



RAMIFICATION A REGIME RYTHMIQUE ET ANISOPHYLLIE CHEZ LES VEGETAUX SUPERIEURS

Par P. CHAMPAGNAT

RESUMEN

Ramificación a régimen rítmico y anisofilia en plantas superiores.

El autor estudia las relaciones que existen entre la anisofilia y los tipos bien conocidos de ramificación a "régimen rítmico" (ramification a régime rythmique). De sus observaciones y de la bibliografía surge que:

1º La anisofilia del tipo sectorial y la ramificación que a ella corresponde son tan solo dos manifestaciones del mismo fenómeno que tienen como base la dorsiventralidad del eje.

2º Los diversos ejemplos pueden dividirse en dos grupos según, si el eje principal participa o no de la anisofilia y de la ramificación sectoriales. Una definición morfo-fisiológica de las anisofilias habitual y lateral parece al autor preferible a la definición clásica.

3º En *Cuphea lanceolata* Ait. "La inducción" de la ramificación a "régimen rítmico" es más precoz que la de la desigualdad foliar.

4º Existen aparentemente relaciones muy estrechas entre la ramificación del tipo helicoidal y de las dos hélices foliares puestas en evidencia por Plan-
tefol en las dicotiledoneas.

5º Pero ninguno de los ejemplos de anisofilia estudiados corresponde al tipo helicoidal de arriba, pudiéndose demostrar efectivamente que:

- a) Una misma hélice foliar lleva a la vez hojas grandes y hojas pequeñas.
- b) Las especies con ramificación helicoidal estudiadas hasta ahora no presentan ninguna desigualdad foliar.
- c) Las conclusiones de Cuénod con respecto a *Tribulus terrestris* L., *Abro-
nia umbellata* Lam., y *Erodium moschatum* L'Hérit. no pueden ser aceptadas.
- d) De todas maneras no se puede concluir definitivamente que toda anisofilia sea sectorial, mientras no se hayan estudiado materiales más numerosos. Puede servir de base para estas investigaciones la anisocofilia.

DÉFINITIONS.

1. ANISOPHYLLIE.

Si l'on s'en tient au sens étymologique, anisophyllie signifie inégalité foliaire.

Mais le sens qu'on donne généralement à ce terme, et que nous adopterons ici, est plus limité:

L'Anisophyllie doit être séparée:

a) de l'*Hétérophyllie*: cette dernière exprime en effet beaucoup plus qu'une variation de taille, une variation de forme des feuilles au cours du développement de la plante ou de l'organe à chacun sait que beaucoup de végétaux possèdent, sur

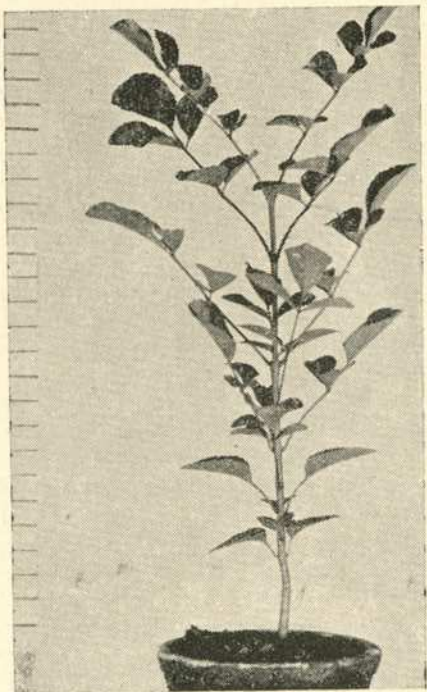


Fig. 1. — *Fraxinus ornus* L. Passage des feuilles "de jeunesse" (feuilles simples) aux feuilles "d'âge mûr" (à 7 folioles).

les plantules, des feuilles "de jeunesse" différentes des feuilles "d'âge mûr" de la plante adulte (fig. 1). De même les hampes

florales, les rosettes de base, ont des feuilles de forme et de taille différentes auxquelles les auteurs de langue allemande ont donné des noms différentes (fig. 2).

b) Elle doit aussi être distinguée de la taille régulièrement croissante puis décroissante des feuilles de la base au sommet

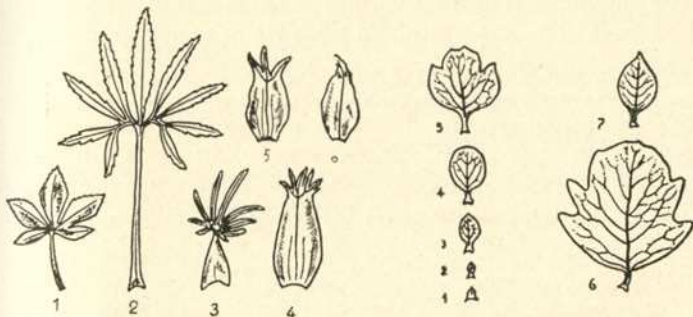


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 2. — *Helleborus*. Diverses formes foliaires sur une même plante. (d'après Troll): 1: Primärblatt 2: Folgeblatt = Laubblatt. 3, 4, 5, 6 = Hochblätter.

Fig. 3. — *Symphoricarpos*. Diverses formes et tailles foliaires sur un même rameau.

d'une pousse, taille qui correspond, en gros, à la longueur des entrenœuds et peut même coexister avec un changement de forme (fig. 3).

C'est pourquoi d'une façon plus large, nous la caractériserons simplement comme une *différence de taille anormale entre des feuilles voisines*. Les deux restrictions précédentes étant faites, nous parlerons d'*Anisophyllie* lorsque, comparant une succession naturelle de feuilles, nous observerons, entre des éléments très proches, des variations de taille dépassant de beaucoup celles que nous attendrions d'après leur place réciproque et d'après leur insertion sur l'ensemble du rameau.

De plus, dans l'immense majorité des cas, cette inégalité foliaire s'accompagne de périodicité.

2. RAMIFICATION A REGIME RYTHMIQUE.

Elle se manifeste également par une inégalité du développement des bourgeons voisins beaucoup trop considérable pour être seulement imputable à leur distance respective par rapport

au sommet. En outre cette inégalité se retrouve tout au long du rameau suivant un certain rythme.

a) Par exemple chez une espèce à feuilles opposées il arrive qu'un seul des deux bourgeons de chaque paire se développe en rameau long.

b) De même on trouve sur une espèce à feuilles alternes et sur une même pousse, un rameau long, deux bourgeons dormants, un rameau long, deux bourgeons dormants etc. (fig. 4).

Depuis Wichura on connaît deux modes principaux de ramification à régime rythmique.

a) un mode sectorial: "Gebrochene Spiralen" de Wichura, "Acanthaceentypus" de Goebel, "Oleaceentypus" de Troll.



Fig. 4.

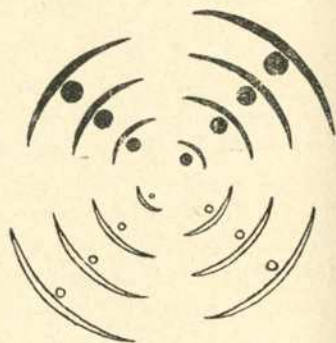


Fig. 5.

Fig. 4. — Ramification à régime rythmique chez *Zizyphus* (d'après Raciborski).
Fig. 5. — Diagramme d'un rameau d'*Acanthacée* (Type sectorial de ramification).

● = rameaux + ; ○ = rameaux —

b) un mode hélicoïdal = Spirotrophie de Goebel. (Ce que les auteurs allemands nomment "Caryophyllaceentypus der Dekussation" appartient à ce type).

Dans le premier groupe, les rameaux favorisés (rameaux +) sont tous groupés sur un secteur de la tige alors que les rameaux à développement plus faibles (rameaux —) sont tous sur un autre secteur (fig. 5).

Dans le deuxième groupe, au contraire, chacune des deux séries s'inscrit séparément sur une hélice enroulée régulièrement autour du rameau (fig. 6).

Nous examinerons successivement les deux types en nous efforçant de préciser chaque fois les rapports qui peuvent les unir à l'Anisophyllie.

IÈRE PARTIE: RAMIFICATION ET ANISOPHYLLIE DE TYPE SECTORIAL.

A. LA RAMIFICATION

a) Le cas le plus simple et le plus banal est celui où un lien très étroit peut être établi entre une dorsiventralité apparente du rameau et le mode de ramification. Un rameau dorsiventral a, par définition, deux faces inégales (+ et —). Il suffit que le développement des bourgeons soit différent sur ces deux faces pour que ce rapport apparaisse clairement.

C'est bien ce que chacun peut observer sur un jeune *Aesculus*: sur les rameaux obliques, la face ventrale est nettement plus développée que la face dorsale et, de même, les bourgeons qui y sont insérés sont beaucoup plus gros que ceux qui leur sont opposés dorsalement. Les rameaux qui en naissent l'année suivante reflètent le même rapport. Par contre, les organes

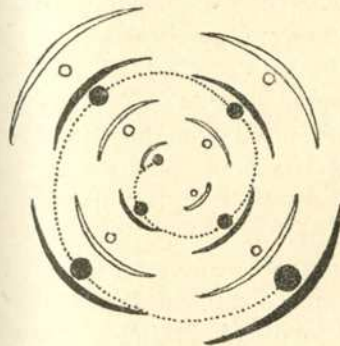


Fig. 6.

Fig. 6. — Diagramme d'une tige de *Silene inflata* (Salisb.) Sm. (Type hélicoïdal de ramification).

● = rameaux + ; ○ = rameaux —

Seule, l'hélice de rameaux + a été représentée.

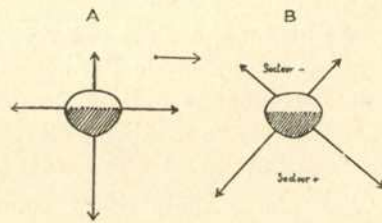


Fig. 7.

Fig. 7. — Orientation des rameaux axillaires sur les pousses d'*Aesculus*.

insérés sur les flancs de la pousse sont équivalents en taille et en devenir. C'est donc bien la position relative par rapport à la face dorsale ou ventrale qui règle la puissance du développement.

Il faut d'ailleurs remarquer :

1) Que les rameaux verticaux à structure radiaire ont une ramification parfaitement régulière et que, seuls, les obliques possèdent les caractères précédents.

2) Que le bourgeon terminal de la tige principale joue un grand rôle dans l'établissement de ce plagiotropisme et des conséquences qui en découlent. Nous ne discuterons pas le mécanisme de cette induction mais nous retiendrons seulement que l'inducteur est connu et agit à distance en permettant aux forces extérieures (pesanteur) d'intervenir efficacement.

b) Certaines branches des mêmes arbres nous montrent des faits quelque peu différents : les paires de bourgeons ne sont plus successivement verticales et horizontales mais toutes obliques.

Dans ces conditions, la dorsiventralité subsiste et on observe des rameaux vigoureux ventraux alternativement droits et gauches et régulièrement opposés à des rameaux dorsaux beaucoup plus petits. (fig. 7). On peut donc délimiter, un peu arbitrairement d'ailleurs, un secteur ventral + et un secteur dorsal —. Nous nous trouvons devant un cas typique de ramification sectoriale.

Le phénomène n'est pas très frappant chez *Aesculus* car les rameaux obliques de l'année ne présentent jamais plus de 3 à 4 entre-noeuds mais il le devient beaucoup plus au fur et à mesure que ce nombre s'élève (voir spécialement de nombreuses *Acanthacées* et *Urticacées* (fig. 5).

c) Prenons maintenant comme autre exemple aussi facile à observer que le précédent, mais plus complexe *Cuphea lanceolata* Ait. très cultivé dans tous les jardins botaniques et muni comme *Aesculus* de feuilles opposées décussées.

1. Cette fois l'axe principal orthotrope participe à la ramification à régime rythmique.

Le plus souvent les axillaires du deuxième noeud sont déjà fortement inégaux et l'inégalité peut même, sur certaines plan-

tes, débiter dès les cotylédons. A chaque paire de feuilles on remarque un rameau beaucoup plus développé que l'autre et la différence de taille entre les deux ne cesse de croître de la base au sommet de la tige : à la base il n'y avait que des rameaux longs inégaux, plus haut un rameau long et un rameau court, plus haut encore, un rameau long et un bourgeon dormant. Enfin, au sommet, les fleurs prennent naissance uniquement à la place des bourgeons dormants¹ alors que les rameaux longs diminuent peu à peu d'importance (fig. 8 et 9).

Nous sommes cependant toujours en face du type sectorial de ramification car tous les rameaux + se groupent sur 2 orthostiques alors que les rameaux — et les fleurs s'inscrivent régulièrement sur les deux autres. On peut donc définir un



Fig. 8. — *Cuphea lanceolata* Ait. Disposition des feuilles et des fleurs dans l'inflorescence. Concaulescence.

¹ Les pédoncules floraux présentent d'ailleurs le phénomène de concaulescence c'est-à-dire qu'ils restent sondés à la tige principale sur un entre-noeud et ne sont libérés qu'au niveau de la paire de feuilles suivante mais toujours sur la génératrice de leur feuille axillaire (fig. 8).

secteur + et un secteur - dont les limites réciproques sont d'ailleurs assez imprécises (fig. 9).

Cependant la différence avec *Aesculus* est très grande car la tige principale elle-même est maintenant atteinte par la dorsiventralité.

Sur un plan un peu différent on peut dire que le type *Cuphea* s'est affranchi de l'influence des facteurs externes et particulièrement de la pesanteur. Les rameaux obliques d'*Aesculus* subissent en effet cette influence sans doute comme conséquence de l'action exercée sur eux par le bourgeon terminal. Mais

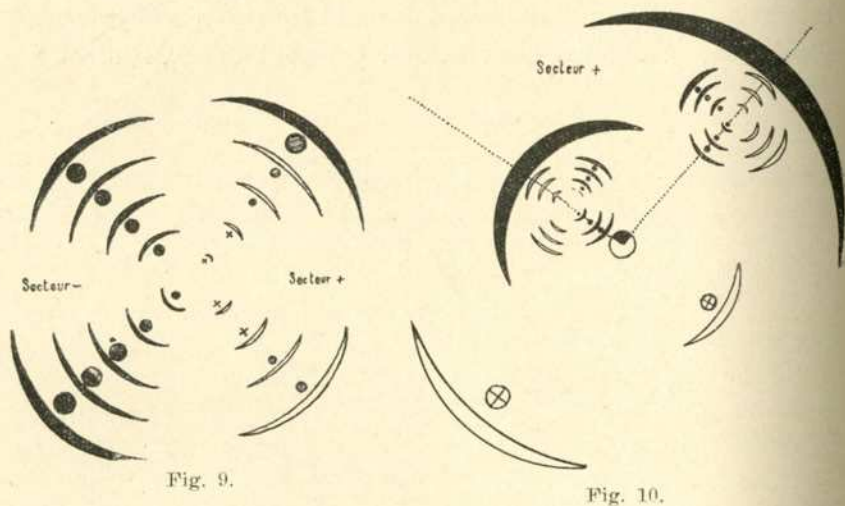


Fig. 9. — *Cuphea lanceolata* Ait. Diagrama de la tige principale montrant: 1) la disposition sectoriale de la ramification et de l'Anisophyllie. 2) la naissance plus précoce de la ramification à régime rythmique (les feuilles de la 1ère paire sont égales, leurs rameaux axillaires sont inégaux). 3) la disposition axillaire des fleurs à la place des rameaux — ● = rameaux + ; ○ = rameaux - ; + = fleurs (la concaulescence n'est pas représentée).

Fig. 10. — *Cuphea lanceolata* Ait. Disposition des secteurs favorisés sur les rameaux axillaires.

la tige principale de *Cuphea* est parfaitement verticale et dominante! Aucun autre organe ne saurait l'influencer et la pesanteur ne peut sans doute pas jouer directement. C'est donc seulement dans le fonctionnement des méristèmes terminaux qu'il faut chercher la cause première de son plagiotropisme.

Physiologiquement, nous sommes devant un phénomène nouveau dont l'importance ne peut échapper à personne et sur lequel nous aurons l'occasion de revenir un peu plus loin.

2. Cette dorsiventralité de la tige principale se répercute d'ailleurs sur les ramifications obliques comme l'illustre le schéma ci - contre (fig. 10). L'allure est très différente de celle que nous notions chez *Aesculus*. Les rameaux + ne s'orientent plus par rapport à la pesanteur mais correspondent directement au côté + de l'axe qui leur donne naissance.

B. ANISOPHYLLIE DE TYPE SECTORIAL

Les rapports entre feuilles et bourgeons sont très étroits. Il fallait donc s'attendre à voir les feuilles comme les bourgeons réagir à la dorsiventralité, qu'elle soit induite ou inhérente aux points végétatifs.

C'est bien ce qu'on observe en effet:

a) Sur les rameaux obliques d'*Aesculus* la face ventrale porte des feuilles beaucoup plus grandes que celles de la face supérieure. Il y a correspondance totale entre leur taille et celle des bourgeons qui naissent à leur aisselle (fig. 11). On retrouve

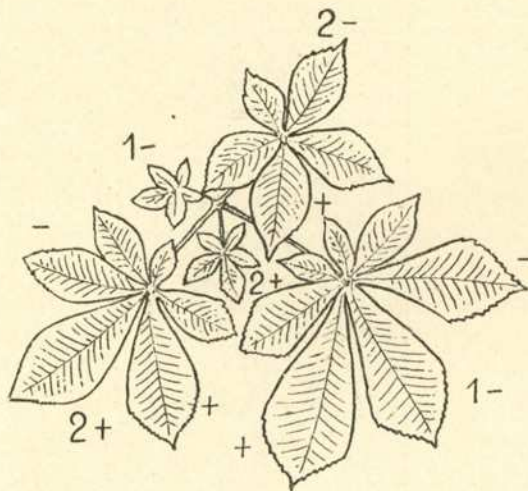


Fig. 11. — Anisophyllie sur un rameau oblique d'*Aesculus* (Type B, de la fig. 7) (d'après Nordhausen).

ce type chez un grand nombre de végétaux (*Fraxinus*, *Acer*, *Sambucus*, nombreuses Acanthacées, Urticacées, Scrophulariacées etc.)

b) Chez d'autres plantes, quoique le type fondamental reste le même, ce sont au contraire les petites feuilles qui correspondent aux bourgeons : Ex. : *Pilea muscosa* Lindl. (fig. 12).

c) La tige principale de *Cuphea* devient également de plus en plus nettement anisophylle au fur et à mesure qu'on s'approche du sommet, mais l'inégalité débute plus tard que sur les rameaux. C'est ainsi que la 3ème ou 4ème paire de limbes sont à peu près égales alors que leurs rameaux axillaires sont déjà très différents.

Il semblerait que la feuille ait besoin d'une sollicitation plus intense que le bourgeon pour répondre à la dorsiventralité par une variation de taille.



Fig. 12. — Anisophyllie et ramification chez *Pilea muscosa* Lindl. (noter les rameaux + à l'aisselle des feuilles —)

Toutefois, peu à peu, cette Anisophyllie se calque sur la ramification: les rameaux + restent à l'aisselle des grandes feuilles; les rameaux — et les fleurs naissent au contraire à l'aisselle des petites.

Ces quelques exemples montrent bien les liens étroits existant entre Anisophyllie et Ramification de type sectorial. Nous allons cependant apporter une nouvelle preuve qui nous semble très importante: nous montrerons, en effet, que l'Anisophyllie comme la ramification, s'est, suivant les cas, plus ou moins affranchie de l'influence des facteurs externes pour devenir une particularité de fonctionnement des points végétatifs. Beaucoup d'expériences, déjà anciennes, le prouvent en effet:

1) Goebel a pu montrer pour les rameaux rampants stériles de *Lycopodium complanatum* que l'Anisophyllie était uniquement contrôlée par la lumière: En recouvrant, dans les localités naturelles, certaines plantes avec des pots il constata l'année suivante que les jeunes pousses développées à l'obscurité sont isophylles et ont une structure radiaire. On se trouve donc devant une inégalité foliaire très labile et à déterminisme particulièrement simple.

2) De même l'Anisophyllie des *Acer*, très analogue morphologiquement à celle d'*Aesculus*, semble principalement conditionnée par des facteurs externes:

Franck a pu montrer en effet:

α) — que l'Anisophyllie n'est pas induite dans les bourgeons (ébauches égales).

β) — qu'elle est induite peu de temps après l'éclosion de ceux-ci à un moment où les jeunes limbes ne dépassent pas 3 cm de longueur.

γ) — que l'inducteur, extérieur à la plante, est l'orientation réciproque des ébauches par rapport à l'horizon c'est-à-dire la pesanteur.

Goebel arrive aux mêmes conclusions mais remarque, avec raison, que la pesanteur n'est qu'une cause seconde. La cause première est en effet à rechercher, comme nous l'avons déjà noté, dans l'action du bourgeon terminal qui préside aux corrélatifs internes de l'ensemble du rameau.

Nordhausen a d'ailleurs montré que la lumière peut fort bien tenir le même rôle que la pesanteur et provoquer à elle seule l'inégal développement des feuilles.

Parmi les Conifères les Cupressacées étudiées également par Franck montrent un conditionnement analogue à celui des Erables.

3) Chez *Abies* les études de Kny montrent au contraire que la labilité de l'induction est beaucoup moins forte. On peut conclure de ses études:

α) que l'Anisophyllie est déjà induite dans le bourgeon.

β) qu'elle est beaucoup plus stable que chez *Acer* puisque une année de croissance en position inversée ne suffit pas à l'annuler sur des pousses en développement.

γ) que, cependant, un renversement est, à la longue, toujours possible.

Goebel et Fidgor étudiant *Aesculus* arrivent aux mêmes conclusions. Mais il faut parfois 4 ou 5 générations de bourgeons pour rendre isophylle une branche oblique retournée.

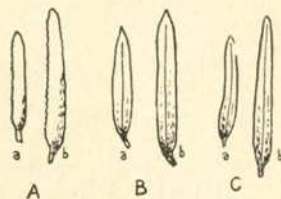


Fig. 13. — Anisophyllie chez les Conifères (d'après Troll). A = *Tsuga canadensis* Carr. B = *Taxus baccata* L. a = feuilles de la face supérieure. b = feuilles de la face inférieure.

4) Une autre Conifère *Tsuga canadensis* Carr. va nous ramener vers le type *Cuphea*: il est en effet bien connu que la flèche des *Tsuga* n'est pas verticale mais arquée et plagiotrope. Or cette dorsiventralité coexiste avec une Anisophyllie absolument identique à celle, plus banale, des rameaux obliques (fig. 13).

Malheureusement, cet exemple n'a pas été étudié de manière précise si bien qu'il demeure, physiologiquement mal connu. Il peut cependant servir de transition entre les Types *Aesculus* et *Cuphea* ou, pour employer des termes déjà consacrés, entre l'Anisophyllie latérale et l'Anisophyllie habituelle.

Wiesner, Figdor, Goebel donnent en effet le premier qualificatif à des plantes dont, seuls, les rameaux obliques portent des feuilles inégales. Le second est, au contraire, réservé à celles dont la tige principale présente aussi ce caractère. Pour que le type soit parfait, il faudrait, d'ailleurs, que l'inégalité foliaire débute dès les cotylédons. Cette précision nous semble très peu importante car le fait nouveau est dans la participation de l'axe principal au phénomène beaucoup plus que dans la précocité plus ou moins grande de cette participation.

5^o) Toutefois cette distinction purement morphologique nous semble un peu insuffisante. Nous lui en préférons une autre plus physiologique:

Dans l'Anisophyllie latérale les facteurs externes dirigés par l'action corrélatrice du sommet principal joueraient un rôle, d'ailleurs plus ou moins important.

Dans l'Anisophyllie habituelle, au contraire, ces facteurs s'effacent peut-être totalement, le point végétatif principal réussissant à lui seul à induire sa propre inégalité foliaire et à imposer l'influence de sa dorsiventralité à tous les rameaux axillaires.

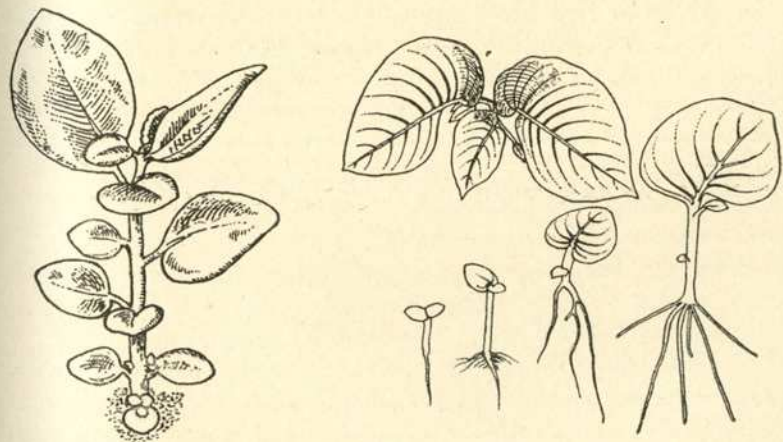


Fig. 14.

Fig. 14 bis.

Fig. 14. — Types d'Anisophyllie habituelle. A: *Procris laevigata* (d'après Goebel): seuls les cotylédons sont égaux. Le type est manifestement sectorial. B: *Klugia ceylanica* — (d'après Troll). Les cotylédons eux-mêmes sont inégaux et, seul l'un d'eux se développe en feuille assimilatrice.

Un changement de position, une rotation au clinostat, un éclaircissement approprié ne pourraient donc jamais aboutir à une inversion de cette anisophyllie.

Or, c'est bien ce que prouvent de nombreuses expériences dont les principales ont pour auteurs

Figdor sur *Strobilanthes anisophyllus* T. Anders (= *Goldfussia anisophylla* Née) et *Pilea muscosa* Lindl.

Goebel et Pfeffer sur *Selaginella*.

Tout le monde considère également comme parfaitement autonome l'Anisophyllie des *Procris*, *Pellionia*, *Klugia* qui sont les exemples les plus parfaits d'anisophyllie habituelle. (fig. 14 et 14 bis).

Nous pouvons donc bien conclure que *l'ensemble des végétaux Anisophylles peut se classer en deux groupes suivant que le point végétatif terminal engendre ou non un rameau principal anisophylle*. L'exemple de *Tsuga* ne peut, en effet, suffire à prouver que les deux types sont de même nature. Cette distinction morpho-physiologique nous semble constituer la base la plus solide pour une distinction entre Anisophyllie habituelle et latérale.

Toutefois, l'idée la plus générale qui se dégage de cet ensemble de faits observés et discutés, est indubitablement que *Anisophyllie et Ramification sectoriales ne sont que deux manifestations d'un seul et même phénomène trouvant sa cause principale dans la dorsiventralité d'une tige*.

2ÈME PARTIE: LE TYPE HÉLICOÏDAL.

A. LA RAMIFICATION

Par opposition avec la précédente la ramification hélicoïdale:

1) *est toujours liée à un fonctionnement autonome de point végétatif*. Sur les plantes où elle existe on l'observe aussi bien sur les tiges principales que sur les ramifications d'ordre supérieur.

2) *n'est jamais liée à une dorsiventralité*.

Prenons quelques exemples:

a) *Silene inflata* Sm. possède, comme les plantes précédentes, des feuilles opposées décussées et à chaque paire se développent un rameau + et un rameau —.

Mais l'ensemble des rameaux + n'est plus situé sur deux orthostiques voisines! Bien au contraire *leur totalité s'inscrit sur une seule hélice parcourant l'ensemble du rameau de bas en haut*. Les rameaux — se trouvent sur une 2ème hélice, parallèle à la précédente et de même sens (fig. 6). Si l'on tient une plante en face de soi et que l'on ait, à sa base, un rameau long dirigé vers soi, on observe donc en s'élevant les autres rameaux + à droite, en arrière, à gauche, en avant, à droite etc. ou à gauche, en arrière, à droite, en avant etc. Sur un *Cuphea*, tenu de la même façon, on aurait noté, au contraire, les mêmes organes devant, à droite (ou à gauche), devant à nouveau, puis encore à droite etc. La grande majorité des Caryophyllacées répond à ce type.

b) Nous le retrouvons également chez de nombreuses Gentianacées et Asclépiadacées. Sur le Domppte-Venin par exemple (*Vincetoxicum officinale* Moench.), il est très facile à observer, bien que le développement des bourgeons en rameaux longs soit rare. On note simplement une hélice de gros bourgeons et une hélice de plus petits. La différence est cependant très nette.

c) Chez les Rubiacées, le phénomène est moins apparent car les stipules masquent un peu la disposition fondamentale. Elle existe cependant avec tous ses caractères et Eichler la note dans ses *Blüthendiagramme I* p. 260.

d) Raciborski a également signalé ce type dans son étude si intéressante de la ramification de quelques plantes exotiques. Nous reproduisons entre autres sa figure de *Spermacoce scaberrima* plante chez laquelle les rameaux — sont remplacés par une inflorescence axillaire sessile (fig. 15).

Chez *Casuarina sumatrana* il relève la même périodicité bien que les rameaux présentent cette fois huit orthostiques de feuilles et qu'au premier abord, l'hélice de rameaux longs soit peu apparente. Sur un diagramme elle s'observe cependant parfaitement (fig. 16).

Il n'est pas besoin de souligner la *différence fondamentale qui sépare ce groupe de faits du précédent* mais il faut par contre faire un rapprochement: les recherches récentes de

Plantefol sur la *Phyllotaxie* ont abouti, entre autres conclusions, à montrer que la tige des dicotylédones est parcourue par 2 hélices foliaires ayant chacune pour point de départ un cotylédon. Elles cheminent parallèlement et dans le même sens tout le long de la tige. Ces résultats s'appliquent particuliè-

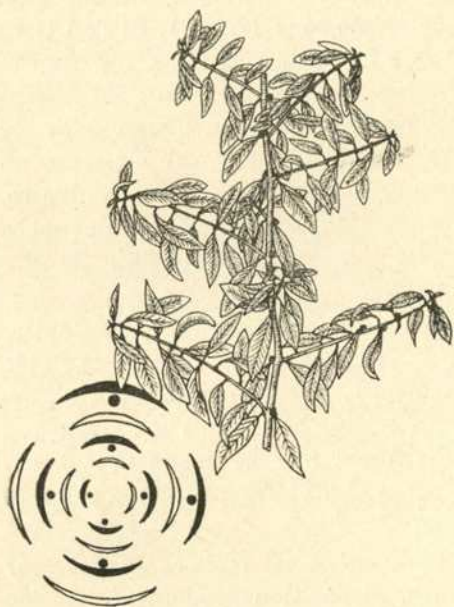


Fig. 15.

Fig. 15. — *Spernococ scaberrima*. Type hélicoïdal de ramification (d'après Raciborski).
Fig. 16. — *Canarina sunatrana*. Ramification hélicoïdale. Une seule des feuilles de chaque verticille porte un rameau long. (diagramme d'après la figure de Raciborski).

rement bien aux espèces à feuilles opposées décussées qui constituent la majorité de nos exemples et qui étaient pour la théorie classique des obstacles impossibles à surmonter d'une manière simple et logique. Comment dans ces conditions ne pas comparer les deux hélices de rameaux que nous venons de mettre en évidence avec les hélices foliaires de Plantefol? Le parallélisme est frappant! Le point végétatif possède d'après le savant parisien deux centres générateurs de feuilles qui fonctionnent simultanément et engendrent les deux séries foliaires.

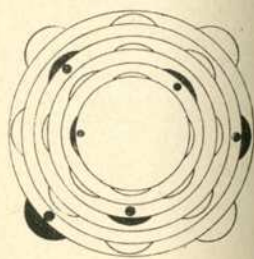


Fig. 16.

Il suffit de supposer qu'un seul de ces centres produit des organes capables de développer leur bourgeon axillaire en rameau long pour avoir une explication très satisfaisante du phénomène.

Mais la théorie de Plantefol est une théorie foliaire et nous devons nous demander, par analogie avec la 1ère partie:

B. EXISTE-T-IL UNE ANISOPHYLLIE HÉLICOÏDALE?

a) Nous devons d'abord remarquer que le type sectorial d'inégalité foliaire est sans liaison avec les hélices et possède une individualité propre.

Surface en cm² des limbes de
l'Hélice foliaire n° 2: (mesurées au planimètre)

feuille n° 2 = 40.3	n° 8 = 52.5
n° 4 = 30.5	
n° 6 = 49.1	face dorsale

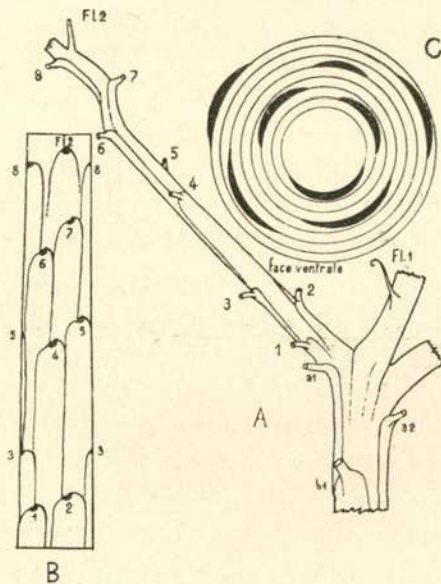


Fig. 17. — *Phytolacca Americana* L. Rapports entre l'Anisophyllie et les hélices foliaires. (remarquer la taille anormale de la feuille 4). A: allure des segments foliaires sur le rameau. B le rameau est étalé dans un plan de façon à montrer précisément les rapports entre les segments foliaires. Les deux hélices (1, 3, 5, 7 et 2, 4, 6, 8) sont très apparentes. C: diagramme du même rameau montrant l'orientation des feuilles par rapport aux faces dorsale et ventrale.

1) Un rameau oblique de *Phytolacca americana* L. nous en fournit une preuve directe. Les segments foliaires y sont en effet particulièrement apparents et un instant d'observation suffit à délimiter les deux hélices (fig. 17).

On remarque alors que sur l'une d'elle on a successivement une grande (2), une petite (4), une grande feuille (6). Il ne faut donc pas songer à l'existence d'une hélice de petites feuilles distincte d'une hélice de grandes feuilles.

2) De même pour appliquer cette hypothèse à *Cuphea lanceolata* il faudrait supposer l'existence de 4 hélices foliaires entièrement redressées en orthostiques dont deux seraient + et deux -. Or cette hypothèse est très peu vraisemblable. Il est préférable de penser que les hélices, normalement au nombre de deux, possèdent chacune des feuilles grandes ou petites suivant la place qu'elles occupent sur l'axe dorsiventral.

b) Notons ensuite que les exemples si fréquents de ramification hélicoïdale ne sont jamais couplés à une anisophyllie. Caryophyllacées, Asclépiadacées, Rubiacées sont toujours parfaitement isophylles, même lorsque l'inégalité de développement des bourgeons est extrême.

c) Cependant récemment Cuénod, étudiant quelques cas d'Anisophyllie conclut au type hélicoïdal.

Une partie importante de ses observations porte sur deux plantes rampantes :

une Nyctaginacée: *Abronia umbellata* Lam.

une Zygophyllacée: *Tribulus terrestris* L.

ainsi que sur *Erodium moschatum* L'Hérit. Sur ces plantes il observe aux noeuds des feuilles inégales disposées de telle sorte que, par exemple, les limbes + sont successivement à droite, à gauche, à droite etc. Il lui semble alors normal de relier sur une seule hélice toutes ces feuilles + alors que toutes les feuilles - sont sur la 2ème hélice.

Toutefois ces conclusions nous paraissent vraiment trop hâtives :

1) *Tribulus terrestris* et *Abronia umbellata* sont des plantes à feuilles distiques et c'est pourquoi les feuilles inégales sont successivement droites et gauches. Mais pour que cette disposition foliaire coïncide avec l'enroulement des 2 hélices

il faut que la distichie soit primitive. Si au contraire elle provient d'une décussation par torsion des entre-noeuds il ne peut manifestement en être de même. En effet, dans ce cas, seule une Anisophyllie du type sectorial peut donner l'aspect morphologique décrit par Cuénod (fig. 18). Un *Silene* ou un

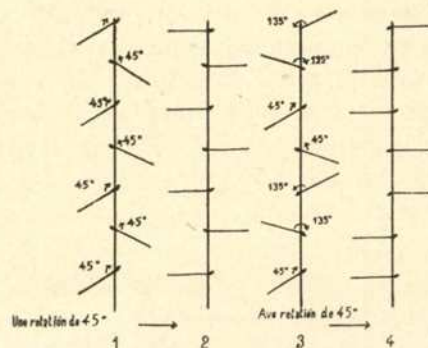


Fig. 18. — Seule, la ramification de type sectorial peut, par rotation, conduire à une disposition alternativement gauche et droite des rameaux favorisés. La même rotation (45°) avec le type hélicoïdal conduirait au schéma N° 4.

Vincetoxicum ne pourront jamais posséder à la fois des feuilles distiques et des rameaux + alternativement droits et gauches car des torsions trop complexes pour être vraisemblables devraient intervenir.

Or *Abronia* est une Nyctaginacée et la disposition foliaire fondamentale de cette famille est la décussation. Il n'y a qu'à observer un *Mirabilis* ou un *Oxybaphus* pour s'en rendre compte. Sur les tiges orthotropes de ces plantes, la ramification à régime rythmique est très nette mais d'un type purement sectorial, absolument identique à celui d'un *Cuphea*. Toutefois l'Anisophyllie est beaucoup moins nette et pour l'ensemble de la famille, elle ne se manifeste que dans certains genres (*Abronia* par exemple) mais en se calquant toujours sur la ramification.

D'autres végétaux présentant une ramification analogue avec pseudo-distichie sont les Euphorbes du groupe *Anisophyllum*.

Or l'opinion des morphologistes est unanime pour souligner l'origine sectoriale de cette ramification (fig. 19).

La torsion des entre-nœuds est d'ailleurs parfaitement visible chez certaines espèces (voir dans von Veh, fig. 43).



Fig. 19 A.

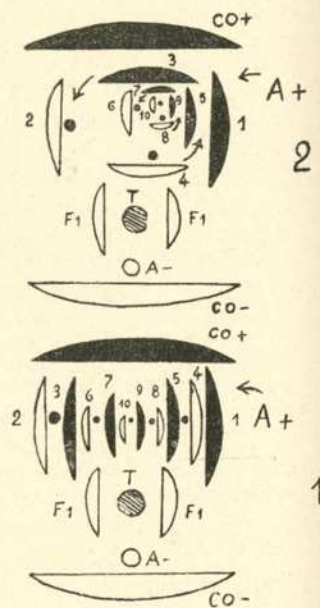


Fig. 19 B.

Fig. 19. — Ramification des *Euphorbes* du groupe *Antisophyllum*. A: allure d'un rameau légèrement étiolé d'*Euphorbia humifusa* Will. B: Diagrammes d'une plante entière. 1) *Diagramme réel*: les feuilles et les rameaux + () sont disposés en un plan (Pseudo-distichie). 2) *Diagramme théorique*: la disposition précédente ne peut se déduire que d'un type sectorial. (D'après Troll).

Remarque: après les 2 cotylédons (co + et co -) l'axe principal porte une seule paire de feuilles (F1) puis avorte (T). Immédiatement la croissance est reprise non par les bourgeons axillaires de F1 mais par ceux des cotylédons. Généralement un seul se développe avec force (A +). L'autre (A -), suivant les espèces reste dormant ou s'allonge en rameau—. La croissance de tous deux est alors sympodiale c'est-à-dire qu'après avoir produit 2 feuilles le rameau se termine par une inflorescence. Le bourgeon axillaire favorisé fournit alors l'axe de remplacement qui, à son tour, donne 2 feuilles et une inflorescence etc.

Bien plus, *Cuphea lanceolata* présente souvent cette disposition des rameaux sur un seul plan. La fig. 20 le montre clairement. Toutefois les feuilles ne sont pas parfaitement droites et gauches car la torsion des entre-nœuds n'est jamais suffisante.

2) Pour *Tribulus terrestris* la question ne peut être résolue par ce raisonnement à cause du manque de genres voisins faciles à étudier. Nous invoquerons donc pour cette plante une *deuxième raison*:

La notion d'Hélice foliaire telle que la définit Plantefol¹ ne s'applique qu'au fonctionnement continu d'un centre générateur situé dans un seul bourgeon terminal. Autrement dit

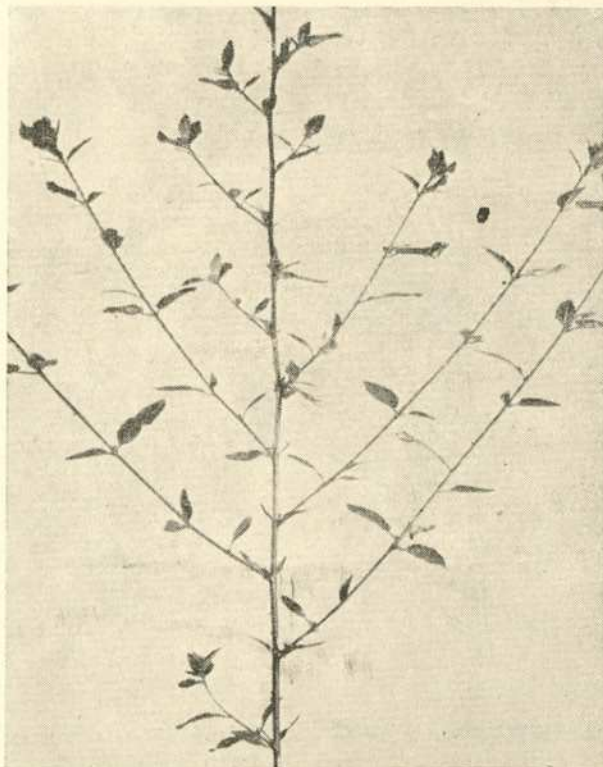


Fig. 20. — *Cuphea lanceolata* Ait: Une rotation amène les rameaux axillaires sur le même plan. Les feuilles, au contraire, modifient beaucoup moins leur position.

elle ne prend toute sa valeur que pour un monopode. Pour un sympode, en effet, il n'y a, à priori, aucune raison de penser qu'un bourgeon de remplacement, donc axillaire, engendre un

¹ Comme d'ailleurs la spirale unique de la théorie classique.

rameau à phyllotaxie identique à celui qui le précède. C'est peut être ce qui se passe parfois, mais la démonstration doit être faite pour chaque cas étudié.

Or *Tribulus terrestris* L., ainsi d'ailleurs qu'*Erodium moschatum*² L'Hérit., ne sont pas des monopodes mais des sympodes.

Comme le remarque Cuénod les feuilles de *Tribulus* sont d'abord alternes (partie monopodiale végétative) puis elles deviennent opposées en même temps que naît la 1ère fleur. Par la suite, à chaque noeud, on observe deux feuilles inégales et une fleur (fig. 21). L'observation est rendue plus délicate par l'avortement fréquent des premiers fruits qui tombent et disparaissent sans laisser de trace notable.

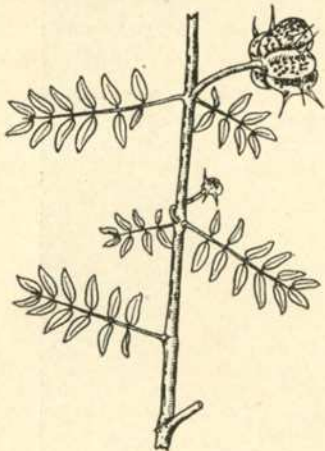


Fig. 21.

Fig. 21. — *Tribulus terrestris* L.: L'opposition foliaire débute avec la ramification sympodiale (1er fruit).

Fig. 22. — *Atropa belladonna* L.: rameau florifère: morphologie et diagramme.
 ■■■■ : feuilles + ● = fleurs.



Fig. 22.

Le fait que la première fleur engendre l'opposition sur des rameaux à feuilles primitivement alternes, est d'ailleurs bien connu: genre *Euphorbia*, nombreuses Solanées, inflorescences diverses etc.

² Voir la figure et la discussion dans Goebel (23) page 10 et fig. 4.

De plus la formation d'ébauches florales semble avoir une action importante sur la taille des feuilles voisines. Dans la littérature, on en trouve plusieurs cas bien décrits: tels sont les *Gardenia* du groupe des *Ternifoliae* observés par Wiesner à Buitenzorg (voir 56 et 57) et sur lesquels 1 feuille avorte à chaque verticille situé près d'une fleur. Plus près de nous les *Cornus*, *Symphoricarpus*, *Viburnum* présentent souvent, près de l'inflorescence terminale de leurs rameaux une paire anisophylle ("Herbstliche Anisophyllie" de Wiesner et Figdor).

Bien entendu il ne peut, dans ces cas, être question d'induction hélicoïdale!

Enfin, on peut rapprocher de ces exemples celui d'*Atropa Belladonna* L. sur lequel il n'est pas inutile de revenir: dans sa partie végétative un pied d'*Atropa* porte des feuilles alternes, mais dès la 1ère fleur, ces feuilles sont au contraire groupées par deux et chaque paire est anisophylle. Cependant il faut noter que les deux limbes ne sont pas opposés diamétralement à chaque noeud mais forment entre eux un angle de 90° environ (fig. 22).

Le passage de la disposition alterne à ce groupement si curieux est connu depuis longtemps et est considéré comme une des conséquences les plus fréquentes de la naissance d'un sympode:

les groupes de 2 feuilles opposées ne sont pas du même âge. En effet, sur ces rameaux, lorsque deux feuilles α et β se forment elles n'ont pas le même destin:

1) L'une (α) reste en place et donne naissance à un rameau axillaire faible.

2) L'autre (β) engendre un rameau vigoureux vertical destiné à remplacer l'axe principal après le développement de l'inflorescence. De plus, elle reste soudée à lui par son pétiole et par suite est déplacée vers le haut. Il se crée donc un entrenoeud entre elles et α qui normalement devrait être à son niveau.

3) Au niveau où β s'arrête naît le 2ème groupe α' et β' en même temps que l'axe issu de β se met à fleurs. Il s'établit alors entre α' et β' une distinction analogue à la précédente: α' reste en place et se trouve ainsi associé à β .

Comme elles ne se sont pas formées simultanément on ne peut comparer entre elles α' et β et c'est pourquoi Figdor a

créé pour un tel cas le nom de Fausse Anisophyllie. Nous ne croyons pas devoir l'imiter car α et β séparées dans l'espace, mais d'origine très voisine sont inégales.

La question n'est d'ailleurs pas fondamentale mais il est bien certain que nul ne peut chercher sur une telle plante une hélice de feuilles + et une hélice de feuilles —. La position ventrale des feuilles + et dorsale des feuilles — donne d'ailleurs parfaitement l'aspect d'un type sectorial (fig. 22: diagramme).

Nous avons déjà fait cette démonstration pour les Euphorbes du groupe *Anisophyllum* qui sont sympodiales dès la première paire de feuilles (voir légende de la fig. 19).

Ce qui est plus important c'est que les *Nyctaginacées* présentent aussi très fréquemment une ramification sympodiale.

Ainsi l'axe principal des *Mirabilis* et *Oxybaphus* avorte au dessus de la 1ère ou 2ème paire de feuilles, c'est-à-dire à l'endroit précis où débute de façon nette la ramification sectoriale. Donc, pas plus que pour *Tribulus*, on ne saurait, pour ces plantes, parler d'hélices foliaires continues!

En conclusion, nous nous croyons autorisés à rejeter les conclusions de Cuénod.

1) Parce que les plantes qu'il étudie sont des sympodes.

2) Parce que, même si on pouvait démontrer que la notion de sympode n'influence pas leurs tendances générales morphologiques, leur type n'est nullement hélicoïdal mais sectorial.

Ceci posé, nous devons reconnaître le curieux parallélisme morphologique qui existe entre un *Cuphea* (dont depuis Wicherura et Koehne la croissance monopodiale est admise par tous) et un *Mirabilis*.

La valeur du Sympode nous apparaît ici comme tout à fait secondaire et n'empêche nullement l'allure générale de se réaliser.

Cette question mérite, à notre avis, une étude plus détaillée, mais il est évident qu'elle enlève beaucoup de poids à notre premier argument sans toutefois changer la nature de notre conclusion car la deuxième raison prend alors sa portée maximum.

Devons-nous donc exclure d'une façon rigoureuse la possibilité d'existence d'une Anisophyllie hélicoïdale?

Certes non! La réalité des hélices multiples nous semble trop évidente pour que nous n'espérions pas des observations con-

cluantes. Nous nous contentons, pour l'instant, de remarquer que, parmi les cas étudiés, aucun ne présente ce type.

Nous pouvons peut-être, d'ailleurs, entrevoir une raison de cette rareté: l'étude de *Cuphea lanceolata* nous a montré que les feuilles réagissent beaucoup plus tardivement que les bourgeons au plagiotropisme. Or un autre *Cuphea*, *C. procumbens* Cav. montre la même tendance, mais si forte que toute anisophyllie a pratiquement disparu de la tige principale. Le type de ramification demeure cependant toujours le même.

Une différence de taille des limbes semble donc beaucoup plus difficile à réaliser qu'une différence de développement de bourgeons. Or, il est possible que, dans le type hélicoïdal, la différence physiologique entre les deux hélices soit trop faible pour créer une Anisophyllie alors qu'elle permettrait, au contraire, une ramification à régime rythmique.

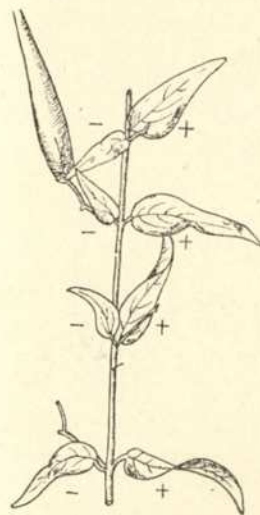


Fig. 23 A.

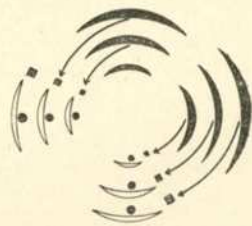


Fig. 23 B.

Fig. 23. — Rameau florifère de *Vincetoxicum officinale* (disposition sectoriale des inflorescences et de l'anisophyllie).

Nous ne voulons cependant pas exagérer la valeur de cette idée: en effet les végétaux à ramification hélicoïdale peuvent, dans certains cas, présenter le type sectorial sur certaines parties. Or, l'apparition de ce type conduit presque toujours à la

naissance de l'Anisophyllie qui y est habituellement liée. Et cependant la différence de taille entre les rameaux n'est jamais plus importante que sur la partie hélicoïdale.

Mais sommes-nous en droit de comparer les deux phénomènes? Il faudrait pour cela qu'ils soient moins profondément différents! Donnons cependant un exemple:

Nous avons cité *Vincetoxicum officinale* Moench. comme l'une des plantes types à ramification hélicoïdale. Or, dès la première inflorescence sans qu'aucun changement semble affecter la forme générale de la plante, le mode varie: les bourgeons + et les fleurs sont maintenant situés sur 2 orthostiques perpendiculaires.

Un peu plus haut, les feuilles montrent une Anisophyllie du même type. Cette inégalité foliaire a donc attendu pour se manifester qu'un secteur favorisé se substitue à l'hélice¹ (fig. 23 et 24).

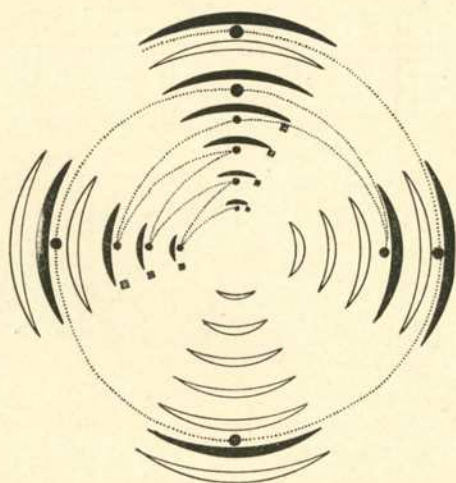


Fig. 24. — Diagramme d'une pousse de *Vincetoxicum officinale*: passage du type hélicoïdal au type sectoral de ramification. Naissance de l'Anisophyllie avec la 1ère inflorescence.
● = bourgeons + ■ = inflorescences

¹ Nous présentons d'ailleurs ce fait d'une façon quelque peu schématique: en effet la ramification de la partie fertile (anthocladié) est-elle sympodiale ou monopodiale? Nul, à notre connaissance, n'a encore répondu définitivement à cette question.

Nous optons cependant, à l'opposé de Goebel, pour le monopode à cause du fait suivant: sur plusieurs plantes nous avons observé trois feuilles sur plu-

Une telle observation nous amène naturellement à penser que l'Anisophyllie ne possède de liens étroits qu'avec une ramification dorsiventrals. Nous ne pouvons donc qu'approuver Troll lorsqu'il a tendance à ne voir en elle qu'une manifestation d'une dorsiventralité de l'axe.

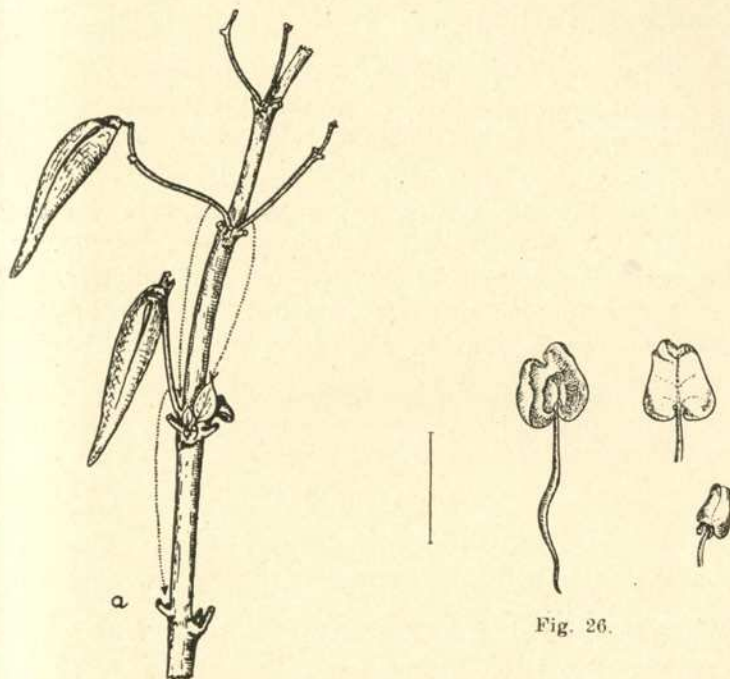


Fig. 25.

Fig. 25. — *Vincetoxicum officinale*: pousse téatologique. L'apparition d'un verticille de 3 feuilles amène à l'entre-noeud supérieur la sortie de 2 inflorescences (dédoublment de l'ébauche foliaire dont le bourgeon axillaire se transforme en organes fertiles). Le même phénomène se répète au noeud supérieur. Au contraire la feuille (a), non dédoublée, ne donne qu'une inflorescence. La concaulescence comme précédemment, provoque sa sortie au noeud supérieur.

Une telle morphologie est très difficile à expliquer si on considère l'ensemble comme un sympode.

Fig. 26. — *Hibiscus Syriacus* L. Anisocotylie.

sieurs noeuds de l'anthocladié. Or, en tenant compte d'une concaulescence identique à celle de *Cuphea*, cette division d'une des hélices foliaires coïncidait exactement avec l'apparition d'une deuxième inflorescence (fig. 25).

Soul, un bourgeon axillaire se dédoublant en même temps qu'une ébauche foliaire peut, à notre avis, conduire à ce résultat. Si l'inflorescence était terminale elle devrait, au contraire, rester unique.

Toutefois, nous le répétons, l'idée d'une Anisophyllie héliocidale nous semble toute naturelle et nous souhaitons que de prochaines recherches puissent la mettre en évidence de façon indubitable.

Il existe d'ailleurs un phénomène qui peut fort bien lui être lié: c'est l'*Anisocotylie*. (fig. 26).

Connue depuis longtemps (voir Figdor 1909) elle n'est pourtant jamais citée comme exemple d'anisophyllie: en effet, presque toujours, les feuilles cotylédonaire sont les seules à être inégales sur la plante. Cependant le nombre des espèces anisocotyles est très grand et leur répartition systématique englobe de nombreuses familles de dicotylédones (voir Figdor 1909). Cette inégalité peut, dans bien des cas, être l'*indice d'un dualisme dans les propriétés morphogènes de la plante*. Le développement des cotylédons est, en effet, particulier et, notamment, beaucoup plus lent que celui des feuilles banales. Il y aurait donc place pour la réalisation de faibles différences morphogénétiques.

BIBLIOGRAFIA

1. BERGE, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Bryophyllum calycinum* Zürich 1877.
2. BOSCHART, *Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie*. *Flora*, 103, 1911.
3. — *Über die Frage der Anisophyllie*. *Ber. Deutsch. bot. Ges.* 40, 1912.
4. CUENOD, A., *Sur la phyllotaxie des Géraniacées*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, Juin 1944.
5. — *Anisophyllie et Diphylomie*. *Bull. Soc. Bot. de France*, 93, 1946.
6. DOSTÁL, R., *Etude sur l'Anisophyllie latérale dans le Scrophularia nodosa*. *Publ. Haute Ecole Vétérinaire Brunn*, 1, 1922.
7. FIGDOR, W., *Über die Ursachen der Anisophyllie*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.* 15, 1897 (Generalversammlungsheft).
8. — *Über Regeneration bei Monophyllea Horsfieldii R. Br.* - *österreich. bot. Zeitschr.*, 1903.
9. — *Über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Anisophyllie*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 22, 1904.
10. — *Über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Samen einiger Gesneriacéen*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 25, 1907.
11. — *même question dans Jahrb. f. wiss. Bot.* 44, 1907.
12. — *Die Erscheinung der Anisophyllie*. Leipzig und Wien, 1909.

13. — *Das Anisophylliephaenomen bei Vertretern des Genus Strobilanthes Blume*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 39, 1911.
14. — *Zu den Untersuchungen über das Anisophyllie-Phaenomen*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 40, 1912.
15. FRANCK, B., *Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzenteile*. *Bot. Ztg.*, 26, 1868.
16. — *Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation*. Leipzig, 1870.
17. — *Über den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige der Thuya occidentalis*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 9, 1873.
18. FRITSCH, K., *Die Keimung der Gesneriacéen mit besonderer Berücksichtigung von Streptocarpus, nebst vergleichenden Studien über die Morphologie dieser Familie*. Fischer, Jena, 1904.
19. GENTNER, G., *Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie*. *Flora*, 99, 1909.
20. GOEBEL, K., *Über die Verzweigung dorsiventraler Sprossen*. *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, 2, 1882, Leipzig.
21. — *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes*. *Bot. Ztg.*, 38 1880.
22. — *Organographie der Pflanzen*, 3. Aufl., 1. Teil. Fischer, Jena, 1928.
23. — *Blütenbildung und Sprossgestaltung*. Fischer, Jena, 1931.
24. GLUZ O., *Écades expérimentales sur la spirographie des Caryophyllacées et des Rubiacées*. *Publ. biologiques de l'École des Hautes études vétérinaires*. Brunn, 4, 7 1925.
25. GRESSNER, *Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen*. *Bot. Ztg.*, 32, 1874.
26. HEGELMAIER, *Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung Dikotyledoner Keime*. Stuttgart, 1878.
27. — *Zur Morphologie der Gattung Lycopodium* - *Bot. Ztg.*, 30, 1872.
28. HOFMEISTER, W., *Allgemeine Morphologie der Gewächse*. *Handb. d. physiol. Bot.*, 1, 405, Leipzig 1868.
29. HOLTHUSEN, K., *Untersuchungen über das Vorkommen und den Zustand der Achselknospen bei den höheren Pflanzen*. *Planta*, 30, 1940.
30. KOEHNE, E., *Monographie der Lythraceen*. *Engler's Bot. Jahrb.*, 1, (1880) à 4, (1883) et 7 (1885).
31. KOLDRUP, ROSENVIINGE, *Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire dorsiventrals des plantes*. *Rev. Génér. de Bot.*, 1, 1889.
32. KNY, *Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen*. Berlin, 1882.
33. — *Über die Bedeutung der Florideen in morphologischer und histologischer Beziehung und den Einfluss der Schwerkraft auf die Coniferenblätter*. *Bot. Ztg.*, 31, 1873.
34. MASSART, J., *Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrals*. *Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sci., Série 2-5*, 1924.
35. — *Eléments de Biologie générale et de Botanique*, Bruxelles, 1921.
36. NORDHAUSEN, M., *Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie*. *Jahrb. wiss. Bot.*, 37, 1902.

37. PILGER, *Über Verzweigung und Blütenstands-bildung bei den Holzgewächsen*. *Bibl. Botanica*, H. 90, 1922.
38. PLANTEPOL, *Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle*. *Ann. Sci. Nat. Bot. XIe Série*, 7, 1946 et 8, 1947.
39. — *Hélices foliaires, Point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. La notion d'anneau initial*. *Rev. gén. Bot.*, 54, 1947.
40. — *Une théorie Phyllotaxique nouvelle: Hélices foliaires multiples et contiguïté*. *Rev. Scientifique* N° 3270, 6, 1947, 342-356.
41. RACIBORSKI, M., *Über die Verzweigung*. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 17, 1901.
42. SANDT, *Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen*. *Flora*, 114, 1921.
43. — *Zur Kenntnis der Beiknospen*. *Bot. Abh. herausg. von Goebel. Heft 7*, Jena 1925.
44. SCHOUTE, *Über Caryophyllaceen-Dekussation*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 50, 1932.
45. SNOW, R., *Plagiotropism and correlative inhibition*. *New Phytol.*, 1944.
46. THELLUNG, A., *Die in Europa bis jetzt beobachteten Euphorbia-Arten der Sektion Anisophyllum*. *Bull. Herbar. Boissier*, 2e série, 7, 1907.
47. TROLL, W., *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band*. Berlin, 1937.
48. VEH, VON R., *Beitrag zur Kenntnis der Anisophyllum-Euphorbiaceen und einige vergleichende und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen über die Drüse des Cythiums*. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 38, 131, 1928.
49. WAGNER, A., *Entwicklungsänderungen an Keimpflanzen, ein Beitrag zur experimentellen Morphologie und Pathologie*. *Anz. Ksl. Ak. Wiss. Wien*, 53, 1916.
50. WEDDELL, H. A., *Monographie de la famille des Urticées*. Paris 1856.
51. WEISS, A., *Zur Kenntnis der Anisophyllie von Acer platanoides*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 13, 1895.
52. WICHURA, M., *Die Polarität der Knospen und Blätter*. *Flora*, 27, 1. Teil 1844.
53. — *Beiträge zur Lehre von Blatt- und Knospenstellung*. *Flora*, 29, Teil, 1846.
54. WIESNER, J., *Vorläufige Mitteilung über die Erscheinung der Ezotrophie*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 10, 1892.
55. — *Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter*. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem. - naturw. Kl.* 58, 1868, Abt. 1.
56. — *Beobachtungen über die Anisophyllie einiger tropischer Gewächse*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 12, 1894. (Generalversammlungsheft).
57. — *Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg: Beobachtungen über die Anisophyllie tropischer Gewächse*. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem. naturw. Kl.* 103, 1894, Abt. 1.
58. — *Über Trophiceen nebst Bemerkungen über Anisophyllie*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 13, 1895.
59. — *Regulierung der Zweigrichtung durch "variable Epinastie"*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 20, 1902.
60. — *Über die Beziehung der Stellungsverhältnisse der Laubblätter zur Beleuchtung*. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.* 20, 1902. (Generalversammlungsheft).

61. — *Über ontogenetisch-phylogenetische Parallelerscheinungen mit Haupt-rücksicht auf Anisophyllie*. *Verhandlungen der K. K. zoologisch-botanischen Ges. in Wien*, 1903.
62. — *Über korrelative Transpiration mit Haupt-rücksicht auf Anisophyllie und Phototrophie*. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem. naturw.* 114, 1905, Abt. 1.
63. WINKLER, H., *Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg*. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*. 20, 1906 (6, de la 2ème série).
64. WYDLER, H., *Über symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen*. *Flora*. 34. 1. Teil, 1851.
65. — *Über asymmetrische Blätter und ihre Beziehung zur Symmetrie der Pflanze*. *Flora*, 40, 1857.
66. — *Morphologische Mitteilungen*. *Bot. Ztg.*, 1, 1843; 2, 1844; et *Flora* 46, 1863.
67. — *Morphologische Notizen*. *Flora*, 37, 1. Teil, 1854; 39, 1. Teil, 1856.
68. — *Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse*. *Gentianeae. Flora*, 43, 1860.
69. ZIEGLER, A., *Beiträge zur Kenntnis des Androceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen*. *Bot. Arch.*, 9, 1925.

(Presentado al II Congreso Sudamericano de Botánica, Sección Anatomía y Morfología Vegetal, en la sesión del 14 de octubre de 1948).