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: 2: Essai sur l'évolution de la feuille
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: 13.12.2025

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

2. ESSAI SUR L'ÉVOLUTION DE LA FEUILLE

2.1. La ramification foliaire fondamentale

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

2.1.1. *Autour du concept de "dichotomie"*

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

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

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

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

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

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

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

2.1.2. *Remarques sur des feuilles à "nervation dichotome"*

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

---

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

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

Quelques autres exemples ont été signalés par Van der Hammen, la feuille des *Drosera,* des *Begonia,* des Podostemacées et des Lentibulariacées[1]. Examinons les "dichotomously segmented leaves" indiquées dans les Podostemacées des genres *Mourera, Pohliella, Inversodicraea, Macropodiella* et *Winklerella.*

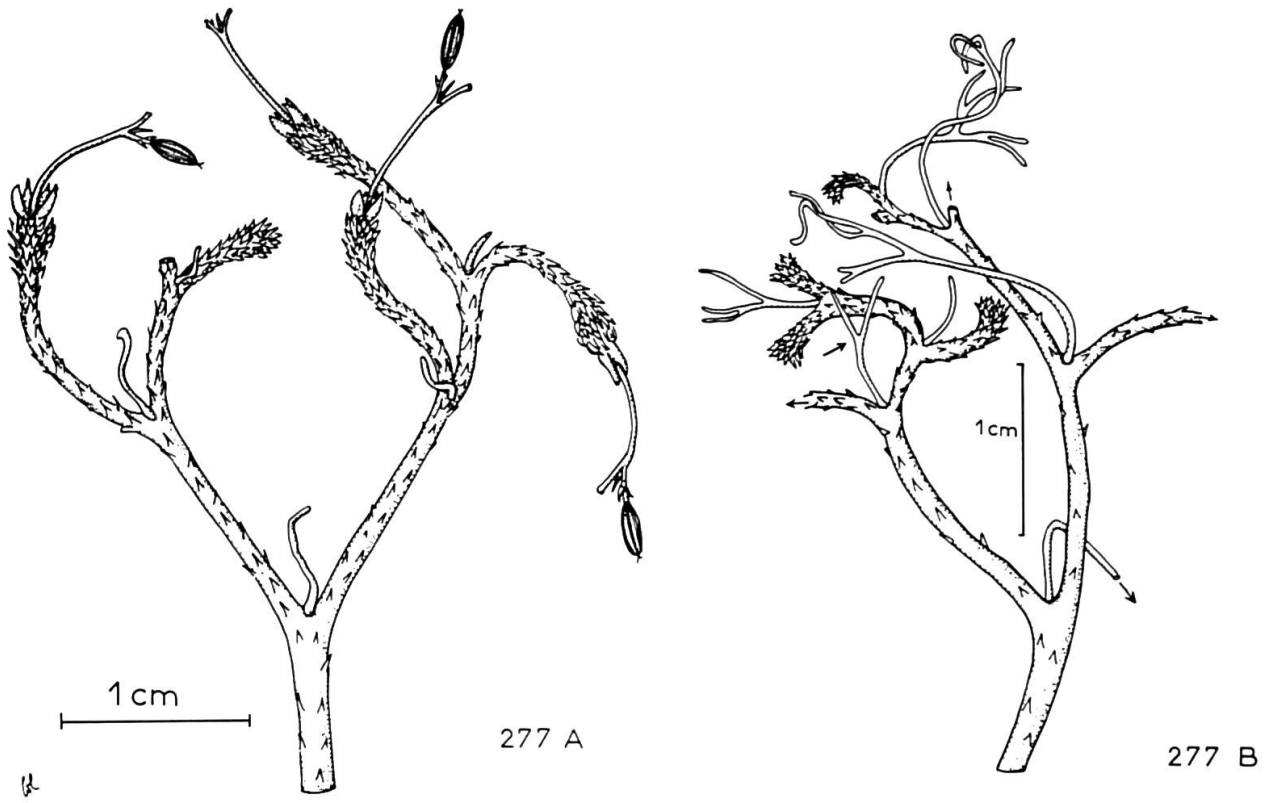
L'*Inversodicraea Abbayesii* G. Tayl. dont nous avons disposé d'une grande quantité de spécimens (récolte de *Bourdu,* 1948, en Guinée), possède, sortant d'une "racine" dorsiventrale rubanée, des ramifications orthotropes portant, selon G. Taylor (1954) des "scale-like leaves" et des "finely and repeatedly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

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

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

---

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

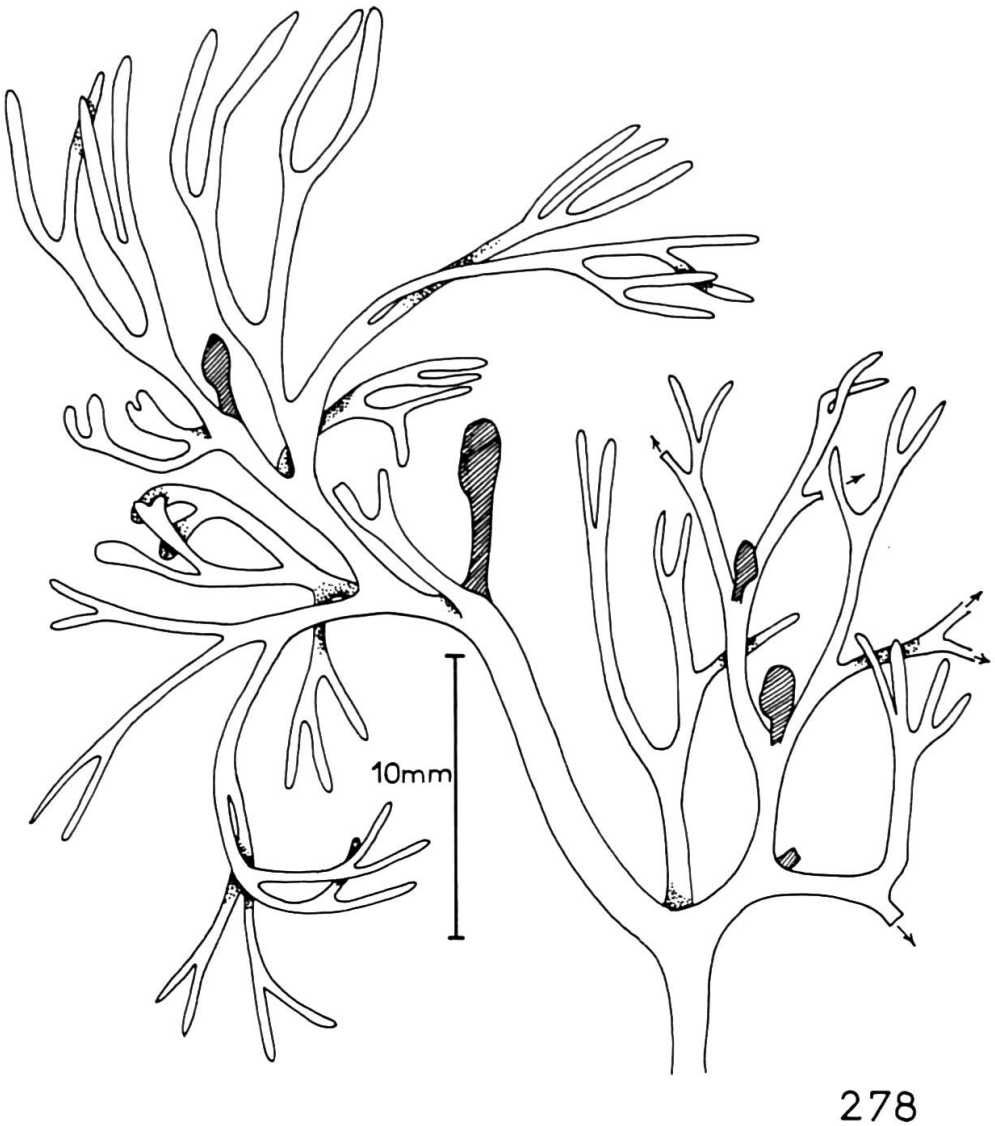


277, *Inversodicraea Abbayesii* G. Tayl.
A, région inflorescentielle; B, région médiane, végétative.

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

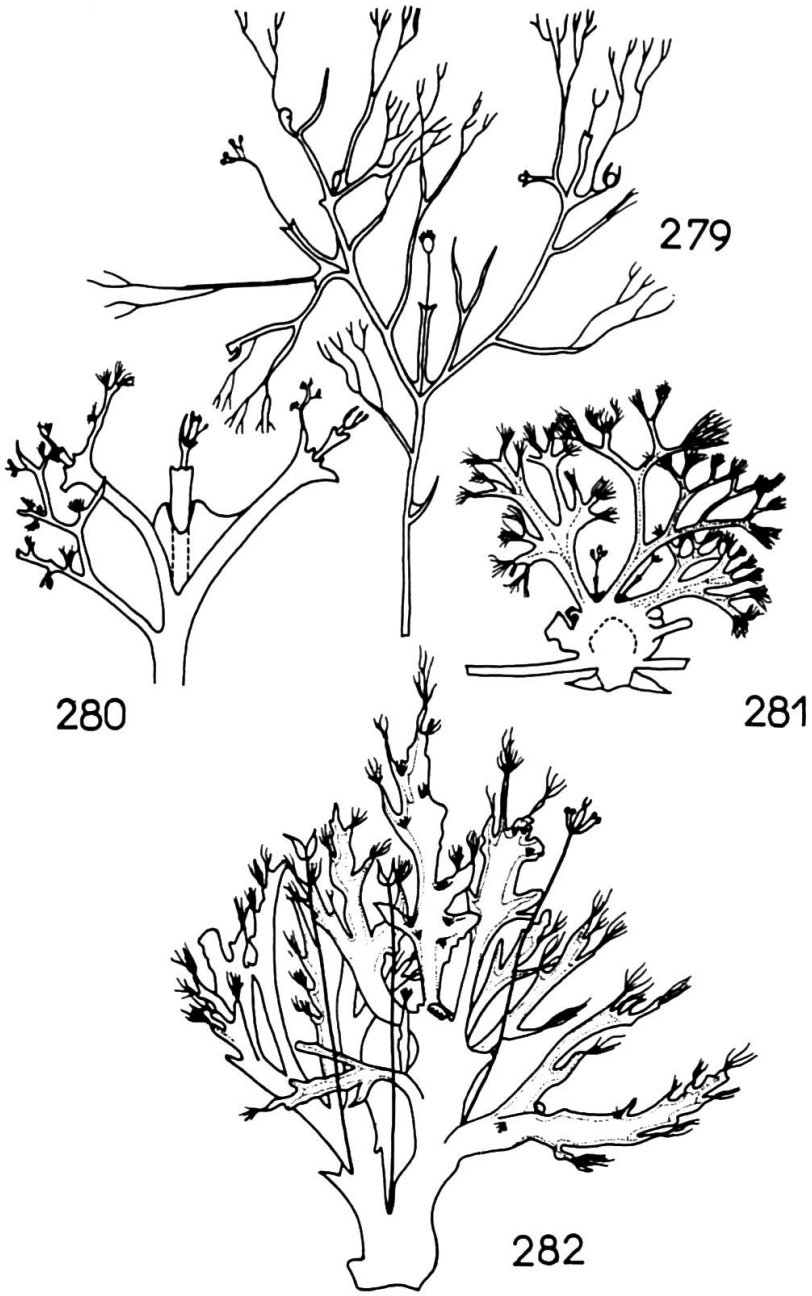
Il est bien évident qu'une telle structure est fort difficile à interpréter en termes de "tige", de "fleur" et de "feuille". Il existe un système d'"axes", homologues entre eux, pouvant être terminés par un organe sexuel mâle ou femelle. Ces "axes" se ramifient dans l'espace de façon trichotome, puis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

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



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

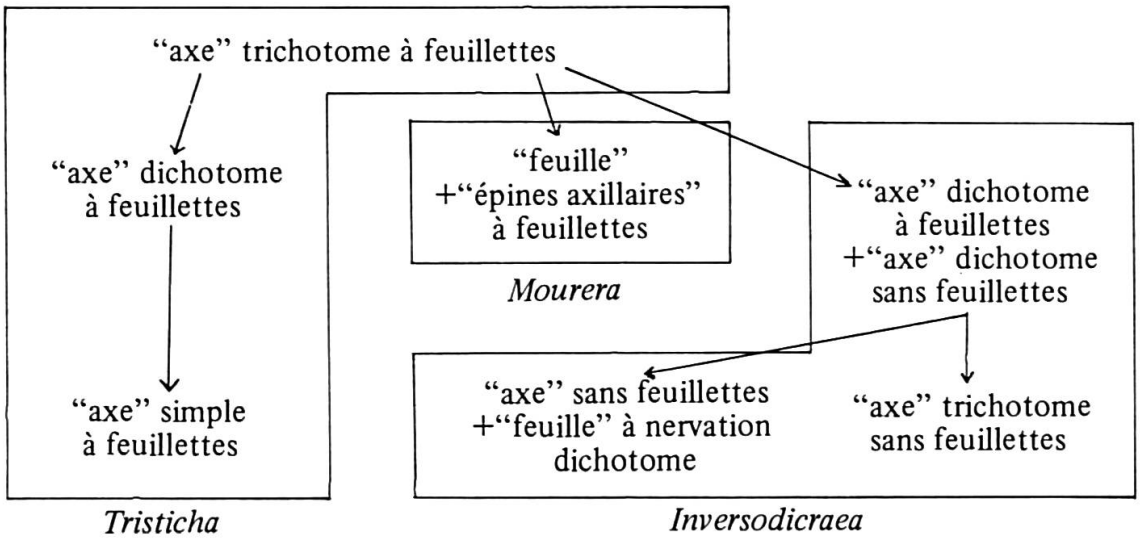
Nous avons déjà parlé, au paragraphe 1.4.2.1., de la feuille d'une autre Podostemacée, le *Mourera fluviatilis* Aubl., "feuille" à ramification dichotome, munie aux aisselles de ses nervures "d'appendices épiphylles" porteurs de "petits éléments squamiformes" (Schnell 1967). On notera que cette feuille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



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

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

Nous pouvons résumer par un schéma ces résultats:



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

Les autres exemples donnés par Van der Hammen peuvent faire l'objet d'explications voisines, notamment les *Utricularia* dont la morphologie est proche de celle des Podostemacées[1]. Les "vrilles", décrites par Pringsheim (1869), portant

---

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

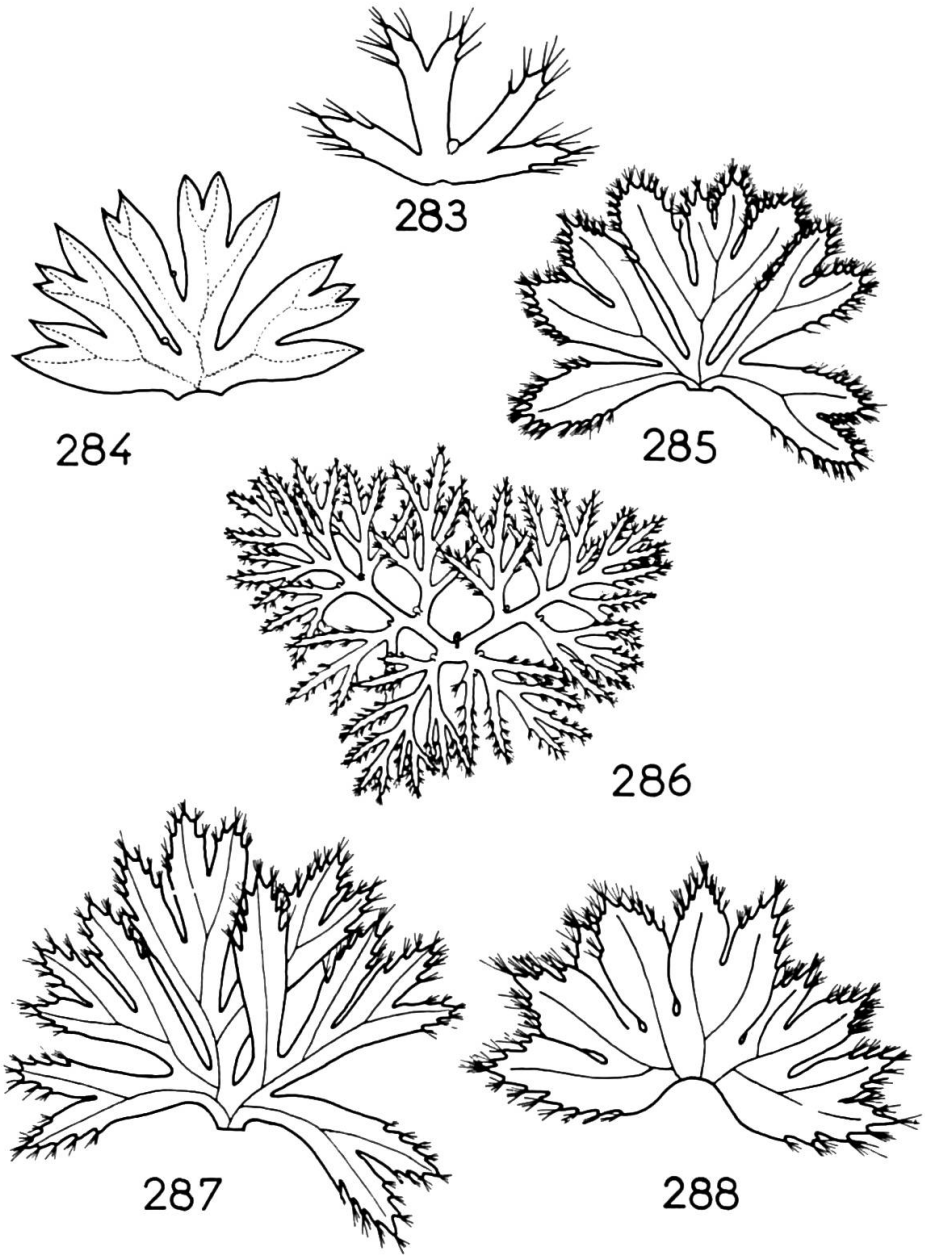
deux rangées de "mussel-shaped leaves" (Llyod 1942), de l'*U. vulgaris* L. sont homologues des "pousses assimilatrices" des *Tristicha.* On notera qu'elles peuvent avoir une croissance apicale prolongée. Dans l'*U. oligosperma* St.-Hil. et l'*U. mixta* Barnh. ces "vrilles" sont encadrées par deux "clusters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

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

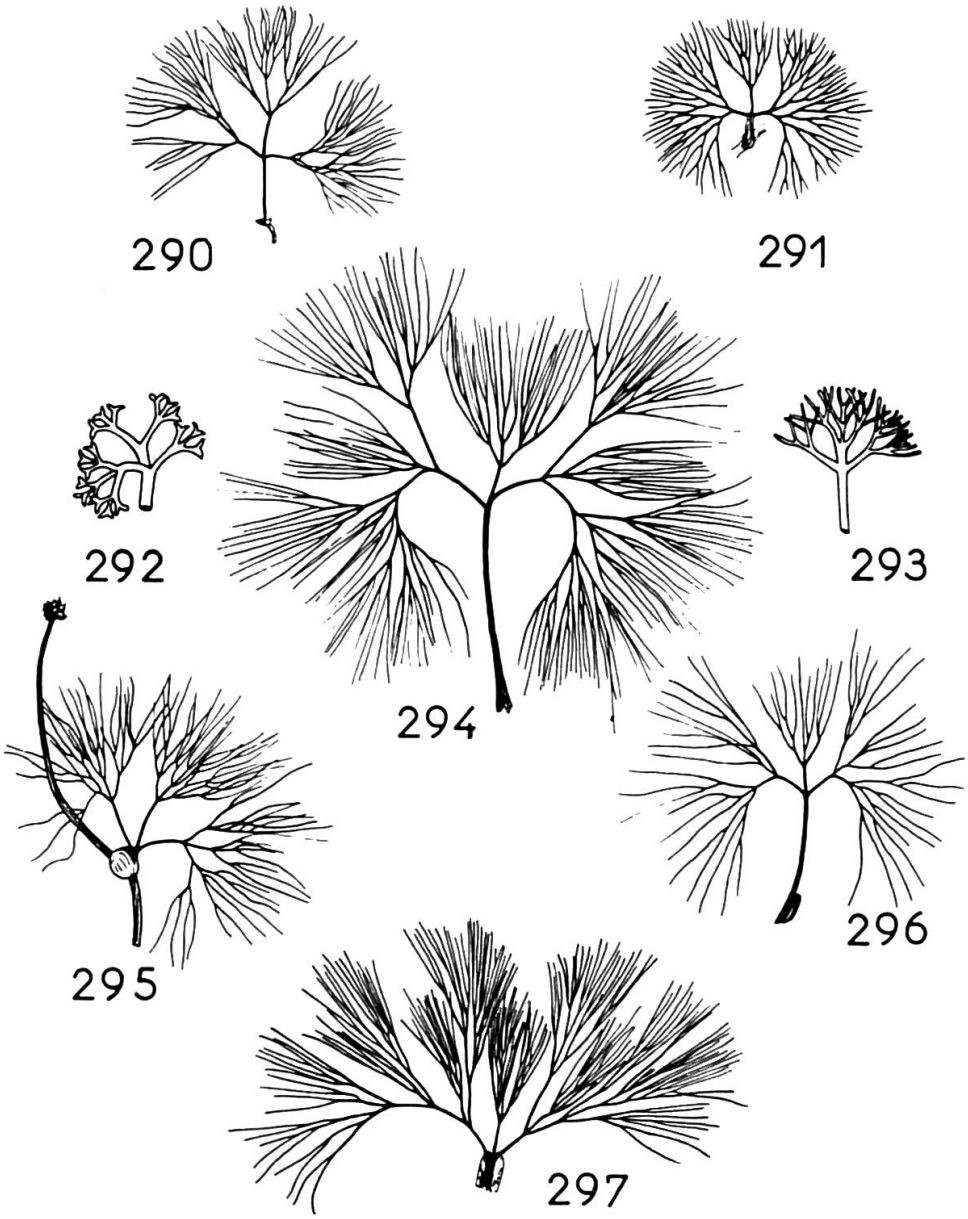
En ce qui concerne la feuille des renoncules de la section *Batrachium,* ce n'est qu'en première approximation qu'il est possible de la qualifier de dichotome. Les figures 290-297 représentent les feuilles de quelques espèces, telles qu'elles ont été figurées dans divers ouvrages. Il est évident que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

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

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



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



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

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

2.1.3. *Dichotomie et fronde filicéenne*

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

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

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

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

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

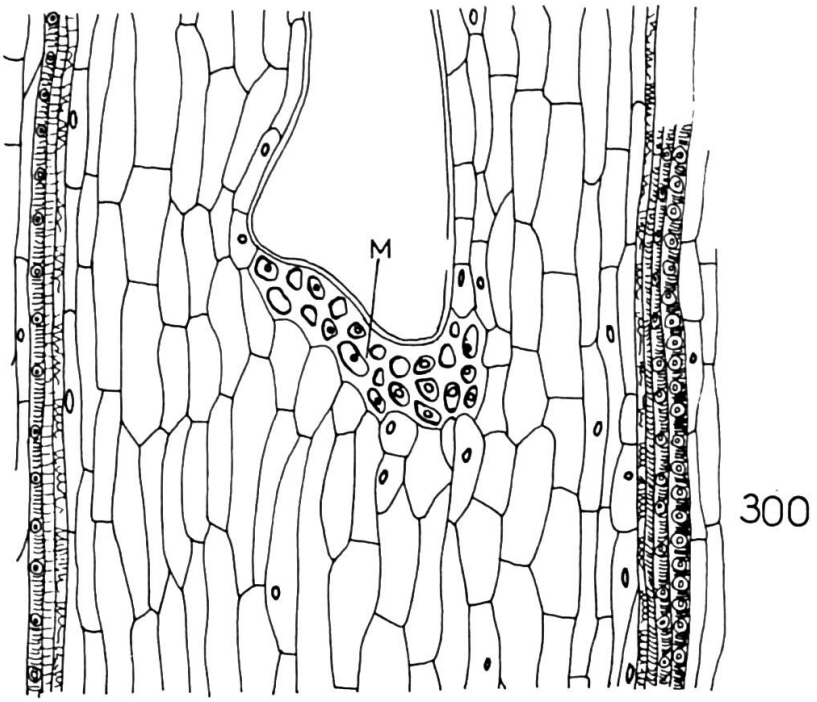
Un dernier exemple, souvent cité, de dichotomie dans la fronde filicéenne est le cas des Ophioglossacées. En ce qui concerne les rhizomes, Gwynne-Vaughan (1902) puis Lang (1915) ont montré dans les genres *Helminthostachys* et *Botrychium* "a regular development of dormant lateral growing points or vestigial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

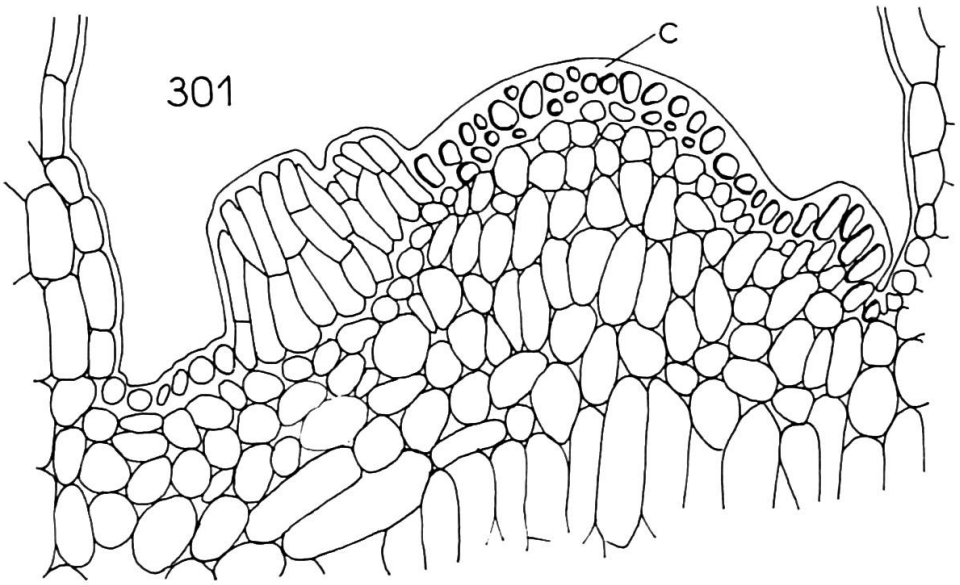
Nous avons fait une étude anatomique du *Botrychium Lunaria* (L.) Sw., qui nous a permis de retrouver des bourgeons, dans des cavités en forme de tubes étroits, aux aisselles des frondes à leur départ du rhizome, conformément aux observations de Bruchmann (1906). La fronde elle-même, dans l'aisselle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

On connaît des cas "tératologiques" où la fourche de la fronde porte un rameau, soit fertile, soit stérile (la "variété" *fasciculatum* Christ). Nous en avons rencontré un. Aucun tissu spécial ne s'est révélé exister à cette trifurcation. Il semble vraisemblable que le tissu d'allure méristématique de la bifurcation habituelle a pu se développer et qu'il est à l'origine de la troisième pousse[1]. Ainsi on peut penser que la ramification du *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. est, en réalité, ternée, la branche médiane restant inhibée, et non visible en morphologie externe. On notera que les "deux rameaux" de la fronde des *Botrychium* sont souvent, eux-mêmes, ternés à la base ou pennatilobés (*B. virginianum* Sw., *B. matricariifolium* R. Br., etc.). *B. lunarioides* Sw. a même une partie stérile deux fois ternée. L'interprétation de Chrysler (1945) des *Botrychium* comme formés d'une série de dichotomies ne nous apparaît pas fondée.

---

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





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

2.1.4. *Conclusions*

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

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

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

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

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

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

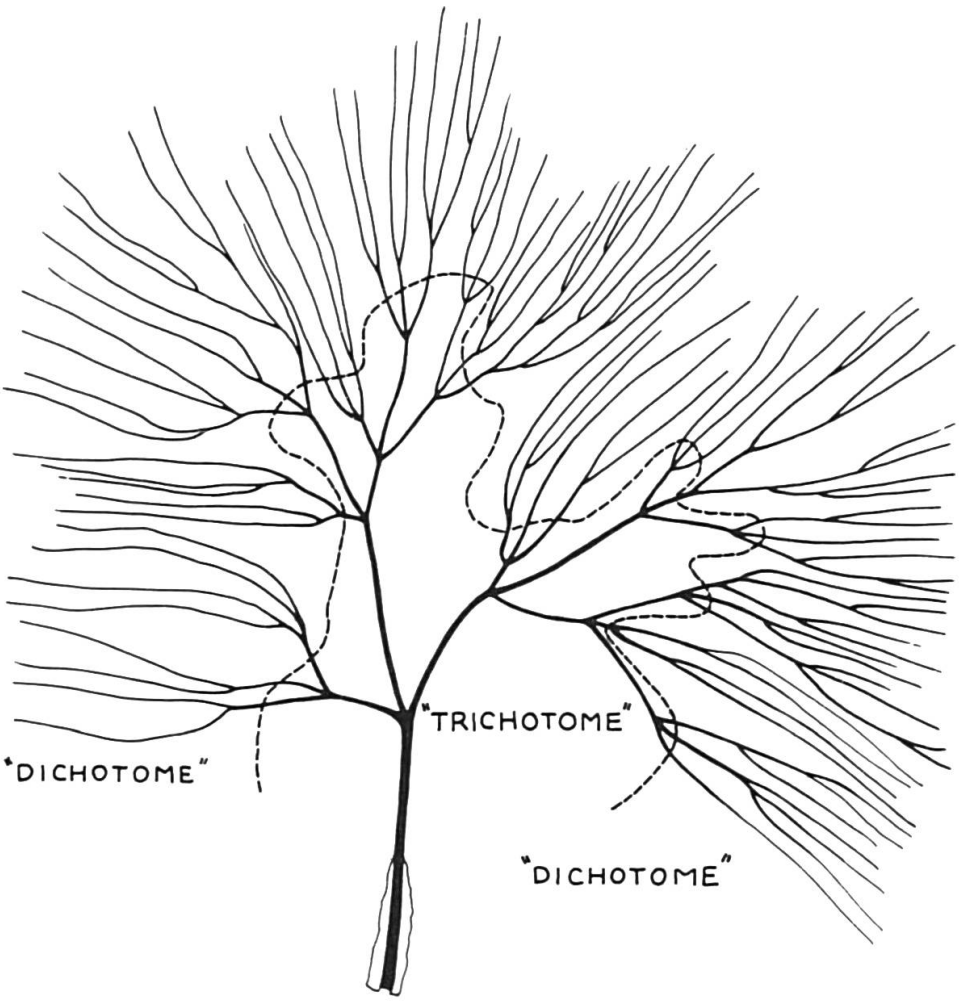
Nous admettrons que la "feuille angulaire" est le vestige d'une ramification trichotome, dans les trois directions de l'espace.

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

Trois remarques s'imposent:

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

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



302

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

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

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

pennées des Protéacées en feuilles "faussement dichotomes". Plus exactement, il semble que le phénomène de pseudo-dichotomisation soit intervenu plusieurs fois au cours de la phylogenèse[1].

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

2.2. Autour de la notion de foliarisation

2.2.1. *Foliarisation et hyperfoliarisation*

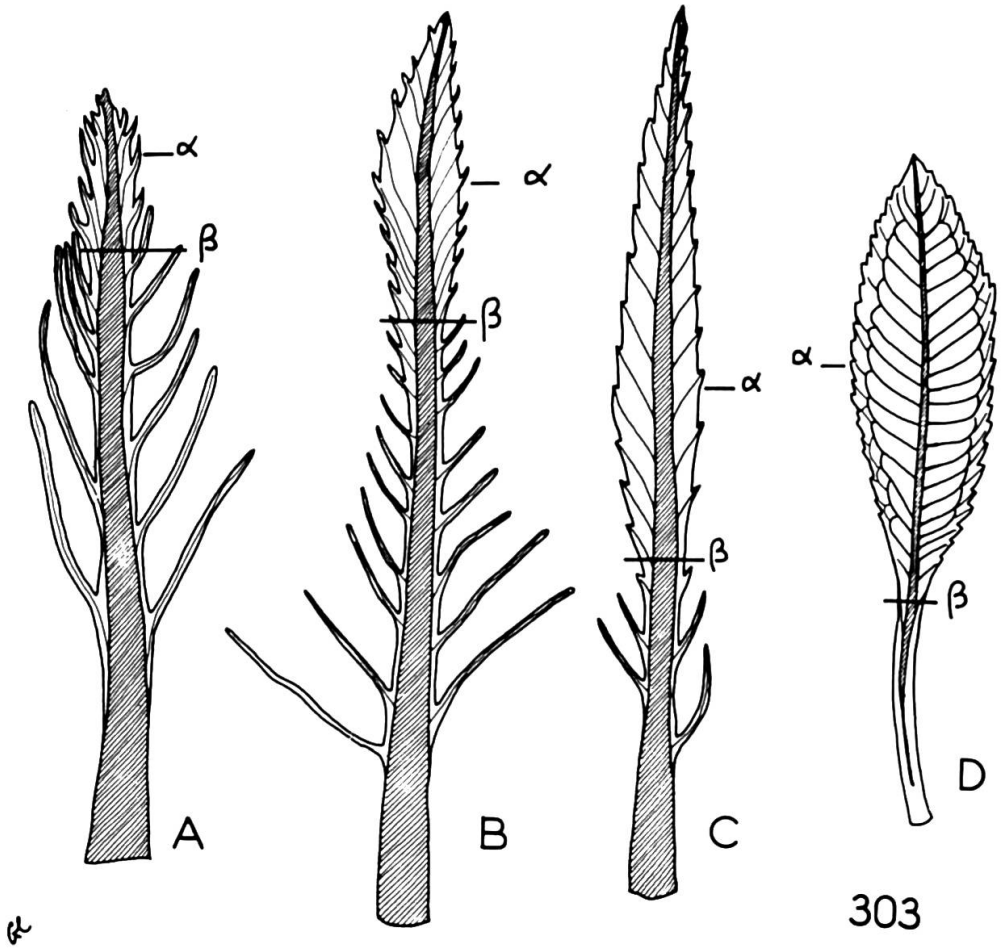
Reprenons l'exemple de l'*Inversodicraea minutiflora* (Tul.) Perr. qui possède des "tiges-feuilles" au sens de Perrier de la Bâthie (1952). Il ne fait aucun doute que les "rameaux latéraux", caducs, de sa variété *innombrata*, à segments linéaires, filiformes ou capillaires, sont homologues des "rameaux"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

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

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

---

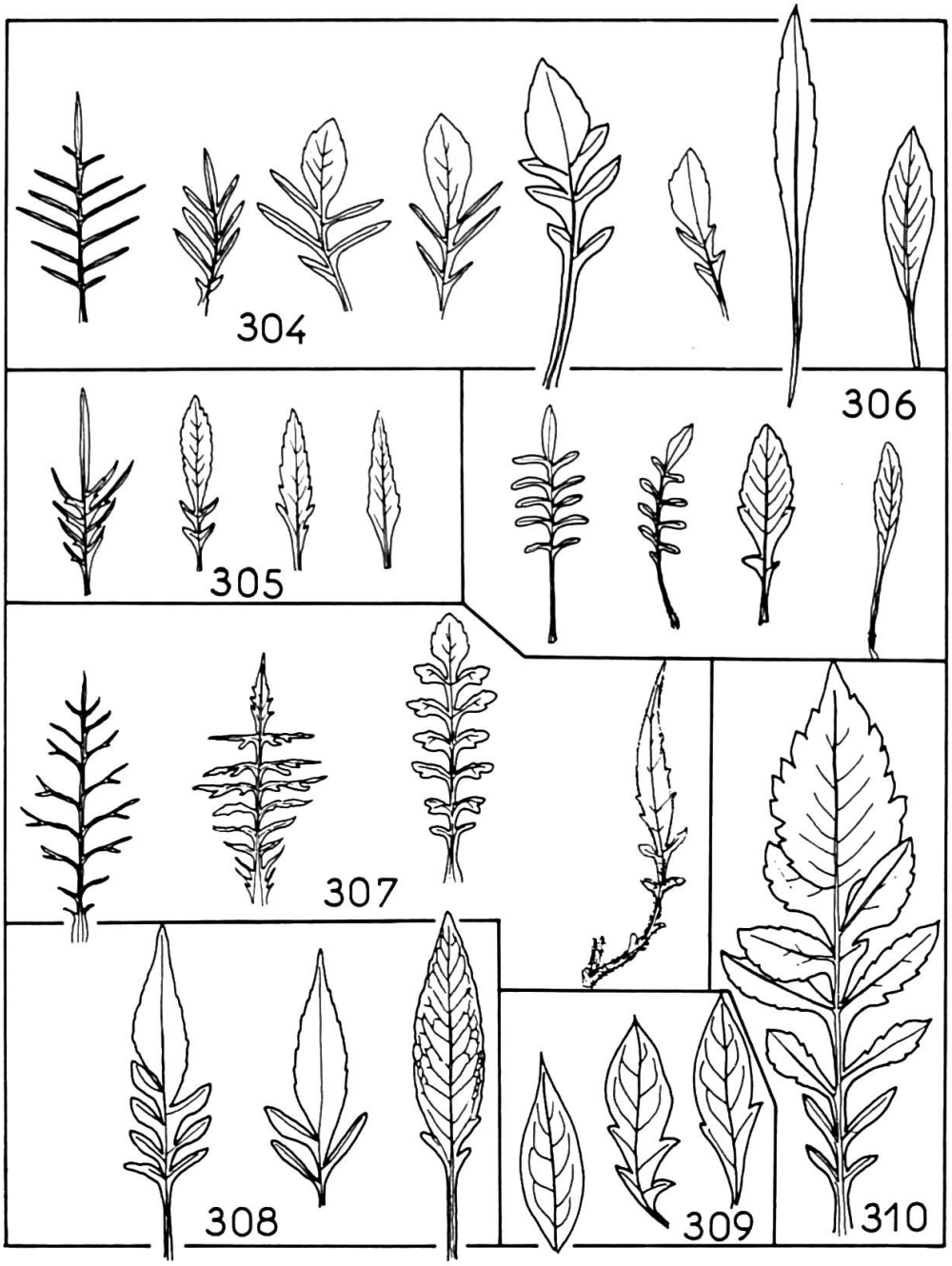
[1] Nous reviendrons sur ce point au paragraphe 2.3.



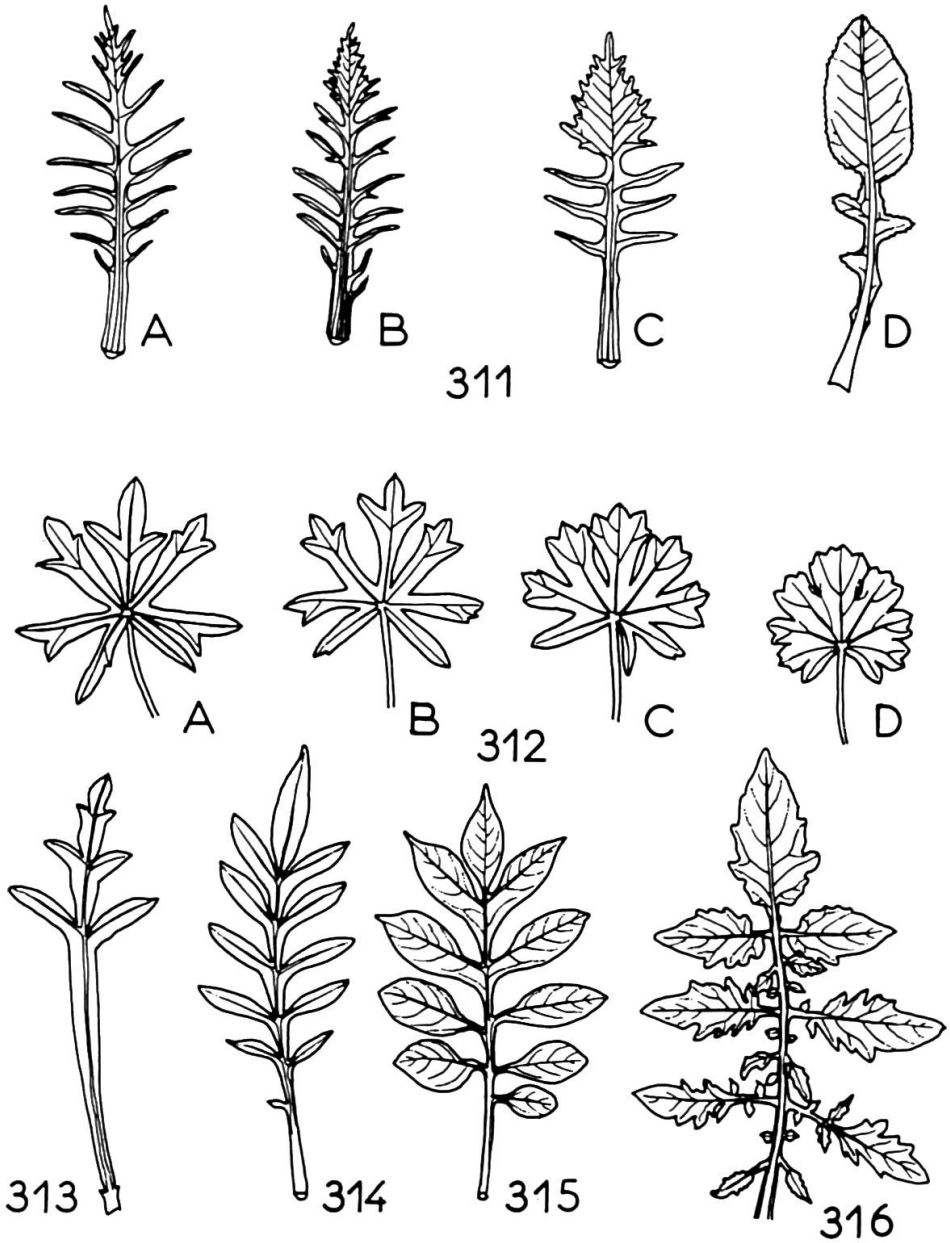
303, feuilles juvéniles du *Cochlearia Armoracia* L. (=*Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb.) montrant l'extension basipète de la palmure. Son niveau de base est indiqué par β, son niveau maximum par α.

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

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



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

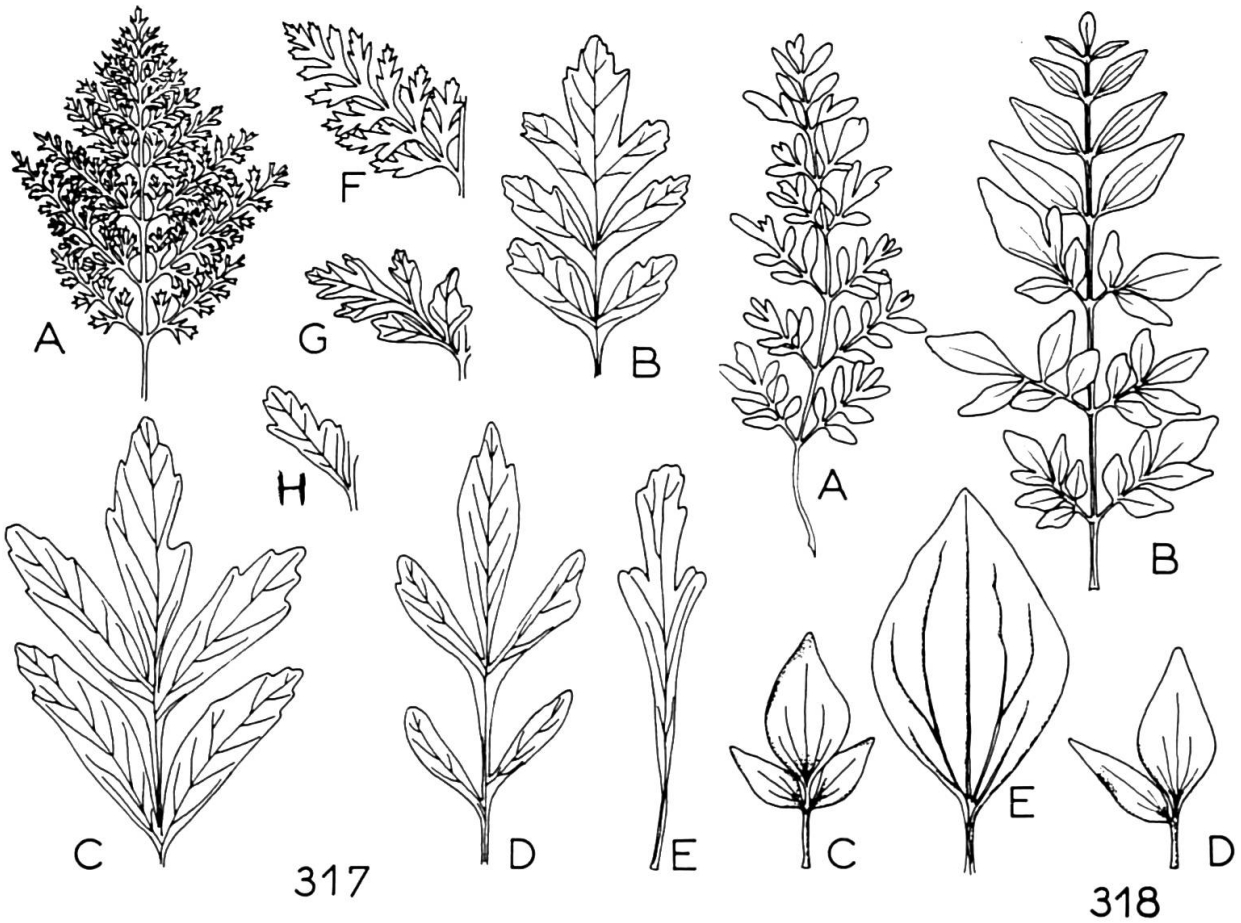


311, feuilles successives du *Nasturtium amphibium* R. Br.; 312, feuilles successives du *Sidalcea neomexicana* A. Gray; 313, feuille du *Reseda lutea* L.; 314, feuille du *Cephalaria leucantha* (L.) Schrad.; 315, feuille du *Solanum Wendlandii* Hook. f.; 316, feuille du *Solanum Lycopersicum* L. (d'après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

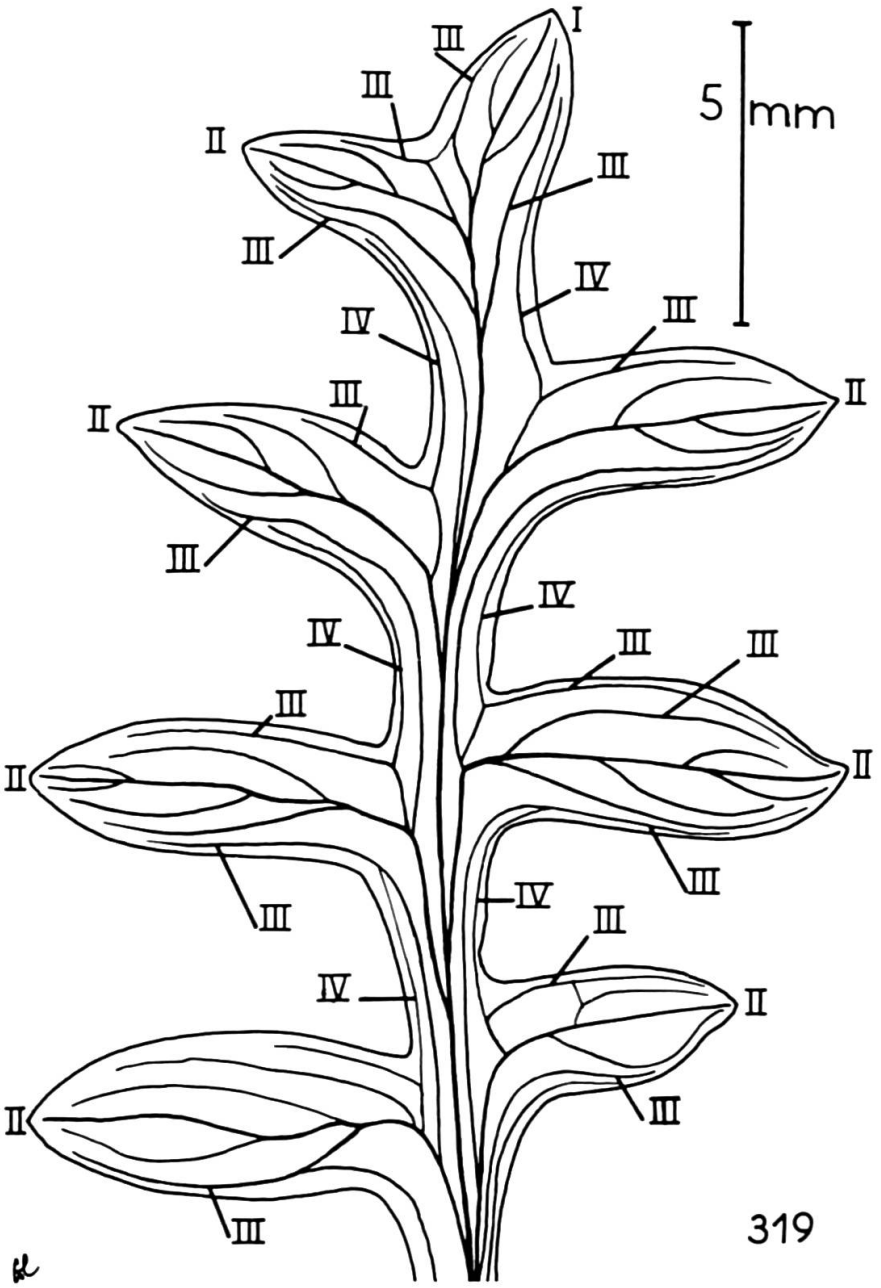
zone distale hyperfoliarisée (et dans la feuille complètement hyperfoliarisée), on note un double gradient de taille des métamères, comme s'ils étaient inhibés, concurremment par l'apex foliaire et par le niveau de base de l'hyperfoliarisation.

– Dans les stades les plus hyperfoliarisés, les nervures n'aboutissent apparemment pas aux dents de la feuille; il s'est établi un réseau d'anastomoses en arceaux entraînant une brachydodromie secondaire.

– Un fait nouveau, et important, est l'apparition dans les régions hyperfoliarisées d'un réseau de nervilles de trois ordres. Ces nervilles sont celles dont nous avions noté l'existence (paragraphe 1.3.3.), en indiquant qu'il s'agit d'une "minor venation" à valeur physiologique et non à valeur morphologique. L'hyperfoliarisation de la feuille angiospermienne s'accompagne de l'apparition d'une "minor venation".



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

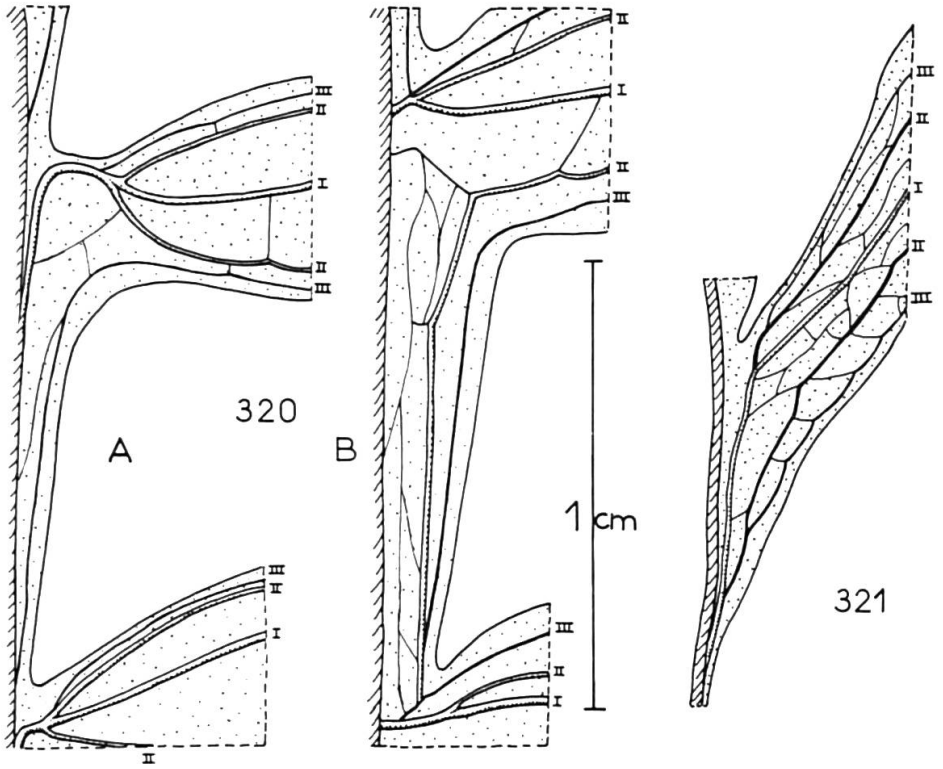


319, feuille du *Mutisia acuminata* Ruiz et Pav.
L'ordre des nervures est indiqué par des chiffres romains.

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

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

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

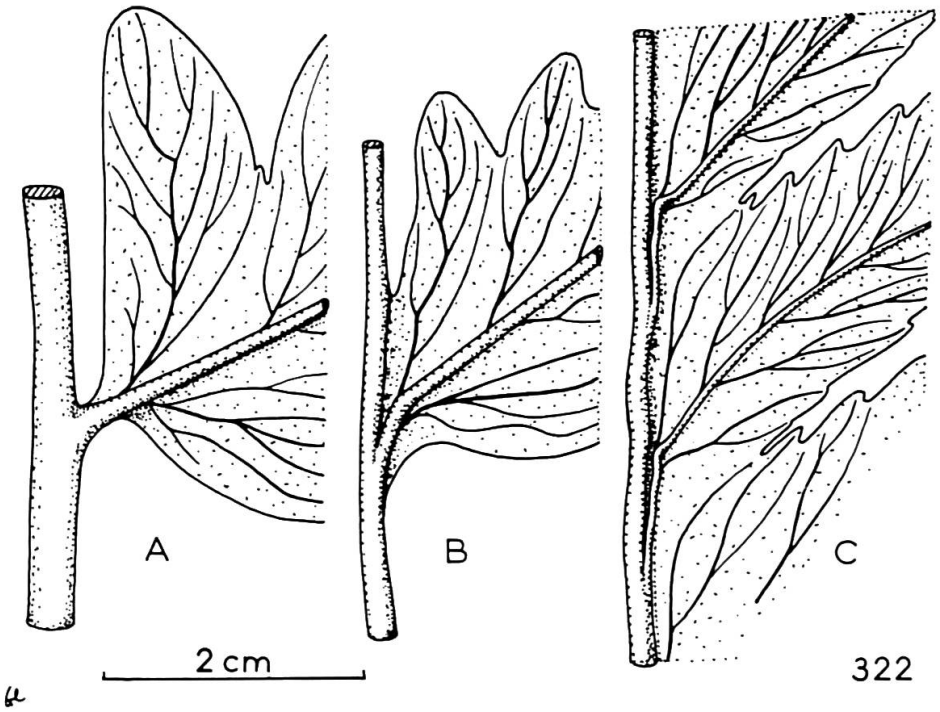


320, portions de feuille du *Mutisia acuminata* Ruiz et Pav., montrant l'extension basipète des nervures secondaires et de leurs territoires lobaires; 321, portion de feuille du *Clematis angustifolia* Jacq. montrant un phénomène comparable.

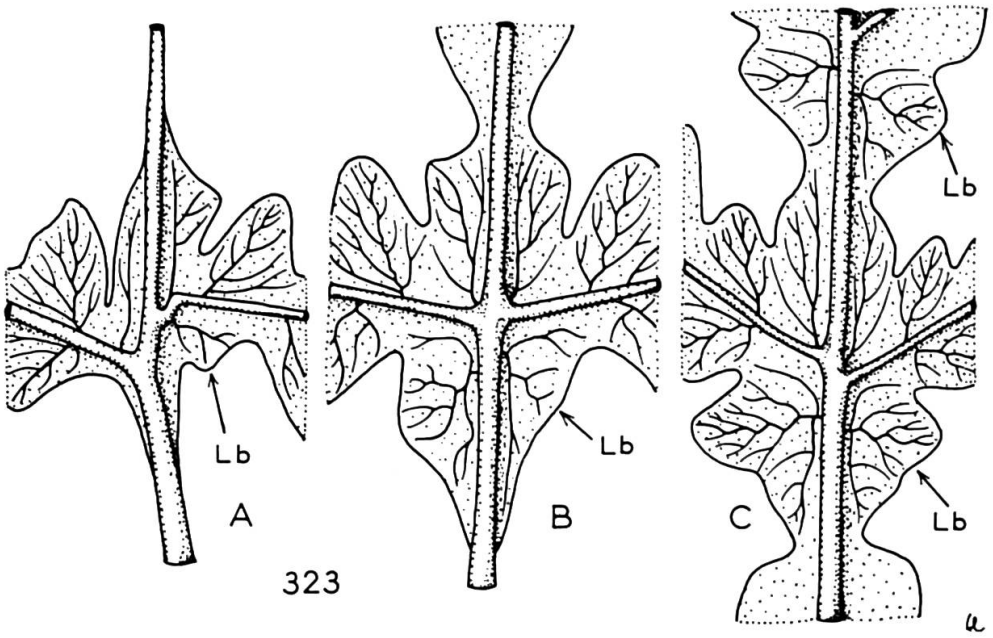
subsidiaires". Dans les deux cas, il s'agit bien de métamères latéraux déplacés vers la base de la feuille, mais les Zwischenfiedern proviennent de phénomènes purement morphogénétiques et ont une existence, une taille et une disposition des plus variables. Au contraire, ce type d'alation du rachis est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

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

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



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



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

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

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

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

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

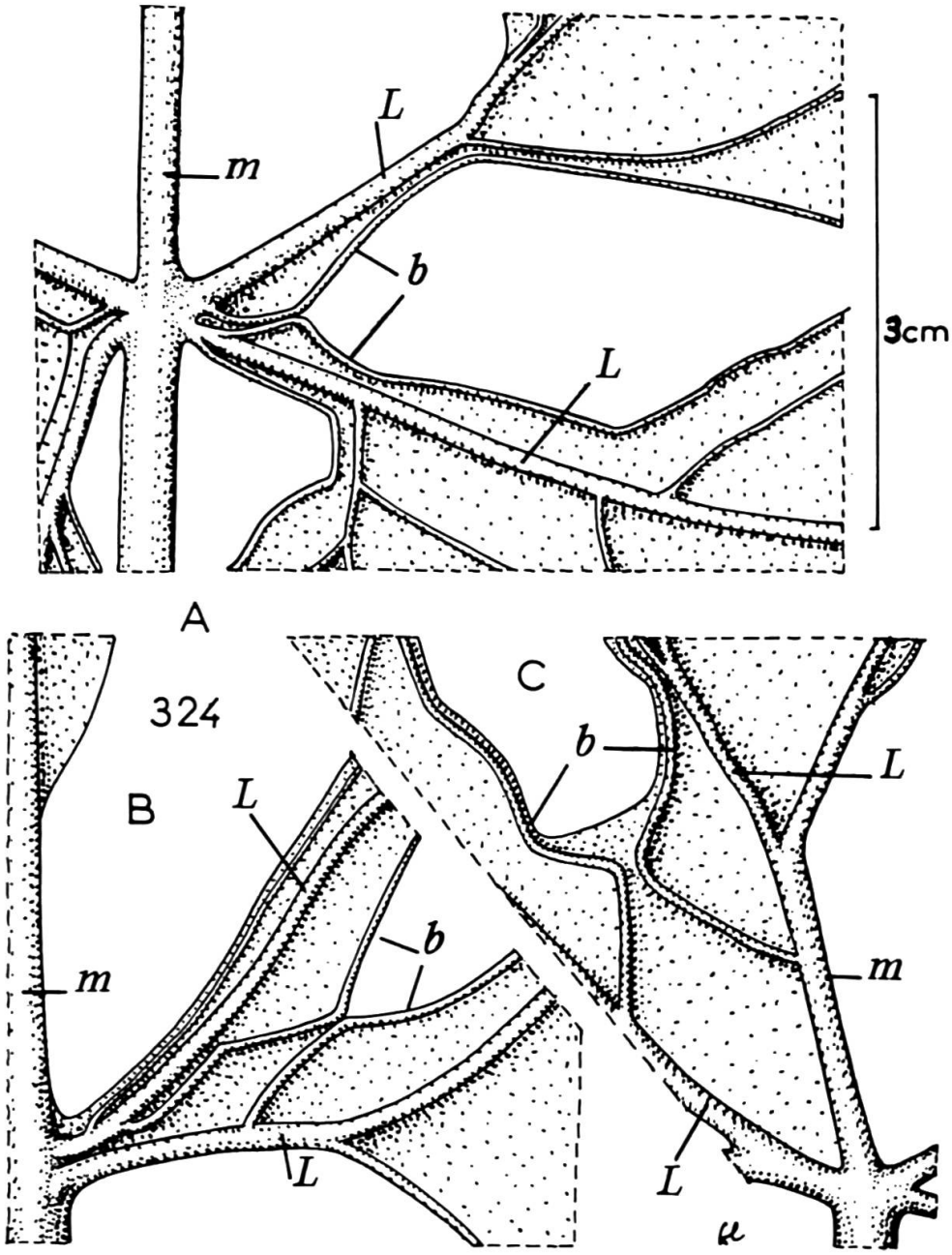
A l'intérieur de chacun de ces groupes, on assiste à une hyperfoliarisation de plus en plus poussée, hyperfoliarisation basipète tendant chaque fois à donner une feuille "simple" à partir de feuilles lobées. Nous retrouvons ici l'importance du niveau de base de l'hyperfoliarisation, niveau de base qui,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

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

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

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

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

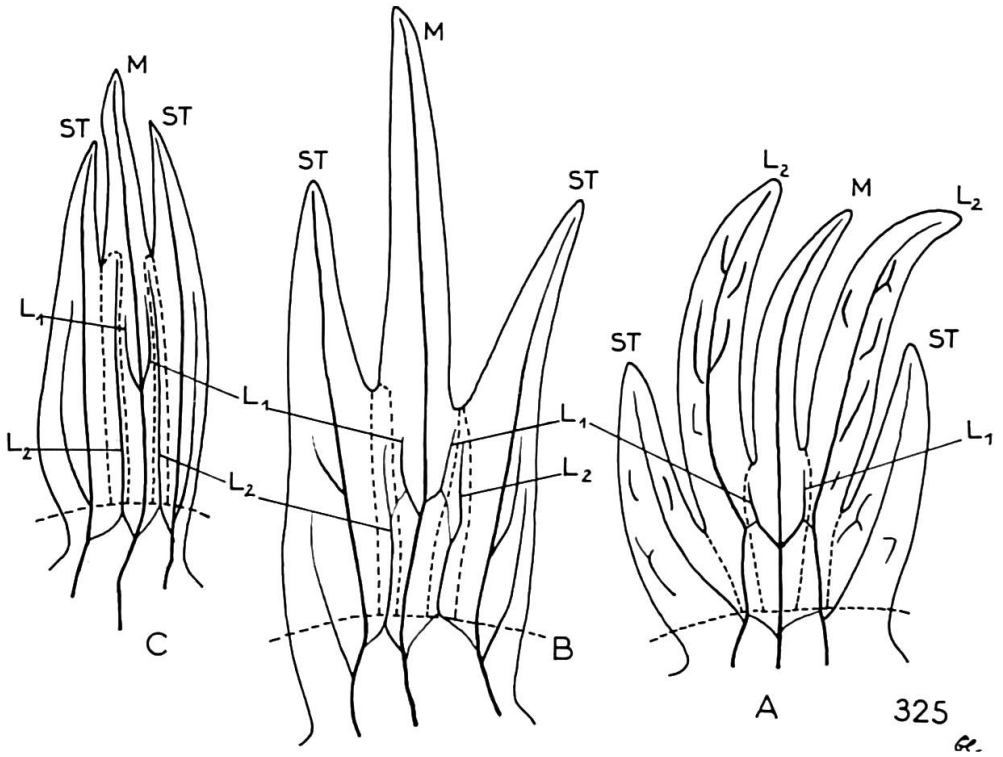


324, portions de feuille du *Vitis laciniosa* L.
b, nervure latéro-basale; m, nervure médiane; L, nervure médiane de lobe primaire (nervure d'ordre deux).

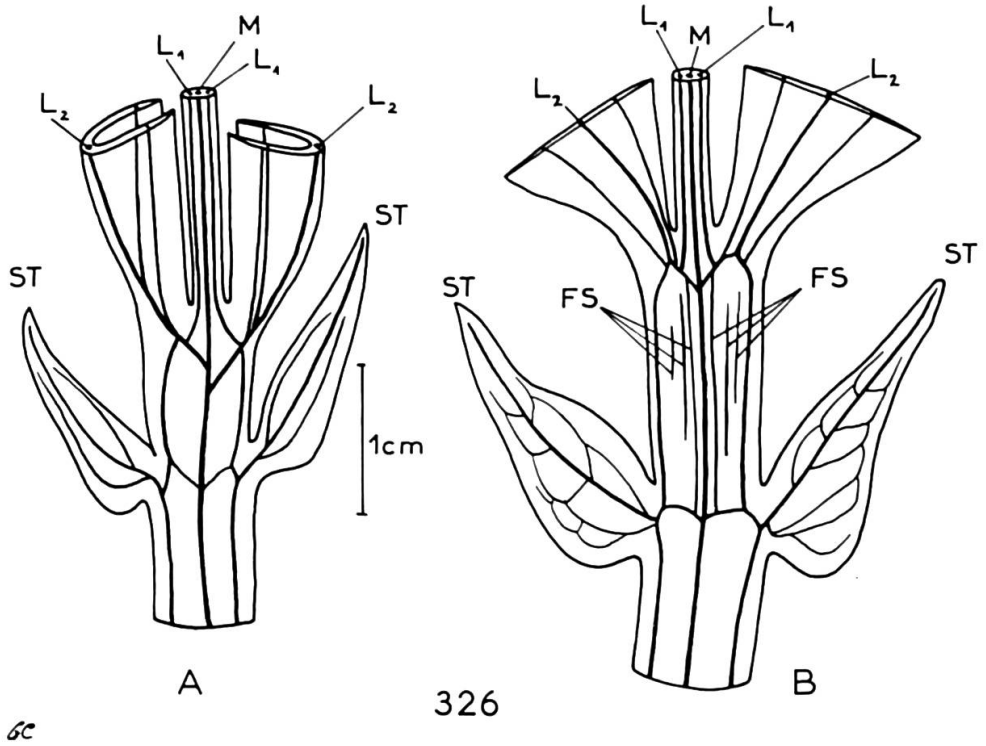
2.2.2. *Hyperfoliarisation et alation*

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

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



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

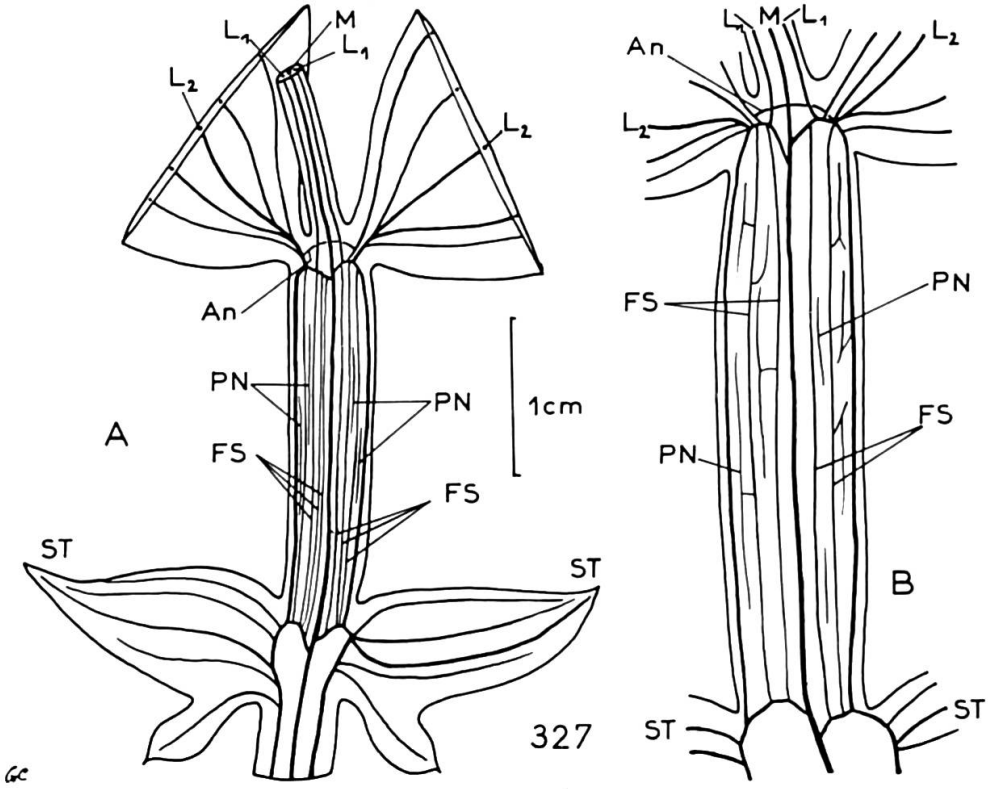


326, bases de jeunes feuilles du *Lathyrus odoratus* L.
Explications des signes sous la fig. 325.

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

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

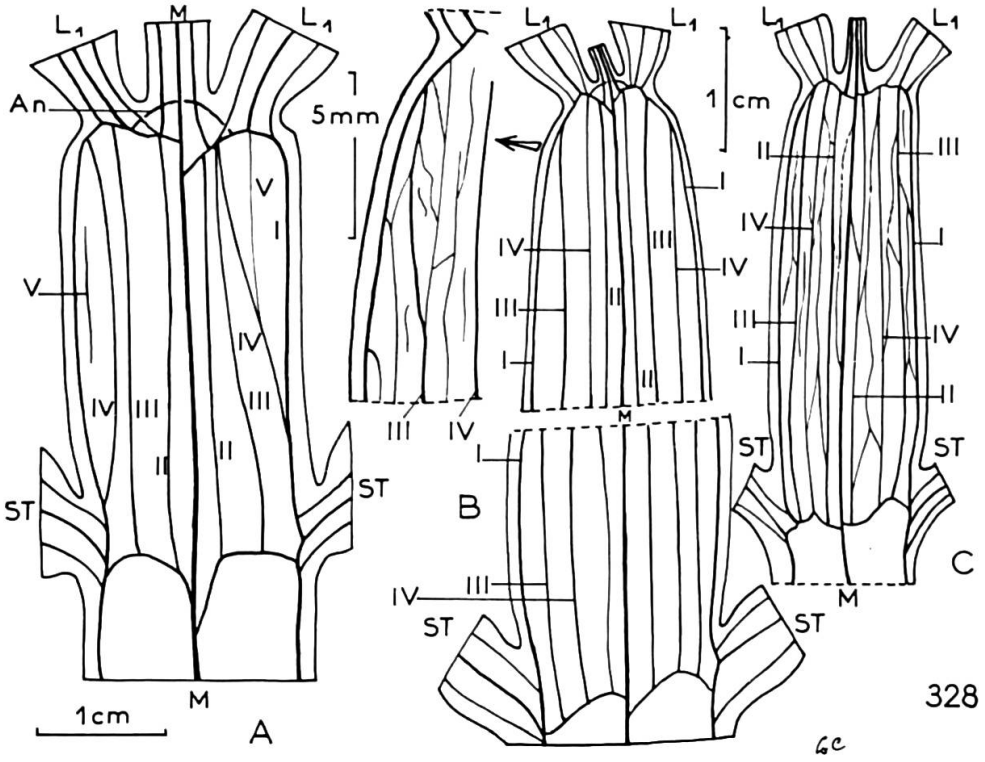
La nervation des phyllodes d'*Acacia longifolia* Willd., telle qu'elle a été décrite par Boke (1940), est entièrement comparable à celle des *Lathyrus*. On remarquera (l.c.: fig. 2) que l'extension des nervilles en est nettement basipète.



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

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

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



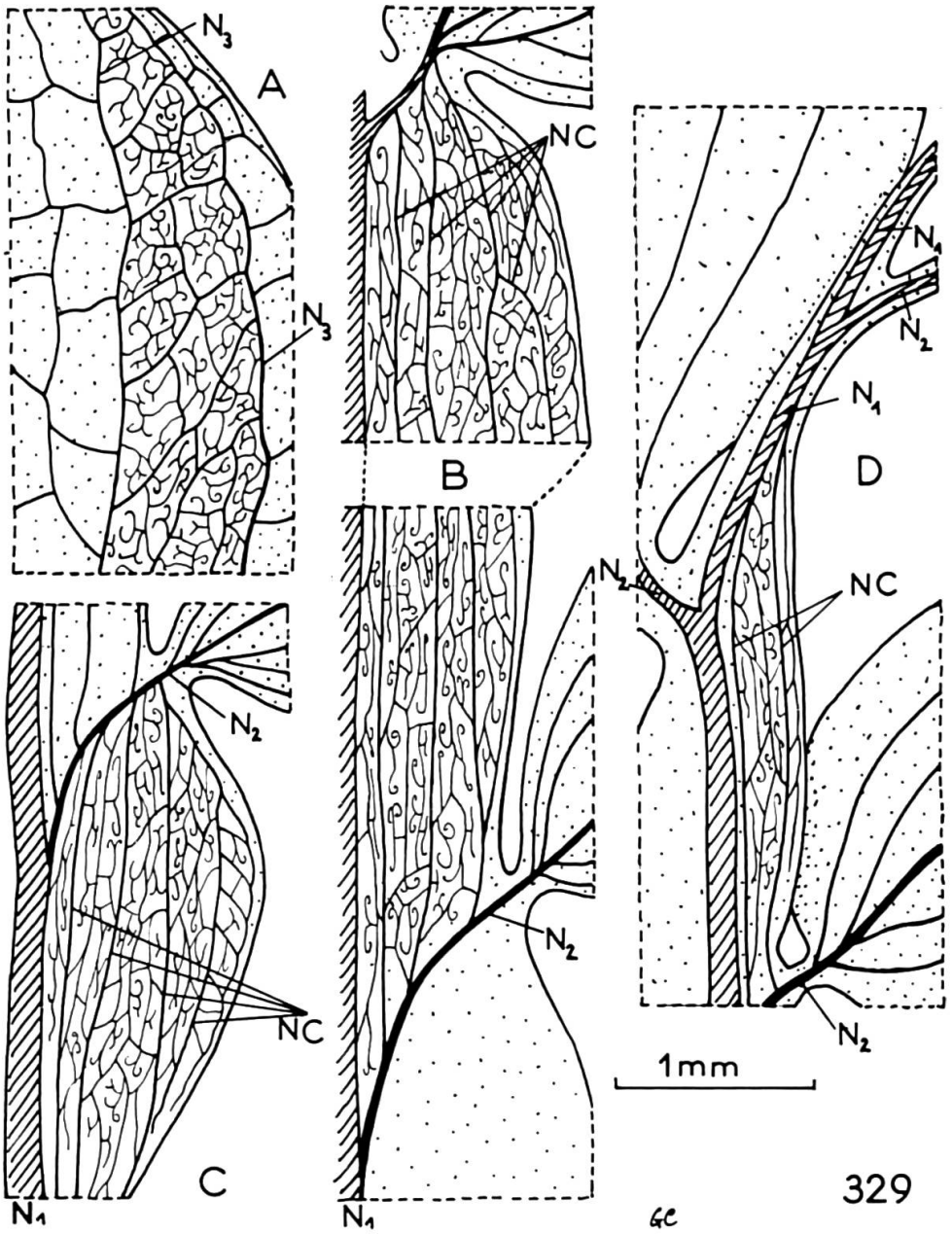
328, portions de feuilles du *Lathyrus latifolius* L.
Explications des signes sous la fig. 325; les chiffres romains indiquent l'ordre d'apparition des faisceaux intercalaires du rachis.

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

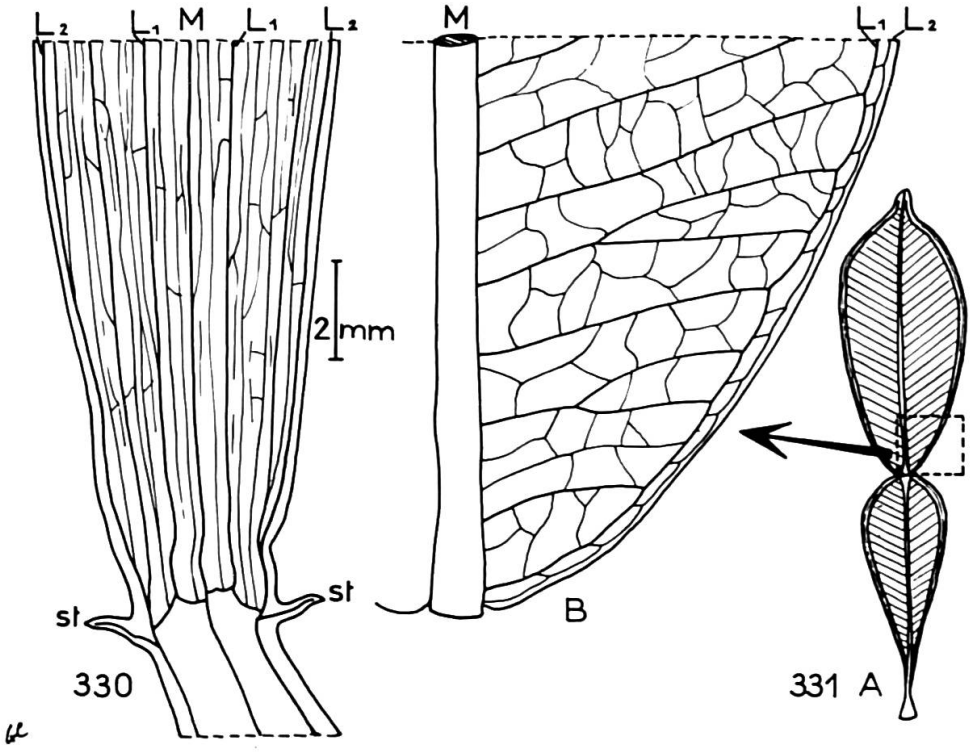
Dans le *Centrosema hastatum* Benth., dont la feuille est unifoliolée, le pétiole est ailé par l'extension du territoire situé entre les faisceaux stipellaires et les deux faisceaux latéraux du limbe, territoire où se forme une "minor venation" très dense.

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

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



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

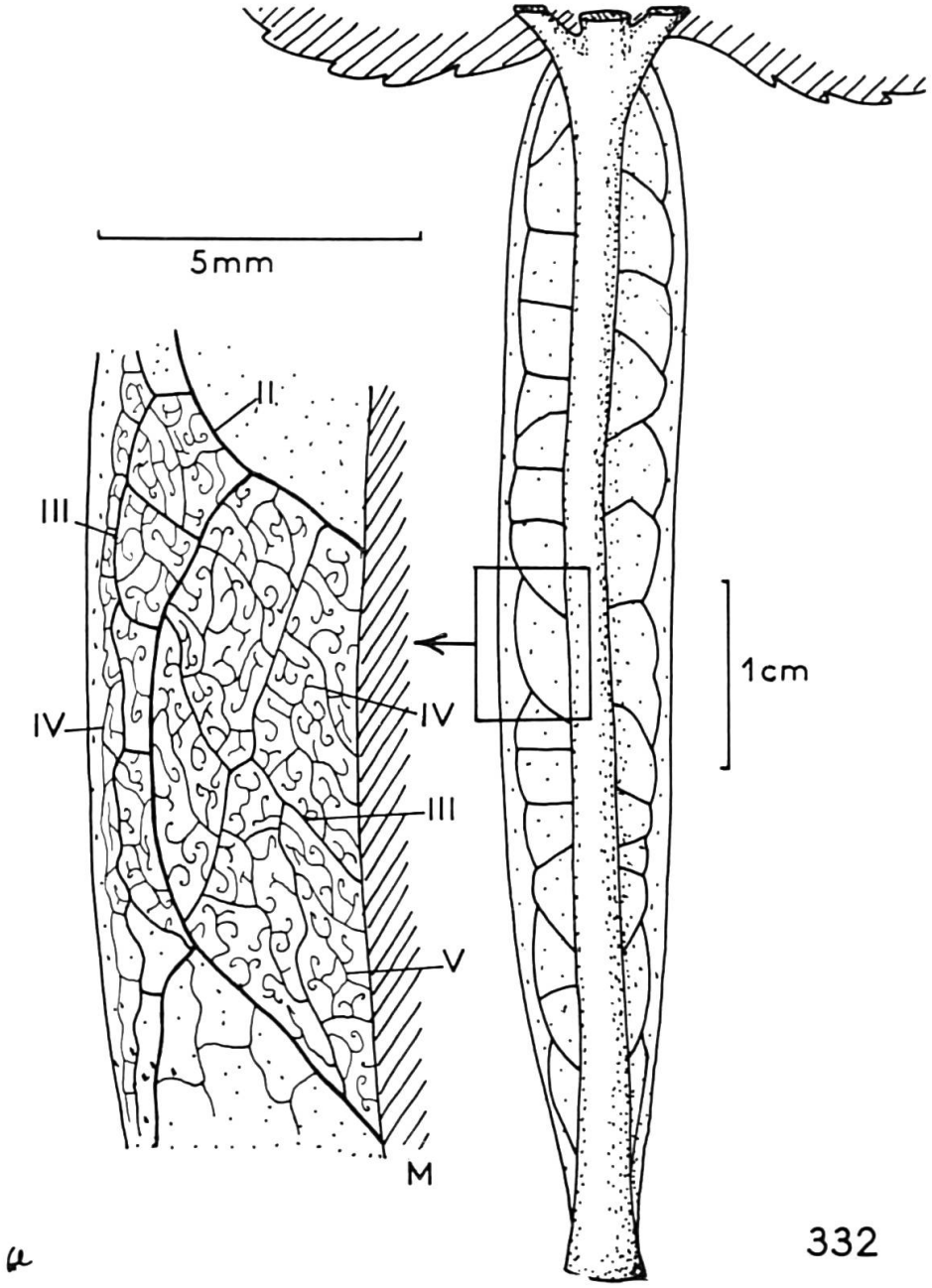


330, base d'une feuille de *Lathyrus Nissolia* L. (on notera l'absence de nervilles dans la région la plus proximale); 331, feuille du *Phyllarthron Bojeranum* DC.

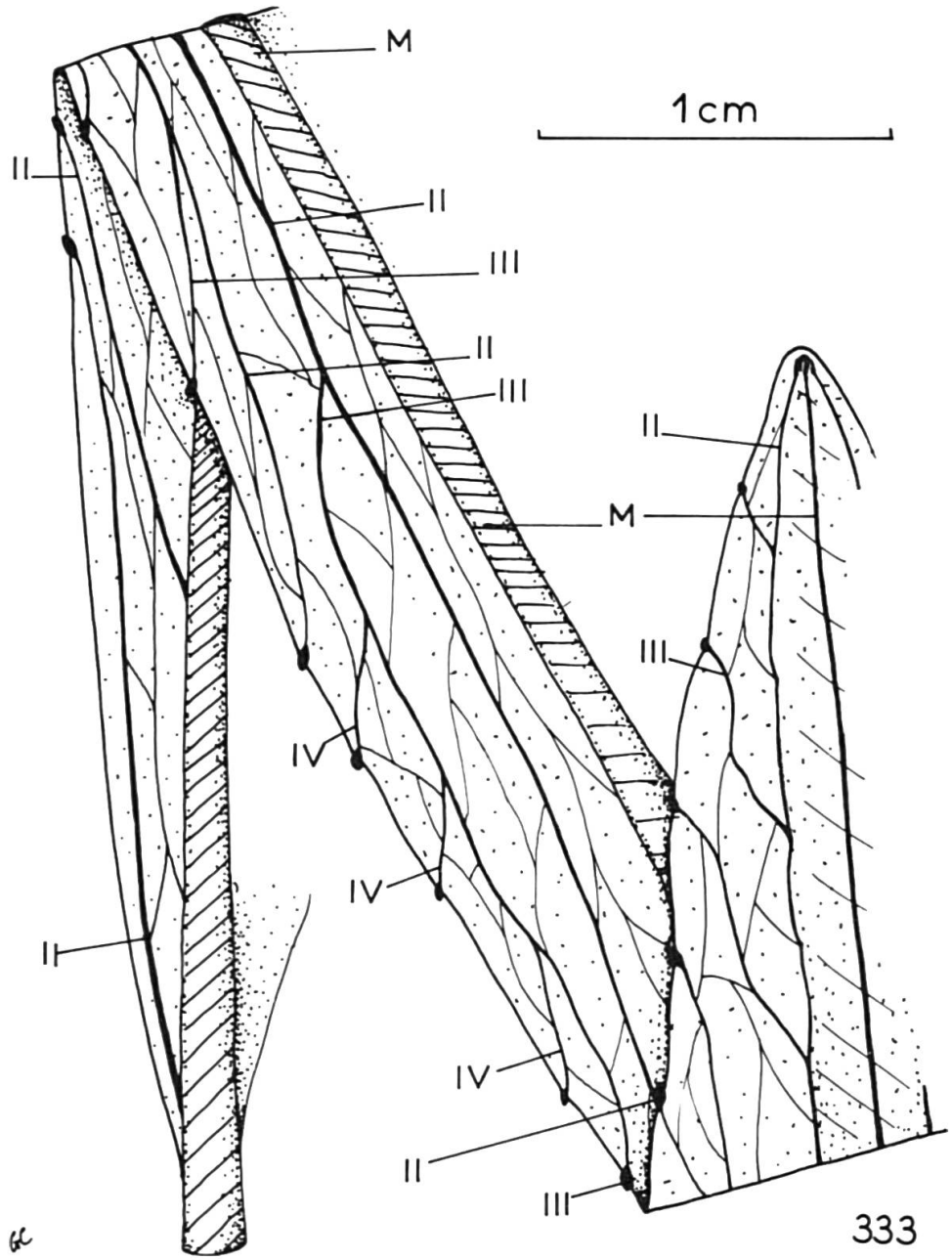
Bolus, *L. Pluckenetiana* E. Mey., etc.), d'autres des feuilles "articulated near the middle, and without stipules" (Adamson et Salter 1950). Il s'agit de stipules adnées au pétiole d'une feuille unifoliolée, réalisant un organe identique d'aspect au limbe véritable qui le surmonte.

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

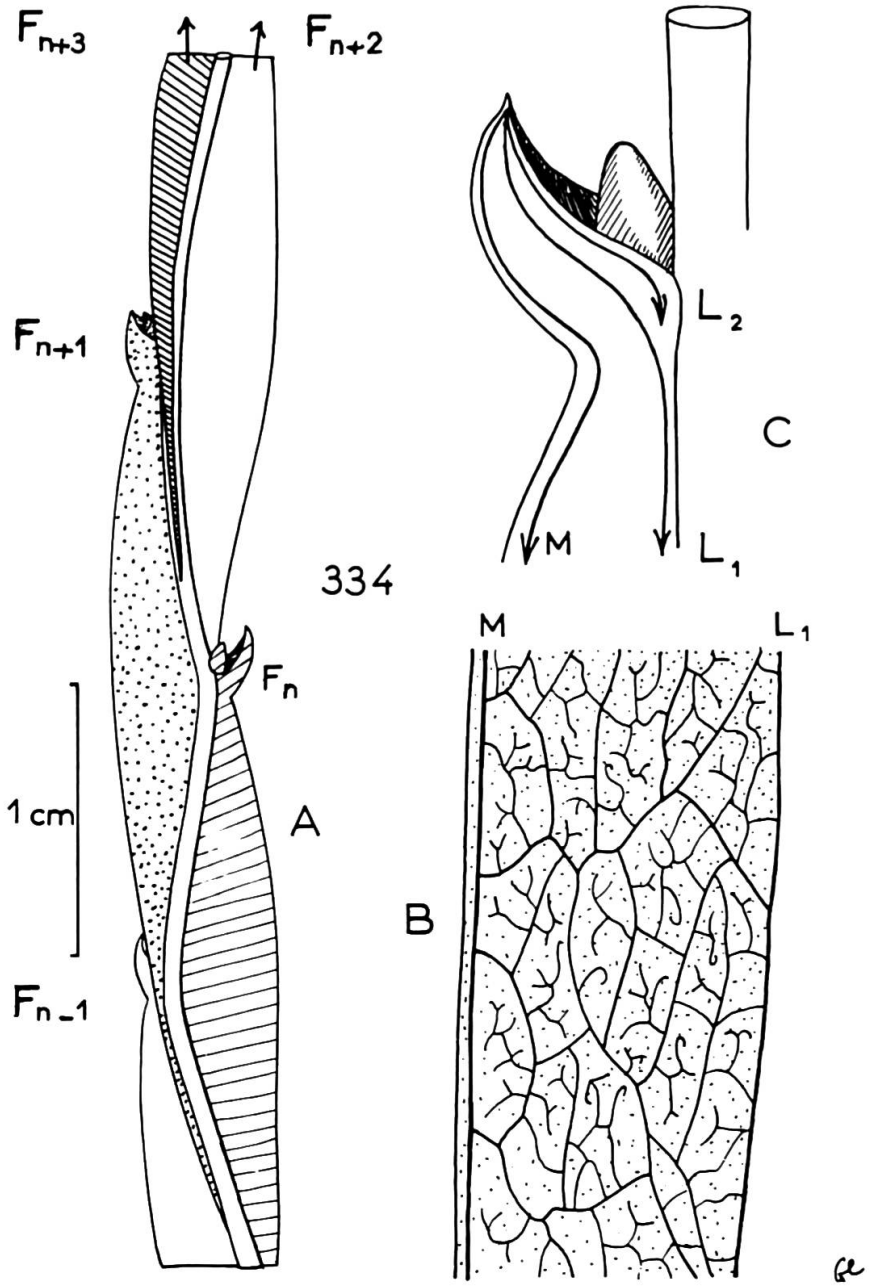
L'alation n'affecte pas seulement le rachis et le pétiole, c'est-à-dire la région médiane de l'épipodium et le mésopodium; on peut la rencontrer dans les hypopodiums. Elle est répandue dans les Légumineuses des genres *Brachysema, Jacksonia, Sphaerolobium, Daviesia, Bossiaea, Templetonia, Crotalaria,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



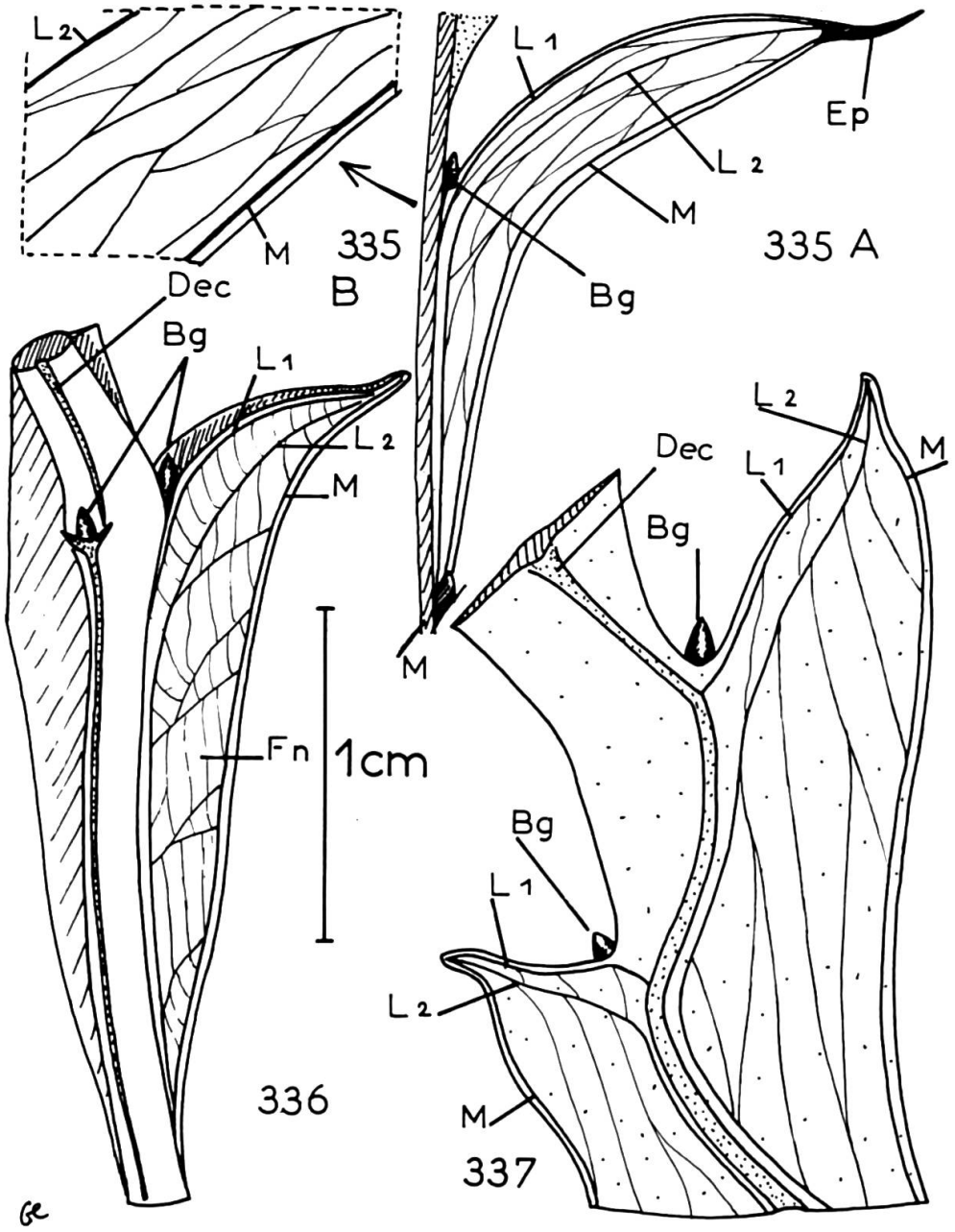
332, pétiole ailé du *Zanthoxylum alatum* Roxb.
L'ordre des nervures est indiqué par les chiffres romains.



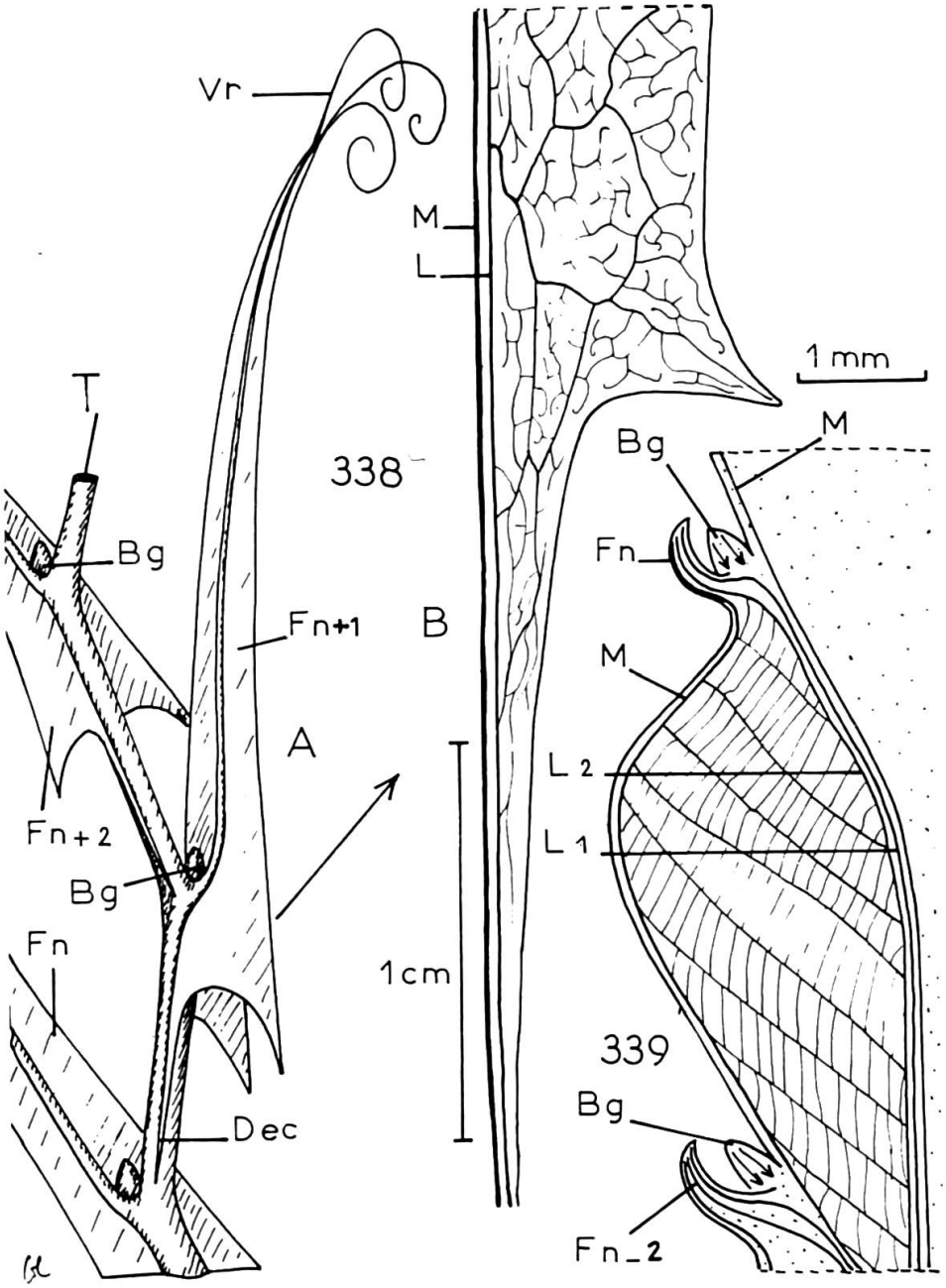
333, feuille de *Ranunculus Lingua* L.
On remarque que les nervures se terminent, comme dans plupart des renoncules terrestres, en hydathodes. Les chiffres romains indiquent l'ordre des nervures.



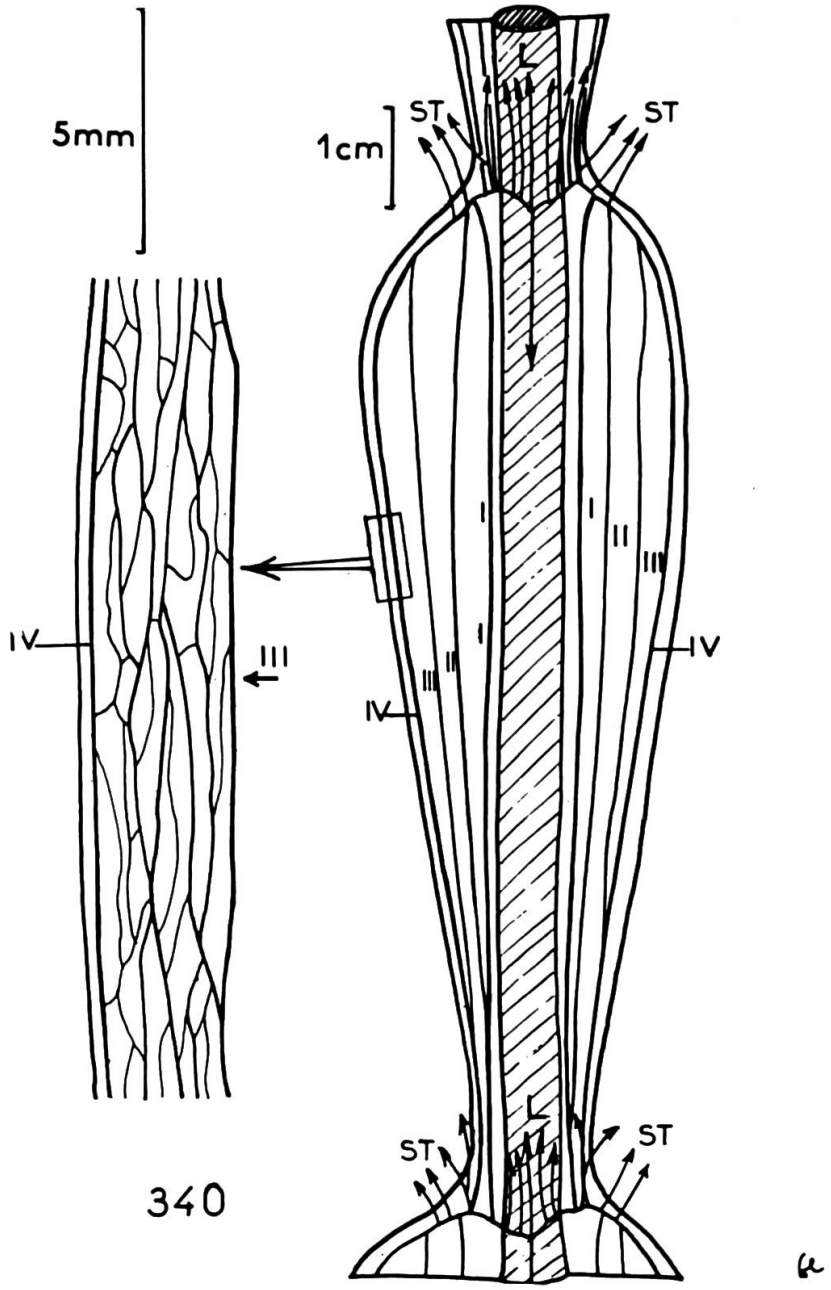
334, *Daviesia alata* Sm.
A, fragment de tige montrant la disposition hélicoïdale des feuilles et leurs décurrences; B, détail de la nervation d'une de ces décurrences; C, course des faisceaux dans une feuille; L_1 et L_2, nervures latérales; M, nervure médiane.



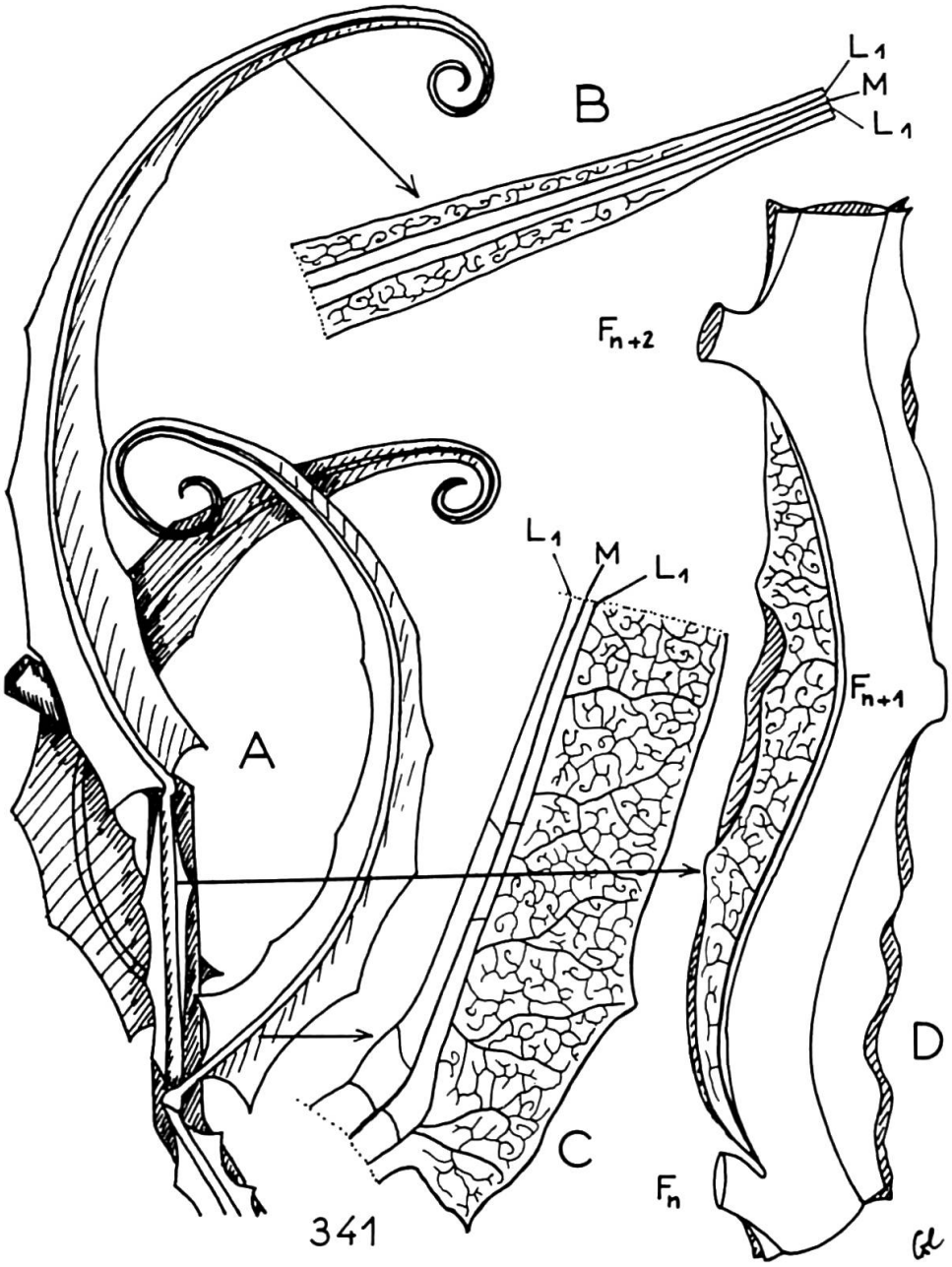
Feuilles décurrentes de quelques *Daviesia*
335, *Daviesia pectinata* Lindl.; 336, *D. trigonophylla* Meissn.; 337, *D. epiphylla* Meissn. Bg, bourgeons; Dec, décurrence; Ep, épipodium; F, feuille; L_1 et L_2, nervures latérales; M, nervure médiane; Vr, vrille.



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



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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

---

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

Un trait important, commun à l'alation et à l'hyperfoliarisation est leur caractère basipète. Nous l'avons déjà montré pour l'hyperfoliarisation; il est très net pour l'alation: les décurrences en résultant sont toujours atténuées vers le bas[1]. Royer (1881) l'avait fort exactement noté pour le *Genista sagittalis* L. (= *Genistella sagittalis* (L.) Koch): "la largeur des ailes diminue du sommet à la base des tiges ou rameaux, dont la partie inférieure n'est plus qu'anguleuse". Ces ailes montrent un niveau d'alation maximale, comparable au niveau d'hyperfoliarisation maximale. L'alation, comme l'hyperfoliarisation, entraîne l'apparition d'une "minor venation", dont on trouve divers aspects, les mêmes dans les deux phénomènes. Enfin, comme l'hyperfoliarisation, l'alation peut se manifester seulement après le stade juvénile (voir Velenovský 1913: fig. 27).

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

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

2.2.3. *Remarques sur la défoliarisation*

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

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

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

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

---

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

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

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

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

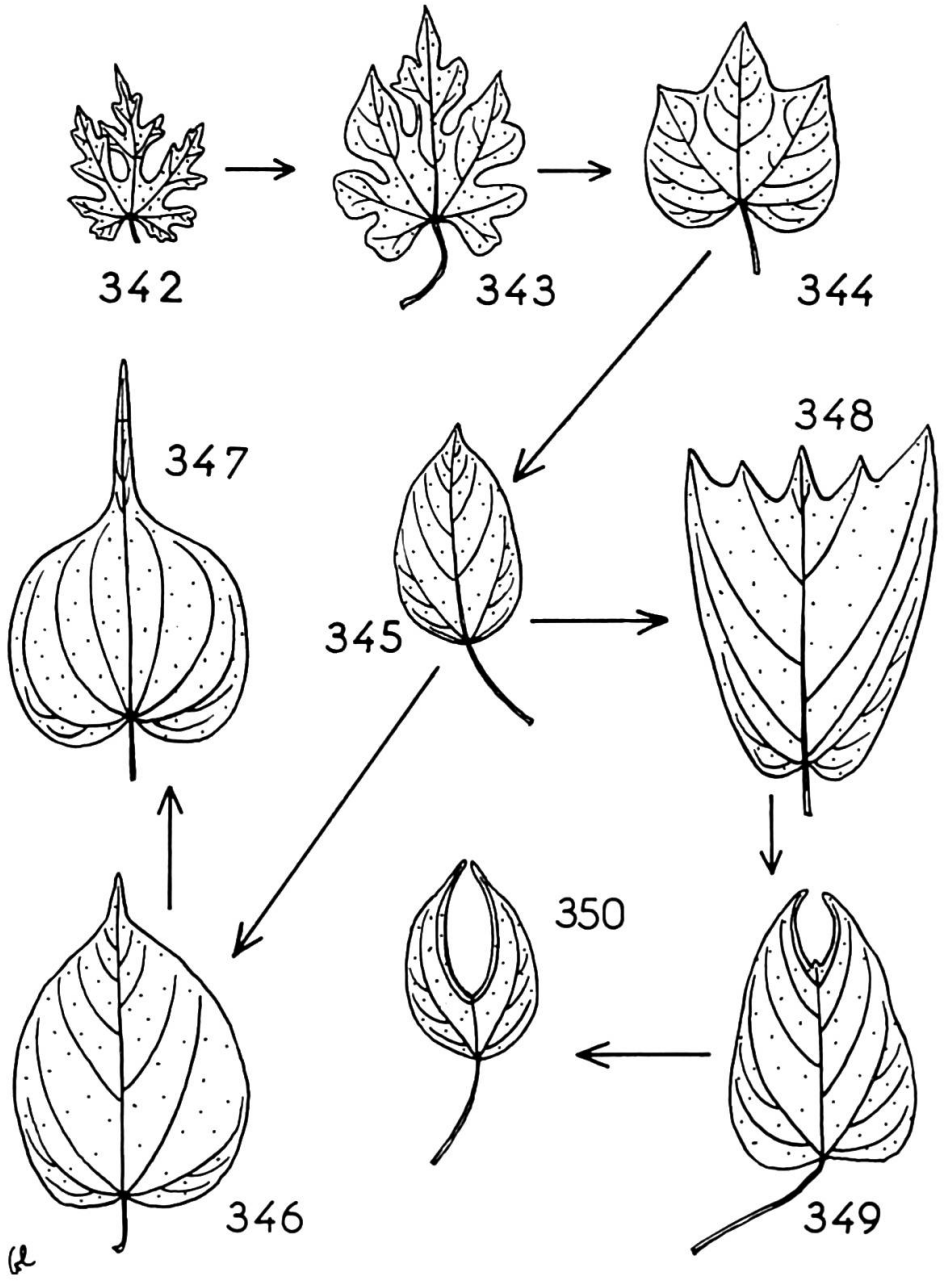
Le "splitting" qui conduit du type A au type C par réduction extrême d'un territoire peut affecter l'ensemble distal de métamères ou la partie distale de cet ensemble. Dans le premier de ces cas, la feuille "pseudo-composée" qui en résulte, homologue de celle des *Passiflora* du type de fig. 100, a deux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

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

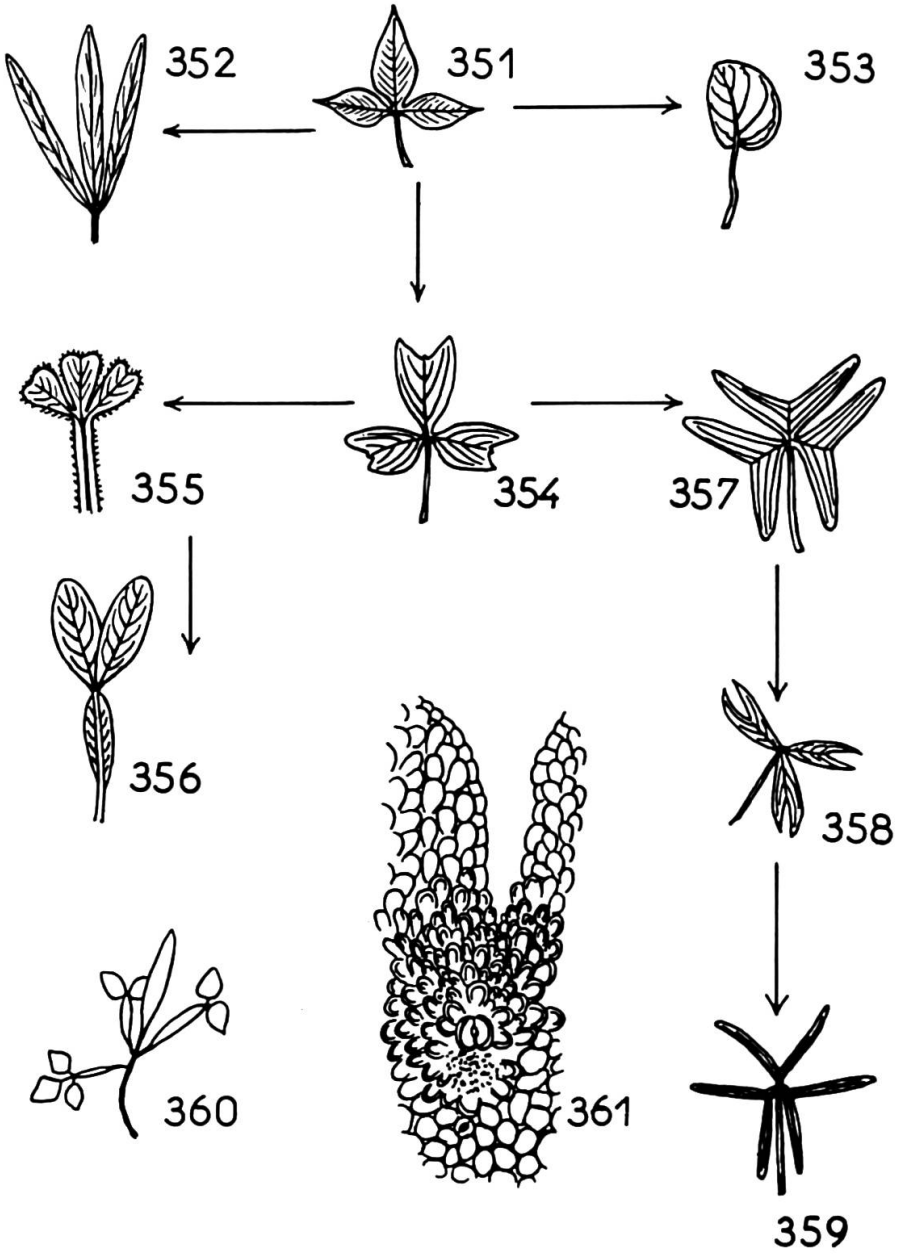
Un autre type de défoliarisation distale nous est fourni par deux *Bauhinia, B. holophylla* Steud. et *B. caudigera* Blake. Leurs feuilles possèdent un long acumen, innervé par la nervure médiane et des nervures d'ordre 2, homologue du "lobe" médian de la feuille ancestrale. Les *Gigasiphon* nous montrent,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

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

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



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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

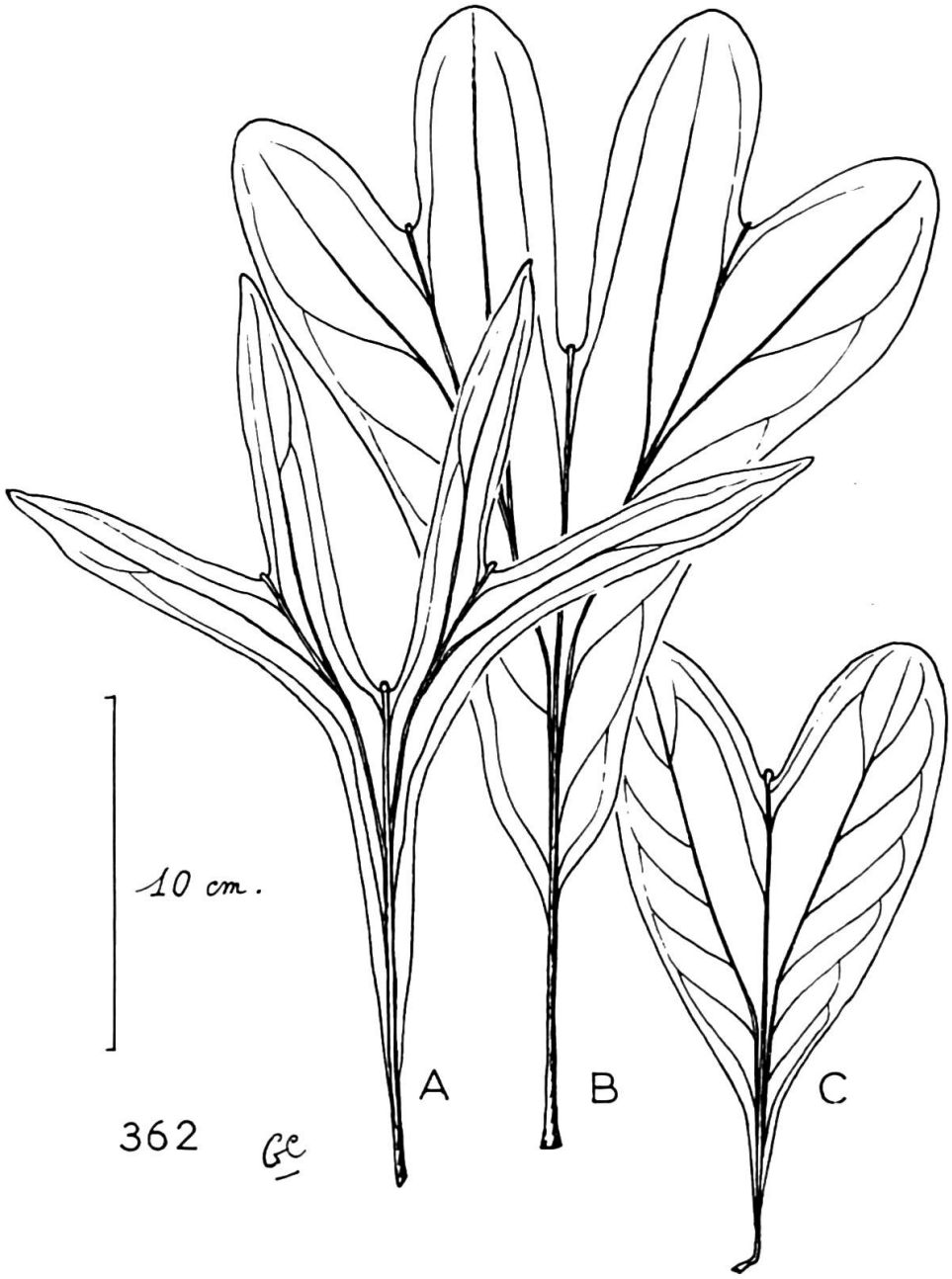
A côté de ce mode, des Bauhiniées, les *Byttneria,* les *Oxalis,* etc. montrent une défoliarisation réduisant à un appendice effilé une région distale du limbe (également à valeur morphologique variable). Cette "angustation"[1] est le seul mode de défoliarisation distale à se manifester dans les *Mutisia,*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

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

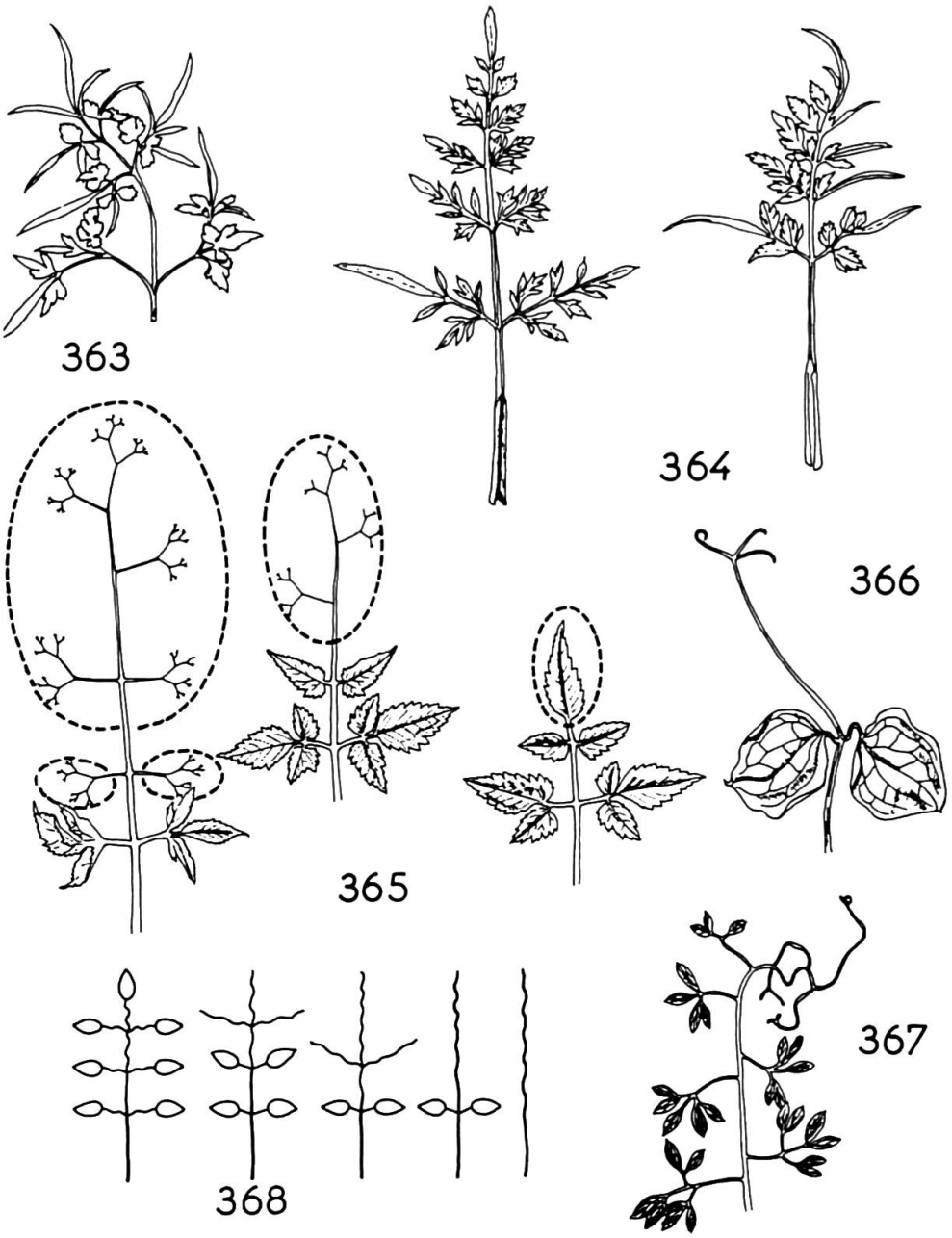
Cette défoliarisation apicale a été considérée par Arber (1950) comme "a process of inhibition of the primary apical region of the phyllome", ce qui nous semble parfaitement exact, littéralement au moins, car elle entend par là une "subor-

---

[1] Du latin angustus = étroit, effilé.



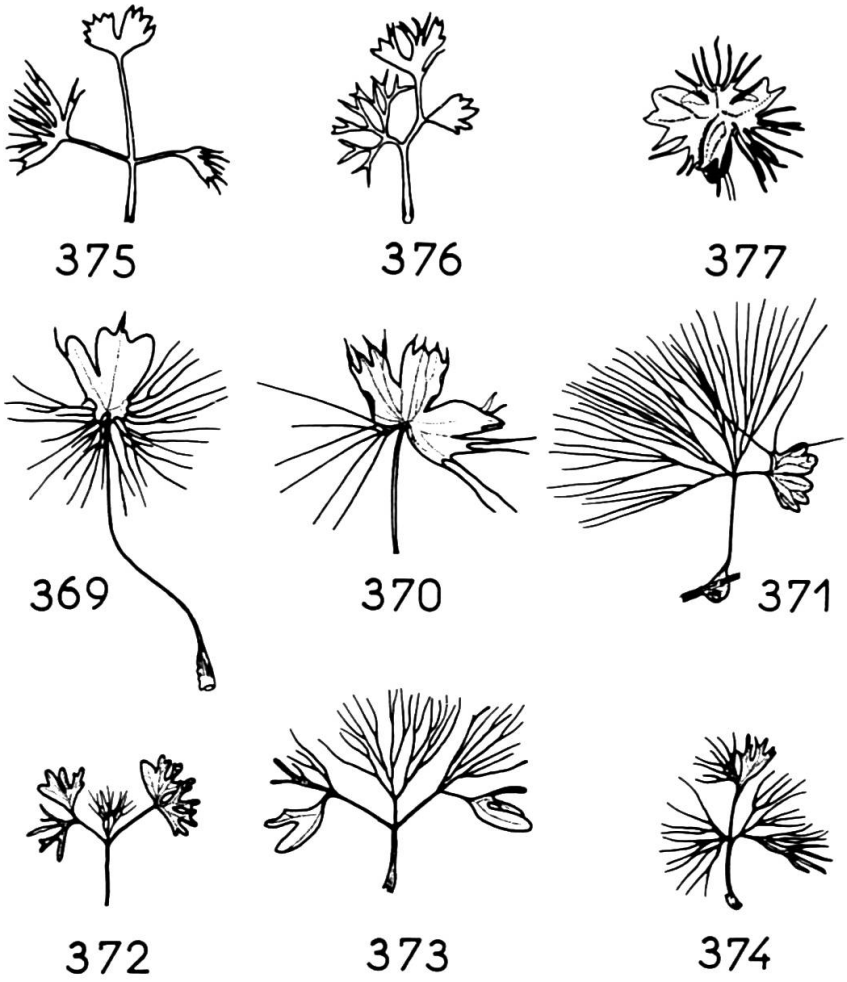
362, feuilles du *Dilobeia Thouarsii* Roem. et Schult.



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

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

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



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

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

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

2.2.4. *Conclusions*

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

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

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

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

---

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

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

2.3. Une voie évolutive de la feuille des Dicotylédones

A la fin du chapitre 2.1. nous avons été amené à conclure que la "feuille morphologiquement primitive" des Angiospermes est très vraisemblablement un système trichotome, en tout cas un système monopodial, muni de feuillettes, qui subit une pseudo-dichotomisation morphologiquement secondaire. Une telle conception paraît différer notablement de la "Telom-Theorie", ou de la notion de mériphyte de Lignier (1911b), qui propose un ensemble d'axes dichotomes nus comme élément primordial de la feuille. Les arguments morphologiques de la théorie des télomes ont déjà été examinés, il nous reste à étudier ses arguments paléobotaniques[1].

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

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

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

---

[1] Nous ferons une comparaison avec les théories "phyllorhiziennes" au paragraphe 2.3.2.

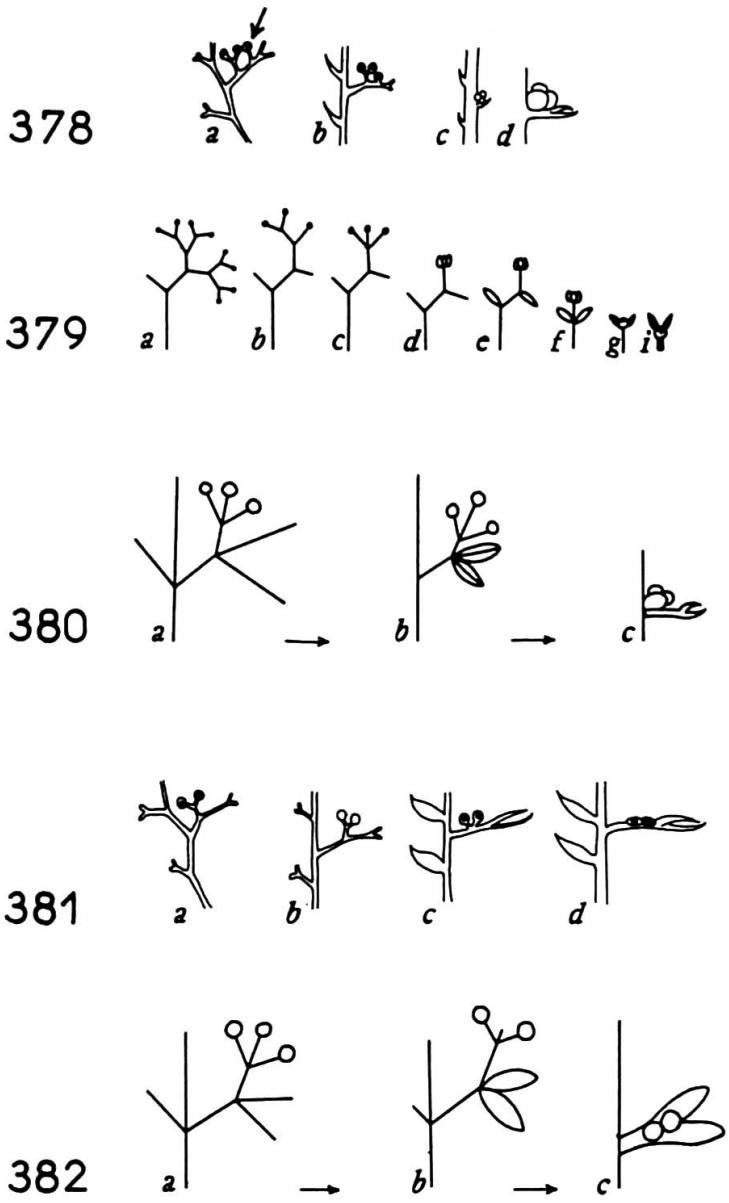
à ce niveau. Le *Zosterophyllum rhenanum* Kräusel et Weyl. a des ramifications en fourche ou en H selon un type particulier. Leur vascularisation, telle qu'elle est figurée par Walton (1964), est trichotome. Le *Yarravia oblonga* Lang et Cookson, dont on ignore la partie végétative, comme les autres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

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

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

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

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



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

En ce qui concerne le mode de ramification, nous voyons que les flores dévoniennes ne s'opposent pas à ce qu'il soit trichotome, ou monopodial, pas plus qu'à ce qu'il soit dichotome. Qu'en est-il de l'autre argument de Zimmermann, la structure sporangifère des Psilotales[1].

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

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

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

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

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

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

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

---

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.3.2. *L'évolution des prométamères*

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

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

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

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

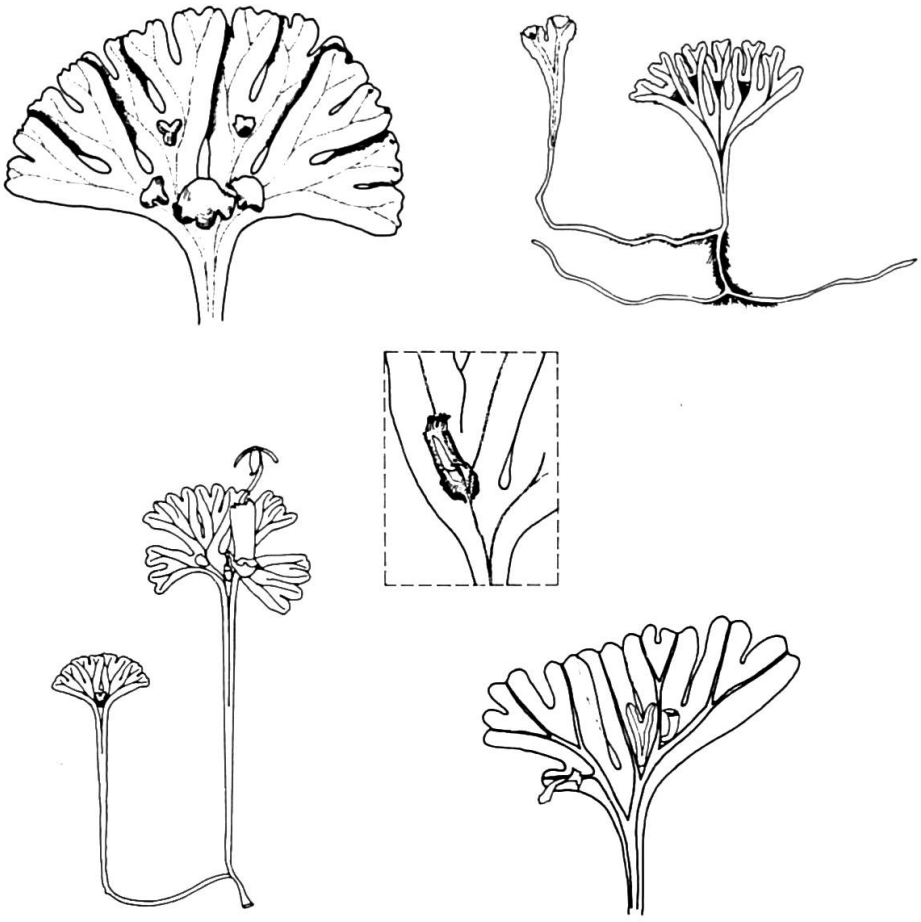
La dichotomisation, elle aussi, est basipète dans les Podostemacées. Dans les Rhyniales on constate que ce sont essentiellement les rameaux terminaux qui ont cet aspect dichotome, les régions basales l'ayant beaucoup moins (*Rhynia, Taeniocrada, Zosterophyllum,* etc.) tout comme dans les Psilophytales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

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

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

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

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



383

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

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

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

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

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

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

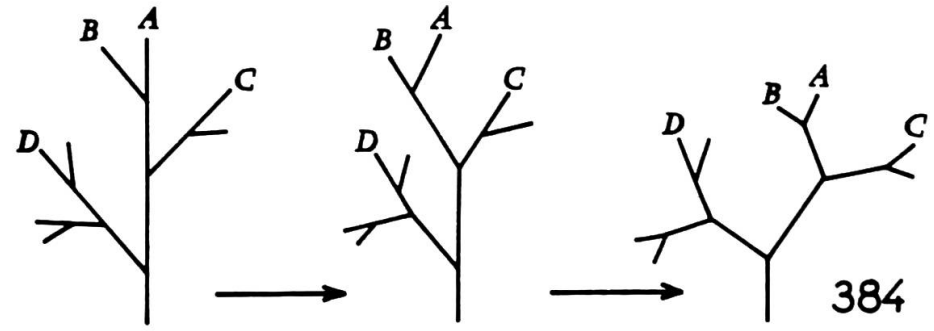
La pseudo-dichotomisation amène à un aspect ressemblant superficiellement à celui provoqué par la fission. Ces phénomènes n'ont cependant rien de comparable. Dans la fission, la branche médiane d'un système monopodial devient minime et finit par disparaître, alors que dans la pseudo-dichotomisation elle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

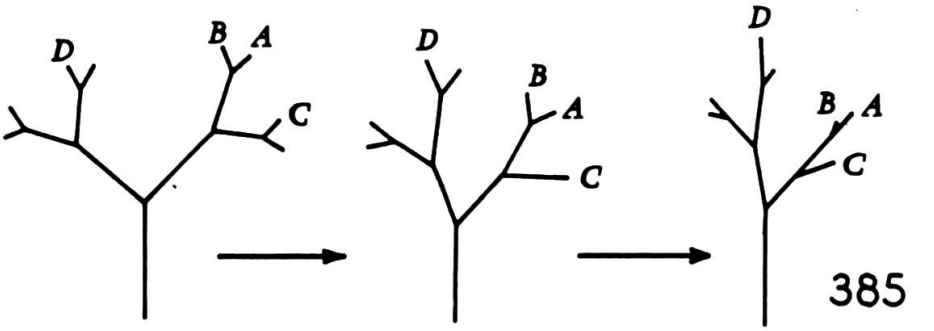
L'extension du mésopodium en forme de mésolimbe, tout comme le développement hypopodial de certains *Alchemilla, Anthyllis, Trifolium,* etc., entre dans le cas de l'alation. C'est un phénomène, lui aussi, basipète, y compris dans la formation de sa "minor venation". Il en est de même de l'angustation.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

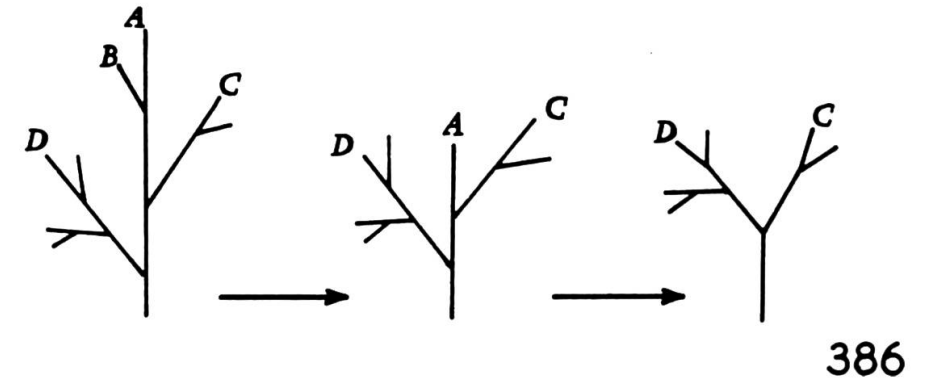
Dès maintenant, outre la diversité des mécanismes pouvant intervenir dans la confection de la feuille "simple", en réalité à valeur morphologique extrêmement variable, retenons le caractère basipète que revêtent, du point de vue morphologique, ces mécanismes.

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

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







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

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

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

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

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

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

2.4. D'autres voies évolutives possibles

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

2.4.1. *La feuille "par condensation"*

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

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

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

Deux observations sont à faire:

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

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

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

2.4.2. *La feuille sans "minor venation"*

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

L'absence d'une "minor venation" – les anastomoses que l'on y rencontre sont extrêmement rares et semblent être des "progressive vein-unions, from the ancient patterns of dichotomous venation" – est plus troublante. Nous devons admettre que l'hyperfoliarisation de ces feuilles s'est faite sans apparition d'une minor venation (comme dans les fougères[1] et les Ginkyoales), ce qui est insolite parmi les angiospermes.

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

2.4.3. *La feuille issue d'énations*

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

---

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

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

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

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

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

2.4.4. *Conclusions*

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

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