

En jetant les yeux sur l'histoire postérieure du Danemark, on doit dire que, suivant toute probabilité, les chances furent perdues, tout comme cela avait eu lieu en 1536 et comme cela arriva plus tard, en 1660, ces chances d'une évolution qui durant les années relativement favorables auraient peut-être pu

## Disposition des feuilles de l'*Euphorbia buxifolia* Lam.

Par

Eug. Warming.

(Présenté dans la séance du 6 mars 1896.)

Les matériaux, conservés dans l'alcool, de la susdite espèce appartenant à la section *Anisophyllum*, matériaux qui ont servi de base aux recherches qu'on va lire, ont été recueillis soit par moi-même, soit par M. Børgesen à la Barbade, aux Antilles danoises et aux Bermudes.

Voici ce que la morphologie des pousses de l'*Euphorbia buxifolia* présente de particulier :

1° Les feuilles ont le pétiole court; elles sont opposées, mais non décussées, et ne sont disposées qu'en deux orthostiques (fig. 1, A, B, C). Comme les pousses ont ordinairement des entre-nœuds fort courts et que les feuilles sont compliquées, ces dernières deviennent plus ou moins imbriquées. Tous les auteurs qui décrivent cette espèce (voy. par exemple De Candolle, *Prodromus*, vol. 15, p. 15) disent que les feuilles sont opposées; mais on semble avoir négligé de voir qu'elles ne sont disposées qu'en deux orthostiques.

2° On voit de petites et minces stipules interpétiolaires (fig. 1, A, C, D, E, F).

3° Les limbes sont obliques, la base cordiforme descendant plus loin d'un côté que l'autre (fig 1, H). Il en est sans doute de même de toutes les Euphorbes de la sect. *Anisophyllum* (voy. par exemple fig. 1, I, K).

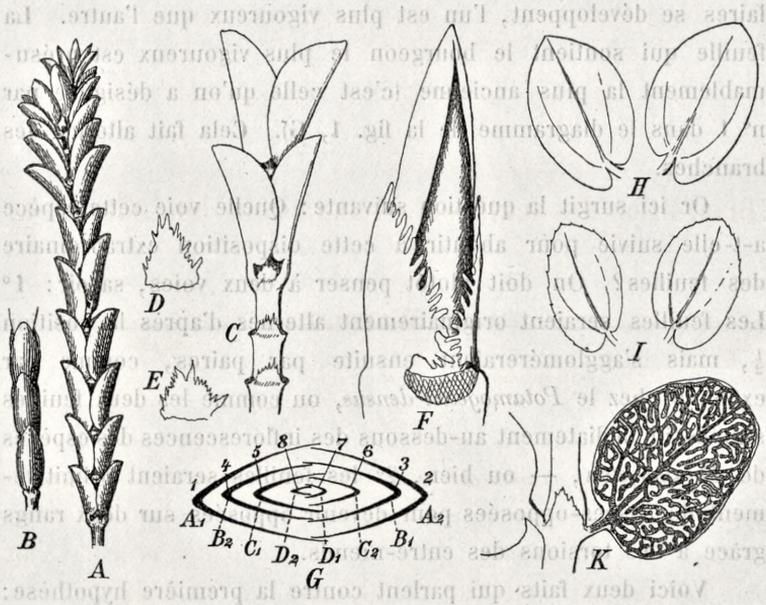


Fig. 1, A—H, *Euphorbia buxifolia* Lam. — I, *Euphorbia* (*Bahiensis* Boiss ?). — K, *Euphorbia serpens* Kunth.

4° On voit sur une pousse latérale les deux séries de feuilles disposées latéralement; la partie latérale plus grande des feuilles est toujours tournée en dedans vers l'axe-mère, ce qui rend la pousse dorsiventrale et symétrique d'après le plan médian.

5° Dans le bourgeon et souvent aussi, plus ou moins, dans les pousses adultes, les feuilles sont compliquées en forme de bateau, et dans le bourgeon une feuille de chaque paire embrasse par ses deux marges l'autre de la même paire (fig. 1 C). La feuille embrassante est située tour à tour à droite et à gauche sur les côtés des branches (voy. diagramme, fig. 1, G, où les deux feuilles appartenant à la même paire de feuilles sont marquées de la même lettre et où la feuille embrassante porte le n° 1, ainsi que la fig. 1, C).

6° Si une pousse se ramifie dans la région végétative, il n'y a qu'une des deux feuilles appartenant à une même paire qui ait un bourgeon axillaire, ou si les deux bourgeons axil-

lares se développent, l'un est plus vigoureux que l'autre. La feuille qui soutient le bourgeon le plus vigoureux est presumably la plus ancienne (c'est celle qu'on a désignée par n° 1 dans le diagramme de la fig. 1, G). Cela fait alterner les branches.

Or ici surgit la question suivante: Quelle voie cette espèce a-t-elle suivie pour aboutir à cette disposition extraordinaire des feuilles? On doit plutôt penser à deux voies, savoir: 1° Les feuilles seraient originairement alternes d'après la position  $\frac{1}{2}$ , mais s'aggloméreraient ensuite par paires, comme par exemple chez le *Potamogeton densus*, ou comme les deux feuilles situées immédiatement au-dessous des inflorescences des espèces de *Potamogeton*, — ou bien, 2° les feuilles seraient primitivement décussées-opposées pour devenir opposées sur deux rangs grâce à des torsions des entre-nœuds.

Voici deux faits qui parlent contre la première hypothèse: une pareille disposition à feuilles alternes pouvant servir de point de départ, ne se trouve sans doute point dans le genre Euphorbe; puis, il y a leur organogénie. Car, selon cette dernière, les feuilles d'une même paire naissent, il est vrai, à des temps un peu différents, mais toutefois à la même hauteur sur la tige et, ce qui doit paraître le plus important, dans une succession telle que, si on leur donne des numéros d'ordre d'après leur naissance, on trouve sur l'un des côtés de la tige les n°s 1, 4, 5, 8, 9, etc., et, sur l'autre, les n°s 2, 3, 6, 7, 10, 11, etc. (Voy. diagramme, fig. 1, G.) La fig. 2 démontre cette organogénie: A reproduit l'extrémité d'une pousse avec les deux plus jeunes paires de feuilles 1—2 et 3—4; A<sup>1</sup> et A<sup>2</sup> représentent en outre le point végétatif avec les deux dernières feuilles à part et des deux côtés opposées; la feuille 4 est plus jeune que la feuille opposée marquée 3; *st* représente les stipules. B montre de même que les feuilles naissent à des temps différents; C et D sont deux points végétatifs vus d'en haut et ayant les deux plus jeunes feuilles de dimensions inégales, re-

unies à la base au moyen d'un bourrelet bas, les stipules; on voit la même chose dans les fig. E, F<sub>1</sub> et F<sub>2</sub> (c'est la même préparation vue du côté opposé; les stipules ne sont encore que basses, mais l'une est plus grande que l'autre), ainsi que dans les fig. G<sub>1</sub>—G<sub>2</sub> (bourgeon axillaire avec ses deux premières paires de feuilles) et dans la fig. H.

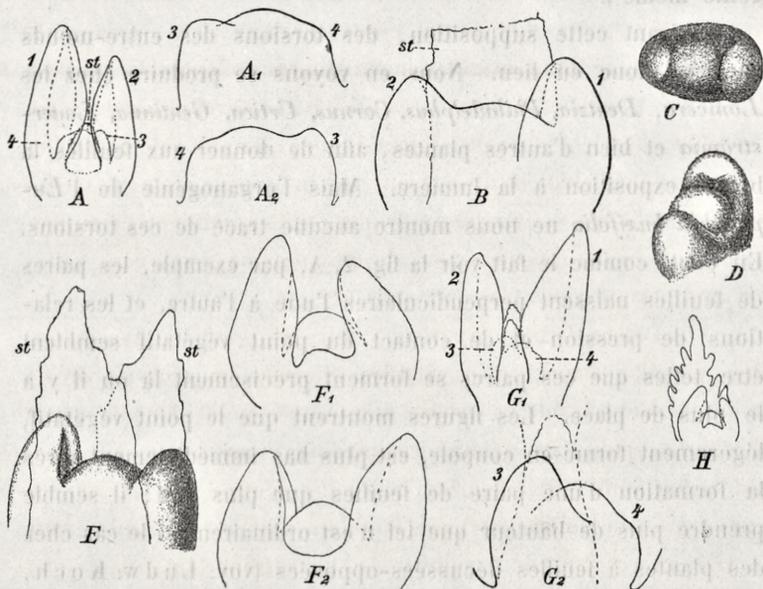


Fig. 2. *Euphorbia buxifolia* Lam.

La seconde hypothèse doit seule être vraie: de fait, les feuilles seraient opposées, primitivement décussées-opposées, et la disposition distique doit être le résultat de torsions des entrenœuds. Que des feuilles opposées ou verticillées ne naissent pas simultanément, cela n'a rien d'extraordinaire; c'est même plutôt là le cas ordinaire. Outre des cas tels que ceux des *Chara*, *Salvinia*, *Equisetum* et les sépales ou les feuilles périgoniales externes de beaucoup de fleurs, les pousses végétatives de nombre de Phanérogames nous présentent cet état de choses. Hofmeister (*Morphologie*, p. 469) va jusqu'à dire: «Das völlig

gleichzeitige Hervortreten sämtlicher oder vieler Glieder eines Wirtels über die Aussenfläche des ihn tragenden Stengels scheint das minder häufige Vorkommen. La bibliographie ci-dessous donne des indications à ce sujet; seulement il faut noter que sans doute beaucoup d'auteurs ont tiré leurs conclusions de faits constatés à l'œil nu, sans étudier l'organogénie même<sup>1</sup>).

Suivant cette supposition, des torsions des entre-nœuds auraient donc eu lieu. Nous en voyons se produire chez les *Lonicera*, *Deutzia*, *Philadelphus*, *Cornus*, *Urtica*, *Gentiana*, *Lagerströmia* et bien d'autres plantes, afin de donner aux feuilles la bonne exposition à la lumière. Mais l'organogénie de l'*Euphorbia buxifolia* ne nous montre aucune trace de ces torsions. En effet, comme le fait voir la fig. 2, A, par exemple, les paires de feuilles naissent perpendiculaires l'une à l'autre, et les relations de pression et de contact du point végétatif semblent être telles que ces paires se forment précisément là où il y a le plus de place. Les figures montrent que le point végétatif, légèrement formé en coupole, est plus bas immédiatement après la formation d'une paire de feuilles que plus tard; il semble prendre plus de hauteur que tel n'est ordinairement le cas chez des plantes à feuilles décussées-opposées (voy. Ludw. Koch, dans *Pringsh. Jahrb.* 25, 1893, et Weisse, *ibid.* 26, 1894). Vu d'en haut, le point végétatif présente la forme d'un ovale (fig. 2, C) dont les deux bouts sont situés devant les feuilles, qui deviennent concaves de très bonne heure, tandis que les

<sup>1</sup>) Al. Braun, *Ordn. d. Tannenschuppen*; 1831. — H. Wydler dans *Botan. Zeitung* 1843, *Flora* 1859, p. 314 et 1860, p. 238, *Berner Mittheilungen* nos 492—94. — Hofmeister, *Allgem. Morphologie* 1868, p. 463, 471. — N. I. C. Müller, *Pringsheims Jahrbücher* 5, 1866. — E. Köhne, 1873 dans *Bot. Zeitung*, p. 119 et 1875 *ib.* p. 293, 1880, dans *Sitzber. Botan. Verein. Brandenburg*, vol. XXII, et 1884 dans *Englers Botan. Jahrb.* 5. — Van Tieghem, *Bull. Soc. bot. France*, 1874, p. 360. — Baillon, *Étude gén. d. Euphorb.* p. 217. — Eichler, *Blüthendiagramme*, p. 479. — Al. Braun, *Sitzber. Brandenb. Verein.* 1875, XVII, p. 37.

côtés sont embrassés par les marges et les stipules très minces, il est vrai. C'est aux bouts de l'ovale qu'il semble y avoir le plus de place pour les feuilles; aussi est-ce là qu'elles naissent, et la 1<sup>re</sup> feuille d'une paire naît devant la feuille la plus jeune et la plus petite de la paire précédente.

Donc, malgré l'absence de toute trace de torsions, je n'en dois pas moins admettre que la disposition actuelle résulte précisément de torsions dont les traces auraient disparu dans le cours du temps. Ce qui parle en faveur de cette opinion, c'est, d'une part, que ce n'est peut-être point partout que les paires de feuilles sont disposées perpendiculairement l'une à l'autre, mais se croisent sous des angles aigus, tout à fait comme les paires de feuilles dans des espèces de *Selaginella*, *Goldfussia*, *Centradenia*, *Urtica*, *Pilea*, etc.; d'autre part, qu'on trouve bon nombre d'Euphorbes de la section *Anisophyllum* dont quelques-unes, à en juger d'après des matériaux d'herbier, n'ont que deux orthostiques, tandis que d'autres présentent un croisement semblable des feuilles sous des angles aigus, et que de fait des torsions paraissent encore se produire chez quelques-unes de celles-là, par exemple chez l'*Euphorbia hypericifolia*.

Comme on le sait, les cas où des feuilles opposées sont d'âge différent et soutiennent des pousses de vigueur inégale, se divisent en deux groupes qu'on peut nommer le type des *Caryophyllacées* et le type *Cuphea*. Dans le premier de ces types, toutes les feuilles les plus anciennes des paires successives forment une spirale continue, de manière que la disposition de la 5<sup>e</sup> paire de feuilles répond seule exactement à la disposition de la 1<sup>re</sup>. (Ici viennent se ranger, selon les auteurs susnommés, des espèces de *Caryophyllaceæ*, *Rubiaceæ*, *Dipsaceæ*, *Gentianaceæ*, *Lythrum*, *Epilobium*, etc.) Chez les plantes du type *Cuphea*, toutes les feuilles les plus anciennes sont disposées en deux séries longitudinales, et de trois paires de feuilles la 3<sup>e</sup> répond exactement à la 1<sup>re</sup> quant à la

disposition (espèces de *Cuphea*, *Lagerströmia*, *Oleaceae*, *Labiatae*, *Cupressaceae*, *Melastomaceae*, *Acanthaceae*, *Nyctaginiaceae*, *Urticaceae*, *Epilobium montanum*, *Saxifraga oppositifolia* et autres). Or, si l'on demande lequel des deux types a constitué le point de départ d'une espèce telle que l'*Euphorbia buxifolia*, on trouvera que le type *Cuphea* a dû être ce point de départ, les entre-nœuds se tordant en alternant à droite et à gauche.

La dorsiventralité des pousses fortement accusée grâce à l'obliquité des feuilles, a, ce semble, son pendant le plus prochain dans certaines Gesnéracées (selon MM. Wydler et Kolderup Rosenvinge, dans des espèces de *Columnnea* et d'*Achimenes*).

Je n'ose pas décider la question de savoir quels facteurs ont, dès l'abord, suscité les torsions supposées. Cependant on peut sans doute admettre qu'ici, comme dans d'autres cas d'anisophyllie habituelle, c'est la pesanteur qui a joué un rôle important.

Nous avons ici un bel exemple d'anisophyllie<sup>1)</sup> et d'une extrêmement rare disposition des membres, au moins chez les Phanérogames. Chez les Cryptogames, cette même disposition ou un état de choses à peu près identique pourrait sans doute se présenter par-ci par-là, par exemple chez les *Sphacelaria* et *Chaetopteris* (voy. Geyley, dans *Pringsh. Jahrb.* 4, 1865—66, pl. 36, fig. 1; Magnus, *Zur Morphologie der Sphacelarieen*, pl. 1), chez certaines Floridées (espèces de *Ptilota*, *Euptilota*, *Pterota*, *Bonnemaisonia* d'après C. Cramer, *Physiolog. systemat. Untersuchungen über die Ceramiaceen*, fasc. 1,

<sup>1)</sup> Voir: J. Wiesner, Wiener Akad. Sitzungsber. 58, I, p. 369. — Wydler, Flora 1857. — K. Göbel, Botan. Zeitung, 1880, p. 839. — L. Kolderup Rosenvinge, Om ydre Faktorer Indflydelse paa Organdannelsen (med 3 Tavler). Videnskabelige Meddelelser fra Naturhist. Forening i Kjöbenhavn 1888.

1863) et chez l'*Antithammion* (d'après ce même auteur, dans Nägeli et Cramer, *Pflanzenphysiol. Untersuchungen*).

Quant aux Phanérogames, certaines espèces de *Mesembrianthemum* semblent venir se ranger ici (par exemple, le *M. linguæforme* et autres espèces voisines; voy. Al. Braun, 1831, *loc. cit.*). Mais d'ailleurs il semble qu'on doive en chercher des exemples dans la section *Anisophyllum* du genre Euphorbe. Al. Braun et Wydler ont déjà remarqué ces étranges rapports de disposition, et Braun cite quelques espèces qui rentrent dans cette catégorie (*E. Chamæsyce*, *E. humifusa*, *E. thymifolia*). Boissier (dans De Candolle, *Prodrom.* vol. 15, II) classe 176 espèces dans cette section. En compulsant l'herbier de notre Université, j'ai trouvé environ 50 espèces à feuilles opposées, obliques et, autant qu'on peut le voir sur ces matériaux secs, disposées en 2 orthostiques seulement; toutes ces espèces appartiennent à la section en question. Il est malaisé d'avoir la certitude que les matériaux secs présentent intacts les rapports de disposition; mais, tandis que certaines espèces semblent absolument concorder tout à fait avec l'*E. buxifolia*, il y en a toutefois d'autres dont les paires de feuilles semblent se croiser. Aucune espèce ne m'a fourni de matériaux vifs, et deux autres seulement m'ont fourni des matériaux insuffisants conservés dans l'alcool; ces deux dernières, *Euphorbia Bahiensis* Boiss. (?), recueilli par M. Glazou dans les sables maritimes de Copacabana près Rio-Janeiro, et *Euphorbia serpens* Kunth, que j'ai recueilli à l'état stérile sur les rochers côtiers de la Barbade, semblent concorder en tous points avec l'*E. buxifolia*.

La section *Anisophyllum* semble extrêmement naturelle, de manière qu'au premier coup d'œil il est facile d'y rattacher une espèce. Aux particularités morphologiques (voy. aussi la caractéristique faite par Boissier dans le *Prodrome* de De Candolle) vient peut-être se rattacher encore un point spécial d'anatomie, savoir que les nervures des feuilles sont entourées d'une gaine amylière, paraissant toujours remplie de nombreux

et gros grains d'amidon, et que des cellules en forme de palissade se disposent plus ou moins perpendiculairement à cette gaine ou autour d'elle («Kranz-pallissaden»). Ces deux faits donnent aux nervures une épaisseur remarquable, et font prendre aux feuilles un aspect qui approche plus ou moins de celui dont la fig. 1, *K* donne un croquis. Il en est ainsi de l'*E. buxifolia* et d'autres. (Je donnerai une autre fois de plus amples détails sur l'anatomie des feuilles.) Je ne dispose pas des matériaux nécessaires pour décider si ce ne sont que les espèces halophiles qui aient cette relation de structure, ou si elle est peut-être applicable à la section tout entière, ce qui toutefois serait difficilement le cas.