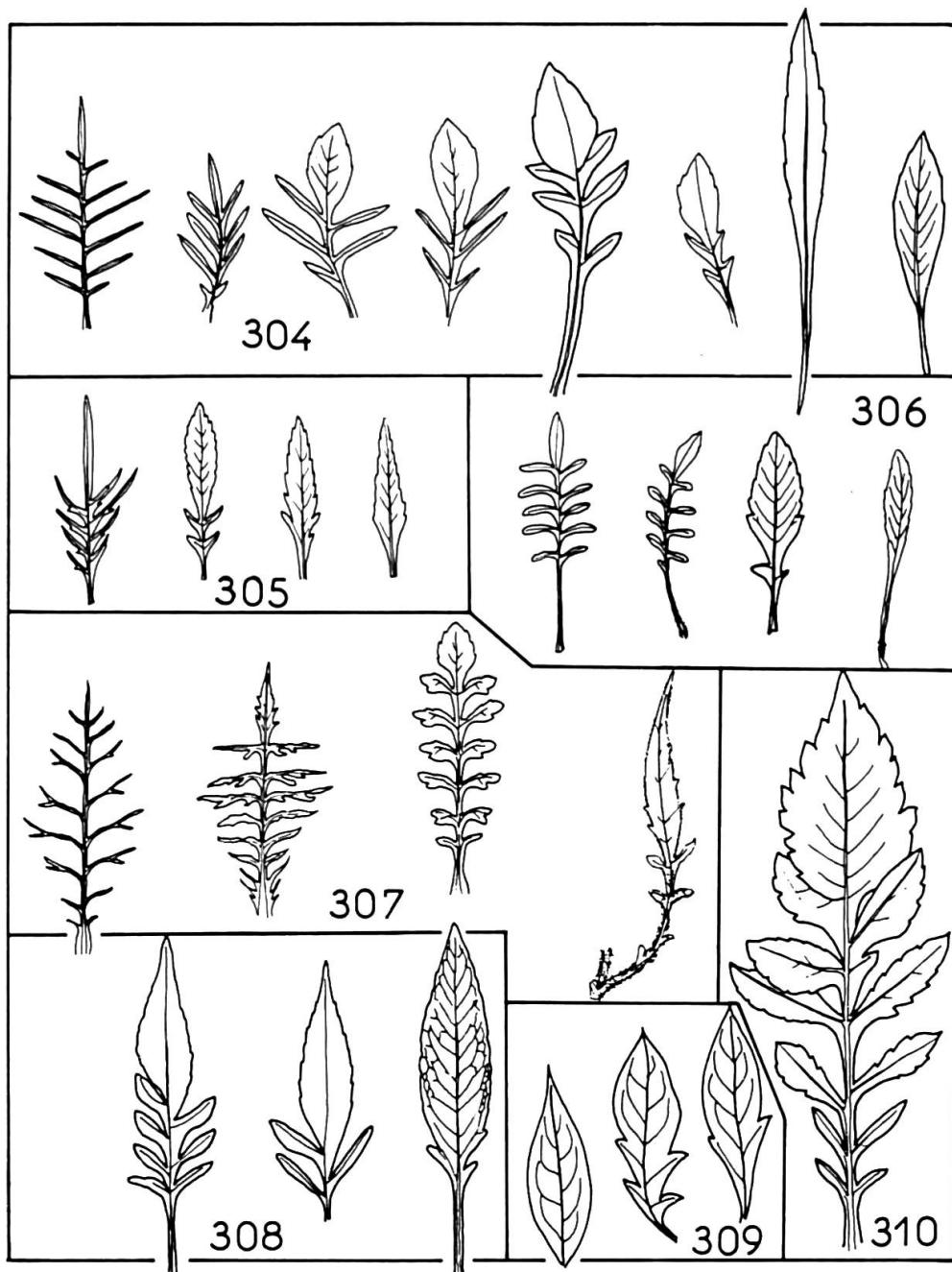


303

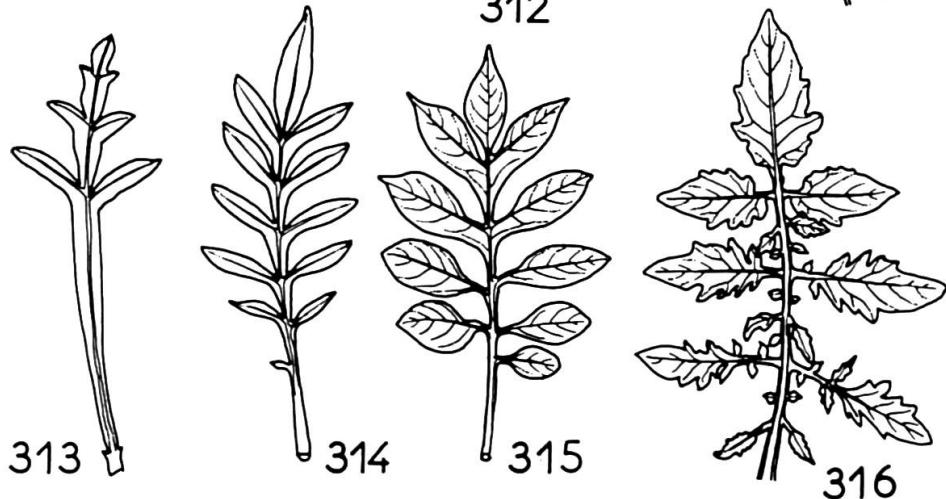
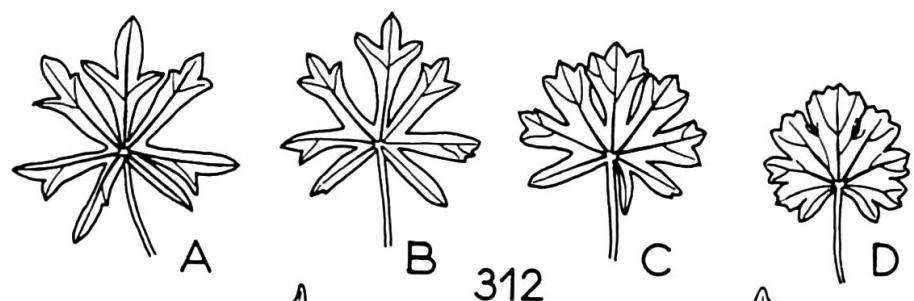
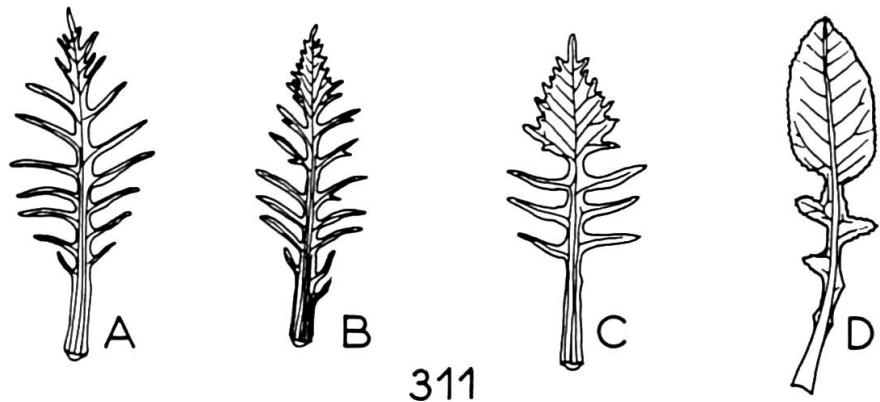
303, feuilles juvéniles du *Cochlearia Armoracia* L. (= *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb.) montrant l'extension basipète de la palmure. Son niveau de base est indiqué par β , son niveau maximum par α .

Autrement dit, le système foliarisé que représentent les premières feuilles du *Cochlearia Armoracia* L. subit, au cours du développement de la plante, une hyperfoliarisation basipète de plus en plus marquée, qui envahit complètement les feuilles de type adulte. Plusieurs caractères de cette hyperfoliarisation sont à noter:

- il existe un niveau d'hyperfoliarisation maximale, niveau se déplaçant vers la base de la feuille au cours du développement de la plante.
- L'apparition et l'extension de l'hyperfoliarisation entraîne d'importantes modifications des corrélations intra-foliaires. Dans la feuille non hyperfoliarisée, la longueur des métamères est proportionnelle à leur distance à l'apex de la feuille. Dans les feuilles en partie hyperfoliarisées, les métamères basaux, restés "libres", se raccourcissent très rapidement de la base vers la région distale hyperfoliarisée. Tout se passe comme s'ils n'étaient plus inhibés proportionnellement à leur distance à l'apex de la feuille, mais presque proportionnellement à leur distance au "niveau de base de l'hyperfoliarisation" (fig. 303). Dans la



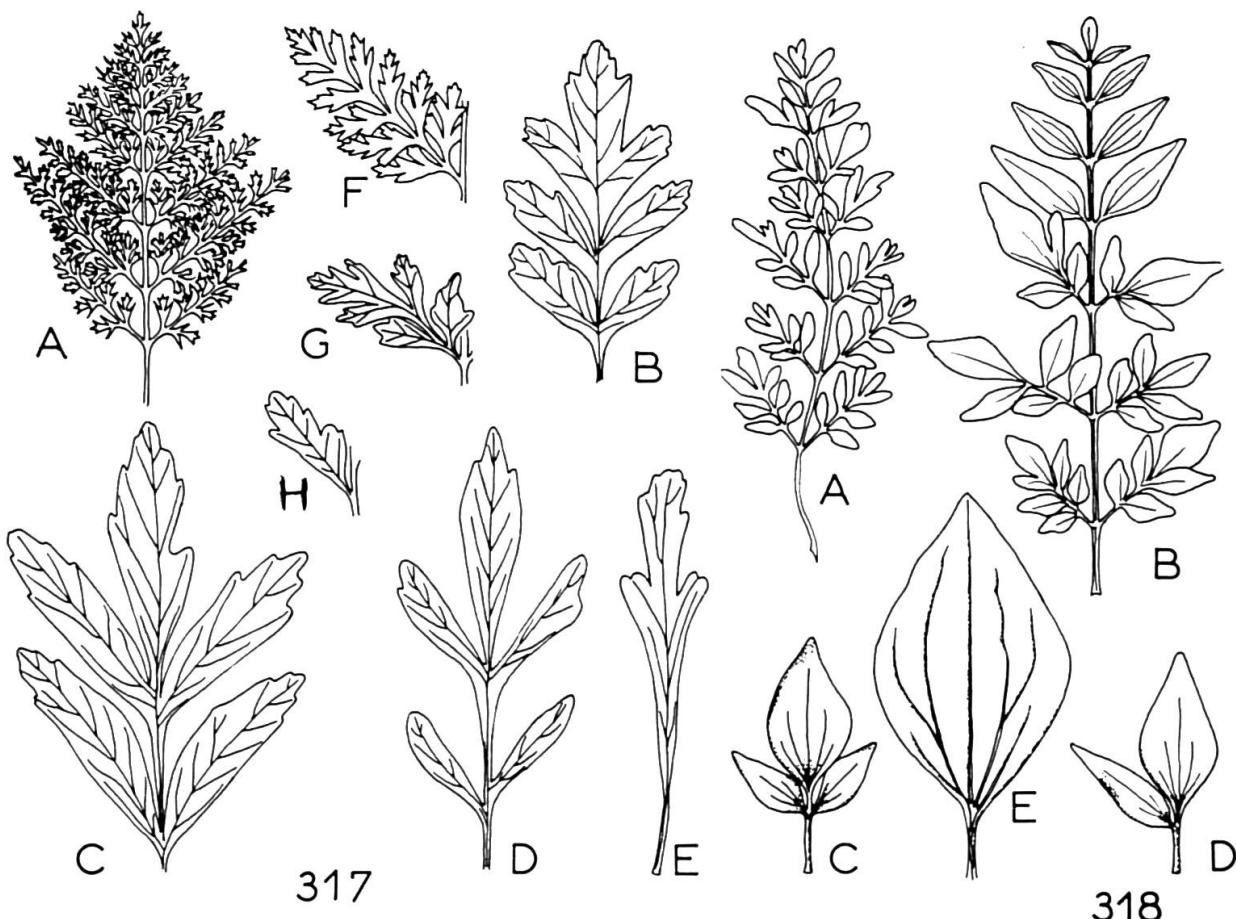
Feuilles de divers *Knautia* (d'après Szabò 1911)
 304, *K. travnickensis* (Beck) Szabò; 305, *K. Degenii* Borb.; 306, *K. lucidifolia* (Sennen et Pau) Szabò; 307, *K. purpurea* (Vill.) Borb.; 308, *K. velebitica* Szabò; 309, *K. albanica* Briq.; 310, *K. numidica* (Dev. et Reverch.) Szabò.



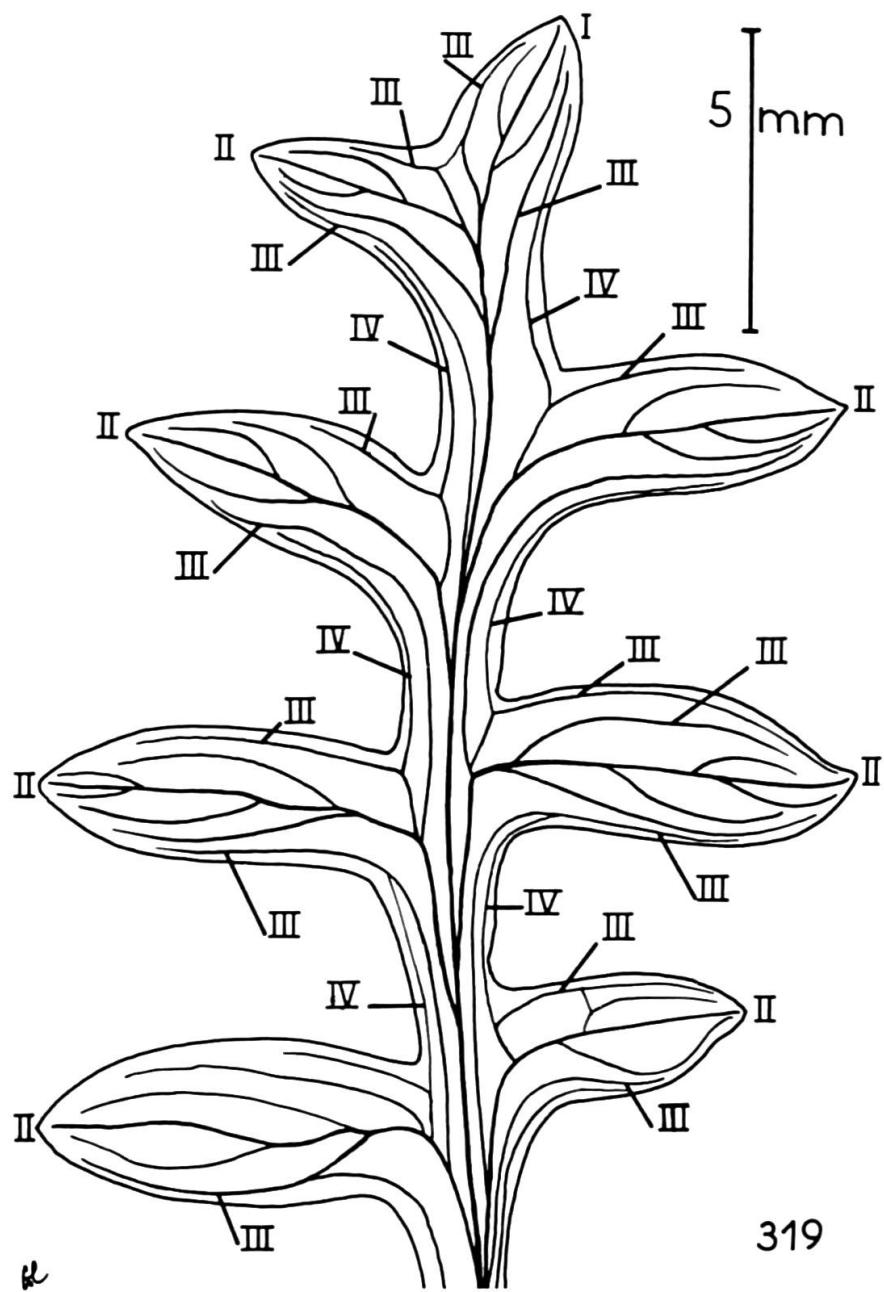
311, feuilles successives du *Nasturtium amphibium* R. Br.; 312, feuilles successives du *Sidalcea neomexicana* A. Gray; 313, feuille du *Reseda lutea* L.; 314, feuille du *Cephalaria leucantha* (L.) Schrad.; 315, feuille du *Solanum Wendlandii* Hook. f.; 316, feuille du *Solanum Lycopersicum* L. (d'après Troll 1935).

zone distale hyperfoliarisée (et dans la feuille complètement hyperfoliarisée), on note un double gradient de taille des métamères, comme s'ils étaient inhibés, concurremment par l'apex foliaire et par le niveau de base de l'hyperfoliarisation.

- Dans les stades les plus hyperfoliarisés, les nervures n'aboutissent apparemment pas aux dents de la feuille; il s'est établi un réseau d'anastomoses en arceaux entraînant une brachydodromie secondaire.
- Un fait nouveau, et important, est l'apparition dans les régions hyperfoliarisées d'un réseau de nervilles de trois ordres. Ces nervilles sont celles dont nous avions noté l'existence (paragraphe 1.3.3.), en indiquant qu'il s'agit d'une "minor venation" à valeur physiologique et non à valeur morphologique. L'hyperfoliarisation de la feuille angiospermienne s'accompagne de l'apparition d'une "minor venation".



Types foliaires de trois Protéacées de Nouvelle-Calédonie (d'après Virot 1968)
 317 A-B et D-E, *Bauprea spathulifolia* Brongn. et Gris; 317 F-H, folioles latérales de la même espèce; 317 C, feuille de *B. neglecta* Virot; 318 A-E feuille du *Stenocarpus gracilis* Brongn. et Gris.

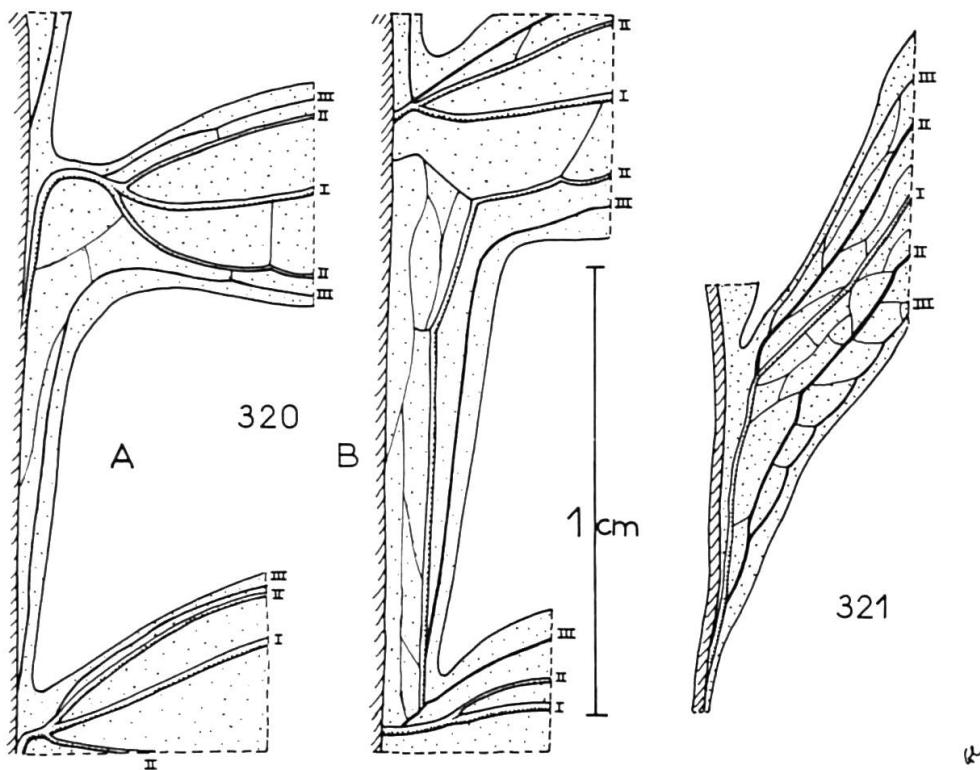


319, feuille du *Mutisia acuminata* Ruiz et Pav.
L'ordre des nervures est indiqué par des chiffres romains.

Des phénomènes identiques s'observent dans une Turnéracée, le *Wormskiodia pilosa* Schweinf., dans de nombreuses Dipsacacées (fig. 304-310), Crucifères, Composées, Convolvulacées, Résédacées, etc. (fig. 311-316), que les feuilles soient pennées ou palmées. Il existe, par contre, quelques différences entre l'hyperfoliarisation des feuilles du groupe II et celles des groupes III et IV.

Les feuilles du groupe II ne possédant que des nervures d'ordre 1 et 2, l'hyperfoliarisation s'établit par palmure entre les nervures d'ordre 2 (avec apparition des nervilles). Les feuilles des groupes III (et IV) ont des nervures d'ordre 3 (et d'ordre 4) correspondant à des métamères latéraux de folioles, pouvant entrer en ligne de compte lors de l'hyperfoliarisation.

C'est ainsi qu'une feuille du *Mutisia acuminata* Ruiz et Pav., feuille "lobée" c'est-à-dire en voie d'hyperfoliarisation, possède un rachis fortement aplati parcouru par de nombreuses nervures (fig. 319). Un examen de ce rachis montre qu'il s'agit de nervures d'ordre 3 des lobes latéraux, dont la branche basipète, au cours de l'ontogénie de la feuille, a été "emportée" vers le bas de la feuille, et que les territoires latéraux du rachis correspondent, en réalité, à des régions proximales de territoires foliaires latéraux des lobes (fig. 320). Un parallèle a été dressé par Troll (1935) entre cette "Flügelung" du rachis et les "Zwischenfiedern", nos "folioles

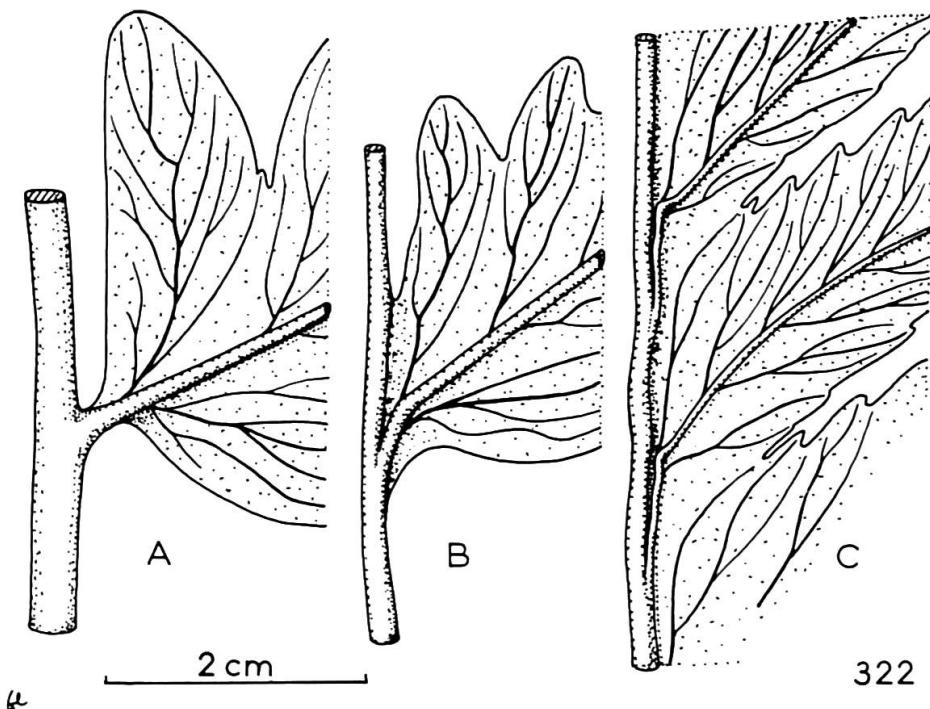


320, portions de feuille du *Mutisia acuminata* Ruiz et Pav., montrant l'extension basipète des nervures secondaires et de leurs territoires lobaires; 321, portion de feuille du *Clematis angustifolia* Jacq. montrant un phénomène comparable.

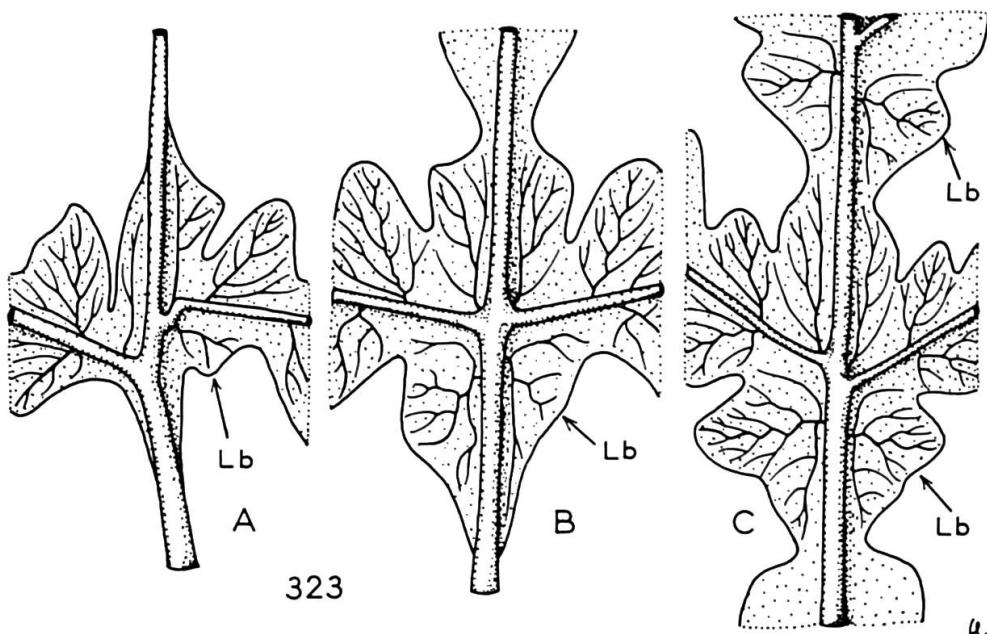
subsiliaires". Dans les deux cas, il s'agit bien de métamères latéraux déplacés vers la base de la feuille, mais les Zwischenfiedern proviennent de phénomènes purement morphogénétiques et ont une existence, une taille et une disposition des plus variables. Au contraire, ce type d'alation du rachis est lié à un phénomène morphologique majeur, l'hyperfoliarisation, tel que l'alation est toujours plus marquée dans la zone distale de la feuille et à la région la plus distale du territoire entre deux folioles successives (cf. fig. 315 et 316). C'est très net dans la feuille du *Cephalaria leucantha* (L.) Schrad. (fig. 314), du *Reseda lutea* L. (fig. 313), du *Schizanthus pinnatus* Ruiz et Pav. (Troll 1939: fig. 1315) ou du *Pterocissus mirabilis* Urb. et Eckm. (Suessenguth 1953: fig. 98), etc.

Dans la fronde filicéenne, il peut y avoir, ou non, une participation de territoires latéraux déplacés par cette sorte de "concaulement". Dans le *Diplazium semidecurrens* Schrank (fig. 322), dont seule la région distale de la fronde est hyperfoliarisée, on voit nettement, à chaque penne successive, s'infléchir la nervure médiane de la penne, de plus en plus nettement au fur et à mesure que l'on se rapproche de la zone hyperfoliarisée. L'innervation de la zone palmée entre deux pennes est assurée par des nervures latérales de la penne inférieure.

Dans le *Thelypteris hexagonocarpa* (Michx.) Weatherby, les stades peu hyperfoliarisés ressemblent assez à ce que nous avons vu précédemment, mais l'hyperfoliarisation coïncide avec une capture progressive de la nervure latérale basale de chaque penne par le rachis primaire (fig. 323 B et C). Il se forme ainsi des "lobes subsidiaires", les "intermediate pinnules" d'Asama (1960) "better shown in the upper part of



322, portions d'une fronde du *Diplazium semidecurrens* Schrank
A, vers la base; C, vers le sommet.



323, portions de fronde du *Thelypteris hexagonocarpum* (Michx.) Weatherby, montrant l'origine des "frondes intermédiaires" (Lb).

frond than in the lower part", les "frondes intermédiaires" d'Emberger (1953a, b). Il ne s'agit pas d'un dimorphisme foliaire, mais du "glissement" sur le rachis d'un territoire latéral de la fronde, comme le montre bien l'*Etapteris Lacattei* Ren. figuré par Emberger. Dans les Angiospermes, ce type est plus rare, on le trouve dans quelques *Weinmannia*.

Dans tous les cas, par contre, un fait important est à souligner: quand une fronde filicéenne s'hyperfoliarise, il n'apparaît pas obligatoirement de "minor venation", ainsi que le prouvent les *Rhipidopteris* plus ou moins hyperfoliarisés, les *Trichomanes*, les *Hymenophyllum*, etc. Seules les fougères à "nervatio goniopteridis" pourraient posséder une "minor venation" dans leurs frondes stériles. On sait que dans les régions fertiles de quelques espèces évoluées (les "acrostichoid derivatives of the Dipteridinae" de Bower), il existe une "diplodesmic condition", c'est-à-dire qu'un réseau vasculaire, néoformé, celui du "receptacle", se superpose à la nervation normale (cf. Bower 1923: fig. 232). Si on le rapproche du fait, souligné par Potonié (1912), que cette réticulation fermée n'existe pas avant le mésozoïque, il semble ne faire aucun doute que la "minor venation" est une acquisition récente des appendices, et que ce sont ceux qui en sont dépourvus qui sont primitifs. Autrement dit, l'hyperfoliarisation apparaît comme un phénomène aussi bien phylogénétiquement qu'ontogénétiquement secondaire.

Nous avons maintenant confirmation, en reprenant le tableau que nous avions établi du point de vue typologique, qu'il convient de le lire, du point de vue phylogénétique, du groupe II vers le groupe IV, c'est-à-dire que les types foliaires qui y sont représentés ne diffèrent que par leur degré d'hyperfoliarisation — ce que nous avaient déjà montré les glandes des Passifloracées, considérées comme

“marqueurs morphologiques”. Le groupe II est celui des feuilles une fois hyperfoliarisées, comme celles du *Cochlearia*, le groupe III de celles deux fois hyperfoliarisées et le groupe IV de celles trois fois hyperfoliarisées; le groupe I correspond aux feuilles “foliarisées”, mais non encore “hyperfoliarisées”. Ces dernières, comme nous l'avons vu, peuvent être munies de feuillettes (cas des *Tristicha*).

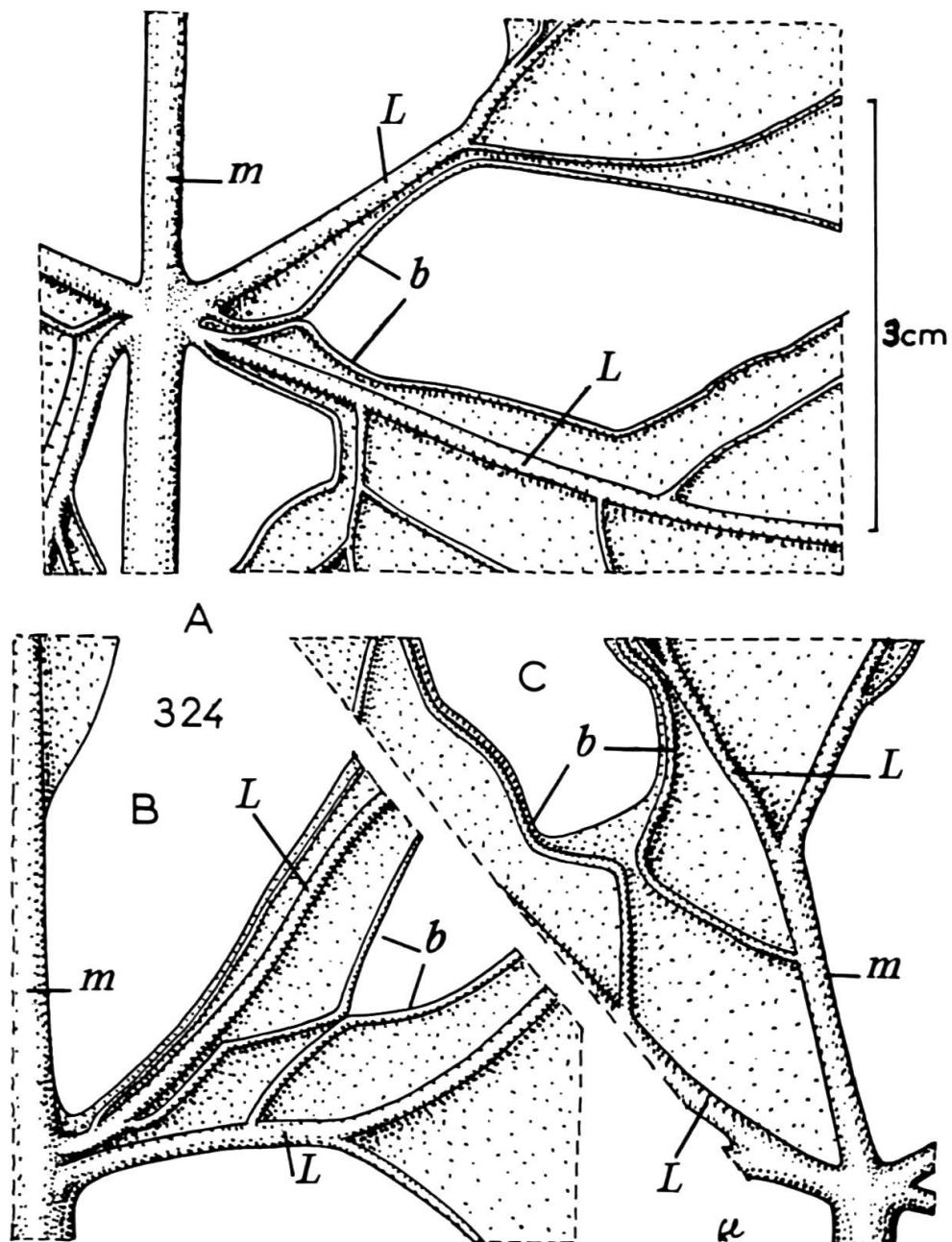
A l'intérieur de chacun de ces groupes, on assiste à une hyperfoliarisation de plus en plus poussée, hyperfoliarisation basipète tendant chaque fois à donner une feuille “simple” à partir de feuilles lobées. Nous retrouvons ici l'importance du niveau de base de l'hyperfoliarisation, niveau de base qui, lui-même, se déplace vers la région proximale de la feuille. Dans les stades les plus évolués (types des fig. 90, 106, 123 dans les Passifloracées) l'hyperfoliarisation a “dépassé le niveau de l'apex pétioinaire” et les métamères basaux du limbe sont joints entre eux, ce qui forme une feuille peltée. Ce type de peltation est donc secondaire.

Remarquons ici qu'il ne faudrait pas croire qu'une plante donnée appartient de façon stricte à l'un des groupes d'hyperfoliarisation que nous avons défini. C'est ainsi que dans d'assez nombreuses espèces “la feuille juvénile ou basale de rameau court est l'équivalent de la foliole seule de la feuille définitive” (Schnell 1950). Si la feuille juvénile est du groupe N, la feuille du type adulte est alors du groupe N + 1. Cela tient au fait que les groupes en question ont essentiellement valeur phylogénétique et, que l'ontogenèse peut traduire des stades phylogénétiques différents. Il serait fort intéressant d'étudier dans une plante présentant cette hétérophyllie, le fonctionnement apical et notamment l'initiation foliaire, alors que l'apex produit des feuilles appartenant à des groupes différents.

Les feuilles de quelques plantes sont jusqu'à présent restées d'un type énigmatique, celles des *Trevesia*, de certaines Ampélidacées, etc. Il s'agit de feuilles palmées à pétiolules bien marqués, reliés entre eux dans leur seule région basale (cf. Troll 1939: fig. 1300 et Velenovsky 1907: fig. 309). Nous avons examiné la feuille du *Vitis laciniosa* L. (fig. 324). Il est évident que les nervures latérales les plus basales de chaque foliole ont une tendance marquée à être marginales; ce sont elles qui sont insérées “anormalement” bas, au point de ramification des pétiolules, et la palmure entre deux folioles est constituée par la jonction de deux territoires foliaires analogues à des “folioles subsidiaires”. Il n'y a donc pas, dans ces feuilles, d'hyperfoliarisation basifuge qui remonterait du pétiole vers les régions distales de la feuille, mais des “folioles subsidiaires” dont nous avons vu les rapports qu'elles ont avec l'hyperfoliarisation basipète.

Remarquons que l'hyperfoliarisation (que nous n'étudions pas ici) des Sphénothyllales paraît bien être basifuge (cf. Emberger 1968: fig. 263); elle est dénuée de “minor venation”.

En conclusion, ce paragraphe nous a démontré l'existence d'une hyperfoliarisation, phénomène se surajoutant à la foliarisation et se répétant plusieurs fois au cours de l'évolution. Cette hyperfoliarisation est toujours basipète et entraîne des modifications importantes dans les corrélations foliaires, dont la brachydodromie, modifications liées sans doute à la palmure permettant des échanges de substances morphogénétiques. La “minor venation”, sans valeur morphologique, qui accompagne l'hyperfoliarisation dans les feuilles angiospermiques et les plus évoluées des frondes filicéennes, est probablement liée en quelque façon avec ces échanges nouveaux de substances morphogénétiques, peut-être selon l'ancienne opinion de Goebel (1932): “it is a stimulus (probably chemical) diffusing out from the older stronger veins”. Certaines formes d'alation du rachis, enfin, accompagnent l'hyperfoliarisation.

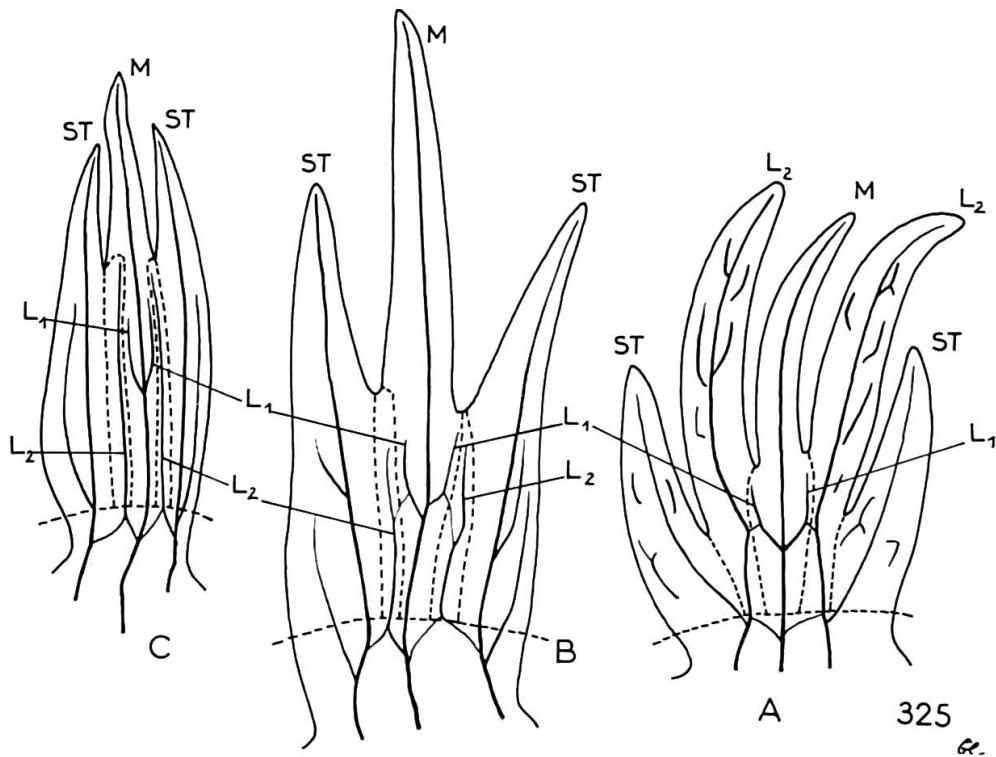


324, portions de feuille du *Vitis laciniosa* L.
 b, nervure latéro-basale; m, nervure médiane; L, nervure médiane de lobe primaire (nervure d'ordre deux).

2.2.2. Hyperfoliarisation et alation

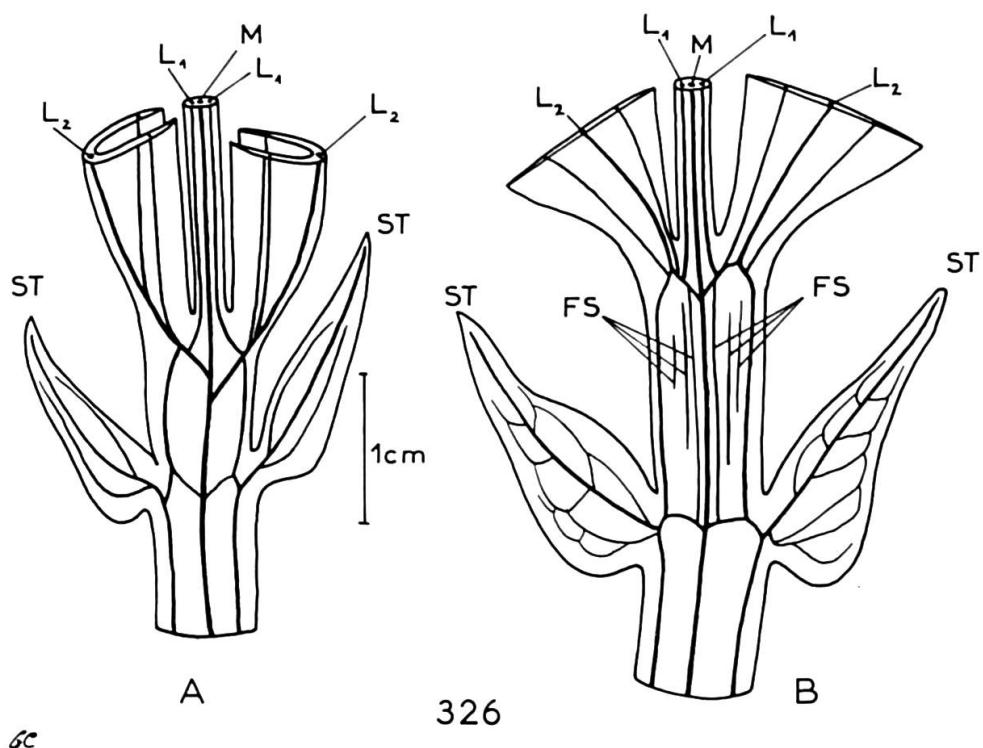
Nous avons vu, au paragraphe précédent, comment l'hyperfoliarisation, par modification de l'insertion des rachis secondaires, ou par déplacement de territoires autour d'une nervure d'ordre 3, provoquait une alation du rachis. Cette dernière peut être due à d'autres phénomènes.

Considérons les feuilles du *Lathyrus odoratus* L., le pois de senteur. A la germination, il se forme d'abord quelques cataphylles, homologues de la feuille entière, mais restant lobées, la croissance intercalaire donnant naissance au pétiole et aux pétiolules ne se faisant pas. Elles sont à 3 ou à 5 lobes (fig. 325), les deux lobes latéraux correspondant aux stipules. Même lorsque les quatre lobes latéraux du limbe ne sont pas visibles en morphologie externe, leurs faisceaux médians sont présents et forment, par anastomose avec le faisceau médian du limbe, deux mailles vasculaires. Les premiers stades ontogénétiques de la feuille de type adulte (aux trois lobes médians transformés en vrille) ont deux mailles vasculaires tout à fait semblables (fig. 326 A). Mais, bientôt, on voit apparaître, à l'intérieur de ces mailles, des faisceaux longitudinaux (fig. 326 B), tandis que s'allonge le pétiole. Leur nombre augmente rapidement (fig. 327 A), puis se forment de nouvelles anastomoses



325, cataphylles du *Lathyrus odoratus* L.

Les tirets délimitent les différents territoires foliaires. L_1 et L_2 , nervures correspondant aux lobes latéraux du limbe; M, lobe médian; ST, stipules; FS, faisceaux intercalaires; An, anastomose; Pn, points noraux.

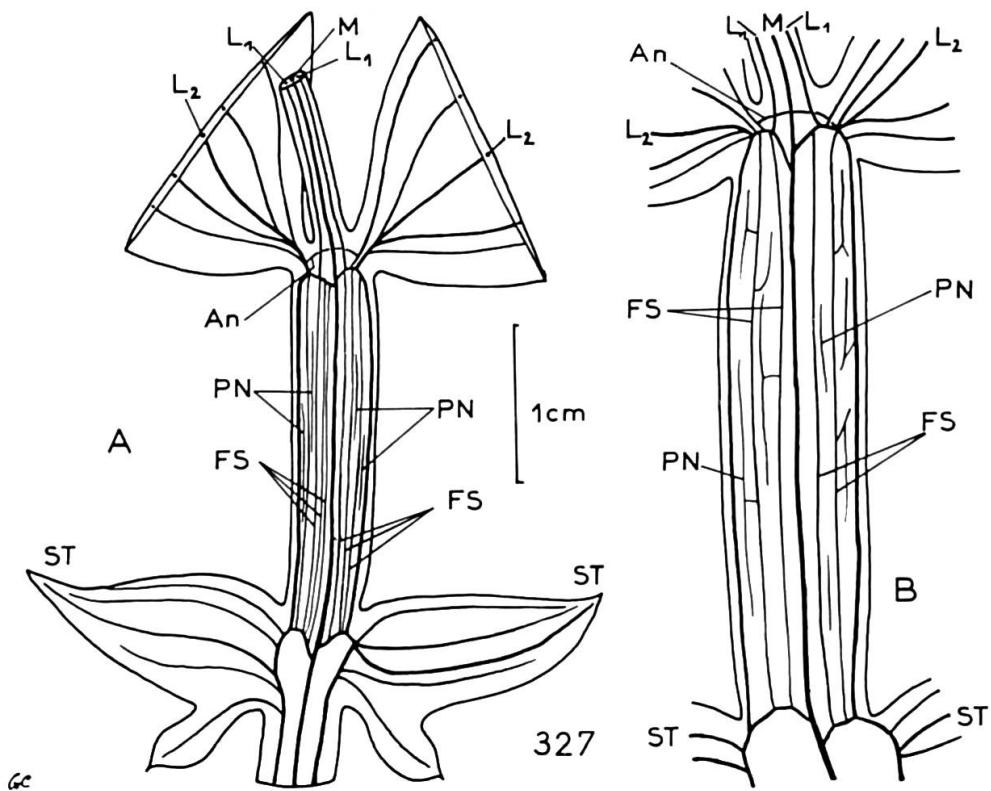


326, bases de jeunes feuilles du *Lathyrus odoratus* L.
Explications des signes sous la fig. 325.

joignant entre eux ces faisceaux (fig. 327 B). Le *Lathyrus latifolius* L. (fig. 328) nous montre exactement les mêmes phénomènes, avec un nombre plus grand de "faisceaux intercalaires". Dans le cas du *Lathyrus Ochrus* (L.) DC., bien que les folioles supérieures soient réduites à l'état de vrille, non seulement le pétiole (fig. 329 C), mais aussi le rachis entre les folioles, a subi la même transformation (fig. 329 B et D). On notera que les nervilles qui s'instaurent entre les faisceaux intercalaires sont identiques à la minor venation du limbe foliaire (fig. 329A).

Le *Lathyrus Nissolia* L., dont on connaît la feuille "graminiforme", possède une vascularisation identique à celles que nous venons de voir, nervation dont le caractère basipète est bien mis en évidence par l'absence de nervilles à la base de sa feuille (fig. 330). On sait que cette feuille est habituellement considérée comme un phyllode. Goebel (1898) pense, cependant, qu'il s'agit de tout autre chose car, pour lui, les phyllodes ont une origine exclusivement mésopodiale. La série de feuilles de *Lathyrus* que nous venons de voir n'est pas en accord avec cette opinion et, à la suite de Bugnon (1926), nous incite à penser que la feuille du *Lathyrus Nissolia* L. comprend la totalité du phyllopodium de Bower (1884), seul l'hypopodium étant différencié sous la forme de stipules réduites.

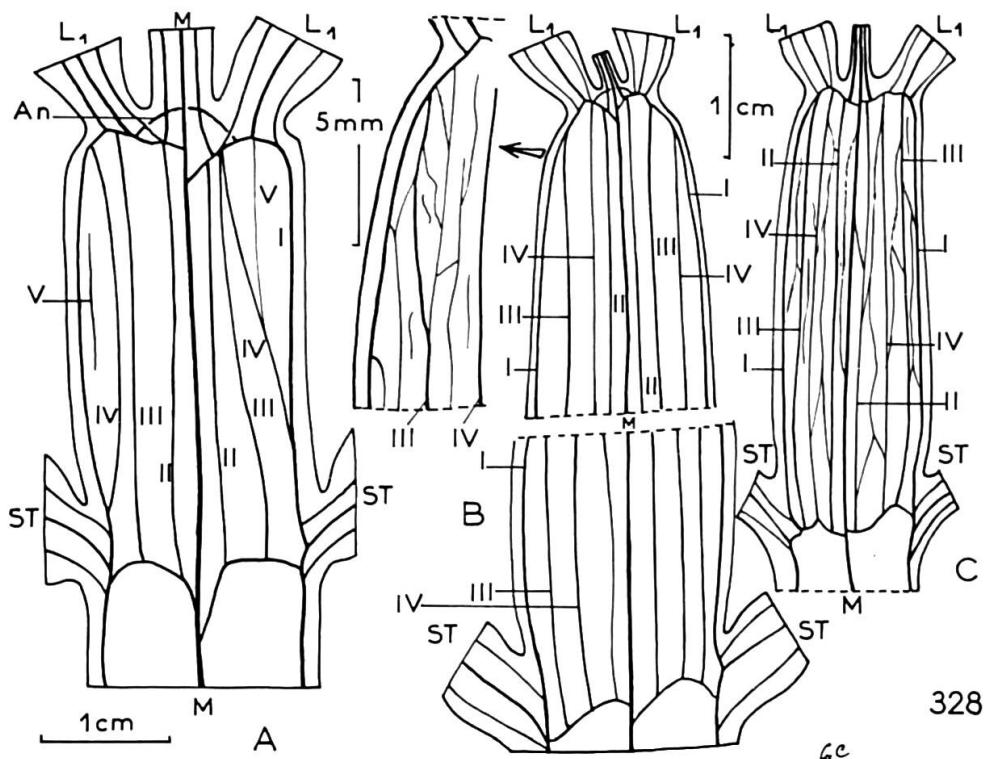
La nervation des phyllodes d'*Acacia longifolia* Willd., telle qu'elle a été décrite par Boke (1940), est entièrement comparable à celle des *Lathyrus*. On remarquera (l.c.: fig. 2) que l'extension des nervilles en est nettement basipète.



327, bases de feuilles adultes du *Lathyrus odoratus* L.
Explications des signes sous la fig. 325.

Un autre exemple classique de "phyllode" est la feuille des *Phyllarthron*; nous en avons étudié la nervation: elle ne correspond pas à celle des *Lathyrus*. En effet, entre la nervure médiane et les deux nervures latérales, il s'établit un réseau très régulier d'anastomoses, entre lesquelles on retrouve une "minor venation" (fig. 331). Cette nervation est pratiquement identique à celle que nous avions déjà rencontrée dans certains mésolimbes, avec leurs "nervures secondaires". La feuille des *Phyllarthron* n'est cependant pas exactement un mésolimbe; si son pétiole ailé, issu bien entendu du mésopodium, participe à sa formation, comme dans le *Lathyrus Ochrus* DC. L'article distal de cette feuille, généralement très réduit, pourrait ne pas provenir de l'alation de la partie distale du rachis, mais être la foliole terminale elle-même. Il en est de même pour la feuille des *Oreomyrrhis*, qui a été interprétée par Hemsley (1899) comme: "a flattened petiole terminating in a minute rudimentary blade", et par Domin (1909), comme: "greatly elongated phyllode... modified sheath... which... would appear as leaf-petiole".

Velenovský (1913: fig. 39) signale qu'une "Guttifère de Java, l'*Arthrophyllum Bojeranum*" présente une structure identique. En réalité, les *Arthrophyllum* (qui sont des Araliacées) ont des feuilles pennées dont chaque pétiolule est ailé de façon comparable à la feuille des *Phyllarthron*; par ailleurs, il existe un *Phyllarthron*



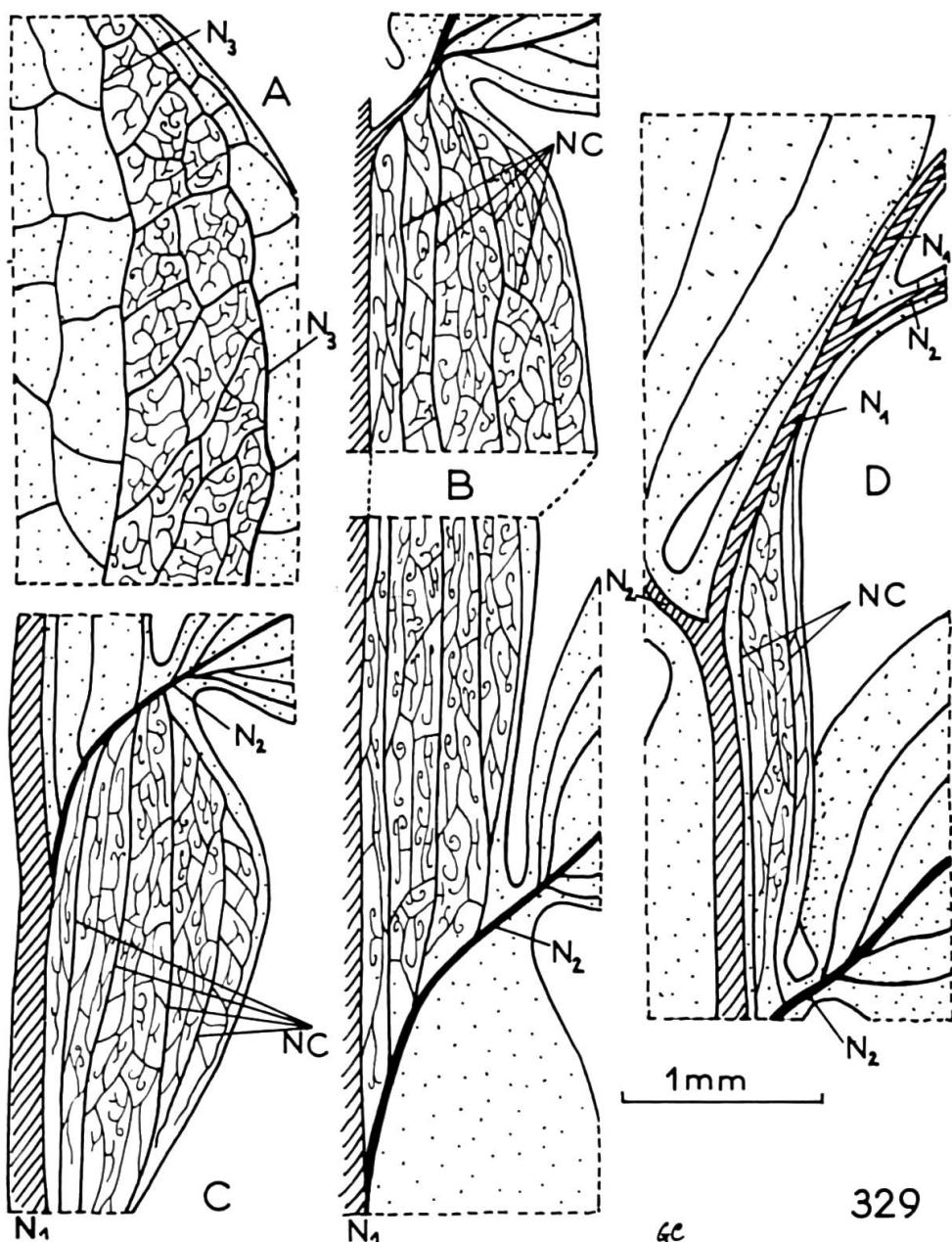
328, portions de feuilles du *Lathyrus latifolius* L.
Explications des signes sous la fig. 325; les chiffres romains indiquent l'ordre d'apparition des faisceaux intercalaires du rachis.

Bojeranum qui ressemble vaguement à la figure de Velenovský, mais, bien évidemment, c'est une Bignoniacée. Il semble impossible de savoir de quelle plante cet auteur a voulu parler.

Dans le *Centrosema hastatum* Benth., dont la feuille est unifoliolée, le pétiole est ailé par l'extension du territoire situé entre les faisceaux stipellaires et les deux faisceaux latéraux du limbe, territoire où se forme une "minor venation" très dense.

Un autre type de vascularisation de pétiole ailé nous est fourni par la feuille du *Zanthoxylum alatum* Roxb. (fig. 332). Il ne présente ni les "nervures secondaires" des mésolimbes, ni les "faisceaux intercalaires" des *Lathyrus*. Il existe une nervuration en arceaux irréguliers, sans nervure marginale, où l'on ne distingue que difficilement l'ordre des nervures. Les pétioles ailés du *Thunbergia alata* Boj. et du *Melicocca bijuga* L. appartiennent à ce type.

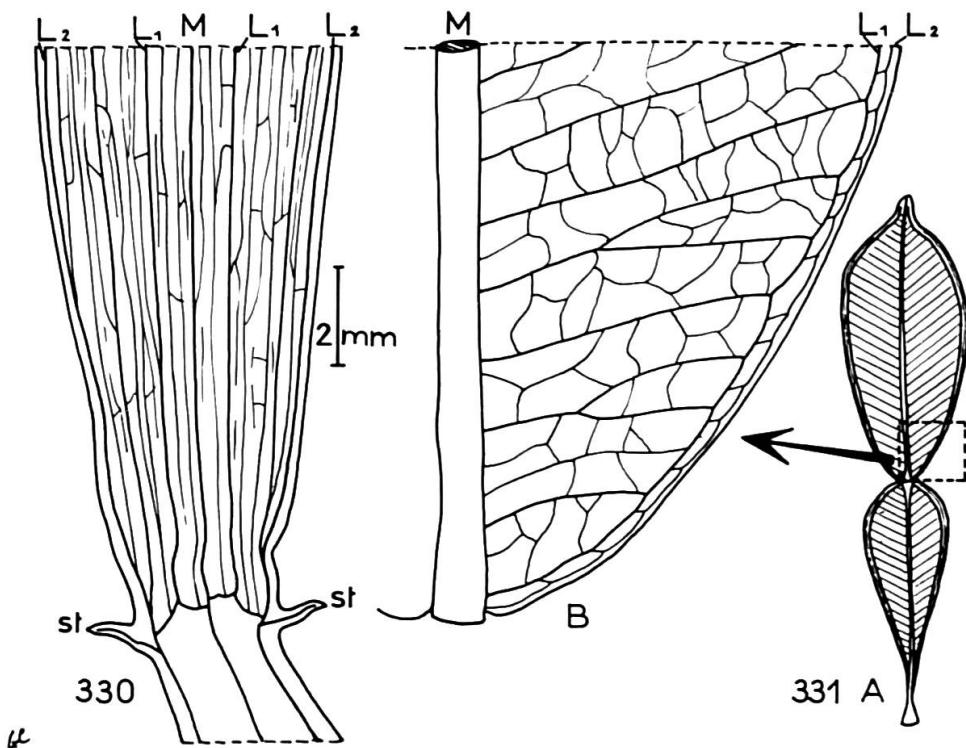
Un dernier type, enfin, d'ailation pétiolaire a été, surtout, étudié dans les Aracées (*Pothos*, *Pothoidium*, etc.), mais il existe aussi dans les Dicotylédones: *Ononis*, *Vicia*, etc. Le genre *Lebeckia* est très démonstratif à cet égard: certaines de ses espèces ont des feuilles trifoliolées avec des stipules développées (*L. inflata* Bolus, etc.), d'autres des feuilles unifoliolées à stipules marquées (*L. Wrightii* (Harv.)



329

gc

329, portions de feuilles du *Lathyrus Ochrus* (L.) DC.
 A, nervation d'un fragment de foliole; B-D, nervation des décurrenches interfoliolaires; N_1 , N_2 , N_3 , nervures d'ordre 1, 2, 3; NC, nervures de corrélation.

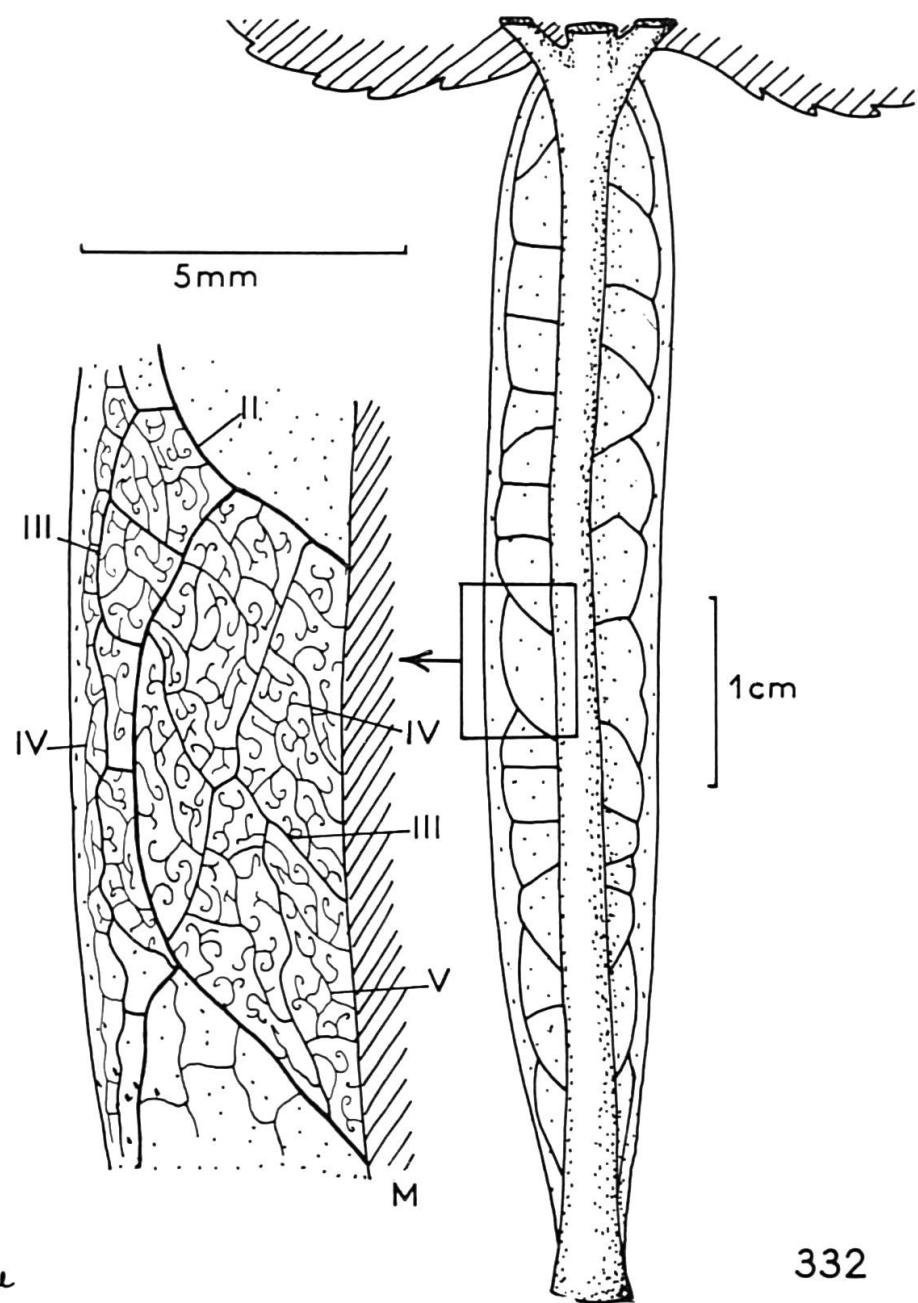


330, base d'une feuille de *Lathyrus Nissolia* L. (on notera l'absence de nervilles dans la région la plus proximale); 331, feuille du *Phyllarthron Bojeranum* DC.

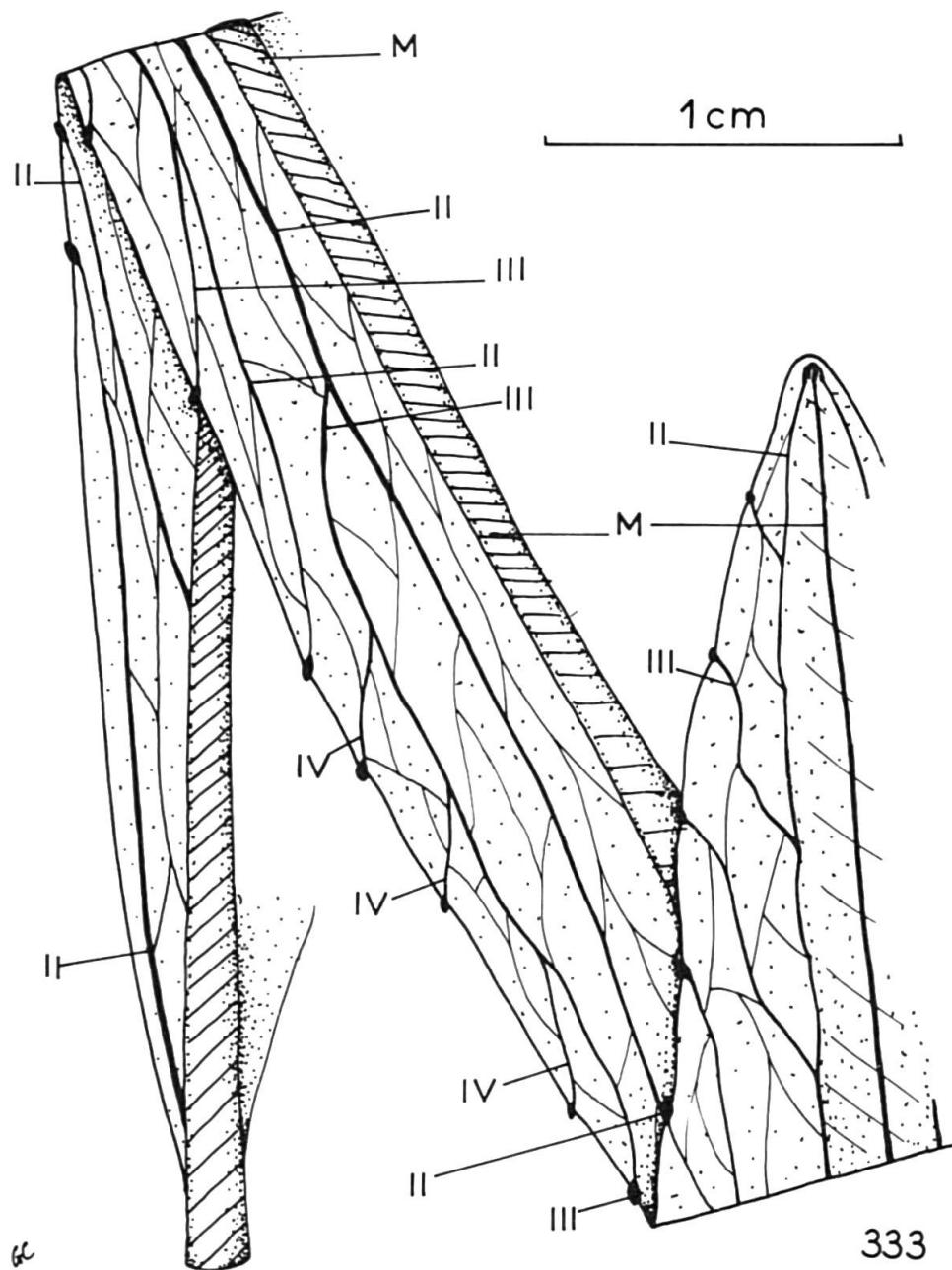
Bolus, *L. Pluckenettiana* E. Mey., etc.), d'autres des feuilles "articulated near the middle, and without stipules" (Adamson et Salter 1950). Il s'agit de stipules adnées au pétiole d'une feuille unifoliolée, réalisant un organe identique d'aspect au limbe véritable qui le surmonte.

D'autres feuilles, "graminiformes", ont une nervation différente. En l'examinant, on voit facilement qu'elle ne diffère en rien de la nervation normale des feuilles du même genre ou de genres voisins. C'est ainsi que la feuille du *Ranunculus Lingua* L. (fig. 333) n'est rien d'autre qu'une feuille habituelle de renoncule terrestre, étirée en longueur. Il s'agit d'une pseudo-alation. Une forme toute différente de pseudo-alation est celle provoquée, dans les feuilles flottantes de certaines plantes aquatiques (*Trapa*, *Utricularia*, etc.), par le renflement du pétiole dont les cellules se dilatent autour d'énormes lacunes. Ces deux types de pseudo-alation n'ont, évidemment aucun lien entre eux.

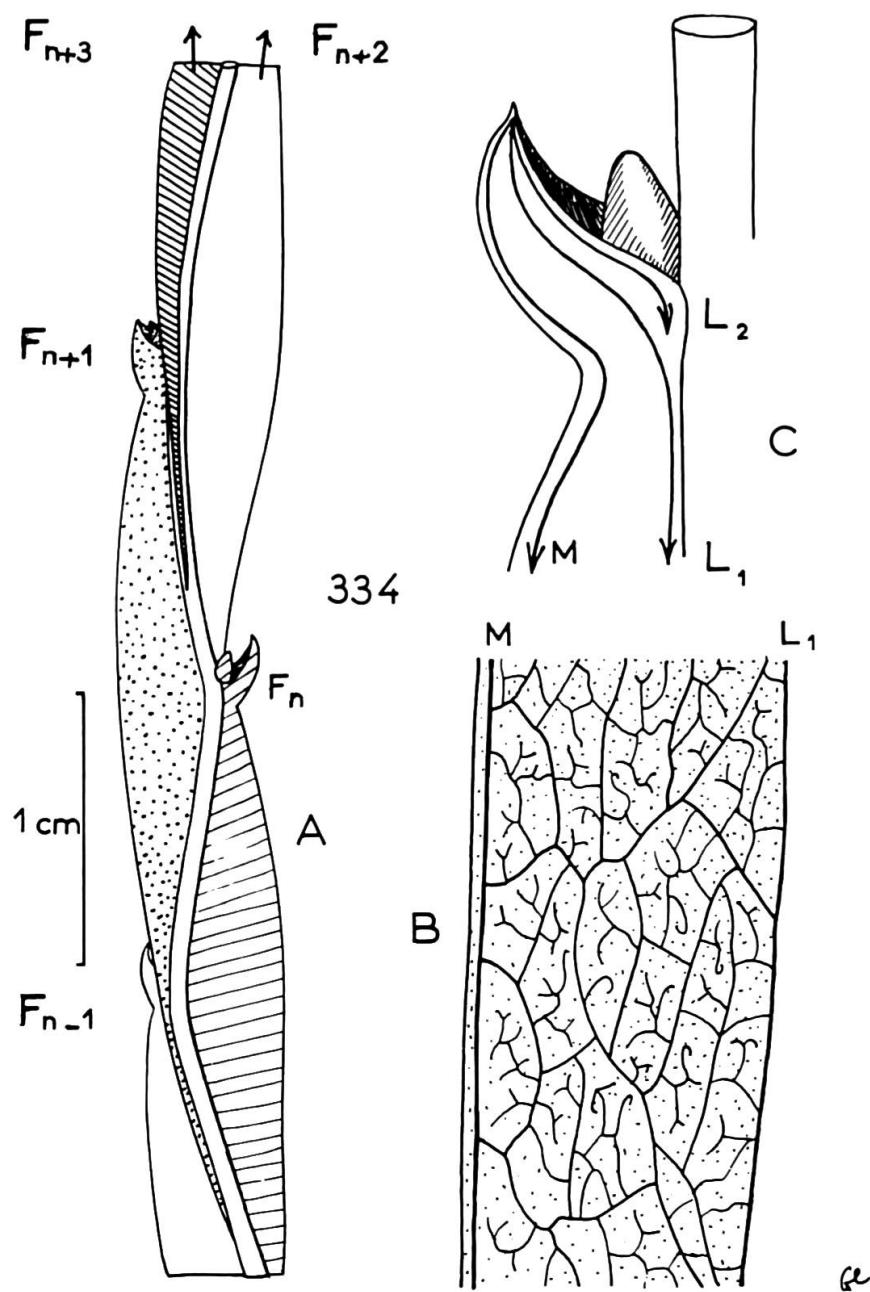
L'alation n'affecte pas seulement le rachis et le pétiole, c'est-à-dire la région médiane de l'épipodium et le mésopodium; on peut la rencontrer dans les hypopodiums. Elle est répandue dans les Légumineuses des genres *Brachysema*, *Jacksonia*, *Sphaerolobium*, *Daviesia*, *Bossiaeae*, *Templetonia*, *Crotalaria*, *Cytisus* et *Genistella*.



332, pétiole ailé du *Zanthoxylum alatum* Roxb.
L'ordre des nervures est indiqué par les chiffres romains.

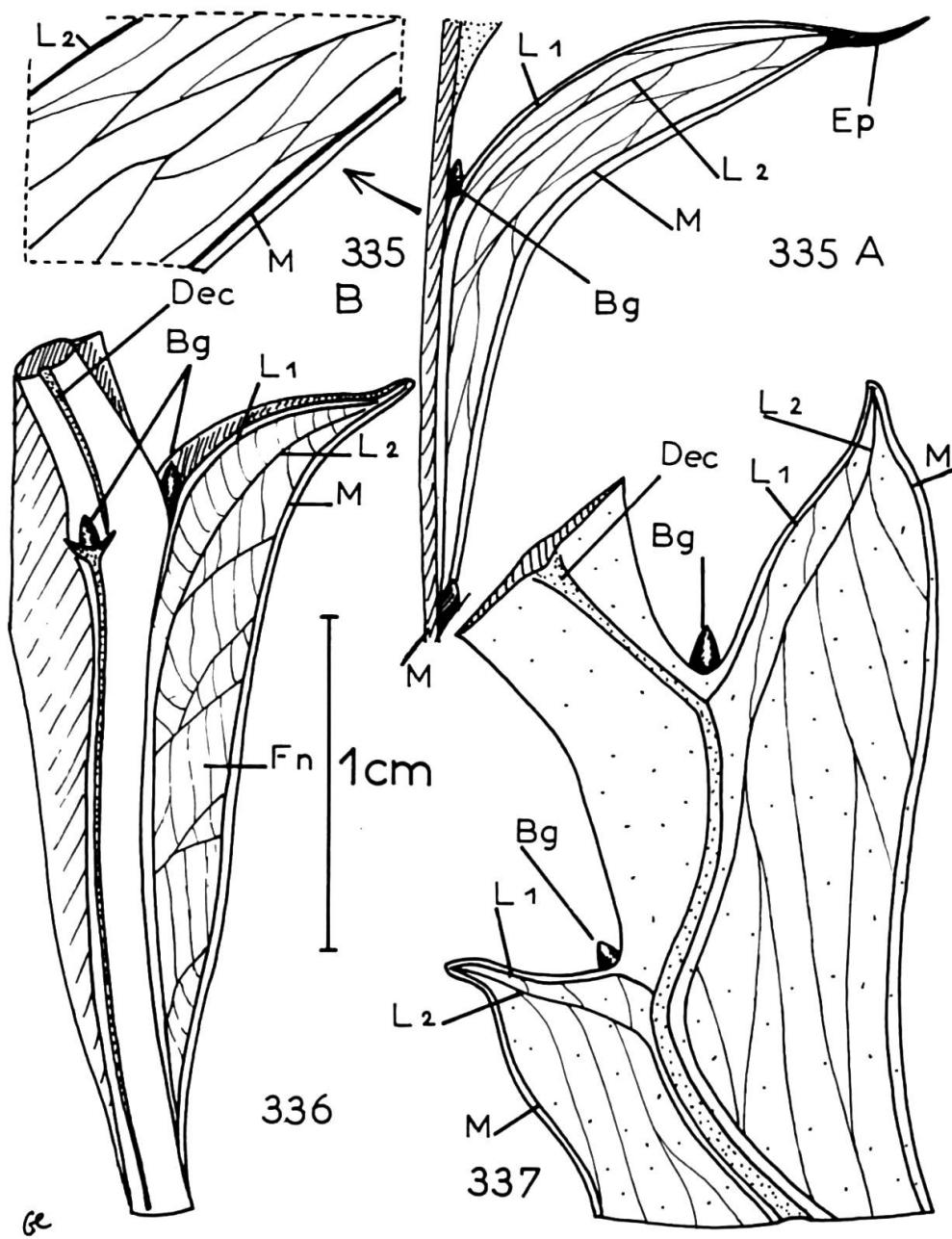


333, feuille de *Ranunculus Lingua* L.
 On remarque que les nervures se terminent, comme dans plupart des renoncules terrestres, en hydathodes. Les chiffres romains indiquent l'ordre des nervures.

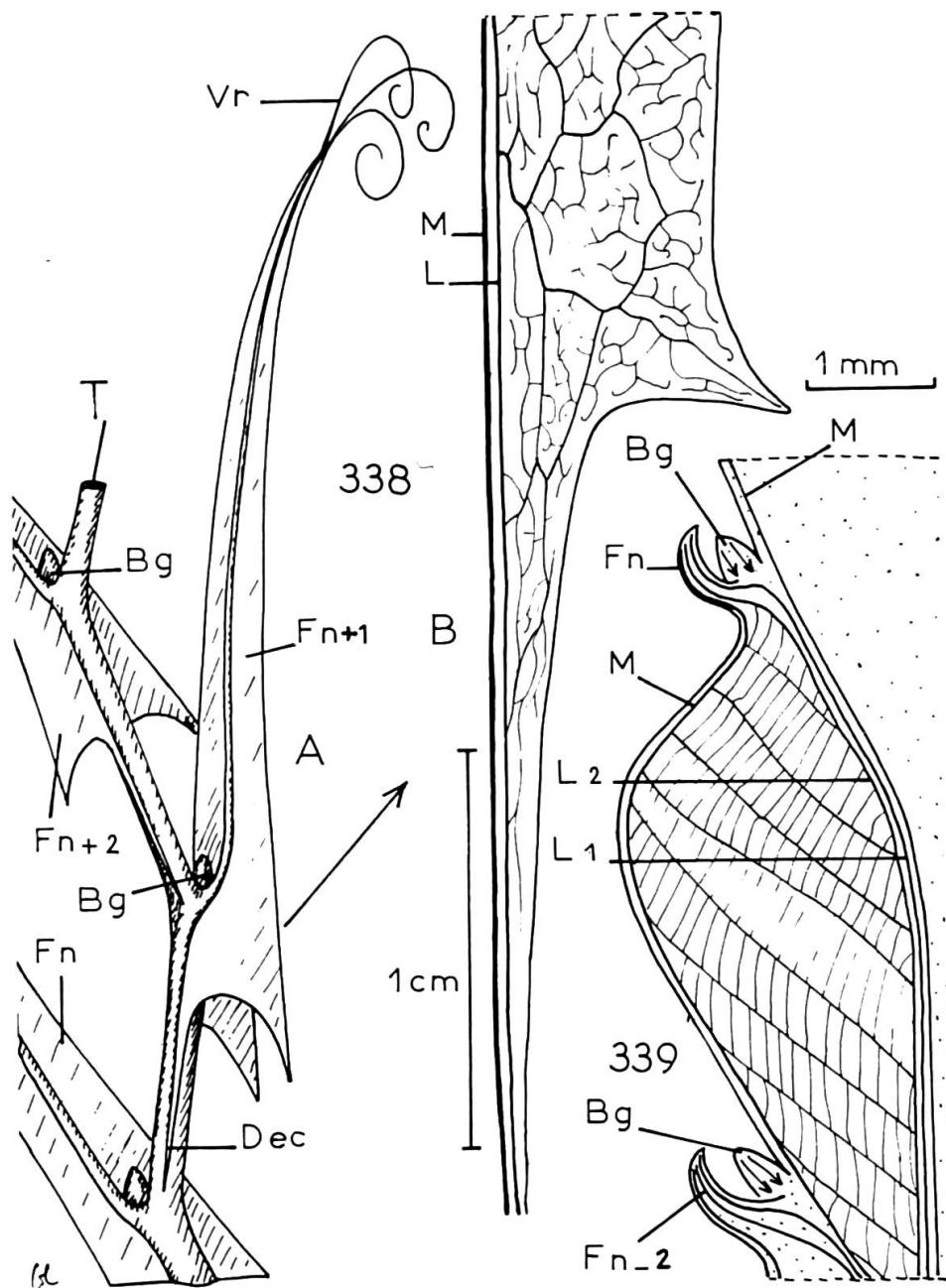


334, *Daviesia alata* Sm.

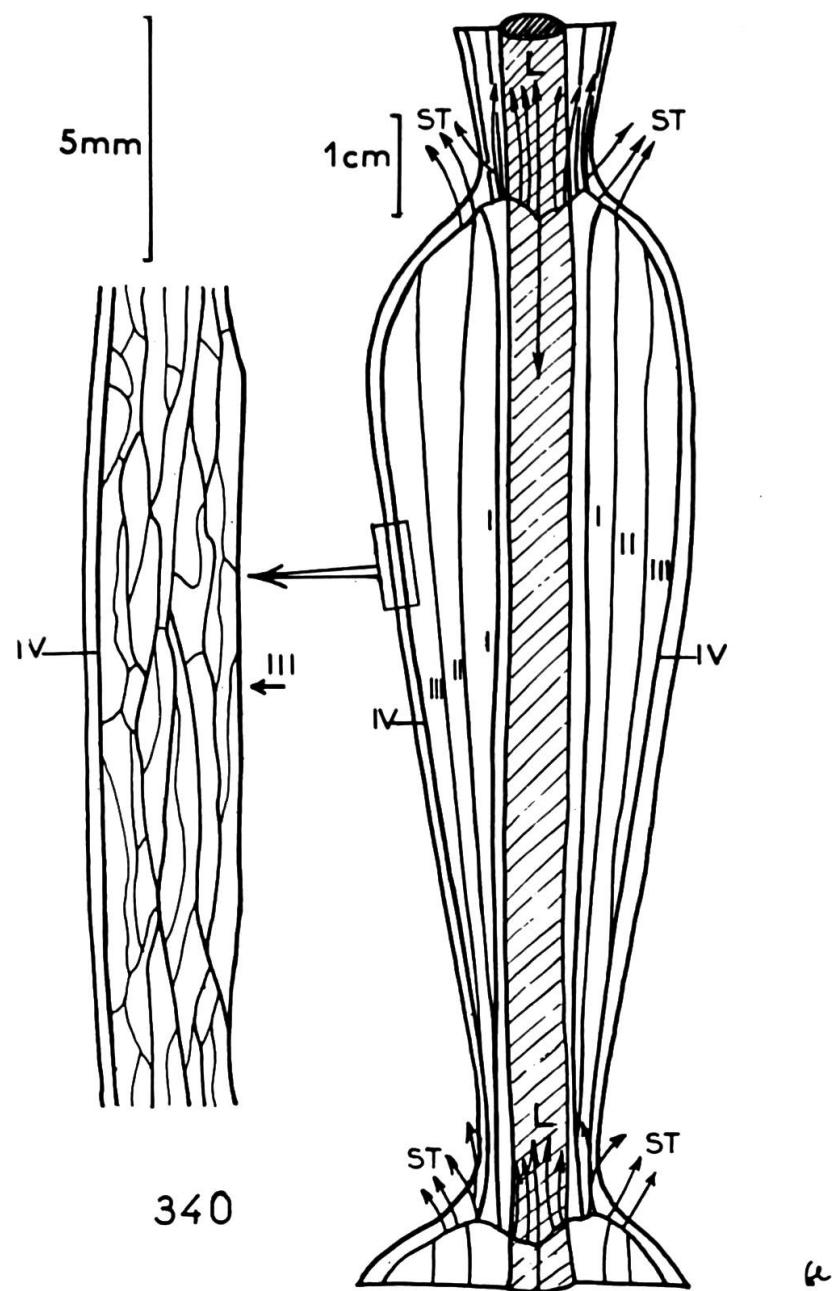
A, fragment de tige montrant la disposition hélicoïdale des feuilles et leurs décurances; B, détail de la nervation d'une de ces décurances; C, course des faisceaux dans une feuille; L_1 et L_2 , nervures latérales; M, nervure médiane.



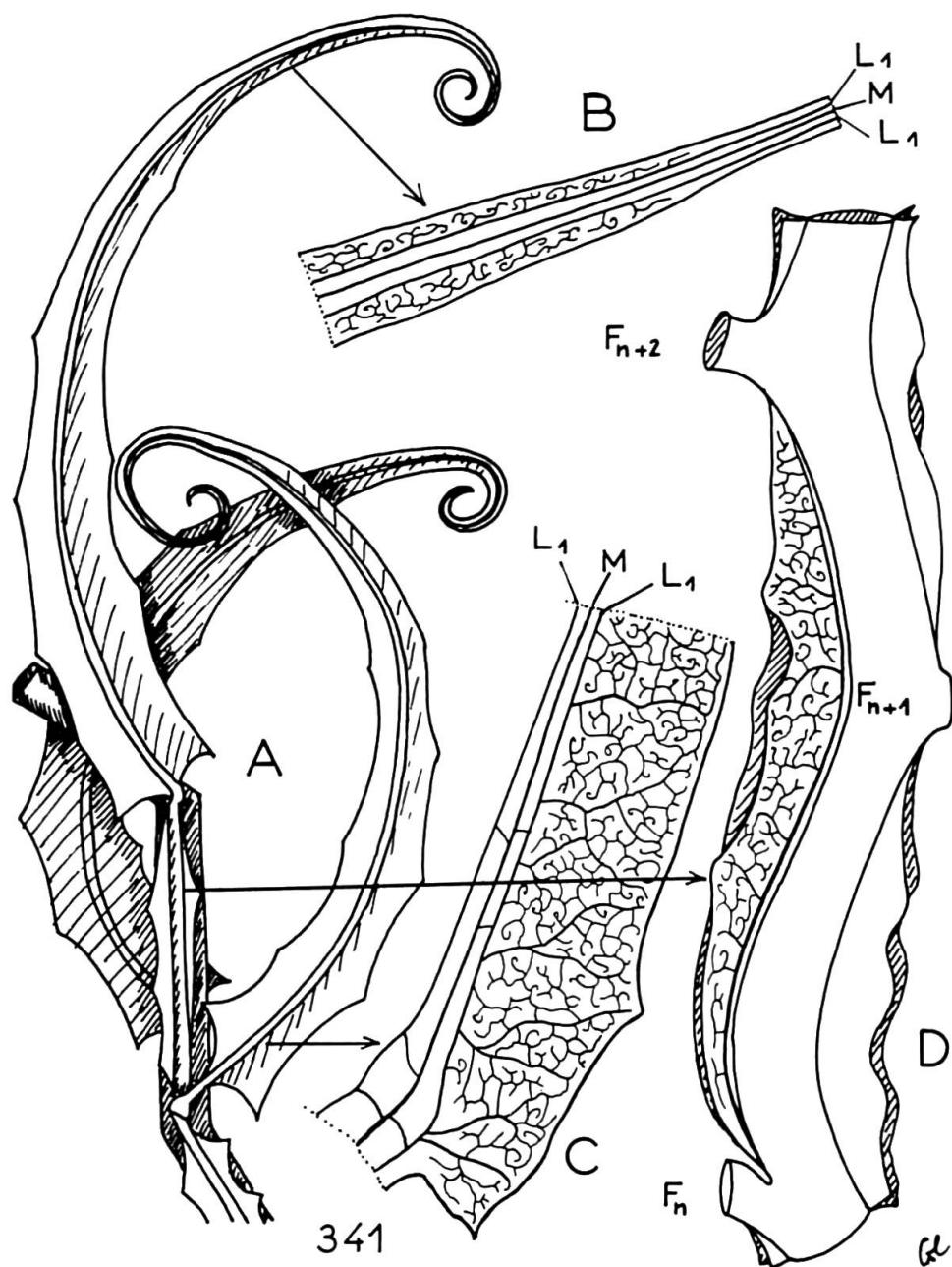
Feuilles décurrentes de quelques *Daviesia*
 335, *Daviesia pectinata* Lindl.; 336, *D. trigonophylla* Meissn.; 337, *D. epiphylla* Meissn. Bg, bourgeons; Dec, décurrence; Ep, épipodium; F, feuille; L₁ et L₂, nervures latérales; M, nervure médiane; Vr, vrille.



338, *Mutisia decurrens* Cav.; 339, *Bossiaea phylloclada* F. Muell.
Explications des signes sous les fig. 335-337.



340, tige ailée du *Lathyrus latifolius* L.
Les chiffres I, II, III indiquent des nervures "supplémentaires"; IV, la prolongation basipète
des nervures latérales.



341, *Mutisia sinuata* Cav.
 A, pousse feuillée; B, région distale du limbe; C, région proximale du limbe; D, une décurrence foliaire.

Examinons le *Daviesia alata* Sm. Trois hélices foliaires sont matérialisées sur sa tige par des ailes très prononcées (fig. 334). Leur carène est formée par le faisceau médian de la feuille dont les faisceaux latéraux L_1 et L_2 longent le cylindre central; entre le faisceau médian et les faisceaux L_1 s'établit un réseau de nervures et de nervilles (fig. 334B). Le *Daviesia pectinata* Lindl. (fig. 335), dont l'apex foliaire, fortement sclérifiée, est épineux, a ses faisceaux M , L_1 et L_2 disposés de façon semblable, tout comme les *Daviesia trigonophylla* Meissn. et *D. epiphylla* Meissn. (fig. 336-337). Mais leurs nervures d'ordre supérieur à 2 ont une disposition autre que celle du *D. alata* Sm. Elles forment des mailles allongées ou un système grossièrement parallèle. Le *Bossiaea phylloclada* F. Muell. (fig. 339) a une nervation de ce dernier type, mais ses feuilles sont en position distique; aussi y a-t-il juxtaposition de la région proximale du faisceau médian de la feuille n , M_n , et des faisceaux latéraux de la feuille $n-2$. Les faisceaux floraux (ou gemmaires) s'y superposent à leur tour, donnant une "nervure" à structure complexe. La "tige ailée" de cette espèce, comme son épithète spécifique l'indique, a été comprise comme un cladode; en réalité, il ne s'agit pas d'un véritable cladode, mais d'une tige à segments foliaires particulièrement marqués. Il en est de même dans le *Genistella sagittalis* (L.) Koch, dont Schaffner (1968) a fait une étude détaillée.

Certains *Acacia* à "phyllodes" ont en réalité des hypopodiums ailés. C'est le cas des *A. scolopendria* Nois., *A. diptera* Lindl., *A. alata* R. Br., *A. glaucoptera* Benth., *A. triptera* Benth. La nervation de ces hypopodiums est identique à celle des *Daviesia*, avec "minor venation" extrêmement régulière.

Le *Lathyrus latifolius* L., dont nous avons vu l'alation du rachis foliaire, a aussi des tiges ailées (fig. 340), mais les faisceaux du limbe n'interviennent pas de la même façon dans l'innervation des ailes caulinaires. C'est entre le faisceau des stipules et le faisceau médian du limbe que s'établissent des anastomoses formant un réseau très étiré.

Apparemment, les *Mutisia* ont des décurances foliaires d'un type comparable. Le *Mutisia decurrens* Cav. (fig. 338) nous montre que chaque feuille se prolonge en deux rebords basaux. La vascularisation en est assurée par un système issu des nervures L_1 , qui émet des nervures l reliées par une minor venation. La nervure médiane, qui se termine dans la vrille médiane, ne possède aucune vascularisation qui lui soit rattachée, l'innervation du limbe étant entièrement effectuée par des émissaires des deux nervures latérales. Le *Mutisia sinuata* Cav. (fig. 341) a une nervation homologue de celle du *M. decurrens* Cav., mais ses décurances basales sont séparées de la base du limbe qui est courtement pétiolé. Les nervures L_1 ne rejoignent le cylindre central qu'au niveau de la feuille inférieure et ce sont leurs ramifications qui innervent les décurances. La feuille du *Limonium sinuatum* Mill. a la même structure, mais ses nervures tertiaires et ses nervilles sont disposées en arceaux lâches, à la manière du *Daviesia pectinata* Lindl. Cependant ce n'est pas un réseau intermédiaire entre les nervures médiane et latérales, mais une ramifications des seules nervures L_1 .

Les *Centaurea sonchifolia* L. et *C. diluta* Ait. ont une structure identique à celle du *Mutisia sinuata* Cav., avec des "ailes caulinaires" fortement dentées, épineuses, chaque nervure latérale des L_1 se terminant dans une pointe sclérifiée. Le *Centaurea glastifolia* L. (cf. Troll 1939: fig. 193), comme le *C. montana* L., a des ailes non dentées et dont la nervation forme des arceaux brachydodromes. Il ne possède pas de pétiole.

Les *Crotalaria*, également, ont une tige fortement ailée. Il est évident que ces ailes proviennent de l'alation du soubasement stipulaire (cf. Troll 1939: fig. 195,1). Leur vascularisation est assurée par des nervures stipulaires d'ordre 2 entre lesquelles s'établit une "minor venation"¹. Clos (1879) avait déjà noté la nature stipulaire des décurrences caulinaires des *Crotalaria*. Ce cas est parallèle à celui du *Centrosema*, plante voisine des *Crotalaria*, où l'alation pétiole est assurée par l'extension des soubasements stipellaires.

Ces alations de l'hypopodium peuvent donc se faire selon deux modalités: ou c'est le territoire compris entre les nervures médiane et latérales qui prend une grande extension (*Daviesia*, *Bossiaea*), ou ce même territoire est extrêmement réduit et ce sont les territoires latéraux dépendant des nervures L_1 qui se développent (*Mutisia*, *Limonium*, etc.).

Quand des stipules développées participent à cette alation, on observe également deux modes différents, correspondant aux cas, cités ci-dessus, des *Lathyrus* et des *Crotalaria* respectivement. Le parallélisme avec les deux cas précédents (*Daviesia* et *Mutisia*) est évident. On remarquera que la différence entre les mésolimbes du type *Lophira* et le mésopodium du *Tryphyophyllum* est la même, les mésolimbes s'élargissant comme les hypopodiums des *Daviesia*, le mésopodium du *Tryphyophyllum* comme l'hypopodium des *Mutisia*.

Notons aussi que le *Tmesipteris* a, en réalité, des feuilles adultes à hypopodium ailé. Les feuilles de ses plantules "resemble the simple leaves of *Psilotum*, but they pass gradually to the compressed adult form, bearing a distal 'mucro'" (Bower 1935).

Indépendamment du mode d'alation, il existe plusieurs types de disposition des nervures de 3^e ordre au moins. On peut avoir une réticulation sans ordre net (*Daviesia alata* Sm., *Mutisia decurrens* Cav., etc.), un réseau à mailles allongées (*Daviesia pectinata* Lindl.) ou une disposition très régulière (*Bossiaea phylloclada* F. Muell., *Daviesia trigonophylla* Meissn.). On ne manquera pas de noter les analogies entre ce dernier type, la nervation des mésolimbes et celle du rachis ailé des *Phyllarthron*. Le premier s'apparente à ce que nous avons vu dans le pétiole ailé des *Zanthoxylum*.

Quels sont les rapports entre cette alation et l'hyperfoliarisation ? Tout d'abord elles fournissent toutes deux des organes d'allure foliacée. Elles concernent des ensembles déjà foliarisés, l'alation "des tiges" intéressant, en réalité, les hypopodiums de leurs feuilles. C'est en cela que nous la distinguerons de la "cladodisation", phénomène affectant les tiges elles-mêmes, du moins au sens où nous l'entendons. En effet, une grande confusion semble exister sur le sens du mot "cladode". Certains, comme les "cladodes" des *Jacksonia*, sont des tiges ailées homologues de celle du *Bossiaea phylloclada* F. Muell.; d'autres comme ceux des *Ruscus* sont de nature très discutée (rameau selon Turpin 1920; feuille et rameau adnés, Duval-Jouve 1877; axe transformé en bractée dans sa région distale, Velenovský 1903); d'autres, tels ceux des *Phyllocladus* (cf. C. E. Bertrand 1881: fig. 25), correspondent à la palmure de rameaux courts, inclus leurs feuilles; d'autres, ceux des *Asparagus*, sont des rameaux courts aphyllous; d'autres enfin (*Muehlenbeckia*, *Korthalsella*, etc.) dérivent d'un aplatissement de la tige, avec apparition de faisceaux surnuméraires.

¹ Ces ailes sont homologues des côtes de certaines euphorbes cactiformes malgaches, elles aussi à valeur stipulaire (Mlle Théodore, inédit).

Un trait important, commun à l'alation et à l'hyperfoliarisation est leur caractère basipète. Nous l'avons déjà montré pour l'hyperfoliarisation; il est très net pour l'alation: les décurances en résultant sont toujours atténuées vers le bas¹. Royer (1881) l'avait fort exactement noté pour le *Genista sagittalis* L. (= *Genistella sagittalis* (L.) Koch): "la largeur des ailes diminue du sommet à la base des tiges ou rameaux, dont la partie inférieure n'est plus qu'anguleuse". Ces ailes montrent un niveau d'alation maximale, comparable au niveau d'hyperfoliarisation maximale. L'alation, comme l'hyperfoliarisation, entraîne l'apparition d'une "minor venation", dont on trouve divers aspects, les mêmes dans les deux phénomènes. Enfin, comme l'hyperfoliarisation, l'alation peut se manifester seulement après le stade juvénile (voir Velenovský 1913: fig. 27).

En somme, l'alation nous apparaît comme une hyperfoliarisation d'un type particulier. Au lieu de joindre des territoires foliaires appartenant à l'épipodium, elle intéresse les supports de ces territoires, parties du mésopodium ou de l'hypopodium. Nous voyons maintenant que les "mésolimbes", dont la nervation est identique à celle des ailes de *Daviesia trigonophylla* Meissn., résultent d'une alation.

Quand cette alation apparaît, l'épipodium subit certaines modifications. Les mésolimbes sont surmontés par un épilimbe extrêmement peu développé; la région distale de l'épilimbe des *Daviesia*, des *Acacia* et des *Colletia* est réduite à une épine, celle des *Mutisia*, des *Lathyrus*, etc. est transformée en vrille. Cette défoliarisation apicale concorde avec l'alation, phénomène phylogénétiquement et ontogénétiquement secondaire. Quels sont ses liens avec l'hyperfoliarisation ?

2.2.3. Remarques sur la défoliarisation

Dans le paragraphe 1.1.6., nous avons examiné les directions évolutives des feuilles des Passifloracées et des Bauhiniées. En ce qui concerne les Passifloracées, nous avons noté:

- la tendance des glandes marginales à passer en position submarginale;
- la disparition progressive du lobe médian, "aboutissant à des feuilles secondairement composées";
- l'alation des pétioles, puis des pétioles.

Ce dernier phénomène est en accord avec ce que nous venons de voir et apparaît comme une confirmation du caractère secondaire de l'alation; on le rencontre aussi dans les clématites évoluées des types des fig. 36-37. Le premier résulte de l'entourement des glandes par une extension du limbe (voir Cusset 1964); c'est une manifestation de l'hyperfoliarisation. La disparition progressive du lobe médian est liée à une défoliarisation.

Cette défoliarisation, dans les Passifloracées, se montre dans les feuilles des types des fig. 109, 131, 108, 106, 127-128, c'est-à-dire dans des feuilles des groupes III et IV; elle est absente dans le groupe II. D'autre part, elle se manifeste dans des

¹ La "cladodisation" des *Phyllocladus* est également basipète, et très proche d'une hyperfoliarisation qui n'aurait pas entraîné de modifications de corrélations.

phylums différents et apparaît souvent avec une peltation de la base du limbe (fig. 131 et 106). La défoliarisation distale coïncide alors avec une hyperfoliarisation basale poussée. Mais s'agit-il seulement d'une coïncidence, quand on note une disparition concomitante des glandes commissurales (fig. 108) ou marginales (fig. 124) et quand on rencontre cette défoliarisation dans les feuilles du groupe IV, les plus hyperfoliarisées, et pas dans le groupe II où les feuilles ne sont qu'une fois hyperfoliarisées ? Il ne peut s'agir de simples coïncidences: dans les Passifloracées, la défoliarisation distale est liée à une hyperfoliarisation importante. Tout se passe comme si le niveau d'hyperfoliarisation maximale (cf. le paragraphe 2.2.1.) avait atteint la base de la feuille — nous avons vu qu'il se "déplace", au cours de l'évolution, en direction basipète — et qu'une défoliarisation progressive lui succédaient dans la région distale de la feuille.

Dans les Bauhiniées, les aires de répartition nous ont fourni deux résultats en ce qui regarde la défoliarisation distale:

- le type C est plus évolué que le type A;
- le type D dérive du type A, par suppression du "mucron" terminal.

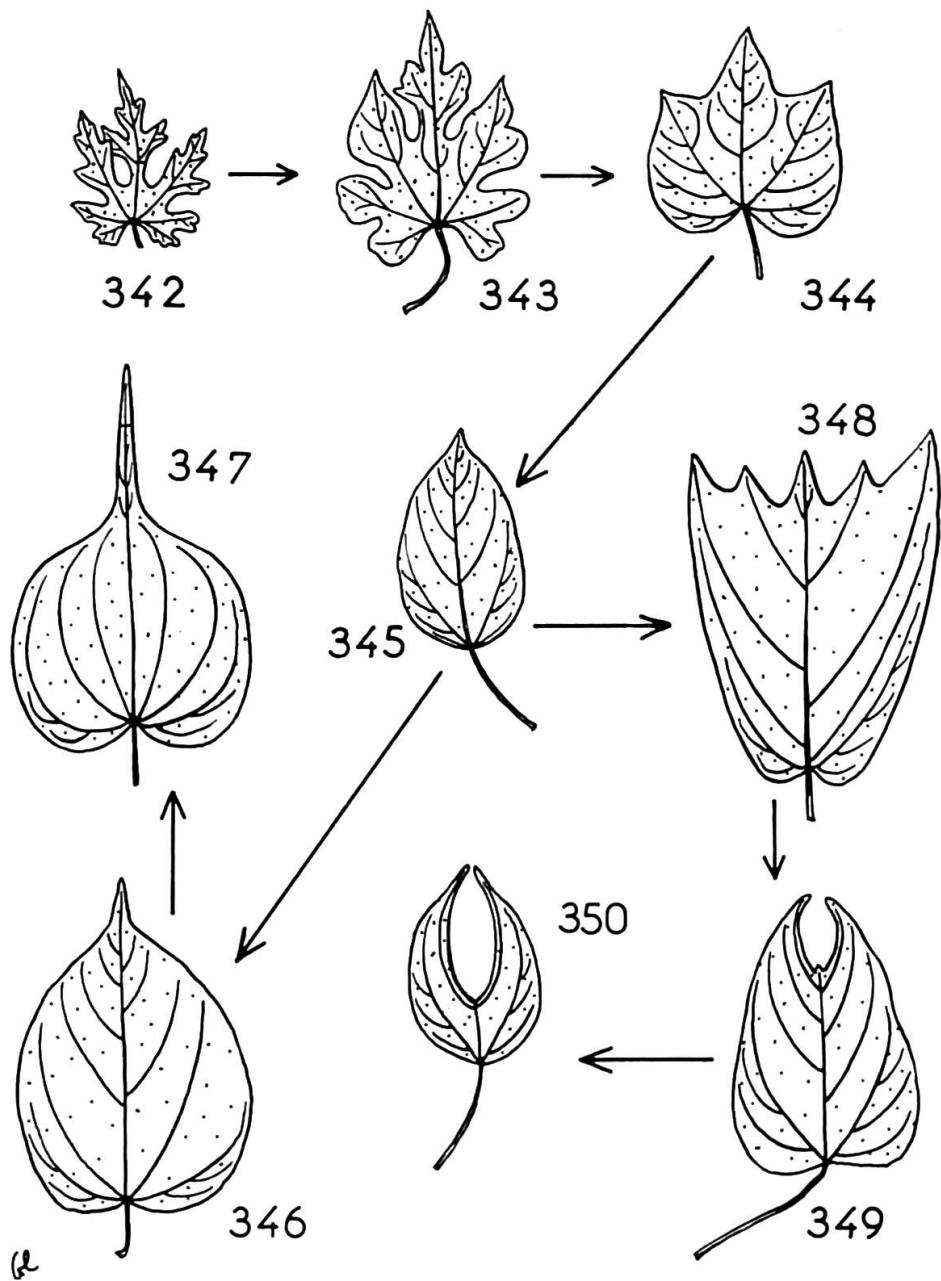
Le "splitting" qui conduit du type A au type C par réduction extrême d'un territoire peut affecter l'ensemble distal de métamères ou la partie distale de cet ensemble. Dans le premier de ces cas, la feuille "pseudo-composée" qui en résulte, homologue de celle des *Passiflora* du type de fig. 100, a deux "folioles" homologues d'un ensemble de métamères équivalents d'une foliole du *Passiflora heterophylla* Lam.; dans le second de ces cas, les "folioles" latérales sont homologues de cet ensemble plus des métamères basaux de l'ensemble distal.

Il en est de même pour la disparition du "mucron" terminal amenant du type A au type D, ce mucron apparaissant lui-même comme un état réduit du "lobe" médian. Nous avons déjà noté que la feuille du type D peut se montrer avec une nervure médiane non ramifiée — la défoliarisation a fait disparaître la totalité du "lobe médian" — ou avec un territoire médian innervé par des nervures d'ordre 2, les métamères latéraux basaux du "lobe" médian formant la région secondairement distale de la feuille du type D.

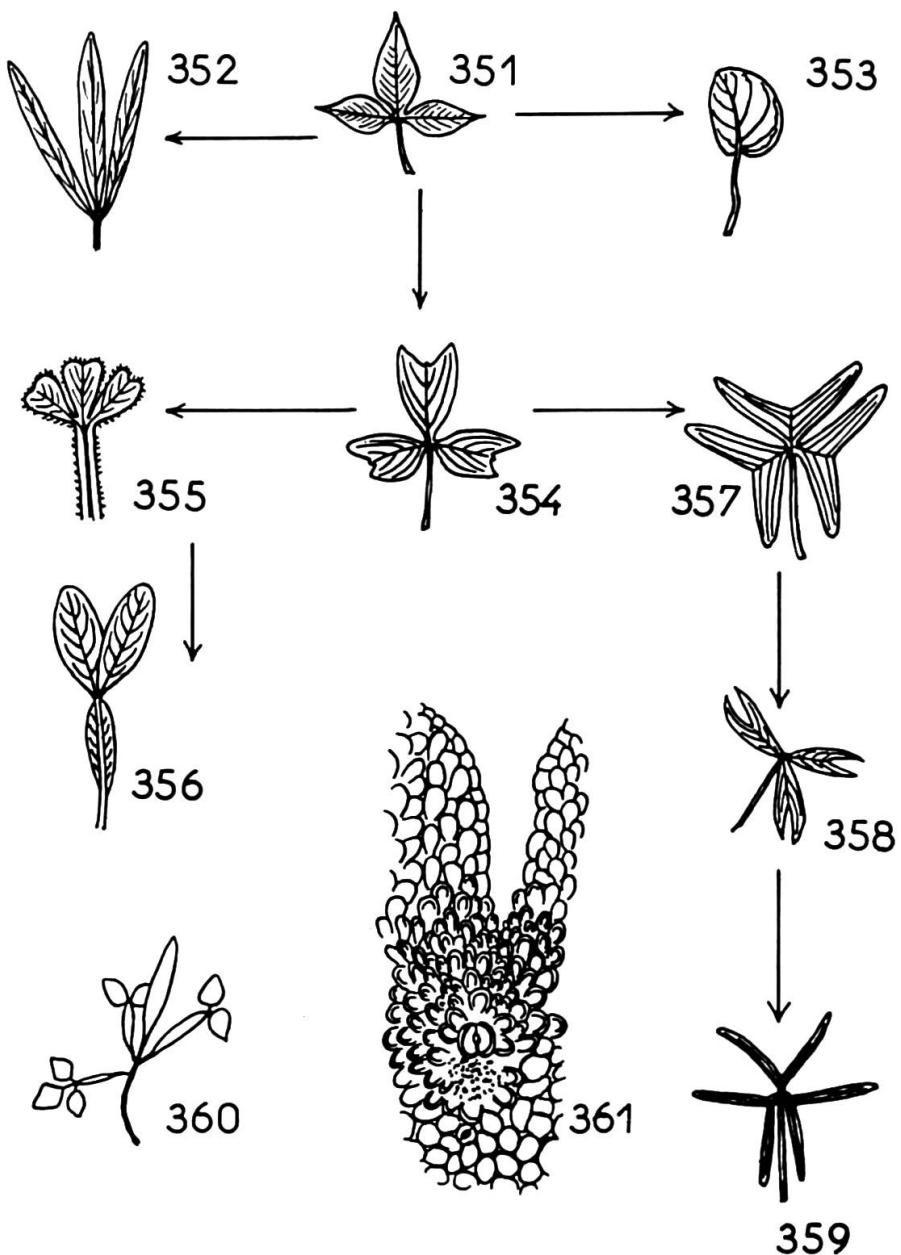
Un autre type de défoliarisation distale nous est fourni par deux *Bauhinia*, *B. holophylla* Steud. et *B. caudigera* Blake. Leurs feuilles possèdent un long acumen, innervé par la nervure médiane et des nervures d'ordre 2, homologue du "lobe" médian de la feuille ancestrale. Les *Gigasiphon* nous montrent, entre le *G. dolichocalyx* (cf. Cusset 1966; tab. 1, fig. 1) et les *G. Humboldtianum* Drake et *G. macrosiphon* Brenan pourvus d'un long acumen distal, tous les intermédiaires. Il ne fait pas de doute que les feuilles acuminées sont celles d'espèces plus évoluées que les feuilles à "lobe" médian bien développé. La défoliarisation peut donc se manifester par un rétrécissement en acumen de la région distale. Nous rencontrons ce caractère dans les *Acer laevigatum* Wall. et *A. erythranthum* Gagnep. (cf. fig. 5-6) que leur nervation nous avait fait tenir pour évolués. Une partie seulement de leur "lobe" médian est affecté, sa région distale.

Dans les *Bauhinia*, comme dans les *Acer*, la défoliarisation distale, malgré l'hétérogénéité de ses manifestations, intéresse des feuilles du groupe III, et, à l'intérieur de ce groupe, les termes les plus évolués des phylums.

Un exemple classique de morphologie foliaire est la "merkwürdige Blattgestaltung" du *Bytneria anatomica* Teijsm. On ne peut la séparer de celle des autres *Bytneria* (fig. 342-350). La feuille du *B. heteromorpha* J. Ar. est très semblable à

Feuilles de divers *Byttneria*

342, *B. heteromorpha* J. Ar.; 343, *B. Baronii* J. Ar.; 344, *B. lobata* Baill.; 345, *B. macrantha* J. Ar.; 346, *B. heterophylla* Hook.; 347, *B. tortilis* Gagnep.; 348, *B. erosa* Gagnep.; 349, *B. ambongoënsis* J. Ar.; 350, *B. oligantha* J. Ar.



Feuilles de divers *Oxalis*

351, *O. rhombifolia* Jacq.; 352, *O. Goetzei* Engl.; 353, *O. praetexta* Prog.; 354, *O. Ortgiesii* Regel; 355; *O. compacta* Gill.; 356, *O. leporina* Jacq.; 357, *O. vespertilionis* Zucc.; 358, *O. elegans* H. B. K.; 359, *O. Smithiana* Eckl. et Zeyh.; 360, plantule de l'“*O. bilimbi*”; 361, “hydathode” de l'*O. Schraderana* H. B. K.

celle de l'*Ampelopsis aconitifolia* Bunge et, comme dans le cas des Vitacées, on a une hyperfoliarisation progressive nous amenant à une feuille trilobée, analogue à celle de l'*Ampelopsis heterophylla* Sieb. et Zucc., comme celle du *Byttneria lobata* Baill. Un degré de plus d'hyperfoliarisation et l'on a une feuille du type de celle du *B. macrantha* J. Ar., du groupe IV.

A partir de ce stade, nous assistons à une défoliarisation distale selon deux modes. Le *Byttneria heterophylla* Hook., et, plus encore, le *B. tortilis* Gagnep. et le *B. aspera* Colebr. in Roxb., ont leur "lobe" médian transformé en un long acumen. D'autres *Byttneria* manifestent une diminution progressive de la région distale du lobe médian. Dans le *B. erosa* Gagnep. cette réduction est peu marquée et la feuille ressemble à celle du *Pterospermum truncatolobatum* Gagnep. (alors que la feuille du *Pterospermum semisagittatum* Ham. in Roxb. est semblable à celle du *Byttneria heterophylla* Hook.); dans le *Byttneria ambongoënsis* J. Ar. la région distale du lobe médian est réduite à un "mucron", "mucron" qui a disparu dans le *B. oligantha* J. Ar.

La feuille des *Byttneria*, du groupe IV, nous rappelle beaucoup celle des Bauhiniées. Le *Byttneria anatomica* Teijsm. n'a pas une feuille d'un type exceptionnel; c'est l'aboutissement d'un processus de défoliarisation apicale progressive.

Les *Oxalis* (fig. 351 à 361) vont nous montrer des faits comparables, mais sur leurs folioles. Prenons comme point de départ la feuille aux trois folioles lancéolées de l'*O. rhombifolia* Jacq. L'*O. Goetzei* Engl. a une structure voisine, avec des folioles linéaires, tandis qu'une hyperfoliarisation joignant trois folioles semblables conduit à la feuille "simple" de l'*O. praetexta* Prog. Un phylum est fortement marqué par une défoliarisation distale des folioles qui nous conduit de l'*O. Ortgiesii* Regel à l'*O. Smithiana* Eckl. et Zeyh., avec disparition progressive du territoire distal de chaque foliole, transformé en "mucron", puis non visible en morphologie externe, si ce n'est par la présence d'une "glande" au niveau de laquelle les cellules épidermiques sont papilleuses. On peut caractériser un autre phylum par l'alation de son pétiole. Dans l'*O. compacta* Gill. ces ailes sont encore étroites, innervées par des nervures de troisième ordre dépendant des deux nervures latérales du pétiole (comme dans les *Mutisia*). Dans l'*O. leporina* Jacq., où cette alation est très importante, la foliole médiane n'apparaît pas. Il y a ici une défoliarisation distale de la feuille amenant la disparition de la foliole terminale. Dans un troisième groupe, celui des *Oxalis* à phyllodes pétionaires (fusiformes, et non ailés), les plantules ont d'abord une feuille trifoliolée à pétiole faiblement phyllodisé, puis deux feuilles "bifoliolées", dont la foliole médiane ne se développe pas, à pétiole phyllodisé, et ensuite des phyllodes pétionaires non surmontés par un épilimbe.

Nous voyons donc, dans les *Oxalis*, s'intriquer plusieurs mécanismes phylogénétiques: une défoliarisation distale des folioles, une défoliarisation distale de la feuille accompagnée d'une alation pétioinaire, et une défoliarisation distale de la feuille concordant avec une phyllodisation fusiforme du pétiole.

La défoliarisation des folioles ne coïncide, dans les *Oxalis*, pas forcément avec une alation ou une phyllodisation pétioinaire. Rappelons que la feuille des *Oxalis* est du groupe IV, avec une structure comparable à celle du *Clematis lasiandra* Maxim. ou du *Vitis Pagnucii* Romanet; là encore, la défoliarisation, l'alation et la phyllodisation se manifestent, dans des territoires foliaires à structure complexe, une foliole d'*Oxalis* étant homologue d'une feuille du groupe III.

D'autres aspects de la défoliarisation distale foliaire sont bien connus: ce sont ceux qui donnent les "villes foliaires", les "Fadenranken" de Troll. Nous en

avons représenté, d'après cet auteur, quelques aspects dans les fig. 363-368. A côté des espèces où cette défoliarisation se manifeste habituellement (*Tourrettia lappacea* Willd., *Corydalis claviculata* DC., *Clematis ceylanica* Poir. etc.), elle peut apparaître de façon plus inaccoutumée (*Petroselinum sativum* L., *Oenanthe pimpinelloides* L. etc.) mais elle a toujours un caractère basipète bien marqué, souligné par le schéma de Troll (1939: fig. 1666). Dans les *Mutisia* et les *Lathyrus*, elle coïncide avec une alation que nous avons décrite plus haut.

Tous ces exemples concordent: il existe deux types différents de défoliarisation distale.

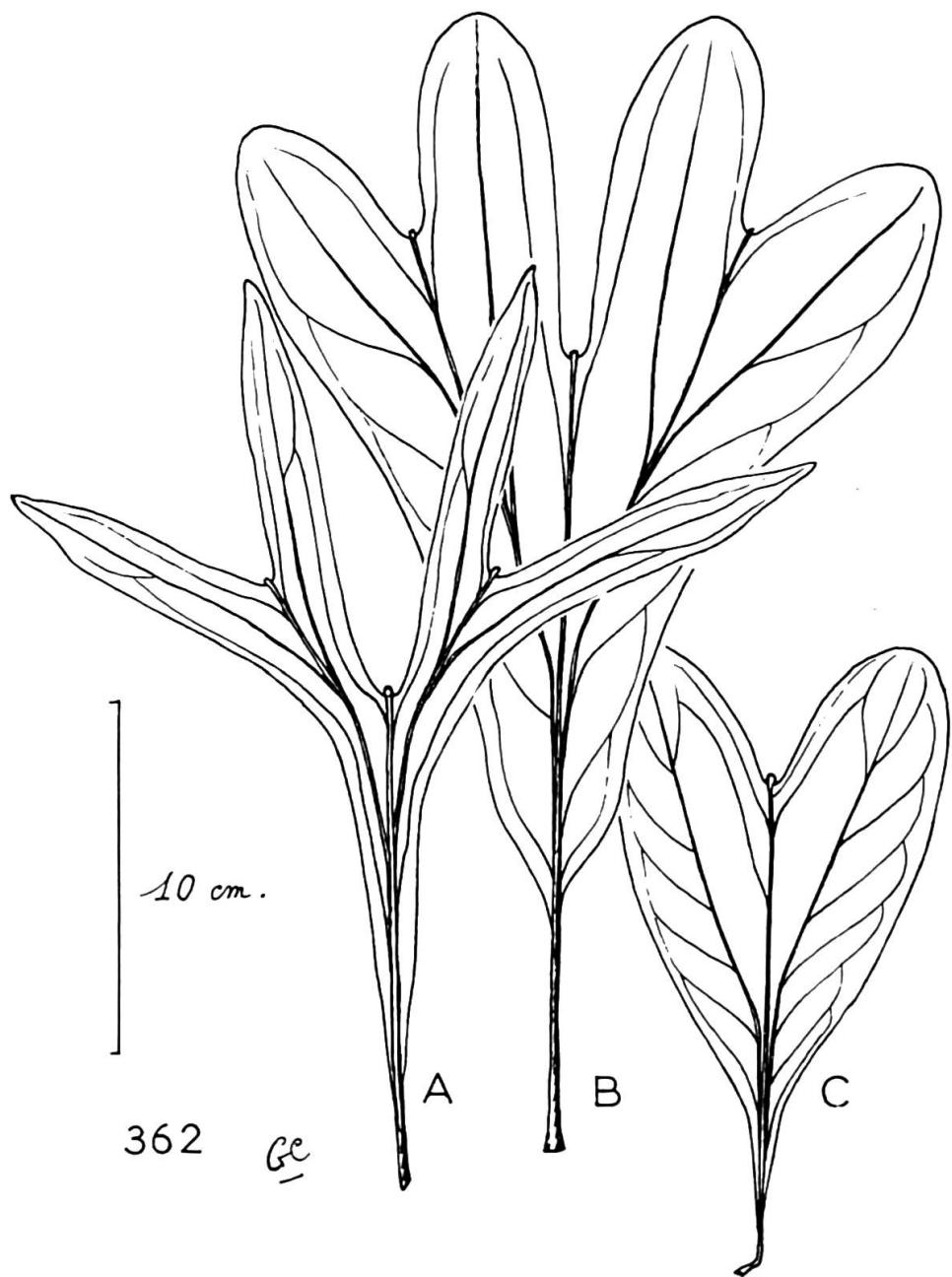
Le premier, qui est le seul représenté dans les Passifloracées, est le "splitting", ce phénomène réduisant, dans un premier temps, le territoire foliaire médian à un mucron (dans les *Zizyphus lenticellata* Merr. et *Z. calophylla* Wall., etc.), puis en entraînant la disparition complète (dans les Bauhiniées, le *Breniera* – cf. Humbert 1959 – etc.). Nous nommerons ce mécanisme "fission", indiquant par là qu'il produit des feuilles "pseudo-composées" à partir de feuilles apparemment simples. Dans certains cas, la fission donne des feuilles fortement lobées qu'au premier examen on pourrait croire trichotomes. De beaux exemples s'en rencontrent dans les Protéacées; nous en avons figuré, dans une espèce malgache, le *Dilobeia Thouarsii* Roem. et Schult. Les feuilles juvéniles (fig. 362 C) ont l'aspect de celles des *Bauhinia* "bilobées", mais au fur et à mesure que la plante croît, on voit apparaître une fission des deux lobes latéraux eux-mêmes (fig. 362A et B). La feuille du type adulte montre alors trois "mucrons", restes de l'extrémité distale des territoires correspondant à la nervure médiane et aux deux nervures latérales, dans des sinus interlobaires – structure mimant l'aspect d'une fronde de Gélichéniacée.

A côté de ce mode, des Bauhiniées, les *Byttneria*, les *Oxalis*, etc. montrent une défoliarisation réduisant à un appendice effilé une région distale du limbe (également à valeur morphologique variable). Cette "angustation"¹ est le seul mode de défoliarisation distale à se manifester dans les *Mutisia*, les *Lathyrus* et, plus généralement, dans les plantes à "Fadenranken".

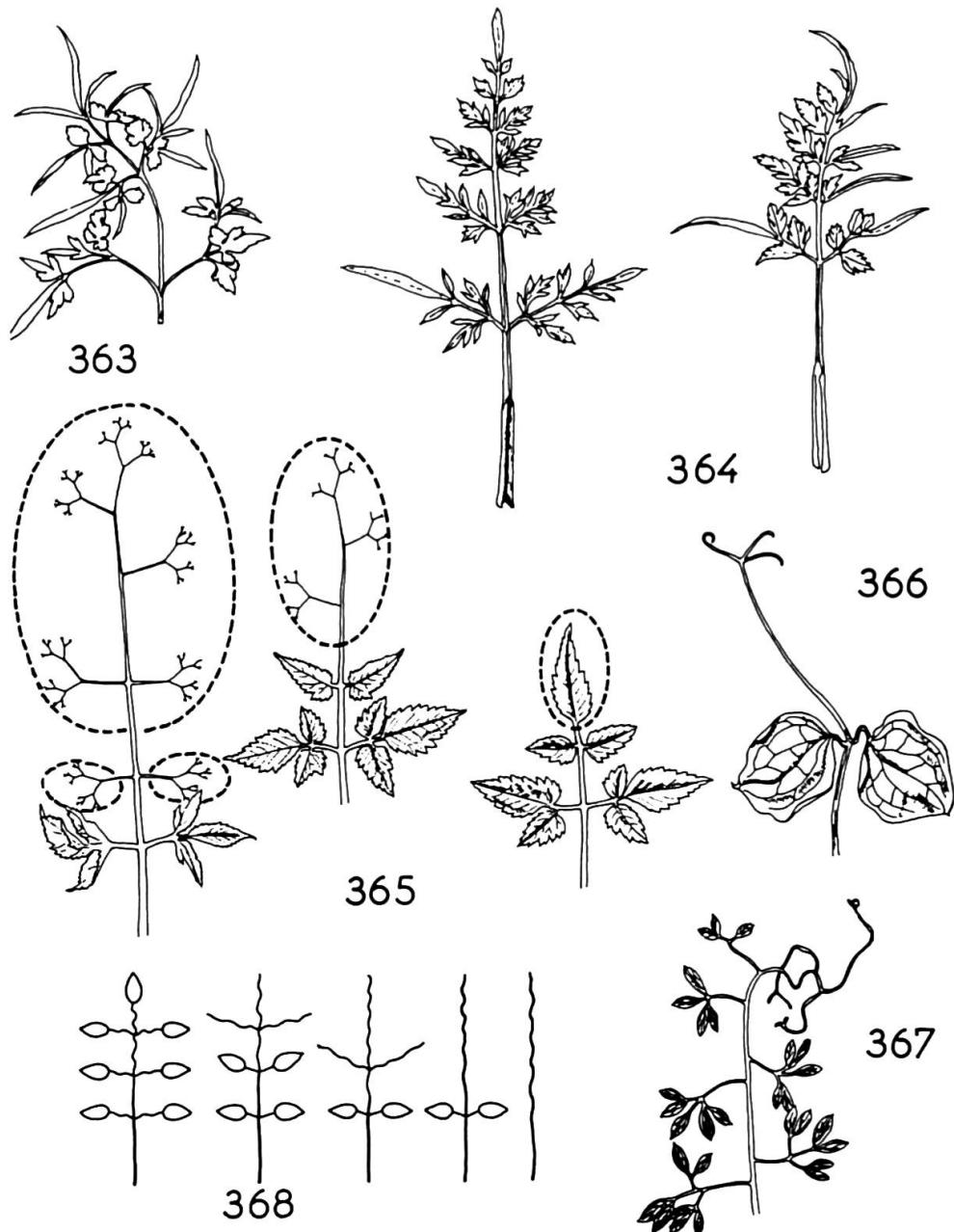
Aussi bien fission qu'angustation intéressent des territoires foliaires homologues à des feuilles des groupes III et IV, et jamais des feuilles, ou des territoires homologues à des feuilles, du groupe II. Pour qu'elles interviennent, il est nécessaire que deux hyperfoliarisations au moins aient déjà affecté la feuille. S'adressant à des feuilles évoluées, il est normal qu'elles coïncident avec des phénomènes d'alation et de phyllodisation, qui eux aussi n'interviennent que tardivement dans la phylogénèse. Il pourrait sembler qu'il y ait souvent plus qu'une simple coïncidence de ces deux groupes de phénomènes, mais qu'ils soient liés entre eux; une descente du "niveau d'hyperfoliarisation maximum" entraînant simultanément une alation pétioinaire (ou caulinaire) et une défoliarisation distale. C'est ce que montrent de nombreux cas. Nous n'en avons, malgré tout, aucune preuve car il existe des espèces à défoliarisation apicale (Bauhiniées, plantes à "Fadenranken", etc.) sans aucune alation concomitante, et des plantes à pétioles ailés sans défoliarisation apicale (Aurantiées, *Swartzia*, etc.).

Cette défoliarisation apicale a été considérée par Arber (1950) comme "a process of inhibition of the primary apical region of the phyllome", ce qui nous semble parfaitement exact, littéralement au moins, car elle entend par là une "subor-

¹ Du latin *angustus* = étroit, effilé.



362, feuilles du *Dilobeia Thouarsii* Roem. et Schult.

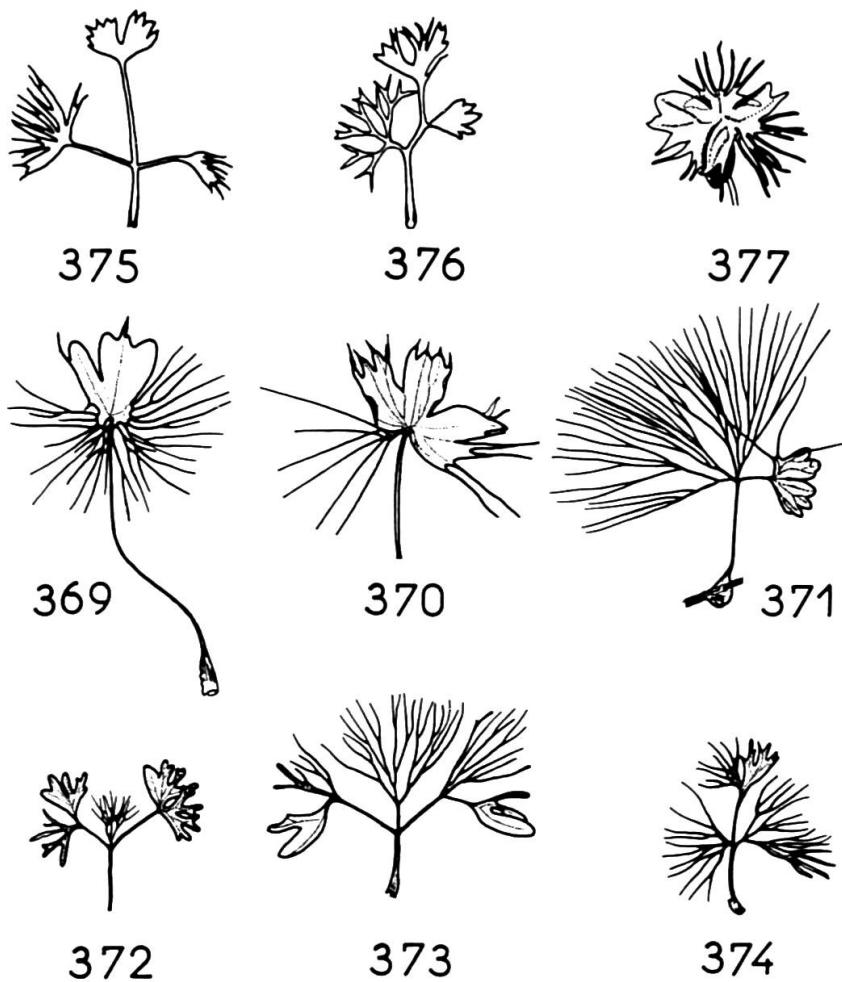


Exemples d'angustation

363, *Petroselinum sativum* L.; 364, *Oenanthe pimpinelloides* L.; 365, *Tourrettia lappacea* Willd.; 366, *Clematis ceylanica* Poir.; 367, *Corydalis claviculata* DC.; 368, "Erläuterung der Rankenbildung an Fiederblättern", d'après Troll (1939).

dination of the [leaf] apex to its own lateral shoots", c'est-à-dire la fission comme nous l'avons définie, et n'envisage pas que les phénomènes d'angustation rentrent dans le même cadre. De même son interprétation de la défoliarisation des feuilles aquatiques par ce mécanisme nous paraît mal fondée.

Examinons, en effet, quelques feuilles de renoncules de la section *Batrachium* (fig. 369-377), feuilles intermédiaires entre les feuilles aériennes hyperfoliarisées et en lame, et les feuilles aquatiques en lanières. On constate que la taille du lobe médian n'est aucunement affectée par la défoliarisation, contrairement à l'interprétation d'Arber. Ces feuilles montrent également le caractère basipète de la défoliarisation qui fait apparaître une nervation "pseudo-dichotome" au sens de Troll. Les feuilles laciniées des *Batrachium* ne sont pas des feuilles de morphologie primitive, qui seraient touchées par une hyperfoliarisation (palmure, plus formation de la



Feuilles semi-aquatiques de diverses renoncules
 369-371, *R. aquatilis* L.; 372, *R. radians* Revel.; 373, *R. Baudotii* Godr.; 374, *R. radians* Revel.;
 375-377, *R. aquatilis* L. (d'après Glück 1924, Nozeran in Emberger 1953a et Troll 1939).

“minor venation”) pour donner les feuilles aériennes; ce sont des feuilles aériennes secondairement en contact avec le milieu aquatique et qui se défoliarisent de façon basipète. La position des zones “palmées” des feuilles de transition le prouve manifestement. Nous considérons donc les feuilles aquatiques des “*Batrachium*”, non comme afoliarisées, mais comme défoliarisées.

On peut s’interroger sur le mode de défoliarisation des frondes filicéennes. Nous n’en avons pas fait une étude spéciale, mais il est certain qu’il y existe une angustation apicale (*Asplenium subintegrum* C. Chr., etc.) parfois liée à la présence d’une zone sporangifère (*Belvisia spicata* Mirb., etc.)¹. Nous voulons simplement signaler l’existence, dans certaines fougères hybrides, de zones ressemblant superficiellement à des zones défoliarisées. Une étude en a été faite par W. H. Wagner (1962); ces cas n’ont rien à voir avec une défoliarisation, ni une afoliarisation.

2.2.4. *Conclusions*

Le contenu de ce chapitre concernait un ensemble de phénomènes dynamiques déterminant la forme foliaire au cours de la phylogénèse. Après la foliarisation, qui donne des “tiges-feuilles” à symétrie bilatérale, intervient l’hyperfoliarisation, palmure à répétition.

Cette hyperfoliarisation est toujours basipète, le cas des *Trevesia* où elle est apparemment basifuge ayant été discuté. Elle s’accompagne obligatoirement, dans les Angiospermes, de l’apparition d’une “minor venation”, dont nous avions déjà signalé les particularités, et entraîne d’importantes modifications des corrélations intrafoliaires. Dans sa marche basipète, elle entraîne certaines formes d’alation du rachis, avec ou sans déplacement de métamères latéraux, tout au moins dans les feuilles des groupes III et IV.

D’autres formes d’alation du rachis, du pétiole et de l’hypopodium existent, une fois écartés les cas de pseudo-alation (feuilles graminiformes). Deux cas principaux se présentent: ou l’alation intéresse un territoire interne aux faisceaux pétiolaires ou hypopodiaux habituels (*Lathyrus*, *Daviesia*, etc.), ce qui est plus une laminarisation qu’une véritable alation; ou il y a formation d’ailes à l’extérieur des faisceaux habituels (*Zanthoxylum*, *Mutisia*, *Crotalaria*, etc.). Indépendamment de ces modes, il apparaît toujours une minor venation, qui peut revêtir plusieurs aspects, réticulation en apparence désordonnée, réseau à mailles allongées ou nervation “parallèle”.

Il se pourrait que cette alation soit liée à la défoliarisation apicale, mais il n’en existe aucune preuve certaine. La défoliarisation, elle aussi basipète dans tous les cas (des exceptions apparentes ont été discutées), revêt la forme d’une fission ou d’une angustation. Elle ne concerne, tout comme les diverses sortes d’alation, que les feuilles des groupes III et IV.

¹ Les figures 1471 et 1472 de Troll (1939) donnent à penser que le *Platycerium grande* J. Sm. aurait un début de fission. En réalité cette espèce a un sore situé “entre les deux divisions primordiales” (Tardieu-Blot et Christensen 1941), et il pourrait s’agir de quelque chose de comparable à ce que nous avons vu dans le *Botrychium Lunaria*.

Remarquons, enfin, que le sens basipète de ces phénomènes morphologiques n'impose pas qu'il en soit de même en ce qui concerne leur réalisation morphogénétique. Une feuille acroscope d'*Achillea filipendulina* Lam. ou de *Cenia turbinata* Pers., c'est-à-dire morphogénétiquement acropète, montre fort nettement une hyperfoliarisation basipète (voir Müllerott 1940: fig. 22).

2.3. Une voie évolutive de la feuille des Dicotylédones

A la fin du chapitre 2.1. nous avons été amené à conclure que la “feuille morphologiquement primitive” des Angiospermes est très vraisemblablement un système trichotome, en tout cas un système monopodial, muni de feuillettes, qui subit une pseudo-dichotomisation morphologiquement secondaire. Une telle conception paraît différer notablement de la “Telom-Theorie”, ou de la notion de mériphyte de Lignier (1911b), qui propose un ensemble d’axes dichotomes nus comme élément primordial de la feuille. Les arguments morphologiques de la théorie des télomes ont déjà été examinés, il nous reste à étudier ses arguments paléobotaniques¹.

2.3.1. *De certaines plantes de l'ère primaire*

La théorie des télomes s’appuie sur l’existence, au dévonien, de végétaux vascularisés à ramification dichotome; Zimmermann (1965) cite: *Rhynia*, *Hicklingia*, *Horneophyton*, *Hedeia corymbosa* Cookson, *Zosterophyllum rhenanum* Kräusel et Weyl. et *Yarravia oblonga* Lang et Cookson. Il y ajoute la structure actuelle des Psilotales et, à propos des Filicales, le *Stauropteris oldhamia* Binney et le *Botryopteris trisecta* Mam. et Andr.

Exammons ces cas. *Hicklingia* est connu par deux espèces, *H. Edwardii* K. et L. et *H. erecta* Kräusel et Weyl. La première “est basée sur un seul spécimen”, et la seconde est “médiocrement conservée et les auteurs (la) rapportent à l’*Hicklingia* avec quelques réserves” (Høeg 1967). La figure de Zimmermann lui-même (1959: fig. 66) montre l’existence de dichotomies, mais aussi de trichotomies et de ramifications monopodiales. L’*Horneophyton Lignieri* Bargh. et Darrah (ce genre est monospécifique) a une ramification aérienne dichotome, son “rhizome” (ou son “gamétophyte” selon Merker 1961) est trilobé, “avec une tige partant de chaque lobe” (Høeg 1967). L’*Hedeia corymbosa* Cookson n’est connu que par ses extrémités sporangifères, dichotomes aux extrémités, mais dont l’antépénultième division est très variable, pouvant comprendre jusqu’à 5 rameaux divergeant du même point. La représentation qu’en donnent Gothan et Weyland (1964) montre une trichotomie

¹ Nous ferons une comparaison avec les théories “phyllorhiziennes” au paragraphe 2.3.2.

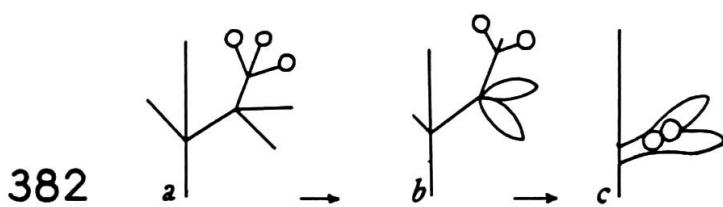
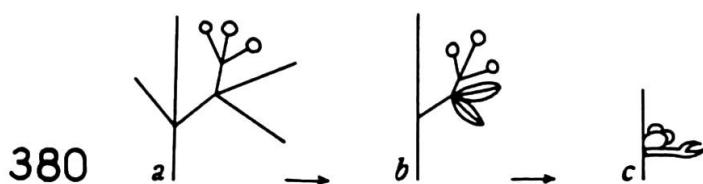
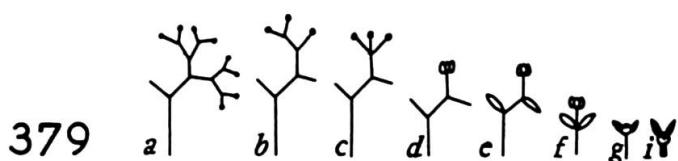
à ce niveau. Le *Zosterophyllum rhenanum* Kräusel et Weyl. a des ramifications en fourche ou en H selon un type particulier. Leur vascularisation, telle qu'elle est figurée par Walton (1964), est trichotome. Le *Yarravia oblonga* Lang et Cookson, dont on ignore la partie végétative, comme les autres espèces de ce genre, a une fructification radiale à 5 ou 6 sporanges. Quant au *Stauropteris oldhamia* Binney et au *Botryopteris trisecta* Mam. et Andr., ils montrent manifestement (Zimmermann 1965: fig. 74 et 75) une ramification trichotome, expliquée par cet auteur comme résultant de la "Reduktion" de deux dichotomies. Lemoigne (1969) affirme que la ramification du gamétophyte du *Rhynia Gwynne-Vaughanii* n'a rien de dichotome, mais est une bifurcation inégale ou une trifurcation.

On le voit, les exemples donnés à l'appui de la théorie des télomes ne marquent pas toute la netteté souhaitable. Il nous a paru intéressant de reprendre la question en étudiant les Psilophytales de la base du dévonien. Nous avons alors noté, en dehors d'indiscutables cas de ramifications d'aspect dichotomique, quelques faits intéressants. Le *Psilophyton princeps* Dawson peut avoir un "bourgeon axillaire" dans le sinus de ses dichotomies (Stockmans 1940). Il en est de même pour le *Psilophyton rectissimum* Høeg (Høeg 1942) et dans les Marioptéridacées du carbonifère. Dans le gisement de Gaspé, en mélange avec les *Psilophyton*, existe le *Trimerophyton robustius* Hopping. C'est une plante parfaitement trichotome, à l'exception des deux ramifications distales qui sont d'aspect dichotome.

Il est bien tentant de faire un parallèle entre ce que nous voyons dans les Psilophytales et ce que nous avons vu dans les Podostemacées. Nous avons montré, dans les *Inversodicraea*, comment une trichotomie primitive est transformée par pseudo-dichotomisation basipète. Ici, du *Trimerophyton robustius* aux *Psilophyton* "dichotomes", en passant par les *Psilophyton princeps* et *rectissimum*, dont le "bourgeon axillaire" nous semble bien être un troisième rameau non développé, nous aurions une évolution comparable. La chronologie ne s'y oppose pas.

D'autres espèces dévonniennes, habituellement appelées "dichotomes", ont des organes axillaires des dichotomies; le genre *Hostimella* est caractérisé par "un épaississement ovale juste au-dessous du sommet d'un angle raméal", parfois remplacé par un rameau (Heard 1927; Lang et Cookson 1930, Høeg 1964). C'est un genre de forme comprenant probablement des fougères primitives dévonniennes. Les *Gosslingia*, de même, ont "au-dessous des points de divisions, des organes axillaires, mais sur un côté seulement". Ce sont des Psilophytes dévoniens. Dans les Hyéniales, elles aussi dévonniennes, les sporangiophores de *Hyenia* et d'*Evostachya*, jadis crus dichotomes, ont en réalité une ramification trichotome (Leclercq 1957 et 1961). La tige des *Calamophyton* est monopodiale, ou trichotome, à sa base; les dichotomies n'apparaissent qu'à ses extrémités distales. Ces plantes sont probablement les ancêtres des Sphénophytes et des Noeggérathiophytes (Boureau 1964).

Le *Diplopterygium affine* L. et H. (cf. Gothan et Weyland 1964: fig. 66), fougère du carbonifère inférieur, a une ramification comparable, très proche de celle d'un *Botrychium* dont la branche médiane serait constamment développée. Il en est de même pour le *Tetraxylopteris Schmidtii* Beck, considéré comme un précurseur des Ptéridospermes (Beck 1957). Quant à certaines Ankyroptéridacées, elles se ramifient "avec production de rameaux axillaires;... cependant ces rameaux axillaires ne sont, en réalité, pas homologues de rameaux axillaires de Phanérogames, car l'organe axillant n'est pas une feuille, mais un "axe" (Emberger 1968). Il s'agit, évidemment, d'un système axial trichotome. Les Bennettiales montrent aussi de nombreux exemples de ramifications trichotomes (*Williamsoniella*, *Wielandiella*, etc).



Schémas interprétatifs de l'évolution de l'ensemble sporangifères des Psilotacées:
 378-380, *Psilotum*: 378, schéma de Lam; 379, schéma d'Emberger; 380, schéma que nous proposons; 381-382, *Tmesipteris*: 381, schéma de Lam; 382, schéma que nous proposons.

En ce qui concerne le mode de ramification, nous voyons que les flores dévonienennes ne s'opposent pas à ce qu'il soit trichotome, ou monopodial, pas plus qu'à ce qu'il soit dichotome. Qu'en est-il de l'autre argument de Zimmermann, la structure sporangifère des Psilotales¹.

Deux interprétations "télomniennes" voisines en ont été données, par Emberger (1944 et 1960) et par Lam (1952). Pour Emberger, l'appareil sporangifère du *Psilotum* résulte d'un ensemble 4 fois dichotome (fig. 379a) dont un télome fertile disparaît (fig. 379b, c). Ensuite interviennent un regroupement des sporanges, une foliarisation de deux zones latérales, l'une homologue d'un ensemble à 4 télomes terminaux, l'autre homologue d'un ensemble à 8 télomes terminaux. Une ultime contraction avec disparition d'un entre-feuille amène à la structure actuelle.

Pour Lam (1952), la structure de départ est deux fois dichotome seulement (fig. 378a), mais possède un "télome fertile surnuméraire" (fléché) dont on voit mal comment il s'insère dans la ramification. Ensuite, n'entrent en jeu qu'une condensation et une foliarisation des télomes stériles.

Ces deux mécanismes semblent prouvés par beaucoup d'autres exemples et il ne paraît pas nécessaire de les mettre en doute. Par contre, on peut être surpris que les deux parties de la fronde axillante n'aient pas une valeur identique et de la disparition d'un des deux télomes d'une dichotomie (Emberger), ou de l'existence d'un "télome supplémentaire" (Lam).

Si nous partons d'une structure trichotome (fig. 380a), n'interviennent que la foliarisation des télomes stériles et une condensation. De même, une ramification primitivement trichotome permet d'expliquer la région sporangifère du *Tmesipteris*, une pseudo-dichotomisation de la région fertile étant cependant nécessaire au cours de la phylogénèse (fig. 382). Dans ce cas, le schéma, au départ dichotome, de Lam pourrait sembler plus vraisemblable. En réalité (cf. Eames 1936), la vascularisation de cette région se fait, dans la plante actuelle, d'abord par une trichotomie, puis dans la "sporangium partition" il y a une dichotomie. Cette région fertile est homologue de chacune des branches de la "fronde axillaire", et non pas de cette fronde en entier, comme le suppose l'interprétation de Lam. On remarquera aussi qu'il existe parfois des synanges à trois "loculi" (cf. Bower 1935: fig. 86) dont le schéma de Lam ne peut donner d'explication convaincante. Celui que nous proposons y trouve confirmation.

En somme, la structure de la zone sporangifère des Psilotales actuelles s'explique au mieux par une ramification initiale trichotome, un système dichotomique semblant peu vraisemblable. Notre interprétation s'accorde, également, avec les cas tératologiques signalés par Rouffa (1967).

On remarquera aussi comme le schéma "de l'origine des Cordaïtes à partir d'un système dichotomique" (Emberger 1968: fig. 562) aboutit à une étamine à 4 anthères, alors qu'en réalité elle en possède 6, comme le représente d'ailleurs la fig. 560 de cet auteur. Son origine paraît, bien plus vraisemblablement, due à un système trichotome.

L'autre point que nous avons à examiner est la primauté possible d'"axes" à feuillettes par rapport aux axes "nus" que sont les télomes. Disons dès le départ que nous n'étudions pas ici l'"Emergenztheorie" (ce que nous ferons au paragraphe 2.4.).

¹ On notera, à ce sujet, qu'un important travail de Bierhorst (1969), le spécialiste des Psilotales, conclut qu'il s'agit de Filicales très primitives (et non de Psilophytales), peut-être apparentées aux Noeggérathiales.

Notons par ailleurs que les feuillettes n'ont pas de vascularisation autre qu'un fin cordon de cellules non lignifiées. Elles ne coïncident pas avec la notion de "microphylle" comme nous l'avons déjà souligné. Il en résulte que des "feuilles" du type *Baragwanathia* ne rentrent pas dans le cadre de cette étude. Il est, aussi, évident que les "microphylles" des lycopodes, les "Lyco-leaves" de Lam (1948), qui résultent probablement d'une réduction secondaire (Grambast et Rosello 1965), sont d'autres organes que les feuillettes, et correspondent à la notion de "telophyll" de Bower (1935). Nous ne les évoquerons pas autrement.

Exammons donc, à nouveau, les Psilophytales, et plus spécialement le *Thursophyton elberfeldense* Høeg. Martens (1950) a bien résumé le fonctionnement de son apex. Après une période phyllogène, où apparaissent des "écailles", il donne progressivement des productions plus aciculaires, qui "se présentent bien comme remplaçant les feuilles à partir d'un certain niveau", et, enfin, ne produit aucun organe appendiculaire. Martens doute que ces protubérances soient des "épines-feuilles, comparables à celle d'un *Berberis*" et pense qu'il s'agit plutôt d'appendices foncièrement différents des feuilles, et comparables aux aiguillons de la Ronce ou du Rosier". Les "écailles" des régions basales n'ont pas de stomates, et aucune vascularisation; ce ne sont pas des feuilles, mais des feuillettes. (Notons que les "Thursophyton-leaves" de Bower englobent aussi des appendices vascularisés qui n'existent pas dans le genre *Thursophyton*.) A ces feuillettes, succèdent ontogénétiquement des protubérances épineuses à apex glandularisé, puis une dénudation des rameaux. Les "poils" à base renflée, en disposition spiralée, des rameaux proximaux du *T. vahlbergianum* Kräusel et Weyl., comme les "feuilles piliformes" du *T. sibiricum* Ananiev, sont homologues des appendices du *T. elberfeldense* Høeg, et donc de feuillettes.

On rencontre des appendices semblables dans plusieurs autres Rhyniales et Psilophytales, les *Taeniocrada dubia* Kräusel et Weyl., *Gosslingia breconensis* Heard, *Psilophyton princeps* Dawson, *P. Goldschmidtii* Halle (sur la région proximale des rameaux, la distale étant nue), *P. pubescens* Kräusel et Weyl., *P. arcticum* Høeg (avec un "faisceau central" non vascularisé, cf. Leclercq 1954), *Psilodendron spinulosum* Høeg, *P. sibiricum* Lepikhina, et le genre de forme *Psilophytites* Høeg.

Seul l'*Asteroxylon Mackiei* Kidston et Lange possède des faisceaux "se terminant dans le cortex externe" vers la base des feuilles. On a beaucoup discuté leur valeur; s'agit-il d'un stade médian d'une série devant arriver à la feuille vascularisée, ou d'un stade régressif vers une feuille non vascularisée ? La récente découverte par Lyon (1964) de la véritable partie fertile de la plante pourrait amener à une autre interprétation. Dans cette zone, possédant des "feuilles sans nervures", "le tissu vasculaire semble se composer essentiellement des faisceaux des sporanges (Høeg 1967); il n'est pas impossible de supposer, à titre hypothétique, que les faisceaux de la région stérile sont ceux de sporanges non développés, et non pas à valeur "foliaire". Le fait que "le cordon émis n'a pas encore la symétrie bilatérale foliaire" (Emberger 1968) viendrait à l'appui de cette interprétation.

Quoi qu'il en soit de ce point particulier — l'*Asteroxylon* "est, à plus d'un égard, la plante la plus hautement organisée parmi les Psilophytes" (Høeg 1967) et, peut-être, apparentée aux Lycopoides (cf. Banks 1965) — l'existence de feuillettes dès le dévonien ne peut être mise en doute. Les "axes" à feuillettes sont aussi anciens que ceux nus.

D'après les seules données de la paléobotanique, nous voyons donc qu'il est aussi probable que les plantes primitives aient eu des axes trichotomes à feuillettes

que des axes dichotomes nus; ce que nous avons exposé, d'après les végétaux actuels, dans le chapitre 2.1. notamment, nous incite à admettre, après Greguss (1961) et Stewart (1964), que la ramification trichotome (ou, au moins, la ramification monopodiale) est la plus ancienne, et, après Eggert (1961), que l'"occurrence of microphylls on the entire branching systems of plants lacking clearly delimited stems and megaphyll is regarded as primitive" — en précisant que nous n'envisageons ici que le cas des feuillettes. Nous prenons donc, pour l'instant, comme point de départ de la feuille angiospermienne, la notion de "prométamère", axe trichotome à feuillettes. Une telle structure existe actuellement dans le *Tristicha trifaria* Spreng. (fig. 262); cette espèce, par ses caractères anatomiques et sa répartition phytogéographique, est certainement d'une ancienneté considérable, ainsi qu'Engler (1926) l'avait déjà indiqué. L'étude des Podostemacées faite par Schnell (1967) l'amène, de même, à conclure: "on est en droit de supposer que des plantes aquatiques ont existé dès les origines des Angiospermes, et même bien avant. Ces lignées hydrophytiques anciennes auraient-elles toutes disparu sans avoir de descendance jusqu'à notre époque ? ... les Podostemacées ne seraient-elles pas issues de telles lignées aquatiques très anciennes — elles-mêmes soit dérivées de groupes terrestres fort anciens, soit même originellement aquatiques et descendant directement des hydrophytes que l'on imagine généralement avoir été à l'origine des flores terrestres ? ..."

On notera que la notion de "prométamère", "axe" portant trois rangées de feuillettes remarquablement semblables aux "feuilles" des Muscinées (comparer les fig. 254-259 et les fig. données par Pottier 1920), est voisine de ce que l'on suppose être le type morphologique de l'ancêtre des Bryophytes (cf. Chadefaud 1960 et Mehra 1957), et peut être rapprochée des algues du type rhodoméloïde (Chadefaud 1952). On remarquera que la "racine" plagiotope apparaissant à la base de la plantule des Podostemacées, "racine" portant des bourgeons et des "haptères", est, physionomiquement au moins, comparable au "cladome-fils endogène, transformé en stolon" porteur de drageons et d'appendices de fixation des *Polysiphonia* (cf. Chadefaud 1960: fig. 100 et Troll 1939: fig. 1840, II et 2006). Les pigments des Podostemacées seraient, également, à étudier (ce qui nécessite des récoltes fraîches suffisantes !); Weddel (1872) en a souligné la couleur: "le fleuve semblait... couler sur un tapis de roses".

2.3.2. L'évolution des prométamères

Le premier stade évolutif des prométamères a été, soit leur dénudation — la disparition des feuillettes — soit leur dichotomisation. Nous avons vu ces deux mécanismes dans le genre *Inversodicraea* (fig. 277-278). Il est difficile de savoir lequel est le plus primitif; dans l'*I. Abbayesii* Tayl. la dichotomisation précède la dénudation des deux rameaux favorisés, alors que le rameau qui se réduit a perdu ses "microphylls"; dans l'*I. Schlechteri* Engl. il n'existe plus de feuillettes alors que les rameaux sont presque tous trichotomes, seuls les plus distaux ayant été dichotomisés. Dans les *Tristicha* (fig. 262-265) la dénudation ne semble pas intervenir alors que la dichotomisation joue précocement.

Une telle dénudation est très nette dans les plantes dévonniennes; comme dans les Podostemacées, elle est basipète. Ce sont les rameaux distaux de l'axe aérien du *Thursophyton elberfeldense* Höeg qui sont dénudés, tout comme ceux du *T. vahlbergianum* Kräusel et Weyl. et du *Psilophyton Goldschmidtii* Halle.

Les Rhyniales dénudées, comme le *Taenioocrada dubia* Kr. et W. qui a "dans les parties inférieures... des épines serrées contre la tige,... clairsemées dans la partie supérieure" (Höeg 1967), le sont secondairement.

Il n'est pas impossible que les "poils écailleux" des fougères soient apparentés aux feuillettes, ainsi qu'il a déjà été suggéré par Bower (1935), et dans le *Rhipidopteris peltata*, la disparition des "écailles" dans la région supérieure de la fronde évoquerait le même phénomène. Il en est de même dans l'*Actiniopteris australis* (L. f.) Link. On sait que, d'une façon générale, ces "écailles" sont beaucoup plus abondantes à la base des frondes qu'au sommet.

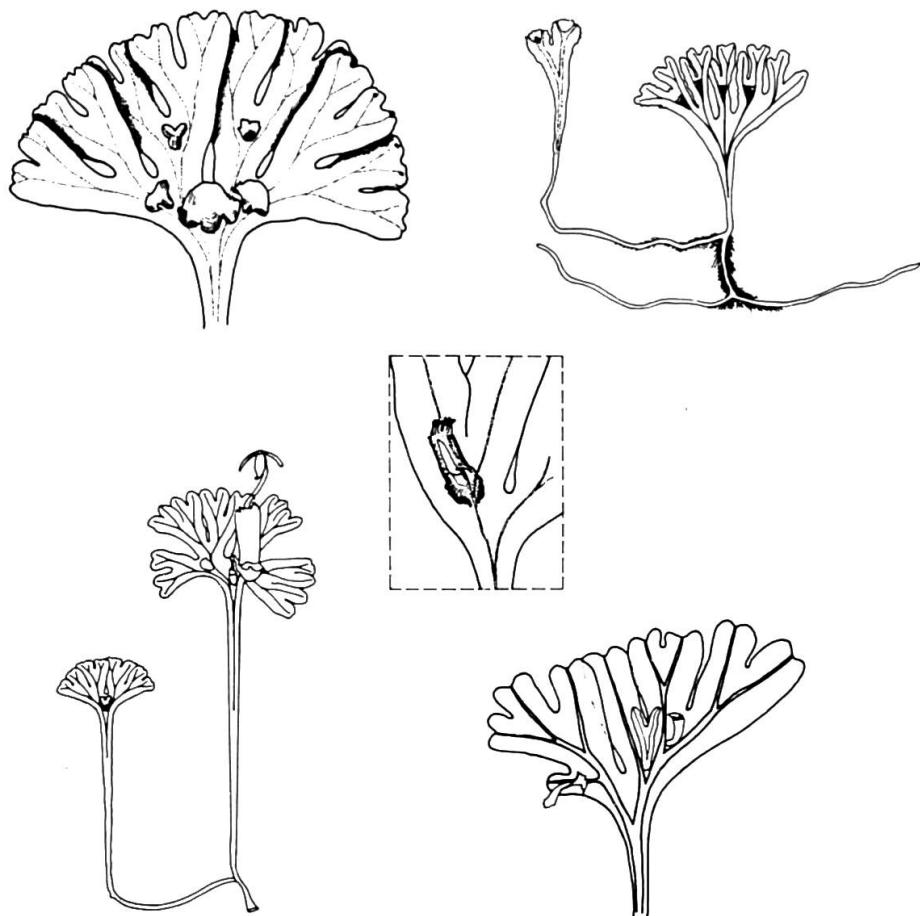
La dichotomisation, elle aussi, est basipète dans les Podostemacées. Dans les Rhyniales on constate que ce sont essentiellement les rameaux terminaux qui ont cet aspect dichotome, les régions basales l'ayant beaucoup moins (*Rhynia*, *Taenioocrada*, *Zosterophyllum*, etc.) tout comme dans les Psilotales (*Psilophyton*, *Trimerophyton*, *Gosslingia*, etc.). En ce qui concerne les *Inversodicraea*, elle est aussi planation, mettant les "tiges-feuilles" dans un plan unique. Dans les Psilotes, elle n'a pas ce caractère, mais correspond à la "cruciat dichotome Verzweigung" de Zimmermann (1965). L'existence des structures axillaires de nervures permettrait de penser qu'elle est du type "flabellat" dans les archéotypes des feuilles angiospermiennes habituelles, la lame unissant les deux branches favorisées des trichotomies successives laissant toujours du même côté du limbe la branche réduite.

Nous avons montré que dans les feuilles des Angiospermes, évoluées, il s'agit d'une pseudo-dichotomisation, donnant une "pseudo-dichotomie" au sens de Troll, c'est-à-dire une structure mimétique d'une véritable dichotomie. Il en est de même dans ce que nous avons traité de "dichotomie" au cours de ce chapitre; cette "dichotomie", en effet, est secondaire à un autre type de ramification. Une véritable dichotomie, comme Martens (1952) l'a souligné, implique "la division préalable de l'apicale dans un sens contraire à celui de toutes les divisions précédentes et suivie de la reprise immédiate des divisions de type normal", et par là-même l'existence d'une seule cellule apicale, ce qui n'est pas le cas des Angiospermes actuelles. De véritables dichotomisations fonctionnent, sans nul doute, dans les algues fucoïdes des Phéophycées et dans les Hépatiques thalloïdes; ailleurs, et en tous cas dans les Angiospermes, il s'agit de pseudo-dichotomisations.

Notons que dans les Metzgériales qui, d'après Chadefaud (1960), "nous donnent une image de ce qu'a pu être l'évolution de l'ensemble des Cormophytes", et ont des caractères archaïques, le genre *Hymenophytum* présente une ramification trichotome à la base, puis dichotome (fig. 383), très semblable à celle de l'*Inversodicraea Schlechteri* Engl. (fig. 278c) (la feuille phyllidienne des Metzgériales feuillées est pratiquement identique à une feuillette y compris par son insertion oblique). Dans les Meesiacées, l'*Amblyodon dealbatus* P. B. a une ramification trichotome, avec une branche de chaque trichotomie très courte (cf. Ruhland 1924: fig. 66). Parmi les Ptéridophytes, le *Trichomanes proliferum* Bl. étudié par Bell (1960) présente "a number of meristematic areas... on the main rachis and the larger rachides of the lamina", en réalité en position axillaire de nervures. Ces méristèmes peuvent rester dormants ou se développer "to form another lamina". Il s'agit d'organes homologues des domaties, ou des "pousses" axillaires de nervure. On sait

qu'habituellement, la ramifications des *Trichomanes* est dichotome (ou pennée pour les grandes formes), et non pas trichotome comme dans ce cas.

Les pseudo-dichotomisations peuvent affecter un système de "tiges-feuilles" du type *Inversodicraea*, ou un ensemble auparavant foliarisé (Protacées, etc.). Il est évident que la pseudo-dichotomisation est intervenue plusieurs fois au cours de l'évolution angiospermienne, et toujours de façon basipète. Bien entendu, la dénudation n'a agi qu'une seule fois, approximativement en même temps que la première pseudo-dichotomisation. Le processus d'"Übergipfelung" décrit par Zimmermann n'en perd pas pour autant sa réalité, donnant à partir de chaque stade pseudo-dichotomique, mimétique morphologiquement d'une véritable dichotomie, un stade "pseudo-monopodial", mimétique du stade monopodial (ou trichotome)



383

383, "thalle" de divers spécimens d'*Hymenophytum* (Metzgériales), d'après Goebel.

primitif. Il existe un complexe de mécanismes dynamiques, produisant cycliquement une forme "dichotome" et une forme "monopodiale", formes dérivées d'un premier état, lui véritablement monopodial (ou trichotome). Ces mécanismes sont basipètes.

C'est sur le stade initial dénudé, monopodial, trichotome ou pseudo-dichotome qu'agit la foliarisation qui en fait de véritables métamères. La thalloïdisation, au contraire, semble s'adresser à des "axes" non encore dénudés, ce qui laisse des feuillettes à la surface du thalle, ou ce sont ces feuillettes mêmes qui, par leur cohésion, forment le thalle (cf. Mehra 1957, pour les Marchantiales). Dans le *Schistostega pennata* (Hedw.) Hook. et Tayl., Bryophyte très évolué, "les feuilles se soudent avec la tige pour former une unité structurale nouvelle" (Augier 1966), alors que la plantule de cette espèce a des feuillettes libres (cf. Goebel 1913: fig. 437). Il ne semble pas impossible que les "Kiemenblattbüschel" du *Lawia zeylanica* Tul., dont la tige est thalloïde (dans la plupart des autres Podostemacées, c'est la "racine" qui l'est), soient des feuillettes sur des "pousses à croissance limitée" non incluses dans le plan du thalle.

L'Ordre incertae sedis des Palaeophyllales, "plantes paléozoïques à grandes feuilles en éventail, à nervures ramifiées, et sans nervure centrale" (Høeg 1967), est très énigmatique. Ces "feuilles" sont "en faisceau" et divergent d'une base qui n'est pas connue. Anatomiquement, on note la présence "de corpuscules hyalins, arrondis, de 2 à 6 μ de diamètre" à la surface du limbe. Bien évidemment, ces "feuilles" permettent d'assurer l'existence d'une hyperfoliarisation dès le dévonien inférieur. On est frappé par la ressemblance phystionomique qu'elles présentent avec certaines Podostemacées actuelles, ces dernières ayant des glomérules de silice dans leur épiderme. De même, les "nervures composées de tubes de largeur régulière, d'environ 15-20 μ ", des *Platyphyllum* évoquent la structure des nervures des *Martynia* actuels, à trachéides faiblement lignifiées.

Nous avons vu les divers aspects de l'hyperfoliarisation. Outre la palmure du limbe, elle entraîne d'importantes modifications des corrélations entre prométamères et l'apparition d'une "minor venation". Cette dernière n'a aucune valeur phylogénétique et ne correspond pas, comme nous l'avons montré, à l'innervation d'anciens prométamères. Cette hyperfoliarisation intervient sur les feuilles du groupe I (*Cochlearia*, etc.), et à l'intérieur des groupes II, III et IV, de façon basipète. Typologiquement, il apparaît certain que l'on peut interpréter une feuille du groupe IV comme formée par l'équivalent de plusieurs feuilles du groupe III elles-mêmes composées d'homologues d'une feuille du groupe II, constituées, elles, par des territoires équivalents à une feuille du groupe I. Le passage entre ces divers groupes se ferait alors, morphogénétiquement, par hyperfoliarisation. Il convient de remarquer qu'à l'intérieur d'un même groupe, l'hyperfoliarisation, qui conduit d'une feuille "composée" à une feuille "simple", entraîne aussi la perte de la caducité des folioles, ce que de Candolle avait bien vu, dès 1827. Il paraît vraisemblable qu'un mécanisme semblable permet de passer phylogénétiquement d'un ensemble de folioles du groupe *N* à une feuille du groupe *N+1*. On ne manquera pas de noter que certaines branches plagiotropes actuelles ont "la majorité des caractéristiques classiques de la feuille composée: dorsiventralité, caducité, croissance limitée, stérilité axillaire des folioles... jusqu'à une bilatéralité vasculaire du rachis de ces feuilles, si fugace soit-elle" (Roux 1966). L'hyperfoliarisation semble donc suivre, dans sa marche basipète la foliarisation, dont le niveau de base se marque nettement par le point de caducité, caractéristique disparaissant avec l'hyperfoliarisation.

Il existe des cycles successifs d'hyperfoliarisation, parallèles aux cycles de "pseudo-dichotomisation" et de "pseudo-monopodisation". Quels sont les rapports de ces deux mécanismes dynamiques ? La première hyperfoliarisation peut affecter un système pseudo-monopodial par "Übergipfelung"; les nombreux exemples donnés par Zimmermann, Emberger, etc. en font foi (cf. Zimmermann 1965: fig. 46). Les pseudo-dichotomisations ultérieures (cf. feuille aquatique des *Cabomba*, *Batrachium*, etc.) s'adressent à des ensembles déjà hyperfoliarisés et entraînent une quasi-disparition de cette hyperfoliarisation, notamment de la palmure et de la "minor-venation". Elle n'en subsiste pas moins, par le fait que ces pseudo-dichotomisations ne font pas régresser la feuille d'un groupe *N* à un groupe *N* - 1, ce qui est montré par son ontogenèse d'ordre des divers métamères (cf. Troll 1939: fig. 1454).

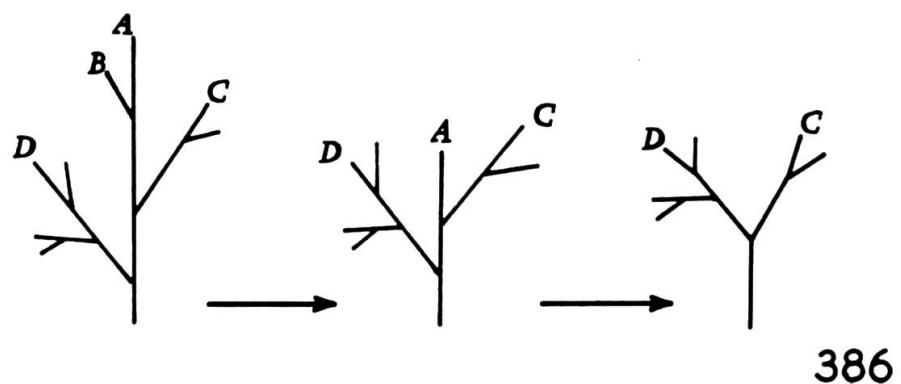
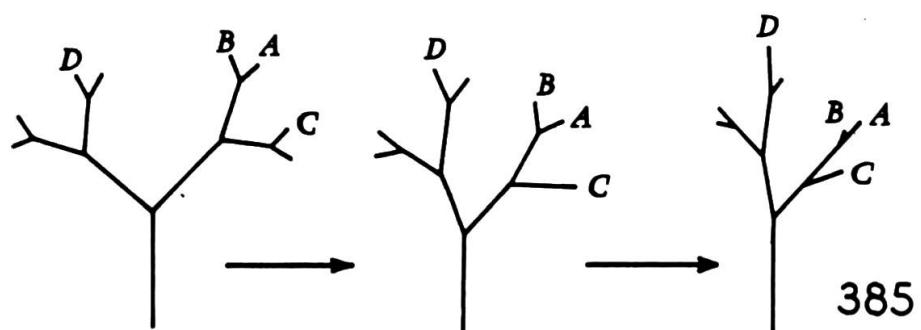
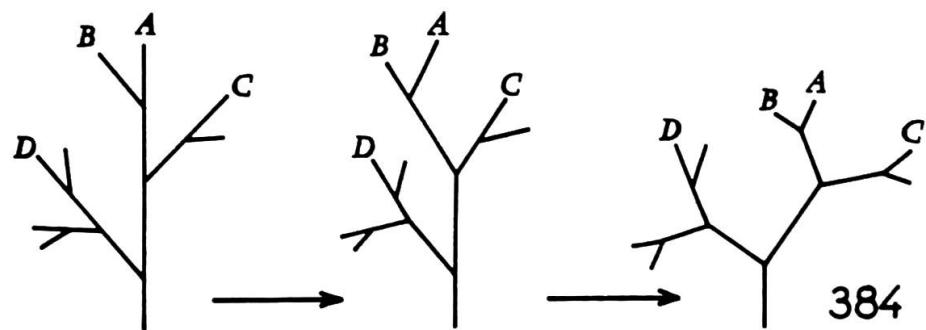
La pseudo-dichotomisation amène à un aspect ressemblant superficiellement à celui provoqué par la fission. Ces phénomènes n'ont cependant rien de comparable. Dans la fission, la branche médiane d'un système monopodial devient minime et finit par disparaître, alors que dans la pseudo-dichotomisation elle est rejetée sur le côté, par "Übergipfelung", et ne disparaît aucunement (fig. 384-386). La fission, tout comme l'angustation, ne paraît, d'ailleurs, intervenir que dans les feuilles des groupes III et IV. C'est dans ces mêmes groupes que l'on voit apparaître l'alation. Cette alation peut être une "laminarisation", extension du territoire interne aux faisceaux mésopodiaux ou hypopodiaux, ou une véritable alation entraînant la création d'ailes en dehors de ces faisceaux. Dans tous les cas, une "minor venation", homologue de celle de l'hyperfoliarisation, l'accompagne.

L'extension du mésopodium en forme de mésolimbe, tout comme le développement hypopodial de certains *Alchemilla*, *Anthyllis*, *Trifolium*, etc., entre dans le cas de l'alation. C'est un phénomène, lui aussi, basipète, y compris dans la formation de sa "minor venation". Il en est de même de l'angustation. Pour que ces phénomènes interviennent, il est nécessaire que deux hyperfoliarisations, au moins, aient eu lieu. L'alation, dans certaines de ses formes (*Mutisia*, *Bossiae*, etc.), tend au remplacement de la véritable feuille par une "néofeuille", composée d'un axe non foliarisé, continuant d'émettre des productions latérales, bordé d'un système hypopodial important. Ce que l'on a nommé "cladode" appartient souvent à cette morphologie. De telles formations ne semblent pas susceptibles, comme les mésolimbes d'ailleurs, de pseudo-dichotomisation (et donc de pseudo-monopodisations ultérieures), ni de défoliarisation.

Dès maintenant, outre la diversité des mécanismes pouvant intervenir dans la confection de la feuille "simple", en réalité à valeur morphologique extrêmement variable, retenons le caractère basipète que revêtent, du point de vue morphologique, ces mécanismes.

La glandularisation intervient aussi dans l'évolution des métamères, mais d'une façon phylogénétiquement provisoire. Un métamère perdant sa capacité d'elongation par croissance apicale a son apex qui se glandularise. Ce phénomène est corrélatif de la foliarisation, dont il n'est probablement qu'une manifestation, dans les feuilles non encore hyperfoliarisées.

L'hyperfoliarisation peut, ensuite, agir sur ces apex glandularisés, et l'on assiste à leur disparition progressive, soit par enveloppement par la palmure résultant de l'hyperfoliarisation (glandes marginales devenant sub-marginales), soit par leur rapprochement, leur fusion (glandes commissurales) et leur disparition dans la lame foliaire. Cette glandularisation, nous l'avons vu, peut affecter des feuilles du groupe I (certains *Saxifraga*), II, III ou IV (*Passiflora*, *Oxalis*, etc.). Elle est donc



384, schéma de la pseudo-dichotomisation; 385, schéma de la pseudo-monopodisation; 386, schéma de la fission.

itérative, comme les autres mécanismes de l'évolution foliaire (dénudation exceptée). On pourrait la qualifier de basipète, puisqu'elle n'agit qu'à l'extrémité des métamères. Dans certains cas, la glandularisation marque cependant l'inhibition de croissance d'un territoire foliaire plus important, lobe d'une feuille du groupe III (cf. Cusset 1964), stipule (*Poinciana regia*) ou feuille tout entière (bractées des Crucifères). Aussi la glandularisation nous semble-t-elle plus un aspect morphologique des mécanismes évolutifs qu'un de ces mécanismes lui-même.

Il nous reste à comparer ces mécanismes avec les "principles of retardation" par lesquels Asama (1960) explique l'évolution de la "leaf form". Ses principes A ("coherent pinna or leaf"), B ("enlarged pinna or leaf"), C ("branching reduction") et I ("whole base attached") sont des traductions évidentes de l'hyperfoliarisation; ses principes G ("intermediate pinnule") et H ("decurrent wing") correspondent à ce que nous avons vu au paragraphe 2.2.1., c'est-à-dire à la "Flügelung" du rachis de Troll (1935), forme d'alation liée à l'hyperfoliarisation. Les principes J ("axial veins") et K ("anastomosed veins") en sont aussi une traduction, encore que nous ne soyons pas certain de la réalité du principe J, ni de celle du principe D ("palmate arrangement") établi sur la feuille des Palmiers, feuille d'un type très particulier. Quant aux principes E ("smaller form") et F ("serration deepening") il ne fait pas de doute que ce ne sont pas des mécanismes phylogénétiques. Ils ont été établis d'après deux formes de localités écologiquement très différentes, et Asama fait un parallèle justifié avec les faits décrits par Bonnier (1895) à propos des plantes alpines. Il s'agit de morphoses "d'adaptation au milieu".

On aura remarqué que, jusqu'à présent, nos comparaisons ont été faites avec les théories "télomienennes" de l'évolution et que nous n'avons pas encore parlé des théories "phyllorhiziennes". C'est que nous n'avons pas abordé les traductions anatomiques des mécanismes morphologiques exposés. Ainsi que Chauveau (1912) l'a indiqué, une structure centrique initiale est remplacée par une "phase excentrique", puis par une phase alterne. Cette modification à caractère basipète, ce dernier parfois masqué par le terme "d'accélération basifuge", nous paraît, soit une conséquence des mécanismes dont nous avons parlé, eux aussi basipètes, soit un mécanisme parallèle à ces derniers. Elle ne s'oppose pas à l'évolution que nous avons décrite. Du point de vue morphologique, la phylle au sens de Chauveau correspond aux stades de développement de nos groupes II, III ou IV, tandis que la "phylle réduite", de Bouvrain (1941) est l'homologue de l'un de nos métamères. Les bases des théories "phyllorhiziennes", essentiellement dynamiques, paraissent pouvoir s'intégrer dans le système évolutif dont nous avons décrit la morphologie.

Notons enfin que l'origine de la feuille angiospermienne, telle que nous venons de l'exposer, à partir d'un ensemble muni de feuillettes, ouvre des perspectives nouvelles en ce qui concerne l'étude des structures apicales. En effet, si une feuille d'Angiosperme correspond à plusieurs prométamères, chacun d'entre eux étant initié (comme nous l'avons vu pour le *Tristicha*) par une cellule initiale, l'initiation de l'ensemble formé par cette feuille implique le fonctionnement de toutes les cellules initiales de ces prométamères. On conçoit alors que l'initiation d'une feuille angiospermienne ne soit possible qu'à partir d'un ensemble cellulaire, le centre génératriceur.

De même, la "composition", plus ou moins importante, de chaque feuille angiospermienne en prométamères pourrait, peut-être, permettre une étude comparative du degré de composition de chaque centre génératriceur lui-même et de dégager, pour les feuilles correspondant au premier groupe d'hyperfoliarisation, un centre génératriceur élémentaire.

2.4. D'autres voies évolutives possibles

Il ne faut pas se dissimuler que la voie évolutive que nous venons de décrire n'a, probablement, pas été la seule. C'est ainsi que les "énations" ont, peut-être, pu se vasculariser, que certaines feuilles ont pu être dichotomes dès l'origine, que l'hyperfoliarisation a pu affecter d'autres ensembles que des systèmes monopodiaux ou "dichotomes". Ce sont des cas relativement isolés et ces voies évolutives n'ont certainement pas été celles de la majorité des angiospermes.

2.4.1. La feuille "par condensation"

Ozenda (1949) estime que le "pétiole" de certaines Araliacées, à structure anatomique de tige, "est peut-être un axe correspondant à la concrescence de plusieurs pétioles à la base d'un limbe surévolué d'origine complexe". De même, Emberger (1952) souligne la ressemblance entre un rameau d'*Alstonia* et une feuille d'*Aesculus*, bien que l'*Alstonia* ait six "folioles" sans impaire. Le "rameau phyllo-morphique" du *Schumanniophyton magnificum* Harms, est mimétique d'une feuille trifoliolée, par avortement d'une feuille de la paire distale et torsion des feuilles dans un même plan (Hallé 1966: tab. 4). Ce rameau phyllo-morphique est caduc à sa base, et à croissance limitée. Dans le cas de l'*Alstonia* comme dans celui du *Schumanniophyton magnificum* Harms, la disparition d'un entre-nœud amène la réalisation d'une structure phyllomimétique.

Hallé compare aussi le rameau du *Duroia aquatica* (Aubl.) Brem. à une feuille composée digitée (l.c.: tab. 9), notamment à celle du *Musanga cecropioides* R. Br. Nous avons observé, sur les feuilles de cette dernière espèce, dans le prolongement du pétiole, des appendices qui n'y sont pas rares. Il s'agit de pièces peltées, en forme de champignons ou rappelant la feuille juvénile de cette espèce, en plus petit bien entendu. On pourrait voir en ces formations un troisième cycle foliaire habituellement inhibé. Dupuy (1964), par action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique sur un *Cyclanthera*, a obtenu l'apparition de "folioles surnuméraires, insérées au sommet du pétiole, au-dessus des folioles normales, et alternant avec elles". De même, Clos (1862) signale une feuille du *Podophyllum peltatum* L. "émettant de sa face supérieure et du centre de cette face un appendice lancéolé, vert..." et compare cette structure à celle de deux cycles floraux superposés.

Ernst (1878) puis Cook (1934) observent, également, une "anomalie" dans le papayer, qui peut être décrite comme "a vertical addition to the leaf, supported by a secondary petiole growing out of the callus of the primary leaf-blade".

Deux observations sont à faire:

- ces "anomalies" affectent des feuilles d'un type évolué, appartenant au groupe IV. Nous n'en avons vu aucun cas indiqué dans des feuilles moins complexes.
- Il est évident que la superposition de deux verticilles foliaires initiaux doit entraîner la formation d'une feuille "paripalmée" (sauf avortement d'une des feuilles initiales, comme dans le *Schumanniophyton*). Il est très possible que les "midribless" feuilles du *Podophyllum peltatum* L. en soient l'expression,

comme celles du *Diphylla cymosa* Michx. Trécul (1853) a souligné les anomalies ontogénétiques de la feuille du *Podophyllum* dont les lobes "naissent circulairement", contrairement à l'ontogenèse basipète habituelle du type pelté. On remarquera que la fig. 82 de Trécul, du début du développement de cette feuille, semble indiquer l'existence de deux verticilles de trois ébauches chacun.

On voit qu'une telle origine de la feuille palmée (puis peltée par hyperfoliarisation) paraît vraisemblable dans certains cas; mais ces cas n'intéressent que des stades évolués de la phylogénèse foliaire, et nous ne pensons pas que le mécanisme de condensation soit intervenu précocement au cours de l'évolution de la feuille des angiospermes, mais, plutôt, qu'il s'agit d'une voie latérale, divergeant de celle décrite auparavant, sensiblement au niveau de la fin de notre groupe III. Il est peut-être apparenté au processus de fission avec lequel il a en commun une réduction de la région foliaire distale.

2.4.2. *La feuille sans "minor venation"*

Deux plantes himalayennes, à position taxonomique très discutée, *Kindgonia uniflora* Balf. et Sm. et *Circeaster agrestis* Maxim. ont, d'après Foster (1959, 1963) qui en a fait une étude exhaustive, une nervation ouverte strictement dichotome, sans "minor venation". La base de la feuille du *Kindgonia*, en réalité, n'a pas une vascularisation dichotome, mais un type de nervation fréquent dans les Ranales, dont Davezac (1957) a montré qu'il dérive d'une trichotomie.

L'absence d'une "minor venation" — les anastomoses que l'on y rencontre sont extrêmement rares et semblent être des "progressive vein-unions, from the ancient patterns of dichotomous venation" — est plus troublante. Nous devons admettre que l'hyperfoliarisation de ces feuilles s'est faite sans apparition d'une minor venation (comme dans les fougères¹ et les Ginkyoales), ce qui est insolite parmi les angiospermes.

Foster pense qu'il peut s'agir d'une "reduction", les anastomoses étant "the last vestiges of an ancestral reticulate pattern". Nous ne le pensons pas, ces anastomoses résultant de l'union des nervures véritables, et non d'une minor venation. Le *Kindgonia* et le *Circeaster* auraient alors un type foliaire très particulier, homologue de celui du *Ginkyo* et de nombreuses espèces fossiles.

2.4.3. *La feuille issue d'énactions*

Mlle Lejal (1966), dans son étude de Lycophytes du Sahara, est amenée à étudier la phylogénèse de leur feuille. Elle signale dans le *Sugambrophyton* des énactions à la base de la tige et des feuilles dichotomes à son sommet, dans le genre

¹ Exception faite du cas des fougères évoluées, que nous avons déjà exposé.

Protolepidodendron une dichotomie dont le niveau sur la feuille est variable, et une trichotomie dans le *Colpodexylon*. Ces "feuilles" n'ont pas de zone d'abscission.

Ces genres dévoniens sont manifestement très anciens, mais ils ne semblent pas avoir eu de descendance directe (cf. Chaloner et Boureau 1967). Nous ne pensons pas qu'il y ait acquisition d'une vascularisation par une énation, ramifications de ce nouvel organe et formation d'une "feuille". L'absence de relations phylogénétiques entre ces genres, en effet, n'autorise pas à établir entre eux une série évolutive certaine. Il nous semble que ces "Lycos-leaves", qui proviendraient de quelque chose de plus ancien, sont des états plus ou moins réduits, la feuille trifurquée du *Colpodexylon* l'étant moins que les "feuilles simples" du *Protolepidodendron*.

Jones et de Jersey (1947), après "a detailed stratigraphical investigation", concluent que les feuilles des *Stenopteris* ont "a trend to increasing complexity of frond type" et ils figurent l'apparition d'une pennation sur des frondes originellement simples, avec une nervation qui se développe simultanément. Du Toit (1927) avait observé, dans le même genre, des formes semblables, mais sans pouvoir en préciser la stratigraphie.

Il paraît bien qu'il y a là une véritable ramification avec acquisition de vascularisation, dans un genre des Corystospermacées. C'est le seul exemple que nous en connaissons. Comme le remarque Chesters (1964), "the Pteridosperms show many angiospermic and gymnospermic characters but this is not necessarily an indication of direct ancestry". Nous aurions tendance à croire (au cas où la stratigraphie a été correctement interprétée par Jones et de Jersey) qu'il s'agit d'une évolution morphologique parallèle à la voie évolutive que nous avons vue.

2.4.4. Conclusions

On le voit, l'existence de voies évolutives autres que celle que nous avons étudiée est certaine. Dans les Corystospermacées, famille à affinités de Pteridospermale, une ramification d'une "fronde simple" initiale pourrait se produire. Les *Kingdonia* et *Circaeaster* ont une hyperfoliarisation sans "minor venation". Certaines feuilles peltées paraissent issues de la condensation de cycles foliaires antérieurement superposés.

Ce dernier cas rentre facilement dans l'évolution que nous avons envisagée. Le premier ne concerne que de loin les angiospermes. Le second, par contre, est plus mystérieux. Il ne semble cependant pas remettre en cause nos conclusions précédentes.

3. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude de certaines feuilles de Dicotylédones nous amène à comprendre la feuille comme un organe essentiellement dynamique, en continue évolution dans ses trois parties, hypopodium, mésopodium et épipodium. La coexistence actuelle de feuilles à des stades évolutifs divers nous a permis de déterminer un certain nombre de mécanismes évolutifs paraissant applicables à la généralité des feuilles de Dicotylédones.

Nous concevons l'origine foliaire, telle qu'elle nous est indiquée par la morphologie comparée et les données paléobotaniques, comme un ensemble monopodial, peut-être trichotome, portant des "microphylles" non issues de "télomes", les "feuillettes", qui existent encore dans des Dicotylédones actuelles. Nous avons nommé ces axes munis de feuillettes, des "prométamères".

L'épipodium, qui fournit le limbe habituel, subit à partir de ce stade primitif une perte des feuillettes (dénudation basipète). Une palmure, l'hyperfoliarisation, accompagnée d'importantes modifications des corrélations intrafoliaires et de l'apparition d'un système de nervilles, d'origine physiologique et non prométamérique, intervient à plusieurs reprises (trois fois au moins dans les feuilles que nous avons étudiées), englobant dans la feuille des axes de plus en plus basaux. L'innervation des prométamères correspond aux nervures du limbe, constituant, avec le territoire qui leur correspond, les métamères. L'importance de ces nervures varie au cours de l'évolution, en ce qui concerne leur taille et leur diamètre.

Dans les feuilles au moins deux fois hyperfoliarisées, il peut y avoir conflit de présence entre le métamère (ou l'ensemble de métamères) terminal et les métamères proximaux; parfois les métamères latéro-basaux deviennent prépondérants (feuilles pleuroplastes de Troll) et il y a réduction de la partie laminaire distale ("fission") pouvant conduire à des feuilles pseudo-composées; parfois les métamères distaux dominent très nettement les autres qui se développent peu ("angustation"). Ces deux mécanismes sont corrélatifs d'une défoliarisation basipète, disparition de la palmure et de la "minor venation".

En ce qui concerne la ramification intrafoliaire, il existe, comme pour l'hyperfoliarisation, une oscillation itérative entre deux formes extrêmes, le monopode et la dichotomie. Elle est généralement planifiée dès que la feuille est hyperfoliarisée, mais il peut subsister des rudiments de ramification dans un plan orthogonal au limbe. Il n'est pas impossible que le bourgeon axillaire de la feuille leur soit apparenté, mais nous n'en avons pas fait l'étude.

Les mésopodium et hypopodium des feuilles évoluées peuvent, eux aussi, subir une hyperfoliarisation mais non itérative (alation). Pour ces deux régions foliaires, que l'hypopodium soit muni ou non de stipules, l'alation affecte soit leur région médiane (laminarisation) soit leurs régions latérales (alation sensu stricto). Elle ne semble pas intéresser simultanément toute leur surface.

Les nervures foliaires ont des valeurs bien différentes:

- *nervures métamériques* de l'épipedium, la trace basipète des plus importantes existant dans le méso- et l'hypopodium;
- *nervures d'origine physiologique* où l'on doit reconnaître: la "minor venation", nervilles liées à l'hyperfoliarisation de n'importe quelle zone de la feuille angiospermienne; les nervures parallèles des mésolimbes; et les "nervures basipètes" des hypopodiums hyperfoliarisés.

Seules les nervures métamériques peuvent avoir des structures axillaires orthogonales; seules, elles peuvent être phyllotomisées.

Un caractère remarquable est commun à cet ensemble de mécanismes: dénudation, foliarisation, hyperfoliarisation, défoliarisation, fission, angustation, apparition des nervures d'origine physiologique sont basipètes.

Une autre remarque s'impose: si, en morphologie comparée, on assiste à une emprise de plus en plus grande de l'épilimbe semblant joindre des régions initialement indépendantes, il est certain que, morphogénétiquement, il s'agit d'une simplification et non d'un phénomène secondairement surajouté. Cette tendance à la syngenèse, qui nous paraît l'un des traits importants de l'évolution foliaire, lui est un caractère commun avec l'évolution de l'appareil inflorescentiel, et, probablement, une des caractéristiques dominantes de l'évolution végétale.

BIBLIOGRAPHIE

- Accorsi, W. R. 1944 et 1946. Contribuição para o estudo biológico e ecológico das Podostemaceae do salto de Piracicaba. *Anais Esc. Super. Agric. "Luiz de Queiroz"* 1: 59-106 et 3: 339-424.
- Acqua, C. 1887. Sulla distribuzione dei fasci fibro-vascolari nel loro decorso dal fusto alla foglia. *Malpighia* 1: 277-282.
- Adamson, R. S. et T. M. Salter, 1950. *Flora of the Cape Peninsula*. (889 p.) Cape Town.
- Airy Shaw, H. K. 1952. On the Dioncophyllaceae, a remarkable new family of flowering plants. *Kew. Bull.* 3: 327-347.
- Arber, A. 1920. *Water-plants; a study of aquatic angiosperms*. (436 p.) Cambridge.
- 1925. *Monocotyledons; a morphological study*. (258 p.) Cambridge.
- 1950. *The natural philosophy of plant form*. (247 p.) Cambridge.
- Asama, K. 1960. Evolution of the leaf form through the ages explained by the successive retardation and neoteny. *Sci. Rep. Tōhoku Univ. ser. 4*, 1960: 252-280.
- Ashby, E. 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf-shape. *New Phytol.* 47: 153-176.
- Astaix, 1841. *Essai sur la théorie des stipules*. (Thèse, 25 p.) Paris.
- Aublet, J. B. C. F. 1775. *Histoire des plantes de la Guyane française...* 4 vol. (976 + 52 + 160 p., 392 t.) Paris.
- Aubréville, A. 1950. *Flore forestière soudano-guinéenne*. (524 p.) Paris.
- 1959. *La flore forestière de la Côte-d'Ivoire*. 3 vol. (364 + 341 + 321 p.) Paris.
- 1968. Légumineuses-Caesalpinioidées. In: *Flore du Gabon* 15: 1-362.
- Augier, J. 1966. *Flore des bryophytes* (702 p.) Paris.
- Avery, G. S. (1933) Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20: 565-592.
- Baillon, H. 1870. In: *Histoire des plantes* 2: 119. Paris.
- 1882. Développement et structure des feuilles du *Copaifera officinalis*. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* (39): 311-312.
- 1886. Remarques sur l'organisation et les affinités des Podostémonacées. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* (81): 644-648.
- 1890. Observations sur quelques nouveaux types du Congo. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* (109): 868-872.
- Banks, H. P. 1965. Some recent additions to the knowledge of the early land flora. *Phytomorphology* 15: 236-245.
- Barnhart, J. H. 1916. Segregation of genera in Lentibulariaceae. *Mem. New York Bot. Gard.* 6: 39-64.
- Baron, Y., P. Dupuy et P. Gavaudan, 1962. Scyphogenèse mérophylle chez *Gleditschia inermis* et diverses angiospermes en relation avec le stade de développement. *Compt.-Rend. Hebd. Séances Mem. Soc. Biol.* 156: 355-358.
- Bazavluk, V. G. 1936. [Métamorphose des glandes pétiolaires chez les *Prunus*] (en russe). *Sovetsk. Bot.* 1: 81.
- Beck, C. B. 1957. *Tetraxylopteris Schmidtii*, a probably Pteridosperm precursor from the Devonian of New York. *Amer. J. Bot.* 44: 350-367.
- Bell, P. R. 1960. The morphology and cytology of sporogenesis of *Trichomanes proliferum* Bl. *New Phytol.* 59: 53-59.

- Bernhard, F. 1966. Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoïdées (Euphorbiacées). *Mém. Inst. Fondam. Afrique Noire* 75: 67-156.
- Bertrand, C. E. 1881. Définition des membres des plantes vasculaires. *Arch. Bot. Nord France* 1: 5-66.
- Bierhorst, D. W. 1969. On the Stomatopderidaceae (nov. fam.) and the Psilotaceae. *Phytomorphology* 18: 232-268.
- Blake, J. H. 1887. The prickle-pores of *Victoria regia*. *Ann. Bot. (London)* 1: 74-75.
- Blaringhem, L. 1911. *Les transformations brusques des êtres vivants* (353 p.) Paris.
- Bois, D. 1893. In: *Dictionnaire d'Horticulture* 1: 168-169. Paris.
- Boke, N. H. 1940. Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *Amer. J. Bot.* 27: 73-90.
- Bonnier, G. 1895. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 7, 20: 217-360.
- Boodle, L. A. 1920. The mode of origin and the vascular supply of the adventitious leaves of *Cyclamen*. *Ann. Bot. (London)* 34: 431-437.
- Borodin, J. 1870. Ueber den Bau der Blattspitze einiger Wasserpflanzen. *Bot. Zeitung (Berlin)* 28: 841-851.
- Bosc, L. 1816. In: *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle* 3: 327. Paris.
- Boureau, E. (ed.) 1964. *Traité de paléobotanique*. Vol. 3 (540 p.) Paris.
- Bouvrain, G. [1941]. *Recherches ontogéniques sur les Angiospermes dicotylédones*. (Thèse, 276 p.) Paris.
- Bouygues, M. 1900. Sur la polystélie du pétiole du genre *Alchemilla*. *Procès-Verbaux Soc. Linn. Bordeaux* 55: 1-2.
- 1926. Sur l'hétéromorphisme des premières feuilles des bourgeons tronculaires de platane. *Bull. Soc. Linn. Normandie* ser. 7, 9, *Trav. Originaux*: 3-7.
- Bower, F. O. 1884. On the comparative morphology of the leaf in the vascular cryptogams and gymnosperms. *Philos. Trans.* 175: 565-613.
- 1917. On leaf-architecture as illuminated by a study of Pteridophyta. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 51: 657-708.
- 1923 (in 1923-1928:) *The Ferns (Filicales)*. 3 vol. (359 + 344 + 306 p.) Cambridge.
- 1935. *Primitive land plants* (658 p.) London.
- Brenan, J. P. M. 1963. Notes on African Caesalpinoioideae. *Kew Bull.* 17: 197-214.
- Bruchmann, H. 1904. Ueber das Prothallium und die Keimpflanze von *Ophioglossum vulgatum*. *L. Bot. Zeitung (Berlin)* 62, sect. 1: 227-248.
- 1906. Ueber das Prothallium und die Sporenpflanze von *Botrychium Lunaria* Sw. *Flora* 96: 203-230.
- Bugnon, P. 1922. Sur la ramification dichotome dans les cotylédons. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 174: 1194-1196.
- 1926. Aperçu sur l'origine et l'évolution du concept de phyllode. *Assoc. Franç. Avancem. Sci. Conf.* 50: 369-372.
- Buxbaum, F. 1951. Die Grundachse von *Alstroemeria* und die Einheit ihres morphologischen Typus mit dem der echten Liliaceen. *Phytomorphology* 1: 170-184.
- Candolle, A.-P. de, 1813. *Théorie élémentaire de la botanique* (512 p.) Paris.
- 1827. *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*. 2 vol. (558 + 304 p.) Paris.
- Candolle, C. de, 1868. Théorie de la feuille. *Arch. Sci. Phys. Nat.* ser. 2, 32: 32-64.
- Cario, R. 1881. Anatomische Untersuchung von *Tristicha hypnoides* Spreng. *Bot. Zeitung (Berlin)* 39: 25-33, 41-48, 57-64, 73-82.

- Cassini, H. 1816. Observation sur les feuilles du Cardamine pratensis. *J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts* 82: 408.
- Chadefaud, M. 1940. La structure du carpelle selon Troll. *Rev. Sci.* 78: 307-309.
- 1941. La notion d'axes phyllophores: son importance pour l'interprétation de la structure feuillée des plantes vasculaires. *Rev. Sci.* 79: 24-30.
 - 1949. Le sporophyte des plantes supérieures. *Rev. Sci.* 87: 89-112.
 - 1952. La leçon des algues. *Année Biol.* ser. 3, 28: 9-25.
 - 1960. In M. Chadefaud et L. Emberger: *Traité de botanique systématique*. Vol. 1 (1018 p.) Paris.
- Chaloner, W. G. et E. Boureau, 1967. Lycophyta. In E. Boureau (ed): *Traité de paléobotanique* 2: 435-805.
- Chambers, H. S. 1911. The vestigial axillary strands of *Trichomanes javanicum* Bl. *Ann. Bot. (London)* 25: 1037-1043.
- Champagnat, M., G. Morel, P. Chabut et A.-M. Cognet, 1966. Recherches morphologiques et histologiques sur la multiplication végétative de quelques orchidées du genre *Cymbidium*. *Rev. Gén. Bot.* 73: 706-746.
- Chauveaud, G. 1912. Les principaux types de structure des plantes vasculaires considérés comme les états successifs d'un type unique en voie d'évolution. *Actes du III^e Congrès international de Botanique* 2: 13-18. Bruxelles.
- 1921. *La constitution des plantes vasculaires révélées par l'ontogénie*. (155 p.) Paris.
- Chesters, K. I. M. 1964. Fossil plant Taxonomy. *Vistas Bot.* 4: 239-298.
- Chevalier, A. 1920. In: *Exploration botanique de l'Afrique occidentale française* 1: 108.
- Chrysler, M. A. 1945. The shoot of *Botrychium*, interpreted as a series of dichotomies. *Bull. Torrey Bot. Club* 72: 491-505.
- Clos, D. 1855. Généralité du phénomène de partition dans les plantes. *Bull. Soc. Bot. France* 2: 499-503.
- 1856. Dédoublement et partition. *Bull. Soc. Bot. France* 3: 608-612.
 - 1862. Deuxième fascicule d'observations tératologiques. *Mém. Acad. Sci. Toulouse* ser. 5, 6: 51-70.
 - 1876. Variations ou anomalies des feuilles composées. *Mém. Acad. Sci. Toulouse* ser. 7, 8: 1-21.
 - 1879. La théorie des soudures en botanique. *Mém. Acad. Sci. Toulouse* ser. 8, 2: 1-42.
- Combes, R. et G. Cusset, 1965. Contribution à l'étude de *Veronica anagallis-aquatica* L.; existence d'une pseudo-cleistogamie expérimentale. *Rev. Gén. Bot.* 72: 323-330.
- Cook, O. F. 1934. Double-deck papaya leaves; an example of leaf evolution. *J. Heredity* 25: 225-235.
- Corner, E. J. H. 1949. The Durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. Bot. (London)* 13: 367-414.
- Costerus, J. C. et J. J. Smith, 1904. Studies in tropical teratology. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 19: 61-85.
- Cousin, M. 1953. *Anatomie comparée de la feuille chez les Luxembourgiacées et familles voisines* (Thèse polycopiée) Lille.
- Croizat, L. 1960. *Principia botanica*. 2 vol. (1821 p.) Caracas.
- Cusik, F. 1953. Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXII: Morphogenesis in *Selaginella Willdenowii* Bak.; I: Preliminary morphological analysis. *Ann. Bot. (London)* 17: 369-383.
- Cusset, G. 1964. *A propos des nectaires extra-floraux. Introduction à l'étude morphologique de la feuille des Passifloracées*. 2 Fasc. (Thèse polycopiée) Paris.

- Cusset, G. 1965. Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. *Rev. Gén. Bot.* 72: 145-216.
- 1966. Essai d'une taxinomie foliaire dans la tribu des Bauhinieae. *Adansonia* ser. 2, 6: 251-280.
 - 1967a. Passifloracées. In A. Aubréville: *Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-Nam* 5: 101-156.
 - 1967b. Les Passifloracées asiatiques. *Adansonia* ser. 2, 7: 371-385.
 - 1968. L'inflorescence des Passifloracées. *Bull. Soc. Bot. France* 115: 45-61.
- Cuzin, D., A. Fardy et D. Schwartz, 1948. L'énation, ontogenèse comparée d'un tératome foliaire héréditaire chez *Nicotiana tabacum* L. *Rev. Sci.* 86: 141-166.
- Davezac, T. 1957. Recherches ontogéniques sur les Renonculacées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 92: 62-82.
- Debraux, G. 1951. *La feuille isolée en survie. Son application à l'étude de quelques problèmes de morphogenèse et d'histogenèse.* (Thèse) Poitiers.
- Delessert, B. 1821. In: *Icones selectae plantarum* 1: 1-26. Paris.
- Diels, L. 1897. Vegetationsbiologie von Neu-Seeland. *Bot. Jahrb. Syst.* 22: 202-300.
 - 1906. *Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich* (130 p.) Berlin.
- Domin, K. 1909. Morphologische und phylogenetische Studien über die Familie der Umbelliferen II. Teil. *Bull. Int. Acad. Sci. François-Joseph I Cl. Sci. Math.* 14: 49-109.
- Dorsey, M. J. et F. Weiss, 1920. Petiolar glands in the plum. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 69: 391-405.
- Duchartre, P. 1853. Note sur des feuilles ramifiées de tomates. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 3, 19: 241-251.
- Duchesne, P. 1792. Sur le fraisier de Versailles. *J. Hist. Nat.* 2: 343-347.
- Dupuy, P. 1963. *Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie expérimentales chez les Angiospermes.* (Thèse, 217 p.) Poitiers.
 - 1964. Apparition de folioles surnuméraires, parmi les anomalies foliaires, provoquées par l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique chez le *Cyclanthera pedata* Schrad. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 258: 1039-1041.
- Durieu de Maisonneuve, M. C. 1860. Communication in: *Bull. Soc. Bot. France* 6: 705.
- Du Toit, A. L. 1927. The fossil flora of the upper Karoo Beds. *Ann. South African Mus.* 22: 289-420.
- Duval-Jouve, J. 1877. Etude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L. *Bull. Soc. Bot. France* 24: 143-148.
- Eames, A. J. 1936. *Morphology of vascular Plants. Lower groups (Psilophytales to Filicales).* (433 p.) New York.
 - 1961. *Morphology of the Angiosperms.* (518 p.) New York.
- Eggert, D. A. 1961. The occurrence of microphylls and megaphylls in Pennsylvanian members of the Zygopteridaceae. *Amer. J. Bot.* 48: 541.
- Eichler, A. W. 1861. *Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblatt-Bildungen.* (60 p.) Marburg.
- Emberger, L. 1944. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (Eléments de Paléobotanique et de Morphologie comparée).* (492 p.) Paris.
 - 1952. Tige, racine, feuille. *Année Biol.* 28: 109-128.
 - 1953a. Observations sur la fronde des fougères et la feuille des végétaux supérieurs. *Rec. Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Univ. Montpellier Sér. Bot.* 6: 31-41.
 - 1953b. Observations sur le parallélisme phylogénétique entre la fronde des fougères et la feuille des phanérogames. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 236: 765-767.

- Emberger, L. 1960. In M. Chadefaud et L. Emberger: *Traité de Botanique systématique*. Vol. 2 (1359 p.) Paris.
- 1968. *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Ed. 2 (749 p.) Paris.
- Engler, A. 1926. Podostemonaceae africanae. *Bot. Jahrb. Syst.* 60: 451-467.
- 1930. Saxifragaceae. In A. Engler et K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 18a: 79-226. Leipzig & Berlin.
 - et E. Irmscher, 1916-1919. Saxifragaceae. *Saxifraga*. In A. Engler: *Das Pflanzenreich* 67 et 69 (= IV 117; 675 + 47 p.) Berlin.
- Ernst, A. 1878. Autophyllogeny. *Nature* 18: 331.
- Espagnac, H. 1963. Observations sur l'appareil végétatif de fougères leptosporangiées de Côte-d'Ivoire. *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 15: 73-82.
- Fermond, C. 1864. *Etudes comparées des feuilles dans les trois grands embranchements végétaux*. (156 p.) Paris.
- 1868. In: *Essai de phytomorphie, ou étude des causes qui déterminent les principales formes végétales* 2: 1-627. Paris.
- Fernandes, A. et R. 1958. Contribuição para o conhecimento das Passifloraceae de Moçambique. *Garcia de Orta* 6: 241-262.
- Foster, A. S. 1959. The morphological and taxonomic significance of dichotomous venation in *Kingdonia uniflora* Balf. f. et W. W. Sm. *Notes. Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 23: 1-12.
- 1963. The morphology and relationship of *Circaeaster*. *J. Arnold Arbor.* 44: 299-321.
- Fries, R. E. 1909. Zur Kenntnis der Blattmorphologie der Bauhinien und verwandter Gattungen. *Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* 8/10: 1-16.
- Gavaudan, P. 1966. Sur la signification de quelques types foliaires sans valeur adaptative connue. *Mém. Soc. Bot. France* 1966: 217-219.
- Glück, H. 1906, 1911 et 1924 (in 1905-1924:) *Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse*. 4 vol. Jena.
- Goebel, K. 1891. In: *Pflanzenbiologische Schilderungen* 2: 113. Marburg.
- 1898. Allgemeine Organographie. In: *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*: 1-232. Jena.
 - 1900. In: *Organography of Plants, especially of the Archegoniatae and Spermatophyta* 1: 190-191. Oxford.
 - 1908. *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*. (260 p.) Leipzig & Berlin.
 - 1913. Allgemeine Organographie. In: *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*. Ed. 2: 1-513. Jena.
 - 1924. *Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung*. Ed. 2 (565 p.) Jena.
 - 1932. In: *Organography of plants, especially of the Archegoniatae and Spermatophyta*. Ed. 3: 1571. Oxford.
- Goethe, J. W. von, 1790. *Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären*. (86 p.) Gotha.
- Gothan, W. et H. Weyland, 1954. *Lehrbuch der Paläobotanik*. (535 p.) Berlin.
- Grambast, L. et S. Rosello, 1965. Les notions de microphylle et de mégaphylle et leur signification phylogénétique *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 261: 5183-5186.
- Greguss, P. 1961. Ramification of *Sigillaria* and *Lepidodendron* and the telome theory. *Phytomorphology* 11: 243-248.
- Groenland, J. 1856. Note sur les organes glanduleux du genre *Drosera*. *Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 4, 3*: 297-303 et *Bull. Soc. Bot. France* 2: 395-396.

- Guedès, M. 1968. La morphologie diplophylle de la feuille du *Symmeria paniculata* Benth. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266: 1385-1387.
- et P. Dupuy, 1963. Dégradation des caractères diplophylle et pelté chez les pièces hermaphrodites de *Sempervivum tectorum* L. subsp. *eutectorum* Wettst. *Bull. Soc. Bot. France* 110: 282-296.
- Guinochet, M. 1965. *Notions fondamentales de botanique générale*. (446 p.) Paris.
- Gwynne-Vaughan, D. T. 1902. On an unexplained point in the anatomy of *Helminthostachys zeylanica*. *Ann. Bot. (London)* 16: 170-173.
- Haas, T. P. 1933. *Untersuchungen an der Gattung Acer*. (Thèse) München.
- Hagerup, O. 1946. Studies on the Empetraceae. *Biol. Meddel. Kongel. Danske Vidensk. Selsk.* 20/5: 1-49.
- 1953. The morphology and systematics of the leaves in Ericales. *Phytomorphology* 3: 459-464.
- Hallé, F. 1966. *Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardénées (Rubiacees)*. (Thèse, 146 p.) Abidjan.
- Hallet, J.-N. 1969a. Remarques sur la structure et sur le fonctionnement de l'apex de *Polytrichum formosum* Hedw. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 268: 916-919.
- 1969b. Etude histochimique et historadiographique de l'apex du *Polytrichum formosum* Hedw. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 268: 1052-1054.
- Hammen, L. van der, 1948. Traces of ancient dichotomies in the angiosperms. *Blumea* 6: 290-301.
- Harms, H. 1906. Über Heterophylie bei einer afrikanischen Passifloracee. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 24: 177-184.
- 1925. Passifloraceae. In A. Engler et K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 21: 470-507. Leipzig & Berlin.
- Hart, W. E. 1888. In: *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 3: 252. [Cité d'après Penzig 1922].
- Hauman, L. 1948. Podostemaceae. In: *Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi* 1: 219-226.
- Heard, A. 1927. Old red sandstone plants from Brecon. *Quart. J. Geol. Soc. London* 83: 195-209.
- Hemsley, W. B. 1899. *Oreomyrrhis linearis*. In: *Hooker's Icones Plantarum* (26): tab. 2590.
- Hill, A. W. 1918. The genus *Caltha* in the southern Hemisphere. *Ann. Bot. (London)* 32: 421-435.
- Høeg, O. A. 1942. The Downtonian and Devonian Flora of Spitzbergen. *Norges Svalbard Ishavs. Undersøgelse Skrifter* 83: 1-228.
- 1964. Morphology of the Psilophytes. In: *Tenth international botanical congress, abstracts of papers*: 386. Edinburgh.
- 1967. Psilophyta. In E. Boureau: *Traité de paléobotanique* 2: 191-433.
- Hofmeister, W. 1851. *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen*. (179 p.) Leipzig.
- Holttum, R. E. 1957. Morphology, growth habit, and classification in the family Gleicheniaceae. *Phytomorphology* 7: 168-184.
- Hua, H. 1898. Les feuilles des Caesalpiniées-Cynométrées. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* ser. 2: 55-57.
- Humbert, H. 1959. Breniera, genre nouveau remarquable de Légumineuses-Césalpiniées du sud de Madagascar. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 249: 1597-1600.
- Hutchinson, J. 1964. In: *The genera of flowering plants* 1: 224. Oxford.

- Ivanovský, 1903. [Cité d'après Cuzin et al. (1948)].
- Jaeger, I. 1961. Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefassbündelsystems peltater Nektar- und Kronblätter sowie verbildeter Staubblätter. *Österr. Bot. Z.* 108: 433-504.
- Jensen, J. A. 1933. Leaf enations resulting from tobacco mosaïc infections in certain species of *Nicotiana* L. *Contrib. Boyce Thompson Inst. Pl. Res.* 5: 129-142.
- Jones, O. A. et N. J. de Jersey, 1947. The flora of the Ipswich coal measures. Morphology and floral succession. *Univ. Queensland Dept. Geol. Pap.* 3/2: 1-88.
- Killip, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. *Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.* 19: 1-613.
- Kirschleger, F. 1855. Note sur quelques anomalies végétales. *Bull. Soc. Bot. France* 2: 722-724.
- Kny, L. 1875. Die Entwicklung der Parkeriaceen. *Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German. Nat. Cur.* 37: 1-80.
- Kundu, B. C. et B. Gupta, 1967. Parallel venation in *Calophyllum inophyllum* L. *Sci. & Cult.* 33: 122-124.
- Kunz, M. 1913. Die systematische Stellung der Gattung *Krameria* unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie. *Beih. Bot. Centralbl.* sect. 2, 30: 412-427.
- Kursner, C. 1955. Recherches sur le mode de ramification dans l'inflorescence de la bourse-à-pasteur, *Capsella Bursa-Pastoris* (L.) Medikus. *Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Dijon* 1955: 145-177.
- Lam, H. J. 1948. Classification and the new morphology. *Acta Biotheor.* 8: 107-154.
- 1952. L'évolution des plantes vasculaires. *Année Biol.* ser. 3, 28: 57-88.
- Lance-Nougarède, A. et J. E. Loiseau, 1960. Sur la structure et le fonctionnement du méristème végétatif de quelques Angiospermes aquatiques ou semi-aquatiques dépourvus de moelle. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 250: 4438-4440.
- Lang, W. H. 1915. Studies in the morphology and anatomy of the Ophioglossaceae. *Ann. Bot. (London)* 29: 1-54.
- et J. C. Cookson, 1930. Some fossil plants of early devonian type from the Walhalla series, Victoria, Australia. *Philos. Trans. Ser. B* 219: 133-163.
- Leclercq, S. 1954. Are the Psilotales a starting or a resulting point? *Svensk. Bot. Tidskr.* 48: 301-315.
- 1957. Etude d'une fructification de Sphénopside à structure conservée du dévonien supérieur. *Mém. Acad. Roy. Sci. Belgique Cl. Sci. (8^o)* 14/3: 3-39.
- 1961. Strobilar complexity in devonian Sphenopsids. In: *Recent Advances in Botany*: 968-971. Toronto.
- Leinfellner, W. 1959. Die falschen Rollblätter der Frankeniaceen in Vergleich gesetzt mit jenen der Ericaceen. *Österr. Bot. Z.* 106: 325-351.
- Lejal, A. 1966. *Contribution à l'étude des Lycophytes du Sahara*. (Thèse polycopiée) Paris.
- Lemoigne, Y. 1969. Contribution à la connaissance du gamétophyte de *Rhynia Gwynne-Vaughnii* Kidston et Lang: problème des protubérances et processus de ramification. *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon* 38: 94-102.
- Lemée, A. 1935. In: *Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plantes phanérogames* 6: 391. Paris.
- Léonard, J. 1949. Notulae systematicae. IV. Caesalpiniaceae-Amherstieae africanae americanae. *Bull. Jard. Bot. Etat* 19: 383-408.
- Lignier, O. 1903. Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicéenne commune. *Bull. Soc. Linn. Normandie* ser. 5, 7: 93-137.
- 1909 et 1911a. Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. *Assoc. Franç. Avancem. Sci. Compt. Rend.* 37: 530-542 et *Bull. Soc. Linn. Normandie* ser. 6, 3: 35-62.

- Lignier, O. 1911b. Ce qu'il faut entendre par "mériphyte". *Bull. Soc. Bot. France* 58: 7-9.
- 1914. *Titres et Travaux scientifiques*. (120 p.) Laval.
- Limasset, P. et H. Augier de Montgremier, 1946. Sur une maladie à virus provoquant des déformations remarquables chez le tabac et la tomate. *Ann. Epiphyt.* ser. 2, 12: 181-202.
- Link, H. F. 1837. *Elementa philosophiae botanicae*. Ed. 2, 2 vol. (501 + 357 p.) Berlin.
- Linné, C. de, 1751. *Philosophia botanica, in qua explicantur fundamenta botanica cum definitiōnibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorū*. (362 p.) Stockholm.
- Ljungström, E. 1883. Bladets bygnad inom familjen Ericineae I. Ericaceae. *Acta Univ. Lund.* 19: 1-47.
- Lloyd, F. E. 1942. *The carnivorous plants*. (352 p.) Waltham.
- Loiseau, J. E. et D. Grangeon, 1963. Variations phyllotaxiques chez *Ceratophyllum demersum* L. et *Hippuris vulgaris* L. *Mém. Soc. Bot. France* 1963: 76-91.
- Lubbock, J. 1892. *A contribution to our knowledge of seedlings*. 2 vol. London.
- Lulham, R. B. J. et A. G. Tansley, 1905. A study of the vascular system of *Matonia pectinata*. *Ann. Bot. (London)* 19: 475-519.
- Lyon, A. G. 1964. The probable fertile region of *Asteroxylon Mackiei* K. and L. *Nature* 203: 1082-1083.
- McCully, M. E. et H. M. Dale, 1961. Heterophylly in *Hippuris*, a problem in identification. *Canad. J. Bot.* 39: 1099-1116.
- MacLean, R. C. et W. R. Ivimey-Cook, 1951. In: *Textbook of theoretical botany*: 1-1069. London.
- Marchal, M. 1965. Le bourgeonnement épiphylle spontané des fougères tropicales. *Adansonia* ser. 2, 5: 239-270.
- Martens, P. 1950. Le caractère "aphylle" des Rhyniales est-il primitif ? *Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique Cl. Sci.* ser. 5, 36: 811-822.
- 1952. Evolution et phylogénie chez les végétaux. *Colloques Int. Centre Natl. Rech. Sci.* 41: C 87.
- Martius, K. F. P. von, 1839. *Die Verbreitung der Palmen in der alten Welt*. (94 + 36 p.) München.
- Masters, M. T. 1870. Contributions to the natural history of Passifloraceae. *Trans. Linn. Soc. London* 27: 593-645.
- Mathiesen, F. 1908. Beiträge zur Kenntnis der Podostemaceen. *Biblioth. Bot.* 68: 1-55.
- Mattei, G. E. 1927. *Bauhinia Buscalionii* Mattei, sp. nov. *Malpighia* 30: 464-465.
- Meeuse, A. D. J. 1966. *Fundamentals of phytomorphology*. (231 p.) New York.
- Mehra, P. N. 1957. A new suggestion on the origin of thallus in Marchantiales – II. The theory. *Amer. J. Bot.* 44: 573-581.
- Merker, H. 1961. Entwurf zur Lebenskreis-Rekonstruktion der Psilotales nebst phylogenetischem Ausblick. *Bot. Not.* 114: 88-102.
- Metcalfe, C. R. 1952. The anatomical structure of the Dioncophyllaceae in relation to the taxonomic affinities of the family. *Kew Bull.* [3]: 351-368.
- Montaldi, E. R., O. H. Caso et J. J. Lewin, 1963. Algunos factores que afectan la morfología de las hojas en una planta de desarrollo heteroblastico. *Revista Invest. Agric.* 17: 321-340.
- Moquin-Tandon, C. H. B. A. 1841. *Eléments de tératologie végétale*. (403 p.) Paris.
- Morris, D. 1893. On the phenomena concerned in the production of forked and branched palms. *J. Linn. Soc. Bot.* 29: 281-298.
- Morvillez, F. 1919. *Recherches sur l'appareil conducteur foliaire des Rosacées, Chrysobalanées et des Légumineuses*. (Thèse) Lille.

- Morvillez, F. 1924. La feuille des plantes supérieures correspond-elle toujours à un organe simple ? *Compt. Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 90: 433.
- Müller, E. 1944. Die Nervatur der Nieder- und Hochblätter. *Bot. Arch.* 45: 1-92.
- Müllerott, M. von, 1940. Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Zwischenfieder- und Stipellenbildung. *Bot. Arch.* 40: 258-288.
- Naegeli, C. 1846. Über das Wachstum und den Begriff des Blattes. *Zeitschr. Wiss. Bot.* 1/3-4: 153-187.
- Neville, P. 1964. Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Glechoma triacanthos* L. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 12, 5: 785-798.
- Nicholson, G. 1938. In: *Dictionnaire pratique d'horticulture et de jardinage, traduit et adapté par S. Mottet* 1: 323. Paris.
- Nitschke, T. 1861. Morphologie des Blattes von *Drosera rotundifolia* L. *Bot. Zeitung (Berlin)* 19: 145-151.
- Orth, R. 1938. Zur Morphologie der Primärblätter einheimischer Farne. *Flora* 133: 1-55.
- Ozenda, P. 1949. *Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives.* (Thèse, 183 p.) Paris.
- Parkin, J. 1953. The Durian theory: a criticism. *Phytomorphology* 3: 80-87.
- Pax, F. 1893. Aceraceae. In A. Engler et K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3/5: 261-272. Berlin.
- Pellissier, F. 1939. Etude de l'ontogénie du système ligneux des diverses phylles et de leur agencement dans la tige de *Cucurbita Pepo* L. (Thèse, 264 p.) Paris.
- 1945a. Recherches ontogéniques sur l'appareil vasculaire des feuilles de Dicotylédones. (Thèse, 167 p.) Marseille.
 - 1945b. La notion de l'entité foliaire et le bourgeonnement épiphylle. *Trav. Soc. Pharm. Montpellier, Trav. spéciaux*: 24-31.
- Penzig, O. 1921-1922. *Pflanzen-Teratologie*. Ed. 2, 3 vol. (283 + 548 + 624 p.) Berlin.
- Perol, C. et G. Cusset, 1968. Remarques sur la feuille des *Hydrostachys*. *Rev. Gén. Bot.* 75: 403-438.
- Perrier de la Bathie, H. 1929. Les Podostemacées de Madagascar. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 3: 17-25.
- 1952. Podostemonaceae. In H. Humbert: *Flore de Madagascar et des Comores* 88 (17 p.) Paris.
- Petit, L. 1887. Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie. (Thèse, 191 p.) Bordeaux.
- Picard, C. 1840. Sur la reproduction anomale des plantes. *Bull. Soc. Linn. N. France* 1: 125-138.
- Planchon, J.-E. 1887. Monographie des Ampélidées vraies. In A. & C. de Candolle: *Monographiae phanerogamarum* 5: 305-630. Paris.
- Plumier, C. 1757. In: *Plantarum americanum fasciculus* 6: tab. 139. Amsterdam.
- Plymale E. L. et R. B. Wylie, 1944. The major veins of mesomorphic leaves. *Amer. J. Bot.* 31: 99-106.
- Potonié, H. 1912. *Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Paläontologie.* (259 p.) Jena.
- Pottier, J. 1920. Recherches sur le développement de la feuille des mousses. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 10, 3: 1-144.
- Prantl, K. 1875. *Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. I. die Hymenophylaceen.* (73 p.) Leipzig.
- 1881. *Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. II. die Schizaeaceen.* (161 p.) Leipzig.

- Pray, T. R. 1954. Foliar venation of Angiosperms. I. Mature venation of *Liriodendron*. *Amer. J. Bot.* 41: 663-670.
- Presting, D. 1965. Zur Morphologie der Pollenkörner der Passifloraceen. *Pollen & Spores* 7: 193-247.
- Pringsheim, N. 1869. Ueber die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von *Utricularia vulgaris*. *Monatsber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin* 1869: 92-116.
- Ramji, M. V. 1969. Early leaf ontogeny in *Calophyllum inophyllum* Linn. *Phytomorphology* 18: 479-486.
- Ramon de la Sagra, 1870. Sur un palmier présentant une subdivision remarquable au haut de sa tige. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 70: 650.
- Richard, L. C. M. 1811. *Analyse botanique des embryons endorhizes... suivie d'un examen critique sur quelques mémoires anatomico-physiologico-botaniques par Mirbel.* (74 p.) Paris.
- Richard, A. 1822. *Nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale*. Ed. 2 (487 p.) Paris.
- Rochford et Gorer, 1965. *The Rochford's book of house plants*. Ed. 3. London.
- Ross, H. 1894. Sugli acarodomazzi di alcune Ampelidee. In A. Borzì: *Contribuzioni alla biologia vegetale* 1: 125-133. Palermo.
- Rostowzew, S. 1892. *Beiträge zur Kenntnis der Ophioglossen*. Moskva.
- Rouffa, A. S. 1967. Induced *Psilotum* fertile-appendage aberrations. Morphogenetic and evolutionary implications. *Canad. J. Bot.* 45: 855-860.
- Roux, J. 1966. *Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes: le concept de rameau plagiotope*. 2 fasc. (Thèse polycopiée). Orsay.
- Rouy, G. 1910. Cératophyllacées. In: *Flore de France* 12: 279-282. Paris.
- Royer, C. 1881 (in 1881-1883): *Flore de la Côte d'Or avec déterminations par les parties souterraines*. 2 vol. (693 p.) Paris.
- Ruhland, W. 1924. Musci. Allgemeiner Teil. In A. Engler et K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 10: 1-100. Leipzig.
- Ryder, V. L. 1954. On the morphology of leaves. *Bot. Rev. (Lancaster)* 20: 263-276.
- Sachs, J. 1868. *Lehrbuch der Botanik. Nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft bearbeitet.* (632 p.) Leipzig.
- Sadebeck, R. 1874. Die Entwicklung und das Wachstum des Farnblattes. *Jahresber. Friedrichs-Realschule* 1874. Berlin.
- Saint-Hilaire, J. 1816. Bauhinia. In: *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 4: 152. Paris & Strasbourg.
- Saint-Hilaire, A. F. C. de, 1840. *Leçons de Botanique...* (930 p.) Paris.
- Sandt, W. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. *Flora* 114: 329-384.
- Saporta, G. de et A. Marion, 1885. *L'évolution du règne végétal; les Phanérogames*. 2 vol., Paris.
- Schaffner, W. 1968. Untersuchungen zur Wuchsform und Sprossgestalt des Flügelginsters, *Cytisus sagittalis* (L.) Koch. *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 468-513.
- Schinz, H. 1889. Beiträge zur Kenntnis der Flora von Deutsch-Südwest-Afrika. *Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg* 30: 170-172.
- Schnell, R. 1950. Sur quelques cas d'hétérophyllie chez des plantes d'Afrique occidentale. *Compt. Rend. Conf. Int. Africanistes Ouest* 1: 505-510.
- 1960. Sur une galle foliaire d'un *Wendlandia* (Rubiacee) du Cambodge, en rapport avec la question des domaties. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 7: 539-559.

- Schnell, R. 1965. La feuille, unité morphologique ou organe complexe. *Cah. Etudes Biol. (Lyon)* (13-15): 157-170.
- 1967. Etudes sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées. *Candollea* 22: 157-225.
 - et G. Cusset, 1963. Glandularisation et foliarisation. *Bull. Jard. Bot. Etat* 33: 525-530.
 - G. Cusset et M. Quenum, 1963. Contribution à l'étude des glandes extraflorales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. Gén. Bot.* 70: 269-342.
 - G. Cusset, Vroumsia Tchinaye et Tô Ngoc Anh, 1968. Contribution à l'étude des "acarodomaties". La question des aisselles de nervures. *Rev. Gén. Bot.* 75: 5-64.
- Schoute, J. C. 1909. Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. II. Die Verästelung von *Hyphaene*. *Recueil Trav. Bot. Néerl.* 6: 211-232.
- 1936. Fasciation and dichotomy. *Recueil Trav. Bot. Néerl.* 33: 649-669.
- Schrödinger, R. 1914. Das Laubblatt der Ranunculaceen. *Abh. K.-K. Zool.-Bot. Ges. Wien* 8/2: 1-27.
- Seringe, N. C. 1849. In: *Flore des jardins et des grandes cultures* 3: 445. Lyon.
- Sharma, D. N., A. K. Srivastava et S. M. Tripathi, 1969. Experimental and analytical studies of the Ophioglossales. I. Morphogenetic study of the dormant buds of *Helminthostachys zeylanica* Hook. *Phytomorphology* 18: 94-101.
- Sinclair, W. F. 1889. A branching areca-nut palm. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 4: 317.
- Sinnott, E. W. et I. W. Bailey, 1915. Investigations on the phylogeny of Angiosperms. V. The evolution of herbaceous plants. *J. Geol.* 22: 289.
- Slade, B. F. 1957. Leaf development in relation to venation as shown in *Cercis Siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudo-platanus* L. *New Phytol.* 56: 281-300.
- Stewart, W. N. 1964. An upward outlook in plant morphology. *Phytomorphology* 14: 120-134.
- Stockmans, F. 1940. Végétaux éodévoiens de la Belgique. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique* 93: 1-90.
- Storey, H. H. 1931. A new virus disease of the tobacco plant. *Nature* 128: 187-188.
- Subramanyan, K. 1962. *Aquatic Angiosperms*. (190 p.) New Delhi.
- Suessenguth, K. 1953. Rhamnaceae, Vitaceae, Leeaceae. In A. Engler et K. Prantl: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* ed. 2, 20d: 7-398. Leipzig & Berlin.
- Szabò, Z. 1911. *A Knautia genusz Monographiaja*. (436 p.) Budapest.
- Takhtajan, A. L. 1954. *Essays on the evolutionary Morphology of Plants*. Washington.
- Tardieu-Blot, M. L. et C. Christensen, 1941. Polypodioïdées-Lépidoptérides. In H. Lecomte: *Flore générale de l'Indochine* 7/2: 446-538. Paris.
- Taylor, G. 1953. Notes on Podostemaceae for the revision of the flora of west tropical Africa. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 1: 53-79.
- 1954. Podostemaceae. In J. Hutchinson et J. M. Dalziel, *Flora of west tropical Africa* ed. 2, 1: 122-127. London.
- Tô Ngoc Anh, 1964. Contribution à l'étude anatomique et ontogénique de quelques domaties. (Thèse polycopiée, 63 p.) Paris.
- 1968. Sur la structure anatomique et l'ontogénèse des acarodomaties et les interprétations morphologiques qui paraissent s'en dégager. *Adansonia* ser. 2, 6: 147-151.
- Touton, J. B. 1940. Une mutation du *Linaria cymbalaria* (L.) Mill. *Rev. Gén. Bot.* 52: 161.
- Tran Thi Tuyet-Hoa, 1965. Sur l'anatomie du mucron de la feuille de *Bauhinia aurea* Leveillé. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 260: 2281-2284.
- Trécul, A. 1853. Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 3, 20: 235-314.

- Trécul, A. 1854. Etudes anatomiques et organogéniques sur la *Victoria regia* et anatomie comparée du *Nelumbium*, du *Nuphar* et de la *Victoria*. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 4, 1: 145-172.
- 1855. Organisation des glandes pédicellées des feuilles du *Drosera rotundifolia*. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 4, 3: 303-311.
- Troll, W. 1931. Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen in der Blattbildung. *Planta* 15: 355-406.
- 1935. Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. *Nova Acta Leop.* 2: 315-455.
 - 1937, 1939 et 1943 (in 1935-43:) *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, I, *Vegetationsorgane*. 3 vol. (2736 p.) Berlin.
- Tulasne, L. R. 1852. Monographia Podostemacearum. *Arch. Mus. Hist. Nat.* 6: 1-208.
- Turner, B. L. 1958. Chromosome numbers in the genus *Krameria*: evidence for familial status. *Rhodora* 60: 101-106.
- Turpin, P. J. F. 1820. *Essai d'une inconographie élémentaire et philosophique des végétaux*. (200 p.) Paris.
- Tyler, A. A. 1897. The nature and origin of stipules. *Ann. New York Acad. Sci.* 10: 1-49.
- Urban, J. 1885. Morphologie der Gattung *Bauhinia*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 3: 81-101.
- 1930. Plantae haitienses et domingenses novae vel rariores VIII. a cl. E. L. Ekman 1924-1928 lectae. *Ark. Bot.* 23/5: 1-107.
- Van der Pijl, L. 1952. The leaf of *Bauhinia*. *Acta Bot. Neerl.* 1: 287-309.
- Van Royen, P. 1951 (in 1951-1954:) The Podostemaceae of the New World. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht* 107: 1-154; *Acta Bot. Neerl.* 1: 1-21; 3: 215-263.
- Van Tieghem, P. 1902. Sur les Ochnacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 8, 16: 161-416.
- Van Tieghem, P. et H. Douliot, 1888. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes des plantes vasculaires. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 7, 8: 1-660.
- Velenovský, J. 1903. Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen. *Beih. Bot. Centralbl.* 15: 257-268.
- 1907 et 1913 (in 1905-1913:) *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. 4 vol. (278 + 734 + 1211 + 224 p.) Prague.
- Ventenat, E. P. 1799. *Tableau du règne végétal, selon la méthode de Jussieu*. 4 vol. (627 + 607 + 587 + 265 p.) Paris.
- 1803. In: *Choix de plantes, dont la plupart sont cultivées dans le jardin de Cels*: fol. 21. Paris.
- Vroumsia Tchinaye, 1961. *Contribution à l'étude des domaties chez différents groupes de plantes tropicales*. (Thèse polycopiée, 129 p.) Paris.
- Vuillemin, P. 1886. Les unités morphologiques en Botanique. *Assoc. Franç. Avancem. Sci. Compt. Rend.* 15: 514-528.
- 1892. La subordination des caractères de la feuille dans le phyllo des *Anthyllis*. (Thèse) Paris.
 - 1902. Une série de feuilles d'orme à ramification latérale. *Rev. Gén. Bot.* 14: 49-57.
 - 1926. *Les anomalies végétales, leurs causes biologiques*. (357 p.) Paris.
- Wächter, W. 1897. Beiträge zur Kenntniss einiger Wasserpflanzen. *Flora* 83: 367-397.
- Wagner, W. H. 1952. Types of foliar dichotomy in living ferns. *Amer. J. Bot.* 39: 578-592.
- 1962. Irregular morphological development in hybrid ferns. *Phytomorphology* 12: 87-100.
- Walton, J. 1964. On the morphology of *Zosterophyllum* and some other early devonian plants. *Phytomorphology* 14: 155-160.

- Warming, E. 1873. Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé. *Vidensk. Meddel. Dansk. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn* ser. 3, 4, Résumé: 16-27.
- 1888, 1899 et 1901 (in 1881-1901:) Familien Podostemaceae studier. *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Naturvidensk. Math. Afd. ser. 6, 2: 1-34, 79-130; 4: 443-514; 7: 133-179; 9: 105-154; 11: 1-67.*
- Watari, S. 1934. Anatomical studies on some leguminous leaves with special reference to vascular system in petioles and rhachises. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo sect. 3 Bot. 4: 225-365.*
- Weberling, F. 1955. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Ausbildung des Unterblattes bei dikotylen Gewächsen. *Beitr. Biol. Pflanzen 32: 27-105.*
- et P. W. Leenhouts, 1965. Systematisch-morphologische Studien an Terebinthales-Familien. *Akad. Wiss. Abh. Math.-Naturwiss. Kl. 10: 499-584.*
- Weddel, H. A. 1872. Sur les Podostemacées en général, et leur distribution géographique en particulier. *Bull. Soc. Bot. France 19: 50-57.*
- Weimarck, H. 1934. *Monograph of the genus Cliffortia.* (233 p.) Lund.
- Weinmann, J. A. 1737. [Cité d'après Fermond (1864)].
- Went, F. A. F. C. 1910 (in 1910-1926:) Untersuchungen über Podostemaceen. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk., Tweede Sect. 16/1: 1-88; 17/2: 1-19; 25/1: 1-59.*
- White, F. 1962. *Forest flora of Northern Rhodesia.* (455 p.) Oxford.
- Wigand, A. 1887. Beiträge zur Pflanzen-Teratologie. *Bot. Hefte 2: 98-127.*
- Wildeman, E. de, 1921. Documents pour une Monographie des Alchemilla d'Afrique. *Bull. Jard. Bot. Etat 7: 359-377.*
- Willis, J. C. 1902. Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. *Ann. Roy. Bot. Gard. (Peradeniya) 1: 267-465.*
- Willkomm, M. 1888 (in 1881-1892:) *Illustrationes floriae Hispaniae insularumque Balearium.* 2 vol. (157 + 156 p.) Stuttgart.
- Wit, H. C. D. de, 1956. A revision of malaysian Bauhinieae. *Reinwardtia 3: 381-539.*
- Zimmermann, A. 1922 (in 1922-1924:) *Die Cucurbitaceen.* 2 vol. (205 + 186 p.) Jena.
- Zimmermann, W. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. (454 p.) Jena.
- 1965. *Die Telom-Theorie.* (236 p.) Stuttgart.
- Zittel, K. A. 1884. Palaeophytologie. In: *Handbuch der Paläontologie 2: 1-764.* München & Leipzig.

INDEX

A		
<i>Acacia</i>	76, 81, 161, 163	
— <i>alata</i>	161	
— <i>cyanophylla</i>	76	
— <i>diptera</i>	161	
— <i>glaucoptera</i>	161	
— <i>longifolia</i>	149	
— <i>scolopendria</i>	161	
— <i>triptera</i>	161	
<i>Acer</i>	11, 32, 41, 52, 164	
— <i>sect. Integrifolia</i>	13	
— <i>carpinifolium</i>	12, 41, 52	
— <i>erythranthum</i>	11-13, 164	
— <i>laurinum</i>	13	
— <i>laevigatum</i>	11-13, 52, 164	
— <i>Negundo</i>	62	
— <i>niveum</i>	13	
— <i>palmatum</i>	12	
— <i>pennsylvanicum</i>	12	
— <i>pliocaenicum</i>	12	
— <i>Pseudoplatus</i>	12, 41, 52	
— <i>tataricum</i>	11, 12	
<i>Achillea</i>	66	
— <i>filipendulina</i>	173	
<i>Actinidia polygama</i>	73	
<i>Actinopteris australis</i>	179	
<i>Adenia</i>	35-39, 41, 43, 46, 59, 60, 96	
— <i>aspidophylla</i>	38, 43	
— <i>banaënsis</i>	35, 96	
— <i>Chevalieri</i>	40, 41, 46, 59	
— <i>cissampeloides</i>	59	
— <i>cynanchifolia</i>	96	
— <i>digitata</i>	41	
— <i>firingalavensis</i>	40, 43, 47, 52	
— <i>globosa</i>	47	
— <i>Goetzei</i>	35	
— <i>gracilis</i>	35, 36, 69	
— <i>hastata</i>	35, 36, 52	
— <i>huillensis</i>	35, 47	
— <i>Letouzeyi</i>	43	
— <i>lobata</i>	43, 46, 54, 56, 59, 60, 69	
— <i>malangeana</i>	35, 36	
— <i>Miegei</i>	43	
— <i>nicobarica</i>	35	
— <i>palmata</i>	43, 45	
— <i>peltata</i>	38, 43	
— <i>Perrieri</i>	46, 59	
— <i>pinnatisecta</i>	43, 45, 46	
— <i>Poilanei</i>	35, 36, 38, 39, 43, 52	
— <i>senensis</i>	43	
— <i>sphaerocarpa</i>	59	
<i>Adenia Stolzii</i>	35	
— <i>tenuispira</i>	35, 36	
— <i>Tisserantii</i>	36	
— <i>Welwitschii</i>	45	
— <i>Wightiana</i>	96	
— <i>Wilmsii</i>	45, 46, 52	
<i>Adiantum</i>	122	
<i>Aesculus</i>	185	
<i>Agrimonia</i>	66	
— <i>Eupatoria</i>	66, 69	
— <i>striata</i>	72	
<i>Alchemilla</i>	70-72, 82, 96, 182	
— <i>sect. Aphanes</i>	72	
— <i>sect. Aphanooides</i>	70	
— <i>§ Subcordatifoliae</i>	72	
— <i>aphanoides</i>	70	
— <i>cornucopiae</i>	72	
— <i>diplophylla</i>	84, 88-91, 96	
— <i>equisetiformis</i>	71	
— <i>galiooides</i>	71	
— <i>hispidula</i>	71	
— <i>imbricata</i>	71	
— <i>minima</i>	96	
— <i>nivalis</i>	71	
— <i>pubescens</i>	90	
— <i>vulgaris</i>	88	
<i>Alchornea cordifolia</i>	107	
<i>Aleurites cordata</i>	43, 69, 70	
<i>Alstonia</i>	185	
<i>Alstroemeria</i>	134	
— <i>brasiliensis</i>	134	
<i>Amblyodon dealbatus</i>	179	
<i>Ampelopsis</i>	53	
— <i>aconitifolia</i>	10, 167	
— <i>heterophylla</i>	10, 41, 167	
— <i>orientalis</i>	10, 52	
<i>Anthocleista</i>	92	
— <i>djallonensis</i>	92-96	
— <i>nobilis</i>	93	
— <i>procera</i>	93	
— <i>Vogelii</i>	92, 95	
<i>Anthyllis</i>	72, 182	
<i>Apinagia arminensis</i>	124, 126	
— <i>brevicaulis</i>	123, 126	
— <i>exilis</i>	123, 126	
<i>Areca catechu</i>	134	
<i>Armoracia rusticana</i>	138	
<i>Artemisia</i>	66	
<i>Arthrophyllum</i>	150	
— <i>Bojeranum</i>	150	
<i>Asparagus</i>	162	

Asplenium subintegrum	172	Bauhinia Huberi	49
Astroxyylon	177	— hunanensis	28
— Mackiei	177	— hymenifolia	31
Atragene alpina	18	— integrifolia	22
		— japonica	29
		— kalantha	31, 32
		— Kunthiana	31
		— Lambiana	28
		— lamprophylla	28
		— Langsfordiana	22
		— Lecomtei	24, 32, 49
		— longicuspis	49, 50
		— lucida	28
		— macrantha	29
		— maculata	31
		— madagascariensis	28
		— Maximiliani	31
		— menispermacea	28
		— microphylla	31
		— monandra	29
		— mucora	29
		— natalensis	29
		— parvifolia	29
		— pennicillloba	22, 31, 49
		— Pervilleana	31
		— pes-caprae	31
		— picta	29
		— Pierrei	32
		— Poiteauana	24-31
		— porosa	29
		— Posthumi	28
		— pyrrhoneura	28
		— purpurea	29, 48, 51, 63, 64
		— retusa	29
		— rubiginosa	22
		— rufa	22
		— rufescens	29, 31, 32
		— rutilans	24-31
		— scandens	28
		— scarlatina	28
		— scala-simiae	28
		— smilacina	24-31
		— somalensis	29
		— splendens	22, 31
		— Sprucei	28
		— strychnifolia	24, 32, 49
		— strychnoidea	28
		— subrhombicarpa	28
		— superba	31
		— tarapotensis	29
		— tenella	31
		— tenuiflora	15, 49, 70
		— tomentosa var. glabrata	29
		— tubicalyx	28
		— variegata	29
		— viridiflorens	49
		— Williamsii	28

Bauhinia Winitii	31	Caltha sect. Psychrophila	87, 88, 96
— <i>wituensis</i>	29	— <i>alata</i>	87
— <i>Wrayi</i>	28	— <i>andicola</i>	87
— <i>xanthophylla</i>	31	— <i>appendiculata</i>	86, 90
— <i>yunnanensis</i>	31	— <i>dionaeifolia</i>	84, 85, 87, 90, 92
Baudouinia	21	— <i>introloba</i>	87
Bauprea neglecta	141	— <i>involuta</i>	87
— <i>spathulifolia</i>	141	— <i>limbata</i>	87, 90
Begonia	101, 103, 123, 128, 134	— <i>novaezelandiae</i>	87
— <i>heracleifolia</i>	101	— <i>obtusa</i>	87
— <i>lobata</i>	101	— <i>phylloptera</i>	87
— <i>luxurians</i>	104	— <i>sagittata</i>	87, 90, 91, 96
— <i>muricata</i>	101, 103	Campylospermum <i>subcordatum</i>	74
— <i>vitichotoma</i>	97-108, 125	Cardamine <i>latifolia</i>	109
Belvisia	172	— <i>pratensis</i>	109
Berberis	177	Caryota <i>sobolifera</i>	134
Blechnum Spicant	131, 134	Cassia <i>corymbosa</i>	25
Bossiaeae	153, 162, 182	Cenia <i>turbanata</i>	173
— <i>biloba</i>	80, 81	Centaurea <i>diluta</i>	161
— <i>phylloclada</i>	158, 161, 162	— <i>glastifolia</i>	161
Botrychium	132, 174	— <i>montana</i>	161
— <i>Lunaria</i>	132, 133	— <i>sonchifolia</i>	161
— var. <i>fasciculatum</i>	132	Centrosema	162
— <i>lunarioides</i>	132	— <i>hastatum</i>	151
— <i>matricariifolium</i>	132	Cephalaria <i>leucantha</i>	140, 144
— <i>virginianum</i>	132	Ceratophyllum	123, 134, 135
Botryopteris <i>trisepta</i>	173, 174	— <i>demersum</i>	119
Brachysema	153	Cercis	21, 33, 34
Brassica	95	— <i>reniformis</i>	32
— <i>oleracea</i> var. <i>gemmifera</i>	95	— <i>Siliquastrum</i>	50
— <i>Tournefortii</i>	95	Chamaedorea	134
Breniera	168	— <i>Martiana</i>	134
Byttneria	164-168	Circeaster	186, 187
— <i>ambongoënsis</i>	165, 167	— <i>agrestis</i>	122, 186
— <i>anatomica</i>	164, 167	Cissus <i>antarctica</i>	105-108
— <i>aspera</i>	167	Clematis	13, 19, 21, 32
— <i>Baronii</i>	165	— <i>acerifolia</i>	18, 19, 52
— <i>erosa</i>	165, 167	— <i>Addisonii</i>	17
— <i>heterophylla</i>	165, 167	— <i>aethusifolia</i>	14, 18
— <i>heteromorpha</i>	164, 165	— <i>afoliata</i>	19
— <i>lobata</i>	165, 167	— <i>angustifolia</i>	143
— <i>macrantha</i>	165, 167	— <i>aphylla</i>	19
— <i>oligantha</i>	165, 167	— <i>arizonica</i>	19
— <i>tortilis</i>	165, 167	— <i>balearica</i>	14
C		— <i>ceylanica</i>	168, 170
Cabomba	134, 182	— <i>cirrhosa</i>	14, 17, 18, 19, 52, 53
— <i>aquatica</i>	123, 128	— <i>Flammula</i>	18, 19, 52, 53
— <i>caroliniana</i>	123	— <i>Fruticosa</i>	16, 18, 19
Cactaceae	20	— <i>Jackmannii</i>	14
Caesalpinoideae	21	— <i>lasiandra</i>	14, 15, 18, 39, 52, 167
Calamophyton	174	— <i>orientalis</i>	14-18
Calophyllum	76	— <i>Rheederana</i>	14, 17, 19
— <i>inophyllum</i>	75	— <i>smilacifolia</i>	18, 19, 52
Caltha	84, 87, 92, 96	— <i>Vitalba</i>	13, 14, 62
— sect. Caltha	91	Cliffortia	88
		Coccinia <i>moghadd</i>	60
		Coccoloba	95

Coccoloba ilheensis	95	E
Cochlearia	146, 181	
— Armoracia	137, 138	
Colletia	163	
Colophospermum mopane	21, 25, 50	
Colpodexylon	187	
Colubrina oppositifolia	107	
Convolvulus	60	
Copaifera officinalis	25	
— mopane	21	
Corydalis claviculata	168, 170	
Crossostemma laurifolium	59, 60	
Crotalaria	153, 162, 172	
Croton	58	
Cryptosepalum	21	
Cyclamen persicum	104	
Cyclanthera	185	
Cyclosorus striatus	132	
Cymbalaria Toutonii	61	
Cynometra	21, 25	
— cauliflora	21	
— Le-Testui	25, 26	
— Mannii	25	
— sanagaënsis	26	
— Schlechteri	25, 26	
Cytisus	153	
D		
Dahlia variabilis	62	F
Dalziella ramosissima	115	
Dansera	21	
Daviesia	153, 157, 161, 163, 172	
— alata	156, 161, 162	
— epiphylla	157, 161	
— pectinata	157, 161, 162	
— trigonophylla	157, 161-163	
Deidamia	43, 44	
— alata	43-46	
— bicolor	44	
— bipinnata	43-45, 58	
— setigera	43, 44	
Dictyosperma album	134	
Didelotia	21	
Dilobeia Thouarsii	168, 169	
Diphyllaea	186	
Diplazium semidecurrens	144	
Diplopteridium affine	174	
Dipteris	131	
Donella	76	
Drosera	123, 128, 134	
Duroia	185	
H		
Helminthostachys		132
— zeylanica		132

Hicklingia	173	L	
— Edwardii	173		21
— erecta	173		29
Hippuris	119		
— vulgaris	117, 118	Lathyrus	149, 150, 151, 162, 163, 168, 172
Horneophytion	173	— latifolius	149, 151, 159, 161
— Lignieri	173	— Nissolia	149, 153
Hostimella	174	— Ochrus	149, 150, 152
Hostmannia	76	— odoratus	148, 149, 150
Hura	58	Lawia	119
— crepitans	58	— zeylanica	181
Hydrobryum japonicum	123	Lebeckia	151
Hydrostachys	109	— inflata	151
Hyenia	174	— Pluckenettiana	153
Hymenophyllum	145	— Wrightii	151
Hymenophytum	179, 180	Leopoldinia pulchra	134
Hyophorbe indica	134	Lethedon	76
Hyphaene thebaica	134	Ligularia clivorum	72, 82
		Limnophila	123, 134
		Limonium	162
		— sinuatum	161
		Lophira	76, 162
		— alata	73, 74, 75, 81
		Lycopersicum	109
		Lygodium circinatum	122
		M	
		Macropodiella	123
		Manilkara	76
		Manniophytion africanum	
		Marathrum	181
		— aeruginosum	124, 126
		Mareyopsis longifolia	107
		Matonia	131
		Melicocca bijuga	151
		Micropholis	76
		Modecca caricifolia	59
		— incisa	59
		Morus mesozygia	49
		Mourera	123, 127, 134, 135
		— aspera	108
		— fluviatilis	104, 106, 108, 125, 127, 134
		Muehlenbeckia	162
		Musanga	185
		Mutisia	161, 162, 163, 167, 168, 172, 182
		— acuminata	143
		— decurrens	158, 161, 162
		— sinuata	160, 161
		Myriophyllum	135
		— demersum	120
		— spathulatum	120
		— verticillatum	119

I

Inversodicraea	119, 123, 124, 127, 128
— 134, 135, 174, 178-180	
— Abbayesii	123, 124, 127, 178
— Adamesii	123
— cristata	123
— minutiflora	124, 127, 137
— var. innombrata	137
— var. insolata	124, 137
— Schlechteri	123, 125, 127, 178, 179
— Taylorii	123
— tenuissima	127
Ipomea coerulea	60

J

Jacksonia	153, 162
Jasminum officinale	62

K

Kedrostis heterophylla	60
Kindgonia	186, 187
— uniflora	122, 186
Knautia	139
— albanica	139
— Degenii	139
— lucidifolia	139
— numidica	139
— purpurea	139
— travnicencis	139
— velebitica	139
Korthalsella	162
Krameria	28

N	Passiflora coriacea	40, 42, 47
<i>Nasturtium amphibium</i>	140	36, 39
— <i>officinale</i>	109	46
<i>Nigella</i>	134	39, 40, 46
— <i>damascena</i>	123	46-49, 52
<i>Nymphaea coerulea</i>	109	
O		
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	168, 170	
<i>Oenone Othmeri</i>	124	36, 38
<i>Ononis</i>	151	40, 41, 46
<i>Oreodoxa regia</i>	134	46, 47, 49, 52
<i>Oreomyrrhis</i>	150	43
<i>Ouratea</i>	76	107
— <i>subcordata</i>	73, 74, 75	46, 47, 52
<i>Oxalis</i>	76, 166-168, 182	40, 41, 52
— <i>bilimbi</i>	166	56, 57, 58
— <i>compacta</i>	166, 167	107
— <i>elegans</i>	166	38
— <i>Goetzei</i>	166, 167	43
— <i>leporina</i>	166, 167	39
— <i>Ortgiesii</i>	166, 167	43
— <i>praetexta</i>	166, 167	38
— <i>rhombifolia</i>	166, 167	40, 41, 52
— <i>Schraderana</i>	166	46, 47, 57, 58
— <i>Smithiana</i>	166, 167	69
— <i>vespertilionis</i>	166	46, 47, 52
P		
<i>Passiflora</i> 33, 38, 39, 46, 58, 107, 164, 182		76
— subgen. <i>Astropeha</i>	33, 34, 38	168, 170
— sect. <i>Astropeha</i>	38	66
— ser. <i>Auriculatae</i>	58	29
— sect. <i>Decaloba</i>	39, 58	162, 163
— subgen. <i>deidamiooides</i>	39	150, 162
— sect. <i>Euastrophea</i>	38	150, 151, 153
— ser. <i>heterophyllae</i>	39, 58	
— subgen. <i>Polyanthaea</i>	39	49
— sect. <i>Pseudoastrophea</i>	38	29
— <i>alba</i>	54, 56, 69	29
— <i>Allardii</i>	46	29
— <i>Berteriana</i>	39	29
— <i>biflora</i>	40, 43, 46	29
— <i>candida</i>	38	181
— <i>celata</i>	40, 43	186
— <i>ceratocarpa</i>	107	185
— <i>cirrhiflora</i>	39-41, 52	123
— <i>coarctata</i>	39	135
— <i>coerulea</i>	40-43, 52, 59, 60	123
— <i>Cookii</i>	40, 41	184
Passiflora coriacea		
— <i>costata</i>		184
— <i>Decaisneana</i>		120
— <i>deidamiooides</i>		178
— <i>Eberhardtii</i>		131
— <i>emarginata</i>		66
— <i>faroana</i>		151
— <i>ferruginea</i>		40, 42, 47
— <i>foetida</i>		36, 39
— <i>frutescens</i>		46
— <i>gracilis</i>		46
— <i>haematostigma</i>		46
— <i>heterophylla</i>		46
— <i>hexagonocarpa</i>		46
— <i>indecora</i>		46
— <i>indica</i>		46
— <i>jugorum</i>		46
— <i>lyra</i>		46
— <i>Maximiliana</i>		46
— <i>mollis</i>		46
— <i>mollissima</i>		46
— <i>oceanensis</i>		46
— <i>ovata</i>		46
— <i>paulensis</i>		46
— <i>pedata</i>		46
— <i>perpera</i>		46
— <i>phaeocaula</i>		46
— <i>porphyretica</i>		46
— <i>quadrangularis</i>		46
— <i>suberosa</i>		46
— <i>tuberosa</i>		46
<i>Pentoxylales</i>		46
<i>Petroselinum sativum</i>		46
<i>Phacelia</i>		46
<i>Phanera</i>		46
<i>Phyllocladus</i>		46
<i>Phyllarthron</i>		46
— <i>Bojeranum</i>		46
<i>Physocarpus opulifolius</i>		46
<i>Piliostigma malabaricum</i>		46
— <i>racemosum</i>		46
— <i>reticulatum</i>		46
— <i>Thonningii</i>		46
<i>Pimpinella</i>		46
<i>Platycerium grande</i>		46
<i>Platiphyllum</i>		46
<i>Podophyllum</i>		46
— <i>peltatum</i>		46
<i>Podostemum</i>		46
— <i>galvone</i>		46
<i>Pohliella</i>		46
<i>Poinciana regia</i>		46
<i>Polygonum equisetiforme</i>		46
<i>Polysiphonia</i>		46
<i>Polystichum aculeatum</i>		46
<i>Potentilla</i>		46
<i>Pothoidium</i>		46

Pothos	151	Saxifraga	75, 182		
Protelepidodendron	187	— Caveana	75		
Prunus	58	Schistostega pennata	181		
Pseudagogrostachys ugandensis	58	Schizanthus pinnatus	144		
Psilodendron sibiricum	177	Schlechterina mitostemmatoides	59, 60		
— spinulosum	177	Schumanniphytum	185		
Psilophytites	177	— magnificum	185		
Psilophyton	174, 179	Schuurmansi	76		
— arcticum	177	Scrophularia	66		
— Goldschmidtii	177, 179	Sedum dasypodium	83, 84		
— princeps	174, 177	Selaginella	135		
— pubescens	177	Sidalcea neomexicana	140		
— rectissimum	174	Sisymbrium	66		
Psilotum	162, 175, 176	Solanum	66		
Psychrophila	92	— Lycopersicum	140		
Pteris	122, 131	— Wendlandii	140		
Pterocissus mirabilis	144	Sphaerolobium	153		
Pterospermum semisagittatum	167	Spiraea opulifolia	49		
— truncatolobatum	167	Stauropteris oldhamia	173, 174		
Q					
Qualea	76	Stenocarpus gracilis	141		
R					
Ranunculus sect. Batrachium	128, 134, 171	Stenopteris	187		
— aquatalis	130, 136, 171	Sugambrophyton	186		
— Baudotii	171	Swartzia	168		
— divaricatus	130	Symmeria	95		
— fucoides	130	— paniculata	95, 96		
— hololeucos	130	T			
— Lingua	153, 155	Taeniocrada	179		
— radians	171	— dubia	177, 179		
— trichophyllum	130	Tanacetum vulgare	67, 68		
— tripartitus	130	Templetonia	153		
Reseda lutea	140, 144	Terniola	119		
Rhabdophyllum	76	Tetraberlinia	25		
Rhipidopteris	131, 145	— bifoliolata	25, 26		
— peltata	179	— Moreliana	26		
Rhynia	173, 179	Tetraxylopteris Schmidti	174		
— Gwynne-Vaughanii	174	Thelipteris hexagonocarpa	144, 145		
Rhytidicarpus	76	Thunbergia alata	151		
Rosa humilis	72	Thursophyton	177		
Ruscus	162	— elberfeldense	177, 179		
S		— sibiricum	177		
Sambucus Ebulus	61, 63	— vahlbergianum	177, 179		
— nigra	62	Tmesipteris	162, 175, 176		
— — var. decussata	61	Tourrettia lappacea	168, 170		
— racemosa var. laciniata	61	Trapa	153		
S		Trevesia	146, 172		
Saxifraga		Trichomanes	132, 145, 180		
— Caveana		— javanicum	132		
Schistostega pennata		— proliferum	179		
Schizanthus pinnatus		— radicans	132		
Schlechterina mitostemmatoides		Trichovaselia	76		
Schumanniphytum		Trigonella Foenum-graecum	25		
— magnificum		Trifolium	182		
Schuurmansi		— pratense	72		
Scrophularia		Trimerophyton	179		

Trimerophyton robustius	174	V	
Triplisomeris	26		
Tristicha 109, 114, 115, 117, 119, 127, 128			
134, 135, 146, 178, 184			
- alternifolia	114, 115, 119, 128		
- bifaria	114, 115, 127		
- hypnoïdes	109, 115		
- ramosissima	111, 114, 115		
- trifaria	109-119, 125, 127, 137, 178		
Tryphostemma	37, 38, 41, 46		
- Baumii	36, 37, 52		
- littorale	35, 36-38, 46, 47		
- longifolium	36, 37		
- papillosum	37		
- Schlechteri	46		
- trilobum	40, 41, 52		
Tryphyophyllum	81, 82, 162		
- peltatum	76-81		
U		W	
Uittienia	21		
Ulmus	61		
Utricularia	127, 128, 129, 153		
- Bremii	129		
- intermedia	129		
- mixta	128		
- neglecta	129		
- ochroleuca	129		
- oligosperma	128		
- vulgaris	128		
		Y	
		Yarravia oblonga	173, 174
		Z	
		Zanthoxylum	162, 172
		- alatum	151, 154
		Zenkerella	21, 76
		Zizyphus calophylla	168
		- lenticellata	168
		Zosterophyllum	179
		- rhenanum	173, 174
		Zygophyllum Fabago	49

