

Modèles mathématiques de structures chez les végétaux

P. FRANQUIN.

II - Relations de structure *

Les modèles. La vérification

RÉSUMÉ

Il résultait de la première partie de cette étude que chez des espèces à feuillage alterne pourvues de deux hélices foliaires, les nœuds de la plante composent deux ensembles équivalents, chacun lié au système constitué, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des hélices. Chacun de ces ensembles se répartit lui-même en un nombre identique de sous-ensembles de nœuds « homologues » (synchrones et/ou équidistants : en même situation physiologique). Cette structure, la plante la construit sur le modèle d'un triangle de Pascal dont les suites horizontales (développements de la formule du binôme) sont ces mêmes ensembles de nœuds homologues, les suites verticales étant les sous-ensembles de nœuds pris par ordre de ramification. Les intersections de ces sous-ensembles verticaux et horizontaux donnent les effectifs de nœuds produits de façon synchrone dans chaque ordre de ramification.

La connaissance des accroissements du nombre de sous-ensembles de nœuds homologues et du nombre de nœuds dans chaque sous-ensemble, en fonction du rang n_1 des nœuds successifs de la tige principale et compte tenu des déviations spécifiques par rapport au triangle de Pascal, a conduit à l'établissement de formules de récurrence. Ces formules ne sont cependant que des intermédiaires permettant de passer de la figuration géométrique d'une structure à son expression algébrique ou « relation de structure », qui est un modèle mathématique de la « production de nombre » des organes de la plante. Cette deuxième partie se termine par une vérification de la

validité de tels modèles, par comparaison avec des données d'observation.

ABSTRACT

The first part of this study showed that, in the alternate foliage species with two foliar helices, the nodes compose two equivalent sets, each one linked, through successive ramification orders, to the system made up by one of the helices. Each one of these sets subdivides itself into an identical number of subsets of nodes that are « homologous » (synchronous and/or equidistant, i.e. in the same physiological state). The plant builds this structure according of the pattern of Pascal's triangle in which the horizontal series (i.e. developments of the binome formula) are those very subsets of homologous nodes, the vertical series being the subsets of nodes taken in ramification order. The intersection of these horizontal and vertical subsets give the number of nodes produced in a synchronous manner in each ramification order.

The knowledge of the increase in the number of subsets of homologous nodes and of the number of nodes in each subset, depending on rank n_1 of the successive nodes of the main stem — and taking also into account the specific deviations in relation to Pascal's triangle — led to the working out of recurrent formulae. These formulae, however, are only media allowing one to pass from geometric representation of one structure to its algebraic expression or « structure relationship » which is a mathematical pattern of the « number production » of the plant organs. The second part of the study ends with the test of the goodness of fit of such patterns to observation data.

1. LES MODÈLES.

Que la notion de modèle mathématique soit devenue usuelle ne dispense pas de préciser celles des caracté-

¹ La première partie est parue dans le n° 14 des cahiers ORSTOM, série Biologie: 77-125.

ristiques de tels modèles qui sont spécifiques de l'objectif de recherche.

Même au plan général, d'ailleurs, il n'est pas inutile de rappeler qu'on ne saurait considérer comme un « modèle » proprement dit, car il ne pourrait jouer alors le rôle d'un terme de référence, un simple ajustement de fonction à des données observées. Sans doute l'hypothèse, fondée sur des considérations théoriques inspirées par l'observation, implique-t-elle le choix d'une fonction, classique ou non, mais celle-ci ne constituera un modèle de référence que si ses paramètres sont *donnés a priori*, c'est-à-dire fixés *numériquement* par la théorie, ainsi qu'on le verra, et non pas calculés à partir de données d'observation, par les moindres carrés par exemple. Elle pourra dès lors servir à la prévision, au contrôle et, plus généralement, de référentiel dont s'écarteront justement plus ou moins les situations observées.

Pour cette autre caractéristique de tout modèle mathématique d'être une représentation des relations d'interdépendance entre les divers éléments ou parties d'un système, elle correspond parfaitement à la définition donnée de la « structure » dans l'introduction de cette étude : « relations entre les éléments d'un ensemble ».

Il dépendra ensuite des exigences du but visé que le modèle s'efforce ou non de rendre compte de *tout* le système. On peut avoir intérêt comme ici, pour commencer, à le construire en vue d'un objectif limité. Une limite de complexité pourra notamment être imposée par le critère d'utilité, un modèle devant rester assez simple pour servir. Dans le cas présent, il représentera l'accroissement « de nombre » des organes de la plante mais non pas aussi l'accroissement « de masse » (ce qui néanmoins sera envisagé ultérieurement). Cet accroissement de nombre pourra même n'être considéré que dans l'appareil végétatif ou dans l'appareil reproducteur, avant que d'introduire une complication tenant compte des relations entre ces deux appareils.

Dans un autre domaine de complexité, les modèles ne seront d'abord (dans ce chapitre), en tant que représentant une organisation interne au végétal, que des figurations structurelles *statiques*. Dans un développement ultérieur, ces modèles deviendront *cinétiques*, parce que fonction du temps, puis *dynamiques* sous l'action de l'éclairement, de la température, etc. De purement descriptifs, ils pourront alors prétendre à devenir explicatifs, en tendant à montrer non seulement comment mais pourquoi les systèmes qu'ils simulent fonctionnent.

Quant au langage mathématique utilisé, il dépendra lui aussi de l'objectif, conduisant éventuellement à des modèles différents d'un même système. C'est ainsi

que pour une application à l'étude des rythmes de production des organes, qui s'insère dans celle des rythmes biologiques, les modèles présents pourraient encore être écrits dans le système trigonométrique, qui pourrait aussi se montrer bien adapté à la construction de modèles incorporant l'accroissement de masse.

Enfin, comme déjà vu plus avant, le développement de la structure d'une plante peut être vu soit *dans l'espace*, soit *dans le temps* (qui contribue notamment à déterminer les conditions de fructification), aboutissant encore à des modèles différents d'un même système.

1.1. MODÈLES DANS L'ESPACE.

Dans l'espace, le modèle fondamental, qui simulerait le développement, à partir d'un premier nœud quelconque de la tige séminale, de *tous les bourgeons axillaires de tous les rameaux* d'une plante, dans tous les ordres de ramification¹ r_k , est le triangle de Pascal au sens strict (fig. 21 et 34 a), où chaque suite verticale, déduite de la précédente, est décalée d'un rang par rapport à elle.

Ces suites verticales, on l'a vu — constituent les ordres de ramification r_k . Dans la figure 34 a, les suites $r_0, r_1, r_2 \dots$ dénombrent *non cumulativement* les nœuds produits respectivement par la tige séminale r_0 , les rameaux primaires r_1 , les rameaux secondaires r_2 , etc. aux niveaux successifs ou rangs n_i de la tige séminale.

Les dénombrements de nœuds peuvent être effectués *de façon cumulative*, ce qui donne les résultats de la figure 34 b : relativement à la figure 34 a, les suites sont évidemment déplacées d'un ordre vers la gauche et d'un rang vers le bas, la suite : 1 1 1 1 ... disparaissant. Le total marginal (somme des lignes) croît alors deux fois plus vite (à une unité près par défaut) en 34 b qu'en 34 a.

Si, d'autre part, on considère, *non cumulativement*, non plus les nœuds mais le nombre des *rameaux* qui les produisent, les suites verticales se trouvent au contraire, relativement à 34 a, déplacées d'un ordre de ramification vers la droite et d'un rang vers le haut, le total marginal augmentant alors, à rang égal, deux fois moins vite (fig. 34 c).

Enfin, le dénombrement cumulatif des rameaux (fig. 34 d) ramène d'un ordre vers la gauche et d'un rang vers le bas, c'est-à-dire à la situation 34 a. Quel

¹ Pour raison évidente de simplicité dans le maniement des indices, on notera désormais les ordres de ramification : r_0, r_1, r_2 , etc., et non plus, comme les botanistes : $r, r + 1, r + 2$, etc.

(a) - Noeuds non cumulés

r	0	1	2	...	TOTAL
n					2^{n-1}
12	1	11	55	...	2048
11	1	10	45	...	1024
10	1	9	36	...	512
09	1	8	28	...	256
08	1	7	21	...	128
07	1	6	15	...	64
06	1	5	10	..	32
05	1	4	6	..	16
04	1	3	3	.	8
03	1	2	1		4
02	1	1			2
01	1				1

$$s_{u_n}^r = \frac{1}{r!} (n-1)(n-2) \dots (n-r)$$

(c) - Rameaux non cumulés

r	0	1	2	...	TOTAL
n					2^{n-2}
12		1	10	...	1024
11		1	9	...	512
10		1	8	...	256
09		1	7	...	128
08		1	6	...	64
07		1	5	...	32
06		1	4	..	16
05		1	3	..	8
04		1	2	.	4
03		1	1		2
02		1			1
01		1			1

$$s_{v_n}^r = \frac{1}{(r-1)!} (n-2)(n-3) \dots (n-r)$$

(b) - Noeuds cumulés

r	0	1	2	...	TOTAL
n					$2^n - 1$
12	12	66	220	...	4095
11	11	55	165	...	2047
10	10	45	120	...	1023
09	9	36	84	...	511
08	8	28	56	...	255
07	7	21	35	...	127
06	6	15	20	..	63
05	5	10	10	..	31
04	4	6	4	.	15
03	3	3	1		7
02	2	1			3
01	1				1

$$s_{u_n}^r = \frac{1}{(r+1)!} n(n-1)(n-2) \dots (n-r)$$

(d) - Rameaux cumulés

r	0	1	2	...	TOTAL
n					$2^n - 1$
12	1	11	55	...	2048
11	1	10	45	...	1024
10	1	9	36	...	512
09	1	8	28	...	256
08	1	7	21	...	128
07	1	6	15	...	64
06	1	5	10	..	32
05	1	4	6	..	16
04	1	3	3	.	8
03	1	2	1		4
02	1	1			2
01	1				1

$$s_{v_n}^r = \frac{1}{r!} (n-1)(n-2) \dots (n-r)$$

Fig. 34¹. — Structures spatiales fondamentales. Rang du nœud de la tige séminale : $n = 01, 02, 03 \dots$ Ordre de ramification : $r = 0, 1, 2, 3 \dots$ Les totaux marginaux sont ceux des lignes (effectifs des nœuds équidistants dans chaque ordre de ramification).

¹ Les numéros de figures font suite aux illustrations parues dans la première partie.

que soit le caractère considéré : nombre, cumulé ou non, de nœuds ou de rameaux, on a toujours affaire à un triangle de Pascal, mais diversement disposé par rapport aux ordres de ramification r_k et aux rangs n_i de la tige séminale. Cette circonstance permet de passer directement, sans l'intermédiaire des formules de récurrence, des suites verticales r_k aux relations de structure spatiale. Soit en effet r_k ($k = 0, 1, 2 \dots$) la colonne et n_i ($i = 1, 2, 3 \dots$) la ligne dans un triangle de Pascal : toute combinaison C_{ik} a pour valeur :

$$C_{ik} = \frac{1}{k!} (i-1) (i-2) \dots (i-k)$$

Mais substituant le symbole à son indice, c'est-à-dire faisant : $r = k$ et $n = i$ (avec $r = 0, 1, 2 \dots$ et $n = 1, 2, 3 \dots$ nœuds sur la tige séminale), on écrira plus concrètement :

$$C_n^r = \frac{1}{r!} (n-1) (n-2) \dots (n-r)$$

Soit alors, avec s en exposant à gauche pour « spatial » : $^s u$ et $^s U$ les quantités de nœuds non cumulées et cumulées et $^s v$ et $^s V$ les quantités de rameaux non cumulées et cumulées : on aura pour chacune des figures 34 (a, b, c et d), compte tenu de la position du triangle de Pascal par rapport aux ordres de ramification et aux nœuds de la tige séminale :

$$^s u_n^r = \frac{1}{r!} (n-1) (n-2) \dots (n-r)$$

$$^s U_n^r = \frac{1}{(r+1)!} n (n-1) (n-2) \dots (n-r)$$

$$^s v_n^r = \frac{1}{(r-1)!} (n-2) (n-3) \dots (n-r)$$

$$^s V_n^r = \frac{1}{r!} (n-1) (n-2) \dots (n-r)$$

Appliquant maintenant ces formules générales aux suites $r_0, r_1, r_2, r_3 \dots$ des figures 34 a, b, c, d, on obtient pour chacune de ces suites les expressions :

s
 u
 i
 t
 e

Nœuds non cumulés 34 a

$$r_0 : ^s u_n^0 = 1$$

$$r_1 : ^s u_n^1 = \frac{1}{1!} (n-1) = n-1$$

$$r_2 : ^s u_n^2 = \frac{1}{2!} (n-1) (n-2) = \frac{n^2 - 3n + 2}{2}$$

$$r_3 : ^s u_n^3 = \frac{1}{3!} (n-1) (n-2) (n-3) = \frac{n^3 - 6n^2 + 11n - 6}{3}$$

Nœuds cumulés 34 b

$$r_0 : ^s U_n^0 = n$$

$$r_1 : ^s U_n^1 = \frac{1}{2!} n (n-1) = \frac{n^2 - n}{2}$$

$$r_2 : ^s U_n^2 = \frac{1}{3!} n (n-1) (n-2) = \frac{n^3 - 3n^2 + 2n}{6}$$

$$r_3 : ^s U_n^3 = \frac{1}{4!} n (n-1) (n-2) (n-3) = \frac{n^4 - 6n^3 + 11n^2 - 6n}{24}$$

Rameaux non cumulés 34 c

$$r_0 : ^s v_n^0 = \text{inexistant}$$

$$r_1 : ^s v_n^1 = 1$$

$$r_2 : ^s v_n^2 = \frac{1}{1!} (n-2) = n-2$$

$$r_3 : ^s v_n^3 = \frac{1}{2!} (n-2) (n-3) = \frac{n^2 - 5n + 6}{2}$$

Rameaux cumulés 34 d

Mêmes relations pour les $^s V_n^r$ que pour les $^s u_n^r$ (fig. 34 a).

Il est possible de retrouver ces mêmes modèles fondamentaux de structures spatiales par l'intermédiaire des formules de récurrence (démarche — on le verra — surtout utile pour la formulation des modèles temporels). Par exemple, la suite r_2 de la figure 34 a s'écrit (on abandonnera durant le calcul les exposants s et r), en remarquant que $m = n-2$:

$$u_{m+1} = u_m + m + 1$$

ou bien :

$$u_{m+1} - u_m = m + 1 \quad (1)$$

avec $u_1 = 1$

La solution générale de l'équation (1) est la somme d'une solution particulière de (1) et de la solution générale de : $u_{m+1} - u_m = 0$, solution qui est

$$u_m = \text{constante, soit } d$$

La solution particulière de (1) est de la forme :

$$u_m = am^2 + bm + c \quad (2)$$

En substituant dans (1) la valeur de u_m dans (2), il vient :

$$a(m+1)^2 + b(m+1) + c - am^2 - bm - c = 2am + a + b$$

expression qui doit être identique à $m+1$, ce qui se trouve vérifié pour $a = 1/2$ et $b = 1/2$, d'où :

$$u_m = \frac{m(m+1)}{2} + d$$

Mais pour $u_1 = 1$, cette relation devient :

$$1 = 2/2 + d,$$

d'où :

$$d = 0$$

et donc :

$$u_m = \frac{m(m+1)}{2}$$

Finalement, puisque $m = n - 2$, on retrouve bien :

$$s_{u_n}^2 = \frac{n^2 - 3n + 2}{2}$$

Ces modèles fondamentaux dérivés de la figure 34 permettent de calculer l'accroissement théorique, cumulé ou non, des nœuds ou des rameaux dans chaque ordre de ramification r_k , à tout niveau n_1 de la tige séminale. Quant à l'accroissement global (dans l'ensemble des ordres de ramification), représenté dans la colonne marginale qui totalise les lignes n_1 (fig. 34), il est donné simplement par les relations suivantes (avec g en exposant pour « global ») :

Nœuds non cumulés

$$s_{u_n}^g = 2^{n-1}$$

Nœuds cumulés

$$s_{u_n}^g = 2^n - 1$$

Rameaux non cumulés

$$s_{v_n}^g = 2^{n-2}$$

Rameaux cumulés

$$s_{v_n}^g = 2^{n-1}$$

En fait, on a vu (fig. 27) que par suite d'un décalage de rang entre un nœud quelconque n_1 d'une tige et sa double-oblique synchrone n_{1-2} , un déficit temporaire affecte les rangs supérieurs de la suite marginale globale, ainsi que le montre la figure 35 pour des nœuds non cumulés ou des rameaux cumulés. Chaque colonne de cette figure représente globalement la plante aux niveaux successifs n_1 à n_{17} de la tige séminale, telle qu'elle est vue réellement par l'observateur avec sa structure spatiale progressivement de plus en plus déficitaire (le déficit augmentant à chaque nouvel ordre de ramification) en raison de l'interférence de la structure temporelle.

1.2. MODÈLES DANS LE TEMPS.

Comme il a été évoqué dans l'introduction puis montré dans la deuxième partie de cette étude (L'interprétation, fig. 14, 16 b, 24, 26, 29... notamment), un végétal présente en effet une structure temporelle tout comme il a une structure spatiale. Cette abstraction peut être concrétisée simplement, par exemple, par la périodicité de production des organes de la plante (entrecœurs, feuilles...), par le passage de l'état végétatif à l'état reproducteur, etc. Les relations de structures temporelles sont évidemment aussi mathématisables.

On s'est limité, jusqu'ici, à considérer le « temps » non de façon absolue mais relative, l'assimilant à la succession de formation des nœuds de la tige séminale et faisant appel à la notion de synchronisme (des nœuds).

Cette assimilation provisoire de l'axe des temps de la structure temporelle à l'axe vertical de la structure spatiale ne permet pourtant pas de donner de ces deux structures une même formulation mathématique, en raison du décalage (déphase dans le système trigonométrique) des origines spatiale et temporelle des structures rapportées à cet axe.

Comme on vient encore de le rappeler, en effet, on constate que chez le riz, par exemple (et vraisemblablement chez l'arachide et le cotonnier, mais sans qu'il soit pour l'instant possible de l'affirmer), toute oblique reliant des nœuds synchrones est elle-même

[illegible]

Fig. 35. — Structure spatiale globale des nœuds successifs : 01, 02, 03 ... de la tige séminale. L'interférence de la structure temporelle fait qu'il y a un déficit de nœuds (effectifs inscrits au-dessus de la droite transversale), qui se comble progressivement (effectifs inscrits au-dessous de la droite), relativement à la structure spatiale fondamentale caractérisée par la formule de récurrence : $u_{m+1}^g = 2 u_m^g$.

synchrone, en représentation spatiale (fig. 23), non du nœud n_i de la tige-mère qu'elle recoupe, mais du nœud n_{i+2} .

Soit alors n_1, n_2, n_3, n_4 les premiers nœuds de l'axe séminal : tandis que l'origine de la structure spatiale rapportée à cet axe sera n_2 (l'oblique à 45° passant par le premier nœud du premier rameau primaire, issu de n_1 , recoupant n_2), l'origine temporelle sera $n_{2+2} = n_4$, ce premier nœud du premier rameau primaire étant synchrone de n_4 (fig. 24). Pour les mêmes raisons, ce décalage augmente de deux rangs à l'appar-

rition de chaque nouvel ordre de ramification.

Il en résulte — on l'a déjà vu — que les structures *fondamentales*, c'est-à-dire relatives à un végétal développant théoriquement, à compter d'un nœud quelconque n_1 de la tige séminale, tous les bourgeons axillaires de tous les rameaux, se présenteraient comme sur les figures 23 et 34 a pour la structure *spatiale* et comme sur la figure 36 a pour la structure *temporelle*, concernant les *nœuds non cumulés*. Les figures 36 b, c et d représentent respectivement, comme sur les figures 34 b, c et d pour les structures spatiales, les

(a) - Noeuds non cumulés							(b) - Noeuds cumulés						
r	0	1	2	...	TOTAL		r	0	1	2	...	TOTAL	
n							n						
12	1	9	28	...	89		12	12	45	84	...	233	
11	1	8	21	...	55		11	11	36	56	...	144	
10	1	7	15	...	34		10	10	28	35	...	89	
09	1	6	10	..	21		09	9	21	20	..	55	
08	1	5	6	.	13		08	8	15	10	.	34	
07	1	4	3		8		07	7	10	4		21	
06	1	3	1		5		06	6	6	1		13	
05	1	2			3		05	5	3			8	
04	1	1			2		04	4	1			5	
03	1				1		03	3				3	
02	1				1		02	2				2	
01	1				1		01	1				1	

$$t_{u_n}^r = \frac{1}{r!} (n-2-r)(n-3-r) \dots (n-1-2r)$$

$$t_{u_n}^r = \frac{1}{(r+1)!} (n-1-r)(n-2-r) \dots (n-1-2r)$$

(c) - Rameaux non cumulés							(d) - Rameaux cumulés						
r	0	1	2	...	TOTAL		r	0	1	2	...	TOTAL	
n							n						
12		1	7	...	34		12	1	9	28	...	89	
11		1	6	...	21		11	1	8	21	...	55	
10		1	5	...	13		10	1	7	15	...	34	
09		1	4	...	8		09	1	6	10	...	21	
08		1	3	..	5		08	1	5	6	..	13	
07		1	2	.	3		07	1	4	3	.	8	
06		1	1		2		06	1	3	1		5	
05		1			1		05	1	2			3	
04		1			1		04	1	1			2	
03							03	1				1	
02							02	1				1	
01	1				1		01	1				1	

$$t_{v_n}^r = \frac{1}{(r-1)!} (n-3-r)(n-4-r) \dots (n-1-2r)$$

$$t_{v_n}^r = \frac{1}{r!} (n-2-r)(n-3-r) \dots (n-1-2r)$$

Fig. 36. — Structures temporelles fondamentales. Rang du nœud de la tige séminale : $n = 01, 02, 03 \dots$ Ordre de ramification : $r = 0, 1, 2, 3 \dots$ Les totaux marginaux sont ceux des lignes (effectifs des nœuds synchrones dans chaque ordre de ramification).

structures temporelles des *nœuds cumulés*, des *rameaux non cumulés* et des *rameaux cumulés*.

Les suites *globales marginales* (résultant de la sommation des lignes n_1) de ces structures temporelles théoriques rapportées à la succession des nœuds de la tige séminale, ont pour formules de récurrence avec t en exposant à gauche pour « temporel » et g à droite pour « global » :

Nœuds de la tige séminale

01 02 03 04 05 06 07 08 09 10...

Nœuds non cumulés 36 a

suite : 1 1 1 2 3 5 8 13 21 34
formule de récurrence : $t_{u_{m+1}}^g = t_{u_m}^g + t_{u_{m-1}}^g$

Nœuds cumulés 36 b

suite : 1 2 3 5 8 13 21 34 55 89
formule de récurrence : $t_{U_{m+1}}^g = t_{U_m}^g + t_{U_{m-1}}^g$

Rameaux non cumulés 36 c

suite : 0 0 1 1 1 2 3 5 8 13
formule de récurrence : $t_{v_{m+1}}^g = t_{v_m}^g + t_{v_{m-1}}^g$

Rameaux cumulés 36 d

suite : 0 0 1 2 3 5 8 13 21 34
formule de récurrence : $t_{V_{m+1}}^g = t_{V_m}^g + t_{V_{m-1}}^g$

On constate que, sauf au départ, on a toujours la même suite, qui est une *suite de Fibonacci*, dans laquelle, ainsi que l'exprime la formule de récurrence, tout terme (à partir d'un certain rang) est égal à la somme des deux précédents. Ce qui différencie ces suites, c'est la *position de chacune par rapport aux nœuds de la tige séminale*, c'est-à-dire à leurs rangs. Il en résulte des « relations de structure » différentes.

Il est en effet possible de passer à ces relations, qui constituent les « modèles mathématiques temporels » proprement dits, par l'intermédiaire de la formule générale de récurrence de la suite de Fibonacci (dépouillée, pour la démonstration, des exposants t et g) :

$u_{m+1} = u_m + u_{m-1}$ (pour tout $m > 5$) formule qui a pour équation caractéristique :

$$x^2 - x - 1 = 0$$

de racines :

$$R_1 = \frac{1 + \sqrt{5}}{2} \quad \text{et} \quad R_2 = \frac{1 - \sqrt{5}}{2}$$

Il existe deux constantes A et B telles que, pour toute valeur de m :

$$u_m = AR_1^m + AR_2^m$$

ou, en substituant les valeurs des racines :

$$u_m = A \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^m + B \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^m$$

La connaissance de deux termes de chaque suite permet alors de tirer, d'un système de deux équations, les valeurs de A et B relatives à cette suite. Ainsi, pour les *nœuds cumulés* U_m , on a : $u_1 = 1$ et $u_2 = 2$. Donc :

$$A \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right) + B \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right) = 1$$

$$A \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^2 + B \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^2 = 2$$

d'où :

$$A = \frac{3 + \sqrt{5}}{5 + \sqrt{5}} \quad \text{et} \quad B = \frac{3 - \sqrt{5}}{5 - \sqrt{5}}$$

De même, pour les *nœuds non cumulés* :

$$A = \frac{2}{5 + \sqrt{5}} \quad \text{et} \quad B = \frac{2}{5 - \sqrt{5}}$$

etc.

Finalement, les *modèles temporels globaux* (totaux marginaux des figures 36 a, b, c et d) se formulent comme suit :

Nœuds non cumulés 26 a

$$t_{u_n}^g = \left(\frac{2}{5 + \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + \left(\frac{2}{5 - \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$$

Nœuds cumulés 36 b

$$t_{U_n}^g = \left(\frac{3 + \sqrt{5}}{5 + \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + \left(\frac{3 - \sqrt{5}}{5 - \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$$

Rameaux non cumulés 36 c

$$t_{v_n}^g = \left(\frac{1}{5 + 2\sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + \left(\frac{1}{5 - 2\sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$$

Rameaux cumulés 36 d

$$t_{V_n}^g = \left(\frac{2}{5 + \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + \left(\frac{2}{5 - \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$$

2. LA VÉRIFICATION.

Plutôt que de courbes « de croissance », on parlera ici, afin de ne pas prêter à confusion, de courbes « d'accroissement », l'accroissement de masse désignant ce qu'on entend habituellement par la croissance en poids, volume ou longueur, qui résulte des deux phénomènes de *multiplication* et de *grandissement* cellulaires. L'accroissement « de nombre », seul considéré ici, ne résulte par contre *que de la multiplication*, qu'il s'agisse des cellules d'un organisme ou d'un organe ou bien du nombre d'entrenœuds, de feuilles, de fleurs, etc.

Comme l'a observé l'auteur sous le climat parisien, des plantes de même variété cultivées simultanément, les unes en serre, les autres à l'extérieur, peuvent présenter le même accroissement du nombre des entrenœuds pour des accroissements de masse très différents, les conditions de photosynthèse n'étant pas les mêmes. Multiplication et grandissement n'obéissant pas entièrement aux mêmes mécanismes, on ne saurait donc rechercher une interprétation mathématique de la croissance sans traiter distinctement ces deux aspects.

On ne saurait non plus ramener définitivement la traduction de phénomènes aussi complexes que l'accroissement de nombre et, à fortiori, l'accroissement de masse à une hypothèse aussi simpliste que celle du modèle de la « réaction monomoléculaire autocatalytique » de LOEB (1906, rapporté par COLLOT, 1962) formulée comme suit par ROBERTSON (1923, rapporté par COLLOT, 1962).

$$\frac{dW}{dt} = KW (A - W)$$

Mais il est légitime, pour *simuler* mathématiquement un phénomène, sinon pour en proposer une explication, de le faire, comme ci-dessus ROBERTSON, selon l'expression : « tout se passe comme si ... », en marquant bien cependant qu'il ne s'agit que d'une *image*.

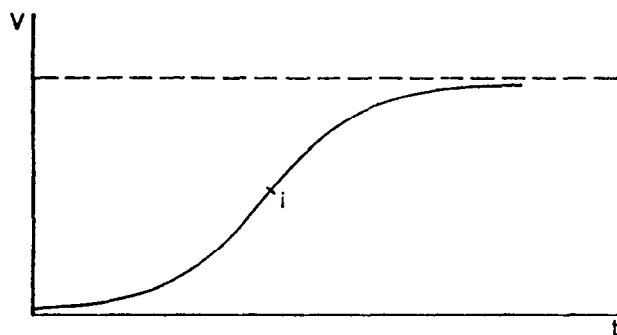
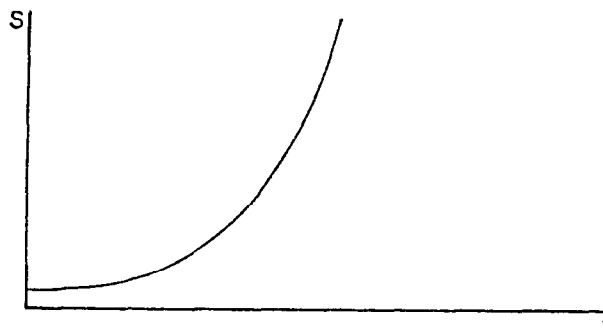
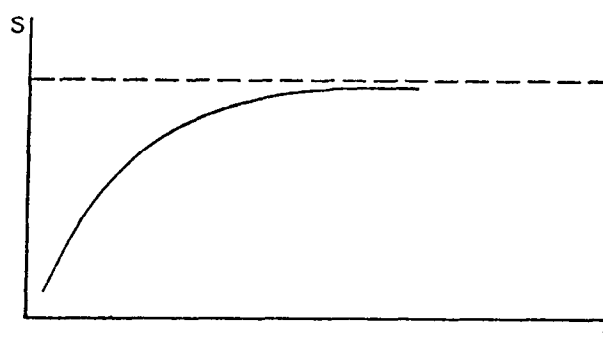


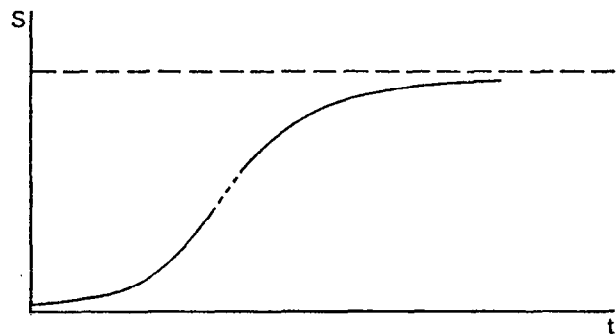
Fig. 37. — Sigmoide de Robertson (reproduit de COLLOT, 1962).



Première équation de BRODY : $S = A \cdot e^{kt}$



Deuxième équation de BRODY : $S = A - e^{-kt}$



Combinaison des deux équations de BRODY

Fig. 38. — Exponentielles et double-exponentielle de Brody (reproduit de COLLOT, 1962).

Dans cette optique, leur *symétrie* est le principal reproche que l'on puisse faire aux divers modèles de sigmoïdes (DURAND, 1967, a ajusté avec la même réussite les plus connus d'entre eux à un même phénomène de croissance), à celui de ROBERTSON notam-

ment (fig. 37), comme à la «logistique» que, partant de considérations bien différentes, VERHULST (1845, cité par COLLOT, 1962) établissait déjà en 1845, sur la base de la même différentielle : $\frac{dv}{dt} = cv (a - v)$, pour la croissance d'une population.

Souvent, en effet, les parties accélérée et décélérée, de part et d'autre du point d'inflexion, ne sont *pas symétriques*, la première étant (mais pas toujours) généralement plus courte ou ayant une pente plus forte. Pour un phénomène d'accroissement par seule multiplication cellulaire, comme c'est le cas pour celui du nombre des entrenœuds de la plante entière (les entrenœuds sont déjà différenciés dans les apex des tiges), il ne s'agit d'ailleurs pas tout à fait du même phénomène dans les deux phases : l'accélération correspond en effet à la phase où les méristèmes terminaux, en nombre croissant mais moins nombreux que dans la seconde phase, présentent une très forte activité mitotique, tandis que la décélération résulte du ralentissement d'activité mitotique de méristèmes bien plus nombreux : il n'y a pas forcément proportionnalité inverse stricte.

COLLOT (1962) est peut-être le seul à avoir proposé une formulation, fondée sur le bilan énergétique du phénomène considéré, qui s'ajuste à la dissymétrie, le point d'inflexion se plaçant plus ou moins haut selon les conditions de ce bilan. Ce modèle ne paraît cependant pas applicable à l'accroissement de nombre seul considéré ici.

Il faut bien en revenir alors à la proposition de BRODY (1945, rapporté par COLLOT, 1962) de distinguer dans la sigmoïde deux parties successives disjointes (fig. 38) :

— L'accélération, qu'on approche par une exponentielle positive : $S = A \cdot e^{kt}$, qui n'est autre que l'équation donnée déjà par BLACKMAN (1919, rapporté par COLLOT, 1962) pour le début de la sigmoïde.

— La décélération, qu'on approche par une exponentielle négative : $S' = A' - e^{-k't}$.

La cassure correspondrait à la réalisation d'un événement important du développement, le passage de la vie végétative à la vie générative notamment, comme dans l'allométrie.

Or, le processus suivant lequel la plante développe sa structure, sur le modèle d'un triangle de Pascal, renforce cette façon de concevoir l'ajustement, dans les cas du moins où il s'applique à l'accroissement de nombre des organes de la plante. C'est bien en effet d'une *exponentielle* qu'il s'agit, dans la phase d'accélération, si l'accroissement est considéré pour la plante entière, c'est-à-dire pour l'ensemble des ordres de ramification. Il peut s'agir aussi, évidemment, d'une

somme d'exponentielles, comme dans les cas de la suite de Fibonacci, ainsi qu'on vient de le voir, pour l'accroissement (en fonction du nombre de nœuds de la tige principale) des nombres, cumulés ou non, de nœuds ou de rameaux.

Mais si on considère l'accroissement de nombre, non plus pour la plante entière mais *dans un seul ordre de ramification*, quel qu'il soit, cet accroissement n'est plus exponentiel mais *polynomial*. On a vu en effet (fig. 34) que pour les modèles dans l'espace, l'accroissement global, et donc l'exponentielle qui le représente, se décompose en polynômes selon les ordres de ramification.

Il en va de même pour les modèles *dans le temps*, notamment pour ceux dont l'accroissement *global* suit une loi de Fibonacci. On aura en effet, pour les ordres de ramification successifs r_k (à comparer, pour les mêmes suites ou ordres de ramification, avec les polynômes valables pour la structure spatiale) :

$$\begin{array}{l} s \\ u \\ i \\ t \\ e \end{array} \quad \begin{array}{l} \text{Nœuds non cumulés 36 a} \\ r_0 : t_u^0 = 1 \\ r_1 : t_u^1 = \frac{1}{1!} (n - 3) = n - 3 \\ r_2 : t_u^2 = \frac{1}{2!} (n - 4) (n - 5) = \frac{n^2 - 9n + 20}{2} \\ r_3 : t_u^3 = \frac{1}{3!} (n - 5) (n - 6) (n - 7) = \\ \quad \frac{n^3 - 18n^2 + 107n - 210}{6} \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{Nœuds cumulés 36 b} \\ r_0 : t_U^0 = \frac{1}{1!} n = n \\ r_1 : t_U^1 = \frac{1}{2!} (n - 2) (n - 3) = \frac{n^2 - 5n + 6}{2} \\ r_2 : t_U^2 = \frac{1}{3!} (n - 3) (n - 4) (n - 5) = \\ \quad \frac{n^3 - 12n^2 + 47n - 60}{6} \\ r_3 : t_U^3 = \frac{1}{4!} (n - 4) (n - 5) (n - 6) (n - 7) \end{array}$$

Rameaux non cumulés 36 c

$$r_0 : t_{v_n}^0 = 0 \text{ (sauf } t_{v_1}^0 = 1)$$

$$r_1 : t_{v_n}^1 = 1 \text{ (sauf } t_{v_1}^1 = t_{v_2}^1 = t_{v_3}^1 = 0)$$

$$r^2 : t_{v_n}^2 = \frac{1}{1!} (n - 5) = n - 5$$

$$r_3 : t_{v_n}^3 = \frac{1}{2!} (n - 6) (n - 7) = \frac{n^2 - 13n + 42}{2}$$

Rameaux cumulés 36 d

Même formulation, pour les $t_{v_n}^r$, que pour les $t_{u_n}^r$ (fig. 36 a).

Si donc on ne décompte les entre-nœuds, nœuds, feuilles, fleurs... que sur la *tige séminale*, l'accroissement sera *linéaire* pour les nombres cumulés. Sur les rameaux *primaires*, il sera de nature *quadratique*, sur les rameaux *secondaires*, ce sera un polynôme du 3^e degré, etc.

Pour les nombres non cumulés d'organes, l'accroissement sera linéaire dans le premier ordre de ramification, quadratique dans le deuxième, du troisième degré dans le troisième, etc.

Dans le cas du cotonnier, par exemple, les fruits sont formés à raison d'un seul par nœud sur les rameaux primaires : le modèle d'accroissement de leur nombre cumulé devrait donc être une parabole. Or, c'est bien, on va le voir, ce que l'on constate.

2.1. LE COTONNIER.

La figure 1 de cette étude représente, en projection sur un plan vertical, la structure d'un cotonnier : les branches fructifères primaires qui se succèdent, de bas en haut, à partir d'un nœud de rang bien déterminé de la tige séminale, ont été tracées alternativement à droite et à gauche de cette dernière, les boutons floraux formés sur ces rameaux, à raison d'un seul par nœud, étant marqués de façon à superposer ceux de même rang. On a montré déjà que l'ordre de formation de ces boutons — ou des nœuds dont ils sont issus — sur l'ensemble de ces branches fructifères est celui qui se trouve désigné par le numérotage du schéma : les boutons situés sur une même droite oblique, affectés du même numéro d'ordre, sont formés simultanément.

Soit alors n_f le nombre, cumulé de deux en deux, des branches fructifères ou nœuds « fructifères » de la tige séminale. Soit $2u$ l'accroissement du nombre de nœuds ou boutons floraux toutes les deux branches et U leur total cumulé. On peut dresser le tableau suivant :

Nombre de branches fructifères primaires ou nœuds de la tige séminale	Accroissement du nombre de nœuds ou boutons floraux de 2 en 2 branches	Total cumulé du nombre de nœuds ou boutons floraux
n_f	$2u$	U
0	0	0
2	2	2
4	4	6
6	6	12
8	8	20
10	10	30
...	...	...
n_f	$2u$	$S(2u)$

Or $S(2u)$ est la somme des x premiers nombres pairs, qui constituent une progression arithmétique de premier terme 2, de dernier terme $2u$ et de raison 2, ce qui permet d'écrire :

$$U = S(2u) = \frac{(2 + 2u) u}{2} = u^2 + u$$

Mais on peut constater, dans le tableau ci-dessus, que l'accroissement $2u$ du nombre de nœuds ou boutons floraux sur les rameaux primaires est égal au nombre même n_f de ces rameaux, d'où : $u = n_f/2$, et donc :

$$U = \frac{n_f^2 + 2n_f}{4}$$

En fonction du nombre n_f de branches fructifères primaires ou de nœuds « fructifères » (c'est-à-dire portant une branche fructifère primaire) de la tige séminale, le nombre cumulé U de boutons floraux, ou de nœuds dont ils sont issus, croît comme la branche positive d'une *parabole* d'équation ci-dessus.

Or, on avait bien prévu que l'accroissement cumulé U_n^1 du nombre des nœuds sur les rameaux primaires d'une plante à deux hélices devait se faire *selon un polynôme du second degré*.

On peut se reporter maintenant à la figure 33 représentant la structure du cotonnier décomposée par ordre de ramification et constater que la suite qui totalise, dans l'ordre r_1 , les deux suites : 1 3 6 10 15 etc. (une pour chacune des deux hélices), progresse bien, de deux en deux rangs, comme dans le total U dans le tableau ci-dessus : 0 2 6 12 20 30 etc.

De rang en rang (ou de nœud en nœud), cette suite progresse comme suit : 0 1 2 4 6 9 12 16 20, etc., selon la formule de récurrence :

$$U_{n+1} = 2U_n - U_{n-1} + 1$$

qui est celle d'une parabole du second degré. Ainsi, par deux voies différentes, à partir de la même observation de base (fig. 1), on est parvenu au même résultat.

Reste enfin à vérifier si les faits sont en accord avec la théorie. On dispose pour cela d'observations relevées il y a une vingtaine d'années (FRANQUIN, 1952) en Côte d'Ivoire (Station I.R.C.T. de Bouake), concernant deux espèces de cotonnier (*G. barbadense*, var. TSI de cycle long et *G. hirsutum* var. NK de cycle court), suivies en essais de comportements physioclimatologiques et antiparasitaires, dans un dispositif en blocs de Fisher à quatre répétitions.

On a, pour la variété de cycle long TSI, deux dates de semis, l'une précoce (TSI.A.), l'autre tardive (TSI.B.). L'essai précoce comportait deux objets : l'un traité (TSI.A.t., fig. 39 a), l'autre non traité (TSI.A.nt., fig. 39 b) aux insecticides contre un parasitisme extrêmement divers et virulent. L'essai tardif comportait un seul objet TSI., traité aux insecticides (TSI.B.t., fig. 39 c), mais aussi un objet NK, variété de cycle court, également traité (NK.B.t., fig. 39 d).

A intervalles réguliers de huit jours, ont été cumulés :

— Les nombres observés de nœuds « fructifères » ou branches fruitières de la tige séminale, soit n_f .

— Les nombres observés de boutons floraux de la plante entière, soit U_0 .

La 3^e colonne du tableau où sont présentées ces données contient les valeurs U' calculées, pour les n_f , selon la fonction : $U' = an_f^2 + bn_f$ ajustée aux valeurs observées U_0 .

La 4^e colonne, enfin, donne les valeurs théoriques U_s de boutons floraux calculées, pour les mêmes n_f , au moyen de l'équation :

$$U = \frac{n_f^2 + 2n_f}{4} = 0,25 n_f^2 + 0,50 n_f$$

TSI.A.t. — fig. 39 a				TSI.A.nt. — fig. 39 b			
n_f	U_0	U'	U_c	n_f	U_0	U'	U_c
0,4	0,3	— 0,5	0,2	0,8	0,9	0,3	0,6
0,8	0,7	— 0,8	0,6	2,0	2,5	1,4	2,5
1,7	1,9	— 1,2	1,6	5,0	7,8	7,4	8,7
3,6	5,1	0,1	5,0	7,9	16,2	17,9	19,5
5,4	8,3	3,8	10,0	9,5	23,7	25,6	27,3
8,6	19,9	16,5	22,8	13,1	44,8	48,0	49,5
11,6	36,3	35,4	39,4	15,9	66,7	70,2	71,2
14,3	57,6	58,4	58,3	18,4	94,6	93,7	93,8
16,9	83,1	85,7	79,9	20,8	124,2	119,3	118,5
19,2	106,1	114,0	101,8	22,6	142,1	140,6	138,8
21,6	141,5	148,1	127,4	24,6	170,8	166,3	163,6
23,0	179,9	170,0	143,7	26,4	197,6	191,2	187,4
25,0	204,7	168,7	203,7	27,9	208,4	213,3	208,5
25,4	211,0	210,8	174,0	28,2	212,0	218,0	212,9

TSI.B.t. — fig. 39 c				NK.B.t. — fig. 39 d			
3,3	4,8	2,9	4,4	2,7	2,7	2,6	3,2
6,0	11,0	9,7	12,0	4,4	7,5	6,9	7,0
8,7	20,6	20,4	23,2	6,6	15,2	15,3	14,2
11,6	34,5	36,2	39,4	8,6	26,2	26,0	22,8
14,2	53,5	54,3	57,5	10,7	39,3	40,1	34,0
16,4	69,8	72,4	75,4	12,6	55,3	55,5	46,0
16,9	76,9	76,9	79,9	14,0	68,8	68,4	56,0
17,3	84,4	80,6	83,5	14,8	76,6	76,5	62,1

De ces données figurées par les courbes de la figure 39, il ressort que :

— *Le polynôme du second degré* s'ajuste dans tous les cas étroitement (les i^2 sont toujours élevés) aux valeurs observées, ce qui répond aux prévisions théoriques. On vérifie d'ailleurs qu'à ces mêmes données ne sauraient s'ajuster aussi des exponentielles. Il ne peut donc guère y avoir de doute quant au bien-fondé de la théorie du développement de la structure des plantes qui fonde cette étude.

— L'accord est généralement bon entre parabole observée et parabole théorique, quoique non sans déviations *systématiques*. Ces déviations s'expliquent bien quand on remarque que le modèle mathématique ne rend compte que des nœuds produits sur les rameaux fructifères r_1 issus de la tige séminale r_0 , alors que les comptages, effectués en 1952 dans une tout autre perspective, ont porté sur la plante entière, concernant aussi les nœuds produits par les rameaux fructifères r_2 , nœuds qui finissent par constituer (dans le cas présent) 25 à 30% du total : la parabole observée dépasse alors la parabole théorique. Ainsi :

a) Ce dépassement intervient (normalement) assez tôt dans le cas de la variété TSI en semis précoce traitée contre les parasites (dont l'action se traduirait par la chute de la presque totalité des boutons floraux au fur et à mesure de leur apparition). Le cycle de végétation est alors normal, le développement, à la base de la plante, des axes végétatifs secondaires intervenant dans la production des boutons quand l'axe séminal compte entre 12 et 14 nœuds fructifères. L'équation observée, qui est en fin de cycle, quand cet axe compte 25 nœuds (fig. 39 a) :

$$U'_{25} = 0,38 n_f^2 - 1,37 n_f$$

était, pour 14 nœuds :

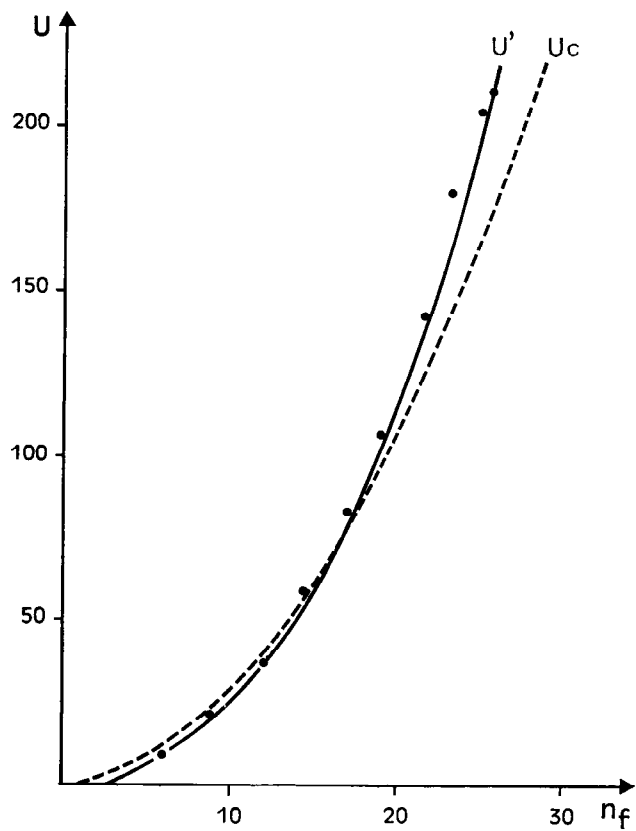
$$U'_{14} = 0,27 n_f^2 + 0,07 n_f$$

et pour 12 nœuds :

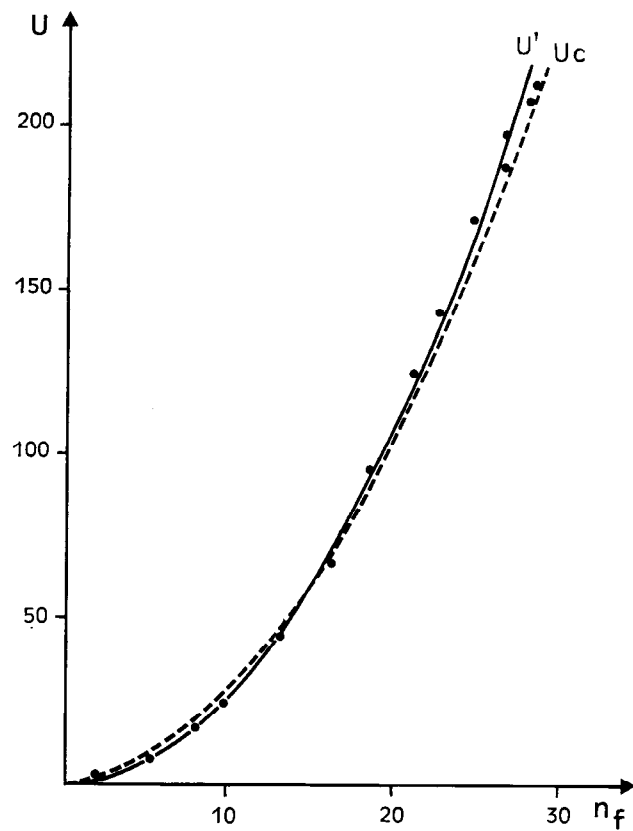
$$U'_{12} = 0,235 n_f^2 + 0,37 n_f$$

bien proche du *modèle mathématique* :

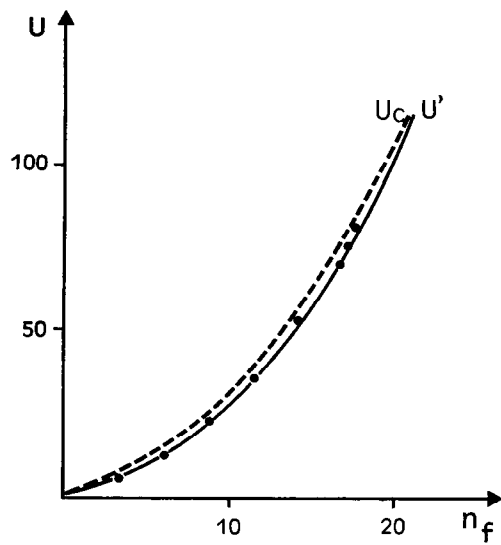
$$U = 0,250 n_f^2 + 0,50 n_f$$



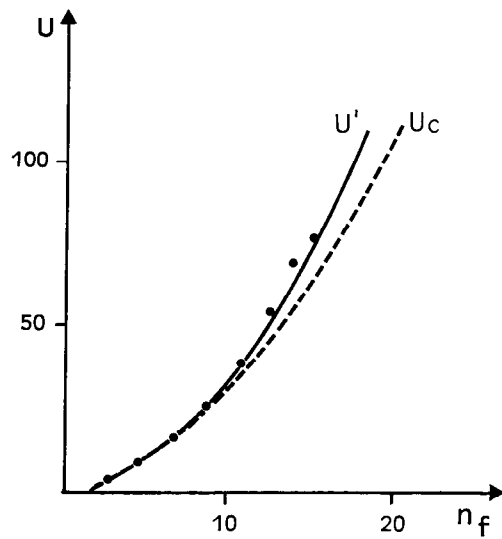
(a) — TSI.A.t.



(b) — TSI.A.nt.



(c) — TSI.B.t.



(d) — NK.B.t.

Fig. 39. — Vérification du modèle relatif au cotonnier. La parabole U' (trait continu), qui s'ajuste étroitement aux points observés U_0 , diffère généralement peu du modèle théorique U_c (trait discontinu). U est le nombre de nœuds fructifères portés par les n_f rameaux fructifères d'ordre r_1 .

b) Dans le cas (TSI.A.nt., fig. 39 b) de la même variété TSI non protégée par insecticides, les phénomènes de régulation interne sont perturbés par la destruction continue de la presque totalité des organes fructifères. L'effet d'inhibition que ceux-ci exercent normalement sur le développement de l'axe principal au bénéfice des axes secondaires est très retardé: le dépassement se produit alors bien plus tard, quand l'axe séminal compte 22 à 23 nœuds fructifères. Aussi l'équation observée en fin de cycle s'écarte-t-elle peu du modèle :

$$U'_{28} = 0,27 n_f^2 + 0,14 n_f$$

c) En semis tardif, la production des axes végétatifs secondaires de la même variété TSI de cycle long reste

normalement très faible. La parabole observée (TSI.B.t., fig. 39 c) n'ayant pas encore dépassé la parabole théorique (elle lui reste parallèle, à un niveau légèrement inférieur) en fin de végétation, quand l'axe principal compte 17 nœuds, la parabole observée reste assez proche du modèle :

$$U'_{18} = 0,27 n_f^2 + 0,004 n_f$$

Huit jours plus tôt, l'accord est encore meilleur :

$$U'_{17} = 0,25 n_f^2 + 0,19 n_f$$

d) Dans le cas (NK.B.t., fig. 39 d) de la variété de cycle court NK, enfin, en semis tardif traité aux insecticides, la parabole observée dépasse très tôt le modèle

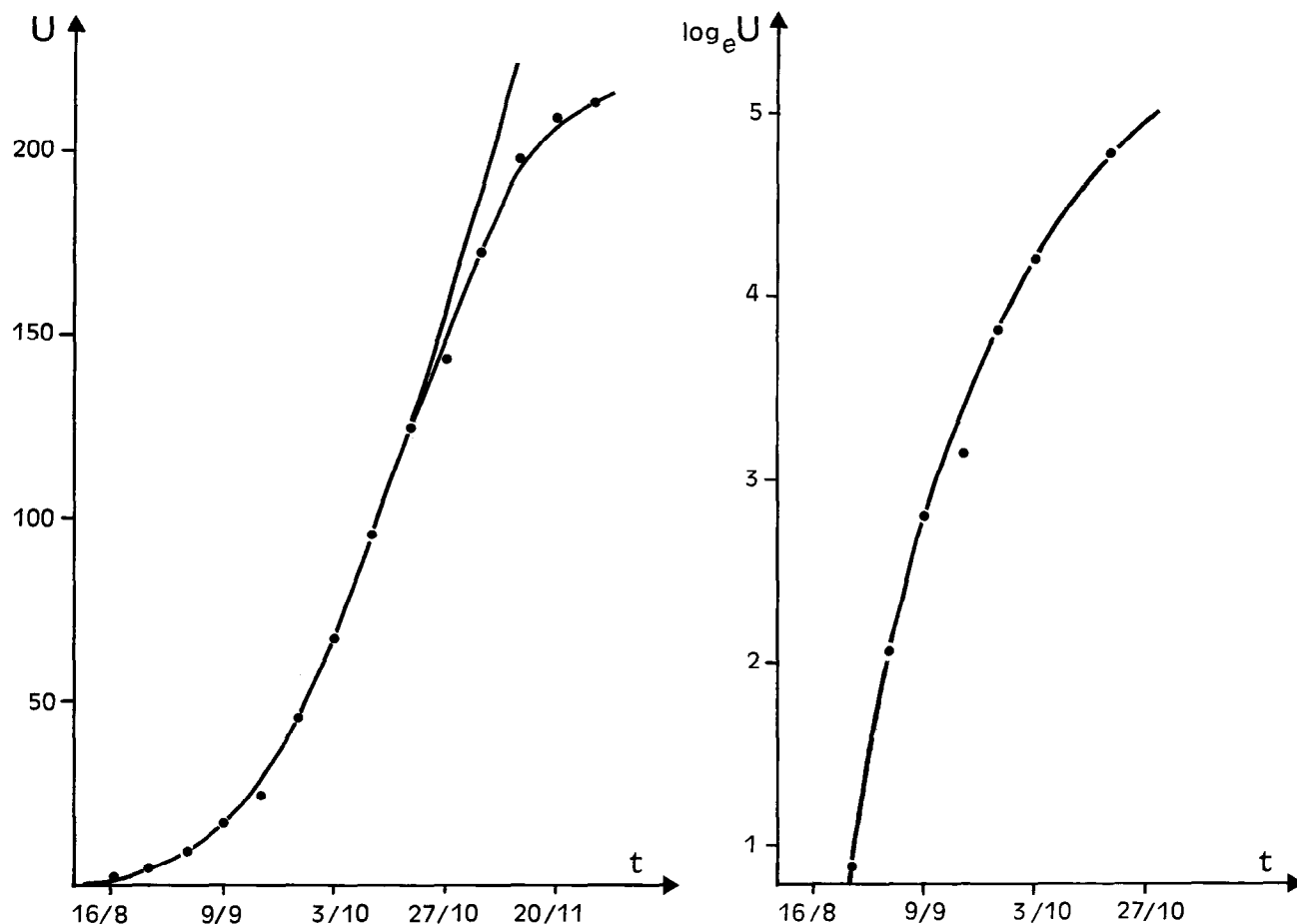


Fig. 40. — A la partie accélérée de la sigmoïde s'ajuste étroitement un polynôme du second degré, comme prévu par la théorie, et non pas une exponentielle, comme il apparaît bien après transformation de U en $\log_e U$. U est le nombre de nœuds fructifères portés par les n_f rameaux fructifères d'ordre r_1 .

de référence théorique. Pour toute la durée du cycle de végétation, l'ajustement a pour expression :

$$U'_{15} = 0,35 n_f^2 + 0,04 n_f$$

et pour $n_f = 7$, elle était déjà :

$$U'_{17} = 0,31 n_f^2 + 0,27 n_f$$

Cette déviation importante presque dès le départ tient à ce que, pour cette variété de cycle court NK, le semis B se montre nettement moins tardif que pour la variété de cycle long TSI, ce qui lui permet de développer des axes végétatifs secondaires. Mais elle tient surtout à ce qu'il est dans sa nature de variété précoce de produire ses nœuds à un rythme plus rapide que prévu par le modèle, par rapport auquel, au contraire, la variété TSI se montre un peu lente.

On voit bien ainsi l'aide que pourraient apporter aux études phytotechniques en général de tels modèles, notamment pour la comparaison des comportements d'une même variété dans des milieux différents et, inversement, pour celle de variétés différentes dans un même milieu.

On trouve encore ici l'illustration de la définition du « modèle mathématique » tel qu'on l'a caractérisé au début du chapitre « Relations de structure » : une relation n'est véritablement un modèle que si ses paramètres sont fixés par la théorie. Sous cette condition, les ajustements (U') ne sont pas des modèles mathématiques : tout au plus, *la nature*, ici parabolique, de la relation est-elle un prémodèle. N'est ici un modèle proprement dit, susceptible, comme on vient de le voir, de servir de référentiel, que la relation aux coefficients déterminés par la théorie :

$$U = 0,25 n_f^2 + 0,50 n_f$$

Enfin si, substituant à n_f sa fonction du temps : $n_f = f(t)$, dont on verra plus tard qu'elle est linéaire, on passe du modèle *statique* ci-dessus au modèle *cinétique* : $U^s = 0,25 f(t)^2 + 0,50 f(t)$, on peut vérifier encore (fig. 40), par sa transformation en $\log_e U_t$, que la partie accélérée de la sigmoïde n'est pas une exponentielle mais s'ajuste parfaitement à une parabole :

$$U_s = 1,98 t^2 - 4,16 t$$

tandis que la partie décélérée, peu importante d'ailleurs du fait de l'établissement de la saison sèche, s'ajusterait peut-être à une exponentielle (BRODY, 1945).

2.2. LES GRAMINÉES.

2.2.1. Structure végétative.

A ne considérer que la structure *végétative*, il semble que l'on puisse généraliser du cas du riz à d'autres graminées.

KATAYAMA donne, en effet, comme valable à la fois pour le riz et pour l'orge, les relations de synchronisme des nœuds situés sur une même verticale (système de Katayama, fig. 8 et 15) ou sur une double-oblique (système de l'auteur, fig. 10 et 16 a). Mais elles intègrent aussi le *décalage de rang* du nœud de la talle séminale sur lequel se recoupe, en représentation spatiale (fig. 10 et 16 a), les deux droites d'une double-oblique, par rapport au nœud de cette même talle qui leur est synchrone (fig. 16 b, en représentation temporelle).

Si on admet que ce décalage est le même pour les graminées en général (et peut-être même aussi, en général, pour toutes plantes à feuillage alterne pourvues de deux hélices foliaires, ainsi qu'il semble aller du cotonnier et de l'arachide), leur structure *temporelle* répondra aux modèles mathématiques correspondant aux cas a, b, c ou d de la figure 36, selon qu'il s'agira des nœuds ou des talles cumulés ou non.

La *formule générale de tallage* (accroissement cumulé des talles en fonction du rang n_i du nœud de la tige séminale) sera donc, pour les graminées répondant aux caractéristiques ci-dessus et compte non tenu des effets d'inhibition (toute talle étant supposée développer tous ses bourgeons axillaires) :

$$tVg_n = \left(\frac{2}{5 + \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^n + \left(\frac{2}{5 - \sqrt{5}} \right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^n$$

laquelle dérive de la formule de récurrence de la suite de Fibonacci (fig. 41 a et 36 d) :

$$tVg_{m+1} = tVg_m + tVg_{m-1}$$

Mais supposons qu'après tout des décalages de plus de deux rangs, trois ou quatre par exemple, puissent se rencontrer chez certaines graminées : les suites verticales du triangle de Pascal se trouveront elles-mêmes décalées de trois ou quatre rangs, donnant les structures 41 b et 41 c. Ces structures correspondent respectivement aux séquences et formules de récurrence ci-après :

— Décalage de *trois* rangs : 1 1 1 2 3 4 6 9 13 19 28 41... ou :

$$tVg_{m+1} = tVg_m + tVg_{m-2}$$

— Décalage de *quatre* rangs : 1 1 1 2 3 4 5 7 10 14 19 26... ou :

$$tVg_{m+1} = tVg_m + tVg_{m-3}$$

Ces suites et les formules de récurrence qui les relatent rappellent celles de Fibonacci, à ceci près que tout terme est égal au précédent, plus non pas

(a)							!	(b)							!	(c)							!
r ₀	r ₁	r ₂	r ₃	r ₄	...	Tot.	!	r ₀	r ₁	r ₂	r ₃	r ₄	...	Tot.	!	r ₀	r ₁	r ₂	r ₃	r ₄	...	Tot.	!
.	..	...	...	...	...	...	!	.	..	...	...	...	...	...	!	.	..	...	...	...	...	...	!
1	14	78	220	330		987	!	1	14	66	120	70		277	!	1	14	55	56	5		131	!
1	13	66	165	210		610	!	1	13	55	84	35		189	!	1	13	45	35	1		95	!
1	12	55	120	126		377	!	1	12	45	56	15		129	!	1	12	36	20			69	!
1	11	45	84	70		233	!	1	11	36	35	5		88	!	1	11	28	10			50	!
1	10	36	56	35		144	!	1	10	28	20	1		60	!	1	10	21	4			36	!
1	9	28	35	15		89	!	1	9	21	10			41	!	1	9	15	1			26	!
1	8	21	20	5		55	!	1	8	15	4			28	!	1	8	10				19	!
1	7	15	10	1		34	!	1	7	10	1			19	!	1	7	6				14	!
1	6	10	4			21	!	1	6	6				13	!	1	6	3				10	!
1	5	6	1			13	!	1	5	3				9	!	1	5	1				7	!
1	4	3				8	!	1	4	1				6	!	1	4					5	!
1	3	1				5	!	1	3					4	!	1	3					4	!
1	2					3	!	1	2					3	!	1	2					3	!
1	1					2	!	1	1					2	!	1	1					2	!
1						1	!	1						1	!	1						1	!
1						1	!	1						1	!	1						1	!
1						1	!	1						1	!	1						1	!
$t_{Vg_{m+1}} = t_{Vg_m} + t_{Vg_{m-1}}$							!	$t_{Vg_{m+1}} = t_{Vg_m} + t_{Vg_{m-2}}$							!	$t_{Vg_{m+1}} = t_{Vg_m} + t_{Vg_{m-3}}$							!

Fig. 41 a et 42 a. — Structure temporelle (ou capacité de tallage) fondamentale d'une graminée. V est le nombre théorique de talles de la touffe, n est le rang du nœud de la talle séminale.

Fig. 41 et 42, b et c. — Structures temporelles (ou capacités de tallage) d'une graminée en cas d'avortement ou d'inhibition systématique du premier bourgeon (b), des deux premiers bourgeons (c) axillaires de chaque talle d'ordre r₁, r₂.....

l'avant-dernier m — 1, mais respectivement l'antépénultième m — 2 et celui qui le précède lui-même m — 3

Or, ce qui est remarquable, c'est que si de tels décalages, de plus de deux rangs, des origines spatiale et temporelle, ne se rencontraient pas chez les graminées, il resterait que les modèles de structures 41 b et 41 c se trouvent réalisés par d'autres voies : celles de l'avortement et de l'inhibition *systématiques* de bourgeons. Chez le riz, par exemple, l'avortement systématique du bourgeon axillaire de chaque préfeuille (quel que soit l'ordre de ramification, ce qui constitue une caractéristique variétale) produit une structure *spatiale* correspondant à la structure temporelle 41 a (décalage normal de deux rangs : suite de Fibonacci) : à cette structure spatiale correspond à son tour la structure *temporelle* 41 b (voir aussi fig. 26), qui serait déterminée, on vient de le voir, par un décalage de trois rangs.

De même, l'avortement ou l'inhibition systématique des deux premiers bourgeons axillaires de toute talle produirait une structure spatiale identique à la struc-

ture temporelle 41 b et à cette structure spatiale correspondrait la structure temporelle 41 c, qui serait déterminée par un décalage de quatre rangs des origines spatiale et temporelle, etc.

Il apparaît bien ainsi comment, par le jeu des relations de synchronisme et d'inhibition, pourront varier les capacités de tallage des graminées. Les modèles mathématiques de ces capacités théoriques de tallage peuvent être obtenus par l'intermédiaire des formules de récurrence de la même façon qu'il a été fait déjà pour celle de Fibonacci, le procédé consistant à résoudre leurs équations caractéristiques :

$$t_{Vg_{m+1}} = t_{Vg_m} + t_{Vg_{m-2}} : x^3 - x^2 - 1 = 0$$

$$\text{avec} \quad t_{Vg_1} = t_{Vg_2} = 1$$

$$t_{Vg_{m+1}} = t_{Vg_m} + t_{Vg_{m-3}} : x^4 - x^3 - 1 = 0$$

$$\text{avec} \quad t_{Vg_1} = t_{Vg_2} = 1$$

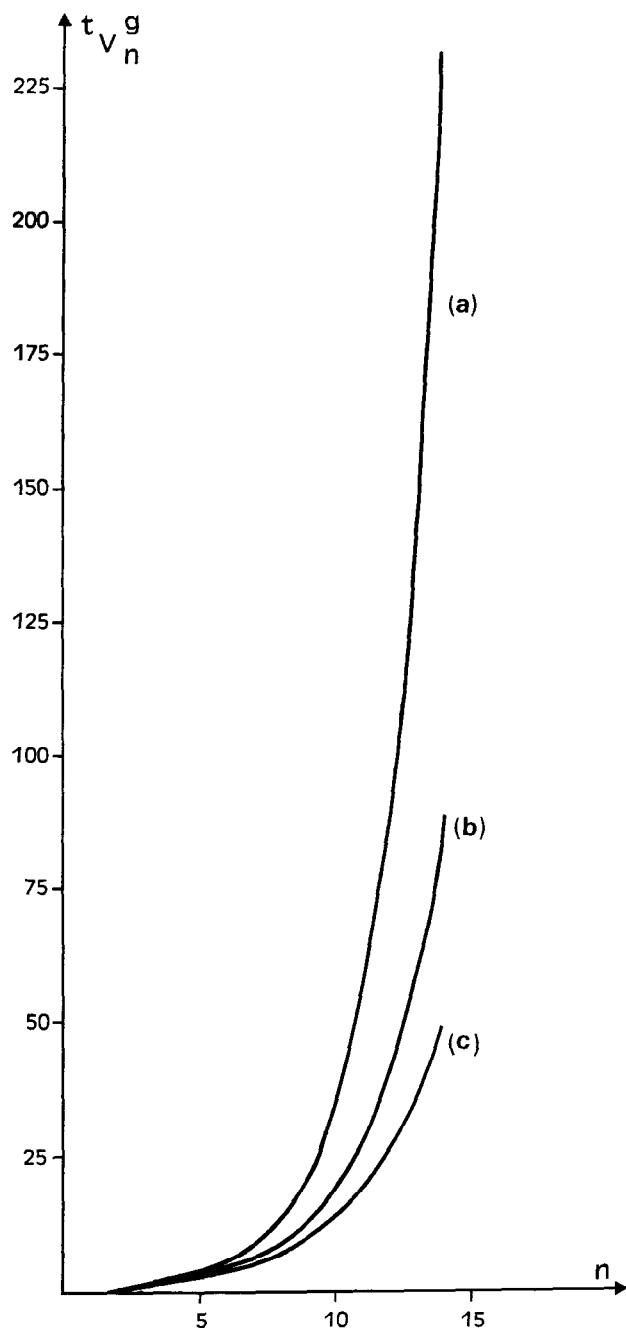


Fig. 42.

Les expressions de ces modèles sont des exponentielles (plus exactement des sommes d'exponentielles) dont les courbes (fig. 42) expriment bien les différences de capacités de tallage qui peuvent résulter de l'avortement systématique d'un ou deux bourgeons axillaires, par exemple.

Il est très rare de rencontrer dans la littérature des dénombrements de talles d'ordres successifs pour des graminées autres que le riz. RAMOND (1968) a publié un diagramme de production dans le temps des talles r_1 et r_2 pour une variété de mil pennisetum de type Sanio, au Sénégal (Station de Bambey, Irat). Sur ce même diagramme (fig. 43), on a matérialisé par des horizontales en trait plein les talles primaires et par des verticales en trait interrompu les positions synchrones des nœuds (figurés par des croix) de ces talles primaires d'où sont issues les talles secondaires ; puis on a décalé d'un jour vers la droite (décalage non significatif) les talles 1 et 6 et complété le diagramme, aux emplacements des nœuds sans croix, par des ronds.

Pour passer de cette représentation au système de figuration de la structure temporelle adopté par l'auteur, on opère sur chacune des talles primaires une translation destinée à l'amener au contact de l'axe des ordonnées, lequel matérialise la talle séminale, la talle primaire n° 1 correspond au nœud 04 de cette talle, qui lui est synchrone. Dans cette situation, les verticales reliant les nœuds synchrones sont devenues des obliques. On procède ensuite à une rotation, autour de la talle séminale pour axe, de l'ensemble des talles primaires, suivie d'une translation vers la gauche de ce même ensemble, translation d'une valeur de trois entre-nœuds destinée, en conservant aux obliques une pente de 45° , à mettre la première talle secondaire en synchronisme avec la quatrième talle primaire: RAMOND écrit en effet: « La première talle d'ordre 2 n'apparaît, pour les deux populations considérées, que lorsque quatre à cinq talles d'ordre 1 sont déjà formées. »

On constate alors que le diagramme de RAMOND transformé reproduit ceux des figures 26 et 41 b.

2.2.2. Structure fructifère.

Tout ce qui précède, concernant les graminées, se rapporte à la structure *végétative*, ne nous apprenant rien sur la structure *fructifère*. Contrairement aux cas du cotonnier et de l'arachide, plantes à type de floraison axillaire ou indéfini (chez lesquelles les organes fructifères sont issus plus ou moins directement des bourgeons des nœuds de la tige séminale), il n'y a pas chez les graminées, dont le type de floraison est *terminal* ou *défini*, de relation de structure apparente entre l'inflorescence (épi, panicule,...) et l'organe purement végétatif qu'est le chaume.

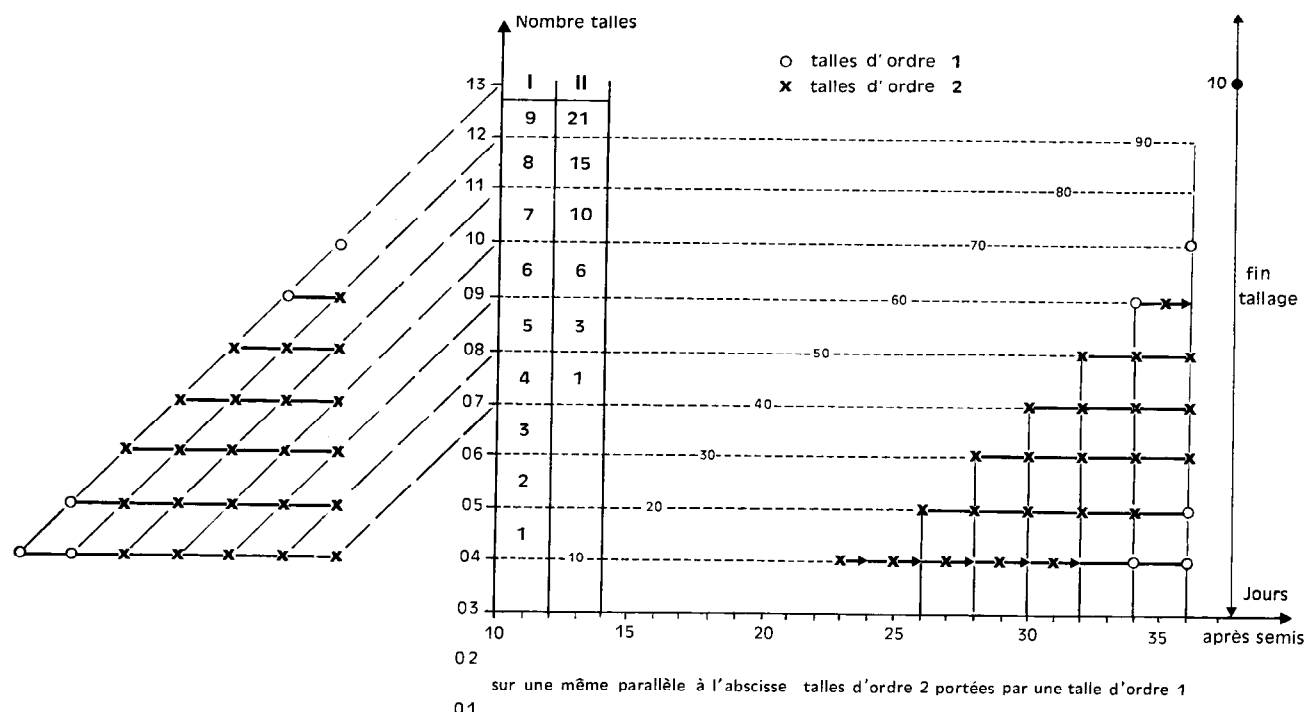


Fig. 43. — Production dans le temps des talles d'ordre r_1 et r_2 par un sorgho Sanio (d'après RAMOND, 1968, au Sénégal), et vérification du modèle général relatif aux graminées.

Ainsi, rien ne prépare à retrouver chez une graminée une relation mathématique de structure entre appareils végétatif et fructifère, comme il en existe chez le cotonnier.

Or si, chez un sorgho photopériodique, on porte en abscisses le nombre définitif (réalisé à l'épiaison) de nœuds U (ou de feuilles) de la tige séminale et en ordonnées le nombre G de grains de la panicule, pour des semis successivement plus précoces déterminant des durées de végétation et donc des nombres de nœuds croissants, la courbe de régression est encore une *parabole* stricte (fig. 43, données brutes de BEZOT, 1963 ; FRANQUIN, 1966). Une relation existe donc, qui n'est qu'apparente, mais qui incite à rechercher si le nombre des nœuds et la dichotomie de la panicule ne sont pas en relation avec le nombre de nœuds du chaume.

Le développement des organes reproductifs : épi, panicule, épillets, grains, procède donc en relation définie avec celui des organes végétatifs. Chez le blé, le nombre d'épillets de l'épi adulte serait déjà déter-

miné plus d'un mois avant l'épiaison. Les caractéristiques de développement de l'inflorescence devraient, en conséquence, pouvoir être prédites d'après le développement de la talle. Ce serait oublier cependant que ces caractéristiques dépendent aussi de la vigueur de la talle, telle qu'elle est caractérisée par son diamètre.

On sait que, lors du passage du chaume végétatif à l'inflorescence, le nombre des hélices foliaires, chez un sorghum par exemple (BUGNON et al., 1964, 1966), peut augmenter de deux à plus de cinq ou six. Or, il semble bien que cette multiplication des hélices, qui détermine finalement les caractéristiques de la panicule, soit d'autant plus importante que le diamètre de l'apex est plus grand.

On remarquera encore qu'une différence essentielle avec cotonnier réside dans le fait que, chez cette plante à floraison terminale *définie*, la parabole (fig. 44) atteint un *maximum* (indiquant qu'un accroissement du nombre de nœuds, du fait d'un semis encore plus précoce, n'augmenterait pas le nombre de grains de la panicule), alors qu'elle part d'un *minimum*, comme il

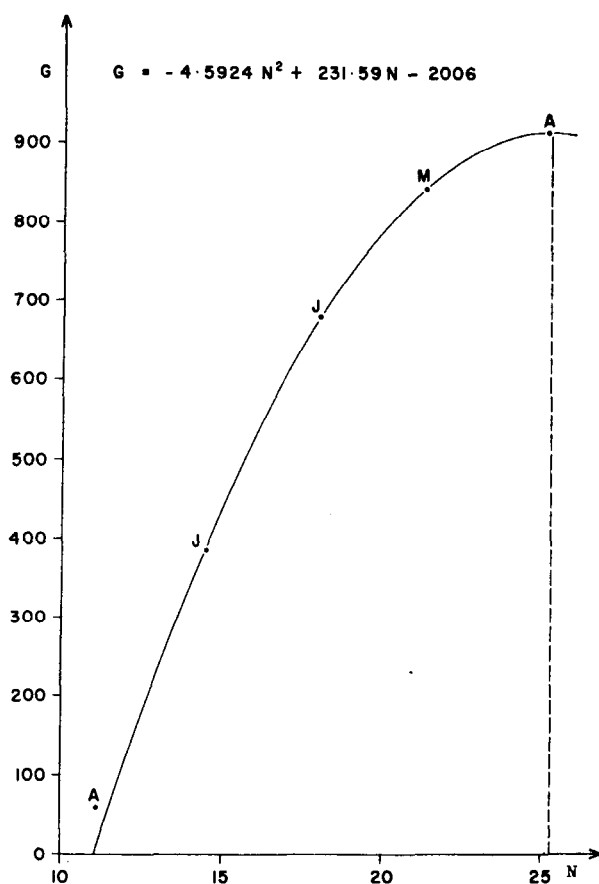


Fig. 44. — Modèle de structure fructifère d'un sorgho. Nombre G de grains de la panicule en fonction du nombre de nœuds N de la talle séminale.

est logique, chez le cotonnier, plante à floraison axillaire *indéfinie*.

Avec ces vérifications de modèles relatifs au cotonnier et aux graminées prend fin cette deuxième partie consacrée à l'établissement de relations algébriques de structures fondamentales (communes aux trois plantes) et spécifiques. Les modèles propres à l'arachide feront l'objet d'une étude séparée.

Dans la troisième partie, ces modèles *statiques* — statiques même s'agissant des modèles temporels car le temps ne s'y trouve intégré que de manière relative, par la voie de relations de synchronisme internes au végétal — deviendront *cinétiques* par introduction du temps absolu, puis *dynamiques* sous l'action des facteurs physiques de l'environnement.

3.1. REMERCIEMENTS.

L'auteur exprime sa gratitude à Mlle A.-M. AUBRY, mathématicienne-informaticienne à l'ORSTOM, dont les conseils répétés ont facilité le développement de cette deuxième partie de l'étude.

Manuscrit reçu au S.C.D., décembre 1971.

BIBLIOGRAPHIE

- BEZOT (P.) — 1963 — L'amélioration des Sorghos au Tchad. *L'Agronomie tropicale*, 18 (10) : 985-1007.
- COCHENE (J.), FRANQUIN (P.) — 1967 — Une étude agro-climatique de l'Afrique sèche au sud du Sahara. Projet conjoint FAO/UNESCO/OMM, FAO, Rome, VIII — 326 p.
- COLLOT (F.) — 1962 — Théorie mathématique de la croissance des êtres organisés. I. Le concept de bioton. *Rev. de biomathématique*, n° 1, oct. 1962 : 9-17.
- DURAND (D.) — 1967 — Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Ann. physiol. vég.* INRA, 9 (1) : 5-27.
- FRANQUIN (P.) — 1952 — Essais de comportements physiologique et parasitaire du cotonnier en moyenne Côte d'Ivoire. *Rapport I.R.C.T.*, 66 p.
- FRANQUIN (P.) — 1970 — Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. I. Principes de structure et production de nombre. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 14, déc. 1970 : 77-126.
- KATAYAMA (T.) — 1951 — Studies on tillering of rice and barley. En japonais, 117 p., rapporté par Isaburo NAGAI dans *Japonica Rice. Its breeding and culture*. Yokendo Ltd, Tokyo, 1962, 843 p. en anglais.
- RAMOND (C.) — 1968 — Pour une meilleure connaissance de la croissance et du développement des mils pennisetum. *L'Agronomie tropicale*, 23 (8) : 844-863.