

# CONTRIBUTION DE LA MORPHOLOGIE FOLIAIRE A LA PHYLOGÉNIE DES ANGIOSPERMES

par Jean-A. MOUTON  
Maître de recherche à l'O.R.S.T.O.M.

## RÉSUMÉ

L'auteur rappelle brièvement les différents types morphologiques foliaires en rapport avec la nervation. Ces types sont ordonnés en séries phylogénétiques. Les plus élémentaires existent au primaire et les plus évolués dans les flores actuelles ou fossiles du tertiaire. Un arbre phylétique indique pour les différentes familles actuelles de plantes ligneuses tant tempérées que tropicales, les différentes séries évolutives.

## SUMMARY

*Contribution of leaf morphology to angiosperm phylogeny*

Author remembers the definition of phylogeny and observes the present variation from paleontology to systematics (Colles, 1967). The variation of venation of lamina is actually the same as in the paleozoic ages (Maithy, Foster). Plate 1 gives the relationship of different venations of angiosperm mono- and dicotyledons. Plate 2 gives the relationship of compound leaves in the families of large range: *Aceraceae*, *Bignoniaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Euphorbiaceae*, *Rutaceae*,... The table is the summing up of the venation- and leaf-patterns of woody species of 82 families.

## Introduction

Gatin (1924) définit la phylogenèse comme étant « l'histoire du développement de tout un groupe dans la suite des âges » (p. 605). Pour Dittmer (1964), le facteur paléontologique paraît s'estomper : « ensemble des relations que les organismes ont entre eux, d'après leur morphologie et leur évolution » (p. 2). Il découle de ces définitions que les plantes fossiles forment l'élément essentiel de la phylogenèse. Malheureusement, la flore fossile est en cours d'étude et quelques déterminations paraissent sujettes à caution, si bien que la phylogenèse,

de nos jours, s'appuie davantage sur des considérations morphologiques ou génétiques que sur des arguments paléontologiques. Cette orientation est accentuée par les recherches en vue d'une « classification phylogénétique », et vivement critiquée par Colles (1967) à propos d'ouvrages récents. Dans ces études, le phyllome a plutôt été négligé, chez les Angiospermes alors qu'il est considéré comme prépondérant chez les Ptéridophytes.

Zimmermann, à la suite de *Phylogenie der Pflanzen* (1959), résume les grandes lignes évolutives du phyllome (1965) en quatre points :

prédominance apicale,  
aplatissement de l'axe,  
réduction du limbe,  
courbure.

Ces notions déduites principalement de l'étude des fossiles concordent avec la théorie de Corner (1953-1954), basée uniquement sur les phanérogames tropicales. Pour cet auteur, les phénomènes végétatifs équilibrent ceux de la reproduction sexuée et les plantes ligneuses seraient antérieures aux plantes herbacées. Nous avons étudié, dans ce cadre limité, les divers types morphologiques foliaires et les différentes nervations existant dans les familles de phanérogames ligneuses tant tempérées que tropicales.

### Types de nervation

Nous établissons (planche I) les différents types de nervation foliaire et leur filiation. Maithy et Maheswari (1964-1965) ont montré chez les Glossoptéridales du permo-carbonifère un épanouissement des nervures, suivi de dichotomie (D) et d'individualisation de la nervure médiane, puis les nervures elles-mêmes s'anastomosent et un réticulum s'établit (T). Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux de Foster (1968) sur les feuilles en rosette de *Circaea*. Les types P2-P3 ont été mis en évidence par Tomlinson chez les Palmiers (1961); la filiation campylodrome-acrodrome (M-R) est évidente chez les *Plantaginaceae*. Gallet (1956) a montré la filiation des divers types palmés chez les Ampélidacées et nous-même (Mouton, 1963-1967) les inter-relations entre les nervations ouvertes (C) et fermées (B), et le type réticulé (T) peu individualisé que l'on trouve chez les Ebénacées (genre *Maba*). L'ensemble de la nervation suit les règles déjà reconnues par Zimmermann pour les axes et les éléments sexuels :

épanouissement à partir de l'axe médian	: $\varepsilon$
anastomose des nervures	: $\alpha$
prédominance de la zone médiane	: $\mu$
ou basale	: $\beta$

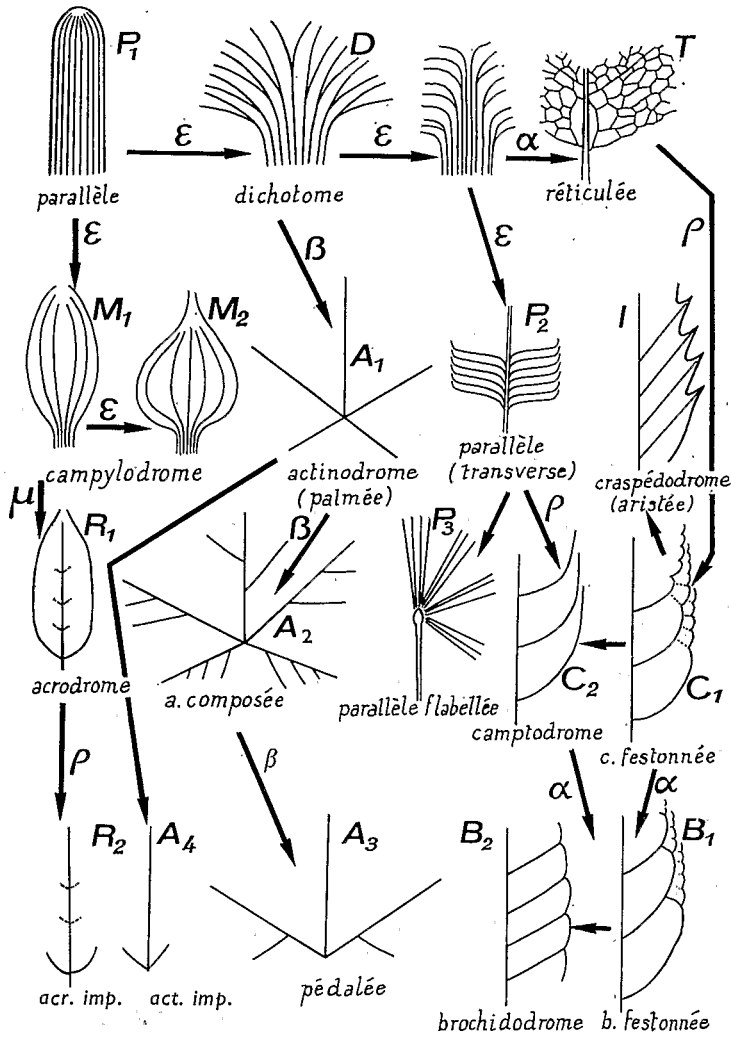


PLANCHE I  
Types de nervations (épanouissement de l'axe en limbe).

Les différents types morphologiques sont identifiés par une lettre majuscule et la filiation par une lettre grecque. Il faut toutefois souligner que certains types nervaires sont, essentiellement, des types de transition instables, telle la nervation réticulée (T), campylodrome (M) ou camptodrome festonnée (C1). Au point de vue évolutif, les flèches indiquent une évolution allant du paléozoïque au cénozoïque ; cependant, il nous paraît évident que l'on peut écrire ces flèches à double sens pour une période donnée comme le prouve la génétique, car ce

serait une erreur de croire que l'évolution ne peut jamais effectuer un retour en arrière si les solutions offertes aboutissent à la disparition de la flore :

Exemples :



### Types morphologiques foliaires (pl. II)

Nous avons établi les types morphologiques foliaires uniquement d'après la flore tropicale actuelle mais en nous inspirant des travaux effectués sur les Ptéridophytes fossiles (Zimmermann, 1965). Les principales filiations ont été mises en évidence dans certains genres ou familles. De plus, on a démontré que quelques types sont des caractères héréditaires, principalement dans les genres : *Gossypium*, *Phaseolus*, *Rosa*, *Vicia*.

Nous ne donnerons que deux exemples à l'échelon familial, les Rutacées et les Moracées :

#### Rutacées

- |                                  |                                  |
|----------------------------------|----------------------------------|
| A 3 : <i>Fagara atchoum</i>      | J 1 : <i>Fagara angolensis</i>   |
| I 1 : <i>Fagara macro-phylla</i> | J 2 : <i>Afraegle paniculata</i> |
| I 2 : <i>Teclea grandifolia</i>  | J 3 : <i>Citrus Bigaradia</i> .  |

#### Moracées

- |                                   |                                     |
|-----------------------------------|-------------------------------------|
| D 1 : <i>Musanga cecropioides</i> | D 3 : <i>Cecropia peltata</i>       |
| D 2 : <i>Myrianthus arboreus</i>  | D 4 : <i>Myrianthus libericus</i> . |

Certains stades foliaires rares sont représentés par les espèces ci-dessous :

- |                                     |                                  |
|-------------------------------------|----------------------------------|
| T : <i>Bussea occidentalis</i> ,    | P2 : <i>Hymenostegia Afzelii</i> |
| <i>Leea guineensis</i>              | P3 : <i>Cynometra ananta</i>     |
| B1 : <i>Erythrophleum ivorense</i>  | P4 : <i>Bauhinia spp.</i>        |
| B3 : <i>Cylicodiscus gabonensis</i> |                                  |
| B4 : <i>Newtonia duparquetiana</i>  |                                  |
| <i>Hematoxylon campechianum</i> .   |                                  |

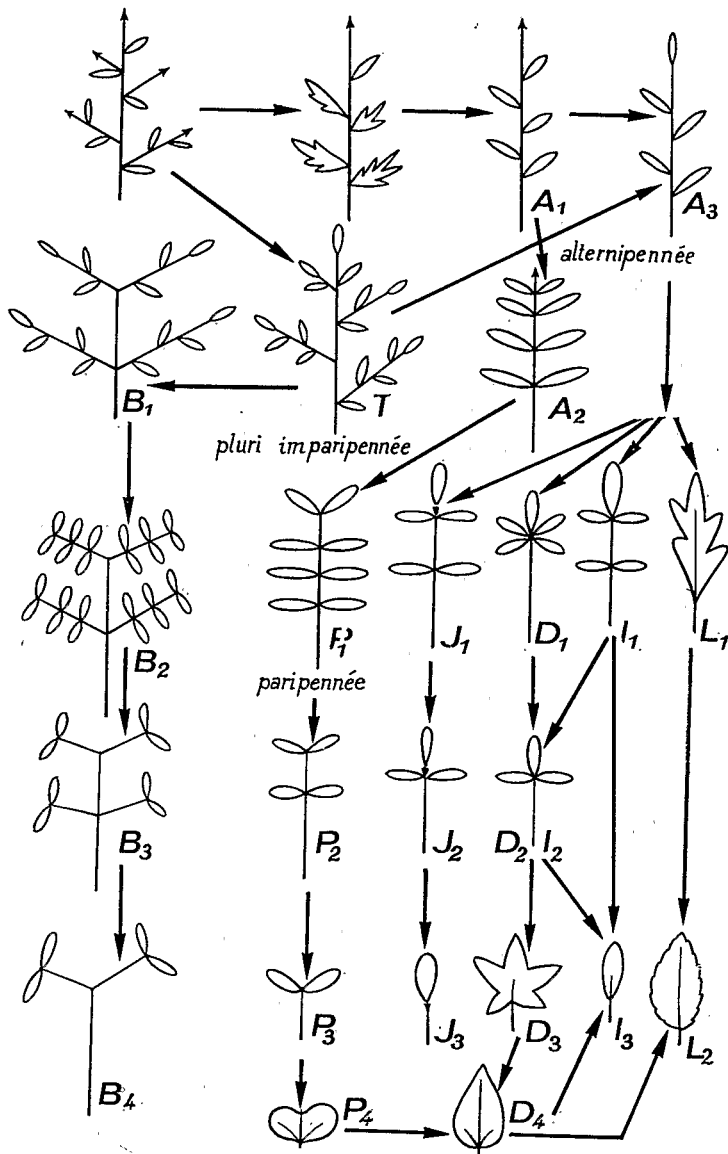


PLANCHE II  
 Feuilles composées (du rameau à la feuille simple).

Tableau récapitulatif par famille  
des types de nervation et des types morphologiques foliaires

ORDRE, FAMILLE	TYPES DE NERVATION			TYPES DE FEUILLE		
	PDMT	RA	BCI	TAB	PIJ	DL
<i>Magnoliales :</i>						
Magnoliaceae . . . . .			B1, C1		I3	
Annonaceae . . . . .			B1, B2, C1		I3	
Monimiaceae . . . . .			C1		I3	
Hernandiaceae . . . . .			C1			D1, D2, D3
Myristicaceae . . . . .			B2, C1, C2		I3	
Winteraceae . . . . .			C1		I3	
Eupteleaceae . . . . .			I		I3	
<i>Ranales :</i>						
Lardirzabalaceae. . . . .		R1	C1		I2	
<i>Cistales :</i>						
Flacourtiaceae . . . . .			B1, C1		I3	
Violaceae . . . . .			B1, C1		I3	
Cochlospermaceae . . . . .		A1				D3
Passifloraceae . . . . .			B1		I3	D3
Caricaceae . . . . .			B1			D3
<i>Salicales :</i>						
Salicaceae . . . . .		A4	C1		I3	D4
<i>Papaverales :</i>						
Capparidaceae. . . . .			B2		II, I3	
Moringaceae . . . . .			C1	T		
<i>Theales :</i>						
Dilleniaceae . . . . .			B1, B2, C1, C2, I		I3	
Ochnaceae . . . . .			B2		I3	
Guttiferae. . . . .			B1, B2		I3	
Hypericaceae . . . . .			C2		I3	
Dipterocarpaceae . . . . .			B2		I3	
Marcgraviaceae . . . . .						
<i>Ebenales :</i>						
Ebenaceae . . . . .		T	B1, B2, C1, C2		I3	
Sapotaceae . . . . .			B1, B2, C1, C2		I3	
<i>Rosales :</i>						
Cunoniaceae . . . . .			B1		II, I2, I3	
Pittosporaceae . . . . .			C1		I3	
Rosaceae . . . . .			A1, A4 B1, B2, C1, C2, I		II, I3, J1	D1, D2, D3, L1, L2

ORDRE, FAMILLE	TYPES DE NERVATION			TYPES DE FEUILLE		
	PDMT	RA	BCI	TAB	PIJ	DL
<i>Légumineales :</i>						
Papilionaceae . . . . .			B1, C1, C2, I	A3	I1, I2, I3 J1, J2, J3	
Caesalpiniaceae . . . . .			B1, B2	T, A3 B1, B3, B4 B2, B3, B4	J1, J3	D4
Mimosaceae . . . . .	M1		B1, B2		P1, P2, P3, P4	
<i>Hamamelidales :</i>						
Hamamelidaceae . . . . .			C1		I3	
Platanaceae . . . . .		A3,				D3
Buxaceae . . . . .		B1			I3	
<i>Myrtales :</i>						
Thymeleaceae . . . . .			B2, C2		I3	
Lecythidaceae . . . . .			B1, B2		I3	
Myrtaceae . . . . .			B2		I3	
Combretaceae . . . . .			B1, C1, C2		I3	
Rhizophoraceae . . . . .	R1		B2		I3	
Melastomaceae . . . . .	R1				I3	
<i>Proteales :</i>						
Proteaceae . . . . .	D/M		B1		I3	
<i>Santales :</i>						
Olacaceae . . . . .			B1, B2, C1		I3	
<i>Urticales :</i>						
Ulmaceae . . . . .		R1, R2	B1, B2, I		I3	
Moraceae . . . . .			A4 B1, B2		I3	D1, D3, D4, L1
<i>Fagales :</i>						
Fagaceae . . . . .		A2	B1, B2, C1, C2, I		I3	
Betulaceae . . . . .			C1		I3	
<i>Malvales :</i>						
Sterculiaceae . . . . .		A1, A4	B1, B2, C1, C2			J3 D1, D3, D4
Tiliaceae . . . . .		A1, A4	B1, C1	I		D3, D4
Bombacaceae . . . . .			B1, B2, C1			J3 D1
Malvaceae . . . . .		A1, A2	B1, C1	I	I3	D3
A4						
<i>Euphorbiales :</i>						
Euphorbiaceae . . . . .		A1, A2	B1, B2, C1, C2	A3	I3	D1, D2, D3, D4
A4						
<i>Rutales :</i>						
Anacardiaceae . . . . .			B1, B2, C1, C2	A3	I1, I2, I3, J1	
Burseraceae . . . . .			B1, B2, C1, C2	A2	J1	
Rutaceae . . . . .			B1, B2	A3	I1, I2, J1, J2, J3	
Simaroubaceae . . . . .			B1, B2		P2 I1	
Meliaceae . . . . .			B1, B2, C1, C2	A3	P1, I1, I3	

ORDRE, FAMILLE	TYPES DE NERVATION			TYPES DE FEUILLE		
	PDMT	RA	BCI	TAB	PIJ	DL
<i>Sapindales</i> . . . . .						
Sapindaceae . . . . .			B1, B2, C1, C2	A1, A2, A3	P1, P2, P3, I2, I3	
Staphyleaceae . . . . .			C1		II	
Aceraceae . . . . .		A1, A2, A4	C1, I	A3		D3, D4, L1
Hippocastanaceae . . . . .			C1, I			D1
Melianthaceae . . . . .			C1		II	
<i>Juglandales</i> :						
Juglandaceae . . . . .			B1	A3	J1	
<i>Celastrales</i> :						
Aquifoliaceae . . . . .			B1, B2			I3
Celastraceae . . . . .			B1, B2,			I3
Hippocrateaceae . . . . .			B1, C1, C2			I3
Icacinaceae . . . . .			B1			I3
Rhamnaceae . . . . .		R1	B1, C1, C2			I3
Ampelidaceae . . . . .		A1, A2, B1 A4		T		D1, D2, D3, D4
<i>Primulales</i> :						
Myrsinaceae . . . . .			B2, C1			I3
Theophrastaceae . . . . .			C1			I3
<i>Geraniales</i> :						
Linaceae . . . . .			C1			I3
Erythroxylaceae . . . . .	T		B1			I3
Zygophyllaceae . . . . .			B1			P3
Oxalidaceae . . . . .			C1, C2	P1, J1		D2
<i>Loganiales</i> :						
Oleaceae . . . . .			B1, B2, C1	II,	I3, J1	
Loganiaceae . . . . .		R1, R2	C2			D4
Apocynaceae . . . . .			B1, B2			I3
Asclepiadaceae . . . . .			B2, C1			I3
<i>Polemoniales</i> :						
Bignoniaceae . . . . .			A4 B1, B2	T	II, J1, J2, J3	D4
<i>Borraginales</i> :						
Verbenaceae . . . . .		A1, A4	B2, C1			I3 D1, D4
<i>Umbellales</i> :						
Cornaceae . . . . .			C2			I3
Araliaceae . . . . .		A1	B1, C1	T	J1	D1, D3, L1
<i>Rubiales</i> :						
Rubiaceae . . . . .			B1, B2, C1, C2			I3



### Inventaires des types foliaires et nervaires des familles de phanérogames ligneuses

Cet inventaire n'a pas la prétention d'être complet ; il récapitule les observations faites sur les plantes ligneuses d'Afrique occidentale et d'Europe, et d'après une abondante bibliographie du monde tropical. A ce titre, c'est une source abondante d'information puisque tous les types sont récapitulés en un seul tableau, par ordre d'information suffisante ou à cause de leur volume réduit, ce qui restreint beaucoup leur intérêt au point de vue phylogénétique. Le critère ligneux n'est cependant pas une notion absolue et indiscutable, mais il est d'une valeur incontestable dans les problèmes d'évolution et c'est pour cette raison que nous l'avons retenu.

En conclusion :

— Il n'y a pas de limite nette entre « ordres » ligneux et herbacés, quoique certains ordres soient presque entièrement ligneux (Celastrales, Ebenales, Malvales, Sapindales) et d'autres presque exclusivement herbacés.

— Très souvent dans un ordre donné, existe une famille à prépondérance ligneuse à laquelle on serait tenté d'attribuer l'origine de l'ordre.

#### Lettres-codes employées dans les planches et le tableau :

<i>Types de nervation</i>		<i>Types de feuille</i>	
Parallèle	P	Pluri-imparipennée	T
Dichotome	D	Alterni-pennée	A
Réticulée	T	Bipennée	B
Campylodrome	M	Impari-pennée palmée	I
Acrodrome	R	pennée	J
Actinodrome	A	Paripennée	P
Pédalée	A3	Digitée	D1
Camptodrome	C	Palmatilobée	D3
Brochidodrome	B	Pennatilobée	L1
Craspéodrome	I		

### Conclusion

De ce travail, on peut tirer quatre conclusions :

1° Les planches des *types nervaires et foliaires* expriment des schémas de principe, valables pour toutes les phanérogames. Leur mérite est de récapituler en un tout les divers rameaux identifiés dans certaines familles. Nous ne pensons pas utile de tirer des conclusions uniquement d'après les types foliaires ou nervaires car la pilosité, les dimensions du limbe, les glandes et la chimiotaxonomie sont des données dont il faut aussi tenir compte. Ainsi, une théorie phylo-

génétique doit faire intervenir les conclusions tirées non seulement de la fleur et de l'inflorescence mais encore de la palynologie, de la xylogologie et du phyllome, ce dernier étant le moins bien connu dans son ensemble.

2° Le *tableau récapitulatif* montre des familles nettement individualisées telles que les Cornacées et les Apocynacées, et d'autres ayant de nombreux types foliaires ou nervaires. Ces familles présentent alors entre elles des convergences et même un certain parallélisme morphologique. Citons quelques familles à évolution parallèle :

à feuilles pennées : Bignoniacées - Caesalpiniacées - Euphorbiacées - Mimosacées - Moracées - Rutacées - Sapindacées - Simaroubacées.

à feuilles palmées : Ampélidacées - Acéracées - Malvacées - Sterculiacées - Euphorbiacées - Tiliacées.

Ce parallélisme devrait être mis en évidence dans les cladogrammes (Soo, 1967) ; de plus, il est possible de l'utiliser lors de l'identification des feuilles fossiles, et il faut prendre garde de ne pas le négliger en tant que risque d'erreur.

3° Les progrès accomplis en géologie ces dernières années sur la dérive continentale, les paléoclimats et les domaines occupés par les plantes fossiles montrent :

— que la surface foliaire a décliné au cours des temps géologiques ainsi que la température ;

— d'autre part, que les feuilles de grande surface (+ 1 600 cm<sup>2</sup>) sont toutes des espèces de sous-bois (*Strelitzia*, *Musa*). Ceci explique, en lieu venté, l'importance du nombre de folioles et leur facilité de repli lors des tornades tropicales et dans la zone des alizés. Ce phénomène déjà mis en évidence sur les fougères a été récemment mis en valeur par Corner sur les phanérogames.

4° Enfin, nous pensons que la nervation camptodrome (C2), relativement peu différenciée, représente un moyen terme d'écologie souple qui tend vers une nervation fermée B2 en pays chaud, ou ouverte (craspédodrome : I) en milieu humide.

## BIBLIOGRAPHIE

- COLLES (D.H.). — *The phylogenetic fallacy*, dans *Systematic zoology*, t. 16, 1967, 4, p. 289-295.
- CORNER (E.J.H.). — *The Durian theory extended*, dans *Phytomorphology*, t. 3, 1953, p. 465-476, t. 4, 1954, p. 152-165 et 263-274.
- CORNER (E.J.H.). — *La théorie du Durian ou l'origine de l'arbre moderne* (trad. N. et F. Halle), dans *Adansonia*, t. 3, 1963, p. 422-445, et t. 4, 1964, p. 156-184.

- DITTMER (H.J.). — *Phylogeny and form in the plant kingdom*. Toronto-New York, D. van Nostrand Co., 1964, 13 + 642 p., 274 fig., 127 pl.
- FOSTER (A.S.). — *The phylogenetic significance of dichotomous venation in Angiosperms*, dans *Recent advances in botany*, 1961, p. 971-975.
- FOSTER (A.S.). — *Further morphological studies on anastomoses in the dichotomous venation in *Circeaster**, dans *Journal of the Arnold arboretum*, t. 49, 1968, p. 52-67, 2 tabl., 5 pl.
- GALLET (P.). — *Cépages et vignobles de France*. Montpellier, Dehan impr., 1956, 2 vol.
- GATIN (L.). — *Dictionnaire de botanique*. Paris, Lechevalier, 1924, 847 p., 700 fig.
- MAHABALE (T.S.). — *Evolutionary trends in the palmae with special reference to fossil palms*, dans *The Palaeobotanist*, t. 14, 1965, p. 214-222, 5 fig., 3 pl.
- MAHESHWARI (H.K.). — *Studies in the Glossopteris flora of India*, 22, dans *The Palaeobotanist*, t. 13, 1964, p. 129-143, 3 pl., 13 fig., 1 tabl.
- MAITHY (P.K.). — *Studies in the Glossopteris flora of India*, 17-32, dans *The Palaeobotanist*, t. 13, 1964, p. 42-44, 1 pl. et t. 14, 1965, p. 46-51.
- MOUTON (J.-A.). — *De la possibilité d'identifier les feuilles des espèces de phanérogames ligneuses de la Côte-d'Ivoire*. (Mémoire inédit, 1963, 357 p. dactylogr., 112 fig.)
- MOUTON (J.-A.). — *Architecture de la nervation foliaire*, dans *Comptes rendus du 92<sup>e</sup> Congrès national des sociétés savantes, Strasbourg et Colmar, 1967, Section des sciences*, t. 3, p. 165-176.
- SOO (R.). — *Die Modernen Systeme der Angiospermen*, dans *Acta botanica Academiae scientiarum Hungaricae*, t. 13, 1967, p. 201-233, 9 fig.
- TOMLINSON (P.B.). — *Anatomy of the Monocotyledons. 2: Palmae*. Oxford, Clarendon press, 1961, 453 p., 45 pl., fig., index.
- YAMAZAKI (T.). — *Phylogeny of the leaf in Dicotyledons* (en japonais), dans *The Botanical magazine* (Tokyo), t. 78, 1965, 926-927, p. 332-343, 18 fig.
- ZIMMERMANN (W.). — *Die Phylogenie der Pflanzen*. Stuttgart, G. Fischer, 1959, 777 p., 331 fig., 2 index.
- ZIMMERMANN (W.). — *On the palaeopteridophylls*, dans *The Palaeobotanist*, t. 14, 1965, p. 79-85, 4 fig., 2 tabl.

MINISTÈRE DE L'ÉDUCATION NATIONALE  
COMITÉ DES TRAVAUX HISTORIQUES ET SCIENTIFIQUES

**COMPTES RENDUS**  
**DU**  
**QUATRE-VINGT-TREIZIÈME CONGRÈS**  
**NATIONAL DES SOCIÉTÉS SAVANTES**

TOURS  
1968

**SECTION DES SCIENCES**

**TOME III**

***Biologie végétale***

(EXTRAIT)

Jean-A. Mouton

Contribution de la morphologie foliaire  
à la phylogénie des Angiospermes

PARIS  
BIBLIOTHÈQUE NATIONALE

1972

11 DEC. 1972

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n°

5844 Bp