

# Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante

P. FRANQUIN

S.S.C. de l'ORSTOM

70-74, route d'Aulnay, 93-Bondy (France)

## RÉSUMÉ

Dans l'ensemble  $X$  des nœuds de la plante, tout nœud appartient théoriquement à l'intersection : d'un sous-ensemble  $h_j$  ( $j = 1$  ou  $2$ ) de nœuds liés au système constitué, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des deux hélices; d'un sous-ensemble  $r_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ) de nœuds correspondant à un ordre de ramification; d'un sous-ensemble  $n_i$  de nœuds équidistants d'un nœud de base de la tige séminale,  $n_i = n_{01}, n_{02}, \dots$  étant un nœud quelconque de cette tige; d'un sous-ensemble  $n_{i+kd}$  de nœuds synchrones (et équidistants d'un apex),  $d = 0, 1, 2, \dots$  mesurant, en nombre de plastochrones, le retard à l'émission du bourgeon axillaire relativement à sa feuille axillante. Autrement dit :

$$\forall x \in X, x \in (h_j \cap r_k \cap n_i \cap n_{i+kd}).$$

Tous ces éléments de la structure sont inscrits dans le triangle de Pascal : dans chaque intersection « ligne-colonne » de ce triangle, les nœuds appartiennent donc à une même hélice et à un même ordre de ramification et sont équidistants et synchrones entre eux. L'intervalle entre deux nœuds apparaît comme un intervalle spatio-temporel constituant une unité de développement morphogénétique et physiologique, ces deux phénomènes pouvant être liés par son intermédiaire.

## ABSTRACT

In the set  $X$  of plant nodes, each node  $x$  belongs to the intersection : of a subset  $h_j$  ( $j = 1$  or  $2$ ) of nodes linked to the system constituted, order by order of branching by one of the spirals; of a subset  $r_k$  ( $k = 0, 1, 2, \dots$ ) of nodes corresponding to a ramification order; of a subset  $n_i$  of equidistant nodes of a base node of the seminal stem,  $n_i = n_{01}, n_{02}, \dots$  being any node of this stem; of a subset  $n_{i+kd}$  of synchrones (and equidistant of an apex) nodes,  $d = 0, 1, 2, \dots$  measuring, in number of plastochrones, the emission slowness of the axillary bud in relation to his axillant leave. Or else :

$$\forall x \in X, x \in (h_j \cap r_k \cap n_i \cap n_{i+kd}).$$

All these elements of the structure are inscribed in the Pascal triangle : in any intersection « line-column » of

this triangle, the nodes thus belong to the same spiral and the same ramification order and are equidistant and synchrones among them. The interval between two nodes appears as a spatio-temporal interval constituting a morphogenetic and physiological development unit, both phenomena being linked through the medium of it.

Il y a structure à tout niveau d'organisation, chacune constituant une sous-structure de la structure, immédiatement sus-jacente : aux niveaux moléculaire, particulière, cellulaire... pour l'échelle microscopique puis à ceux de l'organe, du groupe d'organes, de la plante entière pour l'échelle macroscopique, le niveau tissulaire faisant la transition. A cette dernière échelle, seule considérée ici, la structure de la plante est une composante de son architecture, composante abstraite, donc mathématisable, qui se manifeste dans le nombre d'organes (1, 2) et, comme va le montrer la formalisation des gradients d'espace et de temps du végétal, dans leurs relations spatiales et temporelles. Son développement, qui résulte directement de la multiplication cellulaire, n'est autre que le développement morphogénétique (qu'on liera au développement physiologique), distinct de la croissance proprement dite (multiplication + grandissement cellulaire), dont le produit est une autre composante de l'architecture.

Est décrite ici la structure fondamentale aux plantes à deux hélices foliaires, qui constituent la très grande majorité des angiospermes, chaque espèce se distinguant, relativement à ce fond commun, par des singularités secondaires. Ce serait la structure d'une plante qui développerait systématiquement tous les bourgeons axillaires de tous ses rameaux. Par rapport à ce modèle général, les déviations spécifiques consistent essentiellement en inhibitions, avortements, absence de bourgeons et en passage du mode de développement monopodial au mode sympodial, tous phénomènes dont peut rendre compte une formulation (1, 2). Une extrapolation aux espèces à plus de deux hélices devrait être possible par ailleurs.

## PRINCIPES

Celle de la plante répond parfaitement à la définition mathématique d'une « structure » : ensemble de relations

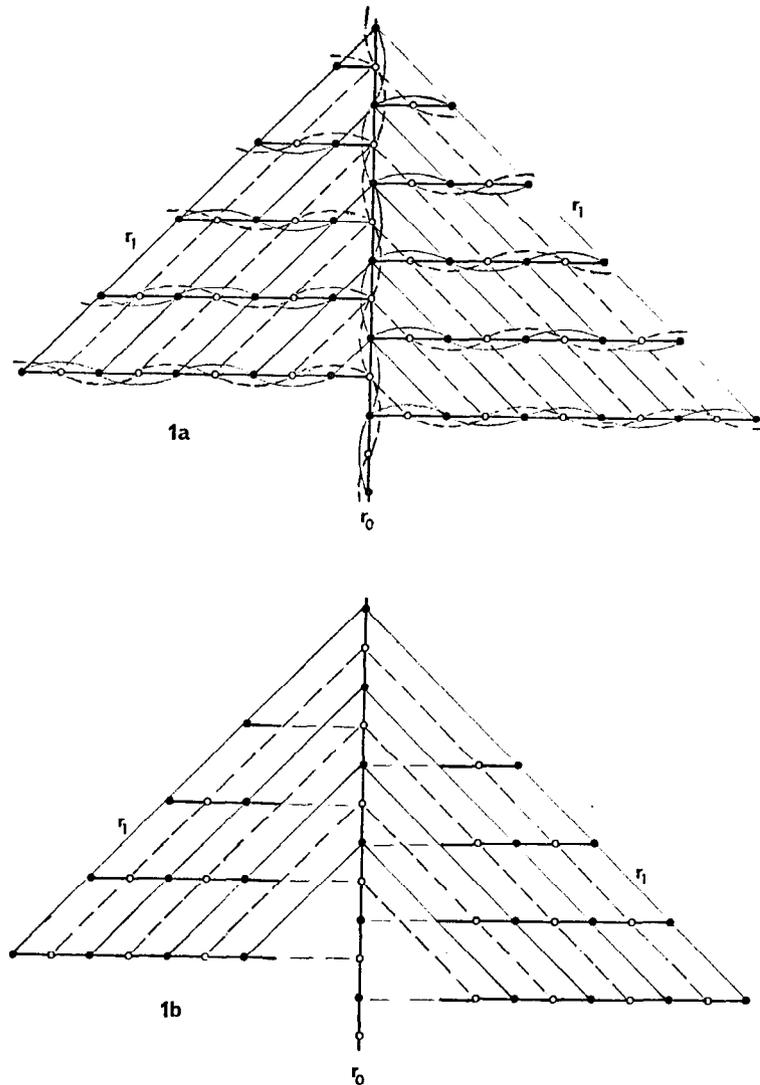


Fig. 1a. — Structure « spatiale »

La tige séminale ( $r_0$ ) est représentée verticalement ; les rameaux primaires ( $r_1$ ) horizontalement et alternativement de part et d'autre de la tige séminale. Les entrenœuds sont figurés par un intervalle identique dans tous les ordres de ramification  $r_k$  et il a été supposé qu'il y a l'équivalent d'un entrenœud entre tout nœud de la tige et le premier nœud du rameau qu'il émet, cette hypothèse restant valable pour la figure 2a. Les nœuds sont de deux sortes, chacune étant liée à l'une des deux hélices foliaires, schématisées elles-mêmes distinctement en trait continu ou discontinu. La production des nœuds et des entrenœuds se développe « comme si » chacune des deux hélices constituait, d'ordre en ordre de ramification, un système solidaire distinct, les deux systèmes progressant théoriquement, au même instant, à la même vitesse le long de tous les rameaux de tous ordres. Les nœuds que l'on a reliés conventionnellement par une même double-oblique convergente (inclinée à  $45^\circ$ , conséquence de l'identité de tous les entrenœuds), tracée en trait continu ou discontinu comme l'hélice qu'elle recoupe, sont *équidistants* (nœud  $n_1$  de la tige séminale, au point de convergence, *inclus*) d'un nœud de base de la tige séminale. Ces mêmes nœuds sont *synchrones* entre eux (nœud  $n_1$  de la tige séminale, au point de convergence, *exclus*). Ce modèle de développement spatial de la structure se poursuit identique d'ordre en ordre de ramification (fig. 2a)

Fig. 1b. — Structure « temporelle »

Les nœuds reliés par la même double-oblique (fig. 1a) ne sont pas synchrones du nœud  $n_1$  de la tige séminale que cette double-oblique recoupe mais du nœud  $n_{1+2}$ . Pour amener ces doubles-obliques à converger, sans changer de pente (condition de l'identité de tous les entrenœuds), sur ce nœud  $n_{1+2}$ , une translation de *deux intervalles* (ou entrenœuds) doit être opérée, de part et d'autre de la tige séminale  $r_0$ , sur les rameaux latéraux ( $r_1$ ). La discontinuité de deux *plastochrones* ainsi déterminée, sur le présent diagramme, entre la tige séminale et le premier entrenœud de tout rameau latéral, pourrait représenter le temps nécessaire à ce rameau pour organiser ses deux hélices. Ce modèle de développement temporel de la structure se poursuit identique, d'ordre en ordre de ramification, avec chaque fois *décalage spatial* de deux rangs on entrenœuds entre la double-oblique  $n_1$  d'ordre  $r_k$  et le nœud  $n_{1+2}$  d'ordre  $r_{k+1}$  dont elle est *synchrone*.

entre les éléments d'un ensemble. La plante peut en effet être considérée, dans son système caulinaire, comme un ensemble de nœuds et entrenœuds, différenciés dans leur morphologie et/ou leur fonction, dont les relations sont organisées.

Abstraction faite de leurs caractères morphologiques et fonctionnels, ces nœuds ou entrenœuds apparaissent en fait comme répartis, chez une plante à deux hélices<sup>1</sup> foliaires (arachide, cotonnier, riz)<sup>2</sup>, en deux ensembles, chacun étant lié au système constitué, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des hélices (fig. 1a).

Chacun de ces deux ensembles infinis (provisoirement) se compose lui-même d'un nombre identique de sous-ensembles de nœuds « homologues », ainsi qualifiés parce qu'ils sont, dans un même sous-ensemble, soit « équidistants », en nombre d'entrenœuds, d'un nœud de base de la tige séminale (plante vue dans sa structure « spatiale », fig. 1a), soit « synchrones » (plante vue dans sa structure « temporelle », fig. 1b). Le nombre total de ces sous-ensembles est égal, à une constante  $d$  près, au nombre  $n$  de nœuds de la tige séminale.

Ces sous-ensembles sont formés un par un (alternativement dans un ensemble puis dans l'autre) chez une plante à feuilles alternes et deux par deux (à simultanément dans chaque ensemble) chez une plante à feuilles opposées.

L'ensemble des nœuds de la plante peut encore être vu comme réparti en sous-ensembles correspondant aux ordres de ramification  $r_k$  (soit  $r_0$  : tige séminale;  $r_1$  : rameaux primaires;  $r_2$  : rameaux secondaires...), sous-ensembles évidemment en intersection avec les précédents (équidistants et synchrones).

Plus précisément, en effet, la plante construit cette structure sur le modèle d'un triangle de Pascal. Si, au niveau de chacun des nœuds consécutifs  $n_i$  (avec  $i$  : 01, 02, 03...) de la tige séminale d'une plante à feuilles alternes, on écrit (fig. 2a), sur une même ligne  $n_i$ , à la suite, les nombres de nœuds qui, dans chaque ordre de ramification  $r_k$ , se trouvent à même distance (en nombre d'entrenœuds) que lui-même d'un nœud de base de la tige séminale, on constate que ces suites de nombres sont données par le développement de la formule du binôme, comme pour les suites horizontales du triangle de Pascal. Quant aux colonnes de nombres que forment ces suites superposées et qui constituent par définition les ordres de ramification  $r_k$ , ce sont donc les suites verticales du même triangle.

En résumé, les suites horizontales ou lignes sont, en vue spatiale (fig. 2a), les sous-ensembles de nœuds « homologues par équidistance » (depuis un nœud de base de la tige séminale), les suites verticales étant les sous-ensembles « d'ordre de ramification ».

Si maintenant, au niveau de chacun des mêmes nœuds successifs  $n_i$  de la tige séminale, on écrit (fig. 2b) sur une même ligne, à la suite, les nombres de nœuds qui, dans chaque ordre de ramification  $r_k$ , sont synchrones de ce même nœud, ces suites de nombres ne sont plus, comme précédemment, identiques aux suites horizontales du triangle de Pascal, tandis que les suites verticales ou colonnes, qui constituent toujours par définition les ordres de ramification, vont rester les mêmes qu'en 2a. C'est qu'en représentation temporelle, les suites verticales apparaissent décalées de  $d+1$  rangs les unes par rapport aux autres, soit trois rangs ici (fig. 2b),  $d$  ayant été pris égal à deux, au lieu d'un seul rang en représentation spatiale (fig. 2a) comme dans un triangle de Pascal. Et cela du fait du décalage de deux rangs ou entrenœuds, à chaque nouvel ordre de ramification, des structures spatiale et temporelle (comme expliqué fig. 1b),  $d = 2$  correspondant à un retard à l'émission de trois plasto-chrones<sup>1</sup> du bourgeon axillaire relativement à sa feuille axillante.

En résumé, les suites horizontales ou lignes sont, en vue temporelle (fig. 2b), les sous-ensembles de nœuds « homologues par équidurée » (depuis l'instant d'émission d'un nœud de base de la tige séminale) ou, autrement dit, « synchrones », les suites verticales ou colonnes constituant les sous-ensembles « d'ordre de ramification ». On notera encore que, dans un sous-ensemble synchrone, tous les nœuds sont équidistants d'un apex, celui de la tige qui le porte pour chacun.

Ainsi, structure spatiale (fig. 2a) et structure temporelle (fig. 2b) ne coïncident pas. Il est pourtant possible de rendre compte au moyen d'un seul et même diagramme de la triple appartenance de tout nœud à un ordre de ramification ainsi qu'à une structure spatiale et à une structure temporelle non superposables; et plus précisément, à un sous-ensemble de nœuds d'ordre  $r_k$ , à un sous-ensemble  $n_i$  de nœuds équidistants et à un sous-ensemble  $n_{i+kd}$  de nœuds synchrones, donc à leur commune intersection. Considétons en effet, sur le diagramme spatial (fig. 2a), que les intersections « ligne-colonne » que l'on a reliées par des lignes obliques reproduisent (le long de l'oblique) les lignes ou sous-ensembles synchrones du diagramme temporel (fig. 2b). A la base de ces obliques, les sommes des effectifs de ces intersections reconstituent la suite des totaux marginaux  $u_n$  des lignes de la figure 2b : 1, 1, 1, 2, 3, 4, 6, 9, 13, 19..., une série de Fibonacci dont la formule de récurrence est :  $u_{n+1} = u_n + u_{n-2}$ . Ainsi, dans tout sous-ensemble de nœuds équidistants, les nœuds sont synchrones entre eux dans un même ordre de ramification; et, réciproquement, dans tout sous-ensemble de nœuds synchrones, les nœuds sont équidistants entre eux dans un même ordre de ramification.

<sup>1</sup> La distinction de deux hélices foliaires (4) n'est pas indispensable pour l'exposé de ce qui suit. On ne peut cependant l'omettre, en raison, relativement à la structure fondamentale ici décrite, de la structure particulière de chaque espèce, qui ne peut parfois se comprendre (cas du cotonnier, 1, 2) que par l'existence de deux hélices.

<sup>2</sup> Plantes qui ont fourni les observations de base de l'étude (1, 2) ici résumée et complétée.

<sup>1</sup> Il semble que ce décalage de rangs ou entrenœuds ou plasto-chrones soit le même, égal à deux, chez les trois espèces étudiées. Selon GIFFORD (3), d'ailleurs, KOCH (1893) « made very exacting observations on a number of plants and concluded that normally in angiosperms... buds arise in connection with the third or fourth pair of leaves behind the shoot apex ».

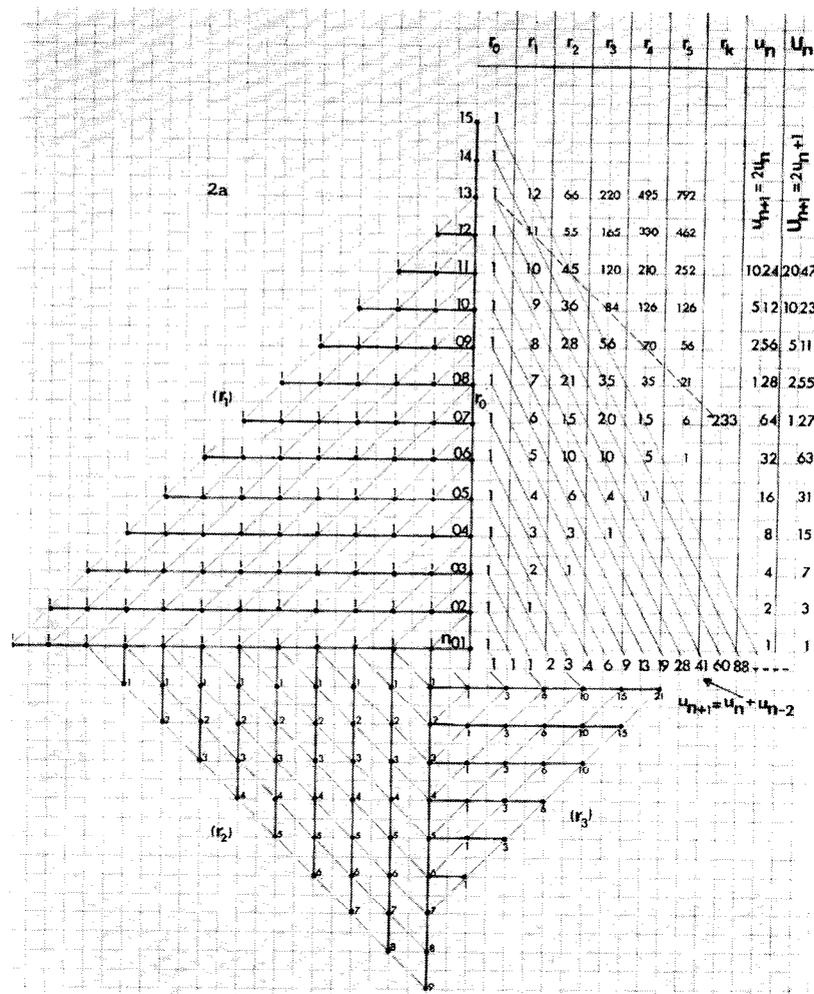


Fig. 2a. — Diagramme de structure « spatiale »

Le diagramme a été développé, à partir de tige séminale  $r_0$  représentée avec ses nœuds successifs  $n_i$  (soit 01, 02, 03...), jusqu'à l'ordre de ramification  $r_3$ , mais pour le premier rameau de chaque ordre seulement. Dans un même ordre, tous les rameaux ont été figurés d'un même côté de la tige-mère et non de part et d'autre comme en 1a. Les doubles-obliques de la figure 1a deviennent alors, du fait de la rotation, des obliques simples, ici tracées, toujours à 45°, en trait discontinu uniformément, la distinction n'étant plus nécessaire entre les deux systèmes d'hélices. Ces obliques constituent, d'ordre en ordre de ramification  $r_k$ , des systèmes continus reliant les nœuds appartenant à un même sous-ensemble  $n_i$  de nœuds « homologues par équidistance ». Ces sous-ensembles sont dénombrés selon les lignes  $n_i$ , lesquelles donnent la répartition, par ordre de ramification  $r_k$  (colonnes), de tous ces nœuds ( $n_i$  inclus) équidistants du premier nœud cotylédonaire  $n_{01}$ . Réciproquement, les colonnes, qui constituent les sous-ensembles de nœuds considérés par « ordre de ramification »  $r_k$ , donnent la répartition de ces nœuds par sous-ensemble équidistant ou ligne  $n_i$ . Lignes et colonnes reproduisent un triangle de Pascal. Dans ce tableau en forme de triangle (inachevé), les nœuds appartenant à chacune des intersections « ligne-colonne » sont aussi « synchrones » entre eux et avec ceux des intersections que l'on a reliées par une même oblique en trait continu. Chaque fois qu'est émis un nouveau nœud au sommet de la tige séminale, sont aussi théoriquement émis les nœuds des intersections reliées par une nouvelle oblique. Les nombres inscrits en chiffres minuscules n'appartiennent donc pas encore à la structure correspondant à  $n_{15}$ . Dans les deux dernières colonnes sont donnés les totaux marginaux non cumulés ( $u_n$ ) et cumulés ( $U_n$ ), avec leurs formules de récurrence, de la structure spatiale complétée. A la base des obliques du tableau sont inscrits les totaux effectués le long de ces obliques, totaux dont la suite (1, 1, 1, 2, 3, 4, 6...) reproduit celle des totaux marginaux non cumulés  $u_n$  de la structure temporelle (fig. 2b). Enfin, faute de pouvoir représenter tout le diagramme développé de la structure sur un seul plan, on a affecté chaque nœud figuré le long des obliques discontinues d'un coefficient numérique indiquant qu'il doit être compté pour 1, 2, 3... nœuds, ces coefficients prenant en compte les nœuds non directement dénombrables parce que non figurés. Ces coefficients reproduisent eux-mêmes, dans chaque ordre de ramification, les suites verticales du triangle

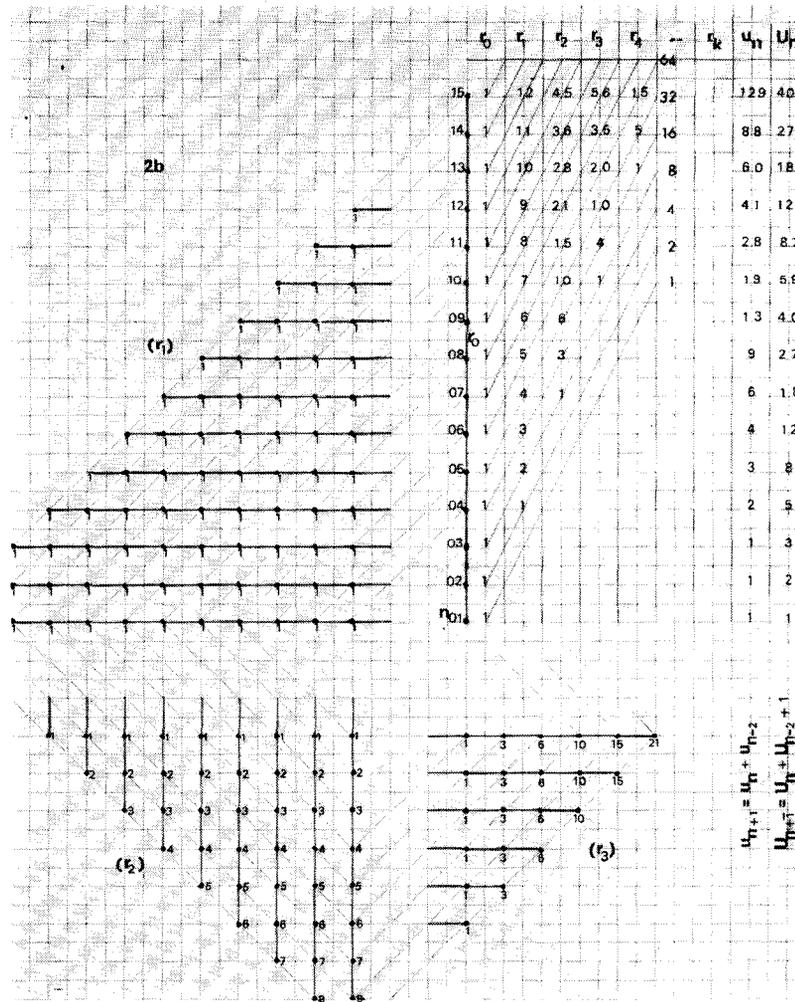


Fig. 2b. — Diagramme de structure « temporelle »

Chaque système continu d'obliques discontinues, tracées à 45°, relie les nœuds appartenant à un même sous-ensemble  $n_i$  de nœuds « homologues par équidurée » ou « synchrones ». Ces sous-ensembles sont dénombrés selon les lignes  $n_i$ , lesquelles donnent la répartition, par ordre de ramification  $r_k$  (colonnes), de tous ces nœuds synchrones du nœud  $n_i$  lui-même. Réciproquement, les colonnes  $r_k$ , qui constituent les sous-ensembles de nœuds considérés par « ordre de ramification », donnent la répartition de ces nœuds par sous-ensemble synchrone ou ligne  $n_i$ . Lignes et colonnes ne reproduisent plus un triangle de Pascal, les colonnes étant ici décalées de trois rangs (au lieu d'un seul en 2a) en raison du décalage de deux rangs et de la translation opérée, comme en figure 1b, sur les rameaux latéraux, à chaque nouvel ordre de ramification. Les nœuds appartenant à chacune des intersections « ligne-colonne » sont aussi « équidistants » entre eux et avec ceux des intersections que l'on a reliées par une même oblique en trait continu. Chaque fois qu'est émis un nouveau nœud au sommet de la tige séminale, apparaissent une nouvelle oblique et de nouvelles intersections le long des obliques précédentes non encore complétées. Au sommet de ces obliques, sont donnés les totaux selon ces obliques, lesquels reproduisent la suite (1, 2, 4, 8, 16...) des totaux marginaux non cumulés ( $u_n$ ) de la structure spatiale (fig. 2a)

Mais on a admis jusqu'ici qu'entre le nœud émetteur d'un rameau latéral et le premier nœud de ce rameau, nœud qui généralement ne produit qu'une préfeuille, il y a l'équivalent d'un entrenœud, aussi réduit fût-il (en proportion de la préfeuille?). Cette interprétation répond à la thèse selon laquelle la feuille termine l'entrenœud. Remarquons qu'entre ces deux nœuds d'axes successifs, on dénombre non pas 1 mais  $d+1$

plastochrones (soit  $2+1 = 3$  plastochrones dans les présents diagrammes).

Or cette interprétation est discutable puisque, selon une autre thèse, l'entrenœud débute par la feuille. Vu à l'œil nu, ce premier nœud (défini par une préfeuille) du rameau émis paraît étroitement accolé au nœud émetteur. Il pourrait donc n'y avoir rien, spatialement, entre nœud émetteur et nœud émis qui,

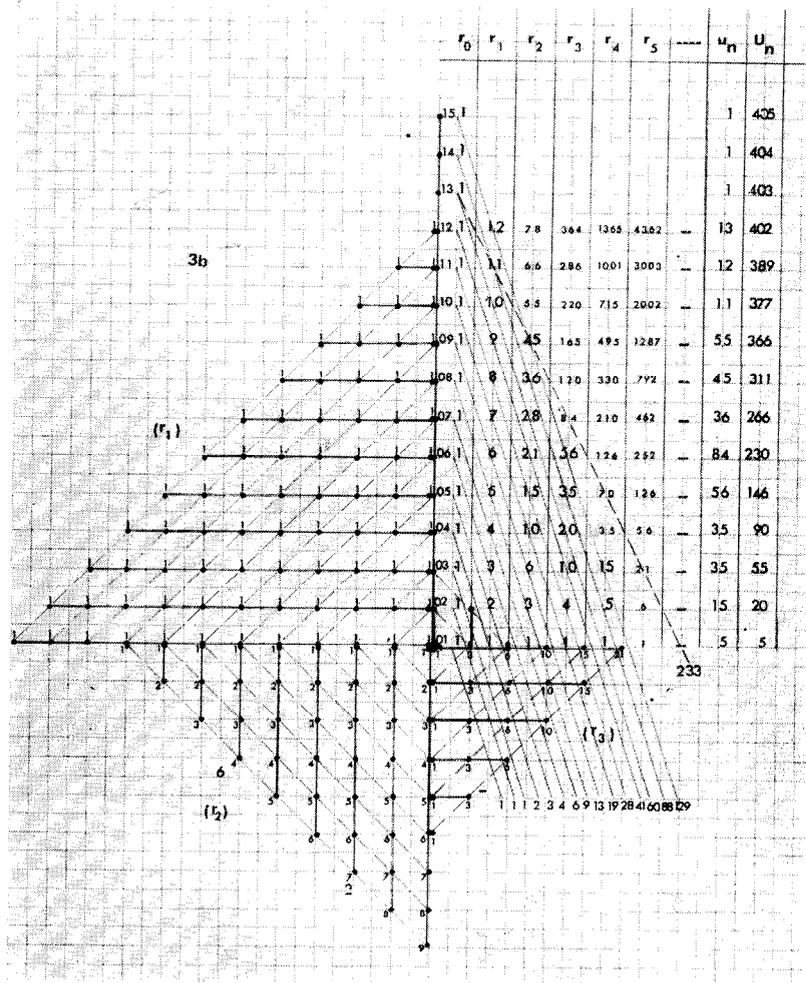
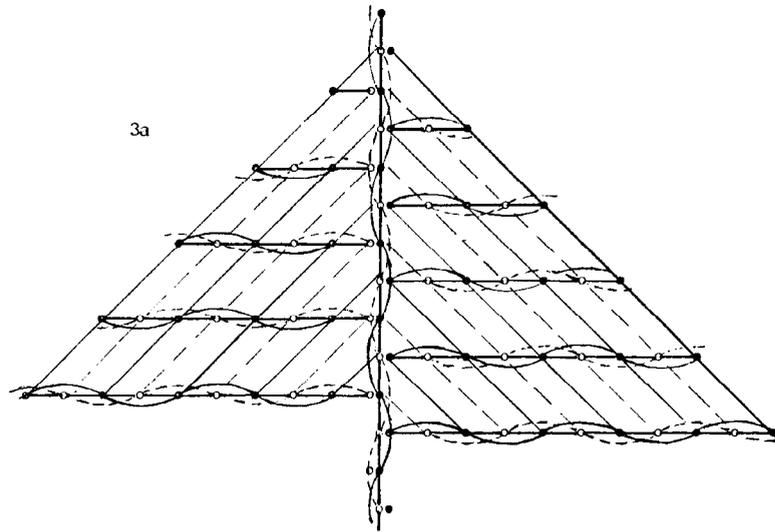


Fig. 3a et 3b

Contrairement au cas des figures 1a et 2a, il est supposé, en 3a et en 3b, qu'il n'y a pas d'intervalle spatial entre un nœud et le premier nœud du bourgeon axillaire ou rameau qu'il émet. Ces deux nœuds sont donc représentés accolés. Il s'écoule entre eux, cependant, plusieurs plastochrones, trois ici par exemple, en sorte que, au premier entrenœud près de chaque rameau, les figures 1b et 2b restent valables. En 3b, on a toujours un triangle de Pascal, mais orienté différemment, les colonnes représentant toujours les sous-ensembles « d'ordre de ramification »  $r_k$ ; les lignes, les sous-ensembles  $n_i$  de nœuds « équidistants »; les obliques en trait continu, les sous-ensembles « d'ordre de ramification »  $n_i + 2$  de nœuds « synchrones ». Au bas de ces obliques, on retrouve bien la même suite (1, 1, 1, 2, 3, 4, 6...) qu'en 2a et 2b. Les totaux marginaux  $u_n$  et  $U_n$  concernent exclusivement les intersections « ligne-colonne » reliées par les obliques, les nombres en chiffres minuscules se rapportant à des nœuds à venir

bien qu'appartenant à deux axes successifs, seraient ainsi *équidistants* (en nombre d'entrenœuds) d'un nœud de base. Et bien qu'entre leurs instants d'émission se déroule un temps de  $d+1$  plastochrones, comme dans la première interprétation.

Si, dans cette optique, les diagrammes 1b et 2b restent pratiquement inchangés (à l'entrenœud de base près de chaque rameau, auquel se substitue 1 plastochrone), les diagrammes spatiaux 1a et 2a deviennent respectivement 3a et 3b. En 3b, on a encore un triangle de Pascal, quoique différemment orienté, donnant toujours : les sous-ensembles  $r_k$  d'ordre de ramification selon les colonnes; les sous-ensembles  $n_i$  de nœuds équidistants selon les lignes (dont les suites sont identiques à celles des colonnes); et, selon les obliques, les sous-ensembles  $n_{i+d+1}$  de nœuds synchrones (et non  $n_{i+d}$  comme précédemment, les colonnes se présentant, fig. 3b, sans décalage de rang). Ainsi, quelle que soit l'interprétation donnée de l'entrenœud et de sa feuille, le triangle de Pascal rend compte de la structure.

#### APPLICATIONS

Au plan des applications, un phénomène de grande signification est l'importance du décalage,  $d$ , des structures temporelle et spatiale, lequel se traduit par un déficit de nœuds de la première relativement à la seconde. Bien que caractéristique variétale,  $d$  peut varier quelque peu avec l'activité de croissance et donc l'environnement physique, et ne pas rester constant durant toute la vie du végétal, la tendance étant à l'accroissement de sa valeur à chaque nouvel ordre de ramification. De faibles variations seront très efficaces. Pour  $d = 2$  (très grande majorité des cas, semble-t-il) le produit de la structure temporelle, à l'émission par exemple du 13<sup>e</sup> nœud ( $n_{13}$ ) de la tige séminale, sera théoriquement de 60 nœuds, comme il apparaît au bas de l'oblique correspondante (fig. 2a et 3b). Pour  $d = 1$ , ce produit atteindra 233 nœuds, soit quatre fois plus, comme indiqué au bas de l'oblique discontinue. Pour  $d = 3$ , il ne serait que de 26 nœuds, soit deux fois moins. Ainsi ce paramètre  $d$ , qui traduit le retard à l'émission du bourgeon axillaire relativement à sa feuille axillante, est un facteur extrêmement puissant de la productivité.

Cette formalisation des gradients d'espace et de temps de la plante peut trouver d'autres applications aux plans scientifique et pratique. Il est très vraisemblable, en effet, que les comportements morphologique et physiologique d'un nœud ou entrenœud donné dépendront, pour des conditions de milieu définies, de ses positions respectives dans les structures spatiale et temporelle et peut-être dans l'ordre de ramification.

Sur la base des modèles fondamentaux ici décrits, il est aussi possible de déduire les structures d'espèces présentant des particularités (arachide, cotonnier, riz : 1, 2), puis d'en donner des formulations. Ces

particularités peuvent se traduire par de simples glissements, les unes par rapport aux autres, des suites verticales du triangle de Pascal (<sup>1</sup>). Quel que soit le modèle spécifique dérivé, il sera aisé de tirer des sous-ensembles concernés et de leurs arrangements des « relations de structure » algébriques illustrant bien la définition donnée d'une « structure » au début de cette étude, comme par exemple la formule de tallage d'une variété de riz pour laquelle  $d$  serait égal à 1 (formule dans laquelle  $T_n$  est le nombre théorique de talles de la plante quand la taille principale compte  $n$  nœuds) :

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

Si alors on connaît, pour des conditions constantes de milieu, la relation :  $n = f(t)$  où  $t$  est le temps, la substitution de cette fonction (normalement linéaire) à  $n$  dans la relation précédente fera de ce modèle statique un modèle cinématique. En conditions énergétiques variables (et alimentation hydrique convernable), enfin, il sera généralement possible de pondérer le temps par la température, le rayonnement... De cinématique, le modèle de développement morphogénétique sera devenu dynamique et pourra être ajusté à des modèles mathématiques de l'environnement physique.

Ces modèles seront des *référentiels*, ou termes de référence théoriques auxquels seront comparés les comportements observés de la plante en conditions naturelles ou expérimentales variées.

Enfin, l'intervalle entre deux nœuds, qu'on le prenne au sens spatial (entrenœud) ou au sens temporel (plastochrone), apparaît, au plan de la morphogénèse, comme une *unité de développement*. C'est en fait un intervalle spatio-temporel au moyen duquel la plante mesure le temps et l'espace. Les plantes auront ainsi un temps *absolu* qu'elles mesurent par le nombre de plastochrones, ce nombre étant la seule base de comparaison valable du développement d'une variété en milieux différents. D'où la nécessité, dans toute expérimentation physiologique ou agronomique, de dénombrer les intervalles spatio-temporels.

Chaque variété a par ailleurs son temps *propre* : la *durée horaire* du plastochrone, temps d'horloge dont la seule prise en considération, en régime variable de température, introduit une erreur qui peut-être considérable dans l'évaluation comparée des durées des phases de développement. Le nombre de plastochrones ou entrenœuds étant une fonction étroite de la température, il convient d'évaluer aussi la durée des phases de développement en « sommes de températures », ce qui revient à pondérer le temps par la température (voir article suivant dans le même numéro). C'est par l'intermédiaire de cette unité de développement qu'est l'intervalle spatio-temporel — ou de la somme de températures *équivalente* — qu'il est alors possible de lier le développement morphogénétique au développement physiologique,

BIBLIOGRAPHIE

FRANQUIN (P.) — 1970 — Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. I : Principes de structure et production de nombre. *Cah. ORSTOM sér. Biol.*, n° 14, 1970 : 77-126.

FRANQUIN (P.) — 1972 — Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. II : Relations

de structures. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 17, 1972 : 3-21.

GIFFORD (E. M., Jr) — 1951 — Ontogeny of the vegetative axillary buds in *Drymis winteri* var. *Chilensis*. *Amer. J. Bot.*, 38 : 234-243.

PLANTEFOL (L.) — 1948 — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. Masson et C<sup>ie</sup>, Paris, 153 p.