Thèse n° 387

T H E S E

présentée

à l'U.E.R. SCIENCES EXACTES ET NATURELLES
de l'UNIVERSITE de CLERMONT-FERRAND

pour obtenir le grade
de

DOCTEUR DE SPECIALITE
(Biologie végétale)

par

Eugène DAGBA

Contribution à l'étude de l'influence du milieu sur la croissance et le développement de quelques cultivars de niébé, *Vigna unguiculata* (L) Walp

I - Textes

soutenue le 18 mars 1974

J U R Y

MM. CHAMPAGNAT, Président
BAILLAUD
LOISEAU
Mle REMY
M. VIEIRA da SILVA

UNIVERSITE DE CLERMONT

U.E.R. des Sciences Exactes et Naturelles

Président de l'Université : M. KOHLMULLER Robert

Directeur (Recherche) : M. GUILLAUME Marcel

PROFESSEURS

M. RAMBAUD René	Chimie Organique
M. ROQUES Maurice	Géologie
M. LAPADU HARGUES Pierre	Minéralogie
M. LUTZ Hubert	Biologie Animale
M. RAOULT Gaston	Optique Physique Atomique et Moléculaire
M. CHAMPAGNAT Paul	Physiologie Végétale
M. DUPLESSIS-KERGOMARD Alain	Chimie Organique
Mme HENNEQUIN Françoise	Mathématiques Pures
Mle BERTHET Ginette	Physique Electronique
M. LOISEAU Jean	Botanique
M. COMBE René	Physique du Solide et Cristallographie
M. de PUYTORAC Pierre	Zoologie
Mme AVAN Madeleine	Physique Nucléaire et Corpusculaire
Mle DONDON Marie-Louise	Chimie Physique
M. DELOST Paul	Physiologie Animale
M. VIALLARD André	Chimie Physique
M. KOHLMULLER Robert	Chimie Minérale
M. GUILLAUME Marcel	Algèbre
M. COMBE Jean	Physique Nucléaire et Corpusculaire
M. HENNEQUIN Paul	Mathématiques Appliquées
M. VESSIERE Roger	Chimie Organique
M. BAILLAUD Lucien	Botanique
M. PETERLONGO Jean-Marc	Géologie
M. ISABELLE Didier	Physique Nucléaire et Corpusculaire
M. SOULAGE René	Géophysique
M. LEMAIRE Jacques	Chimie Physique
M. BADRIKIAN Albert	Mathématiques Appliquées
M. MARTINET Pierre	Chimie Organique
M. ACCARY André	Métallurgie - C.U.S.T.
M. JOYON Louis	Biologie IUT Clermont

PROFESSEUR ASSOCIE

M.	ROCOS Pantelis	Mathématiques Pures C.U.S.T.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M.	BATHIER Marcel	Physique du Solide et Cristallographie
Mlle	DUCHER Suzanne	Chimie Organique
M.	FALGAS Maurice	Mathématiques Pures
M.	MAISONNEUVE Jacques	Géologie
M.	CAPESTAN Michel	Chimie Minérale
M.	LENOIR Marcel	Mathématiques Pures
M.	THOMAS Jean	Optique Physique Atomique et Moléculaire
M.	COURDUROUX Jean-Claude	Botanique
M.	GRAIN Jean	Zoologie et Biologie Cellulaire
M.	TEMPIER Paul	Géologie
M.	ROCHE Guy	Physique Nucléaire et Corpusculaire
M.	DUFAURE Jean-Pierre	Cytophysiologie
M.	VELLEY Georges	Psychophysiologie
M.	COUSSEINS Jean-Claude	Chimie Minérale
M.	ACKERMANN Patrick	Electronique Automatique C.U.S.T.
M.	LARPENT Jean-Paul	Microbiologie Appliquée C.U.S.T.
M.	ROCHE Jean	Physique I.U.T. Clermont
M.	LEVY Philippe	Physique I.U.T. Montluçon
M.	PRORIOL Joseph	I.U.T. Montluçon

MAITRES DE CONFERENCES

Mme	BESSERRE Anne-Marie	Mathématiques Pures
M.	JEAN Claude	Physiologie Comparée et Endocrinologie
M.	MIGNOT Jean-Pierre	Zoologie
M.	CHADEYRAS Marcel	Mathématiques Pures
M.	BOILLAT Guy	Mathématiques Pures
M.	CADORET Robert	Physique du Solide et Cristallographie
M.	AUSLENDER Alfred	Mathématiques Appliquées
M.	IMBAUD Jean-Pierre	Physique Electronique
M.	GRAMAIN Jean-Claude	Chimie et Biochimie des Substances Naturelles
M.	FONDEVILLE Jean-Claude	Botanique
M.	HADDAD Labib	Mathématiques Pures
M.	DRAGESCO Jean	Biologie Animale
M.	BREGLIANO Jean-Claude	Génétique

M.	KORNPROBST Jacques	Géologie
M.	LE THANH PHONG	Mathématiques Pures
M.	QUERROU Michel	Physique Nucléaire et Corpusculaire
M.	BESSERRE Daniel	Spectroscopie - C.U.S.T.
M.	COULOMBEAU Alain	Chimie Organique Physique C.U.S.T.
M.	DURAND Roger	Biochimie C.U.S.T.
M.	LHOMME Jean	Chimie des Substances Naturelles C.U.S.T.
M.	SCHNEIDER Michel	Informatique C.U.S.T.
M.	DUCATEAU Charles	Mathématiques Appliquées I.U.T. Clermont
M.	FANGUIN René	Physique I.U.T. Clermont
M.	IRIGARAY Jean-Léon	Physique I.U.T. Clermont
M.	NIGOND Jacques	Agronomie I.U.T. Clermont
M.	YOUNES Antoine	Biochimie - I.U.T. Clermont
M.	FONTAINE Jacques	Electrotechnique I.U.T. Montluçon
M.	HUGON Lionel	Physique I.U.T. Montluçon
M.	MERCIER Michel	Physique I.U.T. Montluçon

MAITRE DE CONFERENCES ASSOCIE

M.	COFFI-NKETSIA Barben	Mathématiques Pures

S O M M A I R E

	pages
INTRODUCTION	1
MATERIEL ET CONDITIONS EXPERIMENTALES	3
Matériel	3
Conditions expérimentales	6
Au Dahomey (Afrique Occidentale)	7
En France	15
Méthodes d'analyse des résultats de la croissance de l'entre-noeud	18
PREMIERE PARTIE	
ETUDE DE LA CROISSANCE ET DU PORT	21
CHAPITRE I - Croissance en longueur de la tige et des rameaux et caractères morphologiques de la plante	22
Historique	22
Observations et expériences	24
I - En champ	24
A.- A Sékou (Dahomey)	24
1. Etude comparée de la croissance en longueur au cours des deux saisons de pluies	24
2. Essai de nutrition hydrique	26
B.- A Clermont-Ferrand	27
II - En milieu contrôlé	30
A.- A Clermont-Ferrand	30
1. A l'obscurité	30
2. A la serre	30
B.- Au Phytotron (Gif-sur-Yvette)	31
III - Conclusion	35

CHAPITRE II - Croissance en longueur des entre-noeuds et caractères morphologiques de la plante 38
Historique 38
Observations et expériences 41
I - Croissance des entre-noeuds de la tige 41
A.- En champ à Clermont-Ferrand 41
1. Croissance d'un entre-noeud au cours du temps 41
2. Longueur de l'entre-noeud en fonction de son numéro d'ordre 42
B.- En milieu contrôlé 47
1. Cultivar rampant sous le climat équatorial, le Sèwoué 47
. 1°) En serre 47
2°) Au Phytotron 48
2. Cultivar érigé sous le climat équatorial, le Sokan 49
1°) En chambres conditionnées à Clermont-Ferrand 49
2°) Au Phytotron 50
3. Autres cultivars 51
C.- Résumé des résultats et discussion 51
1. Résumé 51
2. Discussion 52
1°) Inversion géotropique 52
2°) Circumnutation 53
II - Croissance des entre-noeuds des rameaux 54
A.- En champ à Clermont-Ferrand 54
B.- En milieu contrôlé 57
C.- Résumé 58
III - Conclusion 59

CHAPITRE III - Le port de la plante 61
Historique 61
I - Définition des différents types de port 62
II - Variations du port en fonction du milieu 62
A.- Ports et date de semis 62
B.- Ports en milieu contrôlé 63
Observations et expériences 65
I - Caractérisation des différents types de port 65
A.- Point de vue analytique 65
A_1 - Critères de distinction entre les différents types de port 65

1. Croissance et ramification 66
1°) Vitesse de croissance 66
2°) Longueur en fin de croissance de la tige et des rameaux 68
3°) Nombre et numéro d'ordre des rameaux 69
4°) Indice de dominance apicale 69
5°) Longueur des entre-noeuds en fonction de leur numéro d'ordre d'apparition le long de la tige et des rameaux 70
2. Volubilisme 71
3. Géotropisme 72
4. Inflorescences et position des gousses 73
5. Conclusion 75
A_2 - Définition et description des différents types de port 75
1. Ports fondamentaux 76
2. Ports intermédiaires 77
3. Conclusion 79
B.- Point de vue synthétique 80
B_1 - Essai de coordination graphique des différents types de port 80
B_2 - Essai de classification des différents types de port 82

II - Modifications possibles de chaque type de port 86
A.- Modifications liées aux dates de semis, en champ à Sékou 87
B.- Modifications liées soit à l'eau soit à la lumière 88
C.- Voies de transformation d'un type de port en un autre 92
III - Conclusion et réflexions sur les différents types de port 94

DEUXIEME PARTIE
FLORAISON ET PHOTOPERIODISME 97
Définitions 98
Historique 103
Observations et expériences 107
I - En champ à Sékou 107
A.- Aux deux saisons de pluies 107
B.- En semis échelonnés 108

C.- Autres essais 109
1. Essai de raccourcissement de la longueur du jour 109
2. Jours courts précédant les jours longs et inversement 110
II - En milieu contrôlé 111
A.- A Clermont-Ferrand 111
B.- Au Phytotron 112
III - Discussion 113
IV - Conclusion 114

RESUME ET CONCLUSION GENERALE 116

INTRODUCTION

Le niébé, Vigna unguiculata (L.) Walp, est probablement l'une des plus anciennes sources de protéines végétales utilisées par l'homme pour sa nourriture. Selon CHEVALIER (1944), il est mentionné pour la première fois dans les textes grecs 300 ans avant Jésus-Christ ; mais il semble avoir été cultivé dès le néolithique. Jusqu'à nos jours, son intérêt économique reste grand : il est consommé comme légume en Afrique et en Asie et utilisé aussi comme fourrage dans d'autres pays (U.S.A., Australie) ; en Floride et en Californie, par exemple, les gousses de variétés sélectionnées, congelées et conservées en boîtes, fournissent une nourriture populaire (LORZ, 1955). Cette importance économique devait lui assigner une place privilégiée dans les recherches agricoles.

Aussi des travaux à objectifs uniquement agronomiques nous ont-ils été confiés. Au cours de leur déroulement, nous avons constaté tout l'intérêt de cette plante au point de vue biologique. Or, excepté quelques études de sélection, très peu de travaux de morphologie ou de physiologie lui ont été consacrés. C'est pourquoi nous avons choisi d'envisager ici, parmi tous les problèmes que peut poser le niébé, l'étude de l'influence du milieu sur le port et la floraison de quelques cultivars.

Notre exposé comprend deux parties : la croissance végétative et la floraison. Dans la première, nous aborderons tour à tour l'étude de la croissance de la tige et des rameaux axillaires considérés dans leur ensemble, celle de la croissance des entre-noeuds et enfin celle du port de la plante. Dans la seconde, nous étudierons surtout l'influence de la longueur du jour sur la floraison d'un certain nombre de cultivars.

Il y a un déséquilibre entre les deux parties de ce mémoire, la première étant beaucoup plus développée que la seconde. On peut en effet considérer cette dernière comme une suite logique de la première : la floraison peut ralentir ou arrêter la croissance végétative et même modifier le port de

la plante ; à ce titre, elle pourrait constituer seulement un chapitre de la première partie. Nous avons préféré cependant séparer l'étude de la phase végétative de celle de la floraison car nous estimons que le développement des organes reproducteurs est trop original pour ne pas être traité à part.

Enfin, compte tenu de l'orientation des travaux, les cultivars n'ont pas toujours été choisis en vue de la morphogenèse et certains choix peuvent paraître peu judicieux ; de plus, la non utilisation des mêmes cultivars tout au long de l'expérimentation, conséquence de ce choix, a rendu difficile la coordination de certains résultats.

Ce mémoire comprend deux volumes :

I - Texte

II - Illustrations

MATERIEL ET CONDITIONS EXPERIMENTALES

MATERIEL -

I - Semences -

Elles nous ont été fournies par des stations agronomiques (variétés étrangères surtout) et des marchés dahoméens (cultivars dahoméens).

A - Stations agronomiques -

1 - Centre de Recherches Agronomiques (C.R.A.) de Prétoria (Afrique du Sud)
- variétés de l'Afrique du Sud : Bechuana et Saunders.

2 - C.R.A. de Bambey (Sénégal)
- variété des U.S.A. : La 66-37
- variété du Mali : La 58-85

3 - C.R.A. d'Ibadan (Nigéria)
- variétés des U.S.A. : Adzuki, New-Era
- variété de l'Amérique du Sud : Paraguay 2 F
- variété de l'Afrique du Sud : Bechuana
- variétés nigérianes : Mala, Okobo, Nigeria A 83, Igbira

4 - Centre horticole de Ouando (Dahomey)
- variétés de la Colombie : Leticia Brown, Leticia White
- variétés du Brésil : une à tégument brun clair et une à tégument brun noir
- variété de la Côte d'Ivoire : niébé agni (= La 705)
- variété du Niger : niébé de Niamey
- variétés du Nigéria : Farin Zonkwa 4, Nigeria B3, Nigeria B6
  Farin Mashe, Nigeria A1
- variété du Dahomey : Erè (fournie par le marché de Savè)

B - Marchés dahoméens (Cotonou, Porto-Novo, Abomey) -

- variétés du Niger : Atchawoué (graine à "tégument blanc") de Tawa.

- variétés dahoméennes : Sokan (signifiant : graine à tégument rougeoyant comme "la braise"), Sogué (niébé à "stature géante"), Atchawoué Nouwoui (graine à "tégument blanc et hile noir"), Nanwouikoun ("la reine noire" : "graine à tégument noir"), Gbogbodokoun ("graine mi-ronde mi-plate"), Viyèyè (Viyèyèfokpakpa : graine à tégument rose comme "la semelle du nouveau-né"), Sèwoué (niébé à "fleurs blanches"), Atchawoué (graine à "tégument blanc") de Sakété, Atchawoué des Toffins, Atchawoué de Tanguieta, Avloè, Sohouiétin, Emonhoko, Wankoun, Bakoun, Adjöhozin, Gbanilla.

II - La plante -

A - Aperçu sur la systématique -

Le niébé, Vigna unguiculata (L.) Walp., fait partie des Phaséolées parmi la grande famille des Papilionacées. Mais la classification et la nomenclature des niébés restent encore très confuses.

Pour HUTCHINSON et DALZIEL (1958), Phaseolus et Vigna se distinguent par la forme des stipules ; de plus le genre Vigna comprend deux espèces qui se différencient l'une de l'autre par la présence ou l'absence de boursouflures sur le pédoncule inflorescentiel.

Pour STANTON (1961), il faut ranger dans les Phaséolées, Phaseolus, Dolichos et Vigna ; Phaseolus et Vigna se distinguent par la forme spiralée ou droite de la carène, Dolichos et Vigna par la position terminale ou latérale du stigmate. COBLEY (1963) précise que Vigna a une carène droite d'abord, puis courbe presque à angle droit sur une partie de sa longueur tandis que Phaseolus a une carène spiralée ; il subdivise Vigna en trois espèces : V. unguiculata, V. sesquipedalis et V. vexillata.

Pour VERDCOURT (1970) cité par STEELE (1972), le genre Phaseolus se subdivise en 8 sous-genres comprenant chacun des espèces "typiques". Vigna, l'un de ces 8 sous-genres a 6 sections. L'une de ces sections, Cating, comprend V. pubescens Wilczek, V. nervosa Markotter et V. unguiculata (L.) Walp. VERDCOURT reconnaît 5 sous-espèces de V. unguiculata : dekindtiana, sesquipedalis, unguiculata, cylindrica et niensensis.

La classification mériterait d'être encore approfondie.

Il convient de signaler que, dans la littérature, on rencontre les

termes Dolichos unguiculata et Vigna sinensis (L.) Savi ex Hassk comme synonymes de Vigna unguiculata (L.) Walp.

B - Description -

Le niébé est une plante annuelle polymorphe, très commune en Afrique. Les variétés peuvent être érigées (ou dressées), rampantes ou grimpantes ; elles peuvent aussi prendre des formes intermédiaires. Le port d'une même variété peut être modifié lorsque le milieu écologique varie et le port d'une même plante peut aussi être modifié au cours de sa croissance. A part quelques exceptions qui concernent les plantes à port érigé, le niébé continue à croître "indéfiniment", tant que les conditions écologiques sont favorables.

Les tiges lisses portent des feuilles trifoliolées alternes disposées vraisemblablement suivant une phyllotaxie alterne distique qui n'a jamais été étudiée avec précision. De larges stipules protègent les jeunes feuilles et les méristèmes des bourgeons apicaux et axillaires. La foliole centrale ou terminale est symétrique par rapport à la nervure principale ; les deux folioles latérales sont dissymétriques par rapport à leurs nervures principales respectives. Seules les deux feuilles primordiales sont simples et opposées. Les rameaux végétatifs et inflorescentiels portent latéralement à leur base deux bourgeons végétatifs. Chacun de ces bourgeons porte à son tour, à sa base, deux autres bourgeons et ainsi de suite.

L'inflorescence étudiée par OJEHOMON (1968) a un long pédoncule à l'extrémité duquel se forment alternativement 4 à 6 ensembles de fleurs en succession acropète (schéma de la fig. 2). Chaque ensemble est une "grappe" simple modifiée comprenant 6 à 12 bourgeons floraux. L'inflorescence est donc une grappe composée (grappe de "grappes"). L'axe de chaque grappe simple s'enfle et se transforme en bourrelet. Les deux fleurs les plus âgées situées à la base du bourrelet sont apparemment opposées et les seules qui parviennent à maturité. Tous les autres bourgeons floraux naissent sur le bourrelet puis avortent et tombent avant l'anthèse. Dans certaines conditions cependant (en champ à Clermont), nous avons constaté que ces bourgeons pouvaient évoluer jusqu'au stade de fleurs et même de gousses. Les cicatrices laissées par ces bourgeons avortés sécrètent un liquide sucré qui attire les insectes d'où le nom de "nectaires extra-floraux" qui leur est donné ; elles sont au nombre de 2 à 8 alignées en une seule rangée. Cette ligne est peut-être la matérialisation d'une hélice foliaire.

La fleur a un pédoncule très court portant 3 bractées à sa base. Des 10 étamines, 9 sont soudées à leur base et une libre. L'ovaire sessile, pluriovulé, se transforme en gousse après fécondation. Le style est, dans sa partie supérieure, velu sur le côté intérieur et se termine par un stigmate oblique. Les corolles sont de couleurs variables : blanc, jaune ivoire, violet pâle ou foncé.

Les fleurs s'ouvrent très tôt le matin et se ferment avant midi. Chaque fleur ne s'ouvre qu'une fois ; après épanouissement, elle se fane et tombe. La fécondation a lieu avant l'épanouissement de la fleur et l'autofécondation est de règle, d'où le taux d'allogamie très faible signalé par SÈNE (1965). Nous avons cependant observé dans nos essais, surtout pour certaines variétés importées, un taux d'allogamie non négligeable en même temps que l'entrée et la sortie d'insectes par une fente située au bas de la carène, d'accès plus ou moins facile suivant la distance qui sépare l'ovaire de cette fente.

La couleur, la forme et la taille des graines est très variable. Celles-ci peuvent être uniformément colorées, ou mouchetées. Il existe des types à couleur différente autour du hile tels que les niébés dits aux yeux noirs ou bruns. La forme de la graine peut varier de la forme de rein à la forme globuleuse et cela en liaison étroite avec la forme de la gousse. Le tégument des graines peut être finement ridé, ridé, craquelé ou lisse. La longueur de la graine varie entre 5 et 15 mm avec une moyenne de 9-10 mm.

CONDITIONS EXPERIMENTALES -

Toutes les conditions expérimentales sont décrites dans ce chapitre. Elles ont été multiples ; aussi occupent-elles une part qui peut paraître importante. De plus, chaque expérience correspond souvent à des observations variées qui se rapportent à des questions différentes et qui, par conséquent, sont étudiées à plusieurs titres.

Les essais ont eu lieu au Dahomey (Afrique Occidentale) et en France.

I - Au Dahomey -

A) Le site -

Le Dahomey est situé entre 0° et 3°30' de longitude Est et entre 6°15' et 12°20' de latitude Nord (cf. carte).

Notre champ expérimental se trouve à Sékou : latitude = 6°37' N, longitude = 2°14'E, altitude = 72 m. Le jour le plus long dure 12 h 30 (juin-juillet) et le jour le plus court, 11 h 42 (décembre-janvier). La première saison de pluies s'étend d'avril à début juillet ; la seconde, de mi-septembre à début novembre. Au début de nos travaux, les seules données météorologiques concernaient la pluviométrie des 3 ou 4 années précédentes. C'est peu à peu que nous avons installé les appareils : abri météorologique (thermomètre à maxima et à minima, thermomètre sec et thermomètre humide, appareil enregistreur des températures journalières), pluviomètre enregistreur, héliographe de Campbell, actinomètre de Bellani, casier lysimétrique, bac d'évaporation. De ce fait, on est obligé d'avoir recours aux données plus nombreuses des stations météorologiques voisines : Niaouli (6°42' N) ou Cotonou (6°21' N). C'est ainsi que les figures 1 peuvent nous donner les renseignements météorologiques habituels sur Sékou : la température moyenne est assez constante, de l'ordre de 25° - 26° C au cours de l'année.

L'expérimentation est réalisée entièrement en champ. Les essais sont en général faits en blocs. Les parcelles ont des dimensions variables suivant l'essai avec des poquets espacés de 1 m x 1 m et recevant au semis chacun 3 graines. Quinze jours après le semis, le démariage est pratiqué laissant un seul pied par poquet.

B) Différents essais effectués -

Les essais sont nombreux et s'étendent sur les années 1969 à 1971. Nous noterons au fur et à mesure les parties du mémoire où ils interviennent.

1 - Essai A 1969.1 -

But - Etude de l'influence de la date de semis sur la floraison de 4 cultivars tout au long de l'année.

Conditions et dispositif - A partir de janvier 1969, des semis échelonnés, tous les 21 du mois, sont réalisés. Chaque parcelle mesure 5,0m x 4,0m

et reçoit 4 mm d'eau par jour en période sèche, de janvier à avril. Le nombre de parcelles à entretenir s'élevant chaque mois avec le semis, nous n'avons pu assurer un arrosage suivi entre novembre 1969 et février 1970, période également sèche. Les cultivars utilisés sont d'une part Viyèyè et Séwoué semés de janvier 1969 à février 1970 et d'autre part Gbogbodokoun et Nanwouikoun semés de juin 1969 à février 1970. Ils sont tous quatre rampants. L'essai comprend 2 répétitions. Le nombre de pieds par parcelle varie entre 25 et 84.

Etude - Chapitre Floraison, paragraphe IB "En semis échelonnés".

2 - Essai C 1969 -

But - Il est destiné à étudier l'influence de l'eau sur la croissance de la plante et s'opère en deux temps. Dans un premier temps, la capacité au champ et le point de flétrissement de la "terre de barre", type de sol très courant au Sud-Dahomey, sont déterminés. Dans un deuxième temps, l'étude de la nutrition hydrique proprement dite est abordée.

Conditions et dispositif -

1°) Essai C 1969.1 - Détermination de la capacité au champ et du point de flétrissement.

Capacité au champ. Des pots sont remplis de "terre de barre" et arrosés doucement jusqu'à écoulement de l'eau par le bas. On laisse l'eau s'égoutter à l'ombre, dans une pièce, pendant 24 heures. Et la teneur en eau (en pour cent du "poids frais") de cette terre est évaluée. Cette teneur en eau représente la capacité au champ de la terre considérée.

Point de flétrissement. Des boîtes de lait dont le fond est perforé sont remplies de "terre de barre". Semé, le niébé s'y développe ; lorsqu'il parvient au stade de la 1ère feuille trifoliée, les boîtes sont entourées de plastique de façon à éviter le contact de la terre avec toute goutte d'eau. Dès que la plante manifeste les premiers signes de fanaison, elle est placée, la nuit, sous une cloche dont l'air reçoit une pulvérisation de fines gouttelettes d'eau et, la journée, au bord d'une fenêtre jusqu'au moment où, au sortir de la cloche, les feuilles restent fanées. La teneur en eau (en pour-cent du "poids frais") de la terre contenue dans la boîte de lait est alors mesurée. Cette teneur en eau exprime le point de flétrissement.

La capacité au champ a été évaluée sur 9 échantillons, le point de flétrissement sur 8 et la teneur en eau de la terre de barre en grande

saison sèche (janvier) sur 4 échantillons. La différence entre la capacité au champ et le point de flétrissement est la capacité utile.

La teneur en eau en % du "poids frais" de la "terre de barre", en grande saison sèche, est de l'ordre de 3,50 % ; sa capacité au champ, de l'ordre de 21,10 % ; son point de flétrissement, pour le niébé, de l'ordre de 4,80 % ; enfin sa capacité utile, de l'ordre de 16,30 %.

2°) Essai C 1969.2 - Etude de la nutrition hydrique.

Des pots remplis de "terre de barre" sont pesés, semés avec le cultivar Sokan, érigé, et arrosés jusqu'à la capacité au champ. La pesée des pots est répétée chaque matin. Le "traitement" n° 1 consiste à réajuster le pot à la capacité au champ chaque fois que cette capacité baisse ; le "traitement" n° 2, à le réajuster à la capacité au champ chaque fois que la capacité utilisable diminue de 50 % ; le "traitement" n° 3, à le réajuster à la capacité au champ chaque fois que la capacité utilisable diminue de 75 % ; le "traitement" n° 4 enfin, à le réajuster à la capacité au champ chaque fois que la capacité utilisable diminue de 95 %. Six répétitions (un pied par pot) ont été réalisées. L'essai s'est déroulé en grande saison sèche et les mesures des précipitations (63,1 mm en 3 fois) ont été utilisées dans l'évaluation de la quantité d'eau reçue par chaque pot. Semés le 10 janvier 1970, les plants ont été récoltés le 11 mars 1970.

A la récolte, le rendement en gousses est évalué.

Etude - 1er chapitre "Longueur de la tige et des rameaux", paragraphe I A1 et ~~le~~ 3ème chapitre "Le port de la plante" paragraphe II B1.

3 - Essai D 1969 -

But - Nous envisageons de comparer la croissance de 2 cultivars au cours des 2 saisons de pluies de façon à déterminer s'il existe un facteur limitant pendant l'une de ces saisons.

Conditions et dispositif -

1°) Essai D 1969.1 - C'est un essai de 4 répétitions disposées en blocs subdivisés. Chaque bloc comprend 12 "traitements" correspondant chacun à une époque de prélèvement. Chaque "traitement" comprend 2 parcelles élémentaires ayant chacune 5,0 m x 4,0 m. Sur chaque parcelle élémentaire est semé un cultivar : Viyèyè ou Sèwoué, rampants. A partir de la 4ème semaine après le semis, 5 pieds représentatifs de la parcelle sont prélevés chaque semaine dans le bloc I. Sur chaque pied, la longueur de la tige et des rameaux est mesurée.

Plus les pieds se développent, plus ils s'enchevêtrent les uns dans les autres de telle sorte que, au cours des derniers prélèvements, les tiges et les rameaux sont mutilés. L'essai a été mis en place le 24 mai 1969 (première saison de pluies).

2°) Essai D 1969.2 - Le semis a eu lieu le 4 octobre 1969. C'est la reconduite, en deuxième saison de pluies, de l'essai D 1969.1.

Etude - Chapitre 1 "Longueur de la tige et des rameaux", paragraphe I A1.

4 - Essai E 1969 -

But - Etablissement d'une collection de plants de plusieurs cultivars. Cette collection permettra d'observer le port de différents cultivars et de comparer la longueur du cycle végétatif d'un même cultivar à la première et à la deuxième saison de pluies.

Conditions et dispositif - Deux essais sont réalisés.

1°) Essai E 1969.1 - 41 cultivars ont été semés le 7 juin (première saison de pluies) sur des parcelles de 4,0 m x 3,0 m. Deux répétitions ont été réalisées. Les semences proviennent, comme il a été vu précédemment (paragraphe Matériel), du Dahomey, du Nigéria, du Niger, de la Côte d'Ivoire, du Mali, des U.S.A., de l'Amérique du Sud et de l'Afrique du Sud. La durée du cycle végétatif d'un cultivar a été définie par l'intervalle de temps (exprimé en jours) qui sépare la date de semis du jour où 50 % des pieds de la parcelle sont en fleurs. Le port de chaque cultivar est observé au cours de la croissance de la plante et particulièrement à la floraison. L'essai a été arrosé en août, petite saison sèche.

2°) Essai E 1969.2 - C'est l'essai E 1969.1 reconduit en deuxième saison. Le semis a eu lieu le 4 octobre 1969. Les semences proviennent, non de la récolte de l'essai E 1969.1, mais, du stock fourni par les centres de recherches agronomiques et les marchés.

Etude - Chapitre 3 "Le port de la plante", Historique, paragraphes I A2 (Ports intermédiaires) et II A ; chapitre Floraison, paragraphe I A.

5 - Essai H 1969.2 -

But : Détermination de la relation entre d'une part la longueur du jour et d'autre part la floraison et le rendement en gousses de 2 cultivars.

Conditions et dispositif : Environ un mois après le semis en deuxième saison de pluies, des poquets de 3 pieds des cultivars rampants Gbogbodokoun et Nanwouikoun, semés suivant une ligne nord-sud pour éviter l'ombre portée, sont coiffés d'un toit de paille ne laissant pas passer la lumière, chaque fin d'après-midi, de façon à réaliser (fig. 22a) des longueurs de jour de 9 h 30, 10 h, 10 h 30 et 11 h, le témoin non couvert étant alors sous une longueur de jour de 11 h 46 - 11 h 42. Il y a une seule répétition. Les poquets sont espacés de 1,0 m ; les toits de paille ont 3,0 m de diamètre et 1,50 m de haut (photo 8a). Chaque toit couvre 3 poquets dont celui du milieu seul est utilisé lors de l'interprétation.

Etude : Chapitre Floraison, paragraphe I C1.

6 - Essai I 1969.2 -

But : Influence de la nutrition hydrique sur le port du cultivar rampant, Sèwoué.

Conditions et dispositif - Dans des pots remplis de "terre de barre", le cultivar Sèwoué est semé en grande saison sèche. Les plantes du "traitement" n° 1 sont arrosées tous les jours jusqu'à la capacité au champ, celles du "traitement" n° 2 le sont tous les quinze jours et celles du "traitement" n° 3 ne sont pas arrosées après la levée germinative. Il y a 2 plants par pot et 5 répétitions. Le semis est réalisé le 14 janvier 1970 et la récolte le 20 mars 1970.

Etude - Chapitre 3 "Le port de la plante", paragraphe II B1.

7 - Essai B 1970.1 -

But - Influence, sur la floraison, de l'intervention de jours courts précédant les jours longs et inversement (fig. 23 et photo 8b).

Conditions et dispositif (photo 8b) -

1°) Dispositif expérimental - Nous utilisons les cinq variétés qui, en collection (essai E 1969), ont présenté les écarts de cycles végétatifs les plus longs entre les deux saisons : La 58-85 (= 1), le Nanwouikoun (= 2), le Gbogbodokoun (= 3), l'Erè de Savè (= 4) et la Farin Zonkwa 4 (= 5). Il y a

4 ensembles correspondant chacun à un "traitement" photopériodique. Chaque ensemble comprend 4 répétitions ; chaque répétition, 5 parcelles élémentaires correspondant chacune à une variété. La parcelle élémentaire est réduite à une ligne de 3 poquets distants de 1 m sur la ligne et de 2 m entre les lignes. Les poquets reçoivent 3 graines au semis. En champ, aux deux saisons de pluies, quatre de ces variétés sont rampantes. La dernière Erè, rampante à la première saison, est intermédiaire entre érigée et rampante à la deuxième saison de pluies.

2°) "Traitements" photopériodiques prévus - Le premier "traitement" consiste à exposer les plantes à une longueur de jour de 10 h 30 dès le semis pendant 45 jours ; le deuxième, à les exposer à la même longueur de jour à partir du 46ème jour après semis, pendant 45 jours ; le troisième, à les exposer à la même longueur de jour de 10 h 30 dès le semis et pendant 90 jours ; le quatrième enfin est le témoin, il n'est pas couvert. L'essai se déroule en champ et la mise à l'obscurité des plantes est assurée par la pose de tôles à 17 h 45. Ces tôles reposent alors sur un billon massif et rectangulaire qui clôture chaque groupe de plantes. Elles sont enlevées le lendemain matin à 7 h 15. Des mesures d'éclairement n'ont pu être faites pour s'assurer si l'obscurité était vraiment totale.

3°) Semis et "traitements" photopériodiques effectués - Un premier semis a été réalisé le 8 mai 1970. Mais les levées ont été si mauvaises que sur certaines parcelles aucune graine n'a germé. Alors, n'ayant plus de graines de variétés étrangères, nous avons dû laisser en place les variétés 1 et 5, arracher les pieds des autres variétés et semer à nouveau le 26 mai, les parcelles des variétés 2, 3 et 4.

De ce fait, les variétés 1 et 5 ont été exposées à 63 jours courts au "traitement" 1, 63 jours longs au "traitement" 2 et 108 jours courts au "traitement" 3 alors que leurs homologues locales ont été exposées respectivement à 45 jours courts, 45 jours longs et 90 jours courts.

Voici, à la récolte, le nombre total des pieds des 4 répétitions dans les "traitements" 1 et 3 où les rameaux ne se sont pas entremêlés.

traitement \ variété	1	2	3	4	5
1	4	27	29	27	9
3	7	20	32	13	9

4°) Précipitations - La répartition journalière des pluies (tableau suivant) a été une source de variation.

	Pluies nocturnes		Pluies diurnes		Total	
Période	H	F	H	F	H	F
Du 8 mai au 25 mai	74,7	6	16,0	2	90,7	8
Du 26 mai au 9 juillet	68,9	10	115,4	10	184,3	20
Du 10 juillet au 24 août	10,8	1	27,5	3	38,3	4

H = hauteur en mm ; F = fréquence

Ce tableau montre que la mauvaise levée germinative du semis du 8 mai peut être due au manque d'eau, presque toutes les pluies étant, entre le 8 et le 25 mai, tombées la nuit pendant laquelle les plantes des "traitements" 1 et 3 sont couvertes. Même entre le 26 mai et le 9 juillet, période pendant laquelle les plantes des "traitements" 1 et 3 sont encore couvertes la nuit, près d'un tiers des précipitations est tombé la nuit. Cela est une cause de différence de croissance entre les plantes des "traitements" 1 et 3 d'une part, 2 et 4 d'autre part.

Etude - Chapitre 3 "Le port de la plante", paragraphe II B2 et chapitre "Floraison"paragraphe I C2.

8 - Essai D 1970.1 -

But - Essai de dates de semis de 9 cultivars. Nous reprenons, en semis échelonnés et dans d'autres conditions, certains cultivars dont la durée du cycle végétatif a peu varié ou n'a pas varié d'une saison à l'autre dans la collection (essai E 1969) de façon à préciser si l'observation faite dans la collection se confirme ou pas.

Conditions et dispositif - C'est un essai de deux répétitions en blocs subdivisés. Il y a 3 sous-blocs. Chaque sous-bloc correspond à une date de semis et comprend 9 cultivars semés "à plat"* sur des parcelles de 3,0 m x 3,0 m, sans répartition au hasard. Les poquets, espacés de 1 m les uns des autres, reçoivent 3 graines au semis. Les dates de semis sont : 11 avril 1970, 8 juin 1970 et 15 juillet 1970. Les cultivars sont :

* semé "à plat" : semé sur terrain plat, par opposition à semé sur billons ou sur buttes.

(1) = Sokan (4) = Atchawoué Nouwoui (7) = Atchawoué de Tawa
(2) = Avloè (5) = Erè (ou Atchawoué) de Saketé (8) = Atchawoué de Tanguiéta
(3) = Sogué (6) = Atchawoué des Toffins (9) = Okobo

En champ, le cultivar Sokan est érigé, le Sogué, érigé-rampant, Okobo, grimpant et les autres cultivars, rampants.

Les semences proviennent de la génération F1 de la collection. Comme toutes les parcelles ne présentaient pas encore 50 % des pieds en fleurs à l'arrêt de l'essai le 31 août 1970, la durée du cycle végétatif a été considérée comme égale à l'intervalle de temps qui sépare la date de semis de celle de la floraison du premier pied de la parcelle.

Etude - Chapitre "Floraison", paragraphe I B2.

9 - Essai E 1970 -

But - Etude de la croissance en fonction du port de la plante : nous nous proposons d'essayer de définir le port du niébé par quelques notions quantitatives comme la vitesse de croissance de la tige et des rameaux axillaires, leur longueur en fin de croissance et le nombre de rameaux.

Conditions et dispositif - Nous semons le 5 mai 1970 sept cultivars: Sèwoué (rampant), New-Era (intermédiaire entre érigé et rampant), Leticia White (intermédiaire entre érigé et rampant), Sokan (érigé), La 705 (tige volubile et rameaux inférieurs rampants), Okobo (tige volubile et quelques rameaux rampants), Paraguay 2 F (volubile). Les poquets sont espacés de 5 m les uns des autres. Trois graines par poquet sont semées et, 8 jours après, on démarie laissant ainsi un seul pied par poquet. Deux répétitions sont effectuées. Pour l'une des deux répétitions du cultivar Sokan, la tige est devenue volubile et le plant, de ce fait, un intermédiaire entre l'érigé et le grimpant. A partir du 9ème jour après semis, la longueur de la tige et des rameaux est mesurée chaque jour. Des tiges et des rameaux ont été endommagés après 45 jours.

Etude - Chapitre 3 "Le port de la plante", paragraphe I A1-1 (1°, 2° et 3°).

II - En France -

Les expériences se déroulent à Clermont-Ferrand et à Gif-sur-Yvette.

Elles ont pour but l'étude de la croissance au cours du temps et l'observation de la date de floraison.

A) A Clermont-Ferrand -

1 - Au laboratoire -

1°) En chambres conditionnées -

a) A l'obscurité et à 30° C : essai F 1970.

Conditions et dispositif - Nous avons utilisé deux cultivars: Sèwoué (rampant en milieu équatorial) et Sokan (érigé en milieu équatorial), deux substrats : vermiculite (essai A), terreau (essai B) et deux modes d'arrosage : eau et solution nutritive. La composition de la solution nutritive est donnée dans le tableau 1. L'essai A comprend 12 pieds arrosés par la solution nutritive et 6 par l'eau ; l'essai B, 9 pieds pour chaque mode d'arrosage.

Etude - Chapitre 1, paragraphe II A1, chapitre "Floraison", paragraphe II A1.

b) A la lumière : essai G 1970 -

Conditions et dispositif - 24° C, éclairement de 7000 lux au niveau des bourgeons et de durée journalière 13 h. Les cultivars Sèwoué et Sokan sont semés sur terreau et arrosés à l'eau.

Etude - Chapitre 2, paragraphes I B2 1°, et II B2 1°.

2°) En serre : essai H 1970 -

La température minimale journalière est de 20° C, la maximale de 30° C tout au long des expériences. La serre n'est pas équipée de lumière d'appoint et elle est soumise aux variations journalières et saisonnières de l'intensité lumineuse, comme le montre le tableau 2.

Les 2 cultivars Sèwoué et Sokan sont semés à différentes dates. Les semis des 13 et 19 octobre 1970 sont sur vermiculite et arrosés soit avec de l'eau soit avec la solution nutritive. Les semis des 26 octobre, 30 novembre, 8 décembre 1970 et 2 mars 1971 sont sur terreau et arrosés avec de l'eau ou avec la solution nutritive. Le nombre de pieds oscille, suivant les essais,

entre 6 et 15. Le cultivar Erè (de Savé) a été semé le 5 novembre sur terreau.

Pour le semis du 19 octobre, au 36ème jour après la levée germinative, le niveau de la vermiculite dans les pots a dû être réajusté pour la protection des plantes qui se déchaussent. C'est ce qui explique, sur la courbe (fig. 6), la diminution apparente de la longueur entre le 35ème jour et le 39ème jour après la levée germinative.

Etude - Chapitre 1, paragraphe II A2 ; chapitre 2, paragraphes I A1 1° et I B1 1° et chapitre "Floraison", paragraphe II A2.

2 - A l'I.N.R.A. (Institut National de Recherches Agronomiques) -

1°) En chambres conditionnées : essai I 1971 -

Le 2 mars 1971, le cultivar Sokan érigé en milieu équatorial est semé sous les durées d'éclairement de 12 et 18 heures. La température est de 18° C et l'éclairement de 35000 lux au niveau du bourgeon terminal des tiges. Il y a 3 pieds par traitement et l'arrosage est assuré de façon mécanique. Les pots sont remplis de terre. Les dates de floraison et les longueurs des entre-noeuds des tiges et des rameaux à la récolte sont notées.

Etude - Chapitre 2, paragraphe I B2 1° ; chapitre 3, paragraphe II B3 et chapitre "Floraison", paragraphe II A3.

2°) En champ : essai J 1971 -

C'est un essai en blocs, de deux répétitions. Chaque bloc comprend 3 parcelles correspondant chacune à un cultivar : Sèwoué (rampant en milieu équatorial), Sokan (érigé, en milieu équatorial) et Leticia (intermédiaire entre rampant et érigé en milieu équatorial). La parcelle est faite de deux lignes distantes de 5,0 m l'une de l'autre ; sur la ligne l'écartement est de 2,5 m entre les poquets. Chaque poquet, après démariage, comprend un pied. Il y a 9 pieds sur une ligne. Chaque jour, la longueur des entre-noeuds est mesurée le long de la tige et des rameaux. Plus les plantes grandissent, plus le nombre de mesures s'élève ; il devient alors nécessaire de restreindre le nombre de pieds mesurés : à la récolte, 4 pieds par cultivar. Le semis a eu lieu le 21 juin 1971, les premières levées le 30 juin et la récolte fin septembre. Les relevés météorologiques sont consignés dans le tableau 4.

Etude - Chapitre 1, paragraphes I B et II B2 1° ; chapitre 2, paragraphe I A et II A ; chapitre 3, paragraphe I A2-2-3°a.

B) Au Phytotron -

1 - Essai K 1971 -

L'expérimentation s'est déroulée à une température de jour de 32° C, une température de nuit de 27° C et à une hygrométrie relative (H.R.) de 70 %. Les longueurs de jour testées sont : 16 h, (9 + 7) h, 9 h et 11 h. Les plantes soumises à 11 h d'éclairement "fort" sont transférées chaque soir à l'obscurité (température et H.R. identiques). Les plantes soumises à (9 + 7) h, après avoir reçu 9 h d'éclairement "fort", sont transférées le soir dans une autre salle : elles y restent pendant 7 heures sous une lumière d'appoint puis à l'obscurité (température et H.R. identiques). La lumière d'appoint est fournie par une lampe fixée au mur et l'intensité lumineuse varie de la cloison d'où rayonne la source lumineuse à la cloison opposée de 48 lux à 27 lux au niveau du bourgeon terminal des plantes. L'éclairement fort est obtenu par des tubes fluorescents et des lampes à incandescence fixés au plafond. Son intensité, d'environ 35000 lux au niveau du bourgeon terminal, varie du plafond au sol. Le tableau 3 montre les variations d'éclairement.

Les pots sont remplis, à la base, de laine de verre, puis de vermiculite. Trois graines sont semées et arrosées avec de l'eau jusqu'à la levée germinative ; l'arrosage se poursuit ensuite avec la solution nutritive standard utilisée au Phytotron (tableau 1). Une seule plante est laissée par pot 15 jours après le semis. Huit pots sont disposés sur chaque chariot de 50 cm x 50 cm. Le semis a été réalisé le 18 février 1971 et les dernières récoltes le 30 septembre 1971.

Les cultivars utilisés sont : Sokan, Gbogbodokoun, Nanwouikoun et Eré (de Savè). En milieu équatorial, le cultivar Sokan est érigé, le Gbogbodokoun et Nanwouikoun, rampants aux deux saisons de pluies ; Erè, rampant à la première saison, est intermédiaire entre érigé et rampant à la deuxième saison de pluies. Il y a 4 conditions différentes de lumière et 4 répétitions (1 pot = 1 répétition). La longueur de la tige et celle des rameaux sont mesurées au cours du temps et la date de floraison est notée.

2 - Essai L 1971 -

Dans un deuxième essai, les cultivars Sokan (érigé en milieu équatorial) et Sèwoué (rampant en milieu équatorial) sont semés et cultivés en lumière continue : t° = 32°/27° C, H.R. = 70 %, éclairement de 35000 lux au

niveau du bourgeon terminal. Six répétitions par cultivar sont réparties sur un même chariot. La date de floraison est notée et les longueurs des tiges et des rameaux sont mesurées à la récolte.

Etude - Chapitre 2, paragraphes I B1 2°, I B2 2°, I B3, II B1, II B2 2° et II B3 ; chapitre 3, paragraphes II B2-1, II B2-2 ; chapitre 4 (Floraison), paragraphe II B.

METHODES D'ANALYSE DES RESULTATS DE LA CROISSANCE DE L'ENTRE-NOEUD -

Pour l'interprétation des résultats de l'essai J 1971, nous avons utilisé tantôt les courbes individuelles tantôt les courbes de moyennes liées. La courbe individuelle de la longueur de l'entre-noeud, en fonction du n° d'ordre de l'entre-noeud, compté à partir de la base de la tige ou des rameaux, est une courbe en cloche, le plus souvent dissymétrique, qui, dans les derniers entre-noeuds, décroît en général très rapidement. De ce fait, pour les courbes de moyennesliées, nous avons considéré, autant que possible, les portions de tige ou de rameaux axillaires correspondant à la partie de la courbe en cloche où celle-ci n'a pas encore commencé à décroître rapidement. Ces courbes de moyennes ne sont donc pas entières. D'autre part, le n° d'ordre étant un nombre entier, donc une donnée de mesures discontinues, la courbe en fonction du n° d'ordre de l'entre-noeud ne doit être considérée comme valable que pour les valeurs entières de l'abscisse.

Du point de vue statistique, nous avons utilisé la méthode des polynômes orthogonaux pour établir les équations des courbes de régression.

Utilisation des polynômes orthogonaux -

Elle peut avoir lieu quand la variable indépendante prend des valeurs équidistantes. C'est le cas du n° d'ordre des entre-noeuds. L'ordre des calculs est le suivant :

A - Tests de normalité et d'homogénéité des variances -

1 - Normalité - Le test de normalité employé est la droite de HENRY. Il consiste à porter sur papier gausso-arithmétique les fréquences cumulées relatives en fonction des intervalles de classe ; si les points s'alignent suivant une droite, la population est gaussienne ; s'ils suivent un tracé

curviligne, il s'agit, ou bien de deux populations normales qui s'enchevêtrent et qu'il faudrait dissocier ou bien d'une population non gaussienne qui, après transformation, logarithmique par exemple, pourrait devenir normale. Chaque fois que nous avons pu obtenir au moins trois points sur le graphique, nous avons pratiqué le test de HENRY ; mais quand le nombre de mesures est trop faible pour donner 4 intervalles de classe, nous avons considéré que nous étions dans le cas des petits échantillons que l'on peut admettre comme normalement distribués.

2 - Homogénéité des variances - Le test utilisé pour l'homogénéité des variances est celui de HARTLEY : quotient de la variance maximale sur la variance minimale (DAGNELIE, 1970).

B - Analyse de variances (LISON, 1958) -

Elle est exécutée en deux temps :

1 - Sans tenir compte de la régression : test F habituel

2 - En tenant compte de la régression : décomposition de la variation due aux traitements en variations liées aux différents termes de régression.

C - Ajustement de la courbe à l'équation d'un polynôme -

(MORICE et CHARTIER, 1954). On pose : X = 1,2,3,...

1 - Equation de la courbe en fonction de P'_i (X) -

On pose $Y' = b'_o P'_o + b'_1 P'_1 + b'_2 P'_2 + \dots\dots\dots + b'_i P'_i$

où Y' = estimation de la moyenne liée.

b'_i = estimation du coefficient de régression.

1°) Recherche de l'équation des totaux partiels des traitements

$$b'_o = \bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{n} Y \qquad (n = \text{nombre de traitements})$$

$$b'_i = \frac{\sum ky}{\sum k^2} \qquad (k = \text{coefficient polynômial donné par la table de Fisher})$$

2°) Recherche de l'équation des moyennes des traitements -

$$b'_o = \bar{y} = \frac{1}{r.n} \sum_{j=1}^{r.n} Y$$ (r = nombre de répétitions)
(n = nombre de traitements)

$$b'_i = \frac{\int ky}{r \int k^2}$$

2 - Equation de la courbe en fonction de Pi (X) -

On utilise la formule $bi = Li.b'_i$ avec Lo = 1 pour passer de y' à y. Les valeurs de Li sont consignées dans la table de Fisher. L'équation y' devient Y soit $Y = boPo + b_1P_1 + b_2P_2 + \ldots\ldots\ldots\ldots + b_iP_i$.

3 - Equation de la courbe en fonction de X -

1°) P_i est remplacé par sa valeur :

$$P_o = \text{constante} = 1$$

$$P_1 = (X - \bar{X}) = P$$

$$P_2 = (P^2 - \frac{n^2 - 1}{12}) = \left[(X - \bar{X})^2 - \frac{n^2 - 1}{12}\right]$$

$$P_3 = (P^3 - \frac{3n^2 - 7}{20} P) = \left[(X - \bar{X})^3 - \frac{3n^2 - 7}{20} (X - \bar{X})\right]$$

$$P_4 = \left[P^4 - \frac{3n^2 - 13}{14} P^2 + \frac{3}{560} (n^2 - 1)(n^2 - 9)\right]$$

$$\vdots$$

$$P_i + 1 = \ldots\ldots\ldots\ldots$$

2°) Tout est simplifié et présenté sous la forme :

$$y = a + bx + cx^2 + dx^3 + ex^4 + \ldots\ldots\ldots\ldots + px^n$$

3°) Les écarts entre moyennes observées et calculées sont vérifiés.

PREMIERE PARTIE

ETUDE DE LA CROISSANCE ET DU PORT

PREMIER CHAPITRE

CROISSANCE EN LONGUEUR DE LA TIGE ET DES RAMEAUX ET CARACTERES MORPHOLOGIQUES DE LA PLANTE

Parmi les différentes manières d'évaluer la croissance d'une plante, la première à laquelle on peut penser est de considérer la longueur de la tige et des rameaux au cours du temps. Et comme notre but est de rechercher l'influence du milieu sur cette croissance, nous étudierons dans ce chapitre la croissance en longueur de la tige et des rameaux dans différents milieux écologiques : en champ (à Sékou, environ 6° 30' de latitude N ; à Clermont, environ 45° de latitude N) et en milieu contrôlé (obscurité, serre, Phytotron).

Mais les variations de croissance constatées ont entraîné des modifications du port que nous avons été obligé de signaler, bien que l'étude proprement dite du port fasse l'objet du troisième chapitre.

Comme nous le verrons plus loin, trois types de port sont fondamentaux : l'érigé, le rampant et le volubile (photos 1, 2, 3). De plus, nous montrerons également que le port dépend des conditions du milieu ; aussi ne peut-on dissocier le type de port d'un cultivar des conditions du milieu où il est étudié. Lorsque aucune précision n'est donnée, le port considéré est celui du cultivar dans son milieu naturel (milieu équatorial).

HISTORIQUE -

La courbe de croissance d'un organe au cours du temps est en général une courbe sigmoïde. Les travaux de COURTOT (1965) sur *Asparagus medeoloides* et de MELIN (1964, 1967, 1973) sur *Periploca graeca* entre autres, conduisent à de tels résultats sur la tige et les rameaux. Cependant MILLET (1970) met en évidence, pour la fève, un écart significatif de la courbe de

croissance de la tige par rapport à la courbe d'ajustement à une sigmoïde. HUGON (1967) avait déjà observé sur le pois chiche, C. arietinum, un ralentissement de croissance correspondant à un palier sur la courbe, au moment où apparaissent les premiers bourgeons floraux.

MILLET (1970) montre en outre que la pente de la courbe de croissance de la tige de fève est plus faible pour une variété naine que pour la variété de taille considérée comme normale. Il constate aussi que la vitesse de dégagement des entre-noeuds augmente avec l'intensité d'éclairement : entre le 30ème et le 45ème jour après le semis, un entre-noeud est dégagé tous les 1,85 jours sous 4600 lux et tous les 2,60 jours sous 2000 lux. Ces résultats sont proches de ceux de MELIN (1967) qui, sous éclairement continu de 1000, 4000 et 6000 lux, observe une croissance de la tige de Periploca d'autant plus importante que l'éclairement reçu est plus intense. Pour COURTOT (1965) cependant, c'est un effet contraire de l'intensité d'éclairement qui est observé sur la tige comme celui, que nous signalerons plus loin, sur les entre-noeuds. Cet effet contraire pourrait s'expliquer, comme nous le verrons, par le caractère de plante d'ombre de l'Asparagus medeoloides.

Sous un éclairement de 50.000 ergs/s/cm2 et de durée journalière 11 h, WIENK (1963) cultive des plants de niébé sous les températures de : 30° C le jour et, la nuit soit de 30° C, soit de 20° C, soit de 15° C. Pour les plants constamment à 30° C, l'élongation de la tige s'arrêt tôt ; les plants placés à 20° C la nuit montrent une élongation de la tige stimulée ; ceux placés à 15° C la nuit ont un taux d'élongation moindre que ceux développés à 20° C mais ils peuvent atteindre des longueurs plus grandes que leurs homologues à température constante. La production de feuilles, pour le traitement de 15° C la nuit, dépasse celle obtenue dans les deux autres traitements. Le changement de température entre le jour et la nuit favorise l'élongation de la tige, comme l'a montré WENT (1957) sur la tomate au Phytotron de Pasadena.

Ainsi la courbe de croissance dépend de la variété, de la température, particulièrement celle de la nuit, de l'éclairement et de la sensibilité de la plante à la lumière (plantes de lumière et plantes d'ombre).

OBSERVATIONS ET EXPERIENCES -

I - En champ -

A - A Sékou (Dahomey) -

1 - Etude comparée de la croissance en longueur au cours des deux saisons de pluies (Essai D 1969) -

1°) Les faits -

Aussi bien pour la tige que pour les rameaux, la courbe de croissance au cours du temps présente une allure sigmoïde (fig. 3a et b). Mais il est impossible d'affirmer qu'elle possède des inflexions ou des ruptures de pente : les longueurs sont seulement notées une fois par semaine sur des pieds différents qui, après mesure, sont utilisés pour la détermination du poids de matière sèche.

Les plantes ont sensiblement le même nombre de rameaux aux deux saisons de pluies (fig. 3d). Rameaux et tiges atteignent une longueur finale beaucoup plus grande à la première saison qu'à la deuxième. Mais il convient de noter que, pendant les six premières semaines après le semis, les plantes de la deuxième saison manifestent une croissance constamment supérieure à celle des plantes de la première saison ; après cette période, elles s'arrêtent brusquement de croître et parviennent ainsi à une longueur finale inférieure à celle de leurs homologues de première saison qui ont poursuivi régulièrement leur croissance.

Ainsi, deux caractères sont observés sur la tige et les rameaux :
- leur longueur, en fin de croissance, plus élevée en première qu'en deuxième saison de pluies ;
- leur vitesse de croissance pendant les six premières semaines, par contre, plus élevée en deuxième qu'en première saison de pluies.

2°) Interprétation -

a) Longueur finale -

Une différence de développement végétatif a déjà été observée en fin de saisons au Nigeria (EZEDINMA, 1963).

Depuis que NJOKU (1958) a montré que les cultivars nigérians

qu'il a expérimentés sont des plantes de jours courts, à période critique d'environ 12 h 30, on a tenté bien souvent d'expliquer le comportement du niébé par le photopériodisme.

C'est ainsi que EZEDINMA (1963) a pensé que la supériorité du développement végétatif au cours de la première saison pourrait être liée à la durée d'éclairement : celle-ci, alors défavorable à l'induction florale, allongerait le cycle de la plante et, par conséquent, entraînerait une croissance végétative plus forte, jusqu'à l'apparition des photopériodes favorables à l'induction florale.

Mais comme nous le verrons plus loin, les deux cultivars considérés Viyèyè et Sèwoué, sont des plantes indifférentes au photopériodisme et la floraison intervient aux deux saisons après le même temps de développement végétatif (fig. 21c), la durée de leur cycle végétatif étant alors la même. L'explication d'EZEDINMA ne semble donc pas satisfaisante. La température (fig. 1-2°) qui ne varie pas brusquement ne peut être responsable de cette différence. Par contre la durée (4 à 6 semaines) plus courte de la 2è saison de pluies (fig. 1-3°), suivie aussitôt de la grande saison sèche (pas de pluies entre le 21 novembre et le 20 janvier, soit entre la 6ème et la 16ème semaine après le semis) pourrait être le facteur limitant intervenu au cours de la croissance des plantes. La pluviométrie relative à cette période de sécheresse, notée dans le tableau ci-dessous, est en faveur de cette hypothèse.

Tableau "Pluviométrie à Sékou entre le 16 novembre 1969 et le 26 février 1970"

Périodes	Précipitations (mm)	Fréquence
du 16 novembre 1969 au 30 novembre 1969	0	0
du 1er décembre 1969 au 31 décembre 1969	0,5	1
du 1er janvier 1970 au 23 janvier 1970	1,2	1
du 24 janvier 1970 au 31 janvier 1970	9,3	2
du 1er février 1970 au 26 février 1970	0	0

Nous considérons l'interruption des pluies et la sécheresse comme la cause majeure de l'arrêt de croissance en deuxième saison. Ainsi la différence de pluviométrie entre les deux saisons, portant à la fois sur l'intensité et l'étalement dans le temps des précipitations (fig. 1-3°), explique la différence de durée des cycles végétatifs qui entraîne une inégalité de longueur finale.

b) Vitesse de croissance -

La croissance plus élevée pendant les six premières semaines de la 2ème saison de pluies peut s'expliquer par une insolation plus forte (fig. 1-1°) ou par une action conjuguée d'une pluie intense et d'un ensoleillement fort. Le tableau suivant donne les valeurs de la pluviométrie et de l'actinométrie (en hauteur d'alcool) à Sékou à partir de juin 1969 où l'actinomètre de Bellani a été installé.

Périodes	Pluies		Hauteur totale d'alcool (mm)
	Hauteur (mm)	Fréquence	
du 7 juin au 30 juin 1969	185,2	19	404,8
du 1er juillet au 31 juillet 1969	165,5	13	412,2
du 1er août au 31 août 1969	39,2	11	480,9
du 1er septembre au 30 septembre 1969	30,7	9	520,5
du 1er octobre au 31 octobre 1969	226,6	14	648,6
du 1er novembre au 30 novembre 1969	68,2	6	694,1

On constate notamment que le mois d'octobre (semis de la deuxième saison de pluies le 4 octobre) bénéficie d'une pluviométrie à peu près égale à celle du mois de juin mais d'une luminosité plus forte que celle du mois de juin (semis de la première saison de pluies le 24 mai). Comme le développement de la plante dépend de la lumière, on comprend que la croissance en début de la deuxième saison l'emporte sur celle de la première saison.

Ces faits nous amènent à conclure que l'eau et l'ensoleillement sont responsables de la différence de développement observé sur le niébé aux deux saisons. Une étude de ces deux facteurs s'avère nécessaire.

2 - Essai de nutrition hydrique -

Pour compléter les résultats que nous venons de décrire, il nous a paru intéressant de comparer la réaction de la plante à des apports contrôlés d'eau. C'est l'objet de l'essai C 1969.

La longueur de la tige et des rameaux n'a pas été mesurée. Par contre, le nombre de feuilles a été noté ainsi que, à la récolte, le poids de matière sèche de la plante entière et des gousses.

La représentation graphique du nombre de feuilles suit, au cours du temps, une courbe en S (fig. 4a). Environ 50 jours après le semis, tandis

que les feuilles commencent à tomber, la courbe décroît dans sa partie finale. Les plantes arrosées avec le minimum d'eau ("traitement" 4) reprennent leur croissance entre le 3 mars et le 10 mars par suite de pluies pendant cette période. Cette reprise de croissance intervient après la maturité des gousses.

Le nombre d'entre-noeuds total de la plante adulte croît linéairement en fonction de la quantité d'eau reçue (fig. 4b). Le poids de matière sèche de la plante entière et ~~le poids de matière sèche~~ des gousses s'élève~~nt~~ linéairement avec l'apport d'eau au sol (fig. 4c).

Ainsi, le résultat de cet essai de nutrition hydrique contrôlée confirme notre interprétation sur la différence de longueur observée en fin de croissance à la première et à la deuxième saison de pluies. Une nutrition hydrique optimale favorise le développement de la plante et, par suite, son rendement en gousses. Contrairement donc à ce que PIPER (1912), MORSE (1924) et IRVINE (1953) ont soutenu, l'eau, pourvu qu'elle ne soit pas donnée en quantité trop importante, nuisible à la vie de la plante, n'entraîne pas pour le niébé, une réduction de la production de gousses.

B - A Clermont-Ferrand (essai J 1971) -

Comme il nous a paru intéressant d'étudier la croissance du niébé sous une autre latitude que celle de Sékou, trois cultivars ont été semés en champ à Clermont et leurs entre-noeuds mesurés tous les jours. Le relevé comparé de ces mesures journalières permet de déterminer la durée de croissance d'un entre-noeud et de distinguer les entre-noeuds parvenus à l'état adulte (dont la croissance est terminée) de ceux qui sont en voie de croissance.

A la récolte, le cultivar Sokan présente des tiges grimpant autour d'un tuteur et des rameaux qui, après un trajet en position horizontale, se redressent verticalement pour s'enrouler autour de tuteurs différents de celui de la tige (photo 5b). Quelques rameaux rampants de Leticia, commencent à grimper. Quant au Sèwoué, les extrémités de ses tiges et de ses rameaux commencent elles aussi à devenir volubiles en fin d'expérience. Sous le climat de Clermont-Ferrand, les trois cultivars évoluent donc vers le port volubile.

Nous étudierons tour à tour la tige et les rameaux.

1 - Tige (fig. 5) -

1°) Nombre d'entre-noeuds au cours du temps (fig. 5a) -

Au cours du temps, le nombre d'entre-noeuds, qu'il comprenne soit les entre-noeuds parvenus à l'état adulte, soit ceux qui sont en voie de croissance, soit l'ensemble, ne s'élève pas régulièrement mais par saccades, comme lié à un rythme.

Pour le cultivar rampant (Sèwoué), il croît plus vite que pour les deux autres cultivars ; ce n'est qu'au moment de l'apparition du volubilisme (50ème jour après le semis) que le cultivar érigé (Sokan) l'emporte sur le cultivar rampant-érigé (Leticia).

2°) Croissance en longueur au cours du temps (fig. 5b) -

Nous pouvons considérer successivement :

a) la portion de tige dont les entre-noeuds sont en voie de croissance. Pour les trois cultivars, la croissance se traduit par une portion de courbe en S. Presque constante (environ 1 cm) pendant les 50 premiers jours, elle s'élève et passe à 5 cm pour l'intermédiaire entre l'érigé et le rampant (Leticia), 8 cm pour l'érigé (Sokan) et 13 cm pour le rampant (Sèwoué), 70 jours après la levée germinative . La période entre le 50ème et le 70ème jour correspond à l'apparition des entre-noeuds longs qui annoncent le volubilisme.

b) la portion de tige dont les entre-noeuds sont parvenus à l'état adulte. La courbe de croissance est conforme à une courbe en S surtout pour les cultivars Sèwoué et Sokan. Le changement de pente du 55ème jour correspond, pour le cultivar érigé (Sokan), au passage du port érigé vers le port volubile et, pour le cultivar rampant (Sèwoué), au moment où la tige atteint le sol et commence à ramper (comparaison des figures 5a, 5b et 10).

c) longueur totale de la tige. La longueur totale de la tige en fonction du temps est représentée par une portion de courbe en S. La courbe du cultivar rampant-érigé occupe une position intermédiaire entre celles des cultivars rampant et érigé pendant les 50 premiers jours. Elle devient inférieure à celle du cultivar érigé lorsque le volubilisme apparaît.

Les ruptures de pente correspondent soit au moment où la tige commence à ramper (cas des cultivars rampant et rampant-érigé) soit à l'apparition du volubilisme sur l'érigé.

La croissance est ici beaucoup plus lente qu'à Sékou (Dahomey), probablement par suite des fraîcheurs nocturnes et matinales : 40 cm à Clermont pendant les 70 premiers jours après la levée germinative, 125 cm à Sékou

en première saison pendant les 52 premiers jours après la levée germinative, pour le cultivar Sèwoué.

2 - Rameaux -

Le rameau P situé à l'aisselle des feuilles primordiales a été étudié. Sa courbe de croissance en nombre d'entre-noeuds et en longueur présente les mêmes caractères que celle de la tige ; c'est pourquoi nous ne la décrivons pas. Pour le cultivar rampant-érigé, elle est toujours intermédiaire entre celles des cultivars rampant et érigé.

3 - Comparaison de la tige et du rameau -

Quel que soit le cultivar étudié, la tige et le rameau, du moins en fin de croissance, manifestent des caractères de volubilisme. Malgré cette similitude de comportement, des différences apparaissent selon le cultivar, aussi bien sur le nombre d'entre-noeuds que sur la longueur atteinte. Ces différences sont plus marquées sur le rameau que sur la tige comme le montre le tableau ci-dessous.

Tableau - Nombre d'entre-noeuds et longueur de l'axe, 65è jour après le semis

axe / Cultivar	Nombre d'entre-noeuds		Longueur atteinte (cm)	
	Tige	Rameau P	Tige	Rameau P
rampant (Sèwoué)	20	22	32	82
rampant-érigé (Leticia)	13	10	15	40
érigé (Sokan)	16	7	22	20

Il est à noter que les caractères (nombre d'entre-noeuds et longueur atteinte) du rampant-érigé sont, sur le rameau, toujours intermédiaires entre ceux du rampant et ceux de l'érigé alors que, sur la tige, ils ne le sont qu'avant l'apparition du volubilisme de l'érigé.

4 - Conclusion -

Puisque en champ à Clermont le rameau conserve davantage ses caractères du milieu équatorial (différences plus marquées entre les cultivars), il semble que les conditions du milieu modifient plus rapidement la croissance de la tige que celle des rameaux.

II - En milieu contrôlé -

A - En serre et en chambres conditionnées à Clermont -

1 - A l'obscurité (Essai F 1970) -

Les essais ont été réalisés à 30° C sur terreau ou sur vermiculite. Pour le cultivar Sèwoué, les plantes arrosées avec la solution nutritive ont une croissance légèrement supérieure à celle des plantes arrosées à l'eau. Pour le cultivar Sokan, c'est l'inverse, Il n'y a ni ramification, ni floraison mais seulement élongation rapide de la tige qui ne tarde pas à mourir, dressée, au stade de la première feuille trifoliolée à peine développée. Le niébé est une plante de lumière qui meurt lorsqu'elle est cultivée à l'obscurité.

2 - A la serre (Essai H 1970) -

1°) Sur vermiculite (fig. 6) -

La croissance des plantes arrosées avec la solution nutritive est légèrement supérieure à celle des plantes arrosées à l'eau.

2°) Sur terreau (fig. 6) -

La croissance des plantes arrosées à l'eau est légèrement supérieure à celle des plantes arrosées avec la solution nutritive.

3°) Résultats -

La représentation graphique de la croissance, au cours du temps, se traduit par une courbe en S. La vitesse de croissance est faible : 40 cm en 50 jours pour le cultivar Sèwoué et 22 cm en 46 jours pour le cultivar Sokan, cultivars respectivement rampant et érigé en milieu équatorial. Il n'y a pas de ramification. Le port reste dressé pour les deux cultivars bien que la vitesse de croissance du cultivar rampant soit supérieure.

Ainsi sous un ensoleillement faible, alors que le cultivar érigé conserve son port du milieu équatorial, le cultivar rampant devient érigé mais manifeste une vitesse de croissance plus élevée.

B - Au Phytotron (Essai K 1971) -

1 - Tige (fig. 7a) -

Les variations de la longueur de la tige se traduisent, au cours du temps, par une courbe sigmoïde. Dans les conditions expérimentales qui ont cependant comporté d'une part une gamme étendue d'éclairements [9 h, (9 + 7) h, 11 h et 16 h] et d'autre part un choix déterminé de cultivars à ports différents en milieu équatorial (érigé, intermédiaire entre érigé et rampant, rampant), la longueur de la tige est importante et ne varie ni avec la durée d'éclairement ni avec la variété. Cette uniformité correspond en même temps à une uniformité du port : toutes les variétés sont devenues volubiles.

2 - Rameaux -

Nous étudierons leur répartition le long de la tige et leur longueur (fig. 7b et 8) en les comparant avec celles des plantes cultivées en champ.

1°) Répartition le long de la tige (fig. 8) -

La basitonie est de règle (WIENK, 1963 ; OJEHOMON, 1968) mais elle peut être légèrement modifiée en fonction des conditions du milieu.

a) Cultivar érigé -

Sur le cultivar érigé Sokan, les rameaux, en champs dahoméens, s'échelonnent de la base au 5ème noeud au-dessus des feuilles primordiales ; au-dessus du 5ème noeud, seuls les pédoncules inflorescentiels se forment.

En champ, à Clermont (fig. 8a), les rameaux les plus longs s'étalent de la base au 5ème noeud (= T5)* ; mais entre T6* et T14*, tantôt des rameaux plus courts, tantôt des pédoncules inflorescentiels apparaissent avec une variation de leur emplacement d'un pied à l'autre. Une telle répartition au hasard des rameaux et des pédoncules inflorescentiels le long de la tige a été déjà observée par WIENK (1963) qui l'explique par des conditions du milieu "sous-optimales".

Au Phytotron, (fig. 8b) la ramification ne se développe qu'à partir de T1 et s'étend jusqu'à T6 pour les éclairements journaliers de 11 h et

* Tn = rameau à l'aisselle de la feuille trifoliolée de rang d'apparition n le long de la tige.

16 h ; sous 9 h et (9 + 7) h, les rameaux sont si courts qu'ils peuvent être considérés comme inexistants.

b) Cultivars rampants -

Sur le cultivar Sèwoué en champ à Clermont (fig. 8a), la ramification est plus intense et la basitonie plus nette que pour le Sokan. Les rameaux s'étalent depuis l'aisselle des cotylédons jusqu'au noeud n° 3 (T3). Le même cultivar, en lumière continue au Phytotron (fig. 15a) porte des rameaux longs de la base à T2, des rameaux moins longs de T9 à T13 et pratiquement aucun rameau de T5 à T8 : les rameaux se répartissent sur deux étages.

Pour le Gbogbodokoun et le Nanwouikoun cultivés au Phytotron, la courbe de longueur des rameaux le long de la tige montre 2 à 3 maximums (fig. 8b). Les rameaux s'étalent de la base jusqu'à T15.

c) Cultivar à port intermédiaire entre érigé et rampant -

Sur le cultivar Eré cultivé au Phytotron (fig. 8b), les rameaux s'étalent entre T1 et T15. Les rameaux de longueur maximale sont moindres que leurs homologues des rampants et plus longs que leurs homologues de l'érigé.

d) Conclusion -

En champ, la basitonie est très fréquente : les rameaux s'étalent jusqu'à la cinquième feuille trifoliolée de la tige ; à partir de là, ils sont remplacés par des pédoncules inflorescentiels. Les rameaux de la base sont les plus vigoureux. La longueur de chaque rameau dépend de la variété et du port : en effet la comparaison entre plusieurs cultivars de type différent montre que cette longueur est élevée pour le type rampant, moyenne pour le type intermédiaire entre érigé et rampant et faible pour le type érigé.

Dans certaines conditions du milieu (au Phytotron) cependant, les rameaux ne sont pas strictement basitones mais s'échelonnent jusqu'à la quinzième feuille trifoliolée de la tige ; et alors une sorte d'"onde de ramification" circule le long de la tige avec des minimums et des maximums de longueur de rameaux qui se succèdent, créant ainsi plusieurs étages de rameaux.

2°) Longueur totale des rameaux de premier ordre -

a) En fonction de la variété (fig. 7b) -

Bien que, au Phytotron, toutes les variétés soient volubiles, leurs rameaux conservent au moins partiellement leurs caractères du milieu équatorial. En effet, la longueur des rameaux et leur vitesse de croissance sont grandes pour les deux cultivars rampants, moyennes pour le cultivar à port intermédiaire entre érigé et rampant et faibles pour le cultivar érigé.

Le nombre moyen de rameaux de premier ordre en fonction du temps et de la variété conduit à des résultats similaires : 7 - 11 rameaux pour les rampants, 4 - 9 pour le semi-érigé et 2 - 3 pour l'érigé.

Ainsi le nombre moyen de rameaux et la longueur totale des rameaux par pied semblent être des caractéristiques du port : l'érigé se ramifie peu, le rampant beaucoup, le semi-érigé (ou l'érigé-rampant) étant intermédiaire entre les deux.

b) En fonction à la fois de la variété et de l'éclairement (fig. 7b) -

La longueur moyenne par pied des rameaux de premier ordre en fonction de la durée d'éclairement et de la variété répartit également les variétés suivant leur port en milieu équatorial : pour une durée d'éclairement donnée, les rampants sont plus ramifiés, puis l'intermédiaire entre érigé et rampant et enfin l'érigé. Pour les rampants et l'intermédiaire entre érigé et rampant, la longueur des rameaux s'élève entre 9 h et 16 h. Pour le cultivar érigé, le maximum de longueur des rameaux est obtenue à partir de l'éclairement de 11 h. La longueur des rameaux de (9 + 7) h avoisine celle des rameaux de 9 h ou 11 h mais jamais celle des rameaux de 16 h : la ramification, dans les conditions de l'expérience, ne dépend pas de la photopériode mais de l'énergie lumineuse et d'un autre facteur comme celui responsable de l'étiolement : sous un éclairement de (9 + 7) h, les entre-noeuds paraissent plus longs et les feuilles sont nettement moins vertes que sous 9 h, 11 h et 16 h. L'aspect de ces plantes rappelle celui des plantes de *Chenopodium polyspermum* soumises à un éclairement d'appoint (JACQUES, 1968).

c) En fonction de l'éclairement (fig. 7b) -

Pour une intensité lumineuse forte et constante (35000 lux), la longueur totale des rameaux d'un pied dépend de la durée d'éclairement : les plantes de 16 h ont des rameaux plus longs que celles de 11 h et celles de 11 h, des rameaux plus longs que celles de 9 h (fig. 7b).

Par contre, pour les plantes de (9 + 7)h qui sont sous un éclairement d'appoint, on observe une croissance analogue à celle des plantes de 9 h d'abord (jusqu'au 39è jour après le semis), puis, au-delà du 39è jour, une croissance plus élevée qui, cependant, ne conduit pas à la longueur des plantes de 16 h. La pente de la courbe entre le 39è et le 51è jour est supérieure à celle des plantes de 11 h mais inférieure à celle des plantes de 16 h. Les plantes de (9 + 7) h, entre les 39è et 51è jours, sont différentes à la fois de leurs homologues de 9 h et de 16 h. On ne peut donc pas conclure que, dans les conditions de nos expériences, la photopériode ait un effet sur la croissance, pas plus que l'énergie lumineuse soit, comme il est bien connu, le seul facteur de l'éclairement qui agisse sur l'élongation des rameaux.

Le nombre moyen de rameaux de premier ordre étudié en fonction du temps est le même pour les plantes de 11 h et 16 h (6 à 9 rameaux) et le même pour les plantes de 9 h et (9 + 7) h (4 à 7 rameaux). Ce nombre dépend donc non de la photopériode mais de l'énergie lumineuse. Et la différence de longueur de rameaux, observée entre les plantes de 9 h et (9 + 7) h, est consécutive à une élongation plus grande des rameaux à (9 + 7) h. Il est possible que le phénomène observé dépende de l'étiolement qui provoque l'allongement des entre-noeuds (fig. 11 et 13), sans accroître leur nombre. Mais on ne comprend pas que l'énergie lumineuse ait entraîné une différence du nombre de rameaux entre les traitements de 9 h et 11 h (écart de 2 h seulement) sans amener de différence entre les traitements de 11 h et 16 h (écart de 5 h), à moins que, pour le nombre de rameaux, le besoin d'énergie lumineuse ait été satisfait sous 11 h - 12 h d'éclairement de 35000 lux.

La comparaison de la longueur totale des rameaux de premier ordre d'un pied et de la longueur moyenne d'un de ces rameaux est alors établie : elle montre une évolution parallèle en fonction du temps et de la durée d'éclairement.

Ainsi l'énergie lumineuse joue un rôle important dans la ramification : non seulement elle élève le nombre des rameaux mais surtout elle en favorise l'élongation.

III - Conclusion -

1 - Les modifications de croissance observées sur des cultivars différents montrent que celles-ci sont liées au port caractérisant chacun des cultivars (les caractères de chaque port seront étudiés avec plue de précision au chapitre III).

Dans un même milieu :

- la croissance est plus élevée pour un cultivar rampant (photo 2) que pour un cultivar érigé-rampant (photo 6) et plus élevée pour ce dernier que pour un cultivar érigé (photo 1).
- la croissance est approximativement identique pour deux cultivars différents mais présentant le même port.

2 - Dans certaines conditions bien déterminées (en serre, en champ à Clermont et au Phytotron), des cultivars à port pourtant différent dans d'autres milieux (en particulier en milieu équatorial) présentent un port analogue. Malgré cette similitude, certains caractères relatifs à la croissance soit de la tige, soit des rameaux (nombre et longueur), soit à la fois de la tige et des rameaux, peuvent persister et permettre une distinction, comme le montre le tableau suivant (p. 36) établi pour deux cultivars (Sèwoué et Sokan).

La croissance (en nombre et en longueur) des rameaux est toujours plus élevée pour le cultivar Sèwoué (rampant en milieu équatorial) que pour le cultivar Sokan (érigé en milieu équatorial). La croissance de la tige est également plus élevée sauf au Phytotron. Il semble donc que la tige perd plus rapidement que les rameaux ses caractères du milieu équatorial et qu'ainsi, les conditions du milieu modifient davantage la croissance de la tige que celle des rameaux.

3 - Les conditions du milieu (nutrition hydrique, température, nature du sol, lumière) ont une grande importance. Les facteurs qui régissent un milieu forment un ensemble difficile à dissocier d'où il est fréquent de ne pouvoir attribuer un caractère à un facteur précis. C'est ainsi que la basitonie qui est de règle en champ, fait place, au Phytotron, à plusieurs étages de rameaux sans que l'on puisse savoir le facteur responsable.

Croissance de la tige et des rameaux

		Sèwoué	Sokan
Milieu équatorial	Tige	+ +	- -
	Rameaux	+ +	- -
	Port	Rampant	érigé
Serre	Tige	- +	- -
	Rameaux	néant	néant
	Port	érigé	érigé
Champ à Clermont	Tige	+ +	- +
	Rameaux	+ +	- +
	Port	rampant volubile	pseudo-grimpant
Phytotron	Tige	+ +	+ +
	Rameaux	+ +	- +
	Port	pseudo-grimpant	grimpant

Croissance de plus en plus élevée : - - ; - + ; + +

Les ports rampant volubile et pseudo-grimpant sont des ports voisins du port grimpant et seront définis au troisième chapitre.

Cependant, il arrive que l'on puisse, toutes choses égales par ailleurs, "isoler" suffisamment un de ces facteurs et nous avons tenté de le faire. L'eau et la lumière ont retenu particulièrement notre attention.

Le faible développement du niébé (ainsi que le faible rendement en gousses qui en découle) au cours de la deuxième saison de pluies au Dahomey est lié à une déficience en eau. Une irrigation des cultures de deuxième saison à l'arrêt des précipitations doit entraîner une récolte meilleure qu'en première saison, étant donné l'ensoleillement plus favorable.

La lumière agit sur la croissance par l'énergie lumineuse mais non, dans les conditions de nos expériences, par la photopériode. La croissance de la tige a un besoin plus faible d'énergie lumineuse que la croissance (nombre et élongation) des rameaux. En effet, pour des plantes recevant un éclairement de même intensité (35000 lux) mais de durées différentes (9 h à 16 h), on observe que le besoin d'énergie lumineuse est satisfait pour :

- l'élongation de la tige, dès 9 h d'éclairement (longueur invariable entre 9 h et 16 h) ;
- le nombre des rameaux, entre 11 h et 12 h d'éclairement (le nombre des rameaux qui augmente entre 9 h et 11 h, reste invariable entre 11 h et 16 h);
- l'élongation des rameaux, au-delà de 16 h d'éclairement (élongation croissante entre 9 h et 16 h).

DEUXIEME CHAPITRE

CROISSANCE EN LONGUEUR DES ENTRE-NOEUDS ET CARACTERES MORPHOLOGIQUES DE LA PLANTE

La croissance globale de la tige et celle des rameaux établies, on peut se demander si l'étude de l'élément de base qui compose ces tiges et rameaux, c'est-à-dire l'entre-noeud, n'apporterait pas une contribution importante à l'établissement des caractères morphologiques de la plante.

HISTORIQUE -

GROOM (1909) montre que, pour un grand nombre de plantes, la longueur des entre-noeuds varie d'une manière périodique. Il pense que, contrairement à l'hypothèse de MOLL, HALES et HARTING, ces variations périodiques ne peuvent pas s'expliquer par la seule intervention de facteurs externes mais qu'elles dépendent également de facteurs internes comme la vitesse et la durée des divisions cellulaires, la vitesse et la durée de la croissance, etc.

TROLL (1937) propose une classification des plantes manifestant une particularité dans la variation de la longueur de l'entre-noeud. Selon lui la courbe de variations de la longueur de l'entre-noeud en fonction de son rang (ou de son n° d'ordre d'apparition) présente :

- soit un seul maximum à la base de la pousse. Ce sont les plantes basitones. Ex. : Bruguiera gymnorhiza.
- soit un seul maximum au milieu de la pousse. Ce sont les plantes mésotones. Ex. : Musa violescens, Syringa vulgaris.
- soit deux maximums, l'un au milieu, l'autre au sommet de la pousse. Ce sont les plantes mésotones et acrotones. Ex. : Agrimonia odorata, Molinia coerulea.
- soit des oscillations autour d'un axe. Ce sont des plantes à entre-noeuds alternativement courts et longs. Ex. : Polygonatum verticillatum, Erica tetralix.

Mais il convient de rappeler que TROLL donne aux termes basitone, mésotone et acrotone un sens simplement descriptif (position de l'entre-noeud le plus long) alors qu'un sens physiologique leur est habituellement donné (position des rameaux les plus vigoureux). Il n'est d'ailleurs pas prouvé que les rameaux les plus vigoureux correspondent aux entre-noeuds les plus longs de la pousse : il n'y a pas de relation nécessaire entre la longueur d'un entre-noeud et la vigueur du rameau qu'il porte.

D'autre part, cette classification ne tient pas compte de toutes les possibilités. C'est ainsi que la fève, Vicia faba, qui, selon TROLL, se classerait dans les plantes basitones, présente en plus un rythme d'alternance d'entre-noeuds longs et courts (MILLET, 1970).

Sur Asparagus medeoloides (COURTOT, 1965), on rencontre une proportion très élevée de tiges dressées, courtes et une proportion très faible de tiges volubiles, longues. Sur les tiges dressées, la forme des diagrammes de longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre de la tige est irrégulière et la répartition des entre-noeuds longs et courts ne semble obéir à aucune règle ; la valeur moyenne de la longueur de ces entre-noeuds est de 12,5 mm. Sur les tiges volubiles, les 16 premiers entre-noeuds ont des longueurs comparables à celles relevées sur les tiges dressées ; au-delà du 16è entre-noeud, le diagramme montre un maximum atteint pour le 19è entre-noeud qui mesure 75 mm ; ensuite les longueurs des entre-noeuds diminuent, d'abord faiblement (du 19è au 27è entre-noeud), puis fortement (du 27è au 28è entre-noeud) ; la valeur moyenne de la longueur des entre-noeuds est de 28,5 mm ; elle est au moins deux fois plus grande que sur les tiges dressées. Ces tiges dressées, traitées par de la gibbérelline, ne sont jamais devenues volubiles ; la répartition de la longueur des entre-noeuds sur elles ne paraît obéir à aucune règle ; mais les entre-noeuds sont généralement moins nombreux et plus longs que sur les tiges dressées témoins ; la valeur moyenne de la longueur des entre-noeuds est de 15 mm. Ainsi donc, pour Asparagus medeloides, le diagramme des longueurs des entre-noeuds à l'état adulte fait ressortir des différences importantes entre les tiges dressées et les tiges volubiles. En soumettant les plantes à différents éclairements (3900, 2600, 1700, 1000, 660 et 440 lux), l'auteur observe que la longueur moyenne des entre-noeuds augmente avec la diminution de l'éclairement mais dans une proportion si faible qu'on pourrait la considérer comme négligeable ; il constate en outre qu'un graphique du nombre moyen des entre-noeuds en fonction de l'éclairement se rapproche d'une courbe de 2è degré avec un maximum à 660 lux : ce nombre est de 11

à 20 entre 3900 lux et 1700 lux ; il varie de 18 à 36 entre 1000 et 440 lux.

Sur Periploca graeca (MELIN, 1964), espèce volubile originaire de Grèce, il y a 3 sortes de rameaux :

- des rameaux dressés, très vigoureux, présentant, dans leur portion terminale, des mouvements révolutifs : ils sont volubiles et appelés "flagelles".
- des rameaux dressés, plus "chétifs" et non volubiles, nommés les "faux flagelles".
- des rameaux, en petit nombre, vigoureux, qui naissent à la partie inférieure de l'arbuste et croissent horizontalement : ce sont les "rameaux rampants".

Le diagramme des longueurs des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre montre un maximum proche du sommet pour les "faux flagelles", bien que, dans l'ensemble, il rappelle le diagramme des tiges dressées d'Asparagus medeoloides. Pour les "flagelles", il se présente comme une courbe en cloche, tantôt symétrique, tantôt dissymétrique, avec un maximum qui se situe en général entre le 5è et le 10è entre-noeud. Pour le rameau rampant, le diagramme présente un maximum au 3è entre-noeud. Pour les trois types de rameaux, la longueur finale de l'entre-noeud, en fonction de son n° d'ordre, croît, entre le premier et le troisième entre-noeud, suivant une droite dont la pente est très élevée pour le rampant, moins élevée pour le "flagelle", et encore moins pour le "faux flagelle" : le 3è entre-noeud mesure sur le rampant 135 mm, sur le "flagelle", 50 mm et sur le "faux flagelle", 25 mm.

Le cas d'Asparagus medeoloides où les tiges dressées ne présentent pas une répartition bien définie de la longueur des entre-noeuds le long de l'axe et le cas de Periploca graeca où chaque type de rameau possède sa répartition propre démontrent que la classification de TROLL ne prévoit pas toutes les possibilités. TROLL a eu cependant le grand mérite d'exposer qu'il existe d'autres types de plantes que ceux à longueurs d'entre-noeuds périodiquement variables. Il a eu également le mérite de montrer que la répartition de la longueur de l'entre-noeud le long de l'axe peut être une caractéristique de la plante considérée.

Pour le niébé, Vigna unguiculata, STEELE (1972) a montré en champ que la longueur moyenne de l'entre-noeud (c'est-à-dire le rapport : longueur de l'axe considéré à la récolte sur nombre de feuilles à la récolte) dépend de la date de semis et de la latitude ; WIENK (1963) a trouvé en serre que la longueur totale des cinq premiers entre-noeuds de la tige s'élève avec la durée d'éclairement jusqu'à un palier atteint pour des durées de 14 à 16 heures.

OBSERVATIONS ET EXPERIENCES -

Les variations de longueur des entre-noeuds le long de l'axe (tige et rameaux) sont étudiées en champ et en milieu contrôlé sur des cultivars érigé et rampant. Un cultivar volubile n'a pu être observé dans les mêmes conditions. Toutefois les plantes érigées et rampantes, cultivées au Phytotron, sont devenues volubiles, ce qui a permis d'obtenir de nombreux éléments sur la morphologie du type volubile.

L'interprétation statistique des résultats n'a été abordée que dans les cas où il s'avère intéressant de démontrer l'existence sur une courbe soit d'une régression linéaire ou quadratique, soit d'un maximum ou d'un minimum (dérivée première nulle).

Avant cette étude, nous envisagerons très brièvement la croissance, en champ, des entre-noeuds de la tige au cours du temps, pour trois cultivars de ports différents : érigé, rampant et intermédiaire entre érigé et rampant (photos 1, 2 et 6).

I - Croissance des entre-noeuds de la tige -

A - En champ à Clermont-Ferrand -

1 - Croissance d'un entre-noeud au cours du temps -

Elle correspond à une courbe en S (fig. 9). La pente de la partie ascendante rectiligne est d'autant plus élevée que l'entre-noeud considéré est plus long. Pour le cultivar Sèwoué, rampant, les dix premiers entre-noeuds sont courts ; pour les cultivars Sokan (érigé) et Leticia (intermédiaire entre érigé et rampant), seuls les cinq premiers entre-noeuds sont courts.

Il semble que tous les entre-noeuds, courts ou longs, atteignent leur longueur définitive en un temps identique (environ 12 jours). Et si une différence de durée de croissance existe, la durée la plus courte (environ 10 jours) correspond aux entre-noeuds les plus longs.

Cette croissance sigmoïde de l'entre-noeud est bien connue : LAMPSIDIS (1961), MARSAUD, COURTOT et BAILLAUD (1965), MELIN (1964, 1967), MILLET (1970), BOYER (1972).

Ainsi lors de la croissance de l'entre-noeud, c'est la vitesse de croissance et non la durée qui importe ; elle augmente avec la longueur de

l'entre-noeud à l'état adulte : à un entre-noeud long correspond une vitesse de croissance élevée.

2 - Longueur de l'entre-noeud en fonction de son n° d'ordre compté à partir de la base -

Le premier entre-noeud étudié précède la première feuille trifoliolée de la tige ou du rameau. Sur la tige l'entre-noeud situé plus bas n'est pas considéré, de façon à établir un parallèle entre la tige et les rameaux, la première feuille de ces derniers étant trifoliolée.

Cette longueur est mesurée sur les cultivars érigé et rampant au stade de la récolte (tableaux 4 à 7). Les résultats sont les suivants pour :

1°) Cultivar érigé sous le climat équatorial, le Sokan -

La courbe fait l'objet de la figure 10. Le test de normalité et le test d'homogénéité des variances (tableau 5) nous amènent à la diviser en 3 parties : de l'entre-noeud 1 à 11, de l'entre-noeud 12 à 17 et de l'entre-noeud 18 à 20.

a) Entre-noeuds 1 à 11 -

aa) Entre-noeuds 1 (2) 11 : 1 à 11 à raison arithmétique de 2.

Posons X =	1	2	3	4	5	6
pour le rang de l'entre-noeud =	1	3	5	7	9	11

La courbe de la longueur de l'entre-noeud en fonction de son n° d'ordre peut être ajustée à la courbe d'équation :

$$\boxed{y = + 9,492 - 3,176\ X + 0,796\ X^2}$$

dont la dérivée première $y' = 2\ (0,796)\ X - 3,176$ s'annule pour

$X = \frac{3,176}{1,592} = 1,99 \# 2$

soit pour l'entre-noeud 3.

X	1	2	3	4	5	6
y calculé (mm)	7,1	6,3	7,1	9,5	13,5	19,1
y observé (mm)	6,7	6,6	7,5	9,3	12,1	19,9

ab) Entre-noeuds 2 (2) 10 : 2 à 10 à raison arithmétique de 2.

Posons X =	1	2	3	4	5
pour le n° d'ordre de l'entre-noeud =	2	4	6	8	10

La courbe observée peut être ajustée à la courbe d'équation :

$$y = + 8,797 - 2,425 + 0,723 X^2$$

dont la dérivée première $y' = 2 (0,723) X - 2,425$ s'annule pour $X = 1,67$ soit pour l'entre-noeud n° 3.

X	1	1,67	2	3	4	5
y calculé (mm)	7,1	6,7	6,8	8,1	10,7	14,7
y observé (mm)	7,0	-	7,0	8,1	10,4	14,9

La précision des mesures en champ (au millimètre près) est nettement inférieure à celle des calculs, en particulier à celle des équations d'ajustement. Et à la précision du graphique, les courbes des deux équations peuvent être considérées comme confondues.

En outre les courbes d'ajustement indiquent un minimum, invisible sur la courbe des y observés et correspondant à l'entre-noeud n° 3. Ce minimum a-t-il un sens physiologique ? On pourrait émettre l'hypothèse qu'il peut correspondre à la maturité de floraison. Dans les conditions les plus mauvaises (serre en hiver, sans lumière d'appoint, à Clermont), la première inflorescence apparaît à l'aisselle de la 3è feuille trifoliolée. Et WIENK (1963) affirme que, la variété P I 22 17 31 mise à part, aucun primordium d'inflorescence n'a jamais été trouvé sur le niébé à l'aisselle des deux premières feuilles trifoliolées. On peut donc admettre que la maturité de floraison du cultivar Sokan se manifeste au stade des deux premières feuilles trifoliolées, c'est-à-dire pendant la phase d'élongation du 3è entre-noeud. En outre, comme nous l'avons déjà vu (HUGON, 1967), une courbe de croissance pour une plante accuse une diminution de la vitesse de croissance à l'apparition du premier bourgeon floral. Il est donc possible qu'il existe un ralentissement de croissance à la maturité de floraison, époque où commencent à se former, selon ZEEVART (1958) et BEST (1962) des feuilles de sensibilité inductive maximale vis-à-vis de la photopériode.

b) Etude des entre-noeuds 12 (1) 17 -

Posons X =	1	2	3	4	5	6
pour le n° d'ordre d'entre-noeud =	12	13	14	15	16	17

La courbe observée de longueur de l'entre-noeud peut être ajustée à la droite d'équation : $y = + 25,874 + 4,618 X$

X	1	2	3	4	5	6
y calculé (mm)	30,5	35,1	39,7	44,3	49,0	53,6
y observé (mm)	29,0	35,4	39,5	45,8	51,8	50,3

c) Etude des entre-noeuds 18 (1) 20 -

La différence de longueur entre les entre-noeuds n'est pas significative. Bien que la variation due à la régression linéaire soit 3,5 fois supérieure à celle due à la régression quadratique, ni régression linéaire, ni régression quadratique ne sont significatives.

d) Etude des entre-noeuds de n° d'ordre supérieur à 20 -

Le n° d'ordre de l'entre-noeud où commence l'enroulement, noté pour deux tiges seulement des 15 plants volubiles, est de 18 pour l'une, 22 pour l'autre. Il semblerait que l'enroulement autour du tuteur ne commence qu'à la suite de la portion de courbe où la longueur de l'entre-noeud croît linéairement en fonction de son n° d'ordre. Cette partie linéaire de la courbe correspondrait à une phase où la plante "s'organise" "en vue" du volubilisme : la plante en effet oscille pendant un certain temps sans pouvoir s'accrocher au tuteur qu'on lui présente. Il y aurait donc un seuil d'aptitude à l'enroulement autour du tuteur exprimé en n° d'ordre de l'entre-noeud (ici 18) ou en longueur d'entre-noeud, au-dessous duquel la tige n'est pas encore apte à s'enrouler autour d'un tuteur et au-dessus duquel elle le devient.

La courbe représentant la longueur de l'entre-noeud en fonction du n° d'ordre de celui-ci rappelle celle des tiges volubiles d'Asparagus medeloides. La partie relative aux entre-noeuds n° 1 à 11 correspond aux tiges dressées et celle relative aux entre-noeuds d'ordre supérieur à 12, aux tiges volubiles. On sait que le volubilisme est lié à l'allongement de l'entre-noeud. Or cet allongement commence à l'entre-noeud n° 4. Donc, non seulement pour la tige volubile mais encore pour la tige dressée, une phase préparatoire au volubilisme existe. On pourrait alors parler de 3 phases dans le volubilisme du cultivar Sokan : une première phase où aucun mouvement n'est visible à l'oeil nu, phase qui existe déjà sur le pied dressé et qui correspond aux entre-noeuds 4 à 11 ; une seconde phase qui peut s'observer à l'oeil nu, où un mouvement de circumnutation se manifeste mais sans enroulement possible autour d'un tuteur ; cette phase correspond aux entre-noeuds

n° 12 à 17 ; une dernière phase où la tige s'enroule enfin autour d'un tuteur ; elle correspond aux entre-noeuds d'ordre supérieur à 18.

2°) Cultivar rampant sous le climat équatorial, le Sèwoué (fig. 10)

Le test de normalité et le test de HARTLEY (tableau 5) nous amènent à diviser la courbe en 3 parties : de l'entre-noeud n° 1 à 12, de l'entre-noeud n° 13 à 17 et de l'entre-noeud n° 18 à 20.

a) Etude de la longueur des entre-noeuds n° 1 à 12 -

aa) Entre-noeuds 1 (2) 11 : 1 à 11 à raison arithmétique de 2.

Posons	X = 1	2	3	4	5	6
pour le n° d'ordre d'entre-noeud =	1	3	5	7	9	11

La courbe observée de la longueur de l'entre-noeud peut être ajustée à la courbe d'équation :

$$y = + 12,570 - 3,521 X + 0,459 X^2$$

dont la dérivée première $y' = 0,918 X - 3,521$ s'annule pour $X = 3,8$.

X	1	2	3	4	5	6
y calculé (mm)	9,5	7,4	6,1	5,8	6,4	8,0
y observé (mm)	9,0	8,2	6,1	5,6	5,9	8,4

ab) Entre-noeuds 2 (2) 12 -

Posons	X = 1	2	3	4	5	6
pour le n° d'ordre d'entre-noeud =	2	4	6	8	10	12

La courbe de longueur de l'entre-noeud en fonction du n° d'ordre de l'entre-noeud peut être ajustée à la courbe d'équation :

$$y = + 10,706 - 3,754 X + 0,648 X^2$$

dont la dérivée première $y' = 1,296 X - 3,754$ s'annule pour $X = 2,896 \# 3$, soit pour le rang d'entre-noeud n° 6.

X	1	2	3	4	5	6
y calculé (mm)	7,6	5,8	5,3	6,1	8,1	11,5
y observé (mm)	7,0	6,7	5,4	6,0	7,1	10,1

b) Etude des entre-noeuds 13 (1) 17 -

Posons X = 1 2 3 4 5

pour le n° d'ordre d'entre-noeud = 13 14 15 16 17

La courbe observée de la longueur des entre-noeuds peut être ajustée à la courbe d'équation :

$$y = + 6,286 + 9,063 X$$

d'où les valeurs suivantes pour y calculé :

X	1	2	3	4	5
y calculé (mm)	15,4	24,4	33,5	42,5	51,6
y observé (mm)	17,8	25,2	27,2	42,9	54,2

c) Etude des entre-noeuds 18 (1) 20 -

Le "traitement" n'est pas significatif. Aucune régression n'est significative.

d) Etude des entre-noeuds de n° d'ordre supérieur à 20 -

Pour les deux pieds observés où la tige s'est enroulée autour du tuteur, l'enroulement a commencé pour l'un à l'entre-noeud n° 20 et pour l'autre à l'entre-noeud n° 21.

La courbe est divisée comme dans le cas du cultivar érigé et les caractéristiques de la tige sont consignées dans les tableaux 6 et 7.

Dans le premier intervalle de classes des entre-noeuds, la courbe de longueur des entre-noeuds accuse un minimum correspondant à l'entre-noeud n° 6. Ce minimum correspond à l'entre-noeud à partir duquel se manifeste l'inversion géotropique qui courbe la tige vers le sol et l'amène à ramper. En effet si on étudie la fréquence du n° d'ordre de l'entre-noeud final de la partie verticale de la tige, on constate que la fréquence maximale se situe à l'entre-noeud n° 5 et donc que la tige se courbe à partir de l'entre-noeud n° 6 (fig. 12).

N° d'ordre de l'entre-noeud	3	4	5	6	7
Nombre de pieds	4	4	12	3	2

La partie incurvée vers le sol comprend d'abord des entre-noeuds courts jusqu'aux entre-noeuds n° 10-13 et quelques entre-noeuds longs jusqu'au n° d'ordre 12-15. La tige atteint le sol et commence à ramper entre les entre-noeuds n° 12 et 15. La fin du premier intervalle de classes délimité par le test d'homogénéité des variances (tableau 5), correspond donc à l'entre-noeud où la tige atteint le sol et commence à ramper (tableau 8).

L'intervalle de classes suivant correspond à la partie rampante. Celle-ci montre d'abord des entre-noeuds longs jusqu'au n° 20-22 puis des entre-noeuds courts jusqu'au n° 23-25. La partie grimpante, observée sur deux pieds, commence aux entre-noeuds n° 20-21. Il reste à préciser si le raccourcissement des entre-noeuds de la partie finale de la portion rampante est lié à la proximité de l'extrémité apicale de la tige ou à une nouvelle inversion géotropique grâce à laquelle la tige abandonne sa position horizontale pour une position verticale avant de s'enrouler autour du tuteur. PFIRSCH (1962) a observé qu'un raccourcissement d'entre-noeuds précède le redressement de stolons jusqu'alors horizontaux. BARNOLA (1970) a également signalé le même phénomène sur la ronce.

Ainsi les cultivars érigé et rampant, dans certaines conditions écologiques, peuvent devenir volubiles. Dans les deux cas, la tige commence à s'enrouler autour du tuteur dans les environs de l'entre-noeud n° 20.

B - En milieu contrôlé -

1 - Cultivar rampant sous le climat équatorial, le Sèwoué -

1°) En serre (sans lumière d'appoint) : fig. 6 et 12 (essai H 1970)

Les plantes du semis du 19 octobre développent 4 à 5 entre-noeuds et restent dressées toute leur vie (16 à 20 cm de long) sans aucune ramification.

Les plantes du semis du 2 mars développent environ 10 entre-noeuds et, au 6è entre-noeud, se courbent vers le sol sans jamais l'atteindre.

- Nombre de pieds à tige arquée : 10.

Arcure à l'entre-noeud n°	5	6	7	4 - 6	5 - 7
Nombre de pieds	1	6	1	1	1

- Nombre de pieds à tige non arquée = 7
  - à tige dressée = 3 (stade $\leq$ 7 entre-noeuds)
  - à tige couchée passivement = 4 (stade $\leq$ 10 entre-noeuds)

Comme les semis échelonnés du 19 octobre au 8 décembre sont restés dressés sans la moindre arcure et que la plupart des tiges du semis de mars ont présenté une arcure nette, il est possible que l'inversion géotropique du port rampant dépende de l'énergie lumineuse. CHAMPAGNAT (1970) a observé en effet que le pourpier, Portulacca oleracea, est rampant dans la nature et dressé en serres.

2°) Au Phytotron (essai L 1971) -

En lumière continue, la tige est volubile et la courbe représentant la longueur des entre-noeuds en fonction du n° d'ordre de l'entre-noeud (fig. 10), peut, entre le 1er et le 14è entre-noeud, être assimilée à une droite. Dans le détail cependant, cette courbe présente deux ruptures de pente : entre le 3è et le 4è entre-noeud et entre le 7è et le 8è entre-noeud. La première rupture de pente apparaît aux entre-noeuds où, pour le cultivar Sokan, en champ, la pente de la courbe devient positive : s'agirait-il d'une manifestation de la maturité de floraison mise alors en évidence parce que non suivie d'une inversion géotropique ? La deuxième rupture de pente correspond à l'entre-noeud où la tige commence à s'enrouler autour du tuteur comme le montre le tableau suivant :

Tableau : n° d'ordre de l'entre-noeud à partir duquel la tige s'enroule autour du tuteur -

N° du pied	1	2	3	4	5	6
N° d'ordre de l'entre-noeud	non relevé	8	8	9	cassé à entre-noeud n° 9	12

Entre le 1er et le 7è entre-noeud et pour X = 1 (1) 7, on peut ajuster la courbe à la droite d'équation :

$$y = + 19,789 + 8,633 X$$

d'où les valeurs suivantes de y calculé :

X	1	2	3	4	5	6	7
y calculé (cm)	2,8	3,7	4,6	5,4	6,3	7,2	8,0
y observé (cm)	3,2	3,8	4,6	4,7	6,1	7,2	8,5

Ainsi, suivant les conditions du milieu, le facteur lumière pouvant être déterminant, la tige du cultivar Sèwoué peut présenter soit un faible développement (nombre d'entre-noeuds dégagés inférieur à 7) et être dressée, soit un développement moyen (nombre d'entre-noeuds dégagés compris entre 7 et 12) et être courbée sans atteindre le sol, soit un développement assez bon (nombre d'entre-noeuds dégagés compris entre 12 et 20) et être rampante, soit un bon développement (nombre d'entre-noeuds dégagés supérieur à 20) et être rampante d'abord, volubile ensuite, soit enfin un très bon développement (nombre d'entre-noeuds dégagés également supérieur à 20) et être directement volubile.

Il semble que la courbe de longueur des entre-noeuds en fonction du n° d'ordre de l'entre-noeud caractérise le port (fig. 10) : d'une part, l'accroissement des longueurs des entre-noeuds successifs est constant (dès le premier entre-noeud pour le grimpant et à partir du 12è ou 13è entre-noeud pour l'érigé et le rampant) ; d'autre part, sur le rampant, un entre-noeud à longueur minimale est situé parmi les 12 premiers entre-noeuds et correspond à l'entre-noeud où commence l'inversion géotropique (entre-noeud n° 6 pour le cultivar Sèwoué).

2 - Cultivar érigé sous le climat équatorial, le Sokan -

1°) En chambres conditionnées à Clermont (fig. 11) -

Les plantes sont cultivées :

- soit sous un éclairement d'intensité 7000 lux, de durée journalière 13 heures et à 24° C (essai G 1970). 57 jours après le semis, la longueur des entre-noeuds est mesurée ; elle est invariable le long de l'axe, environ 1 cm. Six entre-noeuds sont dégagés. Les plantes sont dressées.
- soit sous un éclairement d'intensité 35000 lux, de durée journalière 12 heures et à 18° C (essai I 1971). 63 jours après le semis, la courbe de longueur de l'entre-noeud en fonction du n° d'ordre de celui-ci est établie. C'est une courbe en cloche dissymétrique dont le maximum correspond à l'entre-noeud n° 6. Sept entre-noeuds sont dégagés et la longueur du 6è entre-noeud oscille entre 3 et 7 cm. Les plantes sont dressées.
- soit sous un éclairement d'intensité 35000 lux, de durée journalière 18 heures et à 18° C (essai I 1971). 63 jours après le semis, la courbe de longueur de l'entre-noeud en fonction du n° d'ordre de celui-ci est aussi établie. C'est une courbe en cloche dont le maximum se situe entre les entre-noeuds n° 7 et 10. Le nombre d'entre-noeuds dégagés par tige oscille

entre 11 et 14. L'entre-noeud le plus long mesure 20 à 22 cm. Un début de volubilisme s'observe.

Il semble qu'il y ait un seuil supérieur ou au moins égal à 7000 lux reçus pendant 13 heures par jour au-dessous duquel tous les entre-noeuds ont la même longueur et la plante est érigée. Une augmentation d'intensité lumineuse (passage de 7000 lux à 35000 lux) entraîne une variation de la longueur des entre-noeuds le long de l'axe de la tige. Entre 12 heures et 18 heures d'éclairement de 35000 lux existe une différence qui se traduit par une élévation de la longueur et du nombre d'entre-noeuds dégagés. On ne sait pas si cette élévation correspond à une augmentation de l'énergie lumineuse ou une variation de la photopériode.

De tels résultats sont opposés à ceux de COURTOT : d'une part, l'auteur n'a utilisé que des éclairements faibles (440 et 3900 lux) ; d'autre part, Asparagus medeoloides est une plante d'ombre alors que le niébé, répandu dans les zones tropicales, est une plante de lumière.

Les courbes des plantes de 12 h à 35000 lux (exposées à 35000 lux pendant 12 h) sont intermédiaires entre celles des plantes de 13 h à 7000 lux et celles des plantes de 18 h à 35000 lux : les entre-noeuds n'ont pas tous la même longueur, comme pour toutes les plantes érigées et on observe, dès les tout premiers entre-noeuds, l'accroissement constant des longueurs des entre-noeuds qui caractérise le port grimpant. Ainsi, bien que les plantes de 12 h à 35000 lux présentent un port érigé, on peut penser qu'elles sont un peu "engagées vers" le volubilisme. Il semble qu'elles soient d'un type grimpant dont le bon développement ait été ralenti ou perturbé par les conditions du milieu (interaction éclairement/température notamment).

2°) Au Phytotron (fig. 10 et 11 : essais K 1971 et L 1971) -

Les tiges présentent à la base peu d'entre-noeuds de même longueur environ 2 à 4, comme le traduit le début des courbes (fig. 10 et 11) ; et elles commencent à s'enrouler tôt autour du tuteur, à l'instar des plantes volubiles. Cette réduction du nombre d'entre-noeuds d'égale longueur semble correspondre à une précocité de volubilisme.

Les variations de la longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre se traduisent par une courbe en cloche dont le maximum correspond à l'entre-noeud n° 11 pour les plantes soumises à 9 h, 11 h et 16 h d'éclairement, à l'entre-noeud n° 12 pour les plantes en lumière continue et à l'entre-noeud n° 8 pour les plantes soumises à (9 + 7)h d'éclairement. D'autre part, la longueur maximale de l'entre-noeud est de 16 cm pour toutes les durées

d'éclairements sauf pour (9 + 7) h où elle est de 20 cm.

Dans les conditions de l'expérience, l'allongement de l'entre-noeud ne semble dépendre ni de l'énergie lumineuse ni de la durée d'éclairement mais peut-être de la faible intensité de la lumière d'appoint (phénomène d'étiolement : JACQUES, 1958). La comparaison de ces résultats avec ceux des expériences en chambres conditionnées à Clermont, suggère l'existence de facteurs limitants dus à des conditions différentes de culture (température notamment) ; ces facteurs empêcheraient la manifestation des différences de longueur des entre-noeuds entre les plantes soumises à 9 h, 11 h, 16 h et 24 h d'éclairement alors que ces différences sont nettes entre 12 h et 18 h d'éclairement dans les chambres conditionnées de Clermont.

3 - Autres cultivars (fig. 13 ; essai K 1971) -

En champ au Dahomey, le cultivar Erè est rampant en première saison de pluies, rampant-érigé en deuxième saison ; les cultivars Gbogbodokoun et Nanwouikoun, rampants aux deux saisons. Ces trois cultivars se sont développés au Phytotron sous les 4 longueurs du jour : 9 h, 11 h, 16 h et (9 + 7) h. L'inversion géotropique du port rampant ne s'observe plus et les plantes s'enroulent, comme le cultivar Sokan 2 à 3 fois autour du tuteur. L'écologie du Phytotron provoque la disparition de l'inversion géotropique et réduit énormément le nombre d'entre-noeuds de longueur identique : ce nombre n'est plus ici que de 3 à 4 alors qu'il était de 12 pour le cultivar Sèwoué en champ.

La courbe de longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre montre plusieurs maximums occasionnés peut-être par des heurts subis par les plantes lors d'un déplacement de chariots. Ces plantes rampantes présentent en effet un développement beaucoup plus important que les plantes érigées et, dépassant plus souvent les bords du chariot, sont plus exposées.

C - Résumé des résultats et discussion -

1 - Résumé -

La courbe de longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre donne, pour le niébé, des indications sur le port du cultivar considéré. En général, c'est une courbe en cloche, souvent dissymétrique. La partie ascendante linéaire de cette courbe comprenant environ 8 entre-noeuds annonce le volubilisme. Elle est précédée d'une portion de courbe pour laquelle la

longueur des entre-noeuds diffère peu et qui néanmoins peut être ajustée à une courbe de 2° degré à minimum. Le minimum est situé à l'entre-noeud n° 3 pour l'érigé et pourrait correspondre à la maturité de floraison ; il est situé à l'entre-noeud n° 6 pour le rampant et correspond à l'entre-noeud où commence l'inversion géotropique entraînant la tige au sol pour ramper. Pour le volubile proprement dit, cette portion n'existe pas et le premier entre-noeud fait déjà partie de la portion ascendante linéaire de la courbe.

Dans certaines conditions, cette courbe en cloche peut ne pas être entière. Elle est réduite à sa première portion dans un milieu peu favorable au développement et toutes les variétés sont alors érigées. Dans un milieu très favorable, cette première partie peut être très réduite et toutes les variétés deviennent volubiles. Le port dépend donc, en partie tout au moins, des conditions du milieu.

Par la suite, il conviendra d'étudier simultanément la longueur et le diamètre de l'entre-noeud. Il est possible que cette étude simultanée des deux facteurs apporte plus de précisions.

2 - Discussion -

1°) Inversion géotropique -

Au Phytotron, tous les cultivars sont volubiles ; l'inversion géotropique des plantes ordinairement rampantes n'apparaît pas. Il serait intéressant d'en déterminer la cause. La température de 32° C utilisée pourrait-elle expliquer ce comportement ? Les basses températures en effet favorisent la croissance horizontale et les plantes couchées se redressent sous des températures plus élevées : VOECHTING (1898) sur *Mimulus tilingii* Rgl., LIDFORSS (1903) sur *Holosteum umbellatum* L., *Lamium purpureum* L., *Veronica chamaedrys* L., ROSS (1943) sur de jeunes plants d'*Epilobium*. PILET (1972) montre que, sur les racines de Lentille (*Lens culinaris*) 4 étapes successives peuvent être envisagées dans le processus géotropique. La première dite de susception est physique ; les 3 autres dites successivement de perception, de transmission et de réaction sont biologiques. Les deux premières correspondent à la chute des statolithes (gros amyloplastes) dans les cellules de la coiffe ; la troisième à l'apparition d'un facteur hydrosoluble qui diffuse du "statenchyme" vers la zone géoréactive et qui est responsable de la biodégradation des auxines et de la redistribution de celles-ci ; la quatrième phase enfin débute par la courbure de la racine. Or toute réaction dépend de la température et il est établi que la vitesse de chute des statolithes et le

temps de géoprésentation atteignent une valeur minimale à 30° C pour Lathyrus odoratus (HAWKER, 1933). On comprend alors que, dans les conditions du Phytotron où règne une température diurne de 32° C et une nocturne de 27° C, l'inversion géotropique ne se soit pas réalisée.

Cette inversion géotropique qui, lorsqu'elle existe, commence au 6è entre-noeud, ne se manifeste pas non plus sur les plantes des semis d'hiver, en serre, dont le nombre d'entre-noeuds développés ne s'élève qu'à 4 ou 5. La faible intensité lumineuse de l'hiver déterminant ainsi une croissance insuffisante ne permettrait pas alors la courbure des tiges.

Ainsi deux causes pourraient entraîner l'absence d'inversion géotropique d'une plante "normalement" rampante : une température élevée d'une part et un éclairement faible d'autre part.

2°) Circumnutation -

L'étude des mouvements a été entreprise depuis très longtemps.

Pour MOHL (1827) et PALM (1827), l'enroulement est une conséquence des mouvements de l'apex. Pour DUTROCHET (1837), il résulte d'une succession de torsions ; pour de CANDOLLE (1877) et DARWIN (1865, 1877, 1882), d'une croissance inégale des deux faces. GRADMAN (1921) émet la théorie de l'hypercourbure : sur des organes extrêmement sensibles, une excitation (lumière, pesanteur, etc.) produit une courbure dans un sens ; cette courbure provoque à son tour une excitation plus grande que la première et déclenche une courbure plus forte ; et ainsi de suite. ARNAL (1953) suggère une relation entre le mouvement révolutif des coléoptiles et le mécanisme auxinique de leur croissance. TRONCHET (1954) affirme qu'une telle hypothèse ne peut s'appliquer aux vrilles et aux tiges volubiles : une décapitation des vrilles et de certaines tiges grimpantes ne modifie guère le mouvement volubile. Pour BAILLAUD (1957),"la région active des tiges volubiles trouve son élément moteur en elle-même et non dans la région apicale méristématique". D'après PILET et BAILLAUD (1957) il pourrait exister une corrélation entre la faiblesse des systèmes auxines-oxydasiques, une forte concentration en auxines et un taux élevé de la croissance et de la nutation. Enfin BAILLAUD (1957, 1962) estime que "les mouvements à sens variable peuvent être interprétés dans le cadre de la théorie de l'hypercourbure de GRADMANN" alors que "ceux à sens constant impliquent l'existence d'une corrélation latérale polarisée entre l'allongement des génératrices voisines".

Pour le niébé, la tige commence à s'enrouler autour du tuteur après les sept premiers entre-noeuds dont la longueur croît linéairement en

fonction du n° d'ordre de l'entre-noeud. L'enroulement est précédé d'une croissance active et d'une constance dans l'accroissement en longueur des entre-noeuds. Un lien existe donc entre un taux élevé de croissance de l'entre-noeud et la nutation. D'autre part, l'enroulement présente un sens constant, le sens inverse des aiguilles d'une montre. Ce mouvement doit alors s'interpréter non par la seule théorie de l'hypercourbure mais par une "corrélation polarisée entre l'allongement des génératrices voisines".

Au cours de nos observations, jamais une tige rampante ou un rameau rampant ne s'enroule autour d'un tuteur sans une inversion géotropique préalable, qui les ramène de la position horizontale à la verticale. On peut alors penser qu'un géotropisme négatif est nécessaire à l'apparition et au développement du volubilisme. Et on peut se demander si, au moins dans une première phase, on ne retrouverait pas, pour le mouvement de courbure lié au volubilisme, les mêmes processus physico-chimiques que ceux intervenant dans les courbures géotropiques (BARANETZKI, 1883 ; NOLL, 1886).

II - Croissance des entre-noeuds des rameaux -

A - En champ à Clermont-Ferrand (fig. 14) -

1 - Cultivar rampant sous le climat équatorial, le Sèwoué (essai J 1971)

Soient C_1 et C_2, les rameaux cotylédonaires, P_1 et P_2 les rameaux à l'aisselle des feuilles primordiales, T_n le rameau à l'aisselle de la feuille trifoliolée de n° d'ordre n.

De P à T_3, tous les rameaux accusent une diminution de longueur de l'entre-noeud n° 2 par rapport aux entre-noeuds environnants (fig. 14a). Ce raccourcissement correspond à l'arcure de l'inversion géotropique à la suite de laquelle le rameau se dirige vers le sol, comme le montre le tableau suivant, établi à partir de données recueillies le 12 août 1971, soit 42 jours après la levée germinative, sur 17 pieds. A cette date, tous les rameaux n'ont pas encore atteint le sol ; en particulier, pour le T_3, un seul rameau est parvenu au sol parmi les 9 qui ont manifesté une arcure. D'autre part, tous les noeuds ne portent pas de rameaux.

Arcure à l'entre-noeud n° / Rameau	Nombre de rameaux à arcure					Nombre de rameaux ayant atteint le sol sans arcure.
	1	2	3	4	Total	
C	1	2	0	0	3	10
P	0	12	7	0	19	8
T_1	0	3	1	0	4	0
T_2	0	7	1	0	8	1
T_3	0	4	5	0	9	0

Du point de vue statistique, on étudie les variations de la longueur des premiers entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre. La différence est significative ainsi que la régression quadratique (tableau 6) ; d'autre part, le coefficient b_2' (tableau 7) qui est du signe du coefficient du terme en X^2 de l'équation de la courbe d'ajustement est positif ; donc la courbe a sa concavité tournée vers les y positifs, c'est-à-dire qu'elle admet un minimum et que l'entre-noeud n° 2 correspondant à ce minimum est bien court par rapport aux entre-noeuds environnants. Il arrive que l'essai établi suivant le modèle de matériel réparti au hasard, ne révèle aucune différence ; cette dernière est alors simplement masquée par la variation due à l'hétérogénéité du sol, variation que l'on aurait pu éliminer si l'expérience avait été conduite suivant le modèle de blocs casualisés (tableau 6).

Sur les rameaux cotylédonaires (C), qui sont en général très près du sol, on observe une diminution de longueur de l'entre-noeud n° 2 et une arcure pour 3 rameaux axillaires seulement sur 13 ; pour les autres, ces 2 caractères manquent. La courbe des variations de la longueur des premiers entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre est une droite ascendante (variation entre entre-noeuds et régression linéaire significatives : tableau 6).

Les rameaux situés au-dessus de T_3 (fig. 14a) n'accusent plus de diminution de longueur au niveau du 2è entre-noeud. D'une part, le nombre de ces rameaux est faible et un calcul statistique est impossible ou a peu de sens. D'autre part, ces rameaux se situent dans la zone de l'arcure de la tige ou au-delà et ils se développent à l'aisselle des feuilles soit horizontalement soit même verticalement en direction du sol.

Ainsi, pour le cultivar Sèwoué, plante rampante au Dahomey, la courbe des variations de la longueur des entre-noeuds le long de la tige ou

des rameaux de la base est une courbe en cloche. Elle montre, à ses débuts, une légère dépression correspondant à l'entre-noeud qui porte l'arcure entraînant la tige ou le rameau vers le sol.

2 - Cultivar érigé sous le climat équatorial, le Sokan (essai J 1971) -

Les observations ne permettent pas de mettre en évidence des caractères précis. Cependant les calculs ont été réalisés et, seuls, conduisent à des résultats.

Pour les rameaux T_2 et T_3, une petite différence se manifeste entre la longueur des 2 premiers entre-noeuds mais n'est pas significative.

Pour les 3 premiers entre-noeuds des rameaux situés au-dessus de T_3 (T_4 à T_9), la courbe des variations de la longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre est conforme à une courbe de 2è degré (fig. 14b): ce résultat est confirmé statistiquement pour T_4, T_5, T_7 et T_8 où la régression quadratique est significative et où le coefficient b_2' qui est du signe du coefficient de X^2 est positif. Donc la courbe a sa concavité tournée vers les y positifs et admet un minimum correspondant à l'entre-noeud n° 2. Ici, cette diminution de longueur de l'entre-noeud n'est pas liée à une inversion géotropique. Il est possible qu'elle corresponde au passage du rameau de sa position première vers une position plus oblique.

3 - Comparaison des deux cultivars -

Dans les deux cas une longueur faible du deuxième entre-noeud s'observe le long des rameaux. Pour le cultivar Sokan, érigé, elle se manifeste sur les rameaux supérieurs et serait consécutive au passage de ces rameaux de leur position première vers une autre plus oblique. Pour le cultivar Sèwoué, rampant, elle se manifeste sur les rameaux inférieurs et correspond à l'entre-noeud portant l'inversion géotropique qui entraîne le rameau vers le sol pour ramper. Dans un cas, le rameau s'écarte seulement de sa position première ; dans l'autre, il subit une arcure et se dirige vers le sol. Il semblerait donc que, chaque fois que le rameau s'écarte tant soit peu de sa position première, il y ait simultanément au moins un entre-noeud court.

B - En milieu contrôlé -

1 - Cultivar rampant sous le climat équatorial, le Sèwoué (essai L 1971)

L'étude est réalisée au Phytotron, en lumière continue. La tige est alors volubile ; les rameaux inférieurs à T_6 sont d'abord horizontaux puis volubiles autour d'un tuteur autre que celui de la tige ; les supérieurs sont directement volubiles et s'enroulent autour du même tuteur que la tige.

Les rameaux de la base (P à T_2) montrent une diminution de longueur du 2è entre-noeud, de 2 à 3 cm par rapport au premier entre-noeud (fig. 15a). Ils subissent l'arcure géotropique, deviennent horizontaux sur une certaine longueur puis s'enroulent autour d'un tuteur.

Le deuxième entre-noeud des rameaux du sommet (T_9 à T_{13}) n'est jamais court : la courbe de longueur des trois premiers entre-noeuds est une droite ascendante (fig. 15a). Ces rameaux qui s'enroulent directement autour du même tuteur que la tige ont, dès leur apparition, la même position géotropique que la tige. Leur direction, toujours constante, correspond à l'absence d'un deuxième entre-noeud court.

Les rameaux situés entre T_3 et T_8, qui sont rares, peuvent être considérés, du point de vue des caractères précédents, comme intermédiaires entre les rameaux de la base et du sommet. La courbe de longueur des entre-noeuds du rameau T_4 le confirme.

2 - Cultivar érigé sous le climat équatorial, le Sokan -

1°) En chambres conditionnées (essais G 1970 et I 1971) -

A 24° C, sous 7000 lux et 13 h d'éclairement journalier, aucun rameau ne se forme jusqu'à la récolte, 57 jours après le semis.

A 18° C, sous 35000 lux et 12 h d'éclairement journalier, aucun rameau ne se forme aussi jusqu'à la récolte, 63 jours après le semis.

A 18° C, sous 35000 lux et 18 h d'éclairement journalier, pendant 64 jours, des rameaux apparaissent avec un début de volubilisme à la récolte. La courbe des variations de la longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre est une courbe en cloche. Nous n'observons pas ici, comme sur les plantes cultivées en champ à Clermont, le deuxième entre-noeud court sur les rameaux supérieurs situés au-dessus de T_2 - T_3. Doit-on attribuer cette différence au caractère un peu volubile des rameaux ?

2°) Au Phytotron (fig. 15b ; essais K 1971 et L 1971) -

Sous des éclairements journaliers de 9 h, 11 h, (9 + 7) h et 16 h, les rameaux n'apparaissent que sur des pieds à tiges mutilées. Ils ne se forment sur des pieds intacts qu'en lumière continue. Ils sont volubiles. L'existence de rameaux, pour le cultivar Sokan, semble dépendre d'un seuil d'énergie lumineuse élevé.

Comme précédemment, la représentation graphique des variations de la longueur des entre-noeuds en fonction de leur n° d'ordre correspond à une courbe en cloche. Les rameaux situés au-dessus de T_2 - T_3 ne présentent pas un deuxième entre-noeud à longueur faible.

3 - Autres cultivars (essai K 1971) -

Les cultivars Erè, Gbogbodokoun et Nanwouikoun sont étudiés au Phytotron. Au Dahomey, le premier est intermédiaire entre érigé et rampant en deuxième saison et rampant en première saison tandis que les deux autres sont rampants aux deux saisons. Contrairement au Sokan, érigé aux deux saisons, des rameaux apparaissent sous des éclairements de 9 h, (9 + 7) h, 11 h et 16 h. Les courbes de longueur des entre-noeuds ne montrent pas de caractères précis sauf, de temps en temps, une diminution de longueur du deuxième entre-noeud (rameau P de Gbogbodokoun et T_2 de Nanwouikoun) ; mais l'observation n'a pu être faite pour associer cette diminution de longueur à une direction de croissance déterminée.

C - Résumé -

Bien que nous n'ayons pas pu, dans tous les cas, associer une direction de croissance du rameau (vers le caractère rampant ou volubile) à une longueur faible du deuxième entre-noeud, il semble que, en champ comme en milieu contrôlé, ces deux caractères soient liés.

III - Conclusion de l'étude de la longueur des entre-noeuds -

La longueur d'un entre-noeud s'élève au cours du temps suivant une courbe sigmoïde. Tous les entre-noeuds parviennent à leur longueur définitive en un temps de croissance à peu près identique, ce qui montre que leur vitesse de croissance est d'autant plus grande que l'entre-noeud est plus long.

1. - Pour la tige, la courbe des variations de longueur des entre-noeuds en fonction du n° d'ordre (ordre d'apparition) de ceux-ci peut être divisée en quatre parties qui ne sont pas toujours, sauf la dernière, présentes :

- la première comprenant de 0 à 12 entre-noeuds de longueur à peu près égale.
- la seconde formée d'environ 7 à 8 entre-noeuds dont les accroissements de longueur sont constants (courbe linéaire).
- la troisième formée d'un nombre variable d'entre-noeuds dont les accroissements de longueur sont constants (courbe linéaire) ; la pente de la droite peut être analogue ou non à celle de la droite de longueur des entre-noeuds de la deuxième partie.
- la quatrième enfin pour laquelle la courbe décroît rapidement.

La première série d'entre-noeuds caractérise le port de la plante:

- port érigé lorsque l'équation de la courbe révèle un minimum correspondant au 3è entre-noeud (minimum visible ou non sur la courbe).
- port rampant lorsque ce minimum apparaît au-delà du 3è entre-noeud (à l'entre-noeud n° 6 pour le cultivar Sèwoué).
- port volubile lorsque le nombre d'entre-noeuds qui forment cette première série est faible (0 à 4).

La seconde série d'entre-noeuds caractérise une phase où la plante commence à osciller sans grimper ; à la fin de cette phase, elle s'enroule alors autour de son tuteur.

La troisième série d'entre-noeuds correspond aux entre-noeuds adultes enroulés autour du tuteur.

La quatrième série d'entre-noeuds comprend les entre-noeuds jeunes, en voie de croissance.

Suivant les conditions écologiques, la quatrième série d'entre-noeuds, toujours présente, peut être précédée :

- soit de la première série d'entre-noeuds et la plante est érigée.
- soit des deux premières séries d'entre-noeuds et la plante peut être érigée géante ou rampante.
- soit des trois premières séries d'entre-noeuds et la plante peut être érigée volubile, rampante volubile ou volubile.

Il arrive aussi que les conditions du milieu diminuent ou annulent le nombre d'entre-noeuds de la première série et la tige est alors directement volubile.

2. - Pour les rameaux, le port érigé se caractérise par un deuxième entre-noeud court situé sur les rameaux supérieurs ; le port rampant, par un deuxième entre-noeud court situé sur les rameaux inférieurs. Ce caractère correspond à un changement d'orientation du rameau qui devient plus oblique ou plus horizontal ; il n'existe pas lorsque le rameau, dès son apparition, grimpe et conserve ainsi toujours la même position verticale.

TROISIEME CHAPITRE

LE PORT DE LA PLANTE

C'est à l'étude du port que nous conduisent naturellement les caractères morphologiques, liés à la variation de la longueur soit de l'entre-noeud soit de la tige et des rameaux. Or, il faut le souligner, le port d'une plante, c'est-à-dire son allure générale et son maintien, dépend étroitement d'un ensemble de caractères concernant les dimensions, la forme et la ramification de celle-ci. Cet ensemble est spécifique pour chaque type de port. Il devient ainsi nécessaire avant tout de caractériser les différents types de port du niébé et c'est ce que nous allons tenter de faire. Pour cela, nous établirons d'abord leurs critères de distinction, basés à la fois sur des caractères morphologiques et physiologiques, leur définition et leur description puis, dans un but de synthèse, leur coordination graphique et leur classification.

De plus, comme nous avons dû maintes et maintes fois le signaler, le port d'un même cultivar de niébé peut subir, selon les conditions écologiques, des modifications qui entraînent le passage d'un type de port en un autre. Nous envisagerons l'étude de ces modifications et celle de deux facteurs qui les contrôlent. Enfin nous exposerons quelques réflexions sur les différents types de port et leurs relations.

HISTORIQUE -

Il est indispensable, de prime abord, de présenter les définitions habituelles des types de port du niébé ainsi que les formes connues de variation du port en fonction des conditions du milieu.

I - Définitions des différents types de port -

A - Types de port définis par STANTON (1961), EBONG (1969) et STEELE (1972)

STANTON (1961), EBONG (1969) et STEELE (1972) distinguent quatre types de port chez le niébé.

- port érigé (ou dressé) : la tige est courte, les rameaux courts et la plante ne s'appuie sur aucun tuteur (sol ou autre).
- port rampant : toute la plante s'étend sur le sol, y compris le bourgeon terminal de la tige.
- port semi-érigé : il est intermédiaire entre l'érigé et le rampant ; le bourgeon terminal de la tige peut s'incurver vers le sol sans toutefois l'atteindre. La tige présente les caractères du port érigé, les rameaux supérieurs aussi ; les rameaux inférieurs, ceux du port rampant.
- port volubile : la plante entière, tige et rameaux, s'enroule autour d'un tuteur.

B - Types de port ajoutés par SÈNE -

SÈNE (1971) subdivise en deux catégories le port érigé.

- port "dressé net" : port dressé à croissance définie.
- port "dressé volubile" : port dressé à croissance indéfinie.

Il note en outre dans la collection de Bambey (Sénégal) l'existence non seulement de cultivars à port dressé ou rampant mais aussi de cultivars présentant, à divers degrés, tous les caractères intermédiaires entre ces deux ports. L'observation est importante. Elle montre en effet qu'il n'y a pas un seul type de port semi-érigé mais toute une gamme d'intermédiaires entre l'érigé et le rampant.

II - Variations du port en fonction du milieu -

A - Ports et dates de semis -

En Floride (LORZ, 1955), les variétés tardives de niébé cultivées en serre en hiver se développent comme des types érigés. Les mêmes variétés, semées en champ, début mars, sont rampantes et portent peu de fleurs et de gousses avant l'arrivée du jour le plus long ; puis elles s'arrêtent de

fleurir, croissent végétativement en émettant des rameaux rampants pendant l'été ; enfin elles recommencent à fleurir et à produire des gousses durant les jours courts d'automne.

La variété New-Era (LIGON, 1958) semée les premiers jours de mai à la Station Expérimentale d'Oklahoma, fournit des plants rampants à semi-érigés ; les plants du semis de fin juillet, par contre, sont du type érigé, à rameaux courts.

NORTON (1961), en Louisiane, sème 7 variétés et leurs croisements en champ (printemps et automne) et en serre (sous un éclairement de 10 h, 12 h et 14 h). Il observe que le port des plantes de 10 h et 14 h est semblable à celui des plantes semées respectivement à l'automne et au printemps ; les plantes de 12 h ont un port intermédiaire.

B - Ports en milieu contrôlé -

1 - Travaux de WIENK (1963) -

1°) Port et longueur du jour -

WIENK soumet 14 variétés à 15 longueurs du jour s'étalant entre 6 h et 24 h. Les observations portent surtout sur la longueur de la tige et des cinq premiers entre-noeuds. Elles ont permis à WIENK de classer les variétés en quatre groupes du point de vue de leur réaction photopériodique. On peut néanmoins les présenter plutôt de la façon suivante :

a) Plantes à croissance définie -

La croissance est définie par l'apparition d'une inflorescence terminale. Exemple : PI 221731 et IC 2825.

Le nombre de feuilles précédant l'initiation de l'inflorescence terminale de la tige reste constant quelle que soit la longueur du jour. Le port reste érigé.

b) Plantes à croissance indéfinie -

La tige n'a pas d'inflorescence terminale et sa croissance peut se poursuivre indéfiniment. Trois types de port - et WIENK ne précise pas s'ils sont érigés, rampants ou grimpants - sont possibles :

- port invariable en fonction de la longueur du jour.

Sous toutes les photopériodes, les plantes poursuivent leur croissance végétative jusqu'à la maturité des gousses et même au-delà ; de longs

rameaux entrelacés se forment ; les tiges peuvent atteindre plusieurs mètres de long ; les feuilles sont nombreuses et les entre-noeuds très longs.

- port nettement variable en fonction de la longueur du jour.

Sous des jours longs (12 h et plus), l'élongation se poursuit jusqu'à la fructification et même au-delà ; les plants s'entremêlent les uns dans les autres, avec de longs rameaux qui serpentent ; les entre-noeuds sont néanmoins plus courts que dans le groupe ci-dessus.

Sous des longueurs de jour inférieures ou au plus égales à 11 h, l'élongation de la tige est complètement ralentie ; les plantes sont du type érigé, à rameaux courts, à entre-noeuds très courts et à tige étalant seulement 7 à 10 feuilles.

- port peu variable. C'est un groupe intermédiaire entre les deux précédents.

En jours longs, la morphologie des plantes est identique à celle décrite ci-dessus dans les mêmes conditions.

En jours courts, les plantes ont des rameaux courts mais la tige peut serpenter et s'entremêler avec d'autres tiges.

2°) Transfert des variétés à port variable d'une longueur du jour à l'autre -

Lorsque les jours longs précèdent les jours courts, la croissance se ralentit d'autant plus rapidement que la plante est plus âgée. Lorsque, au contraire, les jours courts précèdent les jours longs, la croissance s'améliore d'autant moins que les jours courts sont plus nombreux.

2 - Travaux de OJEHOMON (1967) -

OJEHOMON cultive en serre 3 variétés : une de jours courts, la Buma, rampante ; une ambiphotopériodique, l'Adzuki, érigée ; et une indifférente, la Paraguay-2, volubile. Les longueurs de jour étudiées sont : 10 h 1/2, 11 h, 12 h et 13 h. D'autre part, des plantes subissant le régime de 11 h de jour pendant une à quatre semaines, sont transférées au régime de 13 h ; inversement, des plantes soumises à un régime de 13 h pendant une à quatre semaines, sont transférées ensuite au régime de 11 h. Les observations peuvent se résumer de la façon suivante :

- variété rampante en champ à Ibadan (Nigéria) : Buma. En jours courts (10 h 1/2, 11 h et 12 h), la plante est érigée. En jours longs (13 h), elle est rampante. Les plants transférés d'une photopériode à l'autre ont un

port intermédiaire : semi-érigé.

- variété érigée en champ à Ibadan : Adzuki.

En jours courts, elle est érigée, avec tendance au volubilisme ; en jours longs, elle est grimpante. Les plants transférés ont un port intermédiaire.

- variété grimpante en champ à Ibadan : Paraguay-2.

Sous toutes les photopériodes envisagées, elle demeure grimpante.

Ces travaux confirment la sensibilité du port à la longueur du jour, mise en évidence par WIENK pour certaines variétés. Ils montrent de plus que le port érigé peut s'orienter tantôt vers le port rampant (cas de la variété Buma) tantôt vers le port grimpant (cas de la variété Adzuki).

OBSERVATIONS ET EXPERIENCES -

Notre but est de préciser la notion du port du niébé par des données à la fois qualitatives et quantitatives en vue de la caractérisation des différents types de port et de leur variation en fonction du milieu.

I - Caractérisation des différents types de port -

Cette caractérisation sera étudiée du double point de vue analytique et synthétique.

A - Point de vue analytique -

Nous envisagerons d'une part les critères de distinction (croissance et ramification, volubilisme, géotropisme, inflorescence et position des gousses), d'autre part, la définition et la description des différents types de port.

A1 - Critères de distinction entre les différents types de port -

Avant d'aborder les critères de distinction, il est indispensable d'indiquer dès maintenant que nous avons groupé les différents types de port en deux catégories : les ports fondamentaux ou principaux et les ports intermédiaires ou secondaires. Les premiers se composent de l'érigé, du rampant et

du grimpant (= volubile). De prime abord, ils peuvent être distingués à la fois par leur position verticale (port érigé et port volubile) ou horizontale (port rampant) et par la nécessité (port volubile) ou non (port érigé) d'un tuteur. Ces différences et d'autres vont être précisées et constituent les caractères propres de chacun de ces trois types. Au contraire, les ports intermédiaires sont formés d'un mélange, en proportions variables, des caractères de deux ou trois types de ports principaux.

1 - Croissance et ramification -

L'étude porte sur la vitesse de croissance, la longueur en fin de croissance, le nombre et le numéro d'ordre des rameaux, l'indice de dominance apicale et la longueur des entre-noeuds.

1°) Vitesse de croissance (essai E 1970 ; fig. 16) -

Elle permet de différencier les types de port.

La courbe de croissance, au cours du temps, de la tige ou des rameaux, est une courbe en S. La vitesse de croissance que nous considérons est celle correspondant à la portion de courbe où la croissance est linéaire.

a) Ports principaux : érigé, rampant, volubile (photos 1, 2 et 3)

Pour la tige, cette vitesse de croissance est faible chez l'érigé, moyenne chez le rampant et élevée chez le volubile (fig. 16a).

Pour les rameaux, considérés ensemble, cette vitesse de croissance est faible chez l'érigé, et élevée chez le rampant et le volubile : la pente est sensiblement la même pour le rampant et le volubile (fig. 16a).

b) Ports intermédiaires -

- intermédiaire entre l'érigé et le rampant (fig. 16b, photo 6).

Pour la tige, la vitesse de croissance oscille en général entre celle de l'érigé et celle du rampant, elle peut même être inférieure à celle de l'érigé comme dans le cas de Leticia White.

La vitesse de croissance des rameaux est la même que celle des rameaux du rampant.

- intermédiaire entre l'érigé et le volubile (Sokan ; fig. 16c ; photo 4b).

Pour la tige, la vitesse de croissance est la même que celle des grimpants ; pour les rameaux, elle est analogue à celle des rameaux de l'érigé.

- intermédiaire entre le volubile et le rampant (photos 5a et b).

Il existe deux intermédiaires : l'un pour lequel la tige est grim-

pante et les rameaux inférieurs rampants (cultivar 705, fig. 16d) ; l'autre où tige et rameaux sont d'abord rampants puis grimpants.

Dans le premier cas, la vitesse de croissance, pour la tige comme pour les rameaux, est la même que celle du volubile. Nous avons vu précédemment en effet que la vitesse de croissance des rameaux grimpants est la même que celle des rameaux rampants.

Dans le deuxième cas, la plante est rampante jusqu'aux premières fleurs ; le volubilisme n'apparaît qu'ensuite à la fois sur la tige et sur les rameaux (cultivar Emonhoko). Des mesures n'ont malheureusement pu être faites et la question reste posée de savoir si la vitesse de croissance de la tige varie ou non à l'apparition du volubilisme.

Ainsi la vitesse de croissance de la tige, à elle seule, permet de distinguer les trois ports principaux : érigé, rampant, volubile. Mais pour les ports intermédiaires, elle ne suffit plus ; il lui faut adjoindre la vitesse de croissance des rameaux.

Dans les deux cas, cette vitesse de croissance des rameaux est la même pour le rampant et pour le grimpant. C'est pourquoi les conclusions de A. CLAIRE (1970) qui montrent que le mouvement révolutif est en relation étroite avec une "intensification de la croissance" se justifient pour les tiges mais pas pour les rameaux qui ne se développent pas sur Ipomoea purpurea.

Il convient cependant de noter que le développement des rameaux dépend de la dominance apicale et qu'il est connu que cette dernière s'élève lorsque le port est volubile. Mais si, dans nos observations, les rameaux des pieds rampants et volubiles ont la même vitesse de croissance, ils diffèrent en nombre comme nous le verrons plus loin. La dominance apicale ordinairement plus forte sur le pied volubile, se manifesterait donc chez le niébé par le nombre de rameaux mais non, dans les conditions de nos expériences, par la vitesse de croissance.

Ces résultats sur la vitesse de croissance de la tige et des rameaux sont résumés dans le tableau qualitatif ci-après (p. 68) :

Port	tige	rameaux
Erigé (ou dressé)	+	+
Rampant	+ +	+ + +
Volubile (ou grimpant)	+ + +	+ + +
Intermédiaire entre érigé et rampant	+ à + +	+ + +
Intermédiaire entre érigé et volubile	+ + +	+
Intermédiaire entre volubile et rampant (dominante volubile)	+ + +	+ + +
Intermédiaire entre volubile et rampant (dominante rampant)	+ +	+ + +

2°) Longueur en fin de croissance (essai E 1970, fig. 16) -

La longueur en fin de croissance contribue aussi à distinguer les ports les uns des autres.

a) Ports principaux (tableau 10b) -

La tige de l'érigé est la plus courte ; celle du rampant a une longueur moyenne, celle du volubile est la plus longue. Dans notre expérience, elle est d'environ 40 cm pour l'érigé, 125 cm pour le rampant et 200 cm pour le volubile.

La longueur totale des rameaux par pied est petite pour l'érigé, moyenne pour le volubile et grande pour le rampant. Dans notre expérience, elle est d'environ 110 cm pour l'érigé, 1000 cm pour le volubile et 2300 cm pour le rampant.

b) Ports intermédiaires -

En général, la tige présente la longueur caractéristique d'un port et les rameaux celle d'un autre. Mais on rencontre aussi des ports intermédiaires où les longueurs des tiges et rameaux sont intermédiaires entre celles des ports principaux ou correspondent successivement à celles de l'un ou l'autre port.

Nous citerons le cas des intermédiaires entre l'érigé et le rampant (semi-érigé d'EBONG et de STEELE) : le plus souvent la tige est érigée, les rameaux rampants. Cependant il existe toutes sortes d'intermédiaires depuis le type à tige courte dressée et à rameaux courts à peine rampants (érigé-rampant), jusqu'au type à tige longue rampante et à rameaux longs rampants (rampant-érigé) se confondant presque avec le port rampant typique.

C'est ainsi que dans l'expérience ci-dessus (Essai E 1970), les longueurs suivantes sont observées pour New-Era et Leticia au 28 juin dans les deux répétitions :

	Semi-érigé proprement dit		Semi-érigé évoluant vers le rampant	
Cultivars	Tige (cm)	Rameaux (cm)	Tige (cm)	Rameaux (cm)
New-Era	40	1350	90	1890
Leticia White	25	680	132	1390

3°) Nombre et numéro d'ordre des rameaux (tableau 10a) -

a) Ports principaux -

Dans le milieu écologique de Sékou, l'érigé (Sokan) n'émet que des rameaux de premier ordre, qui sont en nombre faible, en moyenne 4 à 5.

Le volubile (Paraguay 2 F) émet des rameaux de premier et deuxième ordre, en nombre moyen : environ 7 de premier ordre, 3 de deuxième ordre, soit 10 au total.

Le rampant (Sèwoué) émet des rameaux de premier, deuxième et troisième ordre : en moyenne 7 de premier ordre, 18 du deuxième ordre et 7 du troisième ordre, soit 32 au total.

b) Ports intermédiaires -

Le numéro d'ordre des rameaux et leur nombre dépendent des ports principaux qui composent le port intermédiaire.

Pour le pied de Sokan qui présente un port intermédiaire entre l'érigé et le volubile, les rameaux, dont aucun n'est volubile sont du premier ordre (l'unique rameau du deuxième ordre ne mesure que 1 cm de long).

4°) Indice global de dominance apicale (essai E 1970, tableau 11)

Il s'exprime par le rapport : longueur de la tige/longueur totale des rameaux axillaires. Du tableau 11, on peut conclure qu'il est de l'ordre de 1/3 pour le cultivar érigé, entre 1/4 et 1/10 pour le cultivar volubile typique (tige et rameaux s'enroulant autour du même tuteur) et inférieur à 1/10 pour les cultivars rampant et intermédiaires entre l'érigé et le rampant. Il varie dans le sens inverse du n° d'ordre du rameau le plus élevé observé sur le cultivar.

Néanmoins cet indice n'est pas tout à fait satisfaisant. L'érigé-grimpant, intermédiaire entre l'érigé (rameaux érigés) et le grimpant (tige

volubile) donne un indice (+ 1,18) qui, loin d'être intermédiaire entre celui du port érigé et celui du port volubile, dépasse de beaucoup celui de l'érigé.

L'intermédiaire entre l'érigé et le rampant est beaucoup plus proche du rampant que de l'érigé en première saison de pluies ; mais, en deuxième saison où il a des rameaux plus courts à cause de la sécheresse, cet indice tendra à se rapprocher davantage de celui de l'érigé et à se confondre avec celui du type volubile. Il sera sans doute nécessaire d'utiliser en outre l'indice de dominance apicale le long de la tige, c'est-à-dire le rapport longueur de la tige/longueur de chaque rameau ou l'indice de dominance apicale relative à un rameau typique, le plus long par exemple.

5°) Longueur des entre-noeuds en fonction de leur numéro d'ordre d'apparition le long de la tige et des rameaux -

Comme il a été montré au deuxième chapitre, la courbe de la longueur des entre-noeuds en fonction de leur numéro d'ordre, pour la tige notamment, caractérise le port de la plante.

a) Ports principaux -

Pour le type érigé, les entre-noeuds de la tige ont sensiblement la même longueur avec cependant un entre-noeud de longueur minimale au troisième rang pour le cultivar Sokan. Le nombre des entre-noeuds ne dépasse pas 12.

Pour le type rampant, les 12 premiers entre-noeuds de la tige ont sensiblement la même longueur avec cependant un entre-noeud de longueur minimale situé au-delà du troisième rang (n° 6 pour le cultivar Sèwoué). A cet entre-noeud de longueur minimale a lieu l'inversion géotropique qui amène la tige vers le sol pour ramper. Au-delà du douzième entre-noeud, les entre-noeuds s'allongent sur le sol et la courbe de leur longueur en fonction de leur rang s'élève linéairement. La longueur faible du deuxième entre-noeud sur les rameaux inférieurs correspond à la courbure géotropique qui amène ces rameaux au sol pour ramper.

Pour le type volubile, la courbe des entre-noeuds de la tige, dès le premier entre-noeud, s'élève linéairement. La tige commence à s'enrouler autour du tuteur environ au 8è entre-noeud.

b) Ports intermédiaires -

Les types pseudo-grimpants (photo 5b) et rampant-volubile (photo 5a) ont été étudiés.

- Type pseudo-grimpant -

. Le type érigé peut devenir pseudo-grimpant (cultivar Sokan, en champ à Clermont). La tige présente alors un nombre d'entre-noeuds supérieur à 12. A partir de ce numéro d'ordre d'entre-noeud, la longueur de l'entre-noeud, en fonction de son rang, s'élève linéairement comme pour le type rampant et la tige commence à s'enrouler autour du tuteur vers l'entre-noeud n° 20 (fig. 10).

. Le type rampant peut devenir pseudo-grimpant par disparition de la courbure géotropique, notamment sur la tige (cultivar Sèwoué au Phytotron) qui est alors volubile (fig. 10).

- Type rampant-volubile -

L'entre-noeud n° 20 (cas du cultivar Sèwoué en champ à Clermont) est court et, par suite d'une nouvelle inversion géotropique, les axes, désormais en position verticale, commencent à s'enrouler autour d'un tuteur.

2 - Volubilisme -

Pour certains auteurs, une plante grimpante s'accroche tandis qu'une plante volubile s'enroule. Pour nous, les plantes volubiles sont des plantes grimpantes. Or, comme nous l'avons vu, le niébé peut s'enrouler ; il peut donc être une plante volubile. Et son enroulement, déjà signalé au paragraphe sur la circumnutation, suit le sens inverse des aiguilles d'une montre.

Le volubilisme apparaît lorsque l'extrémité d'un axe devient mobile. Une torsion se manifeste alors sur cette région mobile parfois appelée "flagelle" et précède l'enroulement. Les observations décrites précédemment ont montré les caractères suivants :

- la vitesse de croissance de la tige est élevée, supérieure à celle des tiges érigées et rampantes ;
- les entre-noeuds s'accroissent en fonction de leur numéro d'ordre et l'accroissement en longueur est constant ;
- l'enroulement commence dès le 8è entre-noeud pour les plantes directement grimpantes ;
- le géotropisme doit être nécessairement négatif.

La manifestation du volubilisme peut être complète (grimpant typique) ou partielle (types intermédiaires). Lorsqu'elle est complète, la tige et les rameaux s'enroulent autour du même tuteur et l'enroulement est serré. Le caractère "serré", pour un même diamètre de tuteur, concerne soit le

rapprochement axe volubile - tuteur (la distance entre les deux étant nulle ou faible) soit le nombre de tours de spires par unité de longueur du tuteur, soit les deux.

Par contre, lorsque la manifestation du volubilisme est partielle, l'enroulement est "lâche" (le caractère "lâche" étant opposé au caractère "serré") et trois cas peuvent se présenter :

- la tige et les rameaux s'enroulent constamment sur le même tuteur ;
- certains axes changent de tuteur, au cours de leur croissance ;
- les rameaux
  . soit immédiatement en position verticale (photo 17)
  . soit en position d'abord horizontale puis verticale (photo 5b)

  s'enroulent sur des tuteurs différents de celui de la tige.

Enfin, le volubilisme n'apparaît pas toujours au même âge physiologique. Il peut être précoce ou tardif selon qu'il se manifeste avant ou après l'apparition des premières fleurs. Il semble que la précocité soit liée à une manifestation complète du volubilisme et le caractère tardif, à une manifestation partielle.

Ainsi, il existe plusieurs degrés dans la manifestation du volubilisme.

3 - Géotropisme -

Déplacé de sa position propre, un organe végétal, en voie de croissance, répond, sous l'effet de la pesanteur, par un mouvement de courbure dit GEOTROPISME, qui le ramène à sa position initiale. La courbure amène l'organe :

- soit en position verticale (organe ORTHOTROPE) tantôt vers le bas (GEOTROPISME POSITIF), tantôt vers le haut (GEOTROPISME NEGATIF) ;
- soit en position oblique : c'est le plagiogéotropisme appelé couramment PLAGIOTROPISME ;
- soit en position horizontale (angle de 90° avec la verticale) : c'est le DIAGEOTROPISME.

Ces termes sont dus à FRANCK (1868).

Le géotropisme de la tige et des rameaux du niébé est l'un des critères de distinction et de classification. Toutefois les conditions d'expériences ne nous ont pas permis de séparer la part du géotropisme qui paraît importante de celle du phototropisme qui peut intervenir.

Pour le port rampant, on observe une courbure géotropique de la tige et des rameaux inférieurs : géotropisme d'abord négatif puis positif et

peut-être enfin diagéotropisme. Cette courbure, qui se manifeste également sur les pédoncules inflorescentiels, commence sur la tige du cultivar Sèwoué au 6è entre-noeud et sur les rameaux au 2è entre-noeud.

Il existe une relation entre le géotropisme de la plante et sa croissance (vitesse de croissance et ramification).

En effet, lorsque le géotropisme est négatif, on constate :

- soit une vitesse de croissance et un degré de ramification faibles (port érigé) ;
- soit, au contraire, une vitesse de croissance très élevée mais un nombre de rameaux moyen (port volubile).

Lorsque le géotropisme devient positif, la vitesse de croissance et le nombre de rameaux sont élevés (port rampant).

4 - Inflorescence et position des gousses -

1°) Relation entre le port et la disposition des pédoncules inflorescentiels -

a) Ports principaux -

Les pédoncules inflorescentiels ont des caractères géotropiques analogues à ceux de la tige.

- Port érigé. Les pédoncules inflorescentiels de longueurs différentes sont orthotropes et disposés en corymbe : toutes les gousses sont situées au même niveau au-dessus du feuillage.

- Port rampant. Les pédoncules inflorescentiels de longueurs assez voisines sont obliques, presque horizontaux, arqués (changement de direction géotropique) et les gousses sont en général disséminées dans le feuillage.

- Port grimpant. Les pédoncules inflorescentiels, tous de même longueur, sont plagiotropes (ou à peine obliques) et les gousses pendent, à tous les niveaux, le long du tuteur.

b) Ports intermédiaires -

La disposition des pédoncules inflorescentiels est liée au type de port principal auquel appartient l'axe (ou la portion d'axe) sur lequel se trouvent ces pédoncules.

C'est ainsi que, pour le port intermédiaire entre l'érigé et le rampant par exemple, les rameaux supérieurs courts et plagiotropes (type érigé) portent des pédoncules inflorescentiels du type érigé, les rameaux inférieurs longs et rampants, des pédoncules inflorescentiels du type rampant.

Une exception cependant, le cas du cultivar Bechuana : l'appareil végétatif est du type rampant (tige et rameaux rampants) et les pédoncules inflorescentiels sont à la fois du type érigé (verticaux, et portant les gousses au même niveau au-dessus du feuillage) et du type rampant (de longueurs assez voisines).

Le critère "position des gousses" apporte des précisions supplémentaires ; toutefois, il n'est pas toujours considéré étant donné que la détermination du port est souvent faite à l'apparition des premières fleurs, donc avant la formation des gousses.

2°) Relation entre le port et la présence d'une inflorescence terminale -

WIENK (1963) signale la présence d'une inflorescence terminale sur le cultivar érigé PI 221731 et SÈNE (1971) subdivise les cultivars érigés en deux groupes, les "dressés nets" et les "dressés volubiles", sur la base de la présence ou de l'absence de cette inflorescence terminale. Deux questions se posent : la détermination de la position terminale de l'inflorescence puis la relation entre l'existence d'une inflorescence terminale et la constance du port.

a) Détermination de la position terminale de l'inflorescence -

Il convient de préciser qu'on ne connaît pas d'inflorescence terminale dans la tribu des Papilionacées et qu'en outre l'observation d'une inflorescence terminale doit être entourée de beaucoup de précautions. On rencontre en effet chez de nombreuses plantes, en particulier chez le niébé (fig. 12-1a), des cas où la croissance du bourgeon terminal se trouvant inhibée dans un milieu donné, le pédoncule inflorescentiel (ou le rameau) axillaire, situé immédiatement au-dessous, se développe de façon orthotrope dans le prolongement de la tige, repoussant ainsi sur le côté le bourgeon terminal végétatif resté minuscule. Une observation hâtive peut faire conclure à l'existence d'une inflorescence terminale (bourgeon terminal transformé en inflorescence) alors qu'il s'agit en fait d'un pédoncule inflorescentiel "usurpateur".

b) Relation entre l'existence d'une inflorescence terminale et la constance du port de la plante -

Il semble que WIENK (1963) et SÈNE (1971) associent sur une même plante, du moins sur un même cultivar de port érigé, le caractère de présence d'inflorescence terminale et celui de la constance du port.

D'abord, ce lien est-il réel ? De plus, la constance du port ne peut-elle pas exister pour les plantes à port rampant ou à port grimpant ? Le cultivar Paraguay 2F, en effet, présente, sans inflorescence terminale, un port grimpant qui paraît être constant. Enfin, l'expression "dressés volubiles" utilisée par opposition à "dressés nets" n'implique qu'un développement possible de la plante, celui qui la conduit au volubilisme, alors que certaines plantes érigées peuvent devenir rampantes (cas du Buma de OJEHOMON qui est érigé sous un éclairement de 10 h et rampant sous un éclairement de 12 h). N'aurait-il pas été préférable alors d'appeler les groupes définis par SÈNE "érigés stables" d'une part et "érigés instables" d'autre part ? Toutefois, les questions restent posées de déterminer s'il y a une relation entre la présence d'une inflorescence terminale et la stabilité du port érigé et si une plante dite "érigée stable" reste toujours érigée quelles que soient les conditions du milieu.

5 - Conclusion -

Pour la clarté de l'exposé, nous avons été amené à séparer les différents critères de classification. Mais en fait, ils sont si étroitement liés les uns aux autres que l'étude de l'un supplée celle de l'autre. Ainsi l'activité méristématique, pourtant non signalée, nous est révélée par la vitesse de croissance et le degré de ramification. De même le volubilisme et le géotropisme ne peuvent être dissociés des autres critères et constituent, pour nous, les deux critères essentiels de distinction entre les différents ports.

A2 - Définition et description des différents types de port (fig. 17) -

Il arrive que le port subisse des modifications au cours de la croissance de la plante ; aussi le définissons-nous en général à un moment précis, à l'apparition des premières fleurs. De plus, au début de son développement, la plante est toujours érigée et c'est par la suite seulement que son propre port se manifeste. Nous ne considérons pas ce début dans la caractérisation du port (homogénéité et hétérogénéité des caractères).

1 - Ports fondamentaux (ou principaux ou homogènes) -

Ils sont caractérisés par une homogénéité des caractères morpho-physiologiques à la fois le long d'un même axe et d'un axe à l'autre (fig. 18a). Ce sont : l'érigé, le grimpant et le rampant (photos 1, 2 et 3).

1°) L'érigé -

- Pas de courbure géotropique.
- Pas de volubilisme.
- Tige courte (environ 40 cm, inférieure à 100 cm), en position verticale.
- Rameaux courts (les rameaux inférieurs, les plus longs, atteignent au plus la longueur de la tige) et plagiotropes.
- Pédoncules inflorescentiels disposés en corymbe et produisant des gousses à un même niveau horizontal au-dessus du feuillage.
- Exemples : Sokan (photo 1 a et b) et Adzuki, en champ à Sékou (Dahomey).

2°) Grimpant -

- Pas de courbure géotropique.
- Volubilisme : enroulement de la tige et des rameaux autour du même tuteur.
- Tige longue (supérieure à 100 cm), en position verticale, et volubile.
- Rameaux longs (les plus longs sont supérieurs à 100 cm), en position verticale,et volubiles.
- Pédoncules inflorescentiels plagiotropes, tous de même longueur, avec des gousses qui pendent à tous les niveaux le long du tuteur.
- Exemple : Paraguay 2F (photo 3), en champ, à Sékou.

3°) Rampant -

- Courbure géotropique.
- Pas de volubilisme.
- Tige longue (supérieure à 50 cm), arquée par inversion géotropique (photo 2b) et rampante.
- Rameaux longs (les plus longs sont supérieurs à 50 cm) et rampants.

. Les rameaux inférieurs, d'abord plagiotropes, s'arquent par modification de la direction géotropique pour atteindre le sol et ramper.

. Les rameaux supérieurs nés sur la portion de tige rampant sur le sol, sont directement horizontaux et rampent sans modification de la direction géotropique.

- Pédoncules inflorescentiels de longueurs assez voisines, arqués (changement de direction géotropique), obliques, presque horizontaux, portant des gousses en général disséminées dans le feuillage.

- Exemples : Nanwouikoun (photo 2a) et Sèwoué (photo 2b) en champ à Sékou et à Clermont.

2 - Ports intermédiaires (ou secondaires ou hétérogènes) -

Ils sont caractérisés (fig. 18a) par une hétérogénéité de caractères morpho-physiologiques soit le long d'un même axe (exemple : type RAMPANT VOLUBILE), soit d'un axe à l'autre (exemple : type ERIGE-RAMPANT), soit à la fois le long d'un même axe et d'un axe à l'autre (exemple : type PSEUDO-GRIMPANT).

Nous avons convenu de les désigner, le plus souvent, en réunissant les noms des deux ports principaux qui les composent. Le premier terme correspond au port principal dominant ; lorsque les caractères des deux ports principaux sont en proportions égales, nous utilisons en premier l'un ou l'autre des deux termes. Ainsi, le type érigé-rampant désigne soit un intermédiaire où le port érigé domine soit un intermédiaire où les caractères érigé et rampant peuvent être considérés comme en proportions égales.

1°) Intermédiaires entre l'érigé et le rampant -

Le plus souvent, la tige est érigée, les rameaux supérieurs érigés et les rameaux inférieurs rampants. Cependant, il existe toute une gamme d'intermédiaires depuis le type à tige courte dressée et à rameaux courts, à peine rampants (ERIGE-RAMPANT), jusqu'au type à tige longue, rampante et à rameaux longs, rampants (RAMPANT_ERIGE), se confondant presque avec le port rampant typique.

Exemples : Sogué (érigé-rampant) en champ à Sékou
New-Era (érigé-rampant ou rampant-érigé selon la saison) en champ à Sékou (photo 6).

2°) Intermédiaires entre l'érigé et le grimpant -

En collection (Essai E 1969), trois cas ont été observés : Saunders, la 66-37 et la 705.

a) Cas du cultivar Saunders -

Semé en première saison de pluies, il est érigé à la floraison avec la tige et les rameaux terminés par des "flagelles". Il y a homogénéité des caractères morpho-physiologiques d'un axe à l'autre et nous avons nommé ce type de port ERIGE VOLUBILE (photo 4a) pour le distinguer du type suivant. L'enroulement de la tige et des rameaux autour d'un tuteur ne commence qu'à la fructification.

b) Cas de La 66-37 -

La tige est volubile, les rameaux courts et les pédoncules inflorescentiels des rameaux, du type érigé, sont en position verticale et disposée en corymbe (photo 4b). Il y a hétérogénéité des caractères morpho-physiologiques d'un axe à l'autre et nous avons nommé ce type de port ERIGE-GRIMPANT (photo 4b).

c) Cas de La 705 -

La tige et les rameaux supérieurs sont grimpants ; les rameaux inférieurs sont courts avec des pédoncules inflorescentiels du type érigé. Nous avons nommé ce type de port GRIMPANT-ERIGE.

3°) Intermédiaire entre le grimpant et le rampant -

Un certain nombre de types ont été rencontrés qui peuvent être regroupés sous les dénominations GRIMPANT-RAMPANT et RAMPANT-GRIMPANT.

a) Type GRIMPANT-RAMPANT (ou PSEUDO-GRIMPANT) -

- Cas de Leticia Brown, en champ, à la première saison de pluies à Sékou (Essai E 1969). La tige est volubile, les rameaux inférieurs rampants; les rameaux supérieurs, d'abord horizontaux, s'enroulent par la suite sur des tuteurs autres que celui de la tige. Nous avons appelé ce type de port GRIMPANT-RAMPANT ou PSEUDO-GRIMPANT ou intermédiaire entre grimpant et rampant à dominante "grimpante".

- Cas de Sokan, en champ à Clermont. La tige est volubile, les rameaux inférieurs, d'abord horizontaux, s'enroulent par la suite autour de tuteurs différents de celui de la tige (photo 5b). Les rameaux supérieurs étaient encore petits à la récolte.

- Cas de Sèwoué en lumière continue au Phytotron. La tige est volubile ; les rameaux supérieurs s'enroulent dès les premiers entre-noeuds autour du même tuteur que la tige ; les rameaux inférieurs, d'abord horizon-

taux, s'enroulent par la suite autour de tuteurs différents de celui de la tige.

- Cas des cultivars Nanwouikoun et Gbogbodokoun au Phytotron. La tige et les rameaux sont volubiles. Bien que les rameaux ne soient pas horizontaux avant de commencer à grimper, tous les axes ne s'enroulent pas autour du même tuteur (photos 17 et 18).

Ainsi entre le grimpant typique où tige et rameaux s'enroulent autour du même tuteur et le type pseudo-grimpant à rameaux inférieurs rampants et à rameaux supérieurs, d'abord horizontaux, ensuite volubiles, il y a toute une gamme d'intermédiaires.

b) Type RAMPANT-GRIMPANT (ou RAMPANT VOLUBILE) -

- Cas de Emonhoko, à la première saison de pluies à Sékou (Essai E 1969). La tige et les rameaux rampent d'abord, puis grimpent autour de tuteurs différents, à cause de leurs directions de croissance différentes. Nous avons nommé ce type de port RAMPANT-GRIMPANT ou RAMPANT VOLUBILE (analogie avec ERIGE VOLUBILE à cause de l'homogénéité des caractères morpho-physiologiques d'un axe à l'autre) ou intermédiaire entre rampant et grimpant à dominante "rampante".

- Cas de Leticia Brown à la deuxième saison de pluies ou arrosé en grande saison sèche à Sékou (photo 5a). Il présente le même port que le cultivar Emonhoko.

4°) Intermédiaire entre l'érigé, le rampant et le grimpant -

C'est le cas de Leticia White en deuxième saison de pluies ou en grande saison sèche (photo 7) à Sékou. La tige est volubile, quelques rameaux rampants et les autres du type érigé ; les rameaux courts portent des pédoncules inflorescentiels du type érigé.

3 - Conclusion -

De même qu'il existe toute une gamme d'intermédiaires entre l'érigé et le rampant (DAGBA, 1969 - SÈNE, 1971), de même il y a toute une gamme d'intermédiaires entre l'érigé et le volubile (photos 4a et 4b) et entre le rampant et le volubile (photos 5a, 5b et 18).

On pourrait donc considérer les ports principaux comme des moyennes entourées par des intervalles de confiance où oscillent les fluctuations que constituent les ports intermédiaires. Ainsi on peut observer (fig. 17),

- voisins du port érigé,

. d'une part, des intermédiaires entre l'érigé et le rampant, plus proches de l'érigé que du rampant (érigé-rampant),

. d'autre part des intermédiaires entre l'érigé et le volubile, plus proches de l'érigé que du volubile (érigé-grimpant).

- voisins du port grimpant,

. d'une part des intermédiaires entre le grimpant et l'érigé, plus proches du grimpant que de l'érigé (grimpant-érigé),

. d'autre part des intermédiaires entre le grimpant et le rampant, plus proches du grimpant que du rampant (grimpant-rampant).

- voisins du port rampant,

. d'une part des intermédiaires entre le rampant et le grimpant, plus proches du rampant que du grimpant (rampant-grimpant),

. d'autre part des intermédiaires entre le rampant et l'érigé, plus proches du rampant que de l'érigé (rampant-érigé).

B - Point de vue synthétique -

Les critères de distinction, les définitions et les descriptions des différents types de port nous amènent à tenter d'établir d'une part une coordination graphique et d'autre part une classification de ces types.

B1 - Essai de coordination graphique des différents types de port -

Les ports fondamentaux (fig. 18a) étant homogènes et au nombre de trois et les ports secondaires (fig. 18a) étant intermédiaires entre ces trois types (d'où hétérogènes), on peut établir entre eux une coordination graphique en les représentant par un triangle équilatéral (fig. 18b). Les sommets de ce triangle seraient occupés par les trois ports fondamentaux (fig. 18ba) et l'intérieur par les types intermédiaires (fig. 18bc).

Le découpage du triangle en six aires par les trois bissectrices (fig. 18bb) permet en effet de représenter tous les types intermédiaires (fig. 18bc) : érigé-rampant, érigé-grimpant, grimpant-érigé, grimpant-rampant, rampant-grimpant et rampant-érigé.

Le regroupement deux à deux de ces six aires, à condition que les deux aires regroupées aient un côté commun, conduit à deux possibilités :

- les types "semi" (fig. 18bd) au sens restreint du mot, dont les deux aires qui sont rassemblées ont en commun, en outre, un des sommets du triangle :

. semi-érigé (= érigé-grimpant et érigé-rampant)
. semi-grimpant (= grimpant-érigé et grimpant-rampant)
. semi-rampant (= rampant-grimpant et rampant-érigé)

- les types intermédiaires proprement dits (fig. 18be), dont les deux aires qui sont rassemblées ont en commun, en outre, un côté du triangle.

. intermédiaires entre érigé et rampant (érigé-rampant et rampant-érigé),
. intermédiaires entre grimpant et érigé (érigé-grimpant et grimpant-érigé),
. intermédiaires entre rampant et grimpant (grimpant-rampant et rampant-grimpant).

Le regroupement deux à deux des aires occupées par les types intermédiaires proprement dits conduit aux types de port "semi" au sens large du mot :

. semi-érigé = intermédiaires entre érigé et rampant + intermédiaires entre érigé et grimpant,
. semi-grimpant = intermédiaires entre grimpant et érigé + intermédiaires entre grimpant et rampant,
. semi-rampant = intermédiaires entre rampant et grimpant + intermédiaires entre rampant et érigé.

La définition des ports "semi" au sens restreint et au sens large repose sur le fait qu'un port principal peut être considéré comme une moyenne entourée par un intervalle de confiance où oscillent les variations des ports intermédiaires. Le choix entre le sens large et le sens restreint dépend de la précision que l'on désire de la même façon que le calcul d'un intervalle de confiance dépend du seuil de probabilité que l'on a choisi.

Un port intermédiaire est défini (fig. 18 bg) par les proportions relatives des caractères des ports principaux qui le composent, ce qui correspond bien à l'existence de tout un éventail de ports intermédiaires, que l'on peut observer, entre deux ports principaux donnés. Il reste à préciser comment déterminer quantitativement les proportions relatives des caractères des ports principaux. Un approfondissement des critères de distinction pourra le permettre.

Le centre du triangle équilatéral correspond à un type de port où

l'on retrouve réunis les caractères morpho-physiologiques des trois ports principaux. C'est le cas du cultivar Leticia White (photo 7) en deuxième saison de pluies à Sékou : la tige est grimpante, quelques rameaux inférieurs rampants et les rameaux supérieurs érigés.

Il semble que l'on puisse admettre que la longueur de la perpendiculaire abaissée d'un point des bissectrices sur un côté représente la vigueur maximale qu'un type de port est susceptible d'atteindre sous un climat donné. Deux cultivars à port intermédiaire peuvent en effet montrer un même pourcentage relatif des caractères de deux ports principaux et une vigueur, un développement végétatif différents : 4 rameaux sur l'un, 10 sur l'autre par exemple. Ils peuvent alors être considérés comme situés sur la même droite perpendiculaire au côté du triangle équilatéral mais à des niveaux différents. Tous les cultivars de même vigueur sont alors représentés par des points qui s'alignent sur un même lieu géométrique (fig. 18bh) ; les côtés de l'angle formé par deux bissectrices constituent le lieu géométrique des cultivars de vigueur maximale (100 %) ; on peut en déduire les lieux géométriques des cultivars de vigueur moindre (exemples : 25, 50 et 75 % de la vigueur maximale sur la figure 18bh). Mais il reste à résoudre aussi le difficile problème de la détermination quantitative de la vigueur d'une plante.

Si l'on considère le sens du terme "semi" dans nos types appelés "semi" (fig. 18bd) au sens restreint du mot, en particulier le semi-érigé (qui peut être érigé-rampant ou érigé-grimpant), il ne correspond pas à celui utilisé par EBONG et STEELE : ces deux auteurs désignent en effet (fig. 18bf) par semi-érigé ("semi-up right"), les types de port intermédiaires entre l'érigé et le rampant (érigé-rampant et rampant-érigé), types qui sont les plus communs de tous les intermédiaires. C'est peut-être d'ailleurs à cause de cette fréquence élevée, qu'ils n'ont pas séparé ces "semi-érigés" des ports principaux et ont ainsi défini seulement quatre types de port.

B2 - Essai de classification des différents types de port (fig. 19) -

1 - Eléments et principes de base -

La classification que nous proposons est basée sur les deux critères essentiels, le géotropisme et le volubilisme. De plus, il nous a paru indispensable d'utiliser l'homogénéité (ou l'hétérogénéité) des caractères morpho-physiologiques soit le long d'un même axe soit d'un axe à l'autre.

Si les autres critères de distinction ne figurent pas concrètement dans cette classification, c'est que les critères utilisés leur sont si étroi-

tement liés qu'ils les reflètent.

Les principes qui nous ont guidé au cours de cette classification sont les suivants :

1°) l'homogénéité (ou l'hétérogénéité) d'un axe à l'autre correspond à la similitude (ou non) des caractères d'un axe à l'autre.

2°) Lorsque, sans tenir compte du caractère érigé du stade de jeunesse de la plante, on observe tout au long d'un axe les caractères d'un seul type de port fondamental, cet axe est dit "homogène". Par contre, lorsque les caractères de deux types de ports fondamentaux sont présents sur un même axe, celui-ci est dit "hétérogène". Deux possibilités d'hétérogénéité le long d'un même axe existent :

- axe d'abord érigé puis volubile (donc avec volubilisme tardif),
- axe d'abord rampant puis volubile (donc avec volubilisme tardif).

3°) Le géotropisme positif se manifeste par une courbure qui représente le passage du géotropisme négatif au géotropisme positif. Lorsque une plante, après avoir montré un caractère rampant (donc présence d'une première courbure),est sur le point de devenir volubile, une deuxième courbure apparaît représentant le passage du géotropisme positif au géotropisme négatif. Ainsi trois cas sont possibles :

- pas de courbure géotropique : l'axe n'est pas rampant
- une courbure géotropique : l'axe est entièrement rampant
- deux courbures géotropiques : l'axe est d'abord rampant puis volubile.

4°) Le caractère précoce ou tardif du volubilisme ne peut être déterminé qu'en observant la plante dans le temps. La tardivité entraîne une hétérogénéité des caractères le long d'un même axe puisque, avant de devenir volubile, l'axe a dû présenter les caractères d'un autre type de port fondamental.

2 - Classification proprement dite -

Elle est schématisée par la figure 19 et s'établit comme suit.

CLASSIFICATION

1. HOMOGENEITE DES CARACTERES D'UN AXE A L'AUTRE

1.1. Homogénéité le long de chaque axe : PORTS HOMOGENES

1.1.1. Sans courbure géotropique

- 1.1.1.1. Pas de volubilisme ..... ERIGE
- 1.1.1.2. Volubilisme précoce ..... GRIMPANT
- 1.1.1.3. Volubilisme tardif ..... *

1.1.2. Une courbure géotropique

- 1.1.2.1. Pas de volubilisme ..... RAMPANT
- 1.1.2.2. Volubilisme précoce ..... *
- 1.1.2.3. Volubilisme tardif ..... *

1.1.3. Deux courbures géotropiques ..... *

1.2. Hétérogénéité le long de chaque axe : PORTS HETEROGENES

1.2.1. Sans courbure géotropique

- 1.2.1.1. Pas de volubilisme ..... *
- 1.2.1.2. Volubilisme précoce ..... *
- 1.2.1.3. Volubilisme tardif ..... ERIGE VOLUBILE

1.2.2. Une courbure géotropique ..... *

1.2.3. Deux courbures géotropiques

- 1.2.3.1. Pas de volubilisme ..... *
- 1.2.3.2. Volubilisme précoce ..... *
- 1.2.3.3. Volubilisme tardif ..... RAMPANT VOLUBILE

---

* = cas incompatible

2. HETEROGENEITE DES CARACTERES D'UN AXE A L'AUTRE : PORTS HETEROGENES

2.1. Homogénéité le long de chaque axe

2.1.1. Sans courbure géotropique

2.1.1.1. Pas de volubilisme ..... *

2.1.1.2. Volubilisme précoce ..... GRIMPANT-ERIGE

2.1.1.3. Volubilisme tardif ..... *

2.1.2. Une courbure géotropique

2.1.2.1. Pas de volubilisme ..... Int. entre ERIGE et RAMPANT

2.1.2.2. Volubilisme précoce..Int. entre -ERIGE,RAMPANT,GRIMPANT -RAMPANT et GRIMPANT

2.1.2.3. Volubilisme tardif ..... *

2.1.3. Deux courbures géotropiques ..... *

2.2. Hétérogénéité le long de chaque axe

2.2.1. Sans courbure géotropique

2.2.1.1. Pas de volubilisme ..... *

2.2.1.2. Volubilisme précoce ..... *

2.2.1.3. Volubilisme tardif ..... ERIGE-GRIMPANT

2.2.2. Une courbure géotropique ..... *

2.2.3. Deux courbures géotropiques

2.2.3.1. Pas de volubilisme ..... *

2.2.3.2. Volubilisme précoce ..... *

2.2.3.3. Volubilisme tardif ..... GRIMPANT-RAMPANT (PSEUDO-GRIMPANT)

Int. = **Intermédiaires**

* = cas incompatible

3 - Interprétation des cas d'incompatibilité -

Cette classification nous montre plusieurs cas d'impossibilités dus aux incompatibilités suivantes :

1. Lorsque la plante ne présente ni courbure géotropique, ni volubilisme, les axes ne peuvent être qu'érigés. L'hétérogénéité

- soit le long d'un même axe (cas 1211 et 2211)
- soit d'un axe à l'autre (cas 2111)

est ainsi impossible.

2. Le caractère précoce du volubilisme entraîne une homogénéité le long d'un même axe. Les cas 1212 et 2212 sont donc impossibles.

Par contre le caractère tardif du volubilisme entraîne une hétérogénéité le long de ce même axe. Les cas 1113, 2113 et 2123 sont donc impossibles.

3. La présence d'une seule courbure géotropique est incompatible avec le volubilisme (cas 1122 et 1123 impossibles) et entraîne une homogénéité le long d'un même axe (cas 122 et 222 impossibles).

4. La présence de deux courbures géotropiques (indiquant que l'axe est d'abord rampant puis grimpant) est incompatible avec l'absence du volubilisme (cas 1231 et 2231 impossibles) ou la précocité du volubilisme (cas 1232 et 2232 impossibles) et entraîne une hétérogénéité le long d'un même axe (cas 113 et 213 impossibles).

II - Modifications possibles de chaque type de port -

Comme nous l'avons montré dans tout l'exposé, le port d'un même cultivar n'est pas toujours le même. Il peut subir des modifications qui sont plus ou moins nombreuses et plus ou moins profondes, à tel point qu'un type de port observé dans un milieu donné, peut, dans un autre milieu, être complètement transformé en un autre type de port. Le milieu, c'est-à-dire l'ensemble de toutes les conditions écologiques (température, lumière, eau, etc.) est donc responsable de ces modifications. Nous allons essayer de mettre en évidence la relation entre ces modifications et la date du semis, d'étudier deux des facteurs qui interviennent et d'envisager les voies de transformation d'un port en un autre.

A - Modifications liées aux dates de semis, en champ à Sékou -

Le port d'un certain nombre de cultivars varie d'une saison à l'autre. C'est le cas des cultivars Okobo, Leticia, la 705, New-Era et Viyèyè.

1 - Okobo -

Il conserve toujours un caractère volubile, cependant à des degrés divers. Semé en octobre, il se présente comme un érigé d'environ 80 cm de haut ; tige et rameaux délaissent le tuteur et s'enroulent chacun autour d'une herbe avoisinante ; les pédoncules inflorescentiels sont du type érigé. Semé en avril, il possède une tige grimpante, des rameaux supérieurs volubiles, des rameaux inférieurs touffus et rampants, des pédoncules inflorescentiels de longueur inégale (ils sont d'autant plus longs qu'ils sont insérés plus bas). Semé en juin, il est entièrement grimpant (tige et rameaux sur le même tuteur) avec des pédoncules inflorescentiels d'égale longueur.

2 - Leticia -

a) Leticia Brown. Il est un peu plus grimpant en première saison de pluies qu'en deuxième : en première saison, il est pseudo-grimpant ; en deuxième (ou arrosé en grande saison sèche), il est rampant volubile (photo 5a).

b) Leticia White. Il est rampant-érigé en première saison et intermédiaire entre les trois ports fondamentaux (photo 7) en deuxième saison (ou en grande saison sèche).

3 - La 705 -

Semé en juin et en octobre, ce cultivar est grimpant-érigé ; semé en mai, les rameaux inférieurs ne sont plus érigés mais rampants.

4 - New-Era et Viyèyè -

Ils ont, en première saison, un port rampant à rampant-érigé et en deuxième saison, un port érigé-rampant à rampant-érigé.

Comme à Sékou, la température ne varie pratiquement pas tout au long de l'année (26° en moyenne, fig. 1-2°b) et que les semis ont été réalisés sur le même sol, l'eau et la lumière doivent être les facteurs susceptibles d'être simultanément responsables de cette modification.

B - Modifications liées soit à l'eau soit à la lumière -

1 - L'eau -

1°) Passage du port érigé-rampant au port rampant volubile -

Le cultivar New-Era est considéré en général comme un intermédiaire entre érigé et rampant (OJEHOMON, 1970). Il a été semé en collection les 7 juin et 4 octobre à Sékou (Essai E 1969). Le semis de juin a été arrosé pendant la petite saison sèche avant les pluies de septembre.

Au début, les plantes du semis de juin sont érigées-rampantes. Fin juillet-début août, un certain nombre de rameaux rampants commencent à s'enrouler autour de tuteurs. En novembre-décembre, le sol est recouvert de rameaux rampants et les tuteurs de rameaux rampants devenus volubiles. Ces tuteurs, hauts de 2 m au-dessus du sol sont complètement dissimulés par la couverture végétale.

Les plantes du semis d'octobre sont naines et érigées à érigées-rampantes : tige courte, rameaux courts avec de temps en temps un rameau long rampant.

Ces observations confirment et élargissent celles de LIGON (1958) qui a signalé pour le New-Era, en fonction de la date de semis, une variation du type de port de l'érigé au rampant. A Sékou, ce même cultivar érigé-rampant devient également,en fonction de la date de semis, rampant volubile. Cette différence de comportement (apparition du volubilisme) semble être due à la nutrition hydrique : nos semis de première saison ont en effet bénéficié d'un apport substantiel d'eau grâce auquel un bon développement de racines et de tapis végétal leur a permis de lutter contre la perte d'eau du sol en grande saison sèche. Les plantes du semis d'octobre sont encore peu développées lorsque survient la grande saison sèche et présentent ainsi le port érigé. Le volubilisme des plantes du semis de juin ne peut être imputé au raccourcissement de la longueur du jour ; sinon, il se serait également manifesté sur les plantes du semis d'octobre qui se sont développées en jours de plus en plus courts.

2°) Passage du port rampant au port érigé -

Dans l'expérience de nutrition hydrique (essai I 1969-2), les plantes du cultivar Sèwoué bien arrosées ("traitement" n° 1) sont rampantes, celles arrosées moyennement ("traitement" n° 2) sont érigées-rampantes (un à deux rameaux rampants à la récolte) et celles non arrosées sont érigées (rameaux peu nombreux et très courts). L'eau peut entraîner une

modification du port rampant en influant sur le nombre des rameaux et l'élongation de la tige et de ces rameaux. Cependant, il ne faudrait pas conclure à un rôle identique de l'eau sur les différents types de port.

3°) L'eau et le port érigé -

En effet, dans l'essai C 1969.2 de nutrition hydrique sur le cultivar Sokan, érigé en milieu équatorial, la longueur et le nombre de rameaux, le nombre de feuilles (fig. 4a), le nombre des entre-noeuds (fig. 4b), le "poids sec"* de la plante entière (fig. 4c) sont modifiés. Ils diminuent parallèlement à la diminution de l'apport d'eau au sol. Malgré tout, le port reste érigé et il n'y a pas de transformation en un autre type de port.

4°) Conclusion -

L'eau est donc l'un des facteurs qui contribuent à la modification du port d'une plante. Toutefois les modifications engendrées peuvent être nombreuses mais ne sont pas très importantes. Souvent, par suite d'une variation du nombre des rameaux et de l'élongation de la tige et de ces rameaux on observe un passage graduel d'un type de port à l'autre.

Il faut noter de plus que quand les conditions hydriques sont mauvaises, les plantes, quelles qu'elles soient, tendent à présenter des caractères de type érigé.

2 - La lumière -

1°) Passage du port érigé au port grimpant -

Les expériences, faites sur le cultivar Sokan, érigé en milieu équatorial, (photos 1a et b), se déroulent d'une part sous la lumière naturelle, d'autre part sous une lumière artificielle.

a) Sous la lumière naturelle -

Le cultivar Sokan est semé en serre, sans lumière d'appoint, d'octobre à mars (essai H 1970). Les plantes des semis antérieurs au mois de mars sont toutes **érigées**;quelques pieds volubiles apparaissent dans ceux de mars, quand la longueur du jour augmente.

Ce même cultivar, semé en juin, en champ à Clermont (essai J 1971) est pseudo-grimpant (photo 5b) : tige volubile, rameaux d'abord horizontaux puis grimpants sur des tuteurs différents de celui de la tige. Parmi les 20 pieds étudiés, 15 présentent un port pseudo-grimpant. Un retard de croissance qui a entraîné un retard dans l'apparition du volubilisme a été observé sur les 5 autres.

---

* "poids sec" = poids de matière sèche.

b) Sous une lumière artificielle -

ba) Chambres conditionnées de l'I.N.R.A. (essai I 1971 - photo 13) -

Les plantes soumises à un éclairement de 18 h sont pseudo-grimpantes ; celles sous 12 h sont naines et érigées. Le tableau ci-dessous groupe une série de données qui caractérisent les résultats obtenus avec ces deux "traitements".

Durée d'éclairement	Longueur moyenne de la tige (cm)	Longueur moyenne des rameaux d'un pied (cm)	Nombre moyen de rameaux par pied	Poids sec moyen d'un pied défolié (g)
12h	24,9	1,7	2	1,15
18h	150,7	423,1	7	29,28

bb) Phytotron (essais K 1971 et L 1971) -

En lumière continue, le cultivar Sokan est grimpant (tige et rameaux grimpent sur le même tuteur).

Sous un éclairement de durée 9 h, 11 h, (9 + 7) h et 16 h, la plante grimpe mais, l'enroulement autour du tuteur restant "lâche", elle peut s'en écarter après 2 ou 3 tours (photos 14 et 15).

c) Conclusion -

Cette série d'expériences montre que le cultivar Sokan, érigé sous le climat équatorial (photo 1) où les longueurs du jour sont voisines de 12 h, peut devenir volubile sous des durées d'éclairements supérieures à 12 h 30. Il reste à préciser la part qui revient à l'énergie lumineuse et celle qui revient à la photopériode dans une telle transformation. De plus, les plantes en champ à Clermont (photo 5b) ou en chambres conditionnées de l'INRA (photo 13) sont pseudo-grimpantes alors que celles du Phytotron, sous 9 h, 16 h ou en lumière continue présentent des tiges et des rameaux qui grimpent le plus souvent sur le même tuteur (photo 15). Cette différence semble être due à la température du Phytotron (32°/27° C) supérieure à celle des chambres conditionnées (18° C) et du champ.

Ainsi, le cultivar Sokan dont le port reste érigé en champ quel que soit l'apport d'eau au sol, sous la longueur du jour de 11 h 50 à Sékou (photos 1a et b), devient volubile lorsque la longueur du jour s'élève (photo 15).

2°) Passage du port rampant au port grimpant -

a) Sous la lumière naturelle (essai J 1971) -

Semé au mois de juin, en champ à Clermont, le cultivar Sèwoué, rampant à Sékou, est devenu rampant volubile début septembre : tige et rameaux, après avoir rampé, s'enroulent autour de tuteurs. Il convient de rappeler que la longueur du jour maximale est d'environ 16 h à Clermont alors qu'elle est seulement de 12 h 30 à Sékou.

b) Sous une lumière artificielle -

ba) Cultivar Sèwoué (essai L 1971) -

Cultivé en lumière continue, il est pseudo-grimpant : tige grimpante ; rameaux inférieurs horizontaux d'abord, grimpant ensuite le long de tuteurs différents de celui de la tige ; rameaux supérieurs grimpant dès le premier entre-noeud sur le même tuteur que la tige.

bb) Cultivars Erè, Gbogbodokoun et Nanwouikoun -

Sous des éclairements quotidiens de durée 9 h, 11 h, (9 + 7) h et 16 h (essai K 1971), ils se comportent comme le cultivar Sokan sous les mêmes durées d'éclairement : volubiles avec un enroulement "lâche" autour du tuteur.

Ainsi, comme dans le cas du port érigé, la longueur du jour et probablement la température interviennent dans le passage du port rampant au port volubile.

3°) Passage du port rampant au port érigé (essai B 1970.1 - photos 9, 10, 11, 12) -

Les plantes soumises à une longueur de jour de 12 h 18 à 12 h 30 ("traitement" n° 4) et celles soumises à des jours de 10 h 30 à partir du 46è jour après le semis ("traitement" n° 2) sont rampantes. Celles du "traitement" n° 3 (soumises à des jours de 10 h 30 du semis à la récolte) sont rampantes-érigées. Celles du "traitement" n° 1 (soumises à des jours de 10 h 30 seulement pendant les 45 premiere jours) sont rampantes-érigées pendant les 45 premiers jours et émettent par la suite des rameaux à caractère typiquement rampant. Une partie des pédoncules inflorescentiels des plantes rampantes-érigées se dressent au-dessus du feuillage comme pour l'érigé alors que, pour le rampant, ces pédoncules sont en général disséminés dans la masse du feuillage.

La longueur du jour peut expliquer cette différence de port. Mais elle n'est pas seule en cause car la nutrition hydrique intervient. En effet, 1/3 des pluies est tombé la nuit pendant les 45 premiers jours, soit à un moment où les "traitements" n° 1 et n° 3 sont couverts, tandis que les "traitements" n° 2 et n° 4 ne le sont pas. Les plantes rampantes ont été ainsi beaucoup plus arrosées.

Dans une expérience similaire, OJURONGBE (1965) a obtenu des résultats analogues mais il les attribue uniquement à l'effet de la longueur du jour sans indiquer la quantité d'eau reçue par les plantes.

Il est difficile en champ de séparer le facteur eau du facteur lumière. La différence de port ainsi observée s'explique par l'action conjuguée de la longueur du jour et de l'eau.

3 - Conclusion -

Cette étude montre un effet de l'eau et de la lumière qui, agissant particulièrement sur l'élongation des parties végétatives, modifient le port de la plante. Elle doit être poursuivie et approfondie, notamment par la considération des autres facteurs écologiques, en particulier, comme nous l'avons entrevu, de la température.

L'eau engendre des transformations légères et progressives dans le port de la plante, tandis que les variations de la longueur du jour et probablement de la température, entraînant des modifications d'énergies, causent des transformations plus radicales : passage direct du port érigé ou rampant au port grimpant.

C - Voies de transformation d'un type de port en un autre -

En présence du grand nombre de transformations observées, il convient de se demander s'il est possible d'obtenir le changement de tout type de port en n'importe quel autre type de port. Dans ce but, nous avons tenté d'établir le sens des modifications d'une part d'un milieu à l'autre pour un même cultivar et d'autre part au cours du développement de la plante.

1 - Le sens des modifications d'un milieu à l'autre pour un même cultivar (fig. 20) -

Le port érigé peut se transformer :

- soit en port rampant par élongation des rameaux et apparition du géotropisme positif sur la tige et les rameaux (cas du Buma de OJEHOMON sous 13 h

d'éclairement et du New-Era de LIGON) ;

- soit en port grimpant par élongation de la tige et des rameaux et apparition précoce du volubilisme (cas de l'Adzuki de OJEHOMON et du Sokan en lumière continue au Phytotron) ;
- soit en toute une gamme d'intermédiaires comme :

  . pseudo-grimpant par élongation de la tige verticale et des rameaux plagiotropes et par apparition tardive du volubilisme (cas du Sokan en champ à Clermont ou en chambre conditionnée à 18° C, sous un éclairement de 35000 lux et de durée journalière 18 h) ;

  . intermédiaire entre érigé et rampant par apparition d'une courbure géotropique sur les rameaux inférieurs et élongation de ces mêmes rameaux (cas du Buma de OJEHOMON transféré d'un éclairement de durée de 11 h à une de 13 h et inversement).

Le port rampant peut se transformer :

- soit en port érigé par perte du géotropisme positif et raccourcissement des rameaux (Sèwoué en conditions hydriques déficientes, essai I 1969 ; Buma de OJEHOMON sous 11 h d'éclairement) ;
- soit en port grimpant (Erè, Gbogbodokoun, Nanwouikoun au Phytotron) par perte du plagiotropisme et du géotropisme positif, apparition du géotropisme négatif sur les rameaux et du volubilisme sur tous les axes (photos n° 16, 17, 18 et 2a).
- soit en des ports intermédiaires comme :

  . rampant volubile (Sèwoué en champ à Clermont) par apparition du géotropisme négatif et du volubilisme ;

  . pseudo-grimpant (Sèwoué en lumière continue au Phytotron) par apparition du géotropisme négatif (sur les rameaux) et du volubilisme sur tous les axes.

Le grimpant semble rester grimpant (cas du Paraguay 2F), à moins de déficience sévère, auquel cas, il devient érigé.

Ainsi, l'érigé, tout aussi bien que le rampant, peut parvenir à l'état grimpant. Il semble donc que le port volubile soit le stade final où peuvent aboutir tous les autres ports. Ce stade serait atteint lorsque les conditions du milieu deviennent optimales. De plus, dans les conditions défavorables, toutes les plantes présentent le port érigé.

2 - Le sens des modifications au cours de la vie d'une plante -

Des modifications de port peuvent apparaître au cours de la vie de la plante. Elles semblent ne pas se faire au hasard mais obéir à certaines lois. Ainsi au cours de sa croissance ultérieure :

- une plante érigée peut devenir rampante ou grimpante ou rampante puis grimpante ;
- une plante rampante peut devenir grimpante mais jamais érigée ;
- une plante grimpante reste grimpante mais ne devient jamais ni érigée ni rampante.

Il semble donc qu'il existe un sens obligatoire des transformations dont la plante est le siège et qui la conduit au volubilisme.

III - Conclusion et réflexions sur les différents types de port -

Toutes les formes si nombreuses et si variées que nous avons décrites mettent en évidence à la fois le haut degré de polymorphisme que présente le niébé et sa grande sensibilité aux conditions du milieu.

Nos observations sur le port des multiples cultivars de cette plante conduisent aux constatations suivantes :

1. Un même cultivar peut, selon le milieu, apparaître sous un port différent soit à un stade de développement donné, soit au cours du développement de la plante.

Le port peut ainsi varier avec l'espace et le temps. Il est alors nécessaire de toujours spécifier les conditions écologiques et le stade de développement auquel est parvenue la plante lors de la détermination du port. Sans ces précisions, l'attribution à tout cultivar d'un type de port est sujet à caution.

2. Le plus souvent, dans un même milieu, tous les cultivars ne manifestent pas le même port.

Nous avons pu mettre en évidence trois types de ports fondamentaux et, entre eux, une gamme importante d'intermédiaires.

3. Dans quelques conditions, déterminées cependant, les formes de tous les cultivars étudiés convergent vers le même port.

Parmi les trois ports fondamentaux, deux nous semblent être

ainsi des ports de convergence, d'une part le port érigé et d'autre part le grimpant.

Dans un milieu pauvre en effet, milieu dont les conditions (eau et lumière en particulier) sont déficientes, l'inhibition de l'élongation des axes est si forte que la plante reste naine et son port demeure érigé, quel que soit le cultivar observé. Toutes les plantes présentent ainsi un port érigé au moins au début de leur croissance et dans des conditions défavorables.

Dans un milieu favorable par contre, tous les cultivars étudiés sont devenus grimpants. L'apparition du volubilisme est liée à une vitesse de croissance élevée. Chaque type de port pourrait aboutir plus ou moins rapidement au stade final de volubilisme.

4. Les transformations d'un type de port à l'autre correspondent soit à l'apparition ou à la disparition soit à la variation quantitative d'un ou plusieurs caractères.

La loi du tout ou rien s'applique au géotropisme et au volubilisme, tandis que celle de la variation quantitative concerne les autres caractères comme la vitesse de croissance ou le nombre de rameaux.

5. Un sens obligatoire régit les transformations au cours de la vie d'une plante.

Tout type de port, au cours de son développement, dans un milieu donné, ne peut être modifié en n'importe quel autre type de port.

6. Ce sont les conditions du milieu qui déterminent, pour la plus grande part, chacun des caractères dont l'ensemble constitue le port du niébé.

Les deux ports érigé et grimpant pouvant être une forme de convergence de tous les ports, on peut se demander si le port rampant peut être considéré comme une forme intermédiaire. Il ne le semble pas. Le port rampant possède en effet un caractère bien propre, le géotropisme positif, que les ports érigé et grimpant ne peuvent manifester et que lui-même peut perdre dans certaines conditions du milieu. Ne pourrait-on alors, d'autant plus que le niébé sauvage est rampant (STEELE, 1972), considérer ce port rampant comme l'origine de tous les autres ports ?

S'il en était ainsi, les ports érigé et grimpant dériveraient du port rampant par perte du caractère positif du géotropisme. Ce dernier serait supprimé toutes les fois que la vitesse de croissance est soit faible (port

érigé) soit très élevée (port grimpant). Mais il faudrait avant tout étudier le niébé sauvage et tout particulièrement son géotropisme.

En admettant que d'une part le port rampant soit à l'origine des autres ports et que d'autre part le grimpant soit l'aboutissement de tous les types de port, il s'ensuit que les deux caractères rampant et volubile doivent coexister à l'état potentiel chez tout cultivar de niébé. Les différences de port seraient dues alors aux conditions du milieu qui agiraient principalement sur la vitesse de croissance :

- lorsque la vitesse est moyenne, elle déclencherait l'apparition du géotropisme positif et une ramification intense, sans pour autant pouvoir déclencher le volubilisme : la plante est rampante.
- lorsqu'elle est faible, elle ne déclencherait l'apparition ni du géotropisme positif, ni d'une ramification intense, ni du volubilisme : la plante est érigée.
- enfin lorsqu'elle est très grande, elle serait trop importante pour être compatible avec l'apparition du géotropisme positif et d'une ramification intense, mais elle déclencherait l'apparition du volubilisme d'autant plus rapidement qu'elle est plus élevée : la plante est grimpante.

C'est tout aussi bien sur une plante jeune (au stade érigé) que sur une plante en cours de développement (dont le port est soit érigé soit rampant soit grimpant) que les conditions du milieu influent. Toutefois, dans ce dernier cas, les modifications engendrées par les variations de la vitesse de croissance ne conduisent qu'aux types de port compatibles avec le sens obligatoire des transformations.

Il reste à établir :

- d'une part les relations entre la vitesse de croissance et les autres processus physiologiques comme par exemple certaines activités enzymatiques,
- d'autre part le mécanisme physiologique de l'apparition de tous ces divers types de port qui, dans une écologie particulière, peuvent se ramener à un seul type (érigé ou grimpant).

DEUXIEME PARTIE

FLORAISON ET PHOTOPERIODISME

DEFINITIONS -

Les termes relatifs au photopériodisme ont souvent été utilisés avec des sens différents suivant les auteurs. Aussi nous semble-t-il nécessaire, avant toutes choses, de préciser un certain nombre d'entre eux. Nos définitions sont empruntées à CHOUARD (1960) et CHAMPAGNAT (1969).

1. Le photopériodisme désigne les réactions de certaines plantes (ou de certains animaux) à un mode défini d'alternance de lumière et d'obscurité. Ce mode d'alternance de lumière et d'obscurité, qui se renouvelle périodiquement, s'appelle la photopériode ou cycle photopériodique et comprend :
- un temps d'éclairement ou période du jour ou héméropériode (1) ;
- un temps d'obscurité ou période de nuit ou nyctipériode.

En conditions naturelles, la durée de la photopériode est de 24 heures ; en conditions artificielles, elle peut être inférieure, égale ou supérieure à 24 heures.

On appelle minimum trophique d'éclairement ou minimum trophique, la durée minimale d'une lumière assez intense pour assurer à la plante, grâce à la photosynthèse, un métabolisme suffisant pour le déroulement normal de sa croissance végétative. Au-dessous de ce seuil, les plantes dont l'induction florale s'effectue à la lumière, ne fleurissent pas par suite d'un métabolisme insuffisant. Ce minimum trophique est de l'ordre de 6 à 8 heures de lumière solaire.

2. Photopériodisme et catégories de plantes.

Vis-à-vis du photopériodisme, les plantes peuvent se ranger dans les catégories suivantes : plantes indifférentes (aphotiques et photoapériodiques), plantes de jours longs (préférentes et absolues), plantes de jours courts (préférentes et absolues), plantes intermédiaires (eurypériodiques et sténopériodiques) et plantes ambipériodiques.

---

(1) Pour certains auteurs, héméropériode est synonyme de photopériode. Nous avons aussi utilisé parfois le terme photopériode pour désigner le temps d'éclairement. La durée de nos cycles photopériodiques étant de 24 heures, aucune confusion n'est possible.

La détermination de ces catégories est basée sur l'étude du temps de mise à fleur (= nombre de jours de traitement photopériodique pour parvenir à l'initiation de la première (ou des toutes premières) ébauche florale) en fonction de la durée d'éclairement considérée dans une photopériode de 24 heures.

1°) Plantes indifférentes (ou apériodiques ou neutres ou neutro-diurnes = "neutral day plants or indeterminate plants").

Les processus de mise à fleur se déroulent avec la même vitesse quelle que soit la durée du jour.

a) Plantes aphotiques : plantes capables de former des ébauches florales à l'obscurité totale, sans aucun besoin de lumière, à partir de leurs réserves propres (graine, tubercule, bulbe). Exemples : arachide, pomme de terre, jacinthe.

b) plantes photo-apériodiques : elles n'ont qu'une exigence, le minimum trophique ; une fois ce minimum satisfait, elles ne sont absolument pas influencées par la durée relative des périodes de lumière et d'obscurité. Exemple : *Cerasus avium*, *Stellaria media*.

2°) Plantes de jours longs ou de journées longues ou héméropériodiques ou longidiurnes : "long day plants".

Le facteur favorable est la durée suffisante de la période d'éclairement : plus le temps d'éclairement est long, plus la mise à fleur est rapide.

a) plantes héméropériodiques préférentes ou quantitatives. La formation des ébauches florales est plus rapide en jours longs qu'en jours courts (minimum trophique satisfait). Même si la plante est maintenue en jours courts, la mise à fleur finit par avoir lieu. Exemple : blé ou seigle de printemps.

b) plantes héméropériodiques absolues ou qualitatives. La formation des ébauches florales est plus rapide quand la durée d'éclairement est plus longue ; mais au-dessous d'une durée minimale appelée héméropériode critique, nettement plus longue que la durée du minimum trophique, la mise à fleur n'a jamais lieu. Exemple : *Anagallis arvensis*.

3°) Plantes de jours courts ou de journées courtes ou de nuits longues ou nyctipériodiques ou brevidiurnes : "short day plants".

Le facteur favorable est la longueur quotidienne de la période d'obscurité.

a) Plantes nyctipériodiques préférentes. Une fois le minimum trophique satisfait, la formation des ébauches florales est d'autant plus rapide que les nuits sont plus longues. Mais en jours longs ou en lumière continue, ces plantes finissent par donner, plus ou moins tardivement, des ébauches florales. Exemple : Soja hispida, var. Biloxi.

b) Plantes nyctipériodiques absolues. Ces plantes ont les mêmes caractères que les nyctipériodiques préférentes à la différence cependant qu'elles ne forment jamais d'ébauche florale au-dessous d'une durée minimale d'obscurité appelée nyctipériode critique. Exemple : Nicotiana tabacum var. Maryland Mammoth.

c) Remarque. On appelle période critique (1) l'héméropériode au-dessous de laquelle une plante, placée continuellement dans ces conditions, ne fleurit jamais. Ce terme présente l'avantage pratique d'être utilisable aussi bien pour une plante de jours longs que pour une plante de jours courts et d'exprimer en durée d'éclairement la valeur de la nyctipériode critique.

4°) Plantes intermédiaires ou amphipériodiques (= à deux périodes critiques).

Cette catégorie comprend deux groupes de plantes. Les premières exigent successivement deux héméropériodes différentes ; il leur faut, par exemple la journée longue pour les préparer à fleurir puis la journée courte pour les mettre à fleurir ; ce sont les plantes de jours longs-jours courts ou jours courts-jours longs. Pour les secondes, la courbe du temps de mise à fleur en fonction de la période d'éclairement accuse un optimum et la formation des ébauches florales est empêchée ou retardée à la fois par des jours trop longs et des nuits trop longues ; ce sont les plantes eurypériodiques et sténopériodiques.

a) plantes de jours longs-jours courts (ou longibrévidiurnes = "long-short day plants"). et plantes de jours courts-jours longs (ou brévilongidiurnes = "short-long day plants"). Certaines plantes ne sont mises à fleur ni en jours longs ni en jours courts, mais seulement quand un certain nombre de jours courts succèdent à un certain nombre de jours longs (plantes de jours longs-jours courts) ou inversement (plantes de jours courts-jours longs).

---

(1) Pour certains auteurs, période critique est synonyme de photopériode critique, terme que nous avons aussi utilisé parfois dans ce sens.

Exemples : Cestrum nocturnum (plante de jours longs-jours courts)
certains Bryophyllum (plante de jours courts-jours longs)

b) plantes eurypériodiques. La mise à fleur est empêchée ou retardée seulement pour les valeurs extrêmes des jours ou des nuits (en jours continus d'une part, en jours courts de 8 heures ou inférieurs à 8 heures d'autre part). L'optimum de mise à fleur a lieu pour des durées intermédiaires d'éclairement quotidien. Exemple : certaines races de tomate.

c) plantes sténopériodiques (ou médiodiurnes : "intermediate day plants"). La mise à fleur est empêchée de façon absolue si l'on s'écarte dans les deux sens de deux valeurs voisines de la durée d'éclairement correspondant l'une à l'héméropériode critique et l'autre à la nyctipériode critique. L'intervalle entre les deux limites défavorables est réduit à une ou deux heures. Exemple : Mikania scandens fleurit seulement entre les limites suivantes : jour de 11 heures et jour de 13 heures.

5°) Plantes ambipériodiques ou ambiphotopériodiques ou de type extrême ou extremodiurnes : "extremal day plants".

Alors que pour les plantes eurypériodiques et sténopériodiques, la courbe de mise à fleur en fonction de la période du jour présente un optimum, pour les plantes ambipériodiques elle présente deux optimums. Le terme semble avoir été créé par MATHON et STROUN (1961) ; ces auteurs ont décrit ce type de réponse photopériodique chez Setaria verticillata qui fleurit d'une part rapidement en jours courts et en jour continu et d'autre part très lentement sous l'héméropériode de 16 heures.

On peut ranger dans cette catégorie Madia elegans, étudiée par WENT (1957) et qui présente deux optimums de mise à fleur correspondant aux héméropériodes de 8-9 heures et de 18 heures.

HISTORIQUE -

Bien avant que TOURNOIS (1912) d'une part, GARNER et ALLARD (1923) d'autre part, ne mettent l'accent sur le rôle de la photopériode dans l'induction florale, on savait aux U.S.A. que, pour la production de semences, les niébés devaient être semés tard dans la saison, c'est-à-dire au moment des jours courts d'automne ; pour l'obtention de fourrage, on recommandait au contraire le semis durant la période du 15 mai au 15 juin, c'est-à-dire durant les jours longs d'été (ALLEN, 1894 ; NIELSEN, 1908). Et MODERS (1908), à la Station Expérimentale de Tennesee, trouve que le niébé de Whippoorwill semé, les 15 avril, 1er mai, 15 mai, 4, 7 et 29 juin arrive à maturité approximativement à la même date. Les premiers semis demandent 183 jours pour mûrir, les derniers 101 jours. L'influence de la date de semis sur la durée de la phase végétative a donc été établie très tôt pour le niébé. Mais l'interprétation exacte n'a été donnée que bien plus tard. PIPER (1912) et MORSE (1924) attribuèrent en effet, à la richesse et à l'humidité du sol, le développement végétatif très important aux dépens de la formation des graines. C'est néanmoins PIPER (1927), après donc les publications de GARNER et ALLARD, qui en donna la cause exacte : comme certaines variétés tropicales ne fleurissent pas en Virginie, au Mississipi et dans le nord de la Floride, il en conclut que cela est dû essentiellement au fait que le "jour est trop long durant la saison de culture".

Même à des latitudes où la différence de longueur de jour est faible, à peine une heure, un effet de la date de semis a été observé.

FAULKNER et MACKIE (1933) établissent qu'au Sud Nigéria, la bonne période pour semer le niébé va de juillet à septembre ; semé plus tôt, il donne peu ou pas de graines malgré un bon développement végétatif. IRVINE (1953) soutient la thèse de PIPER et de MORSE. Il a fallu attendre les travaux de NJOKU (1958) pour que cesse enfin cette erreur d'interprétation. Travaillant en serre et en champ à Ibadan (latitude 7° 26' N), NJOKU montre en effet que la photopériode critique des quatre variétés nigérianes qu'il étudie est de 12 h 15 mn d'éclairement quotidien et qu'une différence de 15 mn suffit pour orienter la plante vers la floraison ou l'état végétatif. Ce sont donc des variétés de jours courts. Par la suite, ce résultat a été confirmé sur d'autres variétés : EZEDINMA (1963), GOWAN (1963), OJERUNGBE (1965), OJEHOMON (1967), OJOMO (1968), STEELE (1972). Dès lors, le problème se pose de savoir si toutes les variétés de niébé sont de jours courts.

EZEDINMA (1963, 1966) signale l'existence de variétés nigérianes "indifférentes". Il est possible aussi que les variétés de niébé étudiées d'une part par ALLARD et ZAUMEYER (1944), d'autre part par HEGWOOD et HAMMETT (1961) soient indifférentes : les premiers ont utilisé 5 longueurs de jour, les seconds deux sans aucun effet significatif sur le temps de mise à fleur.

NORTON (1961) cultive en Louisiane 7 variétés de niébé en serre et en champ. En serre, il les soumet à des durées d'éclairement de 10, 12 et 14 heures ; en champ; il les sème au printemps (jours longs) et en automne (jours courts). En prenant comme critère, la précocité et l'abondance de floraison, il constate qu'il est en présence de :

- 3 variétés de jours longs : elles fleurissent plus précocement et plus abondamment sous 14 heures que sous 12 heures d'éclairement ;
- 4 variétés de jours courts : 3 ont un optimum de floraison pour 12 heures d'éclairement et une ne fleurit qu'avec 10 heures d'éclairement.

TEWARI (1965) cultive 15 variétés en champ à Nsikka (Est du Nigéria) les 3 mai, 15 juin et 15 août, la première année, puis les 15 mai, 15 juillet et 15 septembre l'année suivante. Il constate que la durée du cycle végétatif des variétés s'élève progressivement des semis du 3 mai au 15 juin (tendance de plantes de jours courts) tandis que les semis de juillet à septembre ne fleurissent pas et restent végétatifs tout au long de la saison (tendance de plantes à jours longs). Le rendement en gousses décroît des semis de mai à juin et s'annule au-delà. Il s'agit alors probablement de plantes de type plus complexe que les précédents : jours courts-jours longs.

WIENK (1963) cultive en serre 8 variétés sélectionnées sous 15 héméropériodes étalées entre 6 h et 24 h d'éclairement quotidien et sous une intensité de 6000 ergs/s/cm2. En considérant les réactions observées, on peut proposer de classer les variétés dans les types photopériodiques suivants :

- variétés indifférentes : PI 22 17 31, FC 31 705, Ombligo Negro. Le nombre de jours nécessaires pour la mise à fleurs ne dépend pas de la longueur du jour. Cependant l'intensité de floraison, évaluée par le nombre de fleurs formées durant les 10 premiers jours de floraison, baisse en jours supérieurs à 13-15 heures.
- variétés de jours courts absolues et préférentes :
  - absolues : elles se distinguent les unes des autres par leur photopériode critique ; ce sont Ex. Lafia A et Ex. Bukuru A (photopériode critique = 13 heures/jour), Going (photopériode critique = 14 heures/jour).
  - préférentes : Kor. Les inflorescences sont initiées à toutes les photopériodes mais l'initiation est retardée en jours longs.

- variétés ambiphotopériodiques : Early Red. L'initiation florale est retardée par un jour de 15 et 16 heures mais accélérée à la fois par un jour de 10 heures et par la lumière continue. Ce type de réponse a été déjà observé sur certaines plantes annuelles (LEWIS et WENT, 1945) et sur Setaria verticillata (MATHON et STROUN, 1961).

OJEHOMON (1967) observe également une réponse ambiphotopériodique sur le cultivar Adzuki cultivé en serre à Ibadan sous 4 héméropériodes (10 h 1/2, 11 h, 12 h et 13 h/jour). Sous les éclairements quotidiens de durées égales à 10 h 1/2 et 12 h, dès 36 jours après le semis, une floraison abondante, uniforme et groupée apparaît. Sous les éclairements de durée 11 h et 13 h, on ne voit aucune fleur jusqu'à 50 jours après le semis ; plus tard des bourgeons floraux apparaissent mais tombent par abscission et la plante demeure incapable de se reproduire. Cette observation, réduite à 4 héméropériodes seulement réparties entre 10 h 1/2 et 13 heures, nous incite à nous demander s'il n'existe pas d'autres optimums soit en dehors de l'intervalle d'éclairement étudié soit même à l'intérieur de cet intervalle.

Après avoir exposé ces travaux, de loin les plus nombreux, il convient de citer SÈNE et COMBES (1965). Ces auteurs réalisent en effet en champ, à Bambey au Sénégal (environ 15° de latitude N), des semis échelonnés et des raccourcissements de la longueur du jour en étendant des bâches.

Leurs premiers semis échelonnés concernent 6 dates de semis s'étalant entre le 28 juin et le 13 septembre et quatre variétés de niébé dont deux dites "tardives" (de jours courts) et deux dites "hâtives" (indifférentes). Les variétés "tardives" fleurissent à peu près à une même longueur de jour (11 h 30) et les "hâtives", sous diverses longueurs du jour. Leurs deuxièmes semis échelonnés concernent d'une part 19 variétés "hâtives" et 10 "tardives", d'autre part deux dates de semis (30 juillet et 30 décembre). Les semis de décembre ont, pour les variétés "hâtives",un cycle plus long, pour les "tardives", un cycle plus court, que chez leurs homologues de juillet. Les auteurs expliquent la différence entre ces semis de juillet et décembre par l'interaction entre le photopériodisme et le thermopériodisme, les nuits de décembre étant fraîches. Un troisième groupe de variétés a un cycle végétatif à peu près constant aux deux dates de semis ; il semblerait alors que ces plantes soient indifférentes à la fois au photopériodisme et au thermopériodisme. Lors du raccourcissement artificiel de la longueur du jour en champ, les plantes ont été soumises à 5 h et 10 h 45 d'éclairement et comparées à

des témoins cultivés sous 12 à 13 heures d'éclairement. Sous le régime de 5 h d'éclairement, aucune plante ne fleurit : le minimum trophique n'est pas atteint. Sous 10 h 45 d'éclairement journalier, les plantes se répartissent en deux groupes : les variétés de "jours courts stricts" et les variétés "indifférentes". Les premières ne fleurissent que sous des jours inférieurs ou au plus égaux à 11 h 30 ; ce sont les variétés dites "tardives" parce que semées tôt au cours de la saison (une seule saison à Bambey), elles ne fleurissent que tard quand les jours sont suffisamment courts. Les dernières ("hâtives") fleurissent à tout moment de l'année. Elles sont subdivisées en trois groupes : les variétés strictement indifférentes dont la durée du cycle végétatif ne varie pas avec la longueur du jour (exemple : N 58-40), les variétés qui fleurissent plus hâtivement en jours courts (exemple : N 58-57) et celles qui fleurissent plus tôt en jours longs (exemple : N 58-16).

Ainsi, les travaux exécutés mettent l'accent sur la diversité des types photopériodiques du niébé. Il existe des variétés :

- de types courants : de jours courts (absolues et préférentes), de jours longs, indifférentes ;
- de types plus complexes : ambiphotopériodiques, de jours courts-jours longs.

Une interaction thermo-photopériodique a été suggérée.

Beaucoup d'essais se sont déroulés en champ ; un nombre plus restreint, en serre. Parmi ces derniers, peu ont bénéficié d'une gamme étendue de longueurs de jour ; seules, quelques photopériodes critiques ont été déterminées (NJOKU, WIENK) ; aucun auteur n'a utilisé la lumière d'appoint de faible intensité qui permet de séparer l'effet de la photopériode de celle de l'énergie lumineuse.

Tous ces travaux ont été réalisés à des latitudes supérieures ou au plus égales à celle d'Ibadan (7° 26' N). Il serait intéressant de connaître le comportement de cultivars de niébé sous des latitudes plus faibles, par exemple entre Cotonou (6° 21' N) et Sékou (6° 37' N) au Dahomey.

Avant d'aborder cette étude, il convient de se demander si une telle pluralité de types photopériodiques pour une plante confinée dans les zones de climat chaud est conforme à nos connaissances sur la répartition géographique des plantes en fonction de leur sensibilité photopériodique.

GARNER et ALLARD (1920) estiment en effet que la variation de la

longueur du jour en fonction de la latitude est un facteur de distribution des plantes : il y a beaucoup de plantes de jours courts dans les régions tropicales et beaucoup de plantes de jours longs dans les régions à jours longs au solstice d'été. RAMALEY (1934) après avoir suivi en jour continu une centaine d'espèces dont une vingtaine de tropicales, se rallie à cette hypothèse. MURNEEK (1948) précise que, pour fleurir, les plantes originaires des régions tropicales exigent des jours courts et celles des latitudes plus élevées, environ 60°, des jours longs.

Mais VOROCHILOV (1955) et JUNGES (1958) pensent que les très petites variations annuelles de longueur du jour ne suffisent pas pour induire une adaptation photopériodique chez les plantes équatoriales. Pour VOROCHILOV, "les plantes équatoriales appartiennent pour la plupart aux plantes indifférentes". Pour JUNGES (1957-1970), le sens de la variation de la durée du jour pendant la période écologiquement (du point de vue de l'humidité et de la température notamment) favorable à l'initiation florale est déterminant pour le photopériodisme. Cette hypothèse implique en particulier que le type indifférent soit répandu dans les régions équatoriales et polaires puisque aucune variation photopériodique n'intervient dans ces régions pendant les saisons de culture. Elle implique aussi que les plantes de jours courts trouvent leur origine dans les régions à été humide (Est des Continents) et les plantes de jours longs, leur origine dans les régions à été sec (Ouest des Continents). Comme la thèse de JUNGES repose sur l'intervention de l'eau (saison humide ou sèche), il convient de rappeler que l'eau, à elle seule, peut régir l'induction florale chez certaines plantes comme Geophila renaris (BOUILLENNE, 1965), espèce équatoriale.

MATHON (1973) après l'étude de 169 espèces tropicales qui ont donné 260 réactions photopériodiques et 107 espèces subtropicales qui ont donné 157 réactions photopériodiques, conclut à une dominance du type jour court (100 réactions tropicales et 55 subtropicales) suivie de près par celle du type neutre (80 réactions tropicales et 32 subtropicales) ; puis viennent les plantes de jour long (54 réactions tropicales et 46 subtropicales) et celles du type composite* (26 réactions tropicales et 24 subtropicales). MATHON apporte donc une justification partielle à la fois à la thèse de GARNER et ALLARD (proportion élevée de plantes de jours courts dans les

---

* composite : comprenant des types amphipériodiques et des types ambipériodiques.

régions tropicales) et à celle de VOROCHILOV et de JUNGES (proportion élevée de plantes indifférentes dans les régions tropicales). Il prouve en plus l'existence dans ces mêmes régions tropicales de plantes de jours longs dans des proportions non négligeables.

Le niébé, qui semble comporter tous les types photopériodiques, se révèle donc être un matériel d'étude intéressant.

OBSERVATIONS ET EXPERIENCES -

I - En champ à Sékou (Dahomey) -

A - Aux deux saisons de pluies -

La comparaison des 41 cultivars de la collection (essai E 1969), semés en même temps à chacune des deux saisons de pluies, a été réalisée.

Du point de vue floral, ces cultivars se répartissent en deux groupes (fig. 21a) :

1 - Premier groupe -

Ceux qui fleurissent aux deux saisons sans variation sensible de la durée du cycle végétatif. Ils sont probablement indifférents au photopériodisme. C'est le cas de Leticia Brown, Sokan, Sèwoué, Viyèyè, etc.

2 - Deuxième groupe -

Ceux qui fleurissent avec variation notable de la durée du cycle végétatif entre les deux saisons. La floraison n'intervenant que lorsque la longueur du jour diminue suffisamment, on peut classer ces cultivars en trois sous-groupes.

1°) Ceux qui fleurissent sous des jours inférieurs à 11 h 50. C'est le cas du cultivar malien 58-85 qui, pour les semis des deux saisons, commence à fleurir début janvier sous une héméropériode de l'ordre de 11 h 42 sans toutefois que la floraison de la parcelle n'atteigne 50 %. C'est également le cas des cultivars Gbogbodokoun et Nanwouikoun qui, pour les semis des deux saisons, commencent à fleurir dans la deuxième quinzaine de novembre sous des jours d'environ 11 h 46 - 11 h 48 (floraison totale de la parcelle).

2°) Ceux qui commencent à fleurir sous des jours de l'ordre de 12 heures. C'est le cas de : Erè (de Savè), Farin Zonkwa 4, Nigeria B6, Nigeria B3, Farin Mashe, Nigeria A 1 et Atchawoué des Toffins. Les semis de juin fleurissent seulement les premiers jours d'octobre (cycle végétatif de durée longue) alors que les semis d'octobre fleurissent dès le mois de novembre (cycle végétatif de durée courte).

3°) Ceux qui commencent à fleurir sous des jours supérieurs à 12 heures (entre 12 h 06 et 12 h 26). C'est le cas de Nigeria A3, Atchawoué Nouwoui, Erè (de Sakété), Atchawoué de Tanguiéta et Atchawoué de Tawa. Leurs semis de juin fleurissent entre le 1er août et le 20 septembre et ceux d'octobre, en novembre. La différence entre les durées de leurs cycles végétatifs est devenue faible ce qui permet de rapprocher ces cultivars de ceux du premier groupe (probablement indifférents).

Ainsi, s'il était prouvé que ce deuxième groupe contient uniquement des cultivars de jours courts absolus, que l'initiation florale et l'épanouissement de la fleur s'effectuent sous le même temps d'éclairement, nous pourrions dire que les trois sous-groupes énumérés se distinguent les uns des autres par leur période critique : 11 h 42 - 11 h 50 pour le premier sous-groupe ; 11 h 51 - 12 h 05 pour le deuxième et 12 h 06 - 12 h 26 pour le troisième sous-groupe.

B - En semis échelonnés (fig. 21b) -

1 - Essai A 1969 : sur 4 cultivars -

Deux cultivars (Sèwoué et Viyèyè) fleurissent toute l'année sans variation sensible de la durée du cycle végétatif (fig. 21c) ; les deux autres (Gbogbodokoun et Nanwouikoun) fleurissent avec une variation notable de la durée du cycle végétatif et seulement à des longueurs de jour inférieures à 11 h 50 (fig. 21b et 21c).

2 - Essai D 1970 : sur 9 cultivars -

Quatre cultivars ont une durée invariable du cycle végétatif en fonction de la date du semis ; ce sont : Sogué (fig. 21b), Sokan, Avloè et Okobo. Par contre les cinq autres cultivars ont une durée qui dépend de la date du semis ; ce sont : Atchawoué Nouwoui, Erè (de Saketé), Atchawoué des Toffins, Atchawoué de Tanguiéta et Atchawoué de Tawa qui fleurissent en août à des héméropériodes situées entre 12 h 14 et 12 h 26 (fig. 21b).

3 - Discussion -

Ces essais de semis échelonnés, en reprenant dans d'autres conditions les cultivars cités en haut et en bas de la figure 21a, confirment et précisent les phénomènes observés en collection.

Toutefois, en comparant les figures 21a et 21b, on constate que certains cultivars, notamment Erè (de Savè), Farin Zonkwa 4, Atchawoué des Toffins, fleurissent plus tôt dans les essais B et D 1970 (fin août - début septembre) qu'en collection (octobre). D'une part, dans l'essai D 1970, le cycle végétatif a été défini à la floraison du premier pied de la parcelle, l'essai ayant dû être arrêté début septembre, alors qu'en collection, il a été défini à 50 % de la floraison de la parcelle. D'autre part, les semences des essais B et D 1970 proviennent de la récolte (génération F1) de la collection. Selon SÈNE (1965) il n'y a pas ou presque pas dans la nature de pollinisation croisée chez le niébé ; c'est pourquoi la collection n'a pas été établie en parcelles isolées ; or certains cultivars ont manifesté une fécondation croisée. Il est donc possible que les cultivars précités ne soient plus purs au moment des semis des essais B et D. Ce taux d'allogamie plus élevé que celui observé par SÈNE peut s'expliquer par une variation de la latitude ou d'autres facteurs du milieu.

C - Autres essais -

1 - Essai de raccourcissement de la longueur du jour (essai H 1969-2 ; fig. 22a et b) -

Bien que les plantes des deux cultivars Gbogbodokoun et Nanwouikoun aient été soumises à 4 héméropériodes différentes (9 h 30, 10 h, 10 h 30 et 11 h), toutes fleurissent en même temps. On peut en conclure que l'induction florale a eu lieu avant le début du raccourcissement de la longueur du jour (commencé à partir du 38è jour après le semis); puisque les expériences antérieures excluent la possibilité, pour ces deux cultivars, d'être des plantes indifférentes.

Mais le poids des gousses en fonction de l'héméropériode suit une courbe en cloche (fig. 22a et b) dont le maximum correspond à une durée d'éclairement de 10 h 1/4 pour le cultivar Gbogbodokoun et de 10 h 30 pour le cultivar Nanwouikoun. La différence d'intensité de floraison et de rendement s'explique par la différence d'apport trophique qui existe entre les longueurs du jour. La baisse de rendement aux longueurs du jour les plus élevées (11 h et témoin) est liée à une chute d'intensité de floraison due, à

notre avis, à l'approche de la nyctipériode critique qui commence à ralentir la mise à fleurs. La courbe de rendement en gousses pourrait donc être considérée comme la résultante des effets de la photosynthèse et de la sensibilité photopériodique.

Dans les conditions de l'expérience, les cultivars Gbogbodokoun et Nanwouikoun ont un meilleur rendement en gousses sous une longueur de jour de 10 h 30 que sous la longueur du jour qui prévaut en deuxième saison à Sékou (12 h 06 à 11 h 42) et qui est proche de leur période critique.

2 - Jours courts précédant les jours longs et inversement (Essai B 1970 ; fig. 23) -

Le but de cette expérience est de déterminer si le moment de l'intervention des jours courts (avant ou après les jours longs) influence la floraison.

Jusqu'au 24 août, date d'arrêt de l'essai, soit 90 jours après les semis réalisés fin mai pour Erè, Nanwouikoun, Gbogbodokoun et 108 jours après les semis réalisés début mai pour les deux autres cultivars, aucune fleur (fig. 23) n'est apparue sur les témoins ("traitement" n° 4).

Sur les plantes qui reçoivent une durée journalière d'éclairement de 10 h 30 dès le semis ("traitements" 1 et 3), les fleurs apparaissent presque en même temps sur les 5 cultivars : 35 - 37 jours après les semis sur Erè, Nanwouikoun, Gbogbodokoun, 41 jours après les semis sur Farin Zonkwa 4, et 44 jours après les semis sur La 58-85. Donc ces cultivars ont besoin d'une induction en jours courts pour fleurir et il n'est pas nécessaire que les jours courts soient précédés de jours longs (photos 11 et 12 ; 9 et 10).

Sur les plantes qui reçoivent une durée journalière d'éclairement de 10 h 30 à partir du 46ème jour après les semis ("traitement" n° 2), aucune fleur n'est apparue pendant les 45 premiers jours (photo 11). Lorsque la longueur de jour a été réduite, les premières fleurs sont apparues après 20 jours sur Erè, 21 jours sur Farin Zonkwa 4, 23 jours sur Nanwouikoun, 25 jours sur Gbogbodokoun et 29 jours sur La 58-85. Les jours longs précédant les jours courts n'empêchent pas la floraison. Ces cultivars ne sont donc ni des plantes de jours longs-jours courts, ni des plantes de jours courts-jours longs, mais des plantes de jours courts. Et on peut dire qu'elles ont besoin de 20 à 30 jours de 10 h 30 pour parvenir à l'épanouissement floral.

Le cultivar Farin Zonkwa 4 en collection en première saison a donné uniquement des fleurs mais pas de gousses ; en deuxième saison, en collection, et dans cet essai-ci, des gousses se sont formées. L'abscission flo-

rale en fonction des conditions du milieu, en particulier de la longueur du jour, mérite d'être étudiée sur ce cultivar.

Tous ces essais en champ suggèrent que les cultivars dont nous disposons peuvent être indifférents ou de jours courts.

II - En milieu contrôlé -

A - A Clermont-Ferrand (France) -

1 - A l'obscurité à 30° C (essai F 1970) -

A l'obscurité, les cultivars Sokan et Sèwoué meurent au stade de la première feuille trifoliolée sans le moindre bourgeon floral. Une coupe dans la graine montre que l'embryon possède les feuilles primordiales et la première feuille trifoliolée, mais n'a aucun bourgeon floral. Ce ne sont donc pas des plantes aphotiques.

2 - A la serre, sans lumière d'appoint (tableau 13 : essai H 1970) -

L'Erè, semé à une seule date, le 5 novembre, fleurit et forme des gousses en hiver. Sur le Sokan, les bourgeons floraux se transforment peu après leur apparition en fleurs puis en gousses. Quant au Sèwoué, bien que ses bourgeons floraux apparaissent en hiver en même temps que ceux du Sokan, ses fleurs se développent plus tardivement ; de plus elles sont cléistogames et n'évoluent pas en gousses. Cependant à partir du mois de mars, les fleurs sont normales et sont remplacées par des gousses.

Ainsi, les trois cultivars Erè, Sokan et Sèwoué sont induits sous des jours courts d'hiver, d'environ 8 heures.

3 - En chambre conditionnée de l'I.N.R.A. : essai I 1971 -

Les plantes du cultivar Sokan éclairées pendant 18 h portent les premiers bourgeons floraux 45 jours après le semis ; celles éclairées pendant 12 h, 70 jours après le semis. On constate de plus une différence de vigueur entre les deux séries (voir tableau page 90). La différence de date de floraison observée peut être imputée soit à l'héméropériode (cas de plantes de jours longs), soit à l'énergie lumineuse ou à l'interaction entre la durée de l'éclairement et la température. BRULFERT (1965) a montré en effet sur

Anagallis arvensis que "le niveau de l'énergie lumineuse reçue" et la température subie pendant la "phase inductive" jouent un rôle important dans la rapidité de la mise à fleurs sans pour autant apporter de modification à la valeur de la période critique.

Les expériences de Clermont montrent d'une part que les cultivars Sèwoué et Sokan ne sont pas des plantes aphotiques et d'autre part que le premier peut fleurir sous une durée d'éclairement d'environ 8 heures et le second sous des durées d'éclairements qui s'étalent entre 8 et 18 heures.

B - Au Phytotron de Gif-sur-Yvette -

1 - Premier essai : 4 cultivars sous 4 héméropériodes différentes (tableau 14 : essai K 1971) -

Le Sokan fleurit aux quatre héméropériodes considérées environ 41 jours après le semis. Les trois autres cultivars fleurissent sous 9 h et 11 h d'éclairement quotidien mais n'émettent sous (9 + 7) h et 16 h d'éclairement ni fleur, ni bourgeon floral visible à l'oeil nu, même après 7 mois de végétation. L'utilisation de la lumière d'appoint nous permet d'affirmer que la floraison et l'inhibition de floraison observées dépendent bien de la photopériode. On peut supposer que les cultivars Erè, Nanwouikoun et Gbogbodokoun sont des nyctipériodiques absolus.

2 - Deuxième essai : 2 cultivars en lumière continue (tableau 14 ; essai L 1971) -

Le Sokan fleurit environ 41 jours après le semis, le Sèwoué environ 43 jours après le semis, soit avec un cycle analogue à celui qu'ils présentent (fig. 21c) en champ à Sékou (Dahomey). Ces deux cultivars non aphotiques, pour lesquels l'intervalle de temps qui sépare la date du semis de celle de la floraison reste invariable en fonction de la longueur du jour, sont des plantes photoapériodiques.

III - Discussion -

N'ayant pu déterminer les périodes critiques, la question se pose de savoir si, sur les cultivars qui n'ont pas fleuri sous 16 heures et (9 + 7) heures, il y a eu ou pas initiation florale. NJOKU (1958) a en effet mis en évidence une inhibition du développement de l'inflorescence chez le niébé de jours courts cultivé sous une héméropériode légèrement inférieure à sa période critique. Les expériences se sont déroulées en serre et en champ. En serre, cet auteur observe que les plantes fleurissent seulement sous des durées d'éclairement inférieures ou au plus égales à 12 heures ; quand on les cultive sous des durées de 12 h 15 et 12 h 30, elles ne fleurissent jamais, bien que les inflorescences soient initiées ; enfin, sous des durées égales ou supérieures à 12 h 45, l'initiation de l'inflorescence ne s'effectue pas. Les fleurs cessent donc d'apparaître sous une héméropériode légèrement inférieure à la période critique : il existerait une période critique d'épanouissement floral légèrement inférieure à la période critique d'initiation florale.

Les cultivars Erè, Nanwouikoun et Gbogbodokoun sont tous classés (voir page 107) dans le deuxième groupe de niébé (fig. 21a), groupe de plantes qui fleurissent avec variation notable du cycle végétatif entre les semis des deux saisons (probablement nyctipériodiques). L'Erè est classé en outre, avec la plupart des cultivars nigérians de la collection, dans le sous-groupe des plantes qui fleurissent sous des héméropériodes inférieures ou égales à 12 heures. On peut donc conclure que, sur le cultivar Erè, l'initiation florale n'a plus lieu sous des durées d'éclairement supérieures à 12 h 45. On peut en déduire également que, pour les cultivars Gbogbodokoun et Nanwouikoun classés dans le sous-groupe des plantes qui fleurissent sous des héméropériodes inférieures à 11 h 50, et dont la période critique est alors inférieure à celle du cultivar Erè, l'initiation florale n'a certainement plus lieu sous des durées d'éclairement supérieures à 12 h 45.

Par conséquent, l'inhibition de floraison observée sous les éclairements de durée 16 h et (9 + 7) h sur les cultivars Erè, Gbogbodokoun et Nanwouikoun n'est pas seulement une inhibition de l'épanouissement floral mais aussi une inhibition de l'initiation florale. Dans ces conditions, ces trois cultivars sont des plantes nyctipériodiques absolues. On peut étendre ce résultat aux premier et second sous-groupes du deuxième groupe des cultivars de la collection (fig. 21a). Par exemple, le cultivar malien 58-85 (du premier sous-groupe des cultivars du deuxième groupe), est, selon nous, une plante

nyctipériodique absolue. C'est bien l'avis de SÈNE et COMBES (1965) qui le classent parmi les plantes de "jours courts stricts", variétés tardives" qui ne fleurissent que sous des héméropériodes inférieures ou égales à 11 h 30. Quant aux cultivars du troisième sous-groupe, on peut les considérer aussi comme des plantes nyctipériodiques absolues mais dont les périodes critiques sont plus élevées que celles des premier et deuxième sous-groupes. Toutefois une vérification expérimentale s'avère nécessaire surtout dans le cas de ce troisième sous-groupe où nous sommes à la limite des plantes dont la durée du cycle végétatif varie avec la date du semis et de celles pour lesquelles elle reste invariable (fig. 21a).

Les plantes dont la durée du cycle végétatif reste constante en fonction de la date du semis (premier groupe) ne peuvent être classées du point de vue photopériodique tant qu'elles n'ont pas été soumises à une gamme étendue d'héméropériodes. Si nous pouvons prendre position sur le cas des cultivars Sokan et Sèwoué, nous ne pouvons encore rien dire sur les autres.

IV - Conclusion -

L'Erè (de Savè), le Nanwouikoun et le Gbogbodokoun qui, dans les champs dahoméens, ont manifesté une variation de la durée du cycle végétatif avec la date du semis paraissent, en milieu contrôlé, être des plantes nyctipériodiques absolues.

Le Sokan et le Sèwoué qui, dans les champs dahoméens, n'ont manifesté aucune variation sensible de la durée du cycle végétatif avec la date du semis, se sont confirmés, en milieu contrôlé, plantes photoapériodiques (plantes indifférentes).

Les expériences du Phytotron qui se sont déroulées à des températures constantes et contrôlées montrent bien que la variation de la longueur du cycle végétatif observée en champ au Dahomey n'est pas liée aux variations de température mais bien aux faibles fluctuations de la longueur du jour. On peut alors, dans un tel site, considérer la variation de la durée du cycle végétatif de la première à la deuxième saison de pluies comme un élément sérieux en faveur de l'appartenance à la catégorie des plantes nyctipériodiques et la constance de ce cycle comme un élément sérieux en faveur de l'appartenance à la catégorie des plantes indifférentes. Toutefois, la plante doit être soumise à une gamme étendue d'héméropériodes dans un milieu contrôlé avant de conclure.

Les plantes nyctipériodiques absolues qui, dans une écologie où la différence annuelle entre le jour le plus long et le jour le plus court est d'environ 3/4 d'heure seulement, fleurissent à une saison mais pas à l'autre, confirment l'hypothèse de BUNNING (1958) selon laquelle un bon nombre de plantes tropicales sont beaucoup plus sensibles au stimulus photopériodique que les plantes de latitudes plus élevées. Une étude plus précise d'un matériel végétal aussi sensible peut faciliter l'accès à certaines voies conduisant à des mécanismes encore peu élucidés de l'induction florale.

RESUME ET CONCLUSION GENERALE

Le but de ce travail était de tenter de préciser l'influence des conditions du milieu sur la croissance et le développement du niébé. Or le port et la floraison sont les conséquences et le reflet de la croissance et du développement d'une plante ; et c'est en étudiant ces derniers que nous avons essayé d'expliquer les premiers.

La discussion des observations et des expériences effectuées a été abordée au fur et à mesure, tout au long de ce mémoire. Il s'ensuit que :

1. Le niébé peut se présenter sous des formes multiples : chaque cultivar a un caractère propre et, de plus, ce caractère est soumis aux conditions du milieu. Le port peut ainsi être différent d'une part dans un même milieu et pour un même stade de développement, selon le cultivar considéré, d'autre part, pour un même cultivar, selon le milieu où il se développe.

2. Les conditions écologiques ont une influence très importante : elles peuvent modifier si profondément les caractères de la plante qu'un type de port se transforme en un autre type. Les facteurs eau et lumière ont été surtout envisagés.

Si dans un même milieu, tous les cultivars ne manifestent pas le même port, dans quelques conditions déterminées cependant, il y a convergence de tous les cultivars vers un même type de port : port érigé dans un milieu pauvre et port grimpant dans un milieu très favorable.

3. La réponse de la tige aux variations des conditions du milieu est plus intense que celle des rameaux.

Sous une même intensité lumineuse et pour un même temps de développement, la tige acquiert sa longueur maximale pour la plus courte durée d'éclairement (sous 9 heures d'un éclairement quotidien de 35000 lux), tandis que le nombre de rameaux n'atteint sa valeur maximale que pour une durée plus élevée (sous 12 heures environ de 35000 lux) et la longueur de ces mêmes rameaux n'est maximale que pour une durée encore plus élevée (sous plus

de 16 heures de 35000 lux).

Y aurait-il ainsi, lors de l'utilisation de l'énergie lumineuse,

- soit une exigence moindre de la tige,
- soit une dominance apicale avec compétition nutritive, conséquence d'une préséance de la tige sur les rameaux,
- soit les deux ?

4. Des données qualitatives et quantitatives ont permis d'établir les critères de distinction des différents types de port.

Nous avons retenu comme critères essentiels : la vitesse de croissance avec longueur finale des tiges et des rameaux et longueur de chaque entre-noeud, le géotropisme et le volubilisme.

Les formes variées sous lesquelles apparaît le niébé ont pu être alors classées : trois types de ports fondamentaux (les types érigé, rampant et grimpant) ont été reconnus et, entre eux, une gamme importante d'intermédiaires, selon l'homogénéité (ou non) des caractères soit le long d'un même axe, soit d'un axe à l'autre.

5. La vitesse de croissance est un caractère fondamental dans la constitution d'un type de port par une plante.

Elle entraîne des variations à la fois de la longueur de chaque entre-noeud et de la longueur finale des tiges et des rameaux. Elle est, de plus, très subordonnée aux conditions du milieu.

Si elle est faible, le type de port est érigé ; si elle est d'abord faible (formation d'une courbure) puis élevée, le type est rampant ; si elle est toujours très élevée, le type est grimpant.

Les entre-noeuds jeunes en voie de croissance sont de plus en plus courts au fur et à mesure qu'ils sont proches de l'apex. Comme tous les entre-noeuds parviennent à leur longueur définitive en un temps identique pour une même plante, ils sont d'autant plus longs que leur vitesse de croissance a été plus grande. Trois séries d'entre-noeuds adultes peuvent alors apparaître sur la tige.

Lorsque la vitesse de croissance est constante, les entre-noeuds sont égaux et forment une première série (0 à 12 entre-noeuds : nombre inférieur à 4 pour la plante grimpante, inférieur à 12 pour la plante érigée et supérieur à 12 pour la plante rampante).

Lorsque la vitesse de croissance s'élève d'une façon constante, les entre-noeuds sont de plus en plus longs et constituent une deuxième série

(7 à 8 entre-noeuds). La plante n'est jamais érigée mais soit rampante, soit grimpante, soit de type intermédiaire (n'importe quel type intermédiaire).

Lorsque la vitesse de croissance s'élève toujours d'une façon constante mais avec un accroissement plus faible, les entre-noeuds sont encore de plus en plus longs et composent une troisième série (à nombre variable d'entre-noeuds) qui correspond aux entre-noeuds qui s'enroulent autour d'un tuteur. La plante est toujours volubile (port grimpant ou intermédiaire à caractère grimpant). L'apparition du volubilisme nécessite au préalable une vitesse de croissance élevée, vitesse qui préside à la formation des entre-noeuds de la deuxième série ; de ce fait, la troisième série d'entre-noeuds est toujours précédée de la deuxième série qui peut alors être considérée comme une phase préparatoire au volubilisme.

Il faut ajouter, en outre, la présence possible, dans la première ou deuxième série d'entre-noeuds de certains entre-noeuds courts (régions des 3è, 6è et 20è entre-noeuds) correspondant à des phases physiologiques particulières. Ainsi, la faible élongation de la région du 3è entre-noeud d'une plante érigée ou d'une plante volubile semble liée à la maturité de floraison ; la région du 6è entre-noeud d'une plante rampante et celle du 20è entre-noeud d'une plante rampante-volubile sont des zones de courbures géotropiques : passage soit du géotropisme négatif au géotropisme positif (plante rampante), soit du géotropisme positif au géotropisme négatif (plante rampante devenant volubile).

On retrouve sur les rameaux les caractères de la 2è série d'entre-noeuds caulinaires (entre-noeuds de plus en plus longs) et certains entre-noeuds courts coïncidant avec des courbures géotropiques (région du 2è entre-noeud pour le rampant, région plus éloignée pour le rampant devenant volubile).

6. <u>Le volubilisme, c'est-à-dire le fait de grimper, est lié à un géotropisme négatif et le fait de ramper, à un géotropisme positif suivi d'un diagéotropisme</u>.

Le passage d'un géotropisme négatif à un géotropisme positif ou inversement d'un géotropisme positif à un géotropisme négatif nécessite un ralentissement de la vitesse de croissance accompagné d'une courbure tandis que le passage du géotropisme positif au diagéotropisme n'entraîne aucun ralentissement. Par conséquent, une plante grimpante ou érigée-grimpante ne présente aucune courbure ; une plante rampante porte une seule courbure et une plante rampante volubile deux courbures.

7. Sous l'effet des conditions du milieu, un type de port donné peut se transformer en un autre type, mais pas en n'importe quel autre.

Les modifications des caractères et par suite les transformations subies sont régies par un sens obligatoire et peuvent survenir soit au cours de la croissance d'une même plante soit sur un même cultivar selon le milieu où il se développe.

Ainsi, d'une part, une plante au préalable érigée peut devenir rampante ou grimpante ou rampante puis grimpante. Une plante au préalable rampante ne peut devenir que grimpante. Une plante au préalable grimpante, le reste toujours.

D'autre part, une plante à caractère érigé peut devenir grimpante. Une plante à caractère rampant peut devenir soit érigée soit grimpante. Une plante grimpante ne peut devenir qu'érigée.

8. Le rapport floraison et photopériodisme a été envisagé.

L'expérimentation a été entreprise en champ, sur 41 cultivars, à Sékou (Dahomey), à une latitude (6° 37' N) où le niébé n'avait pas encore été étudié. Le matériel est composé de cultivars importés dont trois seulement avaient déjà fait l'objet de recherches et de cultivars indigènes encore inconnus au point de vue photopériodique. Des essais de semis échelonnés nous ont conduit à répartir ces cultivars en deux groupes : l'un à durée de cycle végétatif invariable en fonction de la date de semis et l'autre à durée de cycle végétatif variable d'une date de semis à l'autre.

L'utilisation en France, au Phytotron, d'une lumière d'appoint de faible intensité nous a permis de séparer dans la longueur du jour, l'effet de l'héméropériode de celle de l'énergie lumineuse et d'affirmer que, pour le niébé, l'induction florale dépend de la photopériode. Parmi les cultivars ainsi étudiés, ceux dont la durée du cycle végétatif a été, en champ, invariable d'un semis à l'autre, se sont révélés plantes indifférentes ; par contre ceux dont la durée du cycle végétatif s'est modifiée d'un semis à l'autre, se sont montrées plantes de jours courts.

L'infime variation annuelle de la longueur du jour, de l'ordre d'une demi-heure, dans les zones géographiques où pousse le niébé, montre que cette plante est intéressante parce qu'elle réagit à une légère modification de l'héméropériode.

Par suite de sa grande sensibilité aux conditions du milieu, le niébé est un matériel de choix pour l'étude à la fois de la morphogenèse et du photopériodisme.

Si un certain nombre de faits ont été ainsi rassemblés, il reste encore bien des précisions à apporter. Le niébé demeure riche de promesses pour des recherches futures et nous souhaitons vivement essayer de résoudre tous les problèmes posés dans un proche avenir.

BIBLIOGRAPHIE

ALLARD (H.A.) and ZAUMEYER (W.J.). - 1944. Responses of beans (Phaseolus) and other legumes to length of day. Tech. Bull. U.S. Dep. Agric. 867, 1944, 24 pp.

ALLEN (E.W.). - 1894. Leguminous plants for green manuring and for feeding. Fmrs' Bull. U.S. Dep. Agric. 16, 1894, 23 pp.

ANNUAL REPORT on the Department of Agricultural Research (Ibadan - Nigeria) for the years : 1951-52 ; 1958-59 ; 1959-60 ; 1960-61 ; 1963-64 ; 1964-65.

ARNAL (C.). - 1953. Recherches sur la nutation des coléoptiles. I. Nutation et croissance. Ann. Univ. sarav. 2, 92, 105 (1953a).

BAILLAUD (L.). - 1957. Recherches sur les mouvements spontanés des plantes grimpantes. Thèse Sci. Univ. de Besançon.

BAILLAUD (L.). - 1962. Mouvements autonomes des tiges, vrilles et autres organes à l'exception des organes volubiles et des feuilles. Encyclopedia of plant physiology edited by W. RUHLAND, vol. XVII, part 2, pages : 562-715.

BARANETZKI (J.). - 1883. Die Kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mem. Acad. Sci. St Petersbourg ser 7, 31 (8), p. 1-73.

BARNOLA (P.). - 1970. Recherches sur le déterminisme de la basitonie dans le genre Rubus. Thèse de 3è cycle. Univ. de Clermont-Ferrand.

BEST (R.). - 1960. Some aspects of photoperiodism in rice (Oryza sativa L.) Thesis Doct. Agr. Sci. Wageningen, 1961, 87 pp. Amsterdam, London, New-York, Princeton : Elsevier Publ. Co.

BOUILLENNE (R.). - 1965. Importance de l'évolution du facteur eau dans la mise à fleurs chez certaines espèces végétales. Travaux dédiés à Lucien Plantefol pages 125-146.

BOYER (N.). - 1972. Les mécanismes de l'organisation de la croissance des plantes à vrilles. Thèse Sci. Univ. Clermont-Ferrand.

BRULFERT (J.). - 1965. Etude expérimentale du développement végétatif et floral chez Anagallis arvensis L. - Formation de fleurs prolifères, chez cette même espèce. Thèse Docteur-Ingénieur Paris.

BÜNNING (E.). - 1948. Studien über Photoperiodizitaet in den Tropen, in Vernalisation and Photoperiodism (eds. Murneek, A.E. and Whyte, R.O.) Watham, Massachusetts, 161-164.

de CANDOLLE (C.). - 1877. Observations sur l'enroulement des vrilles. Arch. de Sci. phys. et nat. Nouv. Pér., 58, 5-17 (1877).

CHAMPAGNAT (P.). - 1969. Précis de Biologie végétale. Tome III. Croissance-Morphogenèse, p. 229-236 - Masson Ed.

CHAMPAGNAT (P.). - 1970. Communication personnelle.

CHEVALIER (A.). - 1944. Le dolique de Chine en Afrique. Rev. Bot. appl. Agr. trop. 24, 1944 : 128-152.

CHOUARD (P.). - 1960. Les causes et les mécanismes de la floraison (et principalement le photopériodisme). Notes prises au cours de Monsieur le Professeur CHOUARD. Ass. Corp. des Etudiants de la Faculté des Sciences de Paris.

CLAIRE (A.). - 1970. Recherches sur le mouvement révolutif, la croissance et la torsion homodrome des tiges volubiles chez l'Ipomoea purpurea. Mise en évidence de quelques mécanismes physiologiques. Thèse Sci. Clermont-Ferrand.

COBLEY (L.S.). - 1963. An introduction to the botany of tropical crops. Longmans, Green and Co. Ltd., London.

COURTOT (Y.). - 1965. Recherches sur la morphologie, l'anatomie, la croissance et les mouvements révolutifs de deux liliacées : Bulbine annua et Asparagus medeoloides. Thèse Sci. Univ. Besançon.

DAGBA (E.). - 1969. Le niébé : les premiers résultats de la saison 1969-1. Rapport ORSTOM.

DAGNELIE (P.). - 1970. Théorie et Méthodes statistiques. Vol. II - Gembloux-Duculot - Presses Agronomiques de Gembloux.

DARWIN (C.). - 1877. Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes. Trad. R. Gordon, VIII + 271 p., Paris : Reinwald (1877).

DARWIN (C.) et DARWIN (F.). - 1882. La faculté motrice dans les plantes (trad. par L. Heckel de "The power of movement in plants, London 1880) XXVI + 599 p. Paris : Reinwald (1882).

DUTROCHET (R.). - 1837. Coup d'oeil général sur les mouvements des végétaux, examen du mécanisme des modes élémentaires de mouvement par incurvation et par torsion ; n° 9, pp. 442-468 des Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, t. 4, Paris : Baillière (1837).

EBONG (U.U.). - 1969. Communication personnelle.

EZEDINMA (F.O.C.). - 1963. Some effects of environment on the performance of cowpeas in Southern Nigeria. Proceedings of the first nigerian grain legume conference Zamaru-Zaria, déc. 1963, p. 30-35.

EZEDINMA (F.O.C.). - 1966. Some observations on the effect of time of planting on the cowpea (Vigna unguiculata (L.) Walp) in Southern Nigeria. Trop. Agriculture, Trin. vol. 43, n° 1, janv. 1966.

EZEDINMA (F.O.C.). - 1967. Seasonal variations in the growth of cowpea (Vigna unguiculata (L.) Walp) seedlings in the humid tropical environment of Southern Nigeria. J.W. Afr. Sci. Ass. 12, 45-9.

FAULKNER (O.T.) and MACKIE (W.). - 1933. West african agriculture. London : Cambridge University Press, p. 152.

FRANCK (A.B.). - 1868. Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzentheile. Bot. Ztg. 26, 873.

GARNER (W.W.) and ALLARD (H.A.). - 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. Agric. Res. 18, 1920 : 553-606.

GARNER (W.W.) and ALLARD (H.A.). - 1923. Further studies in photoperiodism, the response of the plants to relative length of day and night. J. Agric. Res. 23, 1923 : 871-920.

GOWAN (F.A.). - 1963. Manipulation of the photoperiod to introduce flowering in Vigna sinensis. Proceedings of the first nigerian grain legume conference Zamaru-Zaria, dec. 1963, p. 97-100.

GRADMANN (H.). - 1921. Die Ueberkrümmungsbewegungen der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., 60, 411-457 (1921).

GROOM (P.). - 1909. Longitudinal symmetry in Phanerogamia Phil. Trans. r. Soc. London, 200, sér. B, 57-115.

HAWKER (L.E.). - 1933. The effect of temperature on the geotropism of seedlings of Lathyrus odoratus. Ann. Bot., 47, 503-515.

HEGWOOD (D.A.) and HAMMETT (H.L.). - 1961. The effect of photoperiod upon the vegetative and reproductive phases of the southern pea (Vigna sinensis). Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 78, 1961 : 385-392.

HUGON (E.). - 1967. Recherches sur le déterminisme de la ramification et des corrélations entre bourgeons chez le pois chiche (Cicer arietinum L.). Thèse Sci. Clermont-Ferrand.

HUTCHINSON (J.) and DALZIEL (J.M.). - 1958. Flora of West Tropical Africa, vol. 1, part 2. Crown Agents for Overseas Government, London.

IRVINE (F.R.). - 1953. A textbook of West African agriculture, soils and crops. 1953, p. 260. Oxford Univ. Press.

JACQUES (R.). - 1968. Action de la lumière par l'intermédiaire du phytochrome sur la germination, la croissance et le développement de Chenopodium polyspermum L. Physiol. vég. 1968, 6 (2), 137-164.

JUNGES (W.). - 1957. Die jährliche Niederschlagsverteilüng als entscheidender Faktor bei der photoperiodischen Anpassung der Pflanzen, Gartenbauwiss, Aus den Institut für Gartenbau Dresden-Pilnitz der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, 1957, 22, 527-540.

JUNGES (W.). - 1961-1962. Klima und photoperiodismus in den Mannigfaltigkeits und Entstehungszentren der Kulturpflanzen, Symposium 24-26 juil. 1961, Institut für Pflanzenzüchtung Gross Lussevitz der Deutschen Akademia der Landwirstscharftswissenschaften zu Berlin, 1962, 21-29.

JUNGES (W.). - 1970. Die geographische Verteilung der photoperiodischen Reaktions typen und ihr Ursprung, Biologische Rundschau, 1970, 8, 232-237.

LAMPSIDIS (E.). - 1960. Croissance des entre-noeuds et des vrilles du Vitis vinifera L. et problèmes auxiniques. Thèse Sci. Lausanne. Bull. Soc. Bot. suisse 1961, tome 71, p. 57-106.

LEWIS (H.) and WENT (F.W.). - 1945. Plant growth under controlled conditions. IV. Response of California annuals to photoperiod and temperature. Amer. J. Bot. 32, 1945 : 1-12.

LIDFORSS (B.). - 1903. Über den Geotropismus uniger Fruhjahrspflanzen. Jahrb. Wiss. Bot. 48, 343.

LIGON (L.L.). - 1958. Characteristics of cowpea varieties (Vigna sinensis). Bull. Okla. agric. Exp. Sta. B. 518, 1958, 47 pp.

LISON (L.). - 1958. Statistiques appliquées à la Biologie expérimentale. Paris. Gauthier Villars.

LORZ (A.P.). - 1955. Production of southern peas in Florida. I. Cultural practices and varieties. Bull. Flo. agric. Exp. Sta. 557, 1955 : 1-11.

MARSAUD (P.), COURTOT (Y.) et BAILLAUD (L.). - 1965. La croissance et les mouvements révolutifs du Haricot d'Espagne, Phaseolus multiflorus. Ann. Univ. Clermont-Ferrand, 26, p. 149-173.

MATHON (C.C.) et STROUN (M.). - 1961. A propos d'un cas d'ambiphotopériodisme : Setaria verticillata Beauv. In : Progress in Photobiology (B.C. Christensen and B. Buckmann, eds) 1961 : 381-383. Amsterdam, London, New-York, Princeton : Elsevier Publ. Co.

MATHON (C.C.). - 1973. Contribution à l'étude des relations entre la répartition géographique des plantes supérieures et les exigences thermo et photopériodiques de leur développement. Thèse Sci. Clermont-Ferrand.

MELIN (D.). - 1964. Observations sur la morphologie des différents rameaux de Periploca graeca L. Ann. Sci. de l'Univ. de Besançon, 2è série, Botanique, fasc. 20, p. 67-70.

MELIN (D.). - 1964. Contribution à l'étude de la croissance pour les trois types de rameaux de Periploca graeca L. Ann. Sci. de l'Univ. de Besançon, 2è série, Botanique, fasc. 20, p. 71-81.

MELIN (D.). 1967. Etude comparée de la morphologie et de la croissance de jeunes plants de Periploca graeca L. cultivés en serre ou en conditions uniformes. Effets de différents éclairements. Ann. Sci. de l'Univ. de Besançon, 3è série, Botanique, fasc. 4, p. 45-52.

MELIN (D.) et BRULPORT (C.). - 1967. Réactions de Humulus Lupulus L. à une application d'acide 2,4 dichlorophenoxy-acétique - I. Modifications morphologiques et variations de la croissance. Ann. Sci. de l'Univ. de Besançon, 3è série, Botanique, fasc. 4, p. 53-61.

MELIN (D.). - 1973. Analyse du déterminisme du port volubile chez une espèce à rameaux polymorphes, Periploca graeca L. Thèse Sci. Besançon.

MILLET (B.). - 1970. Analyse des rythmes de croissance de la fève (Vicia faba L.). Thèse Sci. Besançon.

MOHL (H.). - 1827. Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, eine gekrönte Preisschrift. VIII + 152 p. Tübingen : Laupp.

MOOERS (C.C.). - 1908. The soybean : a comparison with the cowpea. Bull. Tenn. agric. Exp. Sta. 82, 1908.

MORICE (E.) et CHARTIER (F.). - 1954. Méthode statistique. Deuxième partie : analyse statistique. Paris-Imprimerie Nationale.

MORSE (W.J.). - 1924. Cowpeas : culture and varieties. Fmrs'Bull. U.S. Dep. Agric. 1148, 1924, 26 pp.

MURNEEK (A.E.). - 1948. History of research in Photoperiodism, in Vernalization and Photoperiodism a symposium by A.E. MURNEEK and R.O. WHYTE, Chronica botanica, Waltham, Mass., U.S.A., 1948, 39-61.

NIELSEN (H.T.). - 1908. Cowpeas. Fmrs'Bull. U.S. Dep. Agric. 318, 1908, 28 pp.

NJOKU (E.). - 1958. The photoperiodic response of some Nigerian plants. J.W. Afr. Sci. Ass. 4, 99-111.

NJOKU (E.). - 1959. An analysis of plant growth in some West African species. I. Growth in full daylight. J. W. Afr. Sci. Ass. 5, 37-56.

NOLL (F.). - 1901. Neue Versuche über das Winden der Pflanzen Sitzungsber. der niederrhein Ges. f. Natur. u. Heilkunde zu Bonn. 2, Hälfte, A, 92-100.

NORTON (J.D.). - 1961. Inheritance of growth and flowering response in the southern Pea, Vigna sinensis. Louisiana State University, Ph. D. Thesis, 1961, Biology-Genetics.

OJEHOMON (O.O.). - 1967. Preliminary greenhouse studies of some of the effects of daylenght on the morphology and development of three varieties of cowpea (Vigna sp.). Memorandum n° 84.

OJEHOMON (O.O.). - 1968. The development of the Inflorescence and Extra-Floral Nectaries of Vigna unguiculata (L.) Walp. J. W. Afr. Sci. Ass. vol. 13, n° 1, fév. 1968, p. 93-110.

OJEHOMON (O.O.). - 1968. Flowering, Fruit Production and Abscission in Cowpea, Vigna unguiculata (L.) Walp. J. W. Afr. Sci. Ass., vol. 13, n° 2, oct. 1968, p. 227-234.

OJEHOMON (O.O.). - 1970. A comparison of the vegetative growth, development and seed yield of three varieties of cowpea, Vigna unguiculata (L.) Walp. J. Agric. Sci., Camb. (1970), 74, 363-374.

OJOMO (O.A.). - 1968. The induction of flowering in varieties of cowpeas (Vigna unguiculata (L.) Walp) indigenous to Southern Nigeria and its effects on some yield components. Research Memorandum n° 51.

OJURONGBE (E.O.). - 1965. Ecological factors in relation to the cultivation of grain legumes. Manipulation of the Photoperiod to introduce flowering in Vigna sinensis in the Western Region of Nigeria. First FAO Technical meeting on improvement of vegetable and grain legume production in Africa. Dakar (Sénégal) 18-24 january 1965.

PALM (L.H.). - 1827. Ueber das Winden der Pflanzen, eine botanischphysiologische Abhandlung, welche von der medicinischen Facultät der Universität Tübingen im Jahr 1826 als Preisschrift gekrönt wurde. VIII + 104 p., Stuttgart : Löflund (1827).

PFIRSCH (E.). - 1962. Recherches sur le conditionnement plagiotropique chez quelques plantes à stolons. Thèse Sci. Strasbourg.

PILET (E.) et BAILLAUD (L.). - 1957. Activité des auxines-oxydases et circumnutation des tiges du Phaseolus multiflorus. C.R. Acad. Sci., 244, 1530-1531 (1957).

PILET (E.). - 1972. Géoperception et géoréaction racinaires. Physiol. vég., 1972, 10 (2), 347-367.

PIPER (C.V.). - 1912. Agricultural varieties of the cowpea and immediately related species. Bull. U.S. Dep. Agric., 229, 1912, 160 pp.

PIPER (C.V.). - 1927. Forage plants and their culture (revised edition) 1927 : 549-570. New-York : The Mac Millan Co.

QUATERLY Research Bulletin n° 16 (july 1966), n° 17 (dec. 1966) and n° 18 (march 1967) : Federal Department of Agricultural Research Ibadan.

RAMALEY (F.). - 1934. Influence of supplementel light on blooming, Bot. Gaz., 1934, 96, 165-175.

ROSS (H.). - 1943. Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken Epilobiumsbastarden und die physiologischgenetische Ursache der reziproken Unterschiede. II. Über das photoperiodische Vernalten von Epilobium hirsutum, dem Typus einer Pflanze mit winterlicher Rosettenbildung. Planta, 32, 447.

SÈNE (D.). - 1965. Détermination du taux d'allogamie du niébé (Vigna sinensis Savi) au C.R.A. de Bambey. Pr. réun. tech. FAO amél. product. légumes et légumineuses à graines en Afrique).

SÈNE (D.) et COMBES (D.). - 1965. Réactions photopériodiques chez quelques variétés de niébé (Vigna sinensis Savi). Déterminisme génétique de la précocité. Première réun. tech. FAO sur l'amélior. product. légumes et légumineuses à graines en Afrique .

SÈNE (D.). - 1971. L'amélioration du niébé (Vigna unguiculata) au C.N.R.A. de Bambey de 1959 à 1969. Agron. tropicale, vol. XXVI, n° 10, p. 1031-1065.

STANTON (W.R.). - 1961. Unpublished report of research progress. Inst. Agric. Res., Samaru-Zaria, Nigeria.

STEELE (W.M.). - 1972. Cowpeas in Nigeria. Ph. D. Thesis-Reading University, England.

TEWARI (G.P.). 1965. Effects of planting dates on flowering and yields of cowpeas in Nigeria. Experimental Agriculture, vol. I, n° 4, oct. 1965, pp. 253-256.

TOURNOIS (J.). - 1912. Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre. C.R. Acad. Sci. 155, 297-300.

TROLL (W.). - 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, Teil 1, 955 p. Berlin : Borntraeger.

TRONCHET (A.). - 1954. Caractéristiques comparées de la croissance et du mouvement révolutif des tiges volubiles ; intervention éventuelle d'un mécanisme hormonal. 8è congrès intern. Bot., Paris 1954 et commun. parvenues avant le congrès, section II, 163-164 (1954).

VERDCOURT (B.). - 1970. Studies on the Leguminoseae-Papilionoideae for the "Flora of East Tropical Africa IV" Kew Bull., 24, 507-569.

VOCHTING (H.). - 1898. Über den Einfluss niederer Temperaturen auf die Sprossrichtung. Ber.Deutsch. Bot. Ges. 16, 37.

VOROCHILOV (V.N.). - 1955. La durée du jour comme facteur de formation de nouvelles espèces. Bull. Jard. Bot. principal Acad. Sci. U.R.S.S. 1955, 85-95 (en russe).

WENT (F.W.). - 1957. Experimental control of plant growth, 343 p. ; Chronica Botanica, Waltham (Mass.), 1957.

WIENK (J.F.). - 1963. "Photoperiodic effects in Vigna unguiculata (L.) Walp", Meded. LandbHogesch, 63 (3). Wageningen, Nederland.

ZEEVAART (J.A.D.). - 1958. Flower formation as studied by grafting. Meded. LandbHogesch., Wageningen 58 (3), 1958 : 1-88.