

Compétition, développement morphogène du cotonnier et production de la plante

P. Franquin

Laboratoire d'Agrométéorologie/climatologie de l'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy (France).

RÉSUMÉ

Par voie de modélisation, l'étude décrit les mécanismes, aux plans morphogénétique et mathématique, par lesquels la compétition au sein d'une culture, de cotonnier notamment, modifie la production de la plante. De curvilinéaire hors compétition, la productivité devient, en conditions de compétition, plus ou moins tôt linéaire.

MOTS-CLÉS : Modélisation - Compétition - Morphogénèse - Productivité - Cotonnier.

ABSTRACT

Through modelisation, the study shows how the competition within a crop, especially a cotton crop, modifies the plant production from a morphogenetic and mathematical point of view. Initially curvilinear without competition, the productivity becomes with competition more or less rapidly linear.

KEY-WORDS: Modelisation - Competition - Morphogenesis - Productivity - Cotton-plant.

INTRODUCTION

Le processus de ramification d'une plante est assimilable à un phénomène de reproduction, donc analogue à la croissance d'une population : à chaque génération n , il y a accroissement du nombre des rameaux et donc des nombres de feuilles, nœuds et entrenœuds (ces trois éléments solidaires constituent un « phytomère » qui émet un bourgeon axillaire à la feuille) qui composent ces rameaux. Dans sa phase végétative, une plante produit des rameaux d'ordres de ramification r_k (soit r_1, r_2, r_3, \dots) dont chacun répète la structure en phytomères du rameau principal r_0 (ou tige séminale). Ces rameaux forment donc des feuilles, nœuds, entrenœuds et bourgeons axillaires qui constituent des populations croissantes dont le rythme de multiplication traduit celui de la multiplication cellulaire dans les méristèmes terminaux des rameaux. La succession des générations n est rapportée à la succession des nœuds n_i (soit n_0, n_1, n_2, \dots) de la tige séminale qui est l'axe des « temps propres » de la plante, le plastochrone ou le phyllochrone étant « l'unité de temps ».

Tout se passe comme si tout nœud, de génération n et d'ordre de ramification r_k , reproduisait, une seule (première et dernière) fois, deux nœuds nouveaux : l'un, de même ordre r_k , à sa suite sur le même rameau, lors de la génération $n + 1$; l'autre, d'ordre r_{k+1} , premier nœud du bourgeon axillaire, lors d'une génération $n + d$ ultérieure à $n + 1$. Ce paramètre d , théoriquement entier, mesure en effet, en nombre de générations ou de nœuds (ou de plastochrones), le délai ou déphasage que prend

la transition d'un ordre de ramification r_k à l'ordre de ramification r_{k+1} . Les valeurs de d sont donc supérieures à 1, soit : 2, 3, 4, etc.

On a montré (FRANQUIN, 1970, 1972, 1974 a, 1974 b) que si, théoriquement, la plante développe systématiquement tous les bourgeons axillaires et terminaux de tous ses rameaux (ce que l'on pourrait désigner de croissance intégrale), et ce au même rythme, le nombre u_n de nœuds (ou de phytomères) reproduits à chaque génération n répond à la formule de récurrence :

$$u_n = u_{n-1} + u_{n-d} \quad (1)$$

C'est là ce que LEGAY (1968), dans une « Théorie générale de la croissance d'une population », a désigné comme étant une « croissance exponentielle avec retard ». En effet, si chacun des nœuds d'une génération $n-1$ reproduisait ses deux nœuds-fils simultanément, c'est-à-dire lors de la génération n , la formule (1) deviendrait (d étant égal à 1) :

$$u_n = u_{n-1} + u_{n-1} = 2u_{n-1} = 2^n \quad (\text{avec } u_0 = 1, \text{ le nœud de base de la plante}) \quad (2)$$

Ce dernier résultat, selon LEGAY, constitue le modèle de « croissance exponentielle normale ». Le modèle (1) croît donc d'autant moins vite, par rapport à 2^n , que d est plus grand que 1.

On va montrer que la compétition intraspécifique, entre individus d'un peuplement cultivé, peut conduire à une « croissance linéaire », qu'on peut considérer, avec LEGAY encore, comme une « croissance exponentielle dégénérée »; c'est-à-dire dégénérée de la croissance exponentielle avec retard (1). Le cotonnier en culture va d'abord nous servir d'exemple, mais à un niveau moindre de complexité que ne l'est la croissance exponentielle.

GÉNÉRALITÉS

ACCROISSEMENT DANS LA PLANTE ENTIÈRE

Une plante à phyllotaxie alterne (cas de la plupart des plantes cultivées) construit fondamentalement sur le modèle du triangle de Pascal (ou triangle arithmétique) sa structure « spatiale » (fig. 1) (FRANQUIN, *ibidem*). Cette structure spatiale ne coïncide pas avec la structure temporelle de la plante, en raison justement des valeurs supérieures à 1 que prend le paramètre de déphasage d lors du passage d'un ordre de ramification r_k à l'ordre suivant r_{k+1} : les suites verticales du triangle de Pascal sont en effet alors décalées de d lignes (ou nœuds ou générations), 2 ou 3 par exemple; ainsi les diagrammes de structure temporelle a (pour $d = 2$) et b (pour $d = 3$) de la figure 2 ne sont pas superposables au diagramme de structure spatiale ($d = 1$) de la figure 1 (non plus d'ailleurs que superposables entre eux).

Considérons les totaux marginaux u_n (fig. 1 et 2) des lignes horizontales de nombres de ces diagrammes : ils répondent, dans leur séquence de bas en haut, à la formule générale (1), soit :

$$\begin{aligned} u_n &= u_{n-1} + u_{n-1} && \text{pour } d = 1 \text{ (fig. 1)} \\ u_n &= u_{n-1} + u_{n-2} && \text{pour } d = 2 \text{ (fig. 2a)} \\ u_n &= u_{n-1} + u_{n-3} && \text{pour } d = 3 \text{ (fig. 2b)} \end{aligned}$$

	r_0	r_1	r_2	r_3	r_4	r_5	r_6	u_n
n_{12}	1	11	55	165	330	462	462		$u_n = 2^n u_{n-1}$
n_{11}	1	10	45	120	210	252	210		
n_{10}	1	9	36	84	126	126	84		
n_{09}	1	8	28	56	70	56	28	256	
n_{08}	1	7	21	35	35	21	7	128	
n_{07}	1	6	15	20	15	6	1	64	
n_{06} (r_0)	1	5	10	10	5	1		32	
n_{05}	1	4	6	4	1			16	
n_{04}	1	3	3	1				8	
n_{03}	1	2	1					4	
n_{02}	1	1						2	
n_{01}	1							1	

FIG. 1. — Diagramme de structure « spatiale » d'une plante à phyllotaxie alterne. Cette structure se construit sur le modèle du triangle de Pascal. La droite verticale à gauche, marquée des nœuds n_{01} à n_{12} , figure la tige principale ou séminale. Cet axe est aussi l'axe des temps « propres » de la plante. Les colonnes du triangle notées r_k constituent les ordres de ramification (r_0, r_1, r_2 , etc.). Les lignes n_i (n_{01}, n_{02} , etc.) du triangle donnent les effectifs, répartis par ordre de ramification r_k , des sous-ensembles de nœuds « équidistants », en nombre d'entrenœuds, du premier nœud (n_{01}) de la plante. La suite marginale exponentielle 2^n à droite totalise ces effectifs.

Ces totaux marginaux u_n croissent de façon exponentielle, sans retard ($d = 1$) ou avec retard ($d = 2, 3$, etc.), ce que l'on peut montrer à partir des équations « caractéristiques » des formules de récurrence (1). Ces équations sont de forme générale : $x^d - x^{d-1} - 1 = 0$. Par exemple, celle de la formule : $u_n = u_{n-1} + u_{n-2}$, qui est celle de la suite dite « de Fibonacci », est : $x^2 - x - 1 = 0$, 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 n , $u_n = AR_1^n + BR_2^n$. La connaissance de deux termes de la suite permet de tirer d'un système de deux

équations les valeurs de A et B relatives à cette suite. Ainsi, on obtient, pour la suite u_n : 1 1 2 3 5 8 13 etc. de la figure 2 a, avec $u_0 = u_1 = 1$, l'expression :

$$u_n = \left(\frac{\sqrt{5} + 1}{2\sqrt{5}}\right)\left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2}\right)^n + \left(\frac{\sqrt{5} - 1}{2\sqrt{5}}\right)\left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2}\right)^n \quad (3)$$

	r_0	r_1	r_2	r_3	r_4	r_5	u_n		r_0	r_1	r_2	r_3	r_4	r_5	u_n	
n_{12}	1	10	36	56	25	6	$u_n = u_{n-1} + u_{n-2}$	n_{12}	1	9	21	10			$u_n = u_{n-1} + u_{n-3}$	
11	1	9	28	35	15	1		11	1	8	15	4				
10	1	8	21	20	5			10	1	7	10	1				
09	1	7	15	10	1			09	1	6	6					
08	1	6	10	4				08	1	5	3					9
07	1	5	6	1				07	1	4	1					6
06	1	4	3					06	1	3						4
05	1	3	1					05	1	2						3
04	1	2						04	1	1						2
03	1	1						03	1							1
02	1							02	1							1
01	1							01	1							1

FIG. 2. — Diagrammes de structure « temporelle ». On y retrouve les colonnes du triangle de Pascal (fig. 1) décalées de 2 lignes (a) et de 3 lignes (b), en rapport avec les formules à droite (u_{n-2} en a et u_{n-3} en b). Les lignes n_i , qui ne sont plus celles du triangle, donnent les effectifs, répartis par ordre de ramification r_k , des sous-ensembles de nœuds « synchrones ». Les suites marginales exponentielles à droite totalisent ces effectifs. Ces suites ont pour formule générale : $u_n = u_{n-1} + u_{n-d}$, d correspondant au décalage de lignes des colonnes.

Dans ce dernier cas (où $d = 2$), l'accroissement des nœuds, entrenœuds, feuilles de la plante entière est en fait la somme de deux exponentielles.

ACCROISSEMENT DANS LES ORDRES DE RAMIFICATION r_k

Il faut bien noter que, par contre, dans chaque ordre de ramification r_k (colonnes r_0, r_1, r_2 , etc.) et quel que soit d (les suites verticales du triangle ne font que glisser, selon d , les unes par rapport aux autres), l'accroissement n'est jamais exponentiel mais « polynomial » (fig. 1 et 2) :

— constant en r_0 : 1 1 1 1 1, etc.,

- linéaire en r_1 : 1 2 3 4 5, etc.,
- quadratique en r_2 : 1 3 6 10 15, etc.,
- cubique en r_3 : 1 4 10 20 35, etc.,
- etc.

Ainsi on ne peut toujours s'attendre, lors d'un dénombrement d'organes de la plante, à retrouver une exponentielle : ce n'est que le total des accroissements polynomiaux dans les ordres de ramification qui détermine une suite u_n d'accroissement exponentiel.

CAS DU COTONNIER

Cette structure fondamentale aux plantes à phyllotaxie alterne demande évidemment à être adaptée aux caractéristiques structurelles secondaires de chaque espèce (FRANQUIN, 1972), à celles du cotonnier notamment.

Le cotonnier (*Gossypium sp.*), plante de culture annuelle sarclée, présente un cycle de développement de 4 à 6 mois selon espèce, variété et conditions climatiques (climat tropical humide ou sec, subtropical ou méditerranéen). Suivant caractéristiques variétales, densité de plantation, disponibilités en eau, la taille va de 50 à plus de 100 cm, avec un port pyramidal de branches primaires (fructifères) horizontales ou retombantes.

Les densités de plantation sont généralement de deux plants/poquet à 80×30 cm d'écartement concernant le cotonnier américain (*G. hirsutum*) et à 80×50 cm concernant le cotonnier égyptien, le recouvrement du sol étant réalisé vers trois mois. A raison de 80×60 cm d'écartement pour le premier type et de 100×100 pour le second type, la compétition entre individus n'intervient pas.

La plante est à type de floraison axillaire. A compter d'un nœud déterminé n_i (caractéristique variétale) de la tige séminale monopodiale r_0 , se développent de bas en haut ($n_i, n_{i+1}, n_{i+2}, \dots$) des rameaux « fructifères » r_1 sympodiaux, successivement plus courts d'un entrenœud. Au-dessous se développent (n_{i-1}, n_{i-2}, \dots), après levée d'inhibition à l'initiation de la floraison, des rameaux « végétatifs » r_1 monopodiaux; ces monopodes végétatifs r_1 , identiques structurellement à la tige monopodiale r_0 , développent à leur tour, dès le 3^e nœud, des sympodes fructifères r_2 .

En fait, en plantation de culture dense, les monopodes r_1 , du bas de la plante sont peu développés, si ce n'est quelque peu le premier, au nœud n_{i-1} . On portera donc l'attention essentiellement sur la tige séminale r_0 et ses rameaux fructifères sympodiaux r_1 .

SITUATION DE NON-COMPÉTITION

Cela dit, d'après le modèle fondamental explicité dans les généralités, l'accroissement à chaque génération n (ou nœud n_i, n_{i+1} , etc.) du nombre de nœuds des rameaux fructifères r_1 — chacun portant un bourgeon floral puis une fleur puis une capsule de coton — doit être linéaire. Mais le cumul de cet accroissement (1 2 3 4 5, etc.) est quadratique, soit : 1 3 6 10 15, etc. Or, c'est bien ce que l'on constate pour le cotonnier (FRANQUIN, 1972).

Compte tenu des caractéristiques structurelles sympodiales spécifiques aux rameaux fructifères, le nombre cumulé N de nœuds produits par ces rameaux

est théoriquement fonction quadratique du nombre n de ces rameaux, soit :

$$N = \frac{n^2 + 2n}{4} = 0,25 n^2 + 0,50 n \quad (4)$$

La parabole de second degré N_c correspondant à la fonction théorique (4) est tracée sur la figure 3. Elle rend donc compte des nombres théoriques de nœuds, feuilles, fleurs, capsules formés par les rameaux fructifères r_1 de la tige séminale r_0 .

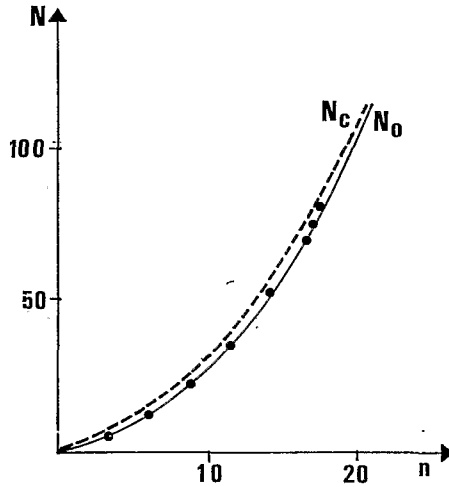


FIG. 3. — En abscisse, n : nombre de rameaux fructifères r_1 du cotonnier; en ordonnée, N : nombre de nœuds fructifères de ces rameaux. Parabole théorique : $N_c = 0,25 n^2 + 0,50 n$; parabole observée : $N_0 = 0,27 n^2 + 0,004 n$.

On lui comparera la parabole N_0 ajustée statistiquement aux nombres observés de nœuds produits réellement par ces mêmes rameaux, dans une expérience de culture de cotonnier réalisée « hors compétition » (espacements 100×100 cm). L'équation de cette parabole pour $n = 18$ rameaux fructifères r_1 est la suivante (FRANQUIN, 1972) :

$$N_{18} = 0,27 n^2 + 0,004 n \quad (5)$$

Une semaine plus tôt, avec 17 rameaux, elle se trouvait plus proche encore de l'équation théorique (4) : $N_{17} = 0,25 n^2 + 0,19 n$.

Les deux paraboles N_c et N_0 et leurs équations (4) et (5) sont des expressions, l'une théorique, l'autre expérimentale de la structure du cotonnier telle qu'on peut la figurer par exemple (FRANQUIN, 1970) par le diagramme de la figure 4 : de part et d'autre de la tige séminale r_0 ont été rabattus, alternativement à droite et à gauche et perpendiculairement, les rameaux fructifères r_1 ; les nœuds de ces rameaux qui sont reliés par une même droite oblique (discontinue) sont en principe « synchrones », ce qui est une condition nécessaire d'obtention de la relation (4).

On remarquera que, sur ce diagramme (fig. 4), les entrenœuds des rameaux latéraux sympodiaux r_1 ont une longueur double, comme dans la réalité, de ceux de la

tige-mère monopodiale r_0 ; la durée de leur plastochrone est d'ailleurs double approximativement.

Le dessin de ce diagramme de structure peut être ramené à celui d'un trapèze isocèle, à la surface duquel est proportionnel le nombre des rameaux latéraux et donc celui des nœuds fructifères. La surface du trapèze isocèle est le produit de sa hauteur par la demi-somme des bases. Figure 4, la grande base est mesurée par n nœuds, la petite base toujours par 2 nœuds; la hauteur, par construction, est mesurée aussi par n nœuds, mais ce sont les nœuds de la tige séminale r_0 monopodiale dont les entrenœuds sont moitié de ceux des bases, d'où $n/2$. On obtient bien, pour le nombre total de nœuds : $N = \frac{n}{2} \left(\frac{n+2}{2} \right) = \frac{n^2 + 2n}{4}$, comme pour la relation (4).

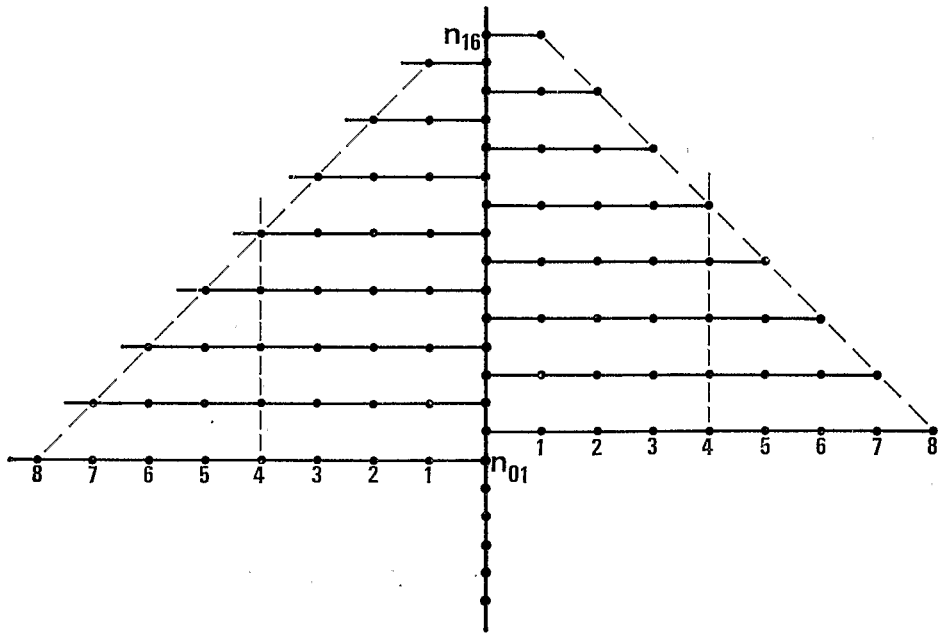


FIG. 4. — Diagramme conventionnel de structure du cotonnier. Les rameaux r_1 fructifères n_{01} à n_{16} ont été rabattus, alternativement à gauche et à droite. Les nœuds fructifères de ces rameaux sont notés de 1 à 8. Tel quel, ce diagramme correspond à la parabole théorique N_c et, approximativement, à la parabole observée N_0 (fig. 3). Par contre, la partie du diagramme interne aux verticales en tirets correspond à un cotonnier comme celui de la figure 5 dont les rameaux du bas sont raccourcis à 4 nœuds ($m = 4$) en raison de la compétition. Ces rameaux raccourcis n_{01} à n_{10} s'inscrivent dans un rectangle basal dont la surface augmente linéairement de 4 nœuds à chaque génération; les 6 rameaux supérieurs s'inscrivent dans un trapèze sommital de surface constante.

SITUATION DE COMPÉTITION

Cette figure de trapèze isocèle se déforme sous la pression de compétition à laquelle sont sujets des plants rapprochés, en raison d'un moindre développement des rameaux fructifères du bas de la tige séminale. Le déficit de nœuds résultant — du

fait de l'ombrage réciproque des plants et donc d'une compétition plus ou moins sévère des rameaux du bas pour la lumière — est très remarquable en ce que ce déficit présente, en moyenne du moins, une grande régularité : les rameaux inférieurs développent approximativement un même nombre de nœuds. Il résulte de cela que la base du trapèze devient rectangle.

On remarquera qu'en fait, même hors compétition, les rameaux fructifères du bas présentent en fin de végétation un certain déficit de nœuds consécutif au phénomène d'auto-ombrage. Mais la compétition, en raison de l'ombrage réciproque, exagère ce phénomène.

On peut en juger par le diagramme de cotonnier de la figure 5 (reprise de MCLLELAND, 1916, dans MUNRO & FARBROTHER, 1969) qui a pour seule différence avec notre modèle de structure que les rameaux latéraux ne sont pas figurés perpendiculairement à leur tige-mère. Ce diagramme, qui se rapporte non pas à une moyenne de plants

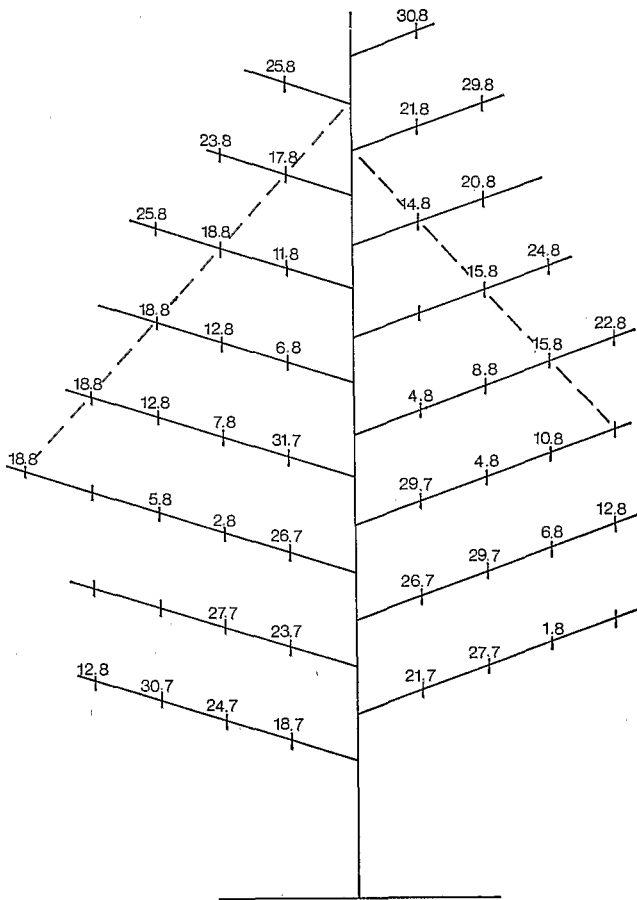


FIG. 5. — Diagramme conventionnel de structure d'un cotonnier selon MCLLELAND.
Les nœuds reliés par une même oblique en tirets sont théoriquement synchrones.

mais à un seul plant, montre bien aussi l'étroit synchronisme — ici celui des dates à l'ouverture des fleurs — qui caractérise les nœuds reliés par une même oblique.

Les sept premiers rameaux de ce plant n'ont formé que 4 nœuds chacun (sauf le 5^e qui en a 5) : ils sont inscrits dans le rectangle tracé en tirets au bas du diagramme de la figure 4. Puis viennent deux rameaux dont l'un n'a pas formé son 4^e nœud : c'est la base du trapèze sommital dans lequel s'inscrivent approximativement deux rameaux de 3 nœuds, trois rameaux de 2 nœuds et deux rameaux de 1 nœud.

La surface du rectangle de base croît linéairement de 1 rameau ou 4 nœuds à chaque génération, tandis que le trapèze sommital conserve une surface constante : la somme des deux aires constitue donc une fonction linéaire dont on peut établir l'équation.

Soit n le nombre total de rameaux fructifères (ou nœuds de la tige principale) et m le nombre identique de nœuds des rameaux raccourcis du bas. On montre, en sommant à la surface variable du rectangle basal, la surface constante du trapèze sommital, que le nombre N de nœuds émis répond à l'expression :

$$N = mn + m(1 - m) \quad (6)$$

On pourra vérifier, figure 4, que cette formulation rend bien compte, à chaque génération n (ou nœud de la tige séminale), du nombre N de nœuds fructifères; ce, à partir de l'instant où n est égal à $2m$: alors l'accroissement devient linéaire. Auparavant, quand n est inférieur à $2m$, on retrouve, en faisant $m = n/2$, la formulation (4) : $\frac{n^2 + 2n}{4}$.

Le passage de la parabole de second degré (4) à la droite (6) peut être visualisé (fig. 6) si on reconstitue la courbe d'accroissement des nœuds du cotonnier de la figure 5. En fait, droite et parabole ont deux points d'intersection. On écrit en effet l'égalité des deux fonctions (4) et (6) :

$$0,25 n^2 + 0,5 n = mn + m(1 - m)$$

D'où l'équation :

$$0,25 n^2 + (0,50 - m)n - m(1 - m) = 0 \quad (7)$$

dont les racines sont :

$$n_1 = 2m \quad \text{et} \quad n_2 = 2m - 2$$

Ainsi $n_1 = m$ et $n_2 = 2m - 2$ sont les abscisses des intersections de la parabole et de la droite, ce qui permet de tracer « prédictivement » cette droite, quel que soit m inférieur à $n/2$ (fig. 6).

Dans le cas particulier du cotonnier de la figure 5 avec $m = 4$, alors $n_1 = 8$ et $n_2 = 6$, ce qui permet de tracer la droite le long de laquelle s'alignent bien (fig. 6) les valeurs observées d'accroissement de N : ce sont, pour $n = 9$, $N = 24$; pour $n = 10$, $N = 28$; pour $n = 11$, $N = 32$; pour $n = 12$, $N = 36$; pour $n = 13$, $N = 41$; pour $n = 14$, $N = 45$; pour $n = 15$, $N = 48$; pour $n = 16$, $N = 50$.

Dans le cas des trois diagrammes identiques de cotonniers du tableau I (tableau repris, avec leur aimable accord, de BOULANGER & GUTKNECHT, 1955) relatifs à trois cultivars de cotonnier distincts, les rameaux latéraux ont tous été rabattus du côté droit de la tige. Ici la pression de compétition (80×30 cm, soit 40 000 plants/ha

environ) est assez faible puisque $m = 6$. On peut constater que les valeurs de N s'alignent bien encore sur la droite prédictive (fig. 6).

Enfin dans le cas d'une très forte pression (100 000 plants/ha, JENKINS *et al.*, 1973), la compétition est telle que la tige principale elle-même se trouve raccourcie à 5 rameaux fructifères en 140 jours.

TABLEAU I. — *Trois diagrammes moyens (30 plants) de structure relatifs à trois cultivars distincts de cotonnier. Ces diagrammes sont équivalents à ceux des figures 4 et 5 sauf que les rameaux latéraux sont tous rabattus à droite de la tige principale et que les nœuds fructifères de ces rameaux sont marqués des temps à la floraison. Ici la pression de compétition m est 6, correspondant à la droite prédictive $m = 6$ de la figure 6.*

Numérotation des branches fructifères à partir du bas	TIKEM 1953						Nœud
	Cycle de floraison						
XVI	101,7						BANDA II
XV	98,0						
XIV	95,7	101,4					
XIII	93,3	99,0					
XII	90,7	95,9	101,6				
XI	87,5	93,5	98,4				
X	85,2	91,4	97,4	102,1			
IX	82,2	88,5	93,8	98,3			
VIII	79,8	86,1	92,3	98,0	102,6		
VII	77,0	82,4	88,5	93,8	99,0		
VI	74,0	80,3	85,6	91,5	96,8		
V	71,1	77,4	83,5	88,8	93,7	103,5	
IV	68,3	74,7	80,4	85,8	90,9	95,2	
III	66,5	72,4	78,5	84,0	89,8	95,3	
II	64,3	70,3	76,5	82,5	88,4	95,0	
I	62,5	68,6	75,9	82,7	88,0	94,6	
	1	2	3	4	5	6	
XVI	100,1						STON. 0/4
XV	97,9						
XIV	95,3	101,1					
XIII	92,7	97,5					
XII	89,5	94,0	100,1				
XI	86,2	91,9	96,7				
X	84,8	90,5	97,1	100,0			
IX	80,8	88,0	92,5	99,8			
VIII	78,7	84,5	90,1	96,6	99,8		
VII	75,0	83,4	87,5	93,8	97,1		
VI	72,4	78,4	83,9	91,3	95,4	100,6	
V	69,6	77,1	81,4	88,3	94,0	99,0	
IV	67,9	72,3	79,8	84,8	91,4	96,4	
III	64,9	70,9	76,1	83,1	89,3	95,6	
II	61,4	68,1	73,3	81,3	86,9	92,9	
I	60,6	66,5	73,7	79,8	85,2	91,2	
	1	2	3	4	5	6	Nœud

TABLEAU I (suite)

Numérotation des branches fructifères à partir du bas	TIKEM 1953				BANDA II	
	Cycle de floraison				A 49 T	
XVI	99,1					
XV	96,4					
XIV	94,2	100,5				
XIII	91,6	97,5				
XII	89,9	95,3	99,0			
XI	86,4	92,5	97,0			
X	84,0	89,9	94,5	100,2		
IX	81,2	87,6	92,4	98,2		
VIII	79,9	84,9	90,5	96,5	99,1	
VII	76,5	82,3	88,4	93,5	98,7	
VI	74,1	80,3	85,6	90,2	94,2	100,0
V	71,7	76,5	82,3	88,2	93,6	96,5
IV	68,1	74,3	80,8	86,8	91,1	95,8
III	65,3	72,1	78,0	84,9	87,3	94,1
II	63,5	69,1	75,9	82,1	87,3	92,6
I	61,2	67,3	75,9	80,9	86,1	93,2
	1	2	3	4	5	6 Nœud

Numérotation des nœuds à partir de la tige

D'après BOULANGER et GUTKNECHT (1955)

Ce paramètre m , dont les valeurs mesurent, en raison inverse, la pression de compétition, varie donc de 0 à $n/2$. Pour $m = 0$, il n'y a théoriquement plus de plante. Pour $m = n/2$, la droite épouse la parabole puisque, en substituant $n/2$ à m dans l'équation de la droite (6), on retrouve l'équation de la parabole (4) : $\frac{n^2 + 2n}{4}$.

A bien remarquer encore que la productivité de la plante s'exprime ici, dans son développement, en fonction du temps « propre » de la plante, tel qu'il est repéré par la succession des nœuds de la tige séminale. Une transformation tenant compte des effets de température sur la durée horaire du plastochrone permet de passer au temps astronomique (ou d'horloge).

Par ailleurs, il s'agit bien ici de la productivité de la plante et non de celle de la culture (dont dépend le rendement), qui prend en compte le nombre de plants à l'unité de surface. Cette dernière, en raison d'un facteur multiplicatif, sera elle-même curvilinéaire puis linéaire.

CONCLUSION

Ce résultat — le passage d'un polynôme de second degré à une fonction linéaire sous la pression de compétition — il reste à le généraliser au cas d'un accroissement exponentiel global de la plante. Cet accroissement exponentiel (suites marginales à droite des figures 2 a et 2 b par exemple) est la somme des accroissements poly-

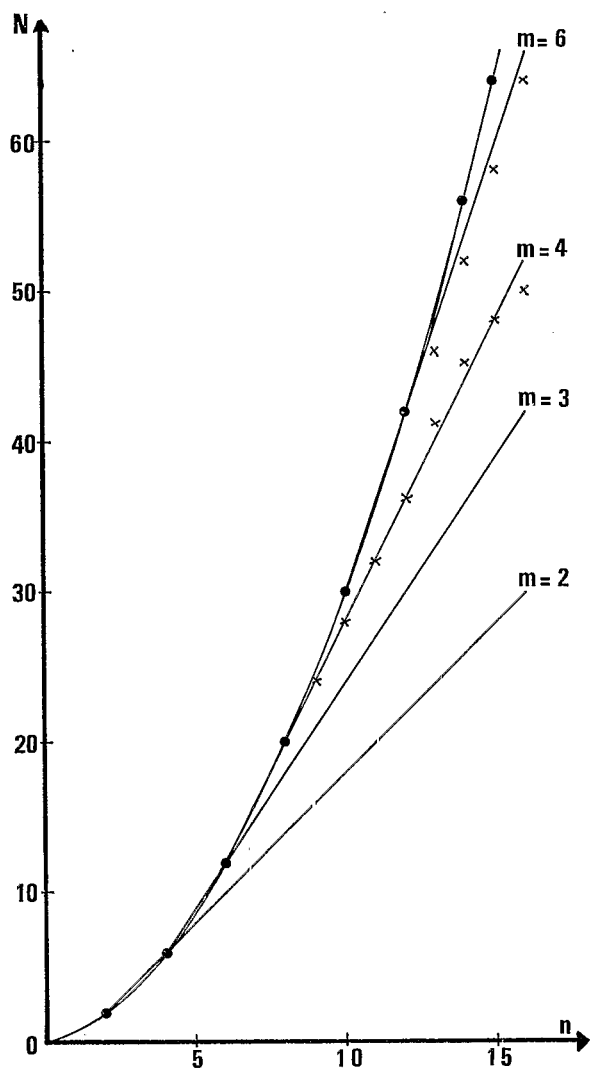


FIG. 6. — De la parabole théorique $\frac{n^2 + 2n}{4}$, se détachent des droites notées $m = 2$ à $m = 6$, qui résultent de la pression de compétition mesurée elle-même par les valeurs 2 à 6 en raison inverse. Chacune de ces droites a 2 points d'intersection avec la parabole, d'où leur caractère prédictif.

nomiaux partiels dans les ordres de ramification (les colonnes) r_k . Le problème sou-
lève deux questions :

- Comment passer au plan mathématique d'une exponentielle à une droite?
- Quel est le mécanisme morphogénétique par lequel la compétition limite la productivité de la plante, d'exponentielle qu'elle est globalement à devenir linéaire?

On peut au moins proposer une hypothèse en réponse à la 2^e question.

Reprenant la figure 1, qui représente le développement de la structure « spatiale » de la plante, on trace, au travers des colonnes r_k et de ligne ou de deux en deux lignes n_i , etc., des droites obliques le long desquelles on additionne les nombres de nœuds reliés par ces obliques. Les totaux, à leur base, reproduisent dans le premier cas (ligne en ligne) la suite exponentielle marginale de la figure 2 a : 1 1 2 3 5 8 13, etc., et, dans le deuxième cas (deux en deux lignes), la suite exponentielle marginale de la figure 2 b : 1 1 1 2 3 4 6 9 13, etc. La figure 7 correspond à ce dernier cas.

Ainsi une seule et même figure (fig. 7 par exemple) suffit à représenter à la fois structure spatiale et structure temporelle jusqu'ici séparées dans les figures 1 et 2 respectivement : on a obtenu par fusion des deux systèmes de représentation un diagramme de structure « spatio-temporelle » de la plante.

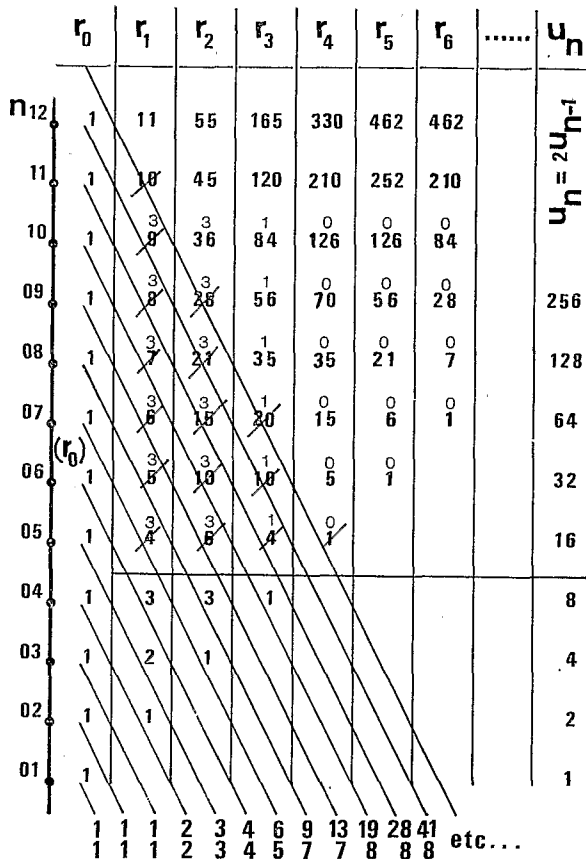


FIG. 7. — Diagramme général (nombres en chiffres majuscules) de structure « spatio-temporelle » d'une plante à phyllotaxie alterne. En raison de la compétition, la ligne n_{04} : 1 3 3 1 se répète aux nœuds ou générations suivants n_i . A la base des obliques sont totalisés les effectifs de nœuds reliés par ces obliques. La suite supérieure est « exponentielle » (identique à celle, marginale, de la figure 2 b); la suite inférieure devient linéaire à partir de la génération ou nœud n_{10} .

Constatons maintenant que l'effet de compétition se traduit chez le cotonnier par un raccourcissement d'importance à peu près identique des rameaux r_1 , ceux-ci restant réduits à un même nombre, approximativement, de nœuds et entrenœuds, 4 par exemple ($m = 4$) dans le cas du cotonnier de la figure 5 : en fait, les méristèmes de ces rameaux se trouvent à distance identique de la tige principale.

On fait donc l'hypothèse que, dans les espèces cultivées ramifiées, la compétition pour la lumière exerce une pression sensiblement identique sur les méristèmes terminaux (celui de la tige principale verticale exceptée si la pression n'est pas trop forte) et axillaire d'ordres r_1, r_2 , etc., situés à distance identique, en nombre d'entrenœuds, de la tige principale.

Supposons par exemple que la pression résultant de la densité de plantation soit telle que m soit égal en moyenne à 3 (nœuds) : sur le diagramme spatio-temporel de la figure 7, le nombre de nœuds en r_1 augmentera de 3 nœuds à chaque génération, la suite : 1 2 3 3 3 3, etc., se substituant, colonne r_1 , à la suite normale : 1 2 3 4 5 6, etc. Dans l'ordre de ramification ou colonne r_2 , les nœuds inscrits sur la ligne n_{04} , qui sont équidistants du premier nœud de la plante (n_{01}) sont eux aussi à 3 entrenœuds au plus de la tige principale, ainsi que le seul nœud inscrit sur la même ligne en r_3 . Ainsi, en raison de la pression de compétition, la ligne n_{04} va se répéter à chaque génération comme il est montré en chiffres minuscules (fig. 7).

Cela étant pour la structure « spatiale », comment se présente l'apparition des nœuds dans le temps, à chaque génération n_i , c'est-à-dire dans la structure « temporelle » ? Il convient, pour répondre, de suivre les obliques tracées de chaque ligne n_i et de sommer, le long de ces obliques, les nombres (minuscules ou majuscules) de nœuds rencontrés : d'où la suite d'accroissement « linéaire » (à partir de la génération n_{10}) : 1 1 1 2 3 4 5 7 7 8 8 8 8, etc. qui se substitue bien à la suite d'accroissement « exponentiel » : 1 1 1 2 3 4 6 9 13, etc.

On ne conclura pas pour autant à la « linéarité » nécessaire (dont l'intérêt serait grand) de tout modèle de productivité dès lors qu'intervient — du moins avec une force suffisante — la compétition entre individus au sein du peuplement. D'autres investigations resteraient à faire dans au moins deux directions : l'une se rapportant à la nature des espèces considérées, l'autre à celle de l'outil-modèle utilisé pour la démonstration.

On sait que les différences de production de la plante et donc de rendement de la culture sont essentiellement imputables à des variations du nombre de fruits plutôt qu'à celles de leur poids moyen. Le genre d'analyse ici présenté des effets de compétition devrait donc pouvoir être appliqué à d'autres espèces cultivées, à celles en particulier dont le type de floraison est axillaire, comme chez les légumineuses; mais aussi à des espèces de type de floraison terminal, comme chez les céréales : chez le sorgho, par exemple (FRANQUIN, 1972), l'importance de la panicule en nombre de grains se montre en relation étroite avec le nombre de feuilles du chaume.

Quant à l'outil de cette sorte d'analyses, c'est-à-dire le système de description de la morphogénèse, il peut être trouvé chez d'autres auteurs, parmi notamment les systèmes qui non seulement décrivent la morphogénèse en simples termes de structure mais qui vont plus loin dans la réalité de la morphologie en décrivant l'architecture. On citera là le système de REFFYE (1979) dont le principe est d'élaborer un modèle mathématique qui soit équivalent à un programme génétique du déroulement du développement et de la croissance. Et aussi le système le plus connu, auquel se rattachent beaucoup d'autres, celui de LINDENMAYER (1975) dont la démarche, très

différente de la précédente, ne part pas vraiment du phénomène observé mais d'un modèle fondé sur une grammaire formelle.

BIBLIOGRAPHIE

- BOULANGER J. & GUTKNECHT J., 1955. — Influences variétales et climatiques sur le rythme de floraison du Cotonnier. *Coton et Fibres Trop.*, **10** (1), 26-34.
- FRANQUIN P., 1970. — Modèles mathématiques de structures chez les Végétaux. I. Principes de structure et production de nombre. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, **14**, 77-125.
- FRANQUIN P., 1972. — Modèles mathématiques de structures chez les Végétaux. II. Relations de structure. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, **17**, 3-21.
- FRANQUIN P., 1974 a. — Un modèle théorique du développement de la structure de la plante. *Physiologie Végétale*, **12** (3), 459-465.
- FRANQUIN P., 1974 b. — Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, **23**, 23-30.
- JENKINS J. N. *et al.*, 1973. — Systems analysis and the evaluation of morphogenetics characters in Cotton. From a symposium of College of Agriculture, Mafes (U. S. A.), 48-90, June 1973.
- LEGAY J. M., 1968. — Éléments d'une théorie générale de la croissance d'une population. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, **30**, 33-46.
- MCLELLAND C. K., 1916. — On the regularity of blooming in the cotton plant. *Science*, **44**, 578-581.
- LINDENMAYER A., 1975. — Developmental algorithms for multicellular organisms: a survey of L. systems. *J. Theor. Biol.*, **54**, 3-22.
- MUNRO J. M. & FARBROTHER H. G., 1969. — Composite diagrams in cotton. *Cott. Gr. Rev.*, **46**, 261-282.
- REFFYE (DE) Ph., 1979. — *Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Orsay, 194 p.