

**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  
**Kapitel:** Sur certaines feuilles actuelles1  
**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:** 12.12.2025

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

## 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), Chadeaud (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*

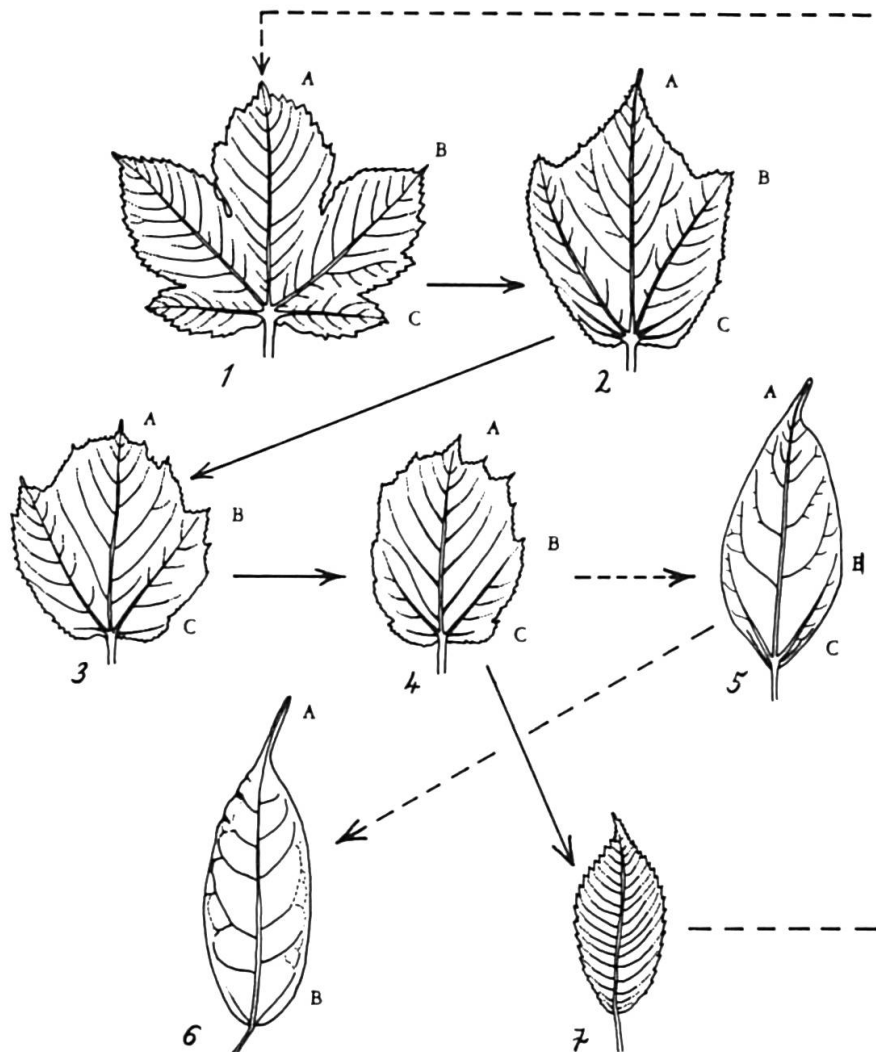
Troll (1935) choisit, entre autres, l'exemple des *Acer* pour montrer comment la feuille simple est une forme partiellement avortée d'une feuille découpée “Es handelt sich also um Hemmungsformen von Fiederblättern”, exemple figuré par sa planche 81 montrant la marche de la réduction “Die Reihe der Blattformen 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 dentification, 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 *δλη ἐν πᾶσι και ἐν ὁπωοῦν ἀντῶν ὀλη* 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.

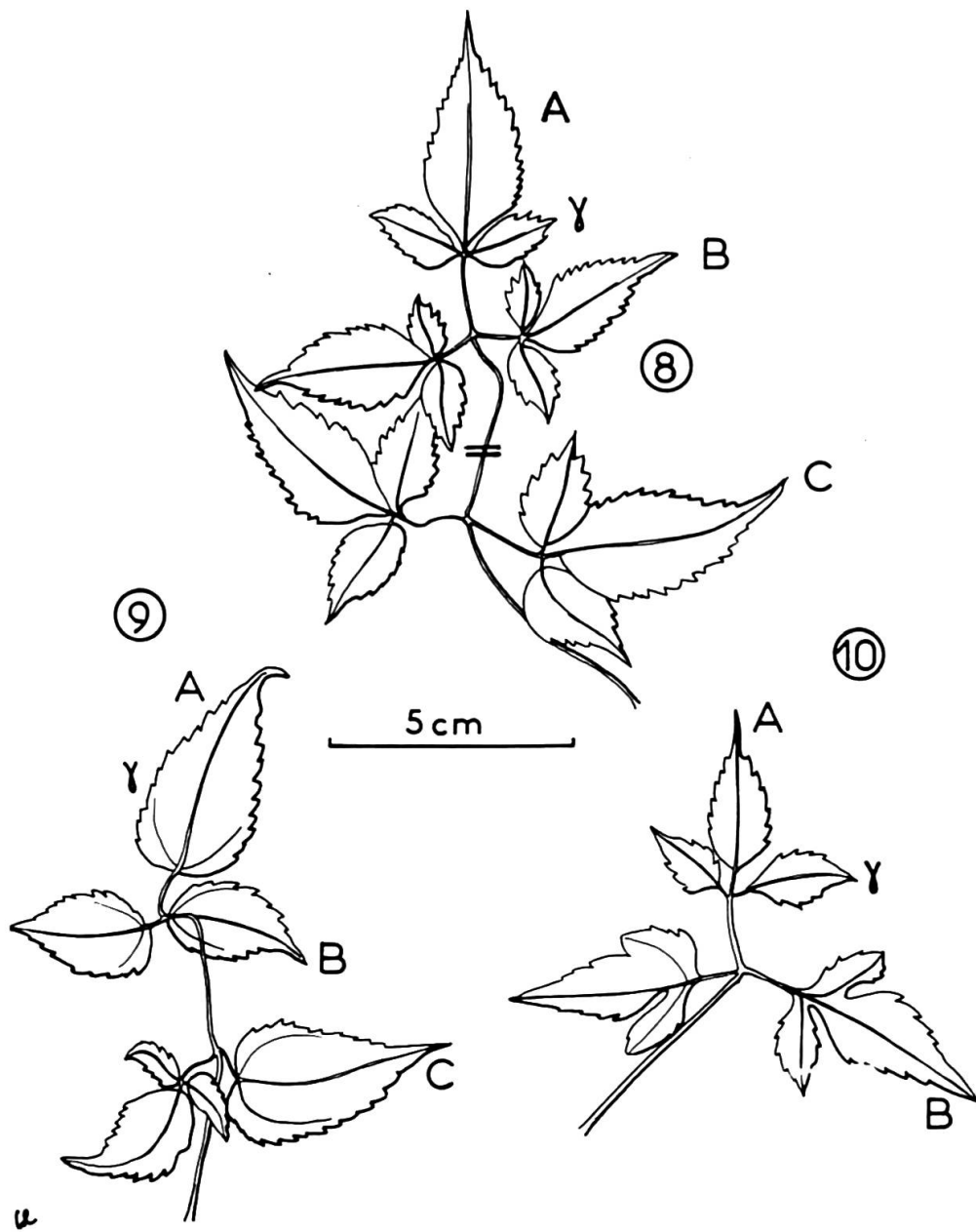
Le type le plus habituel ne diffère guère de ce qu'a figuré Arber dans le *Clematis Vitalba* L. (l.c.: fig. 24 D-E). Nous en prendrons ici, comme exemple, le *Clematis lasiandra* Maxim. Sur le même rameau, nous remarquons deux feuilles (fig. 8 et 9) légèrement différentes. Alors que la première a des folioles (A, B, B', C, C') trifoliolulées, 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* Hort<sup>1</sup>.

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.

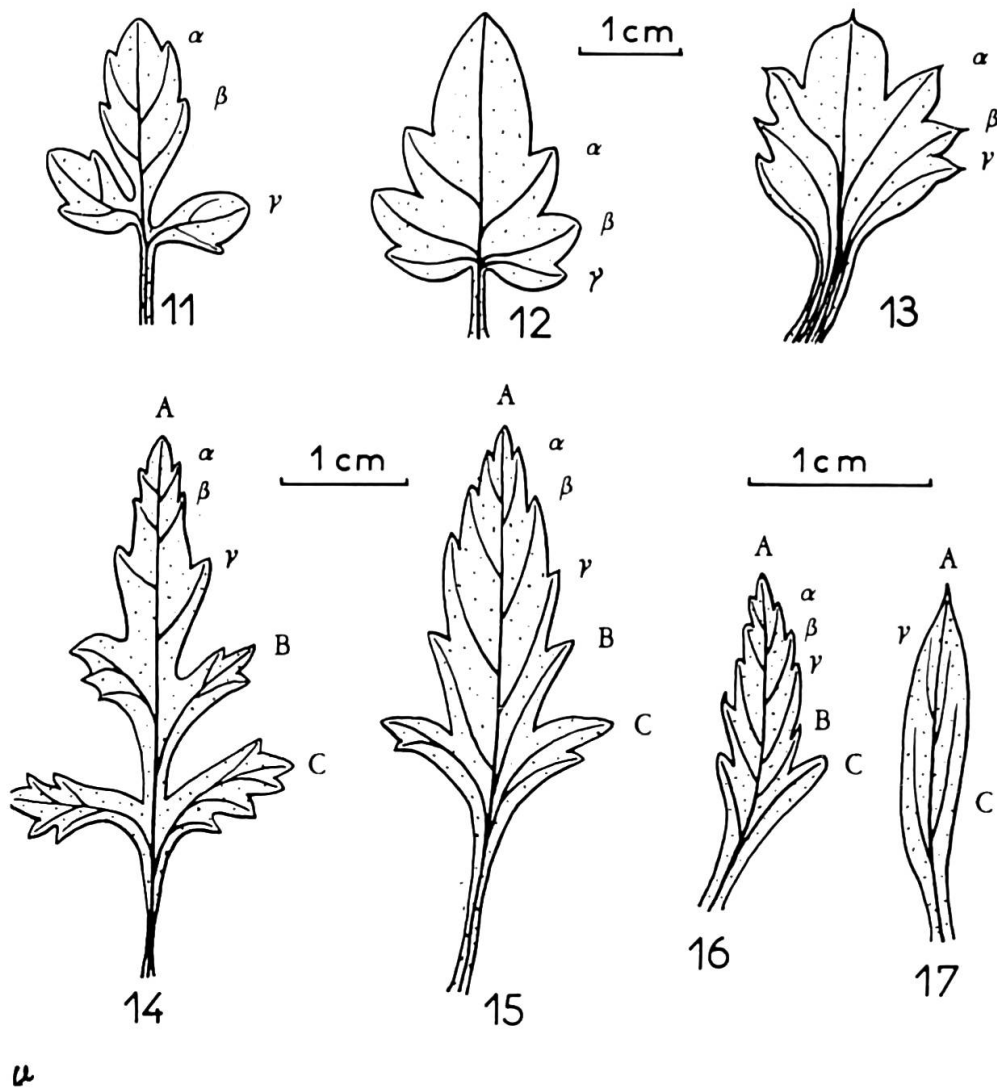
D'autres clématites vont nous montrer quelques traits intéressants. Le *Clematis aethusifolia* Turcz. possède sept folioles, fortement lobées, voir foliolulées (échantillon *Maximovicz* s.n., de Mandchourie). C'est aussi le cas de certains exemplaires du *Clematis orientalis* L. (par exemple, *Handel-Mazzetti 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 avons 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 avons 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  $\gamma + B$ .

<sup>1</sup>Cette 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.).

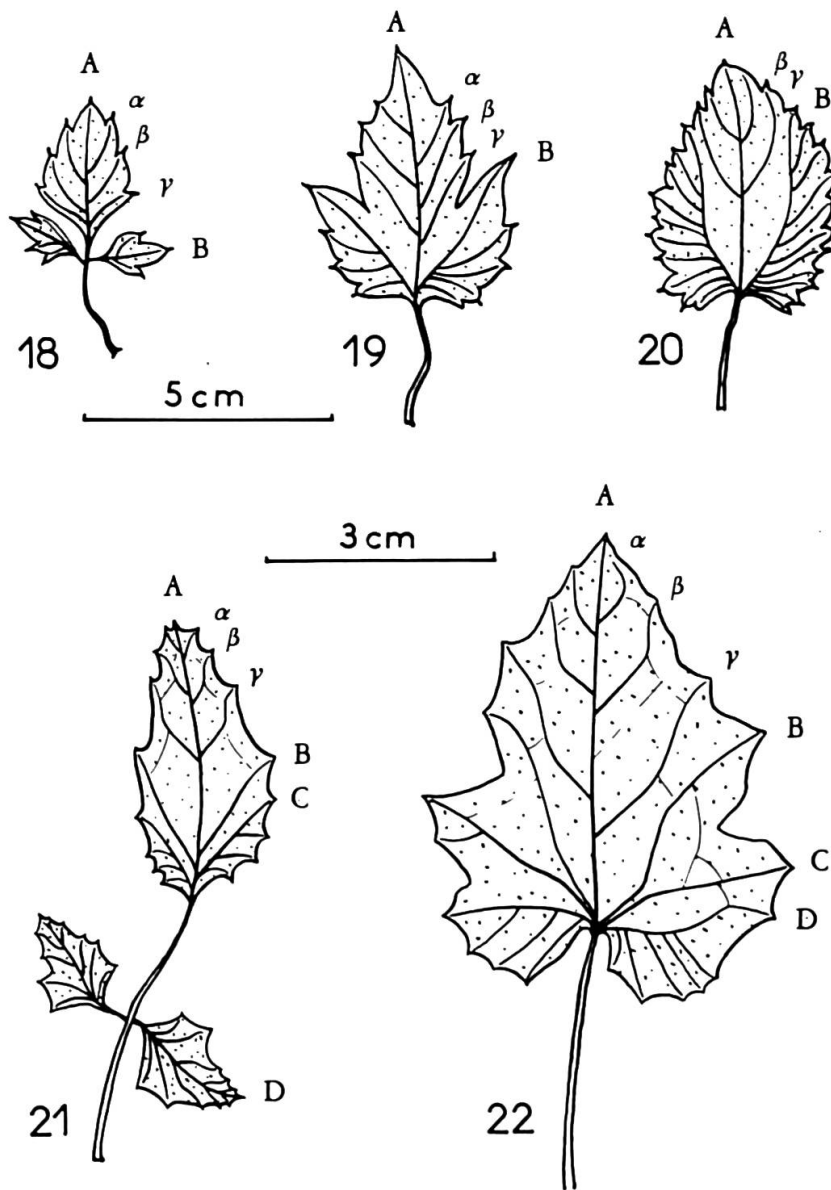


Feuille de *Clematis lasiantha* Maxim.  
 8-9, d'après *Farges 1 bis*; 10, d'après *Henry s.n.* (Hu Peh). Voir l'explication des signes dans  
 la légende à la page 16.



11-13, folioles de *Clematis orientalis* L.: 11, d'après *Handel-Mazzetti 4601*; 12, d'après *Bornmüller 1980*; 13, d'après *Baenitz s.n.* (Silésie). 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;  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , nervures latérales (d'ordre 2) de la foliole ou du lobe distal.

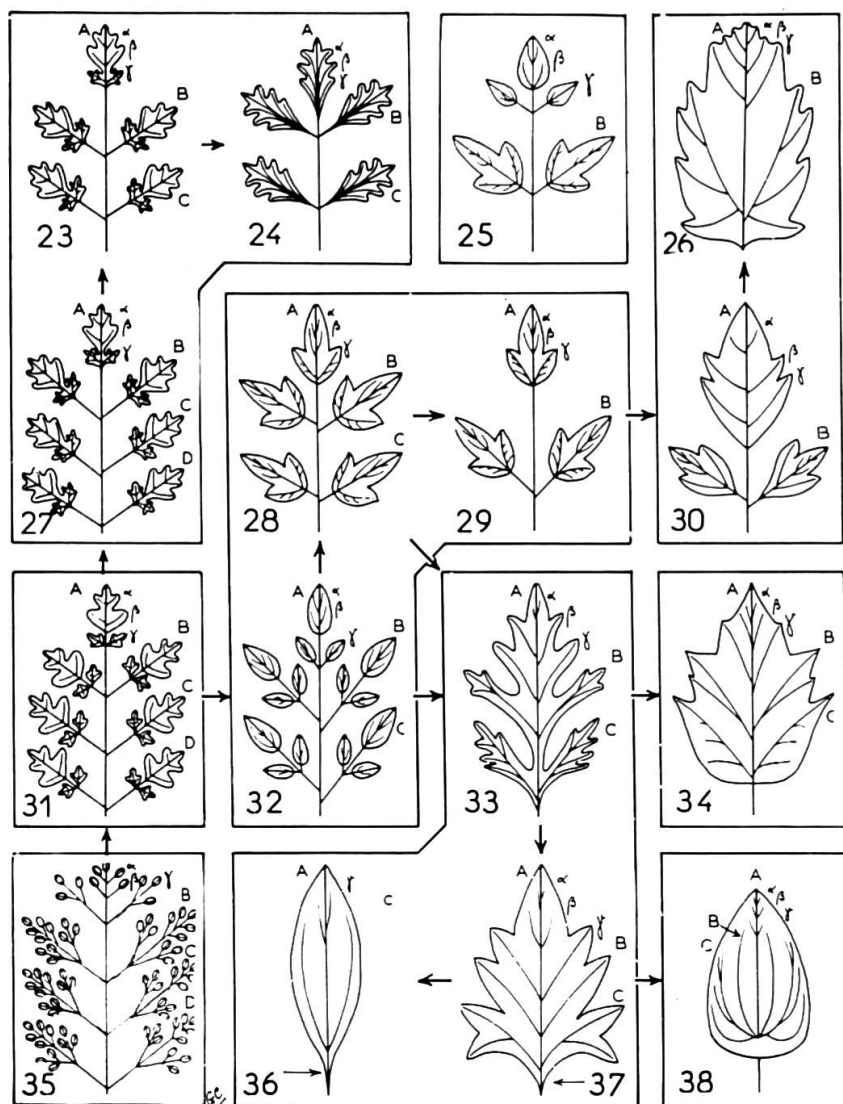
La feuille du *Clematis fruticosa* Turcz. est toujours simple (fig. 14-17), mais son degré de lobation peut varier considérablement. Elle est parfois fortement 5-lobée, pour ne paraître souvent que trilobée (fig. 15). La feuille représentée en fig. 14 est un stade intermédiaire entre ces deux états. 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 Rheederana* 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 hétérophylie, 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 trifoliolées, 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 Rheederana*, 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 « 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*<sup>1</sup>

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) rejetait 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<sup>ème</sup> 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 monojugée pour former une feuille "pseudo-simple", Van der Pijl (1952) se rallie, avec quelques réserves, à cette opinion.

---

<sup>1</sup> 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 Césalpinioïdées 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 Velenovský (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 avons nommés, II, IV A, IV B, et IV C. L'interprétation des autres sera faite dans des chapitres ultérieurs (2.2.3. notamment).

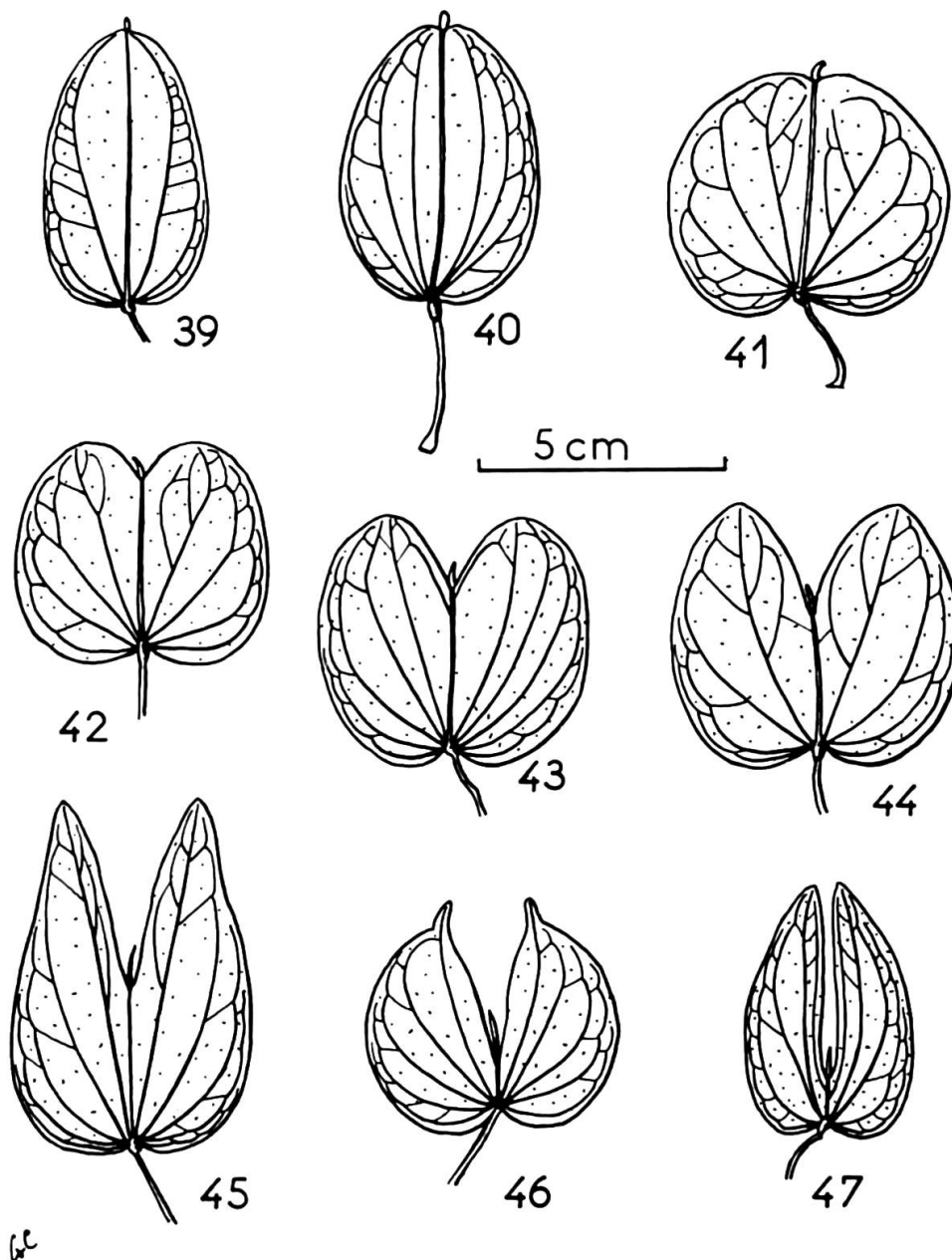
Considérons différentes feuilles de *Bauhinia* (fig. 39-61). Il est bien évident que l'on peut établir une série typologiquement continue de la feuille fig. 39 à la feuille parfaitement bifoliolée. Deux problèmes se posent:

- 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.

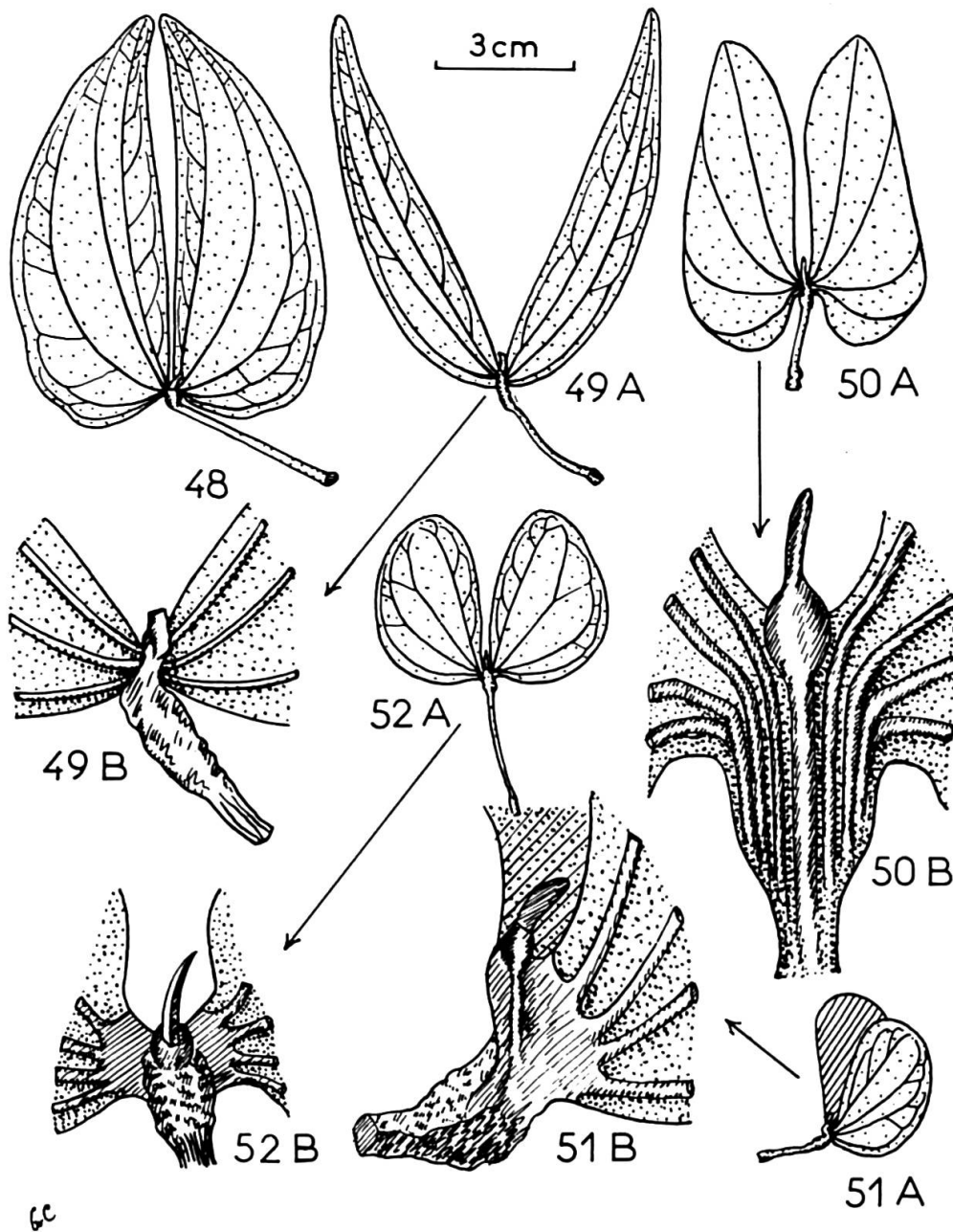
La première partie consacrée à la "comparative morphology", est résumée par ce passage: "as a rule, *Caesalpinioideae* have paripinnate leaves. For this reason, one is at first sight inclined to consider the bifoliolate leaf of *Bauhinia* as the original form. Simple or unifoliolate leaves would be strange". 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., *Uittiena* 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 Césalpinioïdées 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.

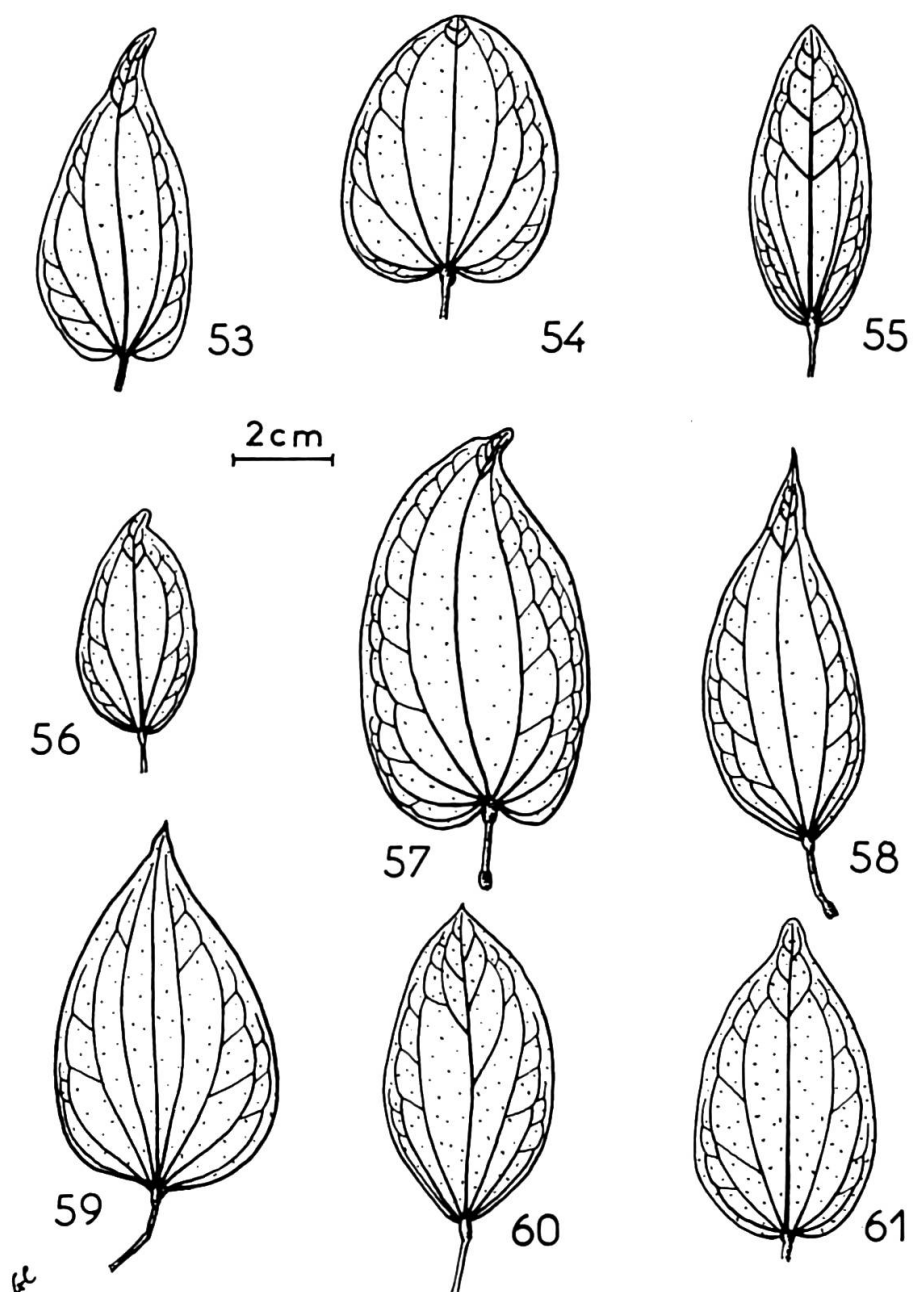


Feuilles "simples" de divers *Bauhinia*

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. Langsdorfiana* 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".

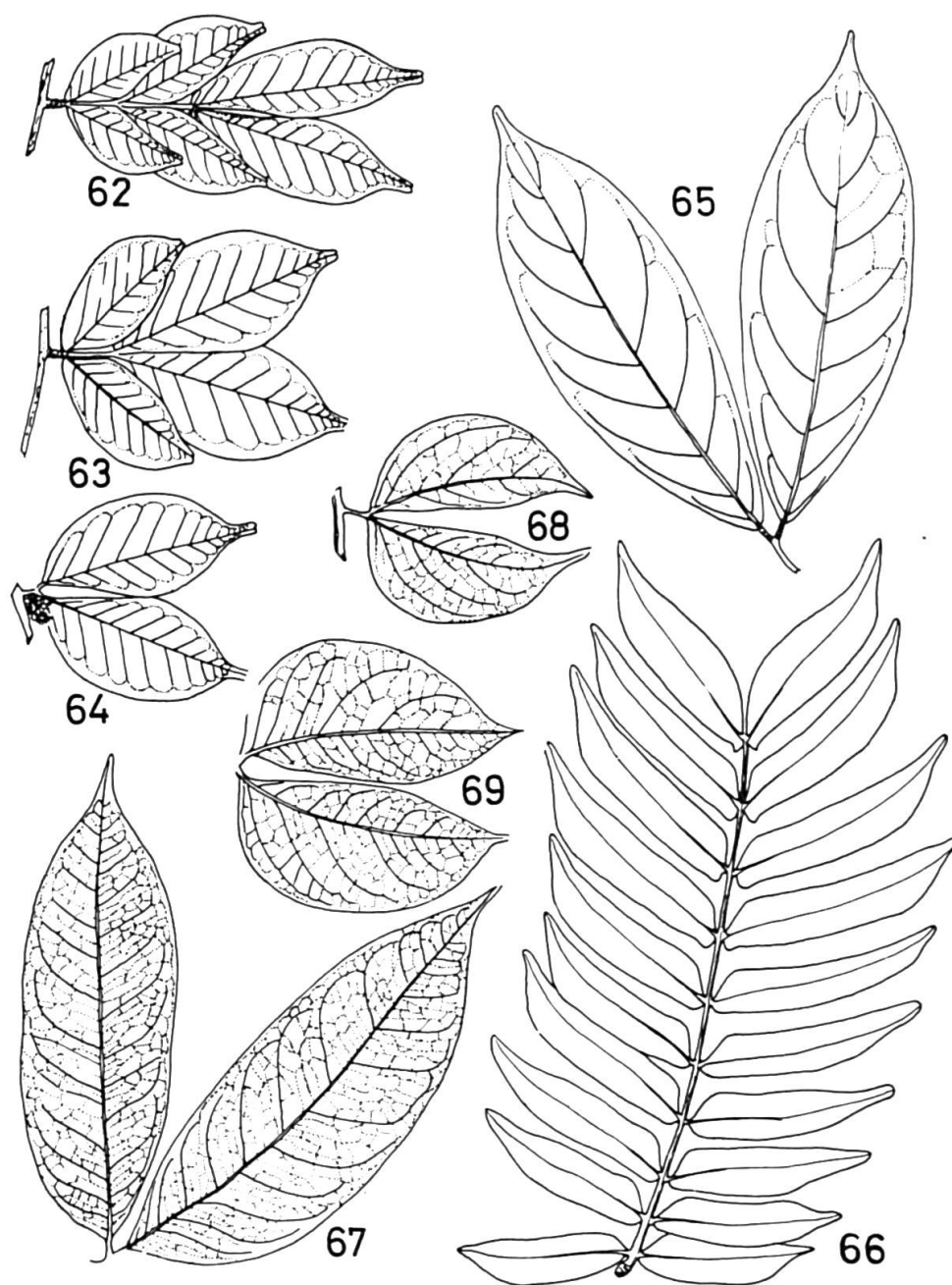
En réalité Baillon (1882), dans le *Copaifera officinalis* L., et Hua (1898) dans le *Cynometra Mannii* (= *Cynometra Schlechteri* Harms) ont observé "une foliole terminale, mais celle-ci a la forme d'une languette subulée et de bonne heure elle se désarticule à la base et tombe. Alors la feuille devient 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... conduplicuée, 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".<sup>1</sup>

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 Césalpinioïdées ?

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. liberiensis* 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 Césalpinioïdées 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.

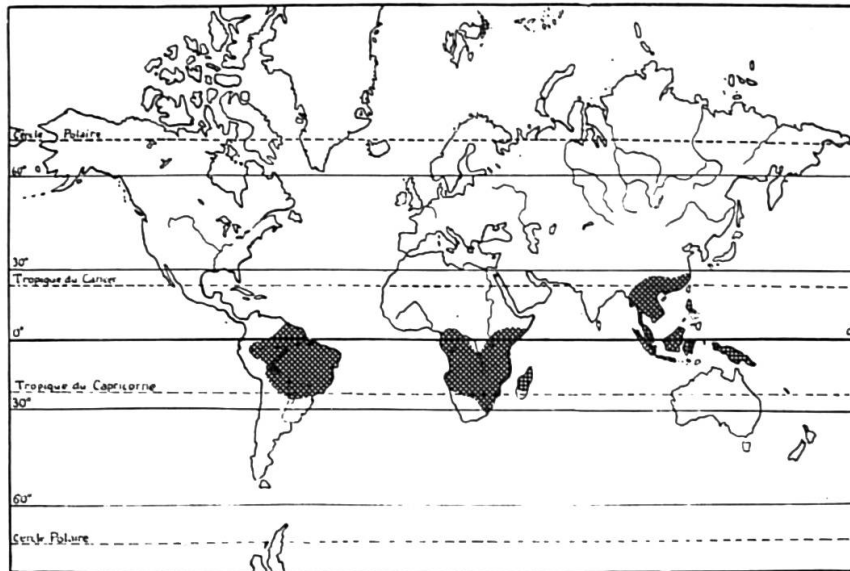
Une étude adéquate (et il paraît étonnant que les articles de Baillon, Hua et Schinz soient si complètement tombés dans l'oubli) permet de penser que la forme foliaire primitive est imparipennée, le "mucron" terminal apparaissant comme une foliole non développée. C'est ce qu'une étude anatomique avait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

<sup>1</sup> 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).

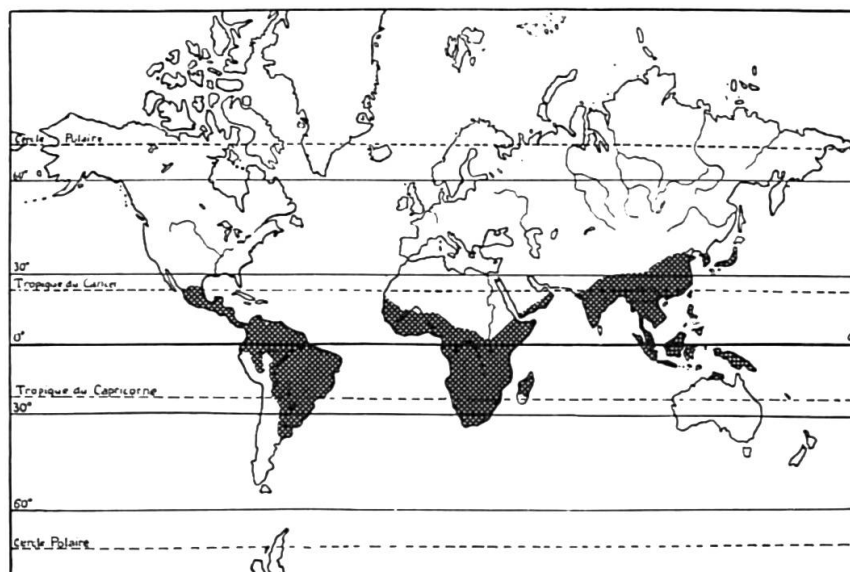


62, *Cynometra Schlechteri* Harms; 63, *Cynometra sanagaënsis* Aubr.; 64, *Cynometra Le-Testui* Léon.; 65, *Triplisomeris "triplisomeris"* Aubr. et Pellegr.; 66, *Tetraberlinia Moreliana* Aubr.; 67, *Tetraberlinia bifoliolata* (Harms) Hauman; 68, *Guibourtia ehie* (Chev.) Léon.; 69, *Guibourtia Tessmannii*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





70



71

70, aire des *Bauhinia* à feuille "entière" 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* Lévillé, 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 mucronée).

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. Posthumi* (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 vénézuélien.

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'échancrure. 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 diécie. 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 pétioleaire 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*.

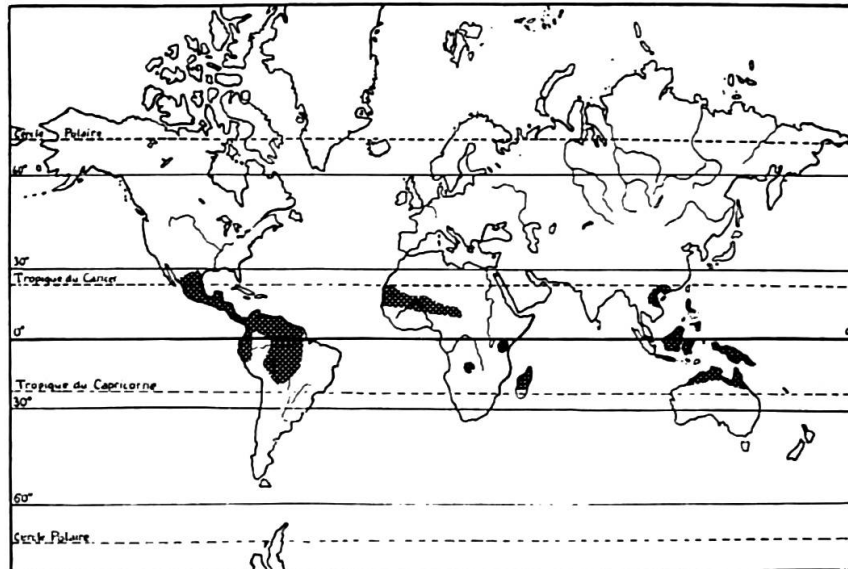
A Madagascar, *B. Grewei* Drake, *B. Hildebrandtii* Vatke et *B. porosa* Boiv. ex Baill. sont du type B. Sa répartition en Afrique est très intéressante. Tout d'abord, il faut négliger de nombreuses espèces cultivées et souvent introduites (*B. acuminata* L., *B. anguina* Roxb., *B. corymbosa* Roxb., *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.<sup>1</sup>), 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.

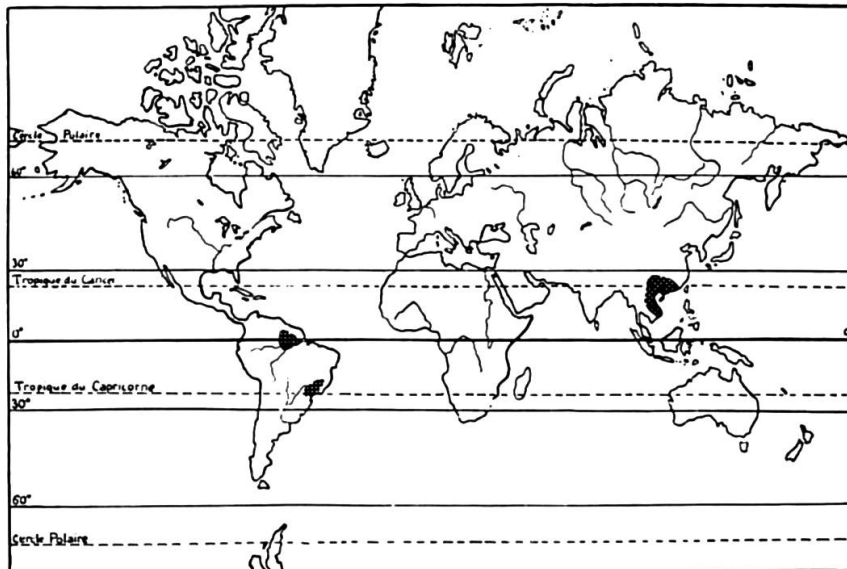
Par ailleurs *B. rufescens* Lam. peut être considéré comme faisant transition entre les types B et C. C'est la seule espèce africaine où nous ayons trouvé ce caractère. Corrélativement, c'est la seule espèce répandue dans la partie Nord-Ouest (de la Mauritanie au Tchad) de l'aire spontanée africaine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

<sup>1</sup>Pour 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. Bruyonii* (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. Bruyonii* (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 caduc.

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 atténuées 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'Espirito 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. kаланtha* 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*.

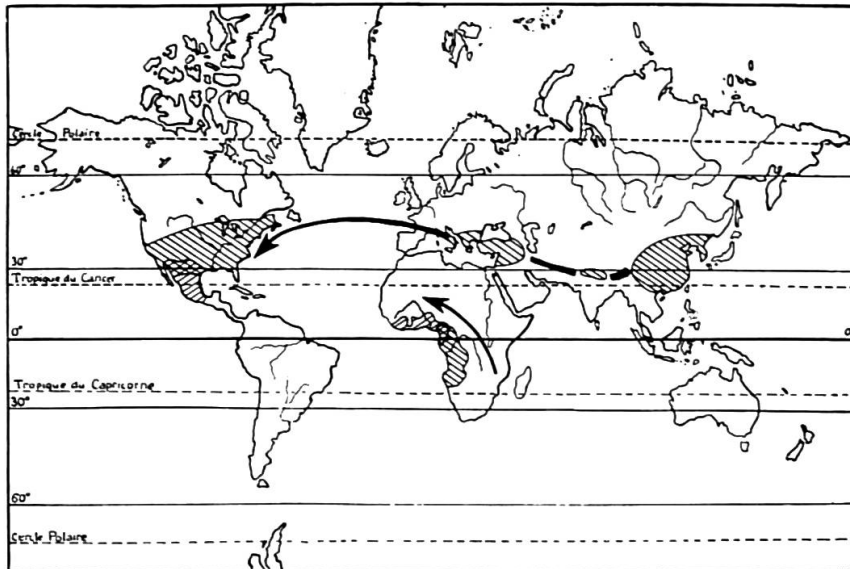
Mais quelle est la valeur morphologique véritable de ces feuilles pourvues d'un "mucron" qui n'est autre qu'une foliole terminale ? Quels sont leurs rapports avec la feuille du type D qui n'en possède pas ?

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.

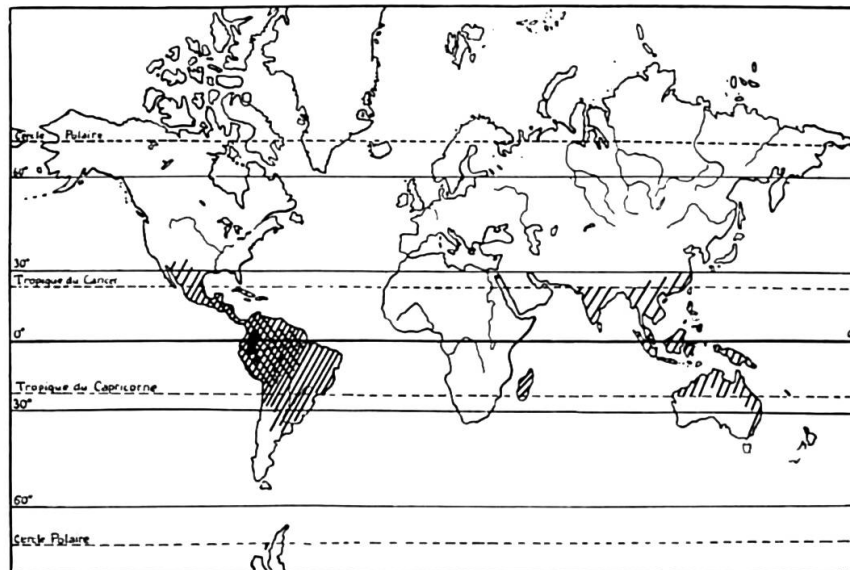
Il existe d'ailleurs deux autres Bauhiniées ayant des feuilles de ce type, *Griffonia simplicifolia* (Vahl) Baill. et *Cercis reniformis* S. Wats. La comparaison des aires de ces deux espèces avec l'aire des genres auxquels elles appartiennent montre leur caractère marginal; géographiquement, elles sont 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 suggéré 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

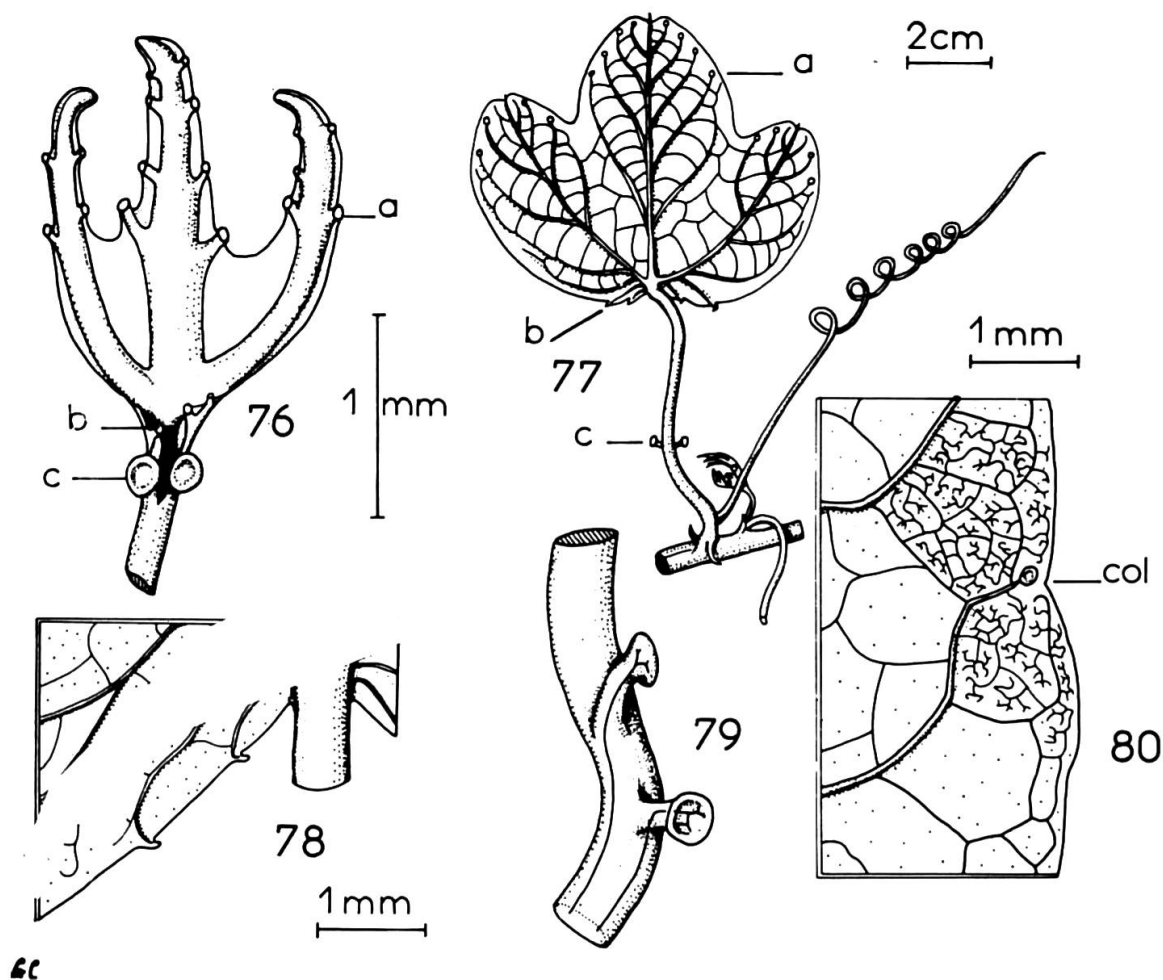


75

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

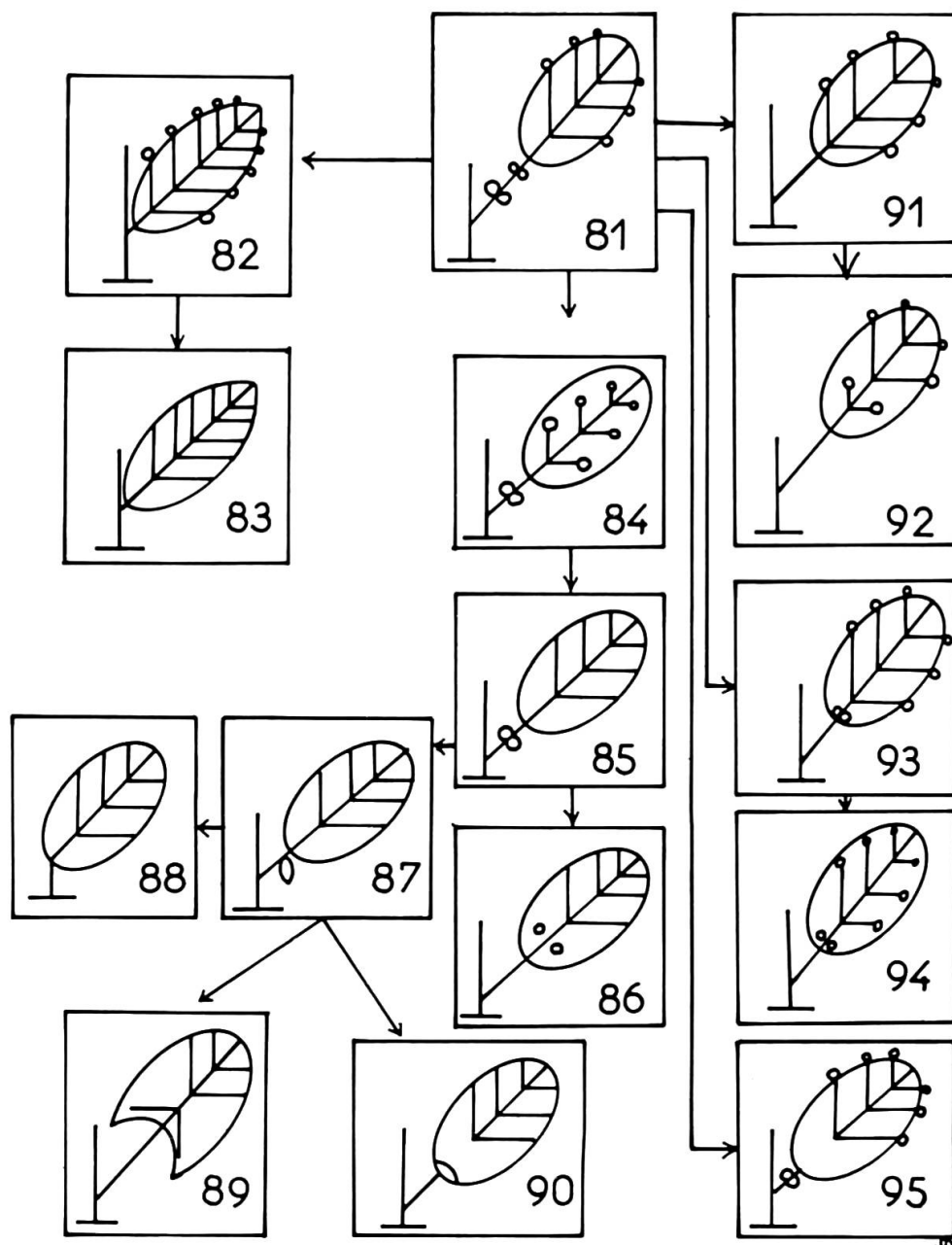
Cette homologie se retrouve du point de vue typologique. Il est aisé de décrire une série continue de formes foliaires (fig. 81-95<sup>1</sup>) entre le *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl. et l'*Adenia malangeana* Harms. Les glandes vont nous servir de témoins et de marqueurs pour saisir le sens évolutif 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.

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

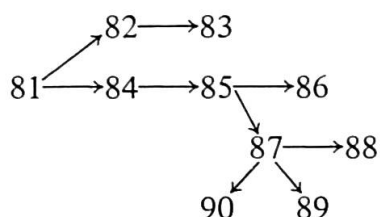


Feuilles simples non lobées de quelques Passifloracées

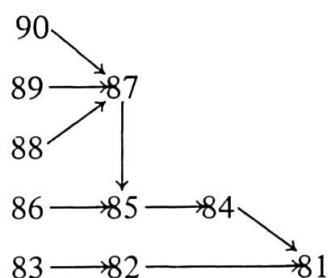
81, *Tryphostemma littorale* (Peyr.) Engl.; 82, *T. longifolium* Harms; 83, *T. Baumii* Harms; 84, *Adenia* sp. (Schweinfurth 3485); 85, *A. tenuispira* Engl.; 86, *A. malangeana* Harms; 87, *A. gracilis* Harms; 88, *A. Tisserantii* A. et R. Fernandes; 89, *A. hastata* (Harv.) Schinz; 90, *A. Poilanei* 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 surajoutent 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)<sup>1</sup>.

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 Paropsioidées, arbres que l'on place soit dans les Passifloracées, 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*<sup>2</sup>. 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 vrille<sup>3</sup>, 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 pétio-laminaire 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 avons de fortes présomptions de tenir pour primitives dans les genres *Adenia* et *Tryphostemma* et de celle des Paropsioidées, tribu qui regroupe des genres arborescents à fleur moins évoluée que celles des Passifloracées 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 démuné de glandes, mais celles-ci sont intégrées à la base du limbe, de

<sup>1</sup> L'*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.

<sup>2</sup> Section *Euastraphea* de Killip (1938), à laquelle nous donnons un nom conforme au "Code de la nomenclature".

<sup>3</sup> Sur 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

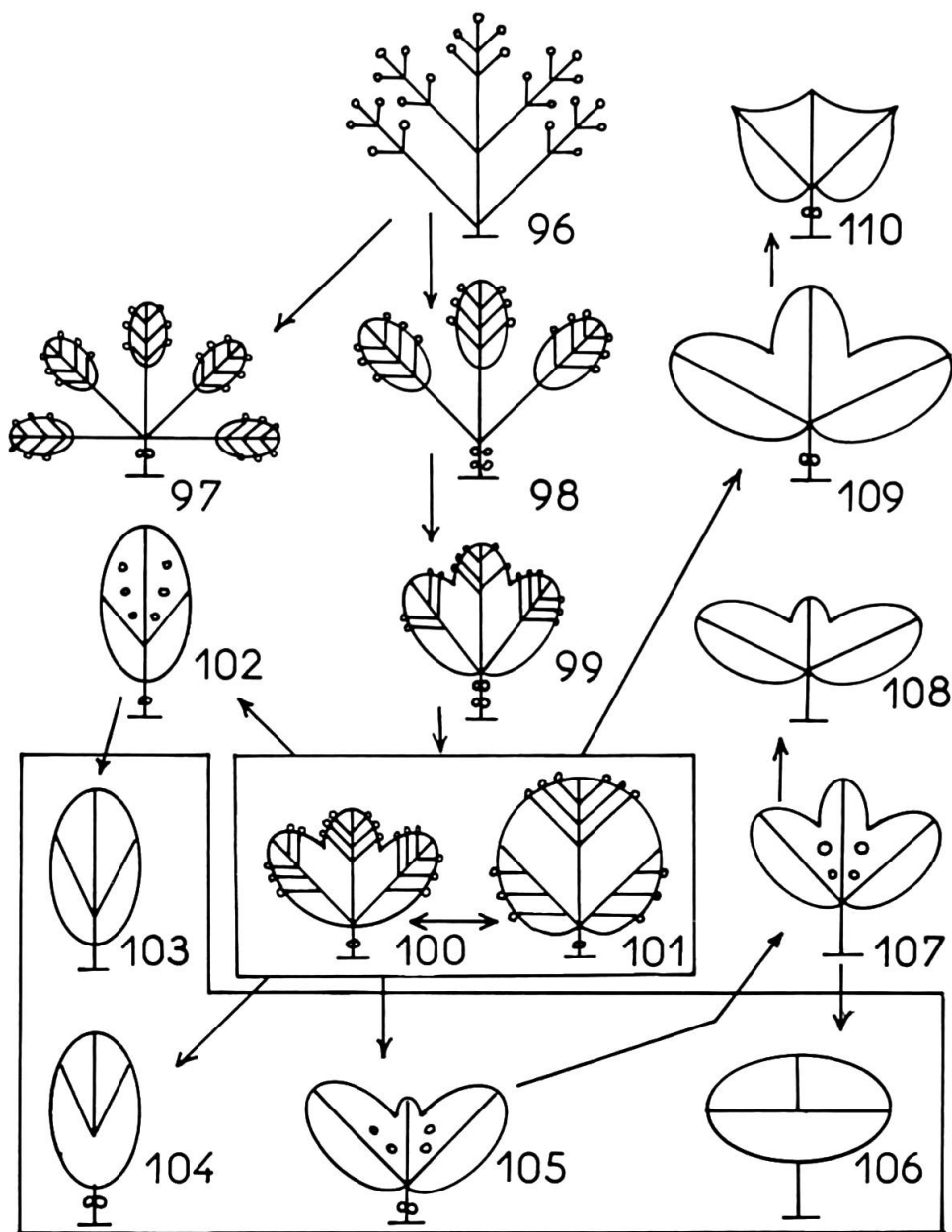
Parmi les *Passiflora* de la section *Decaloba* (DC.) Mast., on rencontre deux passiflores (*P. Berteriana* Balb. ex DC. et *P. heterophylla* Link) qui en constituent la série *Heterophyllae* Killip, et dont la forme foliaire est très remarquable. Elles ont un pétiole dépourvu de glande, surmonté d'un 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 avons vue chez le *Clematis lasiantha* Maxim. On en trouvera une représentation dans Urban (1930), sous le nom de *P. coarctata* Urb. et Ekm. (= *P. Berteriana* Balb. ex DC.).

*Passiflora deidamioides* Harms, seule espèce du sous-genre *Deidamioides* (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. deidamioides* Harms. Les feuilles bipennées, à foliolules uninerviées, des passiflores de la série *Heterophyllae* 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 *Heterophyllae* nous permettent de la résoudre. Dans le genre *Passiflora*, les glandes<sup>1</sup> ont plus qu'une valeur physiologique; elles sont des marqueurs morphologiques.

<sup>1</sup> 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. deidamioides* 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 firingalavensis* 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.



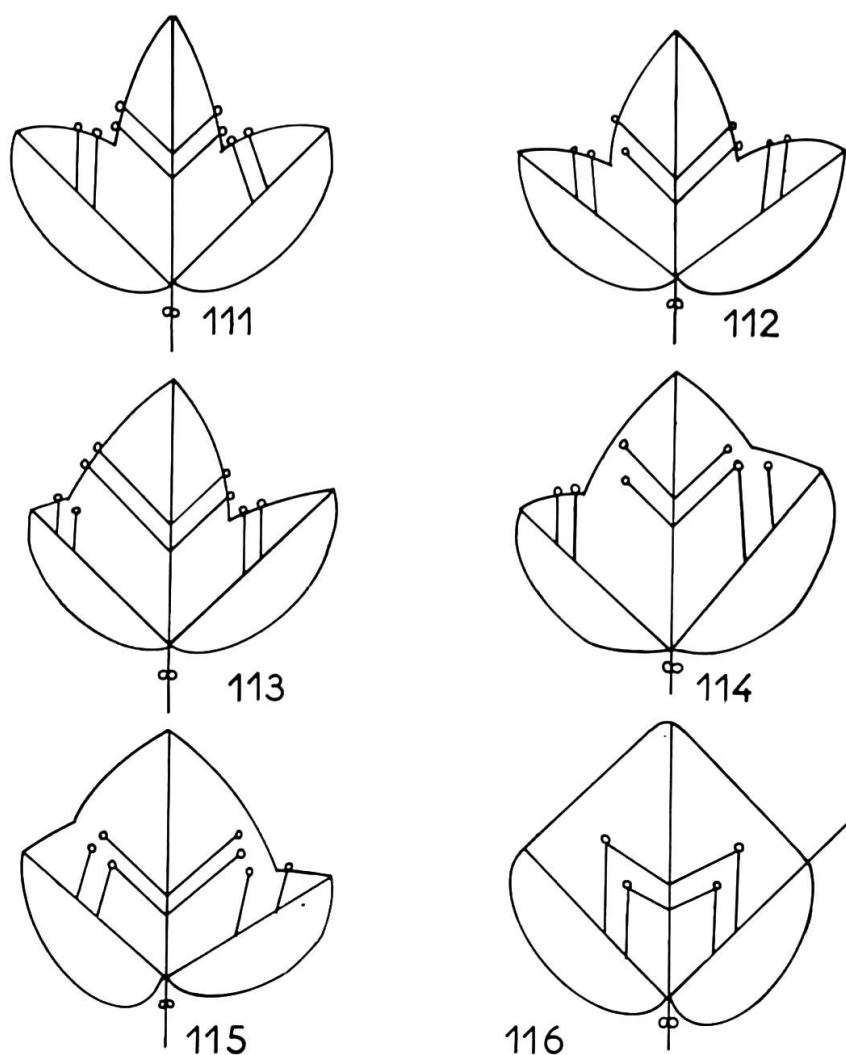
Les feuilles trilobées à glandes marginales et une ou deux paires de glandes pétiolaires sont fréquentes chez les passiflores. Envisageons d'abord celles munies seulement de glandes pétiolaires et marginales (fig. 99 et 100). En morphologie comparée, on peut aisément les rapprocher du type foliaire de *P. cirrhiflora* Juss., comme nous avons rapproché les feuilles du *Vitis Pagnucii* Romanet et de l'*Ampelopsis 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* Burt-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 trilobée 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 avons 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 saisissons 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-marginale. Fig. 114 et 115 représentent des feuilles où la plupart des glandes marginales de fig. 111 sont en position sub-marginale. 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 admettons 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.

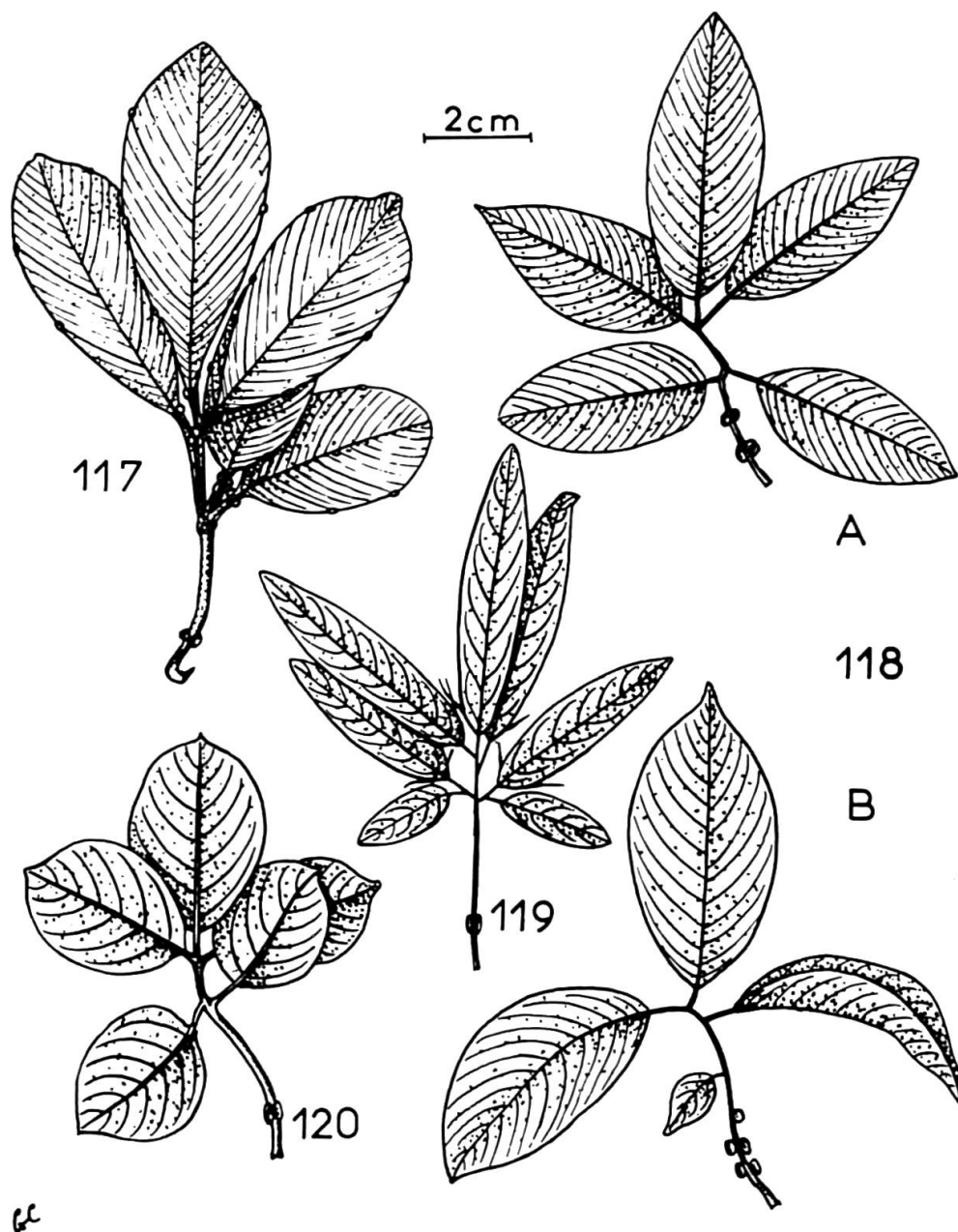
On comprend alors la position phylogénétique de quelques autres types foliaires. La feuille du *Passiflora coriacea* Juss. ressemble à celle du *P. biflora* Link., mais elle est peltée. (C'est par erreur que Troll, 1939: fig. 1351, VI, la figure dépourvue de glandes laminaires, tout comme Harms 1925: 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 avons 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.

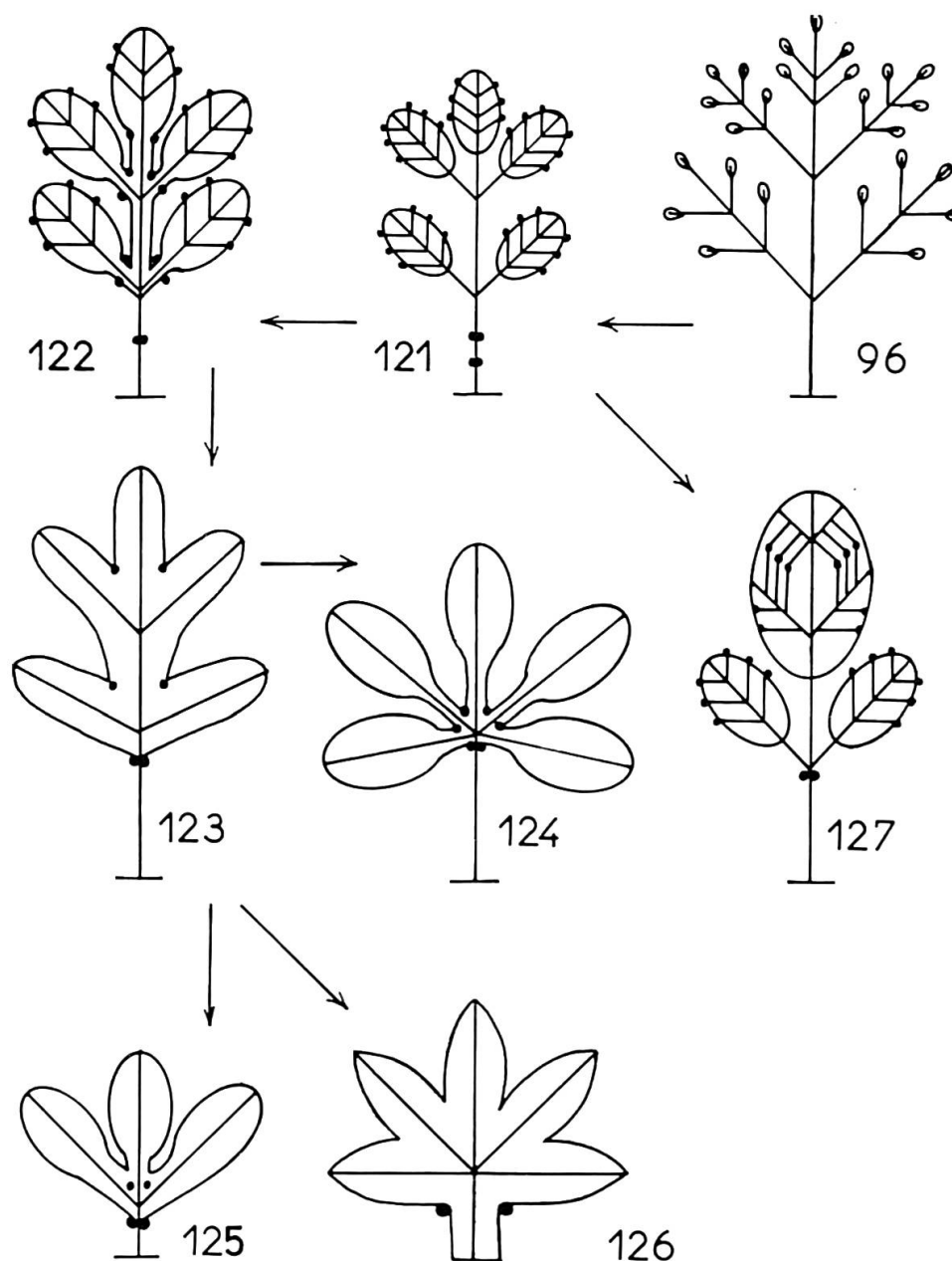
Le genre *Deidamia* présente des feuilles composées pennées (malgré son nom, le *D. bipinnata* Tul. n'est qu'une fois penné), à 5 ou 7 folioles (fig. 118). Le *Deidamia setigera* Tul. est très remarquable par la présence, à la partie marginale basale de ses folioles, de "soies" (fig. 119). Il s'agit 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 pétioles et rejoint les folioles entre elles. Les glandes "pétioleulaires" y sont, en réalité, des glandes marginales et les "pétioles", 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 folioles<sup>1</sup>. D'autres *Adenia* (*A. senensis*

<sup>1</sup> 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 pétiole<sup>1</sup> (fig. 126).

Un autre *Adenia*, du Mozambique, correspondant probablement à une espèce non décrite<sup>2</sup> 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 avons 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. deidamioides* 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.*"<sup>3</sup> 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 deidamioides* 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.

<sup>1</sup>Notamment 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.

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

<sup>3</sup>Cette 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.).

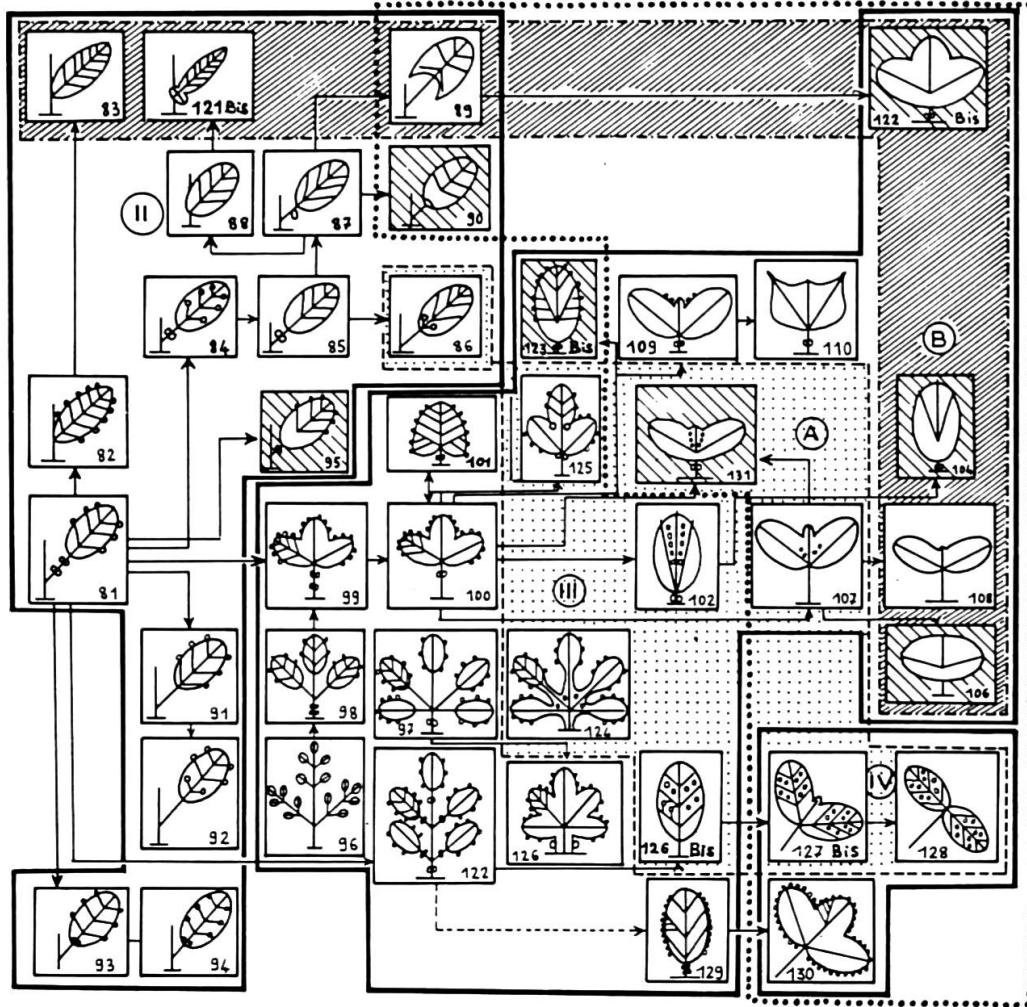


Tableau général des formes foliaires des Passifloracées (voir aussi les légendes précédentes, p. 36, 40, 44 et 45):

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 depourvues 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

IV<sup>1</sup>. 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 pétioles, 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 innerve 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.

<sup>1</sup> 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 "rudimentaire Blattende" du *Zygophyllum Fabago* L. (voir Troll 1939: fig. 1371) est dans le même cas.

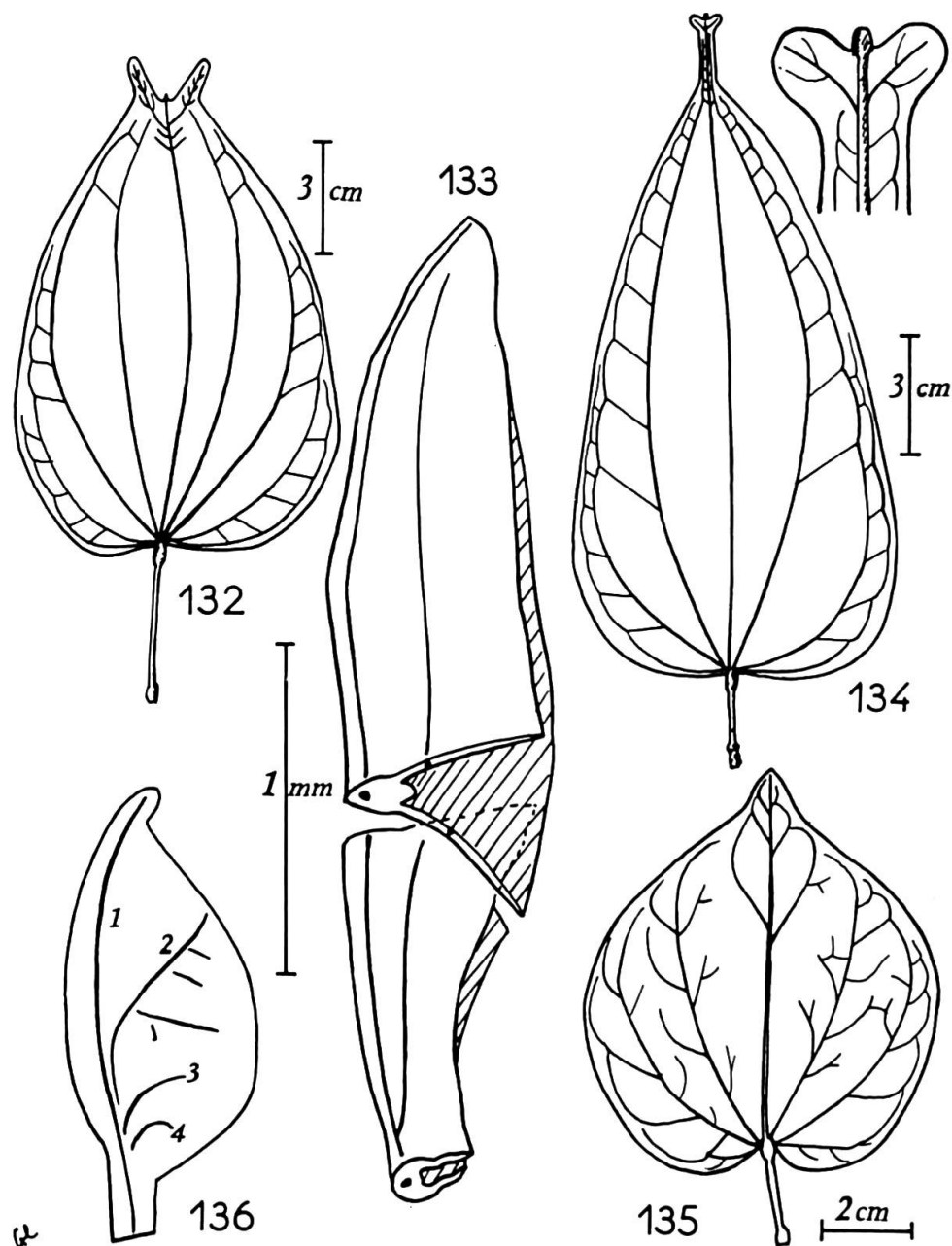
Dans d'autres cas (*B. tenuiflora* Watt ex C. B. Clarke, *B. pennicilliloba* Pierre ex Gagnep. etc.), le "mucron" ne correspond qu'à la subdivision terminale de ce territoire, subdivision homologue de la foliole terminale du *Passiflora heterophylla* Lam. Les portions latérales du territoire forment 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).

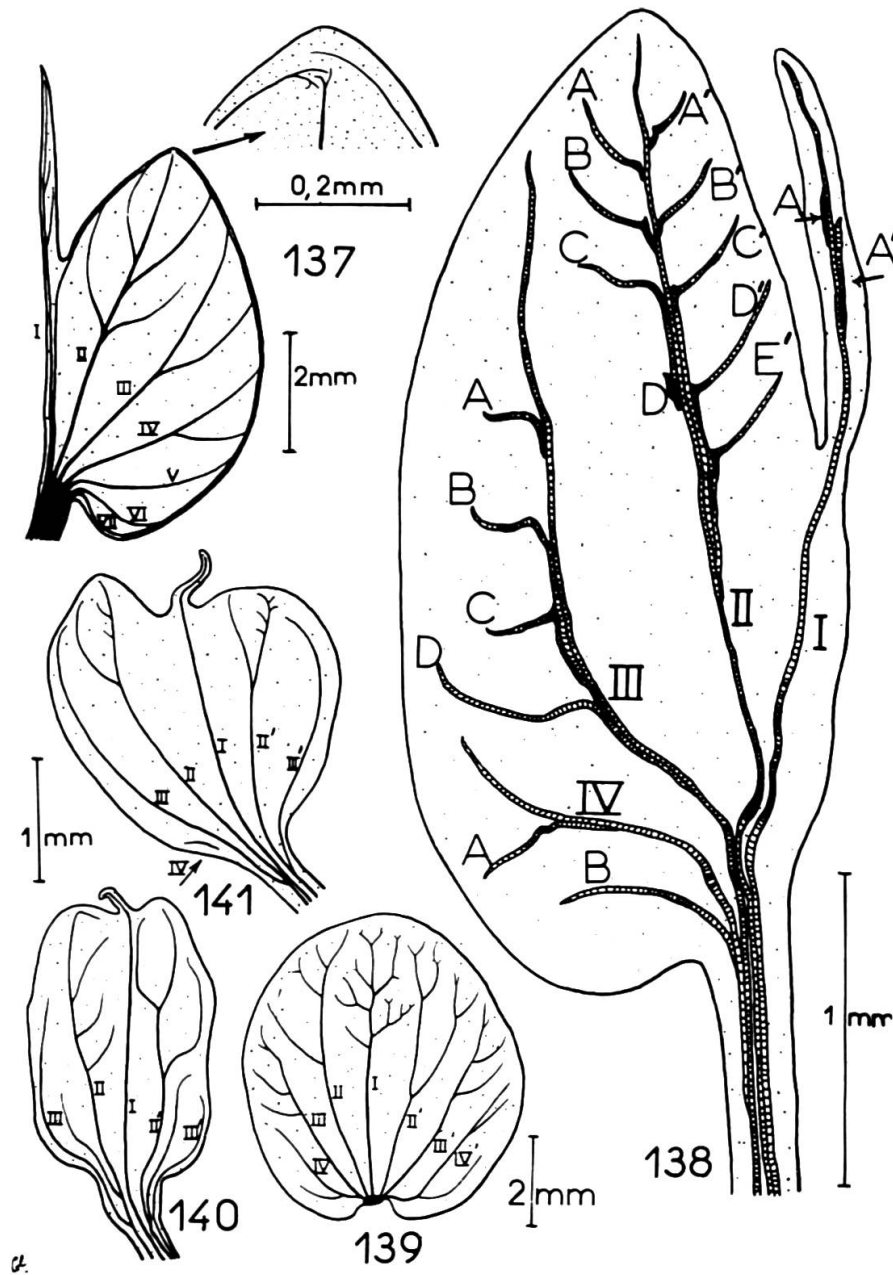
Les feuilles du type D (entières et dépourvues de "mucron") ne sont pas identiques à celles des *Gigasiphon*, comme la phytogéographie nous l'avait déjà montré. En effet, la réduction apicale qui les forme, à partir des feuilles du type A, peut affecter des feuilles à "mucron" à valeur de foliole (*B. 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 pétiolaire des Bauhiniées (type XII de Petit 1887), aberrante parmi les Césalpinioïdées, 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".

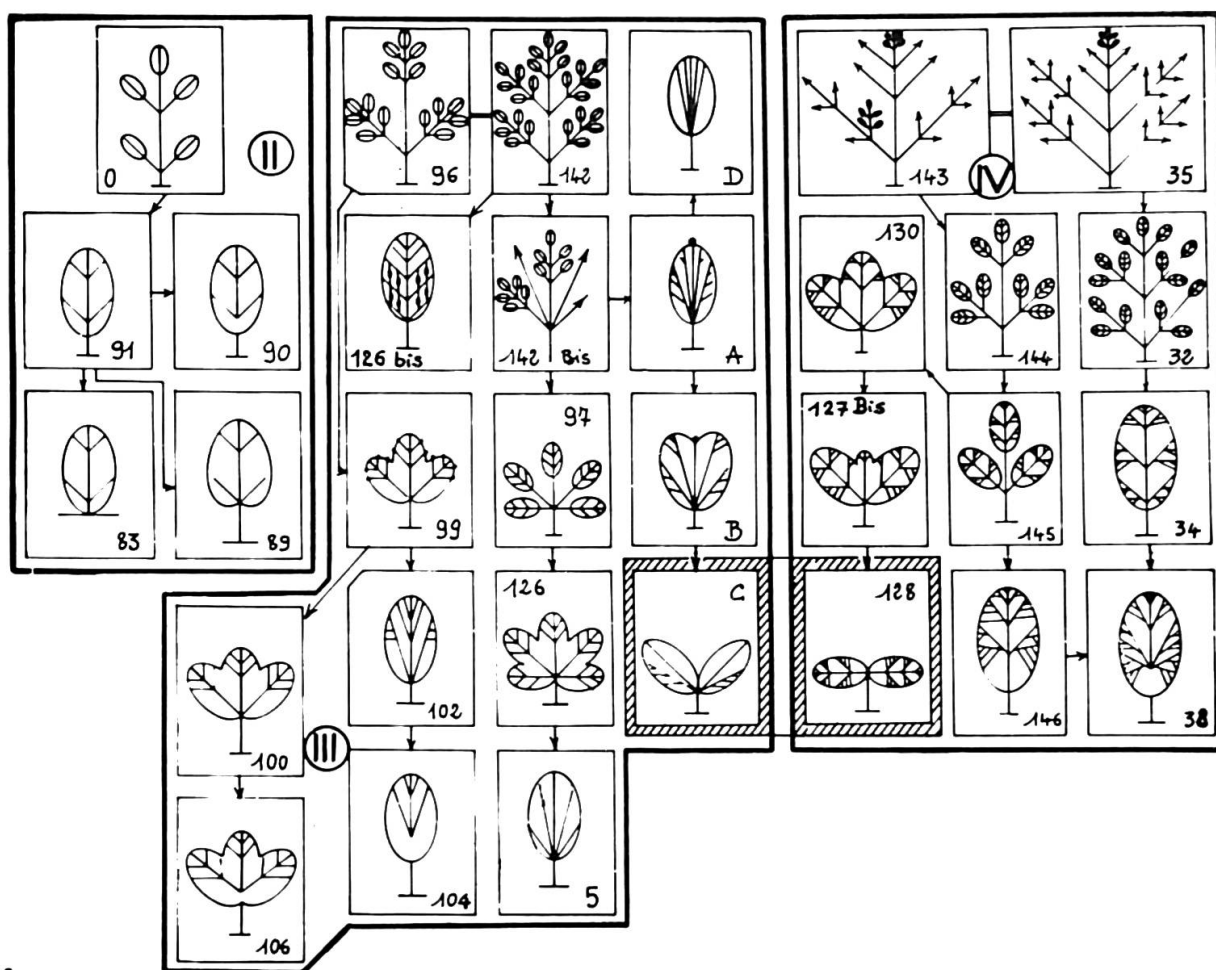
Les feuilles des clématites sont homologues aux feuilles du type de fig. 130 des passiflores (*P. indica* Hort.), celui-ci étant l'intermédiaire entre les types des fig. 145 et 146 chez les clématites, mais aussi proviennent (fig. 35) de feuilles plusieurs fois bipennées (et non trifoliolées à foliolules 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, trachéogénèse 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 "entière, 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 furingalavensis* 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. carpinifolium* 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 lasiantha* 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 physionomiques n'ayant pas une valeur morphologique définie. Nous pouvons, en effet, dresser le tableau suivant:

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

Il convient donc que nous nous interrogeons 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

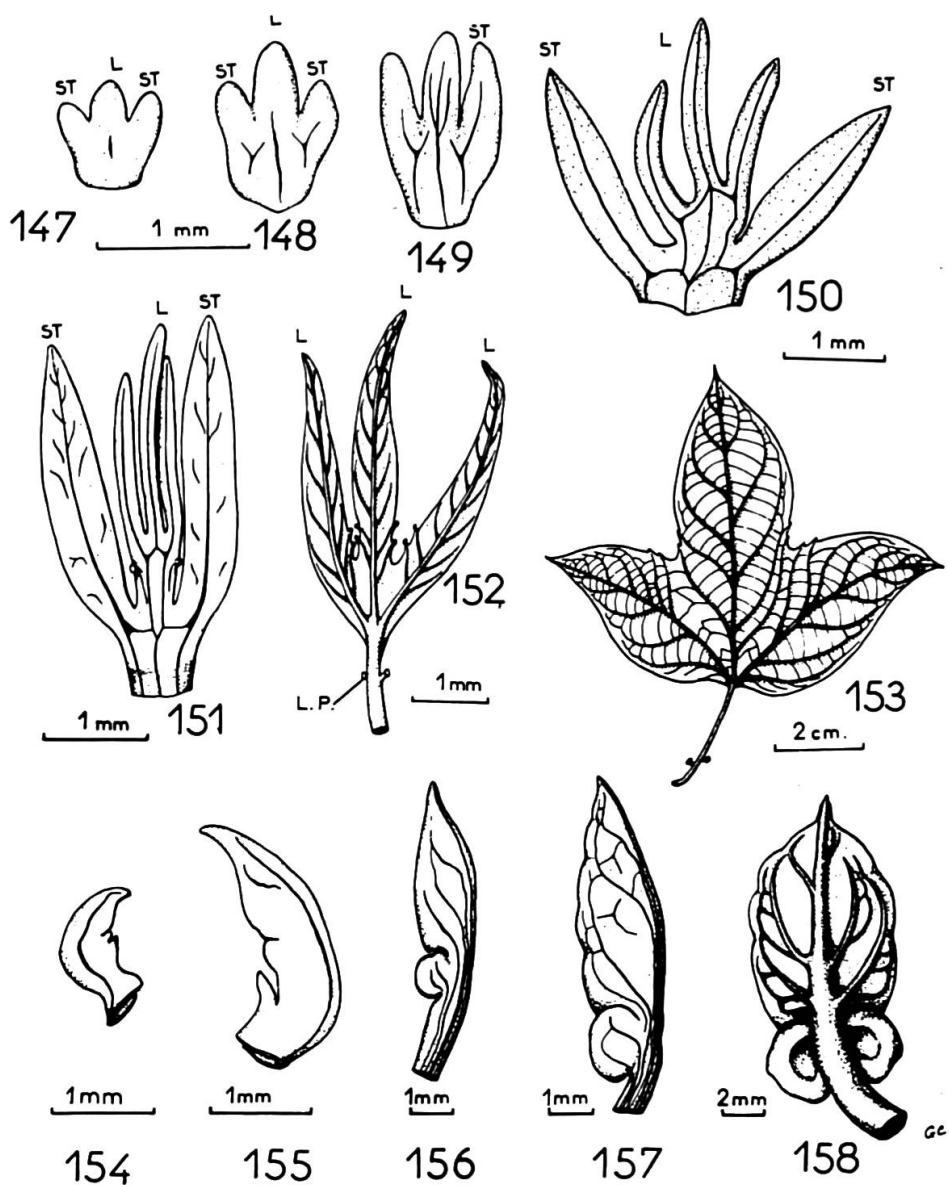
### 1.2.1. Glandes et "unité morphologique provisoire"

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.

<sup>1</sup> 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'ontogénèse 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 pétiolaire. Il est impossible de délimiter, dans le mamelon commun, leurs territoires respectifs.



#### Ontogénèse foliaire de deux Passifloracées

147-153, *Passiflora alba* Link et Otto; 154-158, *Adenia lobata* Engl. L, limbe; LP, glande pétiolaire; 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 rejoint 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<sup>e</sup> 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 foncièrement 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 pétiole innervés par deux faisceaux et deux nervures secondaires du limbe avec le territoire qui leur est adjacent, et les deux glandes sub-marginales qui y correspondent.

Une glande pétiole 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 pétiole dans sa totalité.

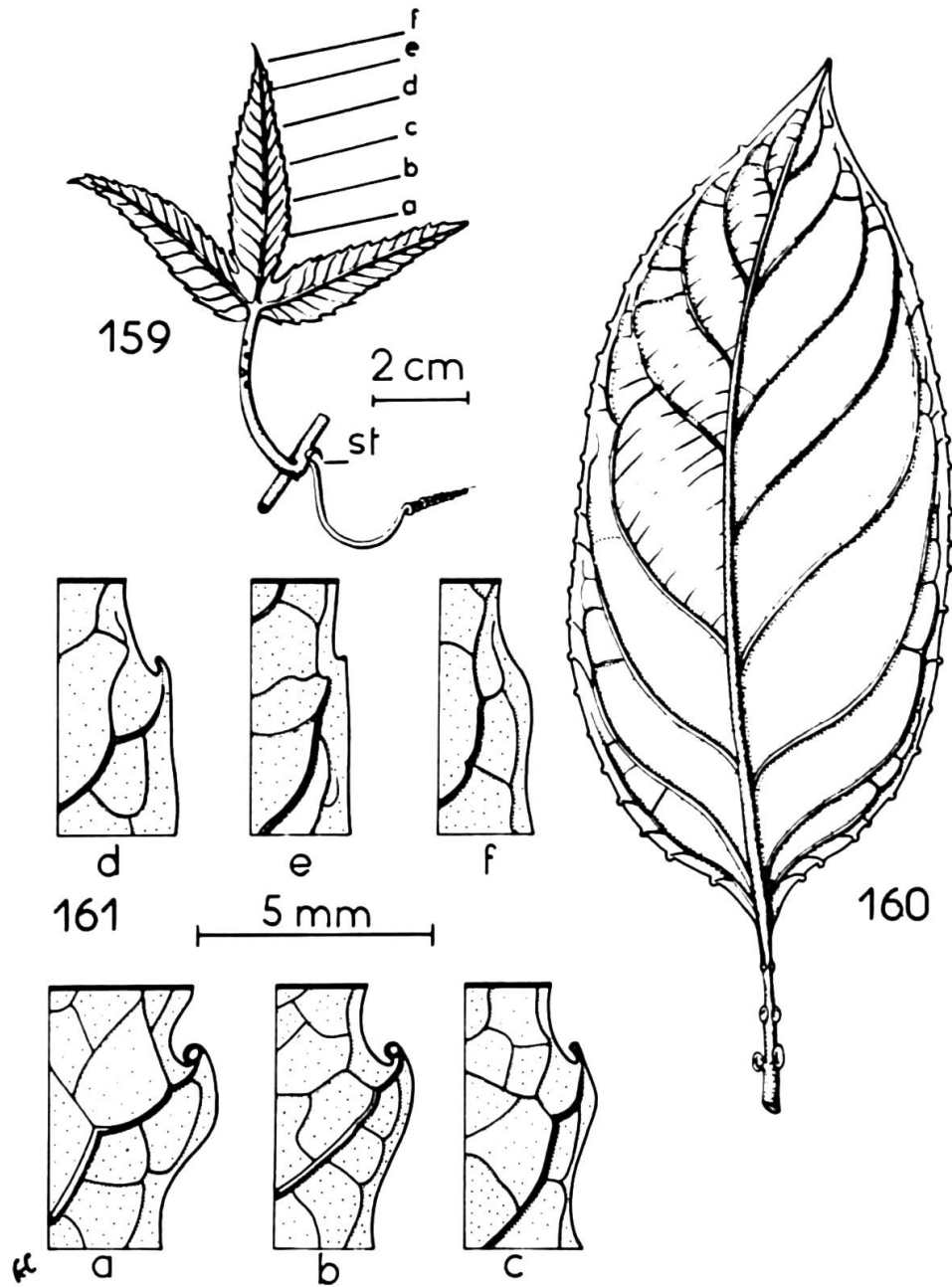
Un second exemple va montrer la valeur morphologique importante que peuvent avoir les glandes pétioles.

La feuille adulte de *Passiflora alba* Link et Otto montre deux glandes pétioles 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 nodaux) 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 nodaux 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 pétioles 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 pétioles 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 pétioles 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 pétioles 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 homologues 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 tératologistes 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 pêcher<sup>1</sup>. 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.

<sup>1</sup> 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 pétiolaire surnuméraire.

Nous sommes donc incité à conclure que c'est la glandularisation qui est secondaire, et l'aspect foliacé l'aspect primitif. Par ailleurs, les glandes pétiolaires 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*

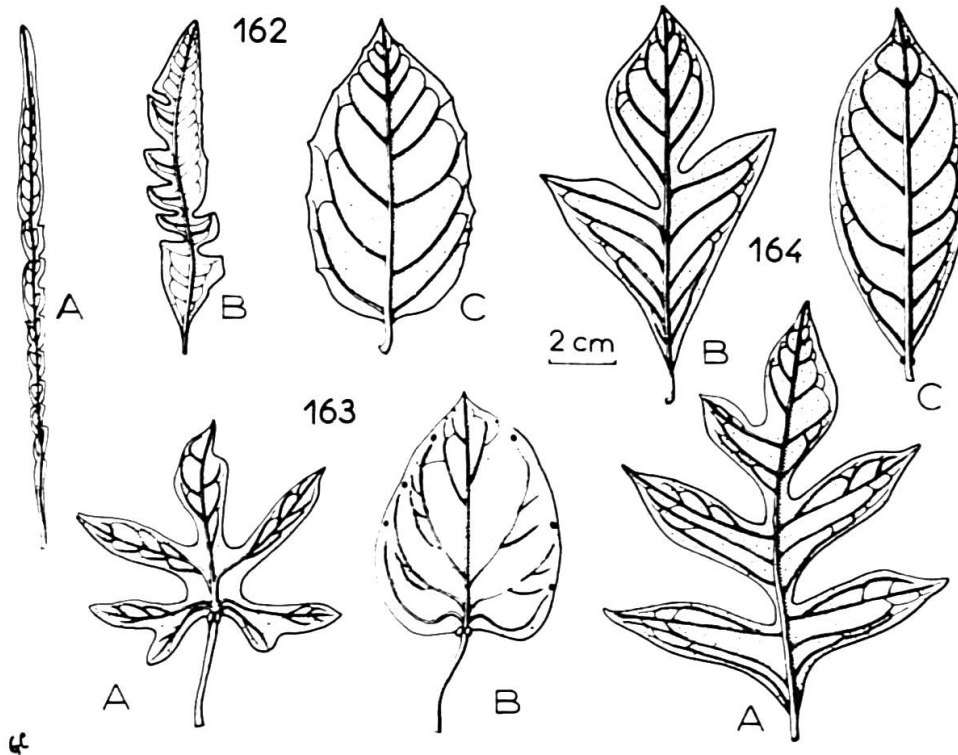
Harms, dès 1906, signalait la remarquable hétérophyllie du *Schlechterina mitostemmatoïdes* Harms. La feuille primordiale (plantule *s.n.* récoltée par Sacleux) a un aspect très allongé; elle est presque réduite à sa nervure médiane; quelques nervures secondaires très courtes sont entourées par un mésophylle 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 2<sup>ème</sup> 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 pétiolaire 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 mitostemmatoïdes* 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*

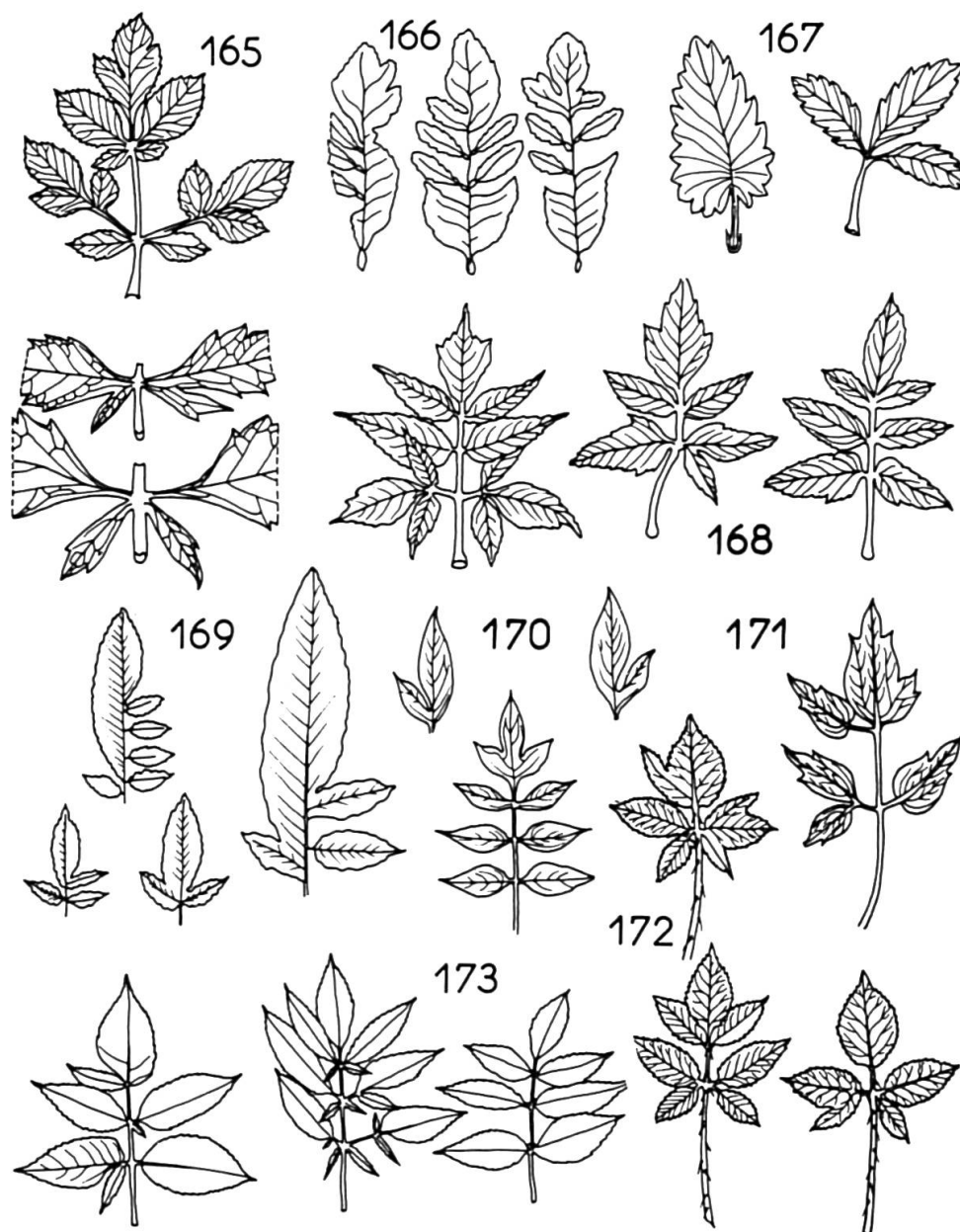
Des cas “anormaux”, relativement fréquents, reproduisent une individualisation de territoires foliaires tout à fait comparable à celle que nous venons de voir; ce sont des cas de phyllotomie. Comme l’écrit Schnell (1965), “chez certaines plantes à feuilles simples (comme certains *Ulmus*), il peut arriver 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 hétérophylle (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 linéaire cymbalaire phyllotomisée (cf. Touton 1940). On ne saurait, pourtant, qualifier ce phénomène de “réversion” sans précautions<sup>1</sup>, 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.).

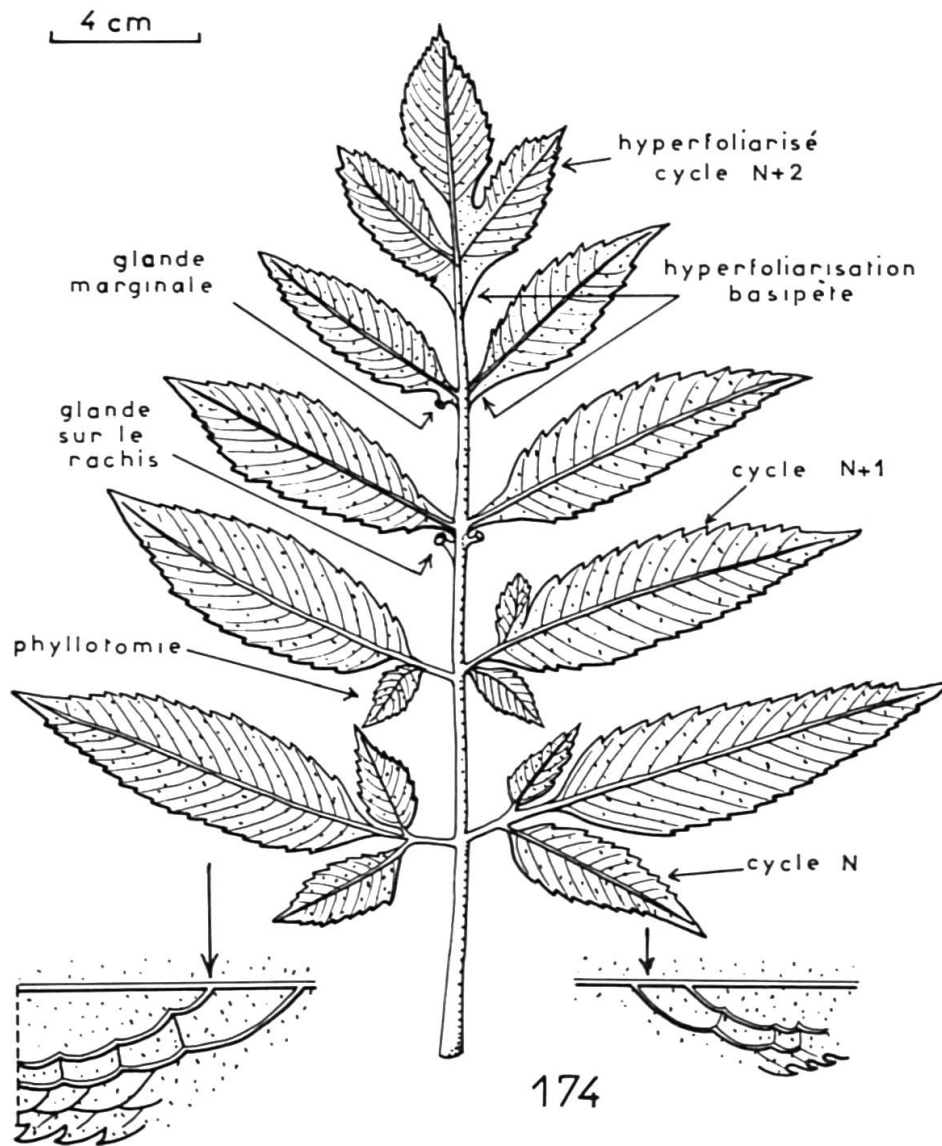
Nous avons représenté (fig. 174) une feuille de *Sambucus Ebulus* L., fort instructive de plusieurs points de vue. On notera que la phyllotomie de ses folioles basales n’affecte plus que le côté basal de la deuxième paire de folioles, encore qu’un début de phyllotomisation se manifeste du côté distal 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 avons 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.

<sup>1</sup> Voir dans Vuillemin (1926) une discussion de l’opinion de Potonié (1912) sur ce point.



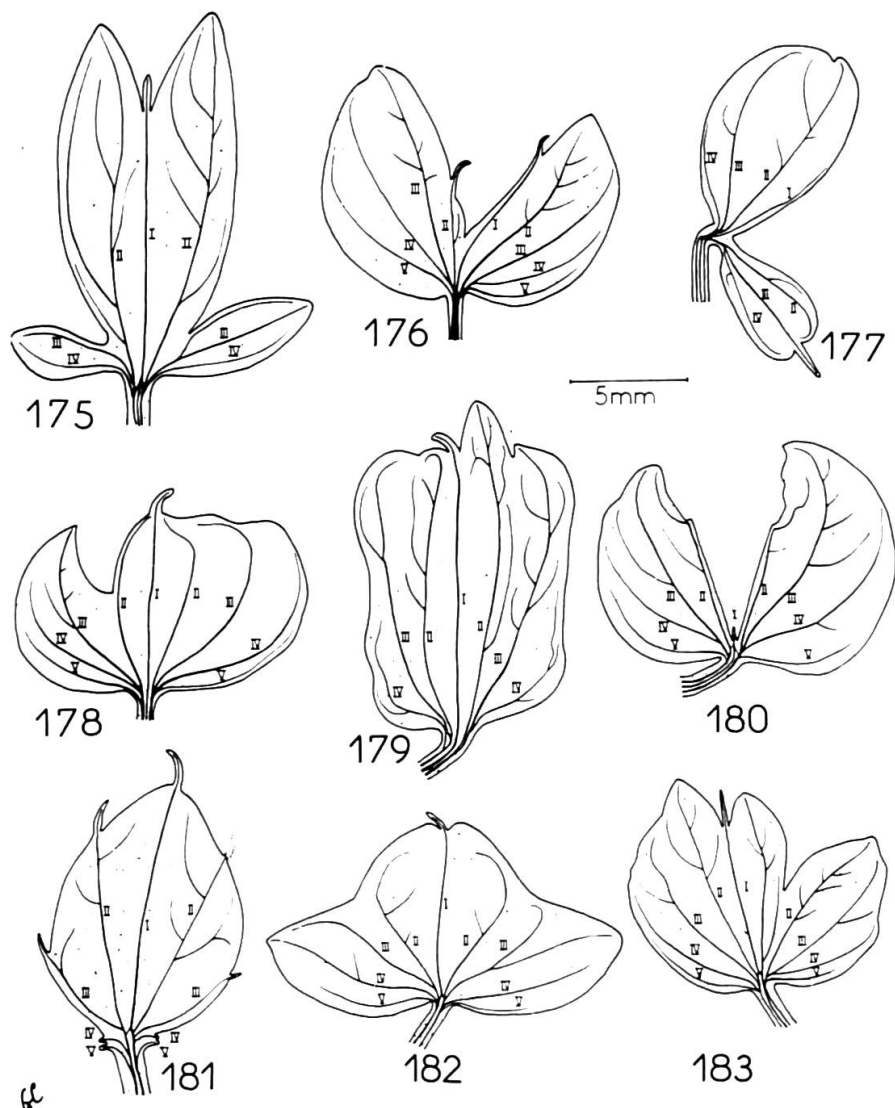
## Exemples de phyllotomie:

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 tératologiques que nous venons de décrire ne font donc que confirmer ce que nous avions 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 phylogenèse, 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  $\mu$ . 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 foliolules<sup>1</sup>, 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

<sup>1</sup> 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 ramification d'un axe... la ramification des nervures rétablira dans chaque article libéré une métamérie semblable à celle du limbe initial". S'agit-il alors d'une ramification 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 ontogénie est en complet accord avec l'interprétation de Goebel.

L'intérêt des "folioles subsidiaires" est de pouvoir examiner commodément une phyllotomie à répétition<sup>1</sup>, 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<sup>e</sup> 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

<sup>1</sup>Cette "phyllotomie à répétition" est habituelle dans les genres qui la présentent, et à la limite entre le "normal" et le "téatologique".



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:

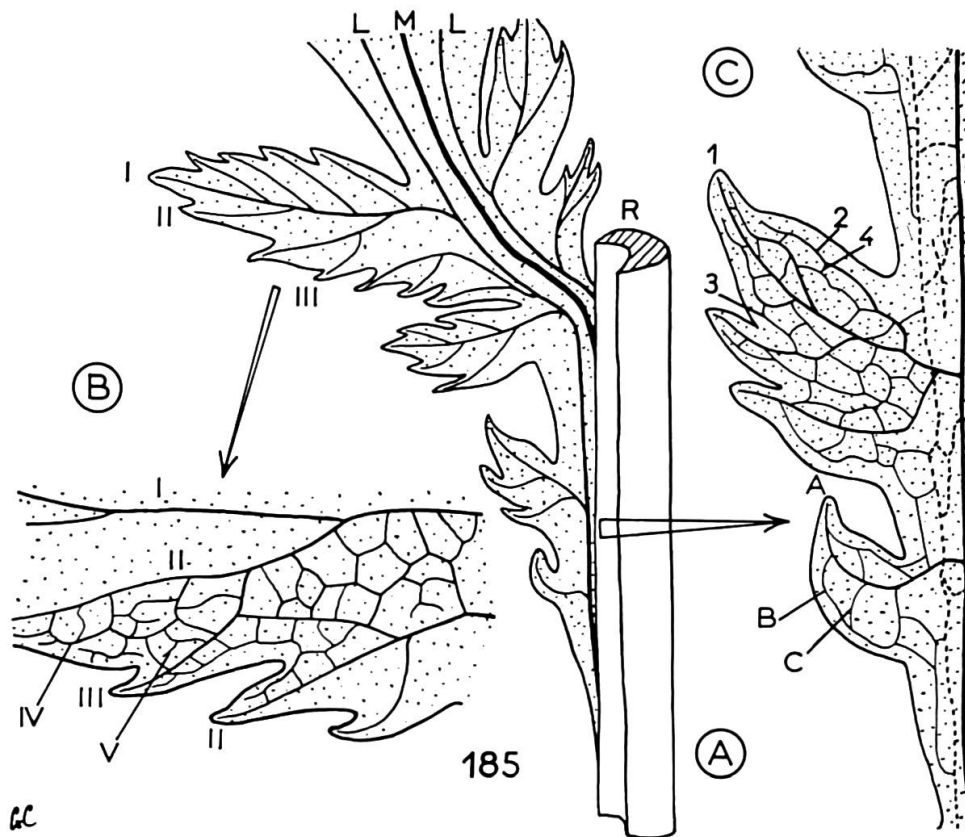
Degré de phyllotomisation	0	1	2	3	4
Nervures d'ordre: 1	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+
4	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	
6	+	+	+		
7	+	+			
8	+				

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				
	2	1			
	3	2	1		
	4	3	2	1	
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 paginales) 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 phylogenèse, 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-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 avons établi les homologues 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.

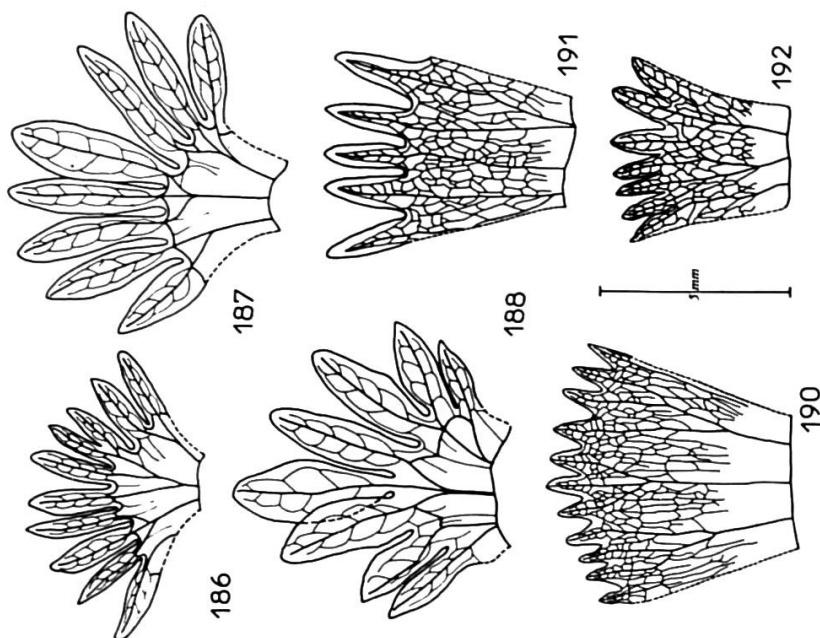
### 1.3. Remarques sur le concept de nervure

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.

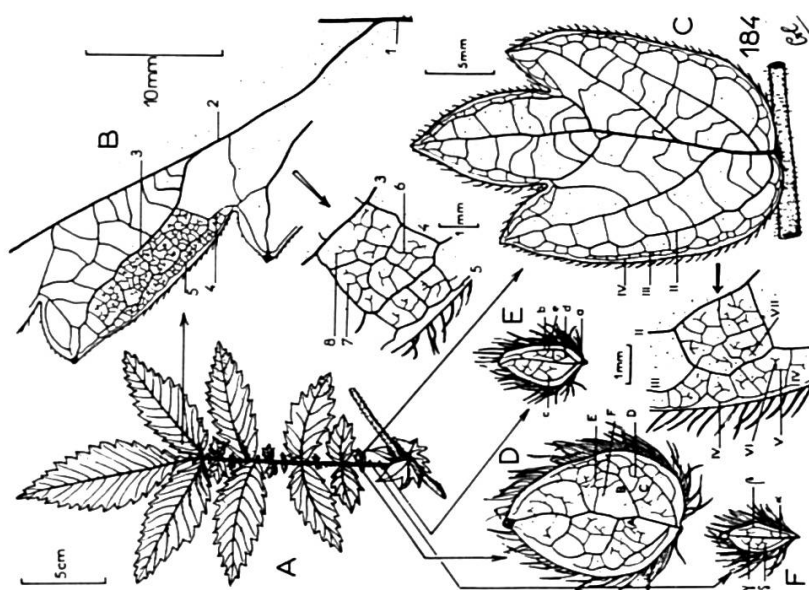
#### 1.3.1. La feuille de quelques *Alchemilla*

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. galioides* 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 phyllotomisée; 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 cornucopioides* 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 cornucopioides* 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.



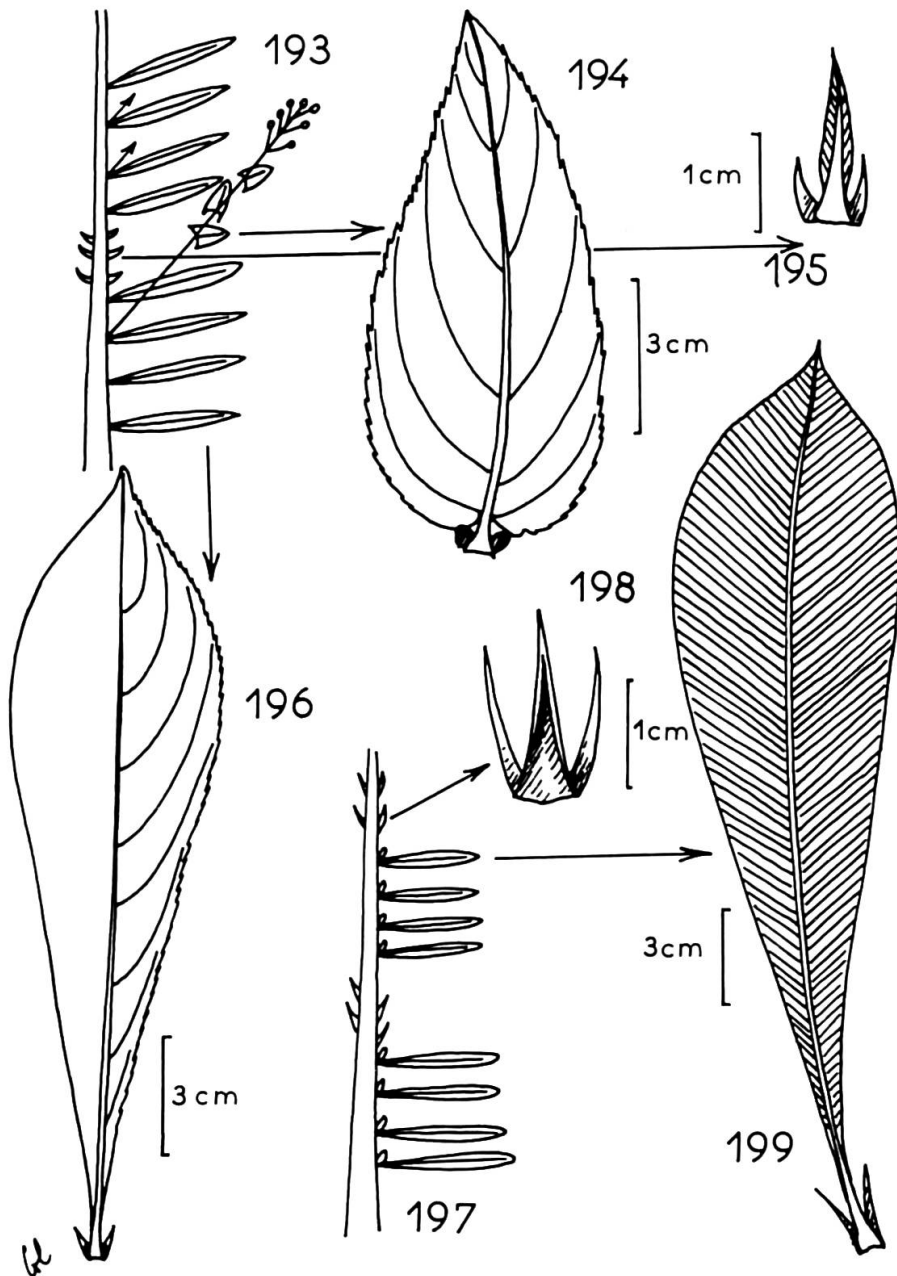
1.3.2. *Mésolimbes et épilimbes*

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 décrivons 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 atténuées 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 caulinaires restent habituellement inhibés, ce qui lui donne une structure "monocaulé" (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 caulinaires développées assez jeunes est rouge, et le reste du limbe, vert; dans le *Lophira alata* Banks ex Gardn. f., le sommet des feuilles caulinaires 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" ("Vorläufer-spitzen" 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 nodaux 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

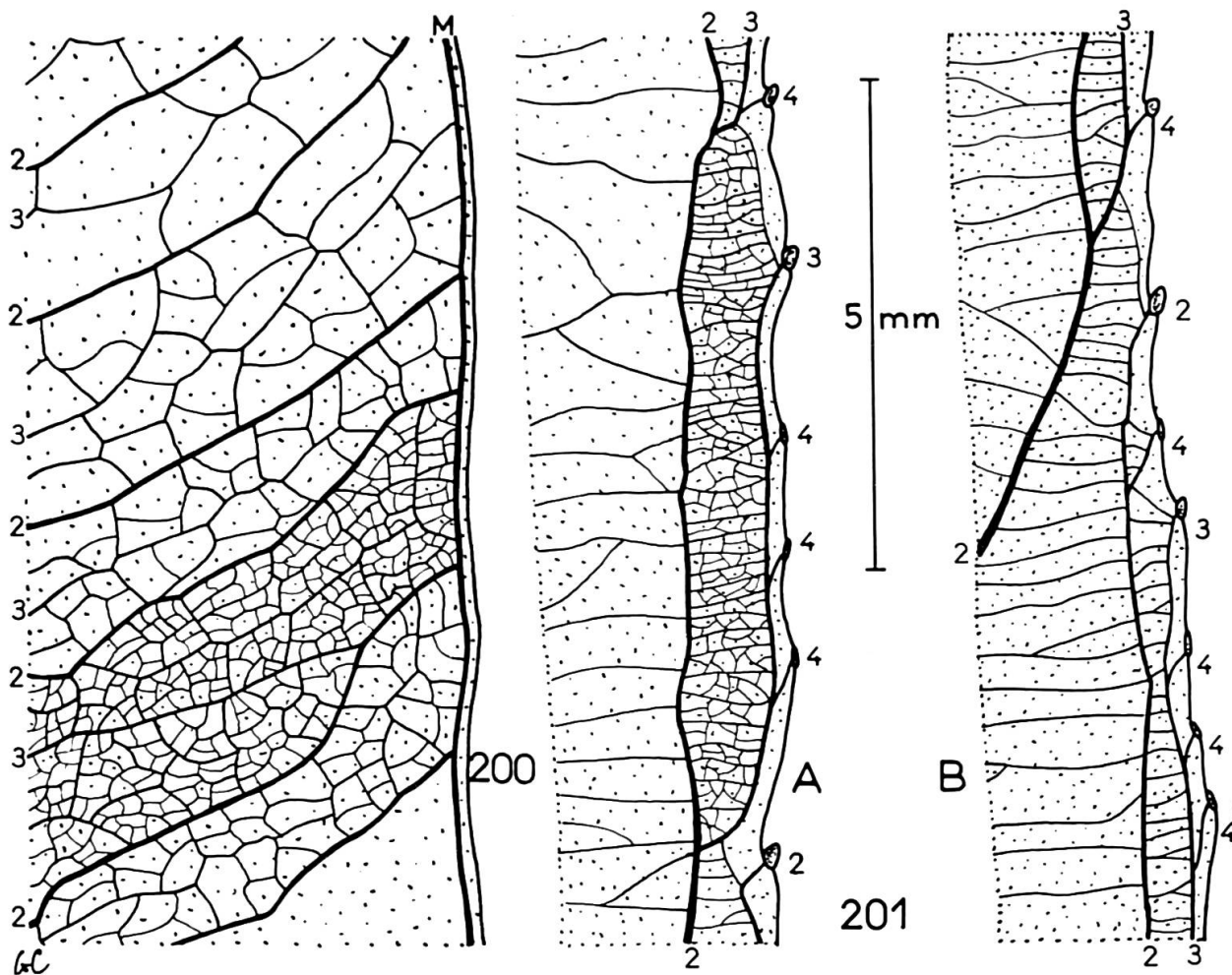


193-196, *Ouratea subcordata* (Stapf) Engl. (= *Campylospermum subcordatum* (Stapf) Farron): 193, position des types foliaires; 194, feuille de rameau court inflorescentiel; 195, feuille ("écaille") formée au cours des périodes de croissance peu active; 196, feuille de rameau long; 197-199, *Lophira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

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

Nous nommerons un tel limbe "mésolimbe", marquant ainsi son origine, les limbes "habituels" 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*, *Schuurmansia*, *Hostmannia*, *Vaselia*, *Trichovaselia*<sup>1</sup>, 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.

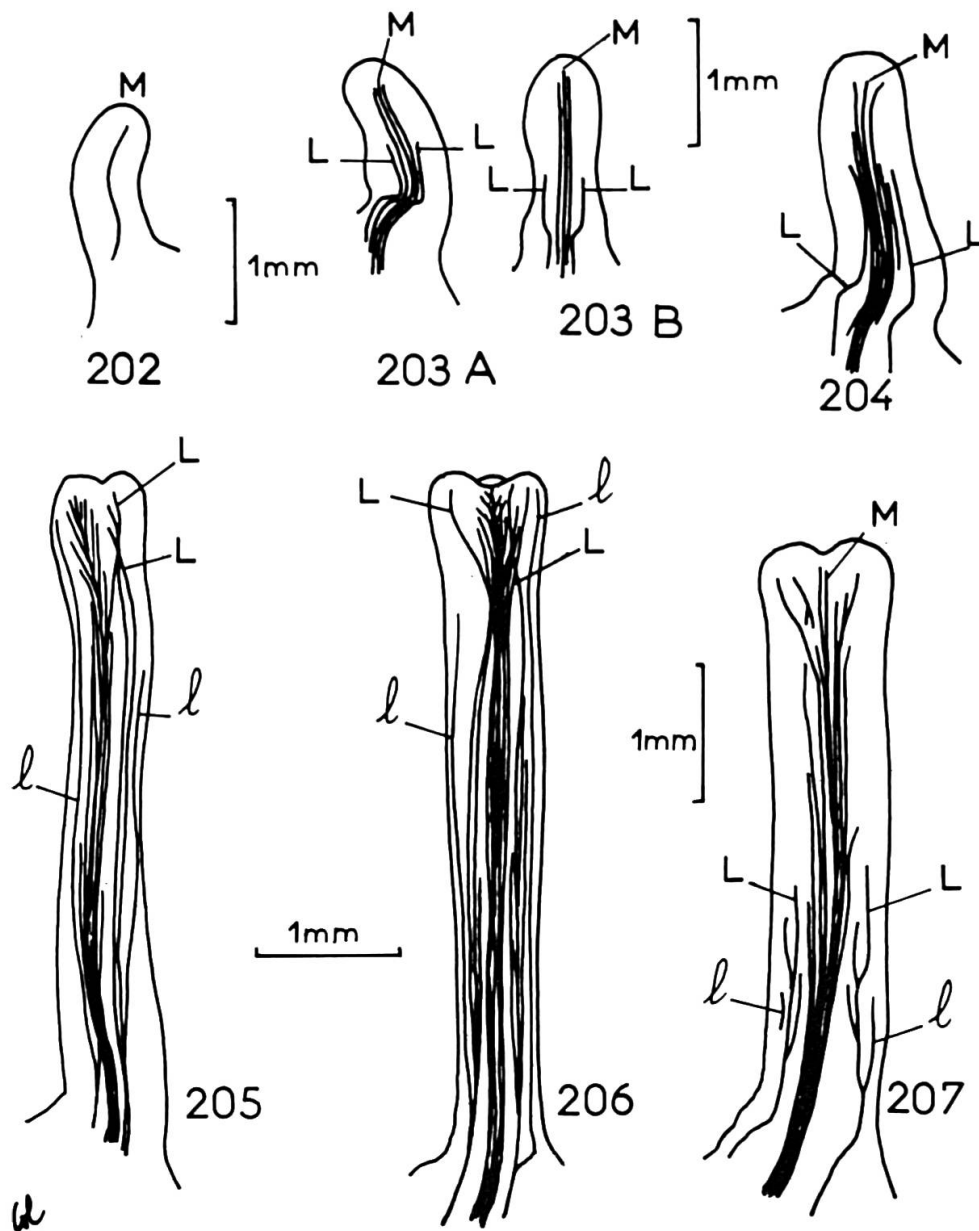
Van Tieghem (1902) avait, cependant, décrit de façon remarquablement exacte la feuille des *Rhabdophyllum*: "de la nervure médiane partent perpendiculairement des nervures secondaires très serrées et très fines, toutes semblables. Il en résulte une striation très fine des deux faces de la feuille... 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 trachéogenèse de cette feuille munie de deux "crochets" subterminaux. Depuis Baillon (1890) ces "crochets" sont interprétés comme "deux branches révolutées de la nervure médiane".

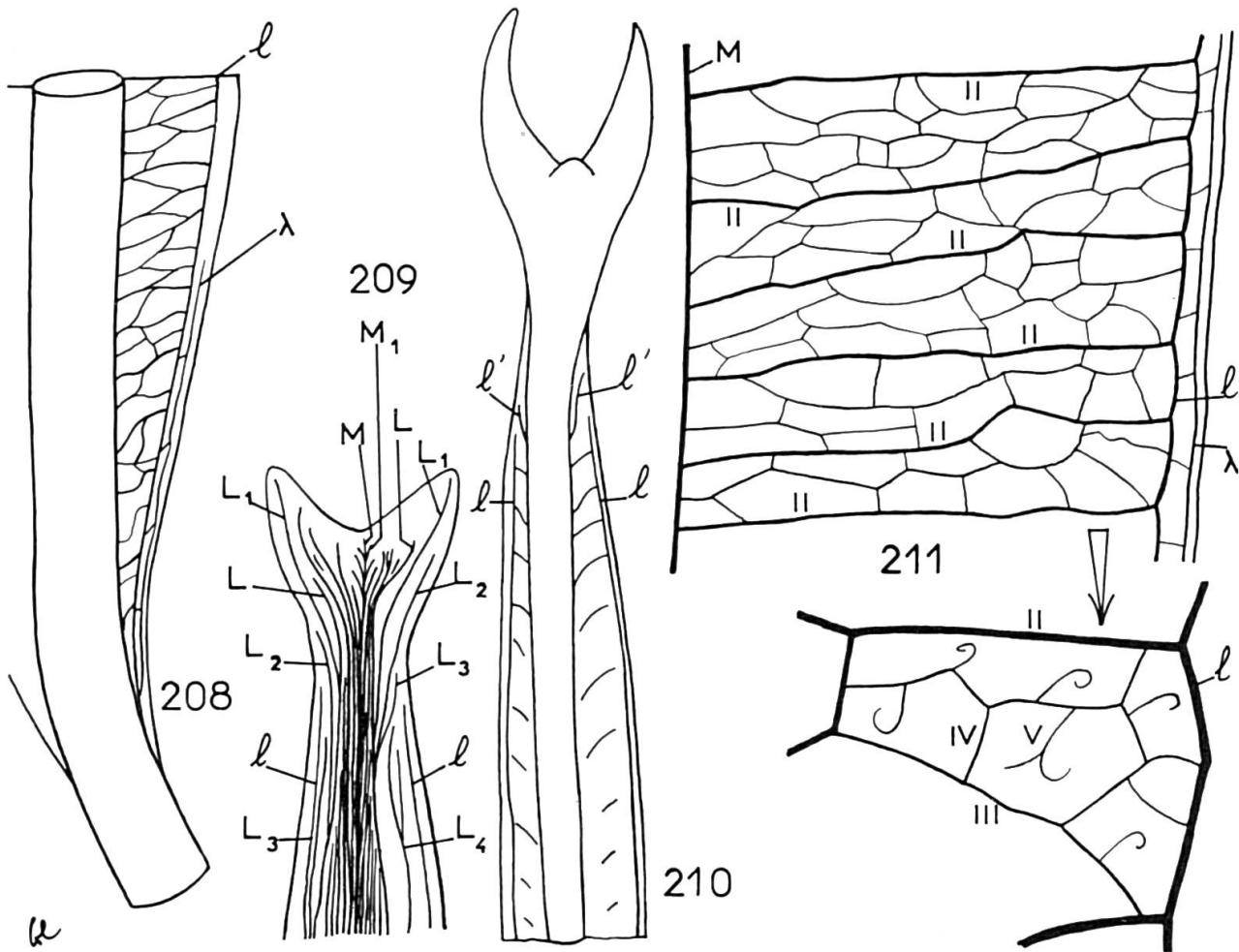
L'innervation de cette feuille apparaît sous forme d'un point nodal médian dans l'ébauche d'1 millimètre. Il se développe rapidement de façon nodifuge et fournira la nervure médiane, M. Sur une ébauche de 2 millimètres, on note qu'il existe deux nervures latérales très proches de la médiane, et les points nodaux de deux véritables nervures latérales, L (fig. 203). De nombreux points nodaux 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).

<sup>1</sup> 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).

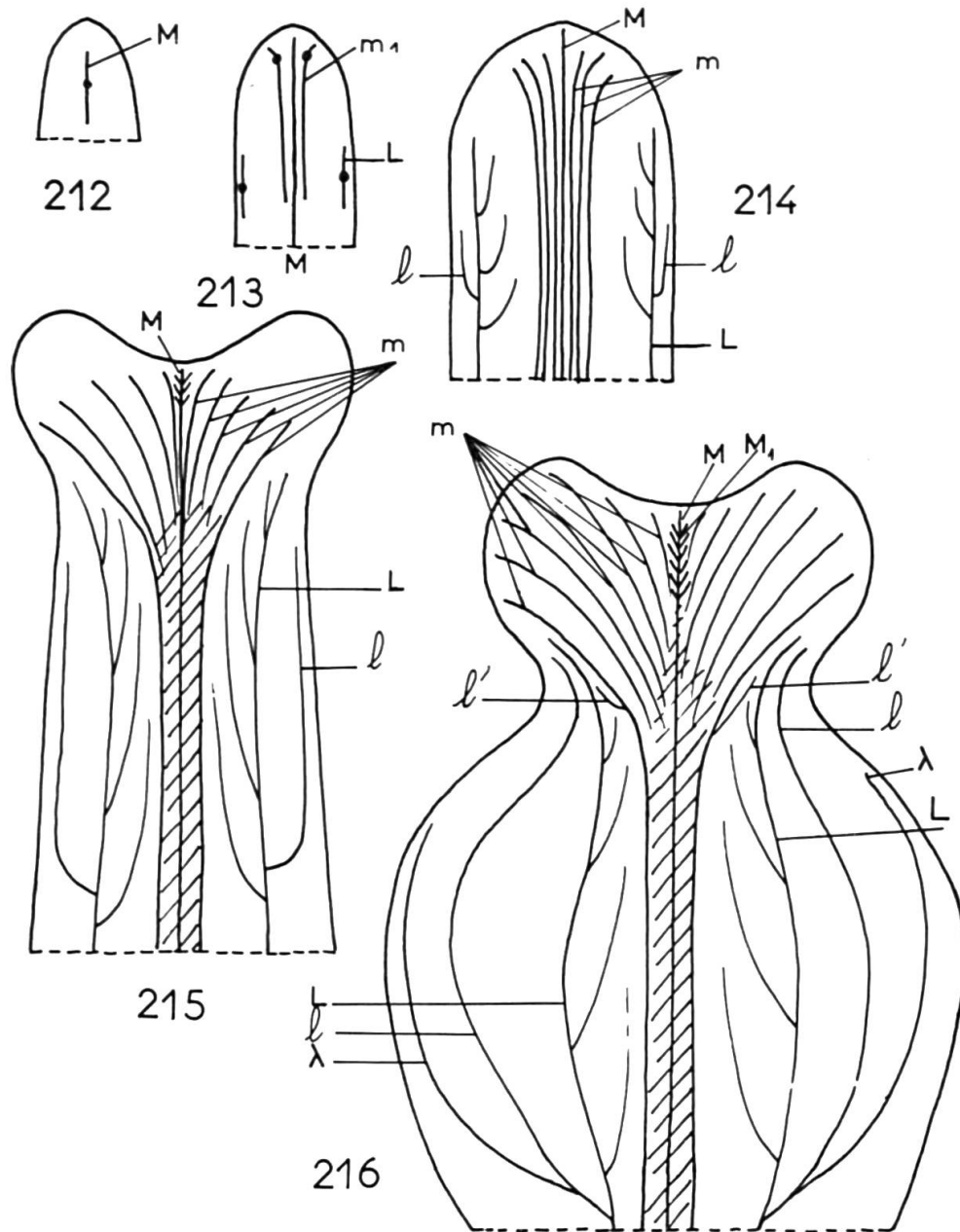


Nervation foliaire du *Tryphyophyllum peltatum* Airy Shaw

208, région basale d'une feuille presque 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.

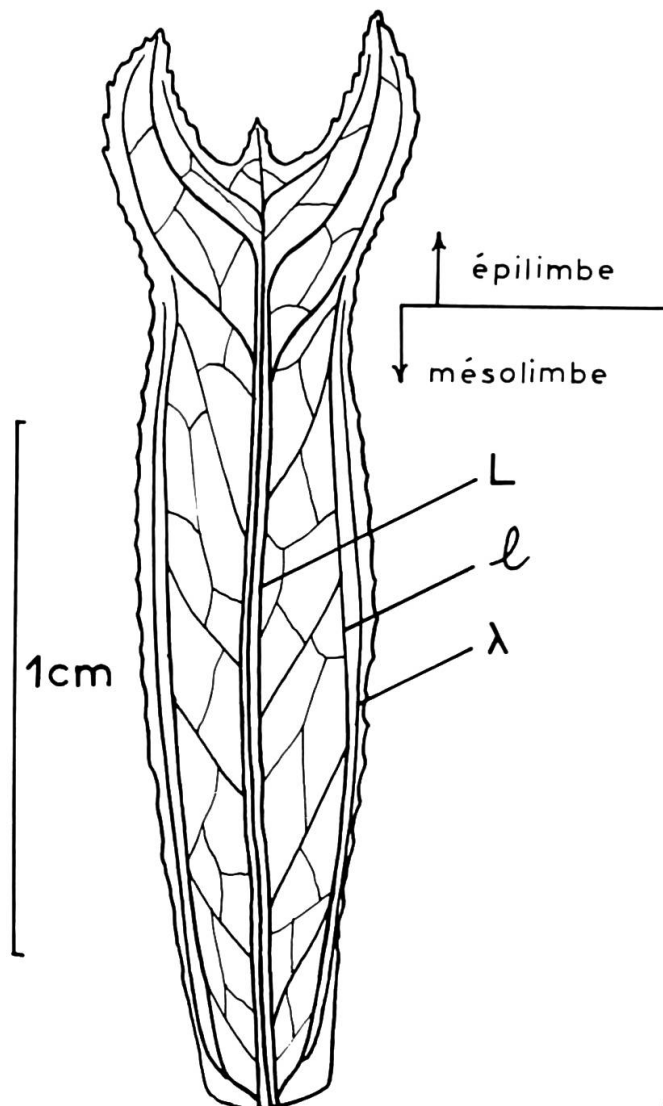
Mais ce stade n'est que temporaire et des complications vont apparaître. La partie supérieure de la feuille, au-dessus de la zone de croissance intercalaire, s'élargit nettement, formant les "crochets" caractéristiques, cependant que cette zone s'enrichit encore en points nodaux (fig. 209). Puis, un élargissement de la partie inférieure du rhabdophylode intervient, séparant des nervures L les nervures l qui deviennent marginales (fig. 210). Les nervures L, près de leur extrémité supérieure sont rejointes par un faisceau issu d'un point nodal à croissance basifuge, l', 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  $\lambda$ , 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 rhabdophylode ailé que comme un vrai platyphylode. Cette ontogenèse foliaire est résumée par les figures 212-216.



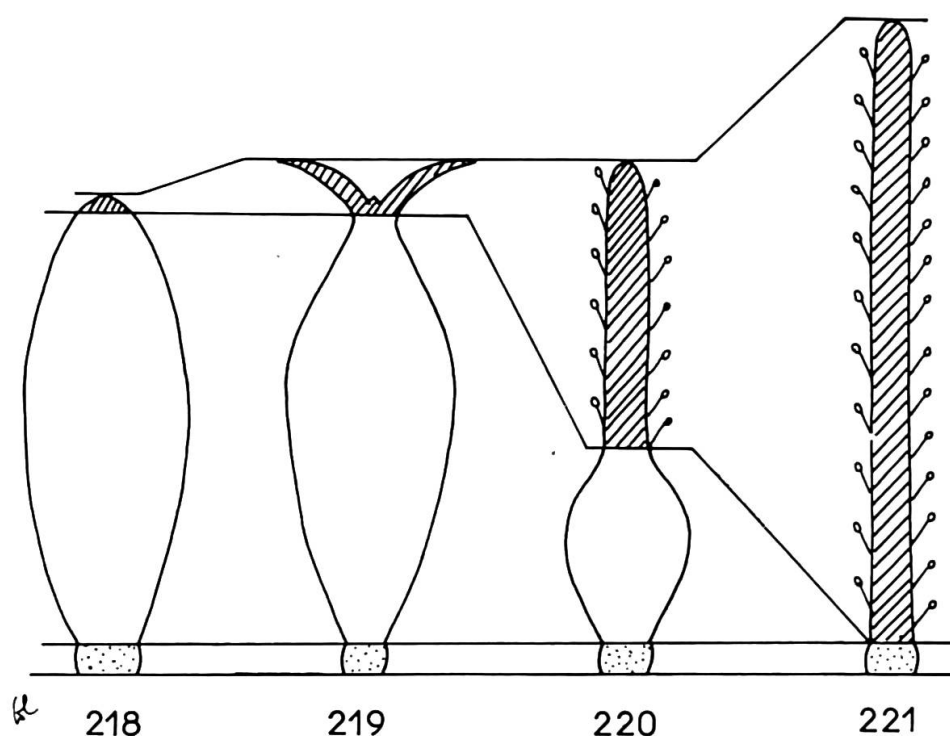
217

6

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  $\lambda$ , 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, *Bossiaea 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 (Metcalf 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 avons 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 juvénilité.

### 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 "habituels"), 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 une pousse 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.

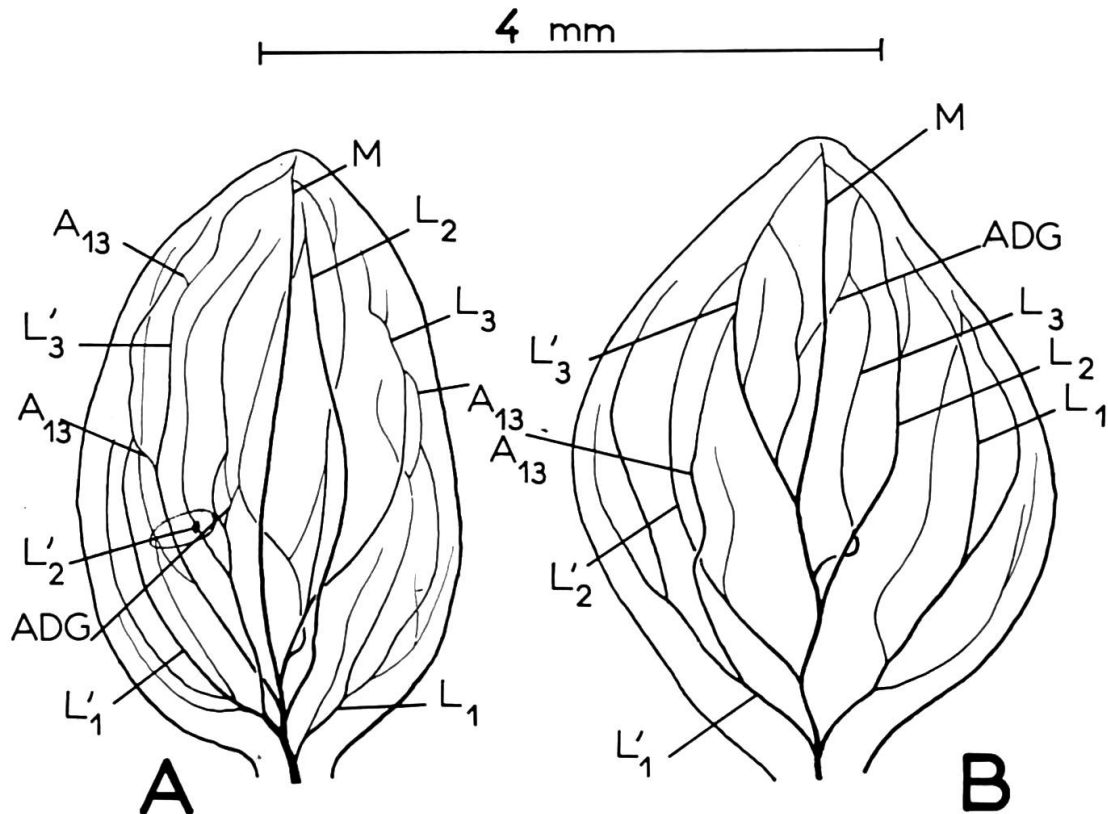
En ce qui concerne les "nervures secondaires" des mésolimbes et les "nervures basipètes" de l'hypopodium, il ne paraît pas possible qu'elles aient la même valeur phylogénétique que les nervures métamériques des épilimbes. Nous concevons donc la notion de nervure comme essentiellement physionomique et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

On sait que l'école de Leinfellner, et celle de Gavaudan, ont insisté sur l'importance des feuilles diplophylles, en les comparant à la structure des étamines et des carpelles. Pour eux, "les feuilles peltées, ascidiales et diplophylles 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 dasyphyllum* 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 ontogénèse, 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 diplophyllie... 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 diplophyllie, soient tous deux l'expression d'un processus primitif du point de vue phylogénèse.

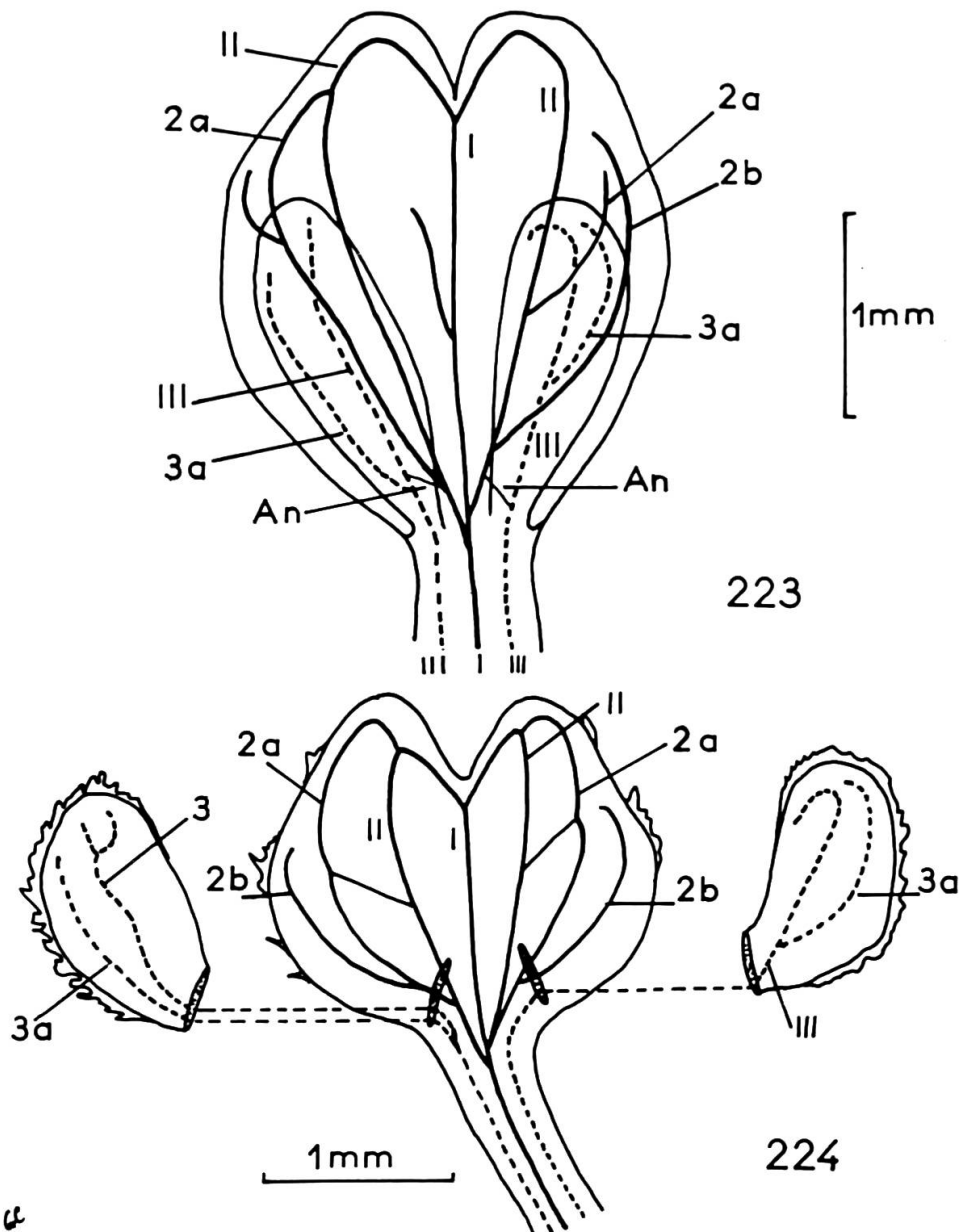
#### 1.4.1.1. La feuille de quelques *Caltha*

Le *Caltha dionaeifolia* Hook. f. du sud du Chili est l'un des exemples classiques d'espèce à feuilles diplophylles. 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.

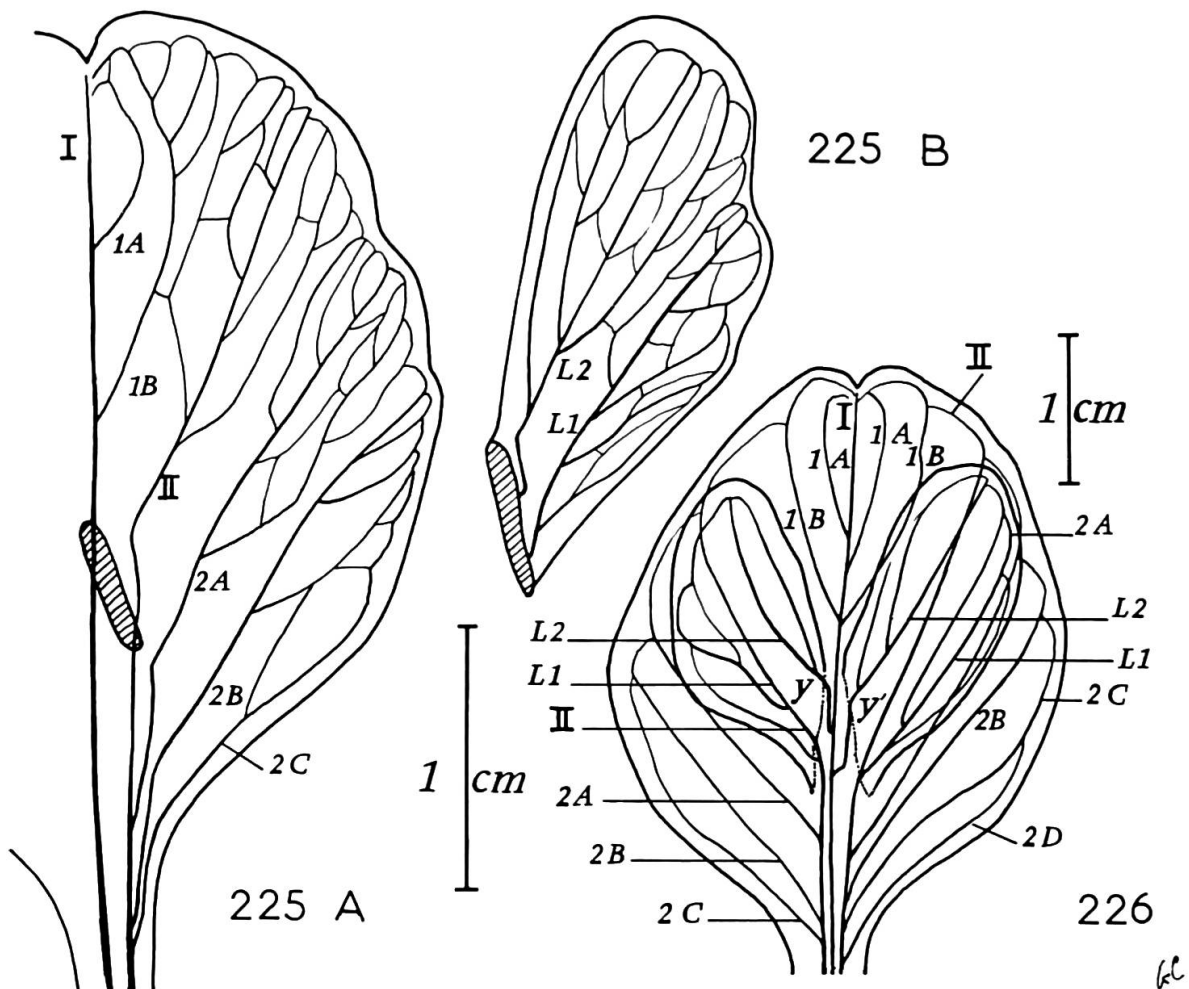
En réalité, comme nous l'ont montré plusieurs échantillons éclaircis et des coupes de vérification, le pétiole ne renferme pas un faisceau unique, mais trois faisceaux. Le médian et ses affluents innervent le limbe "normal", les deux latéraux,



223-224, feuilles du *Caltha dioicaifolia* 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.

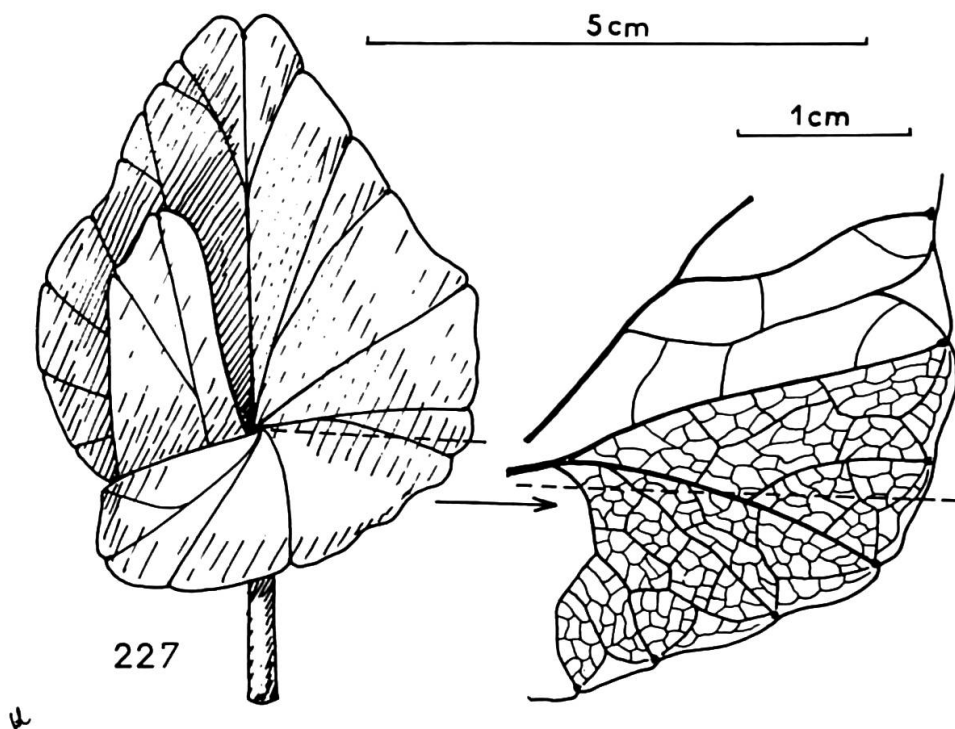
225 A, moitié du limbe; 225 B, appendice ventral; 226, feuille entière (dans les fig. 225 A et B, le lieu d'insertion de l'appendice ventral est hachuré).

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.<sup>1</sup>, *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-

<sup>1</sup> *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*.

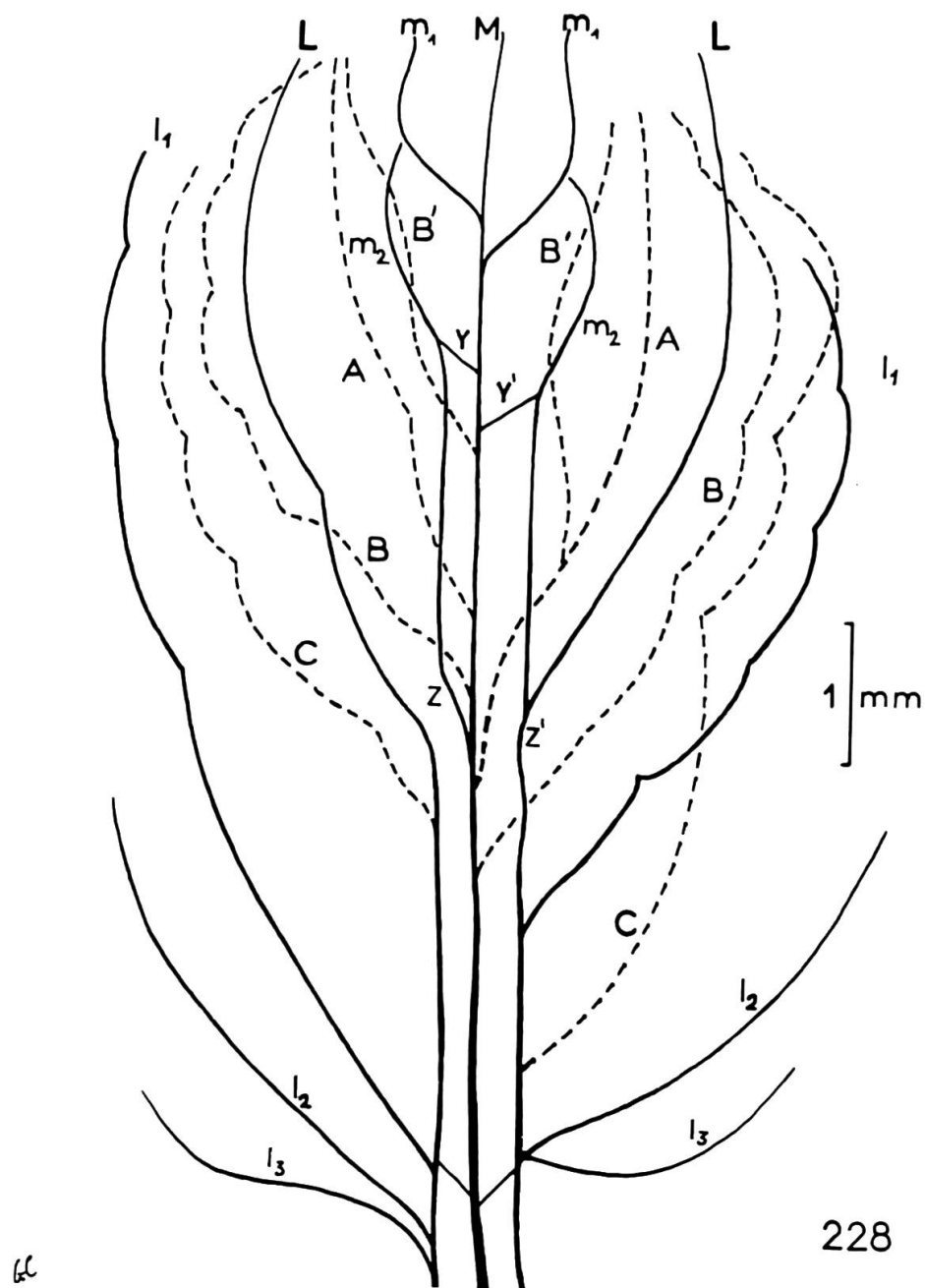
#### 1.4.1.2. La feuille de l’*Alchemilla diplophylla* Diels

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 Frankeniacees, 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”<sup>1</sup>.

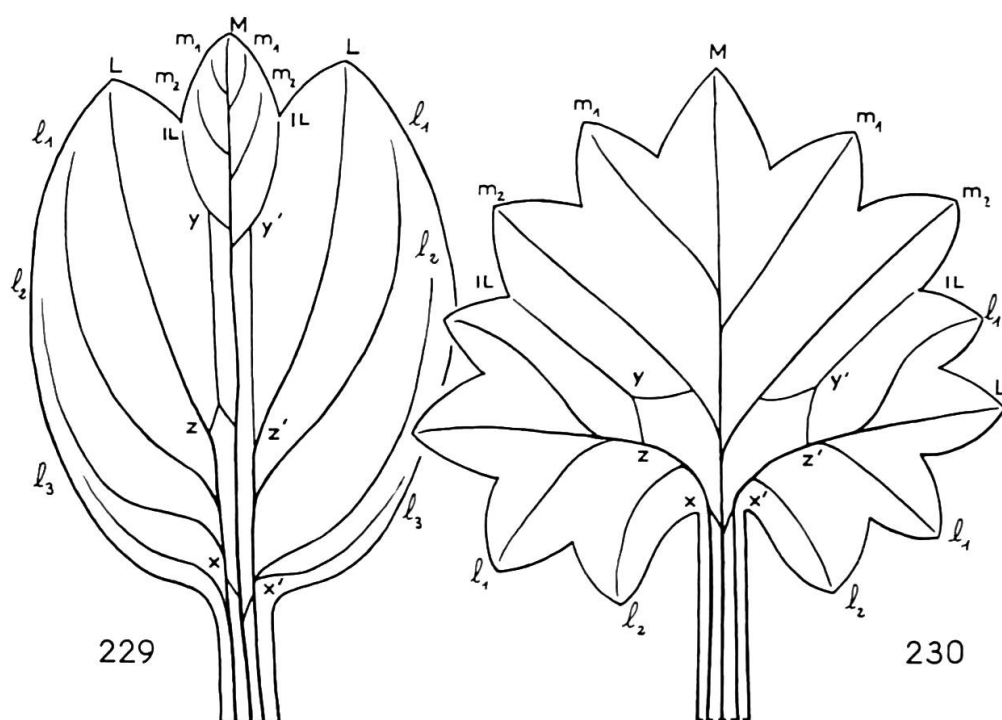
La vascularisation de la feuille adulte de l’*Alchemilla diplophylla* Diels nous a montré quelques caractères peu évidents d’après les figures des auteurs. Le lobe médian du limbe “normal” est très réduit, mais conserve l’essentiel de sa vascularisation, et notamment deux nervures d’ordre 2,  $m_1$  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 Blattspreite 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 elongation 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.

<sup>1</sup> 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.



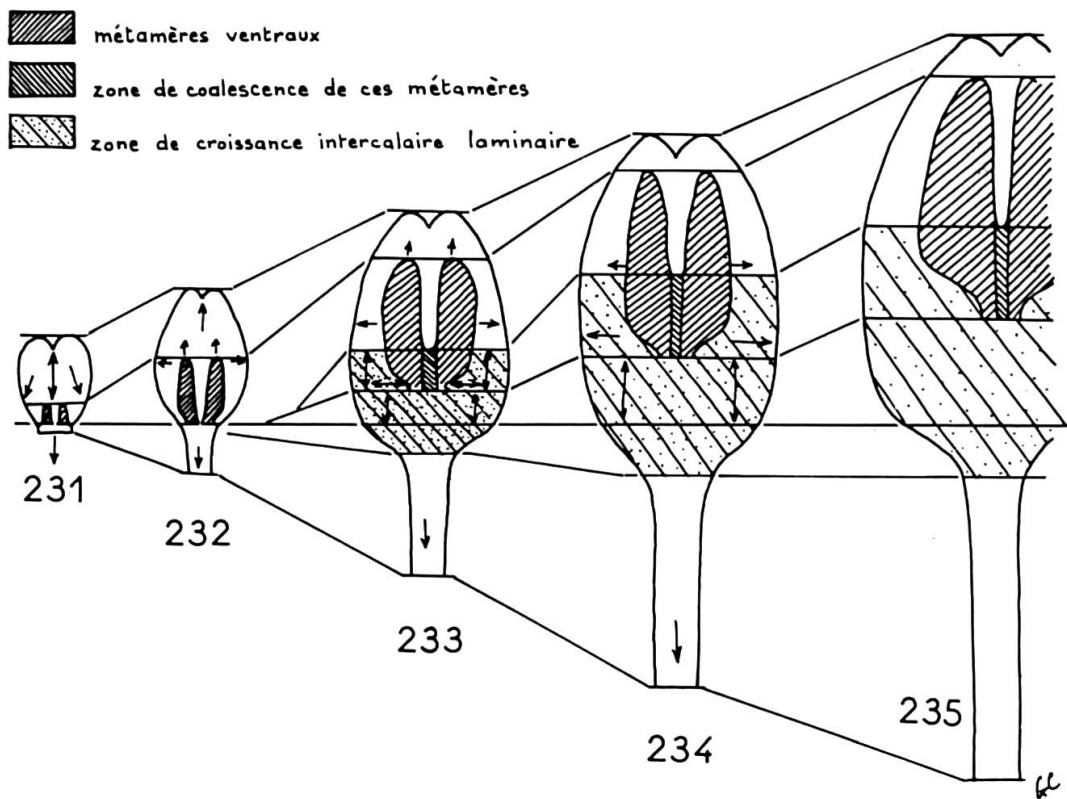
Schémas de la vascularisation du limbe de deux aichémilles  
229, *Alchemilla diplophylla* Diels; 230, *Alchemilla pubescens* Bieb.

#### 1.4.1.3. Sur l'ontogenèse des feuilles diplophylles

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'épipodium 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.

Reprenons 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'élongation 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  $180^\circ$  de leur position "normale", soit elle-même "retournée" de  $180^\circ$ , 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 décurrences pétiolaires des appendices ventraux, phénomène basipète analogue au phénomène basifuge dont nous venons de parler, lui aussi dû à une zone de croissance intercalaire.

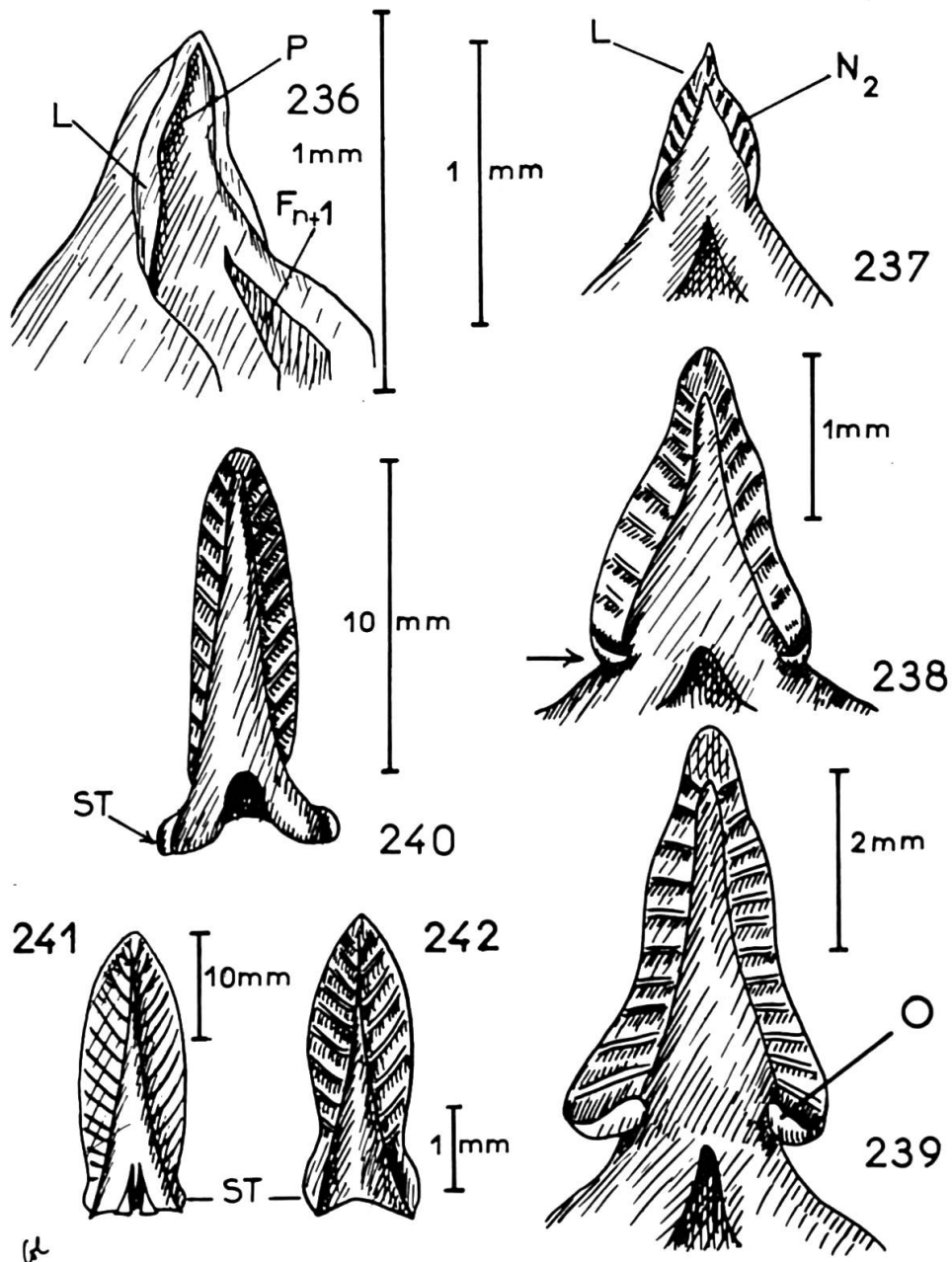
L'examen de deux autres feuilles va nous permettre de préciser l'origine de la diplophyllie.

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

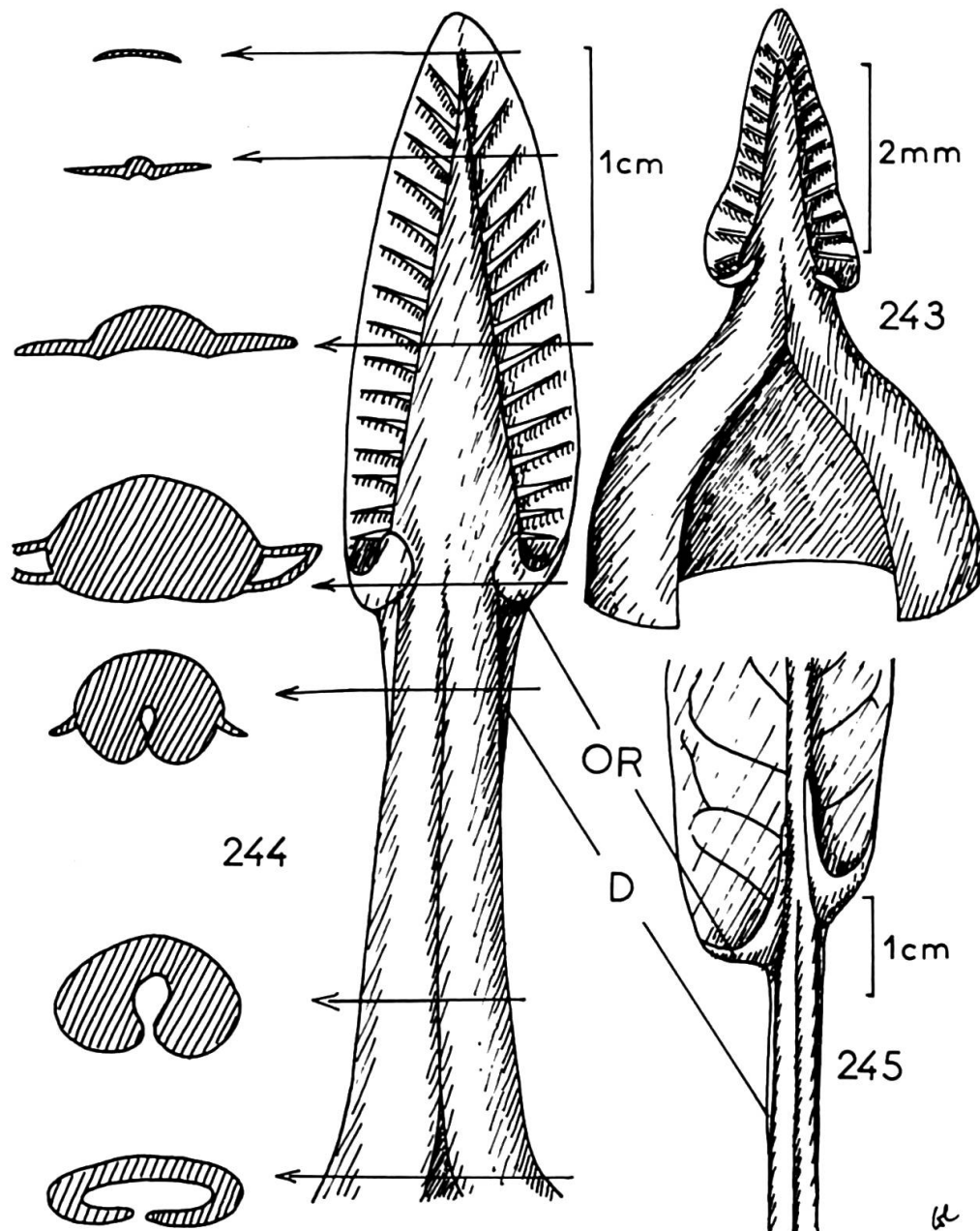
Alors que l'étude des feuilles diplophyllies est souvent rendue difficile par leur taille réduite, l'*Anthocleista djallonensis* A. Chev. en possède de très grande taille (jusqu'à un mètre). Nous en avons étudié l'ontogénie en Côte-d'Ivoire, où nous avons disposé d'un nombre important d'échantillons 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 élongation 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'élongation du limbe lui-même atteindra sa région basale (fig. 245) ce qui entraînera vers l'apex foliaire le sommet des oreillettes, réalisant une structure diplophyllie. 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 décurrences 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; *N<sub>2</sub>*, 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 presque adulte. D, décurrence pétiole; OR, oreillette.

logie de l'“Unterblatt” soit variée, il n'apparaît pas de structure diplophyllie. 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 médioventrale 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'épipodium 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'élongation de l'épipodium 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 exastosié<sup>1</sup>... 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.

---

<sup>1</sup> 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 diplophylles. 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 diplophylles, 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 diplophylles 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* diplophylles 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 pétioleaire d'après Bouygues 1900, etc.);
- l'anatomie, enfin, des *Caltha* diplophylles 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 Chadeaud 1940), il y aurait là un point de divergence important entre "phyllomes végétatifs" et "phyllomes floraux".

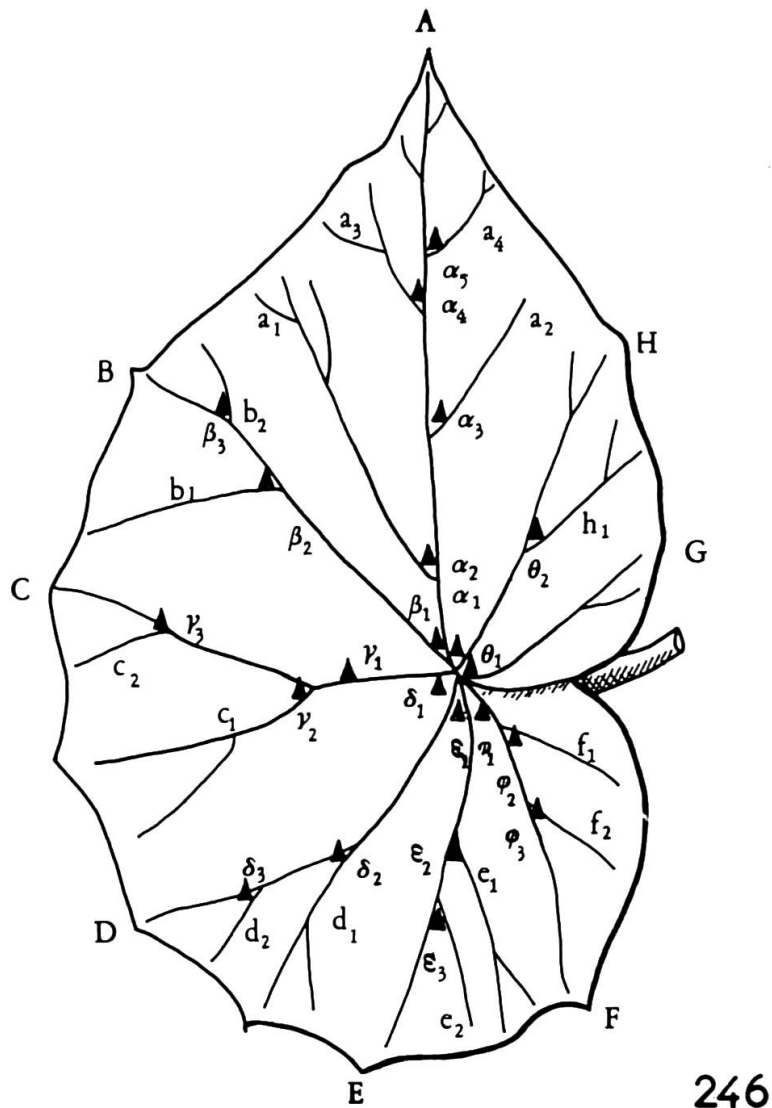
Remarquons aussi que les feuilles des *Adenia* à glande impaire peuvent être considérées comme diplophylles, notamment quand cette glande est pétio-laminaire (*Adenia Wightiana* Engl., *A. banaënsis* Cusset, *A. cynanchifolia* Harms, etc.). Nous avons montré (Cusset 1964) que cette glande ventrale, homologue des appendices ventraux des feuilles diplophylles (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 diplophylles. Dans certains cas, il s'agit "d'émergences névroplastiques", au sens de Vuillemin (1926), c'est-à-dire



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 mosaïque. 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 pétioleaire 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 épiphylls seront nommés  $\alpha_1, \alpha_2, \dots \alpha_n$  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  $(\bar{x}, \sigma_x)$  et  $(\bar{y}, \sigma_y)$ . 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  $\rho = 0$  ( $\rho$  étant le coefficient de corrélation), les variables  $x$  et  $y$  sont indépendantes; que pour  $|\rho| = 1$ , ces variables sont liées en liaison fonctionnelle.

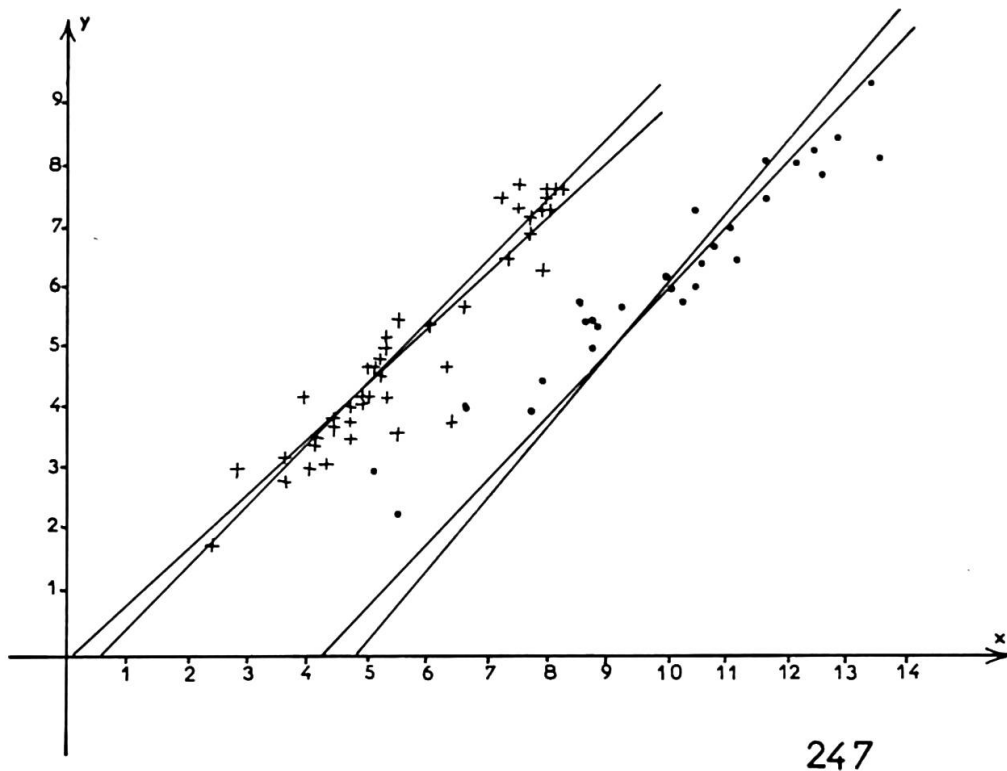
##### 1.4.2.1.1. *Nervure $A$ et nervures $a_1, \dots a_i, \dots a_n$*

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 vitichotoma* Hort.

Longueur des nervures latérales  $i_j$  (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

$$\begin{aligned}x &= 0,91 y + 4,71 \\y &= 0,99 x - 3,95\end{aligned}$$

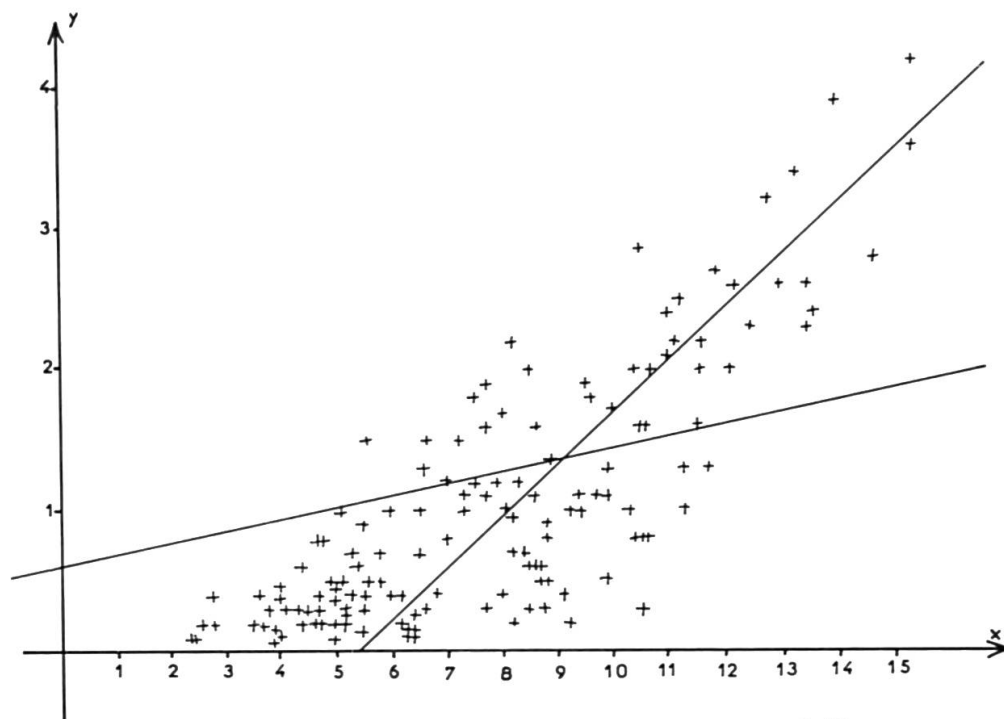
#### 1.4.2.1.2. Nervures $B, \dots, I, \dots, N$ et nervures $b_1, \dots, b_n, \dots, i_1, \dots, n_1, \dots, n_n$

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

$$\begin{aligned}b_1, b_2, \dots, b_j, \dots, b_n \\c_1, c_2, \dots, c_j, \dots, c_n\end{aligned}$$

et d'une façon générale

$$i_1, i_2, \dots, i_j, \dots, i_n$$



248

248, *Begonia vitichotoma* Hort.

Longueur des appendices "épiphyllés" (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:

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 5,39 & \bar{y} = 4,76 \\ \sigma_{\bar{x}} = 1,96 & \sigma_{\bar{y}} = 1,77 \\ \sigma_{\overline{xy}} = 0,49 & \sigma_{\overline{yx}} = 0,55 \end{array}$$

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 épiphyllés $a_1, \dots, a_n, \dots, u_1, \dots, v_1, \dots, v_n$

Soient  $x_i$  la distance séparant de l'apex d'une nervure primaire (*A*, *B*,... *N*) le point d'insertion d'un appendice épiphyllé  $a_i$ , 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:

$$\begin{array}{ll} \bar{x} = 77,78 & \bar{y} = 0,93 \\ \sigma_{\bar{x}} = 0,91 & \sigma_{\bar{y}} = 3,39 \\ \sigma_{xy} = 2,17 & \sigma_{yx} = 0,58 \end{array}$$

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:

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

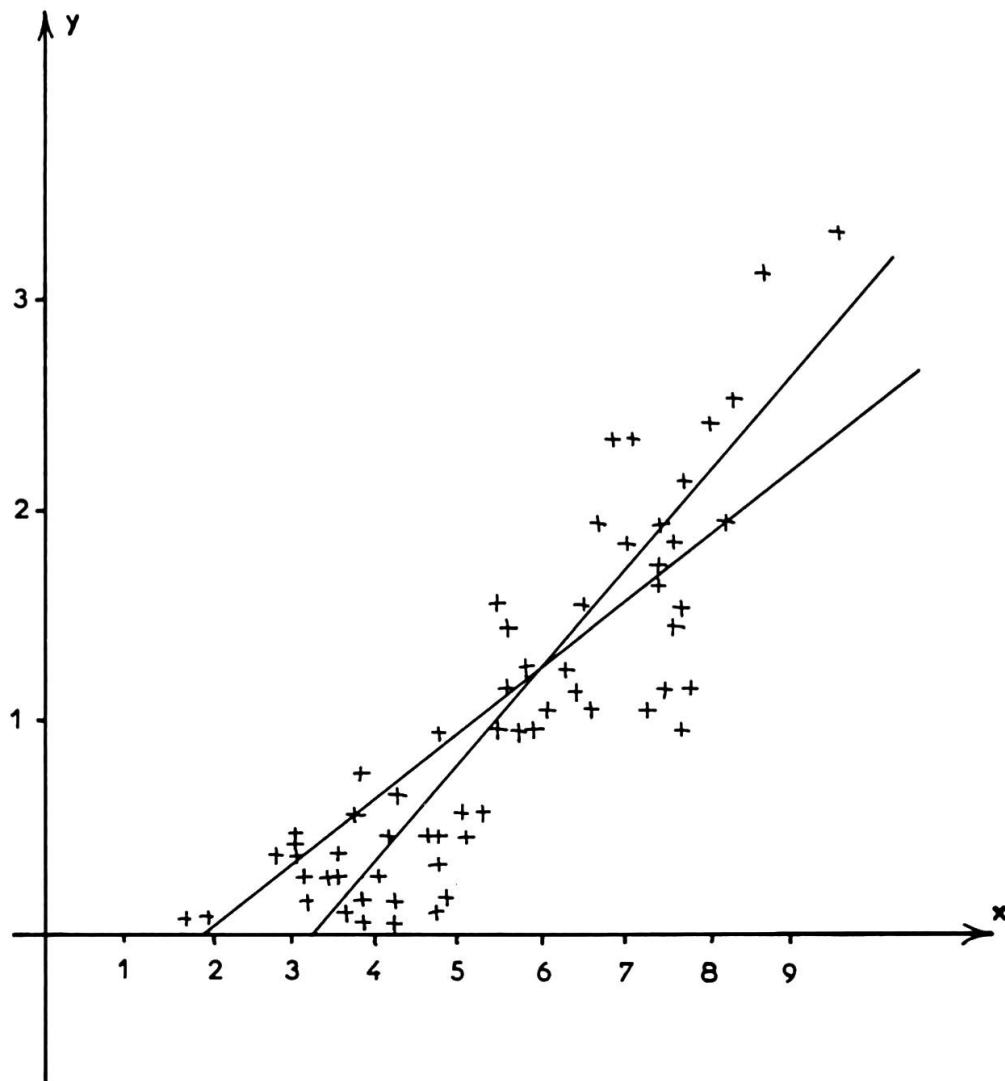
avec  $\rho = 0,80$

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-



249

249, *Begonia vitichotoma* Hort.  
 Longueur des appendices "épiphyllous" (en ordonnées) par rapport à la longueur des nervures latérales qui les axillent (en abscisses).



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 épiphylls, 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  $a_1, \dots, a_i, \dots, a_n$ , d'une part, les nervures  $B, \dots, I, \dots, N$  et les nervures  $b_1, \dots, b_i, \dots, b_n$ , 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 épiphylls. 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 épiphylls, 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"<sup>1</sup>. 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.

<sup>1</sup> 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 épiphylls 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  $\gamma_1$ ) 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 fluvialis* Aubl., on connaît depuis longtemps des appendices épiphylls 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 carnosus 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 proportionnelles<sup>1</sup>. 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.

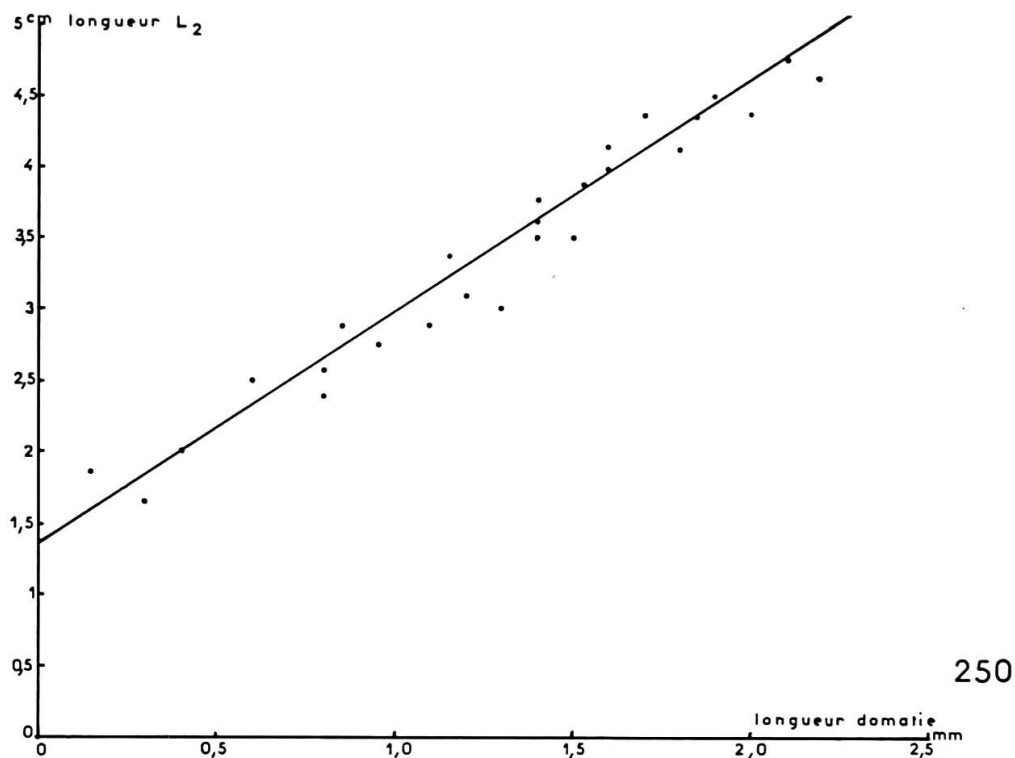
L'étude ontogénétique des domaties (cf. Tô Ngoc Anh 1964 et 1968) — les "domaties en ourlets", qui ne sont pas en position axillaire de nervure, exceptées — a mis en évidence, outre l'absence d'hyperplasie ou d'hypertrophie cellulaire, déjà notée par Schnell (1960) et Vroumsia Tchinyay (1961), un tissu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

---

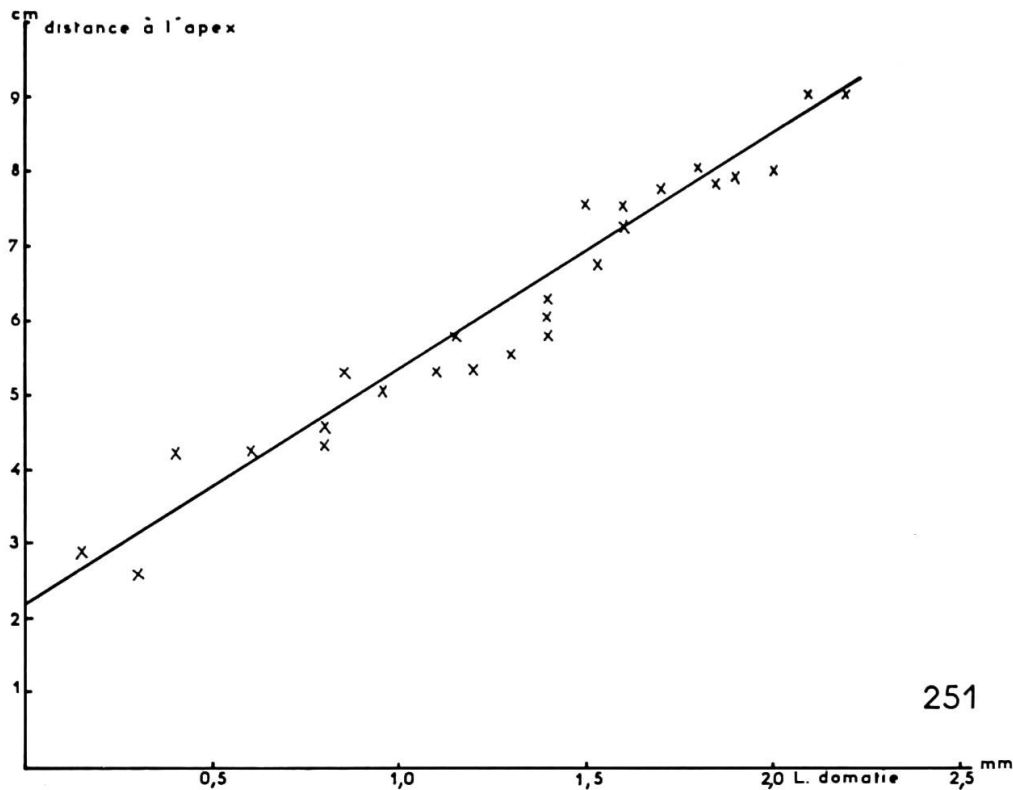
<sup>1</sup> Une étude statistique effectuée par Ngolo Diarra (inédit) a montré un coefficient de corrélation voisin de 0,95.

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 épiphylls" 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, *Manniophyton 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 phloème<sup>1</sup> 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.

---

<sup>1</sup> 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".



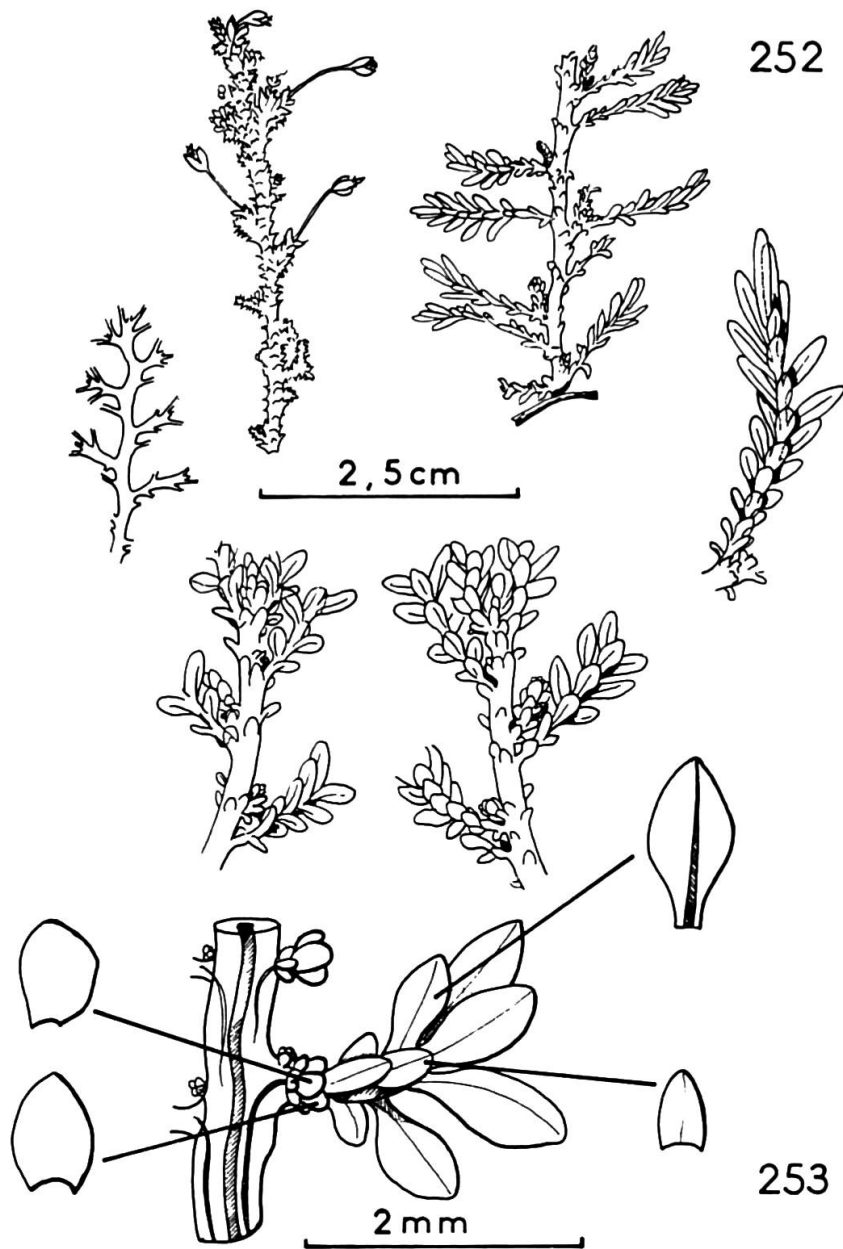
Il y aura lieu, enfin, d'étudier les rapports entre ces formations axillaires et certaines plantules épiphylls originaires des mêmes emplacements: *Cardamine pratensis* L., d'après Cassini (1816), *Nymphaea coerulea* Andr., d'après Kirschleger (1855), *Nasturtium officinale* R. Br., d'après Picard (1840), *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... différent 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 Ginkgoacées, 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 dorsiventrals, et des pousses orthotropes vigoureuses... portant des pousses assimilatrices et des pousses florales".



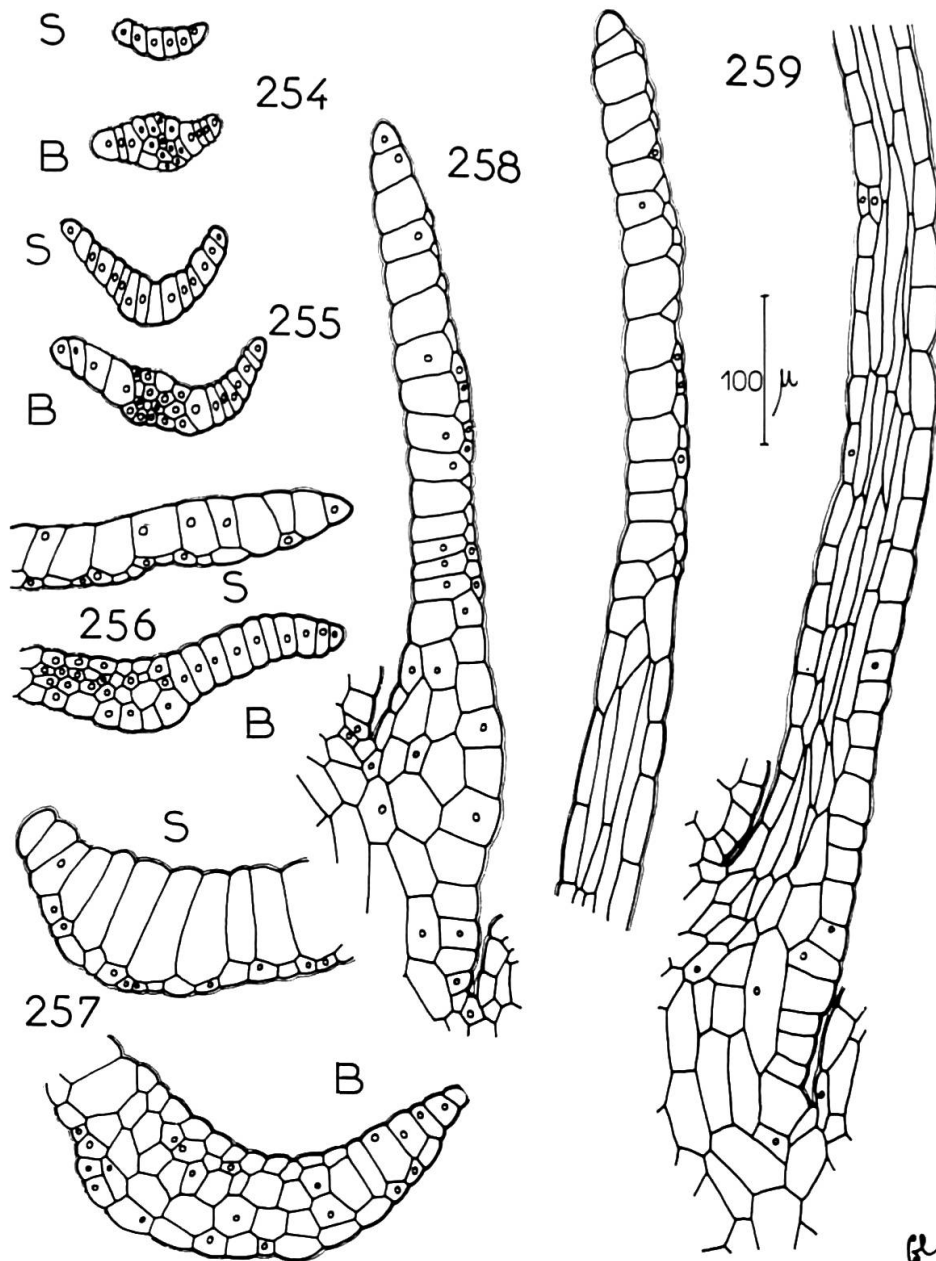
*Tristicha trifaria* Spreng., d'Afrique occidentale  
 252, ramification de la plante adulte, d'après Warming (1899); 253, portion d'une très jeune plantule montrant le développement des "pousses assimilatrices" et des "pousses orthotropes", et les formes des microphylls et des "catamicrophylls" de cette 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 microphylls. L'axe principal étant couché sur les rochers, l'anisophyllie (notée par Troll 1939: fig. 304) des "rameaux" secondaires apparaît comme dorsiventrale, la rangée des microphylls topographiquement supérieure étant réduite, ce qui correspond à une plagiotropie orthogonale au plan habituel des rameaux plagiotropes.

Les premières microphylls 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 "catamicrophylls" 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 catamicrophylls avant que n'apparaissent les microphylls. 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 microphylls; 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).

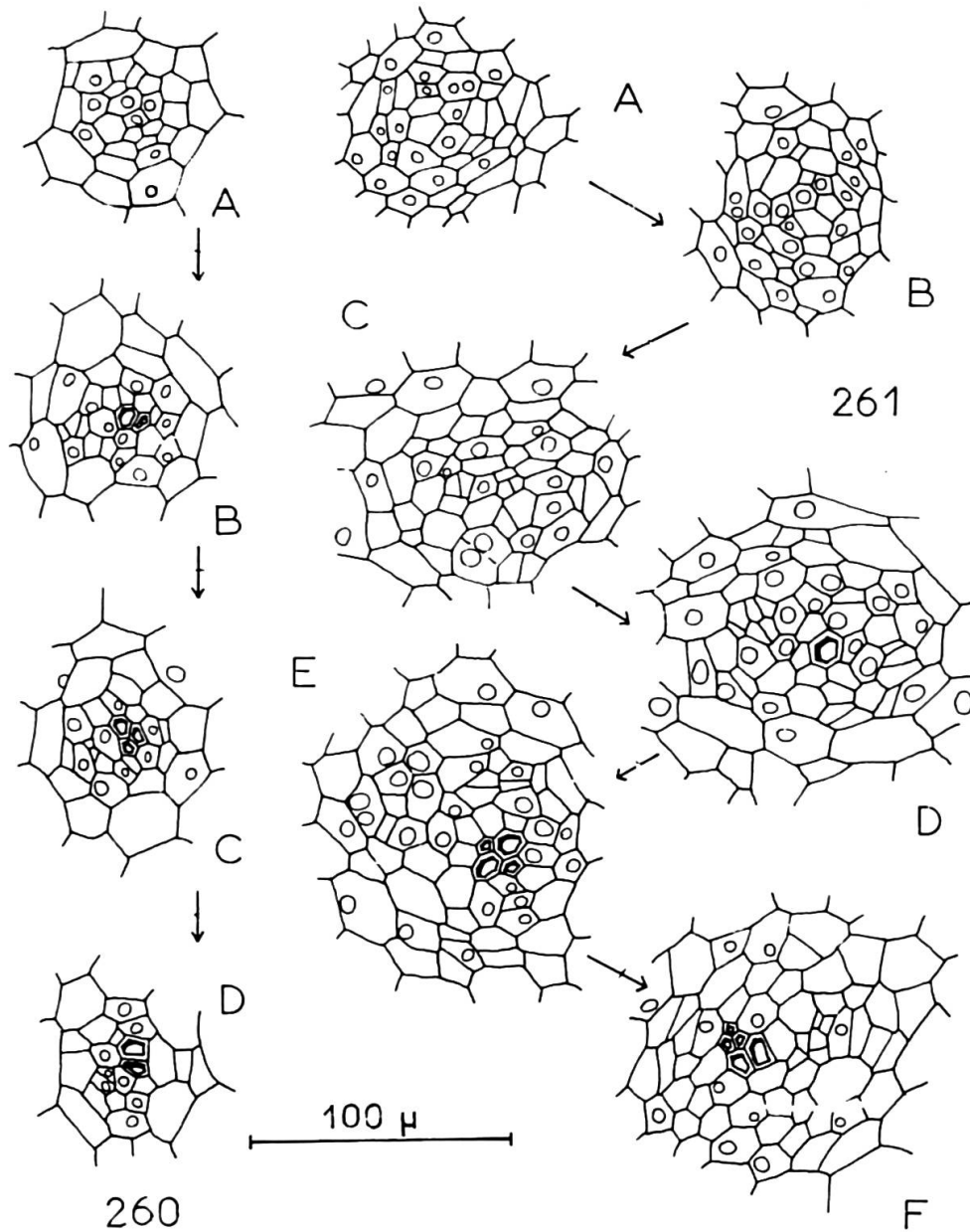
L'anatomie du *Tristicha trifaria* Spreng. a été étudiée par Cario (1881) dont les figures ont été souvent reprises. Nous avons refait l'étude (fig. 254-259) des microphylls, l'anatomie de l'axe ayant été réexaminée récemment par Schnell (1967: fig. 6). La région distale des microphylls n'est constituée 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 (opale) 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 cribles. 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.



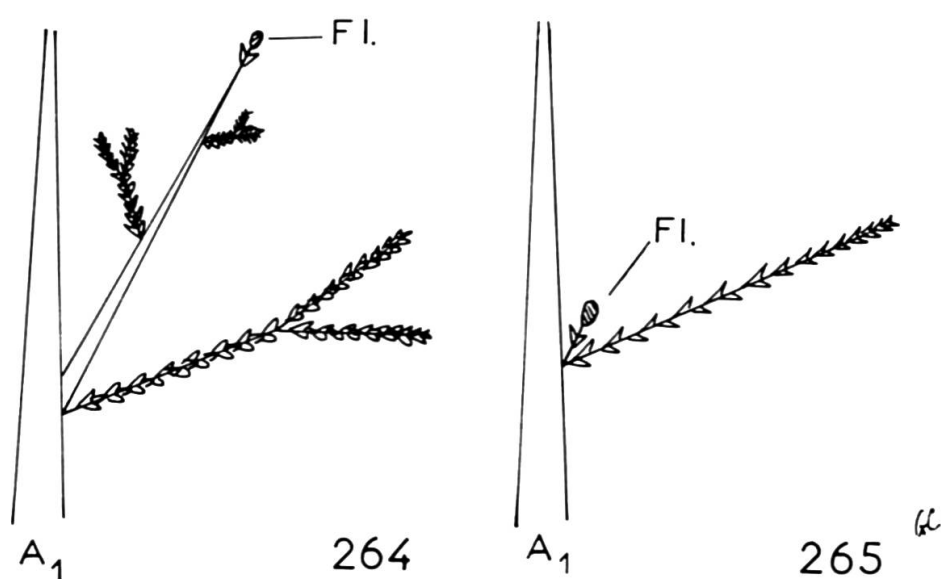
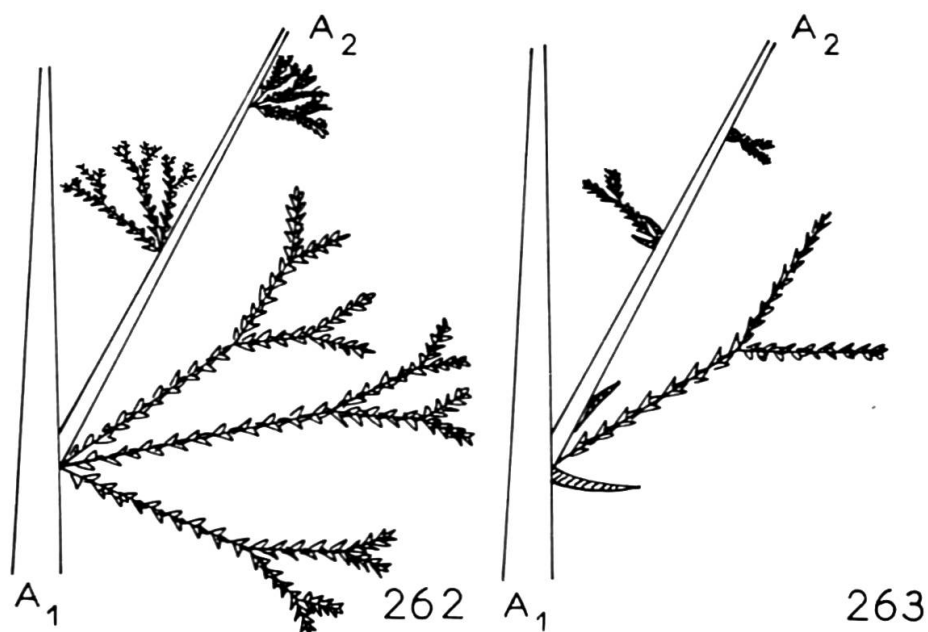
Anatomie des microphylls du *Tristicha trifaria* Spreng.

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 microphyll adulte; 259, coupe sagittale d'une microphyll adulte.



*Tristicha trifaria* 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.<sup>1</sup> 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 microphylls rangées en deux séries, les microphylls 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”.

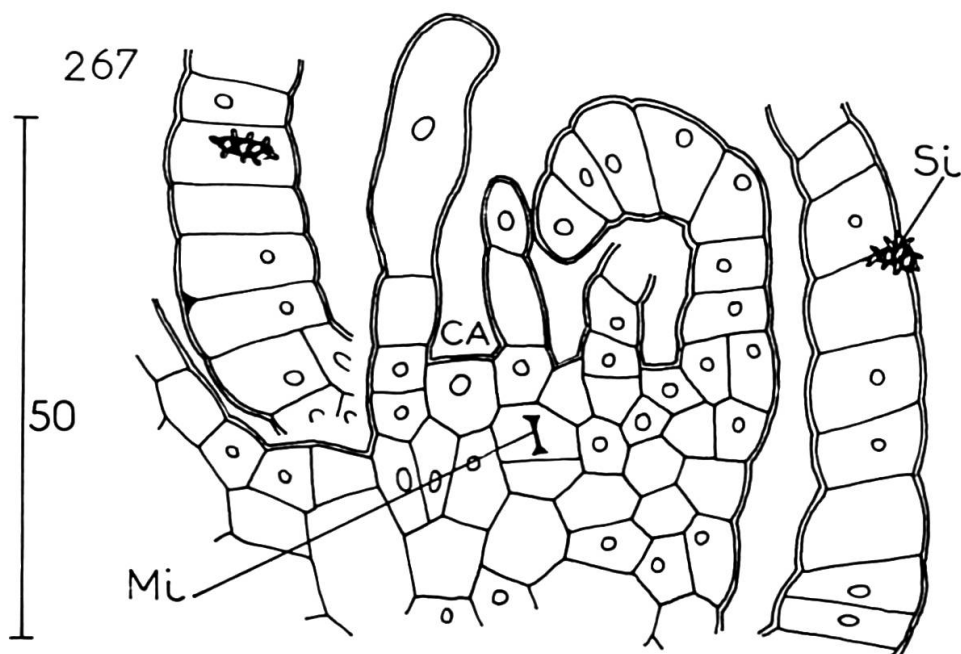
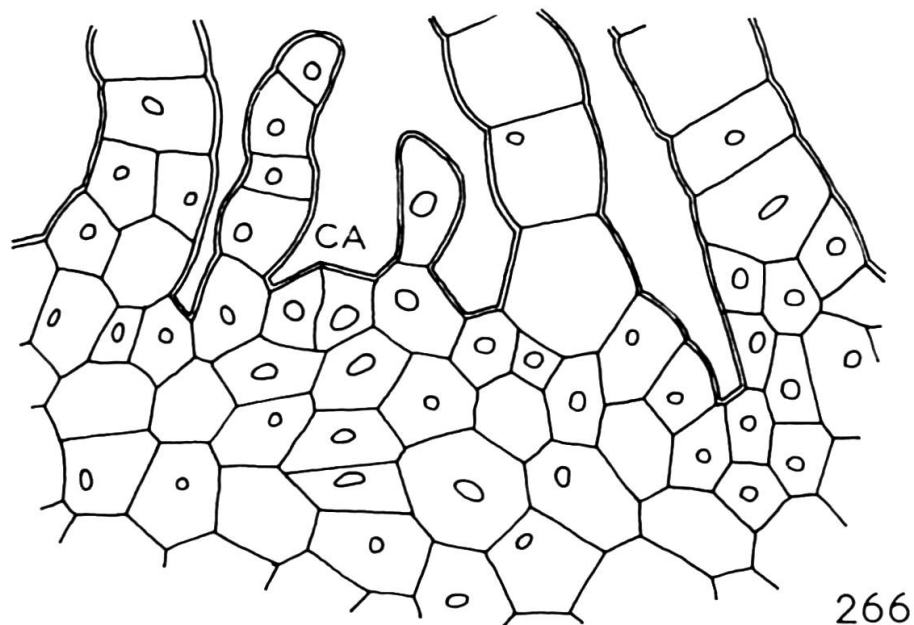
Ces structures sont résumées par les fig. 262-265. Il est facile de dresser une série typologique du *Tristicha trifaria* Spreng. de Madagascar au *T. bifaria* Presl. Ce dernier, ne possédant que deux rangées de microphylls sur une “pousse assimilatrice” non ramifiée et des pousses orthotropes très réduites, 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 1962).

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 microphylls. 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 Inhaltmassen 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”.

<sup>1</sup> 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. hypnoides* 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 microphylls fortement silicifiées, et une désilicification préalable endommageant les cellules de l'apex. Sur des coupes à 2  $\mu$ , nous avons observé, néanmoins, avec certitude (fig. 266-267) une cellule apicale unique, se cloisonnant anticlinalement. Les microphylls 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 microphylls 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 ne 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 "microphylls" 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 microphylls des Psilophytales..." On peut donc s'interroger sur le mode d'apparition de la vascularisation dans ce type foliaire particulier.

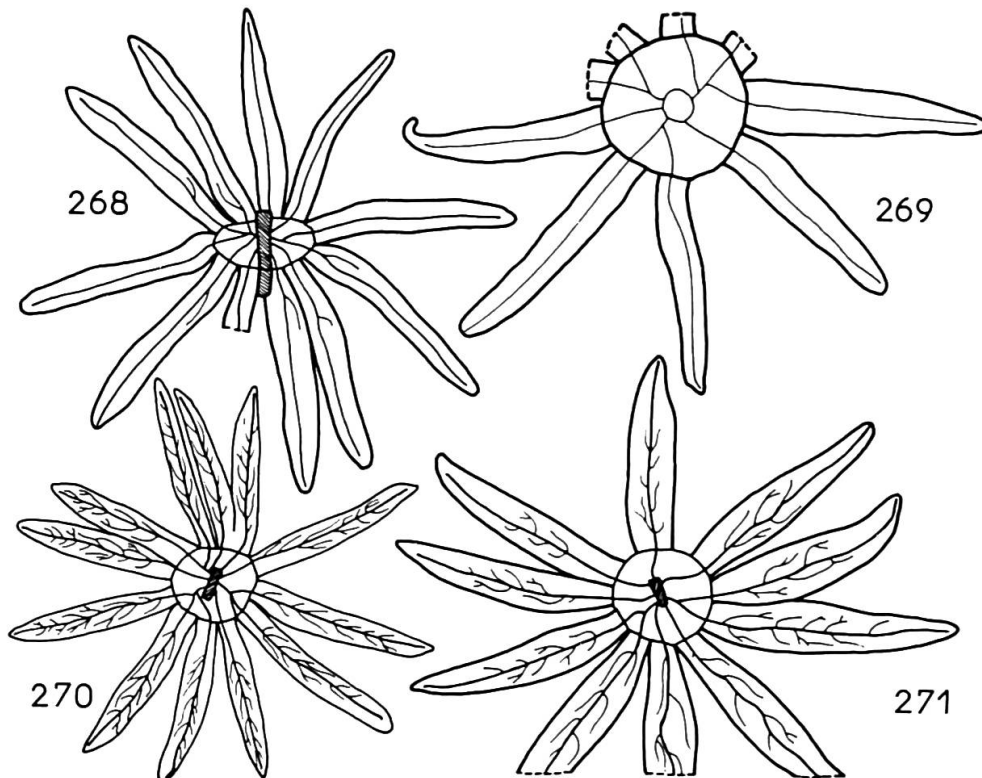
Classiquement (Glück 1911, par exemple) on reconnaît à la feuille adulte de la Pesse un seul faisceau libéro-ligneux, médian. McCully et Dale (1961) ont, cependant, signalé que les feuilles aériennes possèdent des nervures latérales d'ordre 2 et 3. Ces auteurs supposent, de façon hypothétique, que la 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, côte à côte, 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 "microphyll" 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 "microphyll" 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 Troll<sup>1</sup>. 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 microphylls des *Tristicha* (fig. 272-276).

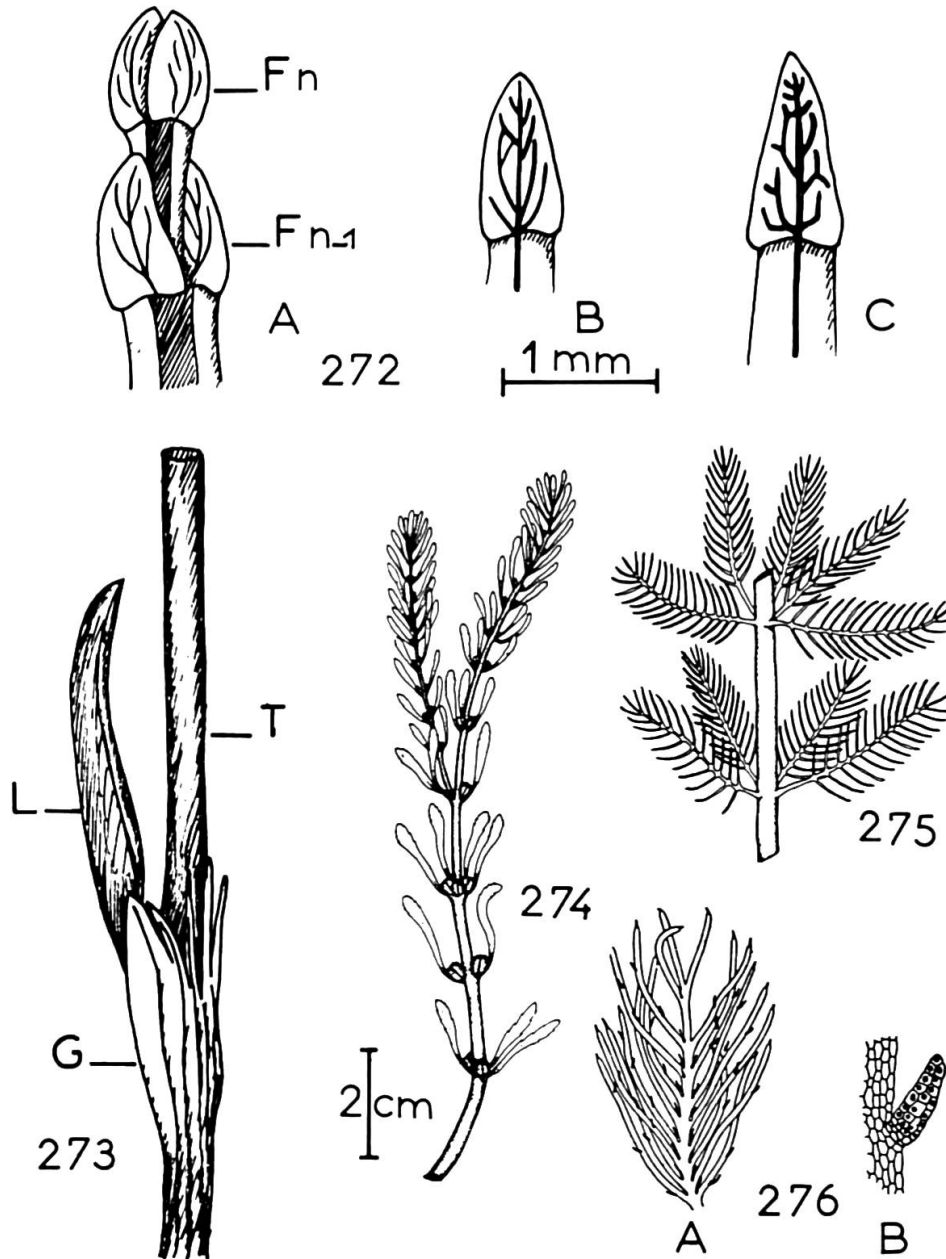
### 1.5.3. Conclusions

Dans les Dicotylédones, comme nous venons de le voir, il existe deux types différents de microphylls. Les microphylls 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 microphylls, notamment *Lawia*, *Inversodicraea*, *Terniola* et probablement *Willisia* (dont nous n'avons pu examiner d'échantillon). Pour les "microphylls" 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).

<sup>1</sup> 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 simulant 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).