

Un modèle théorique du développement de la structure de la plante (1)

Pierre FRANQUIN

Office de Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer
74, Route d'Aulnay, 93 Bondy

(Manuscrit reçu le 16 mars 1974)

RÉSUMÉ

Dans l'ensemble X des nœuds de la plante, tout nœud x 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.

SUMMARY

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 synchronic (and equidistant of an apex) nodes, $d = 0, 1, 2, \dots$

(1) Communication - Colloque de la Société française de Physiologie végétale: Interprétations quantitatives du développement des végétaux. Paris, 16 mars 1974.

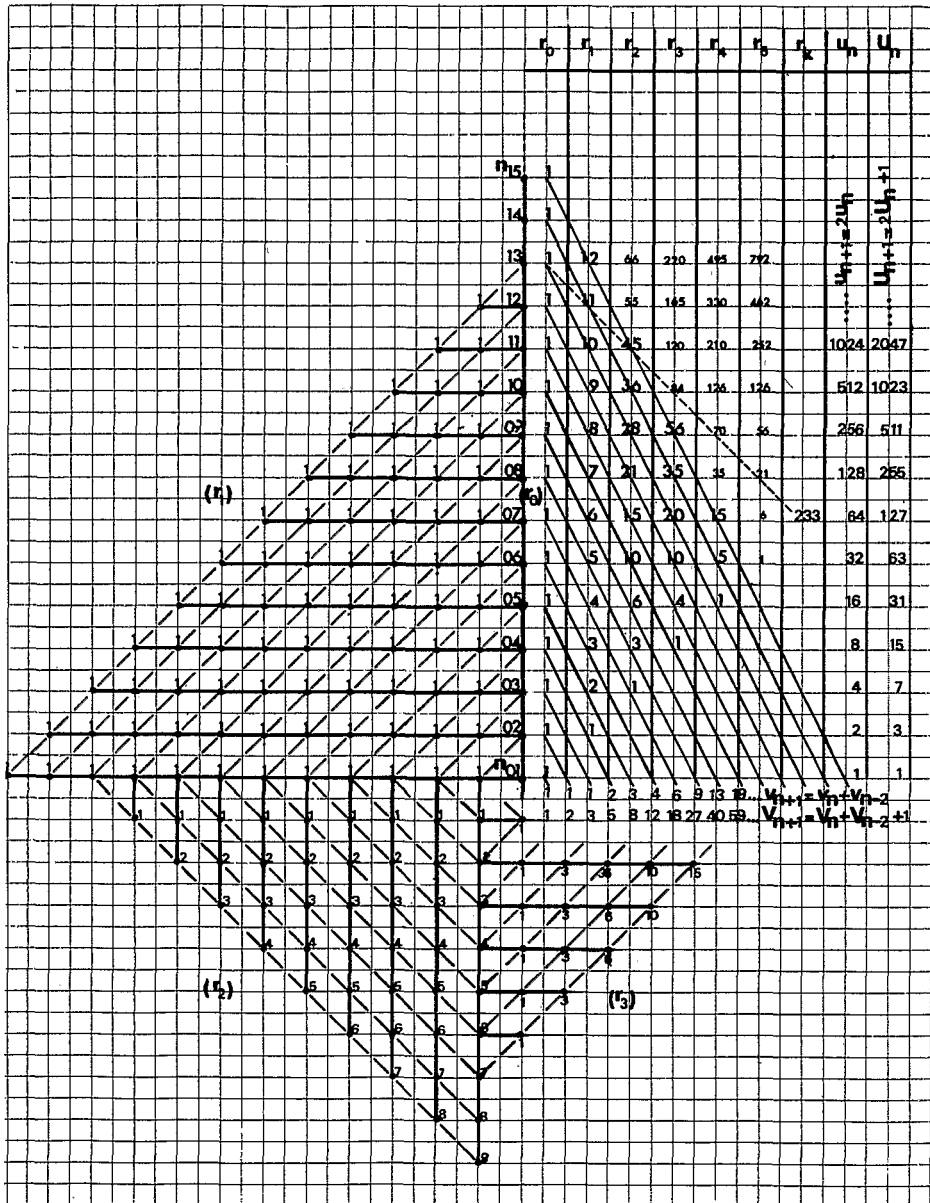
measuring, in number of plastochrones, the emission slowness of the axillary bud in relation to his axillant leave. Or else :

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

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.

Si l'on définit une structure comme l'agencement des parties d'un système, celle de la plante, à l'échelle macroscopique, est une composante de son architecture, composante abstraite, donc mathématisable, qui se manifeste dans le nombre d'organes et dans leurs relations spatiales et temporelles. Son développement, qui résulte directement de la multiplication cellulaire, n'est autre que le développement *morphogénétique* (que l'on tentera de relier au développement *physiologique*) de la plante, distinct de la croissance (multiplication + grandissement cellulaire), autre composante de l'architecture. Dans une perspective dynamique, cette structure présente elle-même deux composantes, l'une spatiale, l'autre temporelle.

FIG. 1. — Le diagramme a été développé, à partir de la tige séminale r_0 , représentée avec ses nœuds successifs n_i (soit $n_{01}, n_{02}...$) 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 représentés d'un même côté de la tige-mère et non de part et d'autre. Les obliques à 45° tracées en trait discontinu constituent, d'ordre en ordre de ramification, des lignes brisées reliant, chacune, les nœuds appartenant à un même sous-ensemble n_i de nœuds *équidistants* du premier nœud cotylédonaire n_{01} . Ces sous-ensembles sont dénombrés selon les lignes n_i , lesquelles donnent la répartition, par colonne ou ordre de ramification r_k , de tous ces nœuds équidistants (n_i inclus). Inversement, les colonnes, qui constituent donc les sous-ensembles de nœuds appartenant à un même ordre de ramification r_k , donnent la répartition de ces nœuds par sous-ensemble équidistant n_i . Lignes et colonnes reproduisent un triangle de Pascal. Dans ce triangle (inachevé), les nœuds appartenant à une même intersection « ligne-colonne » sont aussi *synchrones* entre eux et avec les nœuds des intersections reliées par une même oblique en trait continu. Chaque fois qu'est émis un nouveau nœud au sommet de la tige séminale, sont aussi émis les nœuds des intersections reliées par une nouvelle oblique. Les effectifs 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 cumulé u_n et cumulé U_n , avec leurs formules de récurrence, de la structure *spatiale* complète. A la base des obliques du tableau sont inscrits les totaux, non cumulé v_n et cumulé V_n , avec leurs formules de récurrence, effectués le long de ces obliques, lesquelles figurent la structure *temporelle*. Enfin, faute de pouvoir représenter tout le diagramme développé de la structure sur un même 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 de Pascal.



La structure *spatiale* peut être caractérisée par le gradient des nœuds équidistants (en nombre d'entre-nœuds) du premier nœud de base de la tige séminale. A toute distance de ce premier nœud mesurée en nombre d'entre-nœuds, correspond, dans l'ensemble des nœuds de la plante, un sous-ensemble de nœuds équidistants de ce nœud de base, nœuds liés théoriquement à une même hélice foliaire quel que soit l'ordre de ramification.

Tandis que la structure spatiale est ainsi définie par l'équidistance par rapport au premier nœud de base de la tige séminale, la structure *temporelle*, caractérisée par le gradient des nœuds *synchrones* entre eux, peut être définie par une équidistance par rapport aux apex, les hélices étant supposées progresser au même rythme au même instant dans tous les ordres de ramification. Si cette proposition se trouve assez bien vérifiée pour les rameaux d'un même ordre de ramification (chez trois espèces : une arachide, un cotonnier, une graminée, FRANQUIN 1970), elle l'est certes moins d'un ordre de ramification au suivant, comme si une résistance intervenait pour freiner le mouvement dans les ordres de plus en plus élevés. Dans le présent modèle *fondamental*, on considère comme nulle cette résistance, que l'on peut introduire (et dont le physiologiste pourra rechercher la nature) par contre dans des modèles dérivés pour la simulation du développement de structures réelles.

Du fait du retard à l'émission d (paramètre évalué en nombre de plastochrones, un plastochrone étant l'intervalle de temps entre la formation de deux primordia foliaires) du bourgeon axillaire relativement à sa feuille axillante, la structure spatiale (caractérisée par l'équidistance à partir du premier nœud de base de la tige séminale) et la structure temporelle (caractérisée par l'équidistance à partir des apex) ne coïncident pas. Elles le feraient si la première feuille (ou nœud) du bourgeon axillaire était synchrone de la feuille qui fait suite à la feuille axillante. C'est l'importance de ce retard qui détermine fondamentalement (secondairement aussi les inhibitions, avortements... de bourgeons) la structure globale de la plante.

Cette structure fondamentale, que la plante construit sur le modèle du triangle de Pascal (voir diagramme, Fig. 1), se formule comme suit, en langage ensembliste :

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

ce qui s'énonce : « tout nœud x de l'ensemble X des nœuds de la plante appartient à l'intersection de quatre sous-ensembles : r_k, h_j, n_i, n_{i+kd} », soit :

— un sous-ensemble r_k de nœuds appartenant à un *ordre de ramification* r_k , sous-ensemble figuré sur le diagramme par une colonne du triangle de Pascal : r_0 (tige séminale), r_1 (rameaux primaires), r_2 (rameaux secondaires) ...

— un sous-ensemble h_j ($j = 1$ ou 2) de nœuds lié au système constitué, d'ordre en ordre de ramification r_k , par l'une des deux hélices h_j ;

— 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. Ce sous-ensemble est figuré par la ligne du triangle correspondant à ce nœud, l'ensemble des lignes n_i constituant la structure *spatiale* ; les totaux marginaux des effectifs, non cumulé u_n (1, 2, 4, 8 ...) et cumulé U_n (1, 3, 7, 15 ...), de ces sous-ensembles répondent aux formules de récurrence :

$$u_{n+1} = 2u_n \quad \text{et} \quad U_{n+1} = 2U_n + 1$$

— un sous-ensemble n_{i+kd} de nœuds *synchrones* (et équidistants d'un apex),

le paramètre $d + 1 = 1, 2, 3 \dots$, dont dépend la productivité de la plante, mesurant, en nombre de plastochrones, le retard à l'émission du bourgeon axillaire relativement à l'émission de sa feuille axillante. Ce sous-ensemble est figuré par les effectifs de nœuds reliés par une droite traversant obliquement le triangle de Pascal, l'ensemble des obliques constituant la structure *temporelle*; les totaux marginaux des effectifs, non cumulé $v_n (1, 1, 1, 2 \dots)$ et cumulé $V_n (1, 2, 3, 5, \dots)$, de ces sous-ensembles répondent aux formules de récurrence :

$$v_{n+1} = v_n + v_{n-2} \quad \text{et} \quad V_{n+1} = V_n + V_{n-2} + 1$$

Cette structure idéale serait celle d'une plante qui développerait systématiquement (cas réel de certaines variétés de riz) et au même rythme tous les bourgeons axillaires de tous ses rameaux. Par rapport à ce modèle fondamental, les structures propres aux diverses espèces résultent essentiellement d'inhibition, avortement, absence de bourgeons, ainsi que de passage éventuel du mode de développement monopodial au mode sympodial, tous phénomènes dont peut rendre compte une formulation (FRANQUIN 1970, 1972). Il devrait être possible, en outre, d'extrapoler à des modèles relatifs aux espèces à feuilles opposées et même à celles possédant plus de deux hélices foliaires.

Les modèles spécifiques théoriques ainsi déduits, auxquels pourront être comparées les structures réelles observées en conditions naturelles ou expérimentales (la théorie permettant d'interroger le réel), ne doivent pas être considérées comme des termes de référence *moyens* mais comme des termes-limite vers lesquels tendent les structures réelles pour des conditions de développement tendant elle-mêmes vers l'optimum.

En fait, bien que caractéristique variétale, le paramètre $d + 1$ de décalage de la structure temporelle par rapport à la structure spatiale, qui mesure le retard à l'émission du bourgeon axillaire relativement à celle de sa feuille axillante, varie avec l'activité de croissance — donc les conditions de milieu — et peut ne pas rester constant durant tout le développement, la tendance étant à l'accroissement de sa valeur à chaque nouvel ordre de ramification. En modulant d judicieusement d'ordre en ordre, ainsi que la durée relative du plastochrone le long des axes, il sera possible, compte tenu par ailleurs des contraintes d'inhibition, d'avortement... de certains bourgeons, de simuler sur ordinateur le développement de structures réelles.

Quel que soit le modèle théorique ou réel élaboré ou simulé, il sera aisé de tirer des sous-ensembles de nœuds et de leurs arrangements des « relations de structure » algébriques (FRANQUIN 1972), comme par exemple la formule théorique 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 talle 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 mais non nécessairement linéaire) à n dans la relation précédente fera de ce modèle statique un modèle cinématique. En conditions énergétiques *variables*, il sera généralement possible de pondérer le temps par la température, le rayonnement

(le temps se trouvant alors exprimé en sommes de températures, de rayonnement...) De cinématique, le modèle de développement morphogénétique sera devenu dynamique et pourra être ajusté à des modèles mathématiques décrivant l'évolution de l'environnement physique.

Mais l'important ici est surtout de remarquer que l'intervalle entre deux nœuds, qu'on le prenne au sens spatial (entrecœud) ou temporel (plastochrone), apparaît, au plan de la morphogénèse, comme une *unité de développement*. C'est un intervalle spatio-temporel au moyen duquel la plante mesure à la fois le temps et l'espace. Les plantes auraient ainsi un temps *absolu*, qu'elles mesurent en nombre de plastochrones, ce nombre étant la seule base valable de comparaison du développement d'une plante en milieux différents. Chaque plante a par ailleurs son temps *propre*, la *durée horaire* du plastochrone, dont la prise en considération, dans l'évaluation comparée des durées du développement, introduit une erreur qui peut être considérable en régime variable de température. Le temps *propre*, ou durée du plastochrone, est en effet étroitement déterminé par la température, alors que le développement d'un intervalle spatio-temporel, entrecœud ou plastochrone, exige, sauf exceptions (pour des températures extrêmes notamment), une somme *constante* de températures, autre expression, en temps *absolu*, de l'« unité de développement » qu'est cet intervalle.

Si l'on admet alors que, chez une variété strictement non photo-périodique, le passage de l'état végétatif à l'état reproducteur se fait toujours pour un nombre identique d'entrecœuds, ce nombre ou la somme de températures *équivalente* permettre de lier le développement morphogénétique et le développement physiologique dans la relation suivante :

$$\Sigma (T - T_0) = K$$

T étant la température journalière moyenne, T_0 une température-seuil et K une constante variétale.

Dans le cas d'une variété photopériodique, l'introduction de la nyctipériode dans la relation conduit (FRANQUIN, 1974 b), pour les plantes de jour long et celles de jour court respectivement, aux expressions :

$$\Sigma (T - T_0) = A + \frac{k}{N_c - \bar{N}} \quad \text{et} \quad \Sigma (T - T_0) = A + \frac{k}{\bar{N} - N_c}$$

A étant une constante qui représente la période juvénile, \bar{N} la nyctipériode moyenne, N_c la nyctipériode critique et k une constante variétale dont la signification est le point important si l'on assimile $(N_c - \bar{N})$ à une vitesse moyenne et $\Sigma(T - T_0)$ à un temps. On peut se demander alors si, la photopériode étant optimale, c'est-à-dire continue dans le cas d'une plante de jour long, le changement d'état ne pourrait pas se réaliser dans le seul temps limite d'un plastochrone, c'est-à-dire ne nécessiter, à une température donnée, que le nombre de cycles de 24 heures indispensable au développement d'un entrecœud.

Alors que les gradients sont constamment impliqués et évoqués dans les études de morphogénèse et de physiologie, une formalisation n'en avait, semble-t-il, encore jamais été donnée, qui pût servir de guide au raisonnement. C'est donc à toutes fins utiles dans de telles études, comme d'ailleurs afin de lui susciter des concurrents, qu'est proposé ici le modèle théorique dont l'intérêt est évident, en

recherche agronomique, au plan de la productivité de la plante. De même espère-t-il attirer l'attention sur les relations des développements morphogénétique et physiologique.

BIBLIOGRAPHIE

- FRANQUIN P., 1970. — Modèles mathématiques de structure chez les végétaux. I : Principes de structure et production de nombre. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 14, 77-126.
- FRANQUIN P., 1972. — Modèles mathématiques de structures chez les végétaux. II : Relations de structure. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 17, 3-21.
- FRANQUIN P., 1974. — Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 23, 23-30.
- FRANQUIN P., 1974. — Formulation des phénomènes apparents de photothermo-périodisme en conditions naturelles. Principes de base. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 23, 31-42.