

# MODÈLES MATHÉMATIQUES DE STRUCTURES CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

P. FRANQUIN \*

- I. - Principes de structure et production de nombre.
- II. - Relations de structure.
- III. - Dynamique de la structure.

## I. PRINCIPES DE STRUCTURE ET PRODUCTION DE NOMBRE \*\*

L'observation. L'interprétation. La formulation.

### RÉSUMÉ

*Chez trois espèces aussi différentes que l'arachide (légumineuse), le colonnier (malvacée) et le riz (graminée), mais toutes trois à feuillage alterné et pourvues de deux hélices foliaires, les nœuds de la plante composent deux ensembles théoriquement infinis disjoints (mais équivalents), chacun étant lié au système constitué, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des hélices foliaires.*

*Chacun de ces ensembles est lui-même composé d'un nombre égal de sous-ensembles de nœuds « homologues », ainsi désignés parce que synchrones et/ou équidistants du premier nœud de la plante (en même situation physiologique).*

*Ces sous-ensembles, formés alternativement d'un ensemble à l'autre, sont en nombre égal au total, à une constante près, à celui des nœuds de la tige séminale.*

---

\* S.S.C. de l'O.R.S.T.O.M., 70-74, route d'Aulnay, 93-Bondy (France).

\*\* Les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> parties paraîtront dans une publication ultérieure.

*Ou encore, mais de façon plus théorique: chacun des ensembles de nœuds est lié au système organisé constitué par l'ensemble des centres générateurs de feuilles attachés au système constitué lui-même, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des hélices.*

*Les centres d'un même ensemble fonctionnent en synchronisme, les deux ensembles fonctionnant d'autre part en alternance, engendrant à chaque fois chacun un nouveau sous-ensemble de nœuds homologues.*

*Par ailleurs, la plante construit fondamentalement sa structure sur le modèle d'un triangle de Pascal, les séquences horizontales de ce triangle correspondant aux sous-ensembles de nœuds homologues et les séquences verticales aux sous-ensembles d'ordre de ramification. Les intersections de ces sous-ensembles horizontaux et verticaux donnent les effectifs de nœuds homologues produits à tout instant par la plante dans chaque ordre de ramification.*

*La connaissance des accroissements du nombre de sous-ensembles et du nombre de nœuds de chaque sous-ensemble, compte tenu des déviations spécifiques par rapport au triangle de Pascal, permet de proposer, dans le cas de chaque espèce, des « relations de structure » géométriques et algébriques, modèles mathématiques de la production « de nombre » des organes de la plante.*

#### ABSTRACT

*In three species as different as groundnut (Leguminous plant), cotton plant (Malvaceae) and rice (Graminaceae), but all three with alternate foliage and two foliar spirals, the nodes of the plant form two theoretically infinite and disjointed (but equivalent) sets, each being related to the system constituted, order by order of branching, by one of the foliar spirals.*

*Each of these sets is, itself, composed of an equal number of sub-sets of "homologous" nodes, so called because they are synchronous and/or equidistant from the first node of the plant (in the same physiological position).*

*These sub-sets, alternatively formed from one set to the other, are in equal number, upon the whole, short of one constant, to that of the nodes of the seminal stem.*

*Or otherwise, but more theoretically; each group of nodes is related to the organized system constituted by the set of the generating leaves centers attached to the system constituted, order by order of branching, by one of the foliar spirals. The centers of a same set function simultaneously, the two sets functioning alternately, each one developing each time a new sub-set of homologous nodes.*

*On another side, the plant basically makes up its structure on the pattern of a Pascal triangle, the horizontal sequences of this triangle corresponding with the sub-sets of homologous nodes and the vertical sequences with the sub-sets by order of branching. The intersections of these horizontal and vertical sub-sets give the number of homologous nodes produced at any time by the plant in each order of branching.*

*Knowledge of the increases of the number of sub-sets and of the number of nodes of each sub-set, specific deviation in comparison to the Pascal triangle accounted for, makes it possible to propose, in the case of each species, geometric and algebraic "structure relationships", mathematical models of the "number" production of the plant organs.*

## INTRODUCTION

Les définitions du concept de « structure » font très généralement appel aux notions de tout ou ensemble, de partie ou élément, de rapport, relations ou organisation.

Ainsi, dans le Larousse (2 vol.), « Manière dont les parties d'un tout sont agencées entre elles ». Et, d'après le petit Robert : à partir des <sup>xvi</sup><sup>e</sup> et <sup>xvii</sup><sup>e</sup> siècles, « Manière dont un ensemble concret, spatial, est envisagé dans ses parties, son organisation », en parlant notamment des organismes vivants (structure cellulaire, structure histologique) ; à dater du <sup>xix</sup><sup>e</sup> siècle, « Disposition des parties d'un ensemble abstrait, d'un phénomène ou d'un système complexe, généralement envisagé comme caractéristique de cet ensemble et durable », ou encore, « Organisation complexe envisagée dans ses éléments essentiels » ; au <sup>xx</sup><sup>e</sup> siècle, « Ensemble organisé de rapports ». Récemment, pour le philosophe LALANDE (*Vocabulaire technique et critique de la philosophie*, 1923), une structure est un ensemble ou système formé de phénomènes solidaires, tels que « chacun dépend des autres et ne peut être ce qu'il est que dans et par sa relation avec eux ».

Actuellement, et comme s'il résumait l'essentiel de ces définitions, l'hebdomadaire *0.1.Informatique* écrit simplement : « Structure : relations entre les éléments d'un ensemble ».

Il y a structure à tout niveau d'organisation de la plante : moléculaire, nucléaire, cellulaire, pour l'échelle microscopique ; puis aux niveaux de l'organe, du groupe d'organes, de la plante entière, le niveau tissulaire faisant la transition. On se fixe ici de ne considérer d'abord que l'échelle macroscopique.

Bien que ces structures ne soient pas indépendantes, chacune d'elles constituant une sous-structure de celle de niveau immédiatement supérieur, on peut se proposer de les étudier, pour commencer, isolément. On considèrera par exemple la plante entière dans son système aérien, en recherchant comment se compose l'ensemble des organes qui la constituent. Toutes sortes d'ensembles peuvent alors être imaginés, mais ceux qui ont une signification et ne prêtent pas à équivoque ne sont pas tellement nombreux. Dire, par exemple, que la plante comporte deux ensembles d'organes, végétatifs et reproducteurs respectivement, peut n'être pas sans ambiguïté, la frontière des deux appareils n'étant pas toujours bien nette, mais la proposition s'améliore si la nature des organes rentrant dans chacun des ensembles se trouve précisée relativement à un objectif déterminé, comme on le verra ultérieurement.

Le système aérien peut être envisagé comme un ensemble de branches ou rameaux qui se classent, selon l'ordre de ramification, en sous-ensembles :  $r$ ,  $r + 1$ ,  $r + 2$ ..., dont chacun peut comporter des éléments végétatifs et des éléments reproducteurs. Ce même ensemble pourra, par ailleurs, être vu comme réparti selon les modalités de croissance : orthotrope ou plagiotrope, monopodiale ou sympodiale, etc. Chaque branche est un ensemble d'entre-nœuds, nœuds, feuilles, bourgeons axillaires... ou encore un ensemble de segments foliaires qui se rangent le long de plusieurs hélices, tous ces ensembles étant structurés entre eux comme en eux-mêmes.

Entre-nœuds, nœuds (auxquels, si l'on veut, on n'attribuera pas de réalité), feuilles, bourgeons axillaires constituent autant d'ensembles distincts quant à la nature, la forme, la fonction... de leurs éléments, mais souvent de même effectif (à correspondance biunivoque, un nœud donné, par exemple, pris dans l'ensemble  $N$ , correspondant à un et

un seul entre-nœud particulier de l'ensemble E, à une et une seule feuille de l'ensemble F, etc. et réciproquement). Si alors on fait *abstraction* de la nature, la forme, la fonction... de ces divers organes pour donner à ceux qui se correspondent (c'est-à-dire à un entre-nœud, une feuille, un bourgeon axillaire groupés pour définir un nœud) un même numéro d'ordre, on n'aura plus en réalité qu'un seul et même ensemble, ce qui fait bien apparaître le caractère éminemment *abstrait* — et donc mathématisable — de la notion de structure.

Ces numéros d'ordre pourront être pris comme la suite des entiers à mesure de l'apparition des éléments de l'ensemble soit dans le temps soit dans l'espace : l'ensemble, en principe infini, se trouvera alors structuré par rapport au temps et/ou à l'espace, ses éléments n'étant plus que la suite des entiers. De la connaissance de la *structure* selon certains *principes* dérivera donc celle du *nombre*, relativement au temps, à l'espace, variables que l'on pourra même pondérer par la température ou l'éclairement par exemple. De là le titre de cette première partie.

La production de nombre des organes, liée dans une certaine mesure à la production de masse (matière sèche), s'en distingue par son mécanisme fondamental qui la fait résulter *directement* de la *multiplication* cellulaire, les entre-nœuds étant déjà différenciés dans l'apex des tiges, tandis que la production de masse résulte aussi du grandissement. Sur cette même opposition doit être fondée la distinction de la *structure*, phénomène de relations, et de l'*architecture* qui intègre la structure avec l'importance et la forme des masses. On ne dirait pas de plants de riz et d'arachide qu'ils ont même architecture : on verra cependant qu'ils ont même structure fondamentale.

Du fait qu'elle résulte directement de la multiplication cellulaire, la production de nombre se rattache par ailleurs étroitement à la question des rythmes biologiques, un même enchaînement liant la rythmicité ou périodicité de production des cellules — et même vraisemblablement celle des mécanismes physico-chimiques du métabolisme au sein des cellules — à la rythmicité de production des organes, lesquels sont toujours les mêmes, indéfiniment répétés, en conditions de croissance purement végétative.

La production de nombre est aussi, comme on en verra des exemples, liée aux phénomènes d'inhibition, laquelle devrait pouvoir être exprimée, relativement à un modèle théorique, en termes de déficit.

Les données utilisées dans cette étude ont été, pour la très grande majorité, puisées dans la littérature, l'auteur n'ayant guère procédé qu'à des observations complémentaires et à des vérifications sur le végétal. Toutes les données rencontrées et susceptibles de l'être n'ont cependant pas été utilisées, mais seulement les plus fines pour l'investigation fondamentale, sur le cotonnier et le riz. Sur la base des résultats de cette investigation, bien des observations publiées pourraient être maintenant interprétées — comme il a été fait ici pour l'arachide — qui l'ont été par leurs auteurs dans une autre perspective.

## L'OBSERVATION

### Le cotonnier.

L'essentiel de la structure d'un cotonnier annuel cultivé peut être schématisé, en projection sur un plan vertical, comme dans la figure 1 (FRANQUIN, 1952) : les rameaux fructifères horizontaux ( $r + 1$ ) qui se succèdent, de bas en haut, à partir d'un nœud de rang bien défini (chez une variété pure) de la tige séminale végétative ( $r$ ) dont les

nœuds inférieurs portent des axes végétatifs subverticaux ( $r + 1$ ), sont représentés alternativement à droite et à gauche de cet axe principal ( $r$ ) ; puis les boutons floraux formés sur les rameaux fructifères, à raison d'un seul par nœud et par feuille, sont marqués de façon à superposer ceux de même rang. Ce schéma vaut aussi pour les rameaux fructifères ( $r + 2$ ) issus des axes végétatifs ( $r + 1$ ) non représentés sur la figure 1.

On a observé (FRANQUIN, 1952), sur 300 cotonniers des deux espèces tétraploïdes, *Gossypium hirsutum* et *G. barbadense*, suivis journellement au moyen de graphiques représentant chacun d'eux, qu'en conditions de croissance active l'ordre de formation des boutons floraux sur l'ensemble des rameaux fructifères issus d'un axe végétatif est celui qui se trouve désigné par la numérotation du schéma de la figure 1 : les boutons floraux portant le même numéro d'ordre, et qu'on a reliés par une même droite oblique, sont formés simultanément, tout bouton l'étant en même temps que celui, de rang immédiatement supérieur, situé deux rameaux plus bas (donc du même côté de l'axe principal).

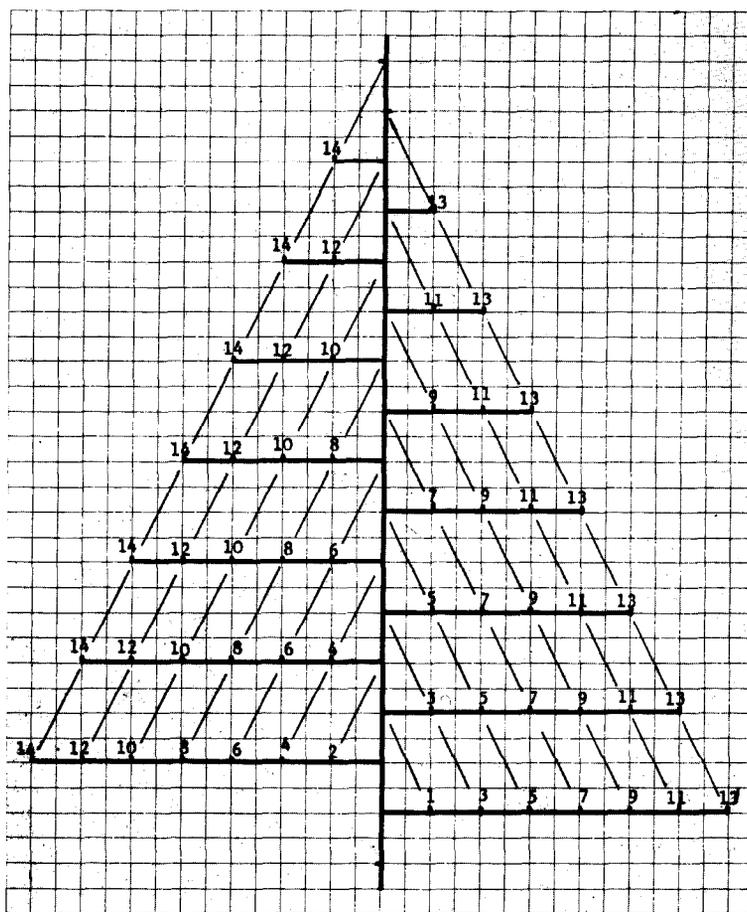


Fig. 1. — Diagramme de structure du cotonnier. Les boutons floraux sont portés par les rameaux fructifères horizontaux ( $r + 1$ ) latéraux à l'axe végétatif séminal vertical ( $r$ ). Ceux de ces boutons qu'on a reliés par une même droite oblique et affectés du même numéro d'ordre éclosent en principe *simultanément*. Les nœuds dont ils sont issus sont « synchrones », de deux en deux rameaux, pairs ou impairs.

Cette proposition, pratiquement impossible à vérifier directement sur un aussi grand nombre de plantes, car il est difficile de préciser à un jour près l'instant d'émission d'un bouton, est rendue quasi certaine par cette constatation, aisée au contraire : l'éclosion en fleur de deux boutons dont les positions relatives sont celles définies ci-dessus est à peu près synchrones, l'écart étant rarement de plus de deux jours, en conditions de végétation active, sur les 30 à 40 (suivant température) nécessaires à une ébauche de bouton pour évoluer en fleur. En fait, ainsi qu'on le verra plus loin, sur une même

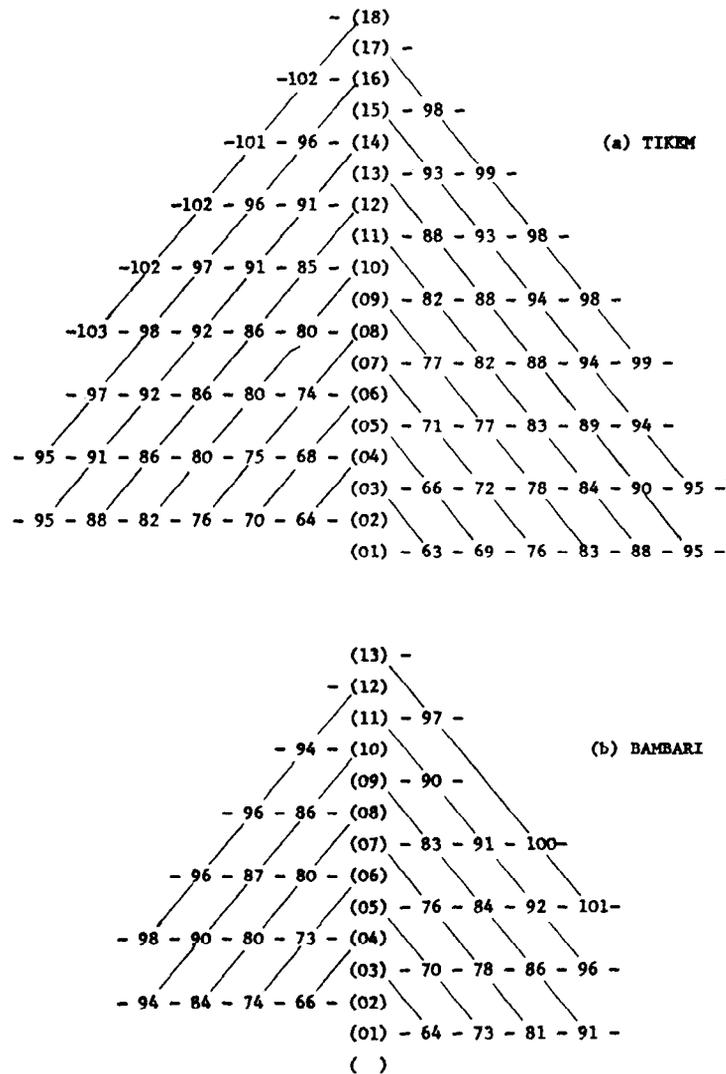


Fig. 2.

Fig. 2, 3 et 4. — Diagrammes chronologiques de structure du cotonnier concrétisant le diagramme de la figure 1 : les nombres inscrits aux emplacements des nœuds sont les temps à l'éclosion des boutons floraux, comptés depuis la date du semis, à Tikem (croissance active) et à Bambari (croissance plus lente). Le synchronisme des éclosions au long des obliques n'est pas strict mais bien meilleur dans le cas de croissance active. Les nombres entre parenthèses sur l'axe vertical désignent le rang, pair ou impair, des rameaux latéraux fructifères.

oblique une éclosion succède plus ou moins rapidement à celle de niveau immédiatement plus élevé.

Ces observations sont bien illustrées par les diagrammes des figures 2, 3 et 4 obtenus en disposant suivant le modèle de la figure 1 les valeurs des temps moyens, comptés du semis à l'éclosion de la fleur, publiés (1953) par BOULANGER et GUTKNECHT (Institut de Recherches du Coton). Ces données concernent trois variétés de *G. hirsutum* cultivées à Tikem (9° 49' N, au Tchad) et à Bambari (5° 06' N, en R.C.A.), en conditions climatiques caractérisées notamment par une importante différence de température moyenne, de l'ordre de 2 °C durant la période de végétation, d'où il résulte qu'au 100<sup>e</sup> jour depuis le semis, on ne compte que 30 fleurs environ à Bambari contre 65 à Tikem. Dans les

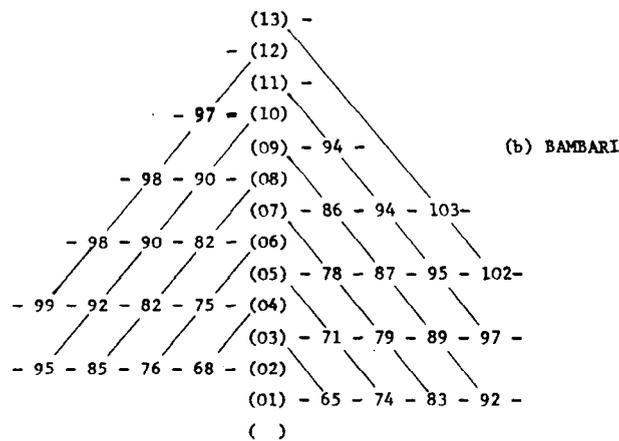
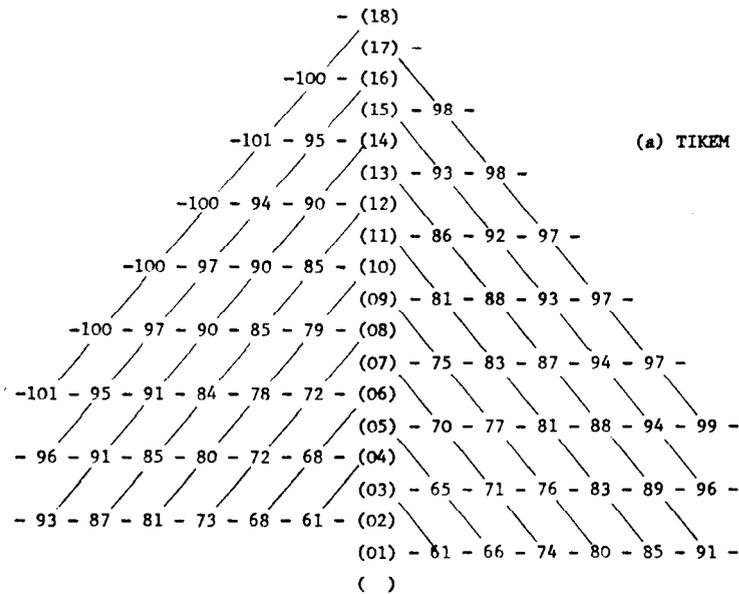


Fig. 3.

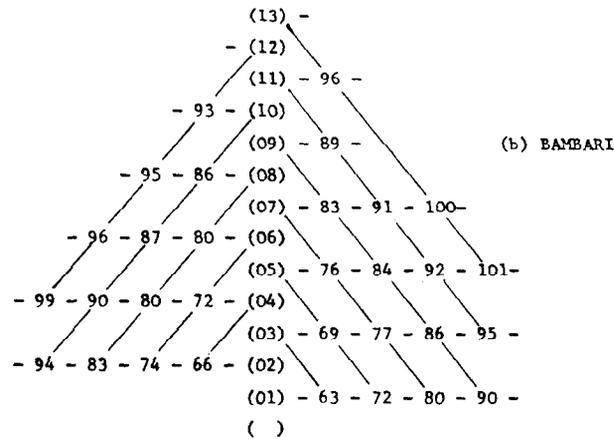
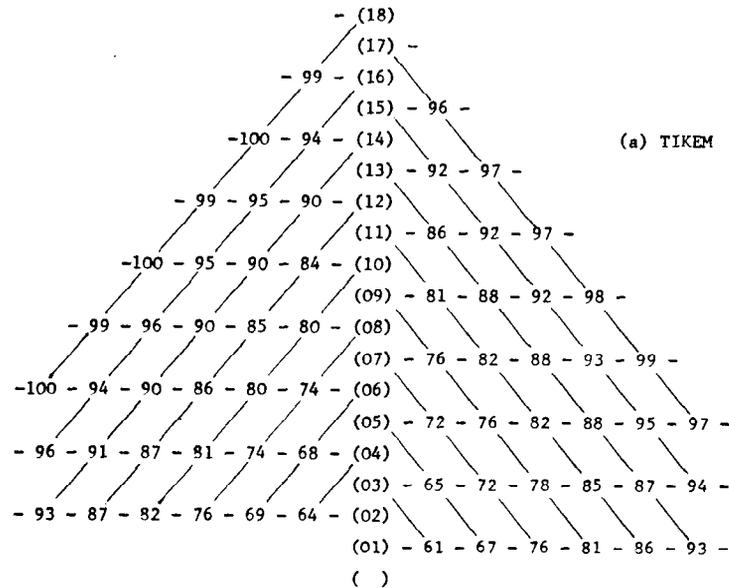


Fig. 4.

deux cas, sur les obliques des diagrammes 2a, 3a et 4a (Tikem, croissance active) et surtout sur celles des diagrammes 2b, 3b et 4b (Bambari, croissance plus lente), les éclosions de fleurs ne sont pas vraiment synchrones mais se succèdent plus ou moins rapidement.

Une part des écarts  $\Delta t$  entre deux éclosions successives est de caractère fortuit : rares ne sont pas en effet les cas où une fleur à l'aval est éclose plus tôt qu'une fleur à l'amont sur une même oblique. On peut essayer de séparer cet effet fortuit de la tendance systématique à la succession en analysant la distribution des écarts algébriques  $\Delta t$  relevés sur toutes les obliques des trois variétés. Si ces écarts n'étaient que fortuits,



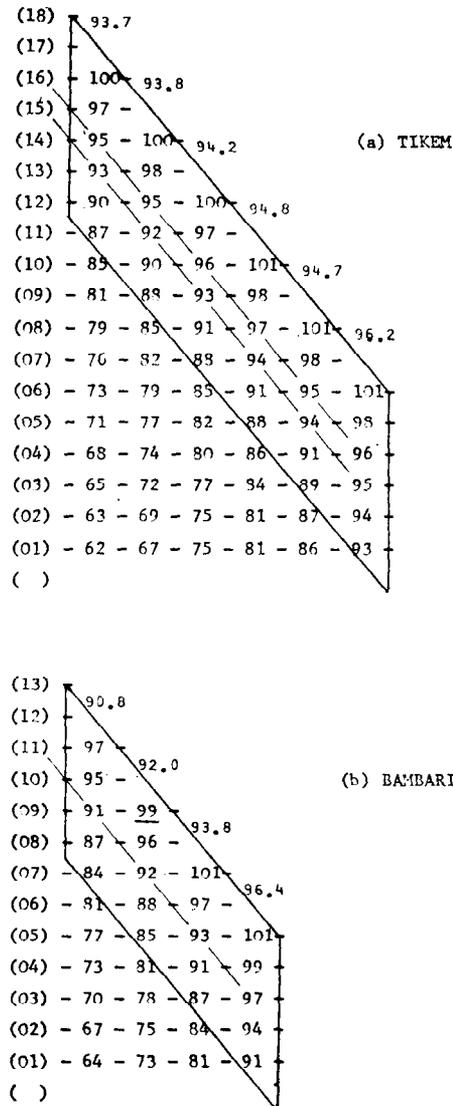


Fig. 5. — Diagrammes *moyens*, pour les trois variétés, des temps à l'éclosion des boutons floraux, à Tikem (croissance active) et à Bambari (croissance plus lente). On a fait pivoter les rameaux de rang pair pour les amener à s'intercaler entre ceux de rang impair. Dans l'hypothèse où il y aurait synchronisme strict des éclosions le long des obliques, la moyenne des temps pour les verticales successives incluses dans les parallélogrammes devrait être *constante* : elle va en augmentant (chiffres plus petits inscrits au-dessus des verticales), à Bambari surtout (croissance lente). La valeur 99 soulignée a été interpolée.

L'étendue de la variation est de 5,6 jours à Bambari (croissance lente), avec un écart moyen de 1,9 jours. Mais elle n'est que de 1,6 jours à Tikem (croissance plus rapide), avec un écart moyen de 0,4 jours. Et si, à Tikem, on ne considère que les cinq premières verticales, l'étendue n'est plus que de un jour, avec un écart moyen de 1/4 de jour : on n'est pas loin du synchronisme strict, lequel représentera pour nous une situation *limite idéale*.



L'écart de temps  $\Delta t$  entre deux éclosions successives sur une même oblique est la différence de deux temps, cumulés de nœud en nœud, dans les sens vertical et/ou horizontal suivant le chemin parcouru, à partir d'un même nœud « origine », pris par exemple sur le rameau portant celle des deux fleurs qui est la moins élevée.

Ainsi, figure 6a, pour les valeurs 96 (rameau 10) et 97 (rameau 08) qui se succèdent sur l'oblique (16), on a :

-- à partir de l'origine « 91 » sur le rameau (08) :

$$97 - 96 = (97 - 91) - (96 - 91) = 6 - 5 = 1$$

-- à partir de l'origine « 79 » sur le même rameau :

$$97 - 96 = (97 - 79) - (96 - 79) = (6 + 6 + 6) - (6 + 5 + 6) = 1$$

Cela reste vrai pour des éclosions *non successives* sur une même oblique. Par exemple, figure 6b, pour les valeurs 97 (rameau 03) et 92 (rameau 07), à partir de l'origine « 70 » du rameau (03) :

$$97 - 92 = (97 - 70) - (92 - 70) = (8 + 9 + 10) - (7 + 7 + 8) = 5$$

On peut enfin, évidemment, prendre l'origine *sur l'axe séminal* vertical, en tout nœud de rang égal ou inférieur à celui du nœud d'insertion du rameau fructifère portant la fleur la moins élevée, et en particulier au *premier* nœud de cet axe séminal.

Mais on remarque encore que si, à partir d'un nœud origine pris sur l'axe séminal, au lieu de cumuler les temps de nœud en nœud, on dénombre les entre-nœuds parcourus, on obtient *toujours la même somme* pour joindre des positions de fleurs situées *sur une même oblique*, à condition toutefois de ne compter que pour *une seule unité* ou, si on peut dire, pour un seul entre-nœud *le parcours séparant, sur l'axe séminal végétatif, un nœud pair ou impair du nœud pair ou impair suivant*. Par exemple, figure 6b, pour aller du nœud (01) de l'axe séminal jusqu'aux positions « 97 », « 93 », « 92 » et « 91 » de l'oblique (11), on comptera toujours 5 « entre-nœuds », à condition de ne compter *que pour un* chacun des parcours : « 01-03 », « 03-05 », « 05-07 », « 07-09 », « 09-11 ». On dira, sans chercher pour l'instant à approfondir cette notion qui se justifiera plus loin, que : *un entre-nœud de rameau fructifère équivaut à deux entre-nœuds d'axe végétatif*. On va voir d'ailleurs qu'il faut *deux fois plus de temps* à la plante pour élaborer un entre-nœud fructifère que pour un entre-nœud végétatif.

A cette condition d'équivalence, s'il n'y a pas *équidurée* stricte, depuis la mise en germination, à la formation des nœuds en principe synchrones reliés par une même oblique, du moins y a-t-il *équidistance* depuis le premier nœud de la plante.

D'autre part si, en conséquence de cette *équivalence* : « un fructifère pour deux végétatifs », on donne aux entre-nœuds des rameaux latéraux *fructifères*, dans le diagramme de la figure 1, une longueur *double* de celle des entre-nœuds *végétatifs* de la tige séminale, les obliques reliant les nœuds synchrones et/ou équidistants seront *inclinaées à 45°*, comme le montre la figure 7. *C'est sur le principe de cette pente à 45° des obliques* que seront construits ultérieurement les modèles géométriques de structures.

On verra que cette équivalence paraît spécifique du cotonnier, relativement à l'arachide et au riz. Ce qui ne l'est pas, au contraire, c'est *l'équidistance*, que l'on retrouvera *toujours*, des nœuds en principe synchrones, avec son corollaire : *l'inclinaison à 45° des obliques*, sous la convention que les rameaux latéraux soient représentés perpendiculairement à l'axe séminal ou à la tige-mère en général. Cette inclinaison résumera donc ultérieurement les propriétés d'équidurée et/ou d'équidistance dans les modèles géométriques de structures spécifiques.

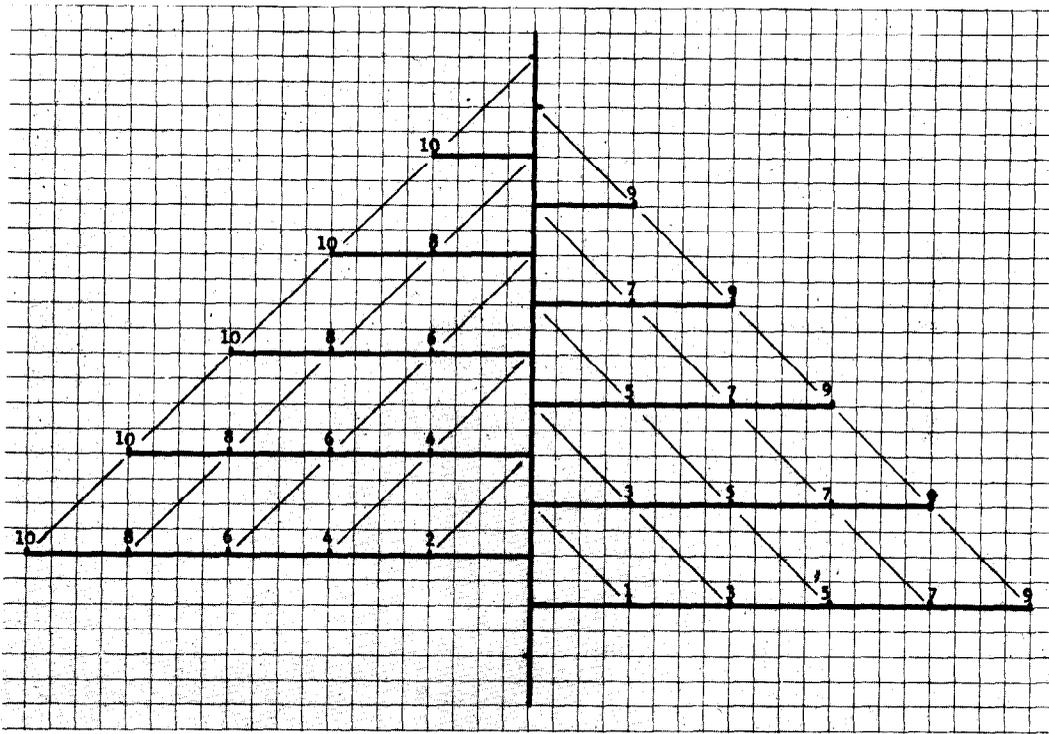


Fig. 7. — A comparer à la figure 1. Si, en conséquence de cette équivalence : « un entrenœud fructifère pour deux entrenœuds végétatifs » on donne aux entrenœuds des rameaux latéraux fructifères une longueur *double* de celle d'un entrenœud végétatif de l'axe séminal, les obliques reliant des nœuds « homologues » sont inclinées à 45°. Elles résument, ainsi inclinées, les propriétés de synchronisme et/ou d'équidistance.

On dira enfin désormais, des nœuds synchrones et/ou équidistants, que ce sont des nœuds *homologues*.

Quant aux écarts de temps  $\Delta t$  entre deux éclosions se succédant sur une même oblique, on comprend bien maintenant, à l'examen des diagrammes 6a et 6b, qu'ils sont déterminés par des temps « verticaux » généralement plus courts que les temps « horizontaux », ce qui est nettement plus sensible pour Bambari (croissance lente) que pour Tikem (croissance rapide). On peut admettre, en première approximation, que les temps verticaux observés de la première fleur de chaque rameau horizontal à la première fleur du rameau situé deux nœuds plus haut ou plus bas (fig. 6) sont aussi les temps, ou doubles-plastochrones, qui séparent les instants de formation des nœuds correspondants, soit pairs soit impairs, de l'axe vertical. Ces temps V et les temps horizontaux H correspondants se présentent comme suit dans le tableau I.

On peut y constater que la vitesse d'accroissement des nombres de nœuds ou d'entrenœuds est de 10% et 20%, à Tikem et à Bambari respectivement, inférieure sur les axes horizontaux à ce qu'elle est sur l'axe vertical. Cette dérive explique qu'en fait, à mesure que se déroule le cycle de végétation, les obliques peuvent apparaître de plus en plus décalées, dans le sens d'un retard, par rapport aux nœuds théoriquement synchrones de l'axe séminal. Cette dérive s'ajoute à un *décalage* initial, avec lequel il ne faut pas la confondre, dont on verra toute l'importance dans la réalisation de la structure.

TABLEAU I

	Fig. 6a — TIKEM				Fig. 6b — BAMBARI			
	Rameaux pairs		Rameaux impairs		Rameaux pairs		Rameaux impairs	
	V	H	V	H	V	H	V	H
Temps en jours	5	5,2						
	5	5,2	4	4,6				
	5	5,8	6	5,6				
	6	6,0	6	6,2	8	8,7	6	8,3
	6	6,0	5	5,7	6	9,0	7	9,7
	5	6,0	5	5,7	8	8,5	7	9,0
	5	6,0	6	7,5	6	8,0	7	8,0
V moyen	5,3			6,8				
H moyen	5,8			8,6				
V moyen								
H moyen	0,9			0,8				

Il apparaît aussi dans ce tableau qu'à la dérive près (de 10% et 20%), un double plastochrone (ou temps V) de l'axe végétatif séminal est égal à un simple plastochrone (ou temps H) d'axe latéral fructifère, en rapport avec l'équivalence « deux pour un » déjà notée, ci-avant.

Cette même équivalence, spécifique du cotonnier relativement à ce qui apparaîtra pour l'arachide et le riz, est encore corrélatrice de cette constatation que chaque « sous-ensemble » (par rapport à l'ensemble des nœuds de la plante) de nœuds « homologues » définissant une seule et même oblique appartient entièrement soit à la catégorie des rameaux pairs, soit à celle des rameaux impairs.

Par contre, sera généralisable à ces mêmes espèces, l'impossibilité de concevoir un arrangement des rameaux latéraux en plus de deux catégories (paire et impaire) compatible avec cette réalité que les nœuds sont homologues (c'est-à-dire synchrones et équidistants) *de deux en deux* rameaux.

On a enfin raisonné d'abord essentiellement sur le fait observable : le synchronisme plus ou moins réel d'éclosion des fleurs, pour passer progressivement à la notion de nœuds homologues. On admettra en effet sans grand risque que ce qui vaut pour l'instant d'éclosion en fleur du bouton floral vaut aussi pour l'instant d'initiation de ce bouton et, partant, de l'initiation du nœud lui-même ou des éléments qui le définissent : la feuille et son bourgeon axillaire.

#### Le riz.

Chez un plant de riz germé et levé en place (non transplanté de pépinière), les talles *primaires* se succèdent aux nœuds de la tige ou talle séminale, émettant des talles *secondaires* qui émettent à leur tour des talles *tertiaires*, etc., avec une remarquable régularité.

Selon KATAYAMA (1951), l'ordre de formation des feuilles sur la talle principale et les talles primaires, secondaires, tertiaires..., peut être décrit comme suit.

Soit 0 la talle principale : les feuilles développées aux nœuds successifs sont notées 1/0, 2/0, 3/0...

Soit 1, 2, 3... les 1<sup>re</sup>, 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> talles primaires : leurs feuilles successives seront notées 1/1, 2/1, 3/1... ; 1/2, 2/2, 3/2... ; 1/3, 2/3, 3/3...

Soit 11, 12, 13... les talles secondaires issues de la 1<sup>re</sup> talle primaire : leurs feuilles seront 1/11, 2/11, 3/11... ; 1/12, 2/12, 3/12... ; 1/13, 2/13, 3/13... Les talles secondaires issues de la 2<sup>e</sup> talle primaire sont ensuite : 21, 22, 23... et leurs feuilles : 1/21, 2/21, 3/21...

Soit 111, 112, 113... les talles tertiaires issues de la 1<sup>re</sup> talle secondaire : on notera leurs feuilles 1/111, 2/111, 3/111...

Lorsque la talle principale émet la 4<sup>e</sup> feuille, 4/0, la 1<sup>re</sup> talle primaire émet la 1<sup>re</sup>, 1/1. La 5<sup>e</sup> feuille de la talle principale, 5/0, est synchrone de la 2<sup>e</sup> feuille, 2/1, de la 1<sup>re</sup> talle primaire et de la 1<sup>re</sup> feuille, 1/2, de la 2<sup>e</sup> talle primaire, et ainsi de suite (KATAYAMA, 1951). Les feuilles placées sur une même verticale sont synchrones (fig. 8). On remarquera que sur chacune de ces verticales la somme du numérateur et du dénominateur est constante, ce qui est une autre expression de l'équidistance.

Lorsque se développe la 6<sup>e</sup> feuille de la talle principale, 6/0, en même temps que 3/1, 2/2 et 1/3, est émise la 1<sup>re</sup> talle secondaire à l'aisselle de la préfeuille de la 1<sup>re</sup> talle primaire : ses feuilles sont notées 1/1P, 2/1P, 3/1P... Quand le bourgeon émis à l'aisselle de cette préfeuille reste dormant ou avorte, ce qui serait fréquent (KATAYAMA), la 1<sup>re</sup> talle secondaire est issue du bourgeon axillaire de la 2<sup>e</sup> feuille (ou 1<sup>re</sup> vraie feuille) de la 1<sup>re</sup> talle primaire. Aussi cette 1<sup>re</sup> talle secondaire est-elle notée : 1/11, 2/11, 3/11... On verra que ce phénomène d'avortement a son importance.

4/0	5/0	6/0	7/0	8/0	9/0	10/0	11/0	12/0	13/0	14/0	15/0
1/1	2/1	3/1	4/1	5/1	6/1	7/1	8/1	9/1	10/1	11/1	12/1
	1/2	2/2	3/2	4/2	5/2	6/2	7/2	8/2	9/2	10/2	11/2
		1/3	2/3	3/3	4/3	5/3	6/3	7/3	8/3	9/3	10/3
			1/4	2/4	3/4	4/4	5/4	6/4	7/4	8/4	9/4
<b>Talles primaires</b>				1/5	2/5	3/5	4/5	5/5	6/5	7/5	8/5
					1/6	2/6	3/6	4/6	5/6	6/6	7/6
						1/7	2/7	3/7	4/7	5/7	6/7
							1/8	2/8	3/8	4/8	5/8
								1/9	2/9	3/9	4/9
		1/1P	2/1P	3/1P	4/1P	5/1P	6/1P	7/1P	8/1P	9/1P	10/1P
			1/11	2/11	3/11	4/11	5/11	6/11	7/11	8/11	9/11
				1/12	2/12	3/12	4/12	5/12	6/12	7/12	8/12
					1/13	2/13	3/13	4/13	5/13	6/13	7/13
						1/14	2/14	3/14	4/14	5/14	6/14
<b>Talles secondaires</b>							1/15	2/15	3/15	4/15	5/15
<b>issues de la 1<sup>ère</sup> talle primaire</b>								1/16	2/16	3/16	4/16

Fig. 8. — Table showing the relation of synchronously developed leaves and tillers in Rice and Barley of a « standard plant » (KATAYAMA, 1951).

Position of leaf	Main Culm	Primary Tillers							
	0	X	1	2	3	4	5	6	7
1	-		22	25	29	32	38	43	49
2	-		24	27	31	35	41	46	52
3	-		28	30	34	39	44	50	58
4	18		32	34	39	44	49	58	66
5	23		35	39	44	48	56	67	75
6	27		40	43	48	54	64	75	79
7	31		45	48	55	63	72	80	
8	35		50	54	64	72	78		
9	40		57	63	72	78			
10	45		65	71	78				
11	51		73	77					
12	59		79						
13	68								
14	77								
15	80								

Fig. 9. — Relation of synchronous development of leaves on the main culm and the primary tillers (number of days from seeding), (Katayama).

Ce développement se maintient régulier aussi longtemps que la plante talle, c'est-à-dire se maintient en phase végétative.

A l'appui de ce schéma théorique de la figure 8, vient le diagramme chronologique de la figure 9 (KATAYAMA, 1951), qui donne les temps à l'émission des feuilles de la talle principale 0 et des talles primaires 1 à 7. Bien que les talles latérales soient représentées parallèlement — et non perpendiculairement — à la talle principale, il est possible, comme pour le cotonnier, de relier par des droites obliques les temps d'émission théoriquement synchrones. Comme pour cette plante, cependant, le synchronisme n'est pas parfait le long d'une même oblique.

Comme chez le cotonnier pour ses rameaux fructifères issus des nœuds de la tige séminale, figurons maintenant les talles primaires non plus verticalement et parallèlement à la talle principale mais horizontalement et perpendiculairement (fig. 10). On ne peut trouver, avec seulement sept talles ainsi disposées, un parallélogramme unique les recouvrant toutes sur un nombre de nœuds suffisant pour fournir des moyennes significatives, mais on peut construire un parallélogramme *mobile* n'interceptant que deux verticales ou deux nœuds de chaque talle, et glissant de nœud en nœud de la base au sommet. Seules sont alors strictement comparables les deux moyennes relatives aux deux verticales chaque fois incluses : tout d'abord, la deuxième de ces moyennes, de gauche à droite, est toujours inférieure à la première ; puis elles deviennent égales (63,4 et 63,4) ; enfin la deuxième devient toujours supérieure à la première. La propriété de transitivité dans les relations d'ordre permet alors de conclure que les émissions de feuilles le long des obliques se succèdent d'abord de bas en haut, puis deviennent synchrones, enfin se succèdent de haut en bas (comme chez le cotonnier).

On peut enfin, comme pour le cotonnier encore, examiner la distribution des écarts algébriques  $\Delta t$  observés le long des obliques. Cette distribution fait apparaître une dissymétrie non significative (mais presque, au seuil 0,05) due à un excès des valeurs  $-2$  et  $-3$  sur les valeurs  $+2$  et  $+3$ , cet excès provenant essentiellement des temps d'émission anormalement longs de la première feuille de chaque talle primaire (1<sup>re</sup> verticale à gauche, du diagramme de la figure 10).



*Ecart*

$\Delta t$			
- 3	III	4	
- 2	IIIIIIII	8	
- 1	IIIIIIII	8	$\overline{\Delta t} = -0,35$
0	IIIIIIIIIIIIIIIIII	19	$s_{\Delta t} = 1,40$
+ 1	IIIIIIII	7	$s_{\Delta t} = 0,195$
+ 2	IIII	4	
+ 3	I	1	$\frac{0,350}{0,195} = 1,8$
		$\frac{51}{51}$	

A en juger enfin par l'homogénéité des valeurs le long de certaines obliques (un écart  $\Delta t$  égal à 1 étant sans signification du fait qu'on a arrondi à l'unité la plus proche les données de KATAYAMA et que l'écart-type d'un écart est égal à 1,4), on admettra qu'en conditions de végétation active (talles en pleine phase végétative notamment), le synchronisme est vérifié en première approximation.

D'ailleurs, s'il n'y a pas *équidurée* stricte, ici encore il y a *équidistance*.

Par rotation autour de la talle séminale 0 pour axe, amenons en effet, passant de la figure 10 à la figure 11, l'ensemble de talles primaires d'ordre pair en position à gauche de cet axe. On remarque d'abord une *différence fondamentale* entre riz et cotonnier : tandis que chez ce dernier, après semblable rotation, les nœuds théoriquement synchrones se retrouvent *tous d'un même côté de l'axe, situés sur une seule et même oblique* (fig. 6a, obliques (15) et (16) par exemple), chez le riz, ils se partagent *également* entre la droite et la gauche, définissant *deux obliques* qui convergent sur l'axe séminal (fig. 11, doubles obliques (08) et (12) par exemple).

L'explication première est simple. Dans le cas du cotonnier, les nœuds synchrones appartiennent *tous* soit à l'ensemble des seuls rameaux pairs soit à celui des seuls rameaux impairs (fig. 5a, obliques (15) et (16) par exemple). Dans le cas du riz, ces nœuds appartiennent *également aux deux ensembles*, c'est-à-dire alternativement, pour une même oblique (fig. 10), à une talle paire puis à une talle impaire puis à une talle paire, etc. On interprétera au chapitre suivant cette distinction.

Constatons pour l'instant que les nœuds en principe *synchrones*, appartenant à une même double-oblique chez le riz, sont encore, comme chez le cotonnier, *équidistants* d'une origine donnée sur la talle séminale, répondant donc bien à notre définition de nœuds « homologues ». Ainsi, à partir du nœud (00) de cette talle, on parcourera toujours 8 entre-nœuds, que ce soit sur la talle séminale ou sur les talles primaires, pour atteindre un nœud situé sur la double-oblique (08). Corrélativement, alors que chez le cotonnier *un* entre-nœud de rameau latéral (fructifère) équivaut à *deux* entre-nœuds de la tige séminale (végétative), ici chez le riz, *un* entre-nœud de talle latérale (végétative) n'équivaut qu'à *un* entre-nœud de la talle séminale (végétative). Si alors on donne aux entre-nœuds, sur toutes les talles (mères et filles), la même longueur dans les diagrammes, les doubles-obliques seront inclinées naturellement à 45°.

**L'arachide.**

Chez l'arachide, les bourgeons axillaires des cotylédons prennent dès la germination un développement qui en fait des rameaux latéraux en tous points semblables à ceux qui se trouvent émis aux nœuds plus élevés de la tige principale.

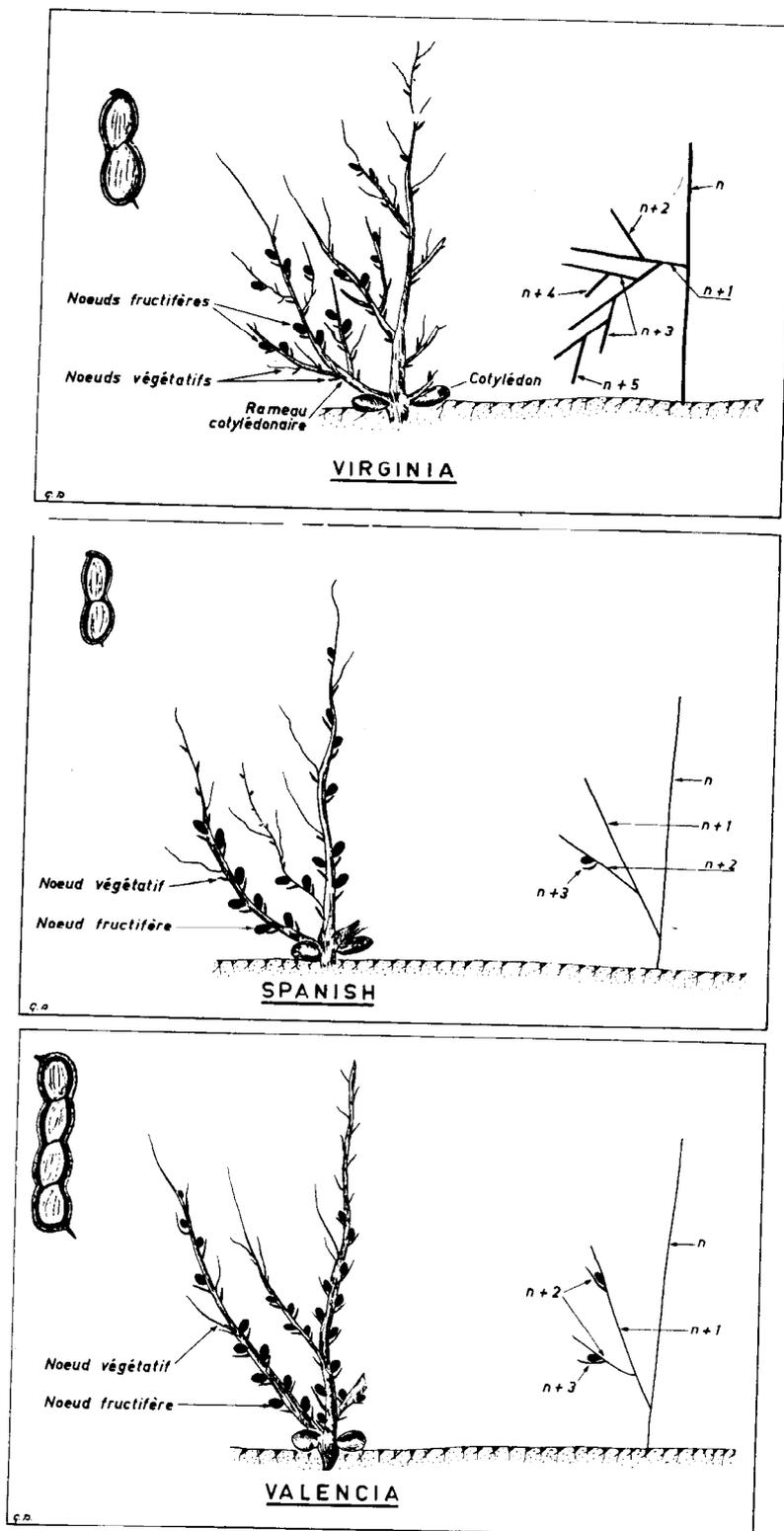


Fig. 12. — Modèles de ramification et de fructification de l'arachide selon le type (d'après GILLIER, 1963)

On distingue communément deux grands groupes d'arachides : l'un « à ramification séquentielle », l'autre « à ramification alternée » (BUNTING, 1955 et 1958). Dans le premier groupe (types Spanish et Valencia), la tige principale produit directement, à l'aisselle de ses feuilles, des bourgeons *reproducteurs* (ainsi que quelques bourgeons végétatifs), au lieu de *bourgeons végétatifs seulement* dans le second groupe (type Virginia). Par ailleurs, les rameaux latéraux présentent, dans le premier groupe, des *séquences irrégulières* de nœuds reproducteurs et de nœuds végétatifs, les premiers à partir de la base étant *toujours reproducteurs*. Dans le second, les rameaux latéraux, quel que soit leur ordre ( $r + 1, r + 2...$ ), présentent toujours une *alternance de nœuds végétatifs et reproducteurs* (deux végétatifs, deux reproducteurs...), le premier à partir de la base, et presque toujours le deuxième, étant *végétatifs* (GILLIER-1963, GILLIER et SILVESTRE-1969, fig. 12a, b, c). Les deux premiers bourgeons de chaque rameau latéral (le premier seulement, parfois, dans le premier groupe) ont pour feuille axillante une formation réduite à l'état de simple écaille appelée *cataphylle*. Enfin, les semences de variétés du deuxième groupe (à ramification alternée) subissent un état de dormance, caractère qui pourrait être en rapport avec le fait de ne produire que des bourgeons végétatifs tout au long de la tige séminale.

C'est essentiellement ce dernier groupe, dont la ramification peut atteindre l'ordre  $r + 5$  végétatif, qui sera considéré dans cette étude.

Par ailleurs, nos observations concordent avec celles de YARBROUGH (1957) dans sa description des formations de l'axe principal et des axes cotylédonaire de l'embryon avant germination. A la germination, l'axe principal porte déjà quatre feuilles embryonnaires ou cinq et une ou deux ébauches à l'apex. Les axes cotylédonaire comptent chacun une à deux feuilles et une à deux ébauches à l'apex. Ces dernières feuilles sont des « cataphylles », généralement omises dans les comptages de feuilles des spécialistes. Plus simplement, car il est difficile de préciser le moment où une formation cesse d'être une ébauche pour devenir une feuille embryonnaire, on décrira comme suit la situation à la germination :

— axe séminal : 2 cotylédons + 4/5 feuilles + 1/2 ébauches = 7/8 nœuds.

— axes cotylédonaire : 1/2 feuilles (cataph.) + 1/2 ébauches = 3/4 nœuds.

Observant le synchronisme de production des feuilles (repérées au stade où elles sont complètement déroulées) chez une arachide précoce (de type Spanish vraisemblablement), FORESTIER (1969) constate qu'elle forme :

« — Les trois premières feuilles de la tige principale ;

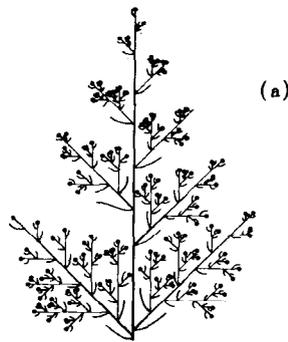
« — Les feuilles 4 et 5 de la tige principale et les deux premières de chacun des rameaux cotylédonaire ;

« — La feuille 6 et le premier nœud des rameaux issus des première et deuxième feuilles de la tige principale ;

« — Les feuilles 7 à 10 et en même temps une feuille sur chacun des quatre rameaux de base, avec apparition successive des quatre rameaux secondaires à l'aisselle des rameaux cotylédonaire ;

« — Les feuilles 11 à 16 de la tige principale, avec à chaque feuille formation d'un nœud sur les quatre rameaux de base et les quatre rameaux secondaires. »

Les cataphylles situées à la base des rameaux latéraux sont exclues de ce décompte de feuilles (communication personnelle de l'auteur).



*Diagram of branching in plant and inflorescence of the peanut (var. Schwarz 21). Black spots represent growing-points or flower-buds; however, inflorescences are not terminal; curved lines represent foliage leaves or cataphylls.*

(d'après FORTANIER)

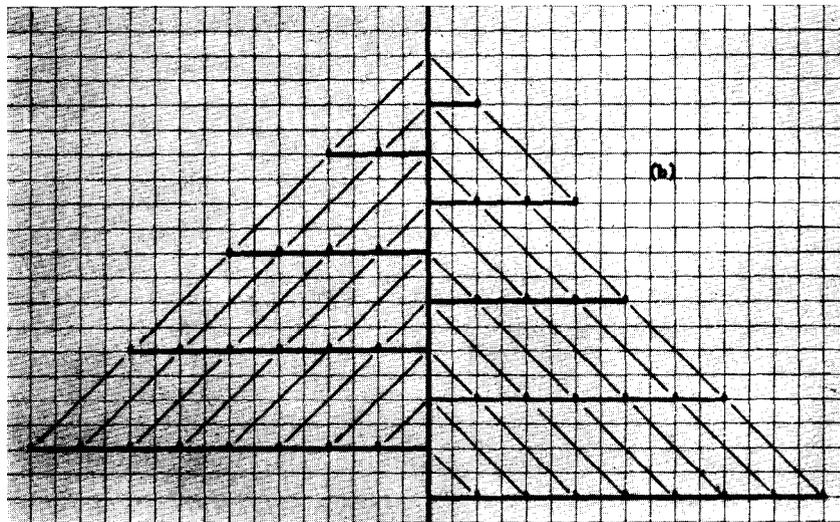


Fig. 13. — Diagrammes de ramification d'une arachide de type Virginia : (a) selon Fortanier (1957) ; (b) selon le système de représentation de l'auteur (jusqu'aux rameaux  $r + 1$  seulement). Les nœuds homologues se placent, de deux en deux rameaux, sur les deux droites, inclinées à  $45^\circ$  (un entrenœud de rameau latéral est équivalent à un entrenœud de tige séminale), d'une double-oblique. (Pour l'explication, voir le texte).

Il y a donc bien, chez l'arachide aussi, synchronisme et/ou équidistance de nœuds homologues et la différence de trois à quatre nœuds constatée au départ entre l'axe séminal et les axes cotylédonaire paraît se conserver, comme l'indiquent par ailleurs des dénombrements de FORTANIER (1957), encore que son diagramme de ramification (fig. 13a) ou le diagramme 13b qui en est la traduction dans notre système de représentation (jusqu'aux rameaux d'ordre  $r + 1$  seulement pour l'instant) ne montre pas ce décalage de plusieurs nœuds qui devrait apparaître au sommet de la tige séminale. Mais la question que soulève ce décalage, bien que très importante, comme on le verra par la suite, reste ici secondaire.

Il importe en effet avant tout de remarquer que le diagramme 13b n'est ni plus ni moins le même que celui (fig. 11) qu'on a construit pour le riz, sinon que, là où on avait des nombres (représentant les temps à l'émission des nœuds), on a simplement marqué, comme sur les figures 1 et 7, l'emplacement des nœuds.

Comme chez le riz, les nœuds homologues définissent, chez l'arachide, une double-oblique caractéristique, inclinée à 45° du fait du synchronisme et/ou de l'équidistance, les entrenœuds ayant même valeur quel que soit leur ordre.

## L'INTERPRÉTATION

Monocotylédone (riz) ou dicotylédone (arachide), on aboutit ainsi dans les deux cas au même modèle : le modèle à *double-oblique*, dans lequel les nœuds homologues (synchrones et/ou équidistants) se répartissent également sur les rameaux ou talles pairs et impairs, tandis que dans le modèle à *simple oblique* du cotonnier, les nœuds homologues n'appartiennent qu'aux rameaux pairs ou qu'aux rameaux impairs. Il y a donc :

- *Analogie* entre une monocotylédone et une dicotylédone ;
- *Différence* entre deux dicotylédones.

Une analogie entre dicotylédones et une différence entre mono et dicotylédone auraient pu inciter à rechercher, pour ce qui est de la structure, une interprétation propre à chacune des deux classes. La situation inverse oblige par contre à proposer une hypothèse commune.

Remarquons encore que, dans les cas du riz et de l'arachide, qu'il s'agisse de talles (séminal et latérales) ou de rameaux (séminal et latéraux), ces formations sont de nature purement *végétative*. Chez le cotonnier, au contraire, les rameaux latéraux dont il a été question jusqu'ici sont des formations *fructifères*, des inflorescences, bien que portant des feuilles normales, identiques à celles de l'appareil végétatif.

L'interprétation devra donc valoir pour les formations *végétatives* des trois plantes et pour les formations *fructifères* du cotonnier.

En raison essentiellement de la distinction constante de deux catégories de rameaux, pairs et impairs, et de la constatation que, dans un tel arrangement, de part et d'autre de la tige séminale, les nœuds, le long des obliques, sont homologues de deux en deux rameaux, l'interprétation globale sera fondée sur l'existence évidente de deux hélices foliaires chez les trois plantes en question, prolongeant en quelque sorte la *théorie des hélices foliaires multiples* de PLANTEFOL (1948).

Son application aux cas du riz et de l'arachide, particulièrement aisée, fournira des conclusions permettant d'élucider celui du cotonnier.

### L'arachide.

« Le fait fondamental est, à mes yeux, la présence normale de deux hélices foliaires chez les dicotylédones, ces deux hélices foliaires ayant pour première feuille chacune l'un des deux cotylédons » (PLANTEFOL, 1948).

« It is evident from their form, vascular anatomy and function in the buds that the two foliar organs on lateral shoots of *Arachis* may be designated as cataphylls or scale leaves. It is clear, however, that in a phyllotactic sense they may be termed

prophylls (WYDLER, 1843 ; ARBER, 1925, 1950 ; FOSTER, 1928, 1932 ; TROLL, 1939), a term which emphasizes their *position* and indicates their similarity, as to position, to the cotyledons on the main shoot » (YARBROUGH, 1957a).

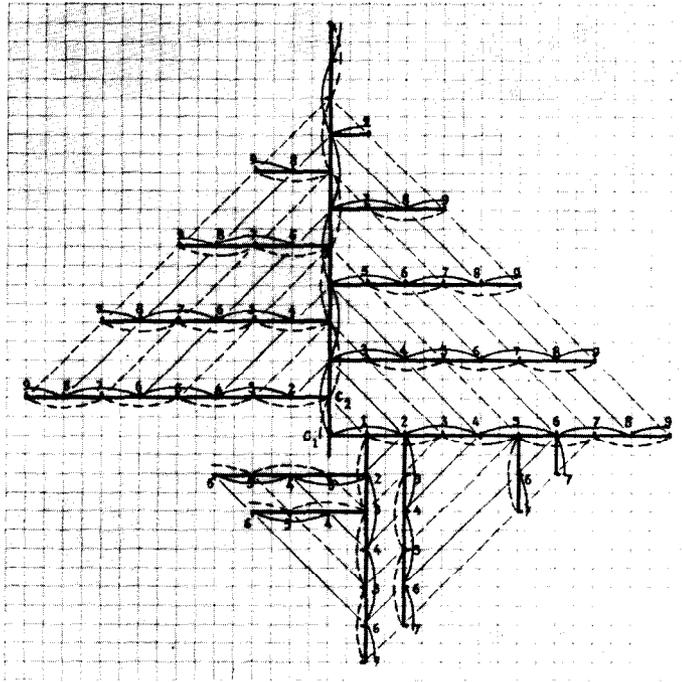


Fig. 14. — Relations de structure chez une arachide de type Virginia. Chacune des hélices foliaires (figurées l'une en trait continu, l'autre en trait discontinu) chemine de deux en deux nœuds, recoupant les obliques correspondantes (en trait continu ou discontinu). La tige séminale verticale est orthotrope (les hélices s'enlacent), les pousses latérales horizontales sont plagiotropes (les hélices vont parallèlement).

Ayant construit un diagramme (fig. 14) — poussé jusqu'à l'ordre de ramification  $r + 3$  pour le premier rameau cotylédonaire — semblable à celui (fig. 13b) déjà reproduit de la figure 13a de FORTANIER (1967), on représente chacune des hélices foliaires par une sinusoïde, l'une en trait plein, l'autre en trait discontinu, cheminant de deux en deux nœuds, la disposition des feuilles sur les tiges étant alterne. A la base de la tige séminale, chacun des deux cotylédons est la première feuille d'une hélice ; à la base des rameaux latéraux, la première feuille de chaque hélice est l'une des préfeuilles (cataphylles). Pour rappeler que sur les rameaux latéraux, plagiotropes, le mode de phyllotaxie est la distichie, les hélices redressées suivant deux orthostiques sont représentées non plus par des sinusoïdes mais par des courbes d'allure cycloïdale cheminant parallèlement. Au sommet de la tige principale, sont aussi représentés les trois ou quatre nœuds correspondant au décalage observé lors de la germination entre nombre de nœuds de l'axe séminal et nombre de nœuds des axes cotylédonaire.

Les nœuds traversés par une même hélice (en trait plein ou discontinu) définissent, au niveau des rameaux latéraux, les *doubles-obliques* (elles-mêmes en trait plein ou discontinu) *reliant des nœuds homologues*, mises en évidence chez l'arachide et le riz.

Les deux obliques se recoupent sur un nœud de l'axe séminal végétatif (nœud qui ne leur est pas synchrone, en réalité) et sont *inclinaées* à  $45^\circ$  si on donne aux entre-nœuds la même valeur (la même longueur) quelque soit l'ordre de ramification. Pour que le nœud de convergence de la double-oblique soit lui-même traversé par la même hélice, condition nécessaire de l'*équidistance*, il faut : soit que le nœud de la première préfeuille de tout rameau latéral soit accolé au nœud d'insertion de ce rameau sur sa tige-mère (et pratiquement confondu avec lui), ce qui est justifié si on admet qu'il n'existe pas d'entre-nœud entre ces deux nœuds qui n'appartiennent pas au même rameau ; soit, dans le cas contraire, que du nœud de cette première préfeuille, placé à la distance d'un entre-nœud normal, parte l'hélice autre que celle traversant le nœud d'insertion. L'observation microscopique devrait permettre de trancher ce dilemme. En attendant, le diagramme de la figure 14 répond à ces deux éventualités.

Le même processus de cheminement et de ramification des hélices se poursuit de  $r$  en  $r + 1$ , de  $r + 1$  en  $r + 2...$ , *l'hélice restant toujours la même pour des nœuds homologues situés sur des pousses d'ordre de ramification de plus en plus élevé*, ces nœuds étant reliés par des doubles-obliques. On peut constater que, suivant ce système de représentation, tous les nœuds marqués du numéro 7, par exemple (fig. 14), sont équidistants du nœud  $C_1$  (premier nœud cotylédonaire). Dans cette optique, on peut dire que *les nœuds de la plante composent deux ensembles, chacun lié au système organisé constitué, d'ordre en ordre de ramification, par une seule et même hélice. Chacun de ces ensembles est composé de sous-ensembles de nœuds homologues par équidistance*. Si, en raison d'un synchronisme de fonctionnement des centres générateurs de feuilles (PLANTEFOL, 1948), les hélices cheminent au même rythme, il y aura aussi *équidurée*.

### Le riz.

Pour le riz, l'interprétation exige que l'on modifie légèrement les diagrammes de KATAYAMA (fig. 8 et 9) en faisant apparaître (par la lettre P) la préfeuille située à la base de chaque talle latérale. Cette pièce foliaire, littéralement écrasée contre le nœud d'insertion à la talle-mère, joue vraisemblablement un rôle très important dans la phyllotaxie, ainsi que le rappelle JACQUES-FÉLIX (1962) : « La préfeuille est à chaque rameau ce que la piléole est au rameau séminal ».

Une des hélices aura pour première feuille le cotylédon de la talle séminale et l'autre, la piléole (coléoptile). A la base des talles latérales, les hélices seront issues respectivement du nœud d'insertion de ces talles sur la talle-mère (ou nœud de la préfeuille) et du nœud suivant. Pour rappeler que le mode de phyllotaxie est la distichie alterne, les hélices redressées seront figurées, comme pour les pousses latérales de l'arachide, par des courbes d'allure cycloïdale (en trait continu et discontinu).

On obtient ainsi les diagrammes des figures 15 et 16a : la première montre les talles latérales (primaires et secondaires) placées parallèlement à la talle séminale 0, selon le système de KATAYAMA, les nœuds synchrones se situant sur des verticales, chaque talle étant décalée d'un nœud par rapport à la précédente. La figure 16a montre au contraire, dans notre système, les talles latérales représentées perpendiculairement à la talle séminale, mettant en évidence les doubles-obliques caractéristiques.

Remarquons enfin, sur cette figure 16a, que les doubles-obliques ne se recoupent pas sur les nœuds de cette talle 0 qui leur sont synchrones : il y a un *décalage de deux nœuds ou entre-nœuds*, dont on verra plus loin toute l'importance. On peut tenter de donner de ce fait une interprétation. On a porté, dans le tableau II :

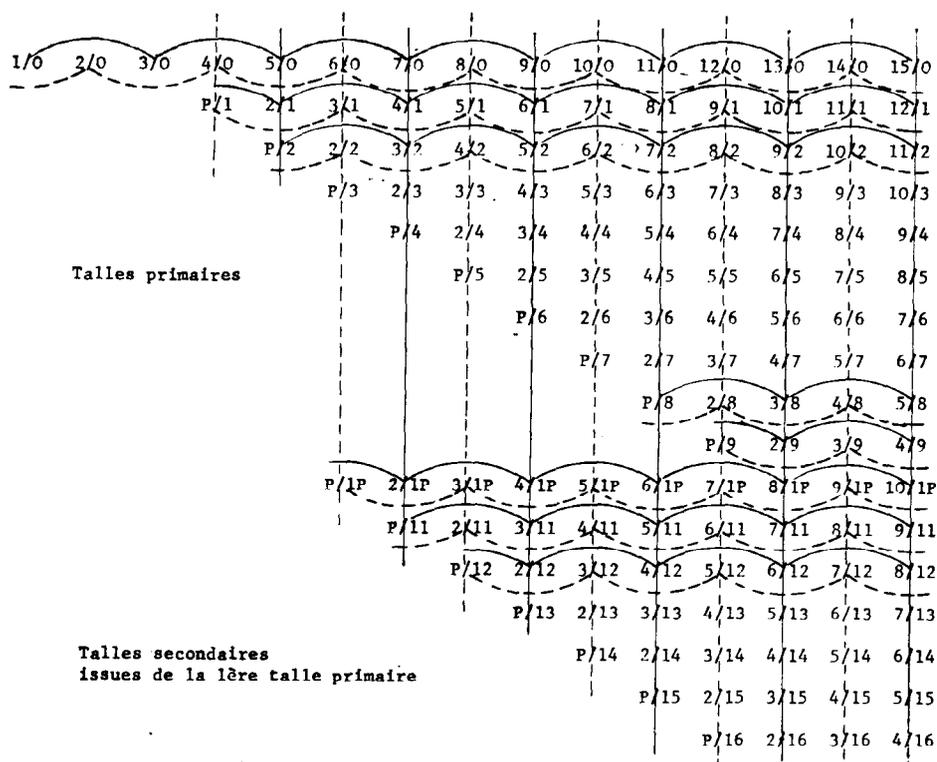


Fig. 15. — Représentation du synchronisme d'émission des feuilles chez le riz selon le système de Katayama, les talles latérales étant disposées parallèlement à la talle séminale (première ligne en haut). Comparer à la figure 8. On a mis en évidence la préfeuille P sur les talles d'ordres successifs. On a en outre figuré les hélices foliaires, redressées chez le riz comme chez toutes les graminées, cheminant parallèlement de deux en deux nœuds, l'une en trait continu, l'autre en trait discontinu. Les verticales reliant les nœuds synchrones — comme le font les doubles-obliques dans le système de l'auteur — ont été tracées de même, en trait continu ou discontinu selon l'hélice qui les recoupe.

- Colonne (a) : temps à la formation des nœuds sur la talle séminale ;
- Colonne (b) : temps moyens à la formation des nœuds sur les obliques qui se recouperent sur ces mêmes nœuds de la talle séminale.

On constate que ces temps moyens, en haut en en bas du tableau, sont intermédiaires entre les valeurs de la colonne (a), tandis que les valeurs centrales se correspondent *exactement*, mais à condition de remonter de *deux échelons* ou rangs la colonne (b), ce qui donne la colonne (c).

TABLEAU II

a	80	77	68	59	51	45	40	35	31	27	23	18		
b			78,6	73,0	64,4	56,0	49,3	45,0	40,0	35,2	31,0	28,0	24,5	22,0
c	78,6	73,0	64,4	56,0	49,3	45,0	40,0	35,2	31,0	28,0	24,5	22,0		

Nota : Ce tableau doit être vu verticalement.

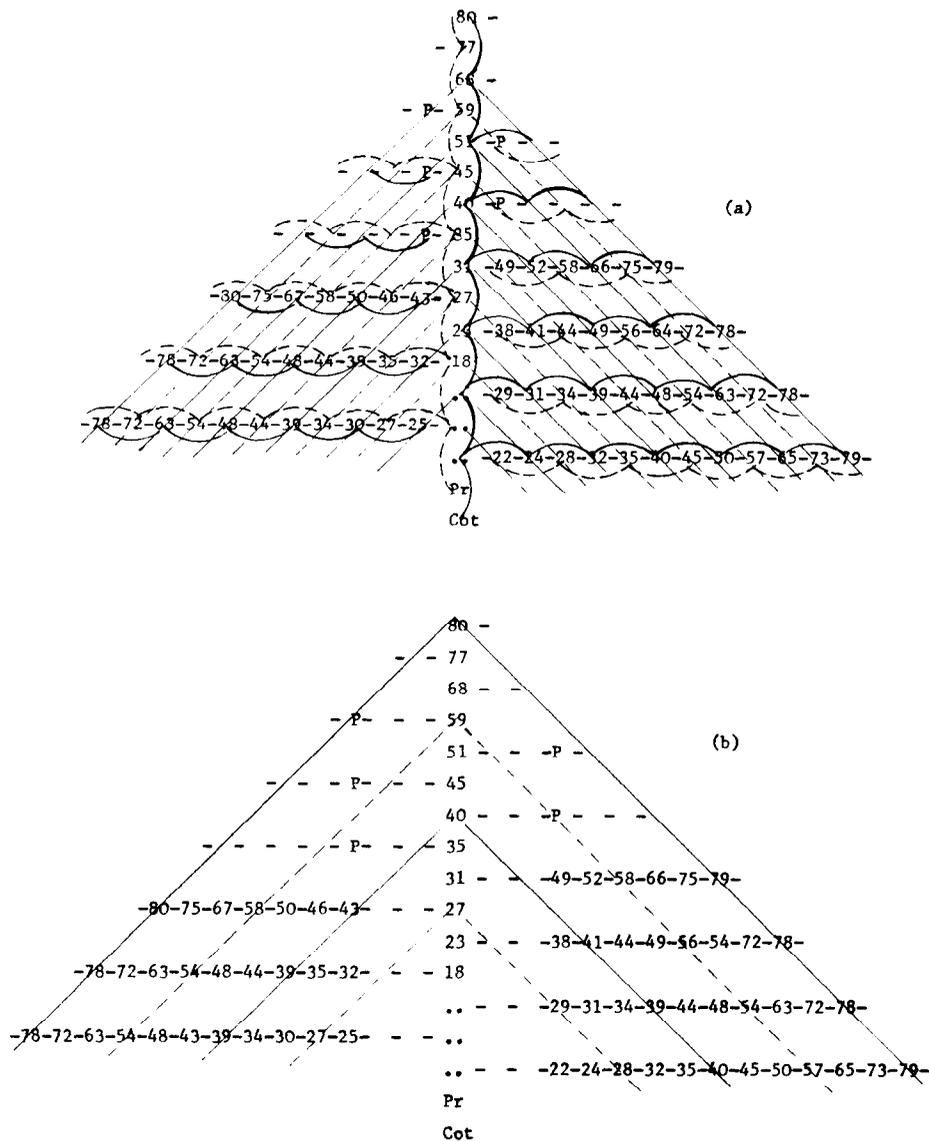


Fig. 16. — Diagrammes de structure d'un plant de riz établis : (a) sur le principe de l'équidistance, avec figuration des deux hélices (en trait continu ou discontinu) recoupant les doubles-obliques de même sorte (en trait continu ou discontinu) : les doubles-obliques ne sont alors pas synchrones du nœud de la tige séminale sur lequel elles se recoupent ; (b) sur le principe de l'équidurée ou synchronisme : une translation de deux entre-nœuds a dû être opérée sur les talles latérales horizontales, vers la gauche pour les talles d'ordre pair, vers la droite pour celles d'ordre impair ; il y a alors synchronisme de chaque double-oblique avec le nœud de la talle séminale sur lequel elle converge.

Pour faire correspondre les instants de formation des nœuds sur la talle séminale 0 et sur les obliques, en leur conservant par ailleurs une pente de 45° (condition de l'homologie), il faut de même décaler de deux entre-nœuds vers la droite et vers la gauche les talles latérales (passage de la fig. 16a à la fig. 16b). Alors, sauf en haut et en bas du tableau,

du fait d'une dérive qui résulte de ce que la talle séminale va d'abord plus vite, puis à la même vitesse, enfin moins vite que les talles primaires, on a bien la correspondance nécessaire.

L'intervalle de temps couvert par ces deux entre-nœuds de décalage pourrait tenir soit à un phénomène d'inhibition temporaire exercée par l'apex de la talle séminale, soit plus probablement au temps nécessaire à chaque talle pour élaborer « de novo » ses hélices dans le bourgeon axillaire.

### Le cotonnier.

Le cas du cotonnier paraît dès l'abord différent. On a vu en effet que chaque sous-ensemble de nœuds homologues n'y définit *qu'une seule oblique*, qui s'appuie sur des rameaux latéraux exclusivement pairs ou exclusivement impairs. Mais ces pousses latérales se distinguent de celles de l'arachide et de celles du riz, au contraire végétatives et caractérisées par des doubles-obliques, en ce qu'elles sont *fructifères*. Par ailleurs, si on convient qu'un entre-nœud de ces rameaux fructifères équivaut à deux entre-nœuds d'axe végétatif, la pente de ces obliques simples sera de  $45^\circ$ . Précisons encore que les axes végétatifs, quel que soit leur ordre, sont orthotropes, les rameaux fructifères, plus ou moins horizontaux, paraissant plagiotropes.

La tige végétative séminale orthotrope ( $r$ ) ne les produit qu'à compter d'un nœud de rang bien défini (pour un génotype donné, en conditions constantes), le dixième par exemple, compte tenu des deux nœuds cotylédonaire. Ces rameaux fructifères  $r + 1$  sont donc précédés, en commençant au plus bas, par les deux bourgeons cotylédonaire toujours inhibés, puis par sept (dans notre exemple) bourgeons pouvant donner naissance à des axes *végétatifs* orthotropes  $r + 1$  en tous points semblables à la tige séminale, portant notamment des rameaux fructifères plagiotropes  $r + 2$ .

L'importance du développement de ces formations végétatives  $r + 1$  dépend, pour un génotype fixé, des conditions de milieu mais obéit normalement à un gradient d'inhibition décroissant de bas en haut lorsque le premier rameau fructifère n'est pas de rang trop élevé, auquel cas fait suite à ce premier gradient un deuxième gradient d'inhibition inverse. Dans notre exemple, le rameau végétatif le plus développé sera celui qui est issu du neuvième nœud, précédant juste le premier rameau fructifère, les autres en descendant étant progressivement plus courts (fig. 17). Chez certaines variétés ou en conditions sévères de fertilité du sol ou de compétition, ces productions végétatives peuvent rester réduites à l'état de bourgeon, l'inhibition portant cependant plus sur l'allongement des entre-nœuds que sur leur nombre, les bourgeons cotylédonaire eux-mêmes pouvant émettre jusqu'à une dizaine de feuilles embryonnaires tassées sur leur axe.

Or, pour en revenir à la structure générale du cotonnier, tout se passerait, pour la tige séminale végétative et pour ces rameaux végétatifs  $r + 1$  de la base, comme pour le riz et l'arachide, les sous-ensembles de nœuds homologues (répartis également entre rameaux pairs et rameaux impairs) définissant chacun une *double-oblique* (bas de la fig. 17).

*La structure fondamentale de l'appareil purement végétatif serait ainsi la même chez les trois plantes.*

Avant de passer maintenant aux particularités de la structure « fructifère » du cotonnier, il convient de préciser la morphologie de ses nœuds et rameaux. Les feuilles de la tige séminale (comme celles des axes végétatifs orthotropes ultérieurs) présentent

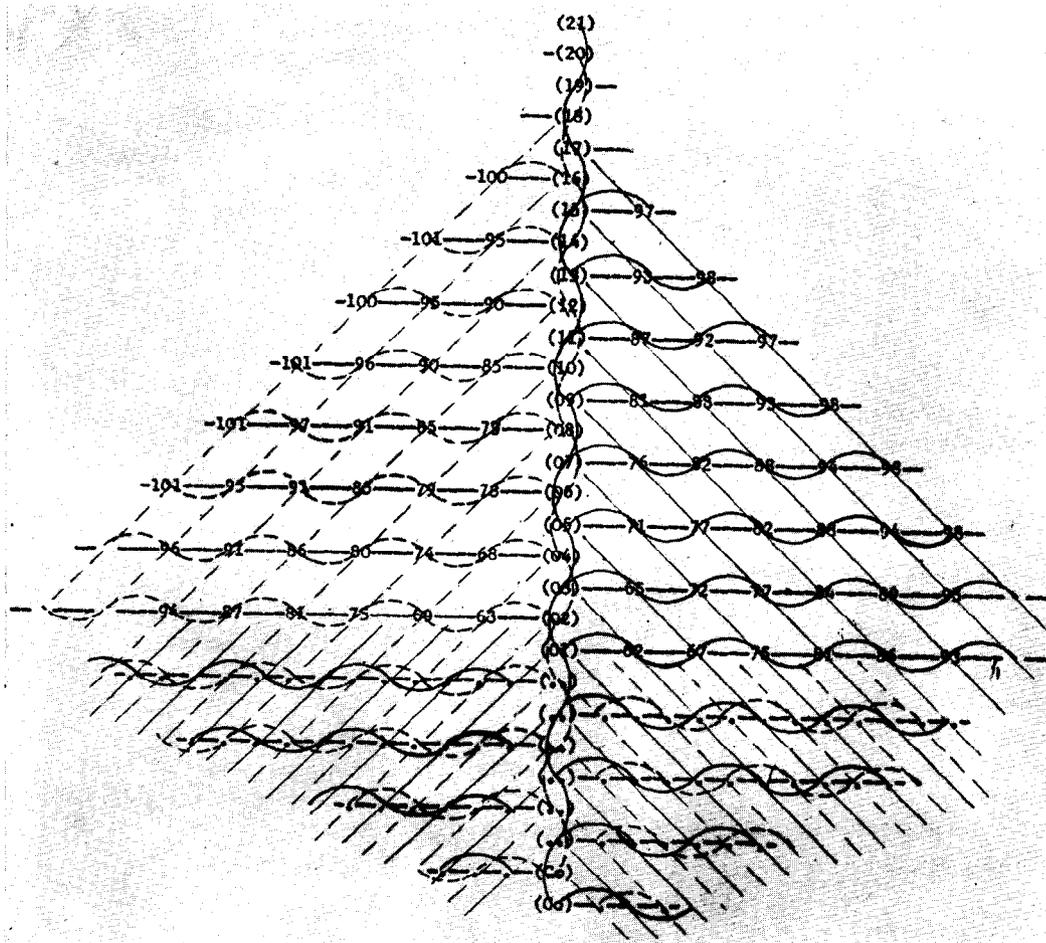


Fig. 17. — Diagramme de structure du cotonnier. Dans le bas, les rameaux végétatifs  $r + 1$ , pairs et impairs, parcourus par les deux hélices, produisent conjointement les sous-ensembles de nœuds homologues définissant les *doubles-obliques*, comme chez l'arachide et le riz. Dans le haut, par contre, tout se passe « comme si » une seule hélice « passait » dans le rameau latéral fructifère, produisant un sous-ensemble de nœuds homologues définissant une oblique *simple* appuyée sur les seuls rameaux pairs ou impairs. Si enfin on prolonge vers le haut : à droite les obliques discontinues, à gauche les obliques continues, elles convergent chacune avec l'oblique entière du côté opposé et on retrouve les doubles-obliques caractéristiques des tissus végétatifs des trois plantes.

en apparence *deux* bourgeons axillaires, d'apparition successive, qui ont prêté longtemps à controverse. Les spécialistes (MAUNEY et BALI, 1959, notamment) reconnaissent aujourd'hui dans le premier émis et le plus gros *le seul vrai* bourgeon axillaire, qui donne naissance aux rameaux latéraux successivement végétatifs puis fructifères. Le soi-disant deuxième axillaire, situé à l'insertion même du rameau latéral sur sa tige-mère (à droite de ce rameau sur une plante à spirale foliaire dextre, à gauche sur une plante à spirale senestre), est en réalité le premier bourgeon axillaire de ce rameau latéral. Il a pour

<sup>1</sup> Cette particularité se retrouverait dans quelques genres : *Fragaria*, *Capsella*, *Crataegus*...

feuille axillante une minuscule préfeuille laminaire rapidement caduque, première feuille de l'une des hélices (fig. 18 et 19). Il n'y a pas de deuxième préfeuille<sup>1</sup> comme chez l'arachide avec ses deux cataphylles. Mais chez l'arachide aussi, dans les types à ramification séquentielle (Spanish et Valencia), la deuxième préfeuille peut être absente, remplacée alors par une feuille de transition vers la forme achevée.

Ce qui est très remarquable chez le cotonnier, c'est que cette préfeuille se retrouve à la naissance de chacun des entre-nœuds des rameaux fructifères (fig. 19) et non pas seulement à l'insertion de ces rameaux sur leur tige-mère (à la base du premier entre-nœud). En fait, on ne peut plus parler d'hélices. Un changement capital du mode de croissance des rameaux latéraux résulte en effet de l'induction florale: de *monopodial* chez les rameaux végétatifs, le mode de croissance devient *sympodial* chez les rameaux fructifères. Un même point végétatif à l'apex n'assure plus la production indéfinie des nœuds et entre-nœuds, le premier entre-nœud *se terminant* par un bouton floral et une feuille normale (identique en tous points aux feuilles de l'appareil végétatif), apparemment synchrones, et séparés par le bourgeon axillaire de cette dernière. C'est ensuite ce bourgeon axillaire qui prend le relais pour assurer, à partir d'une nouvelle préfeuille

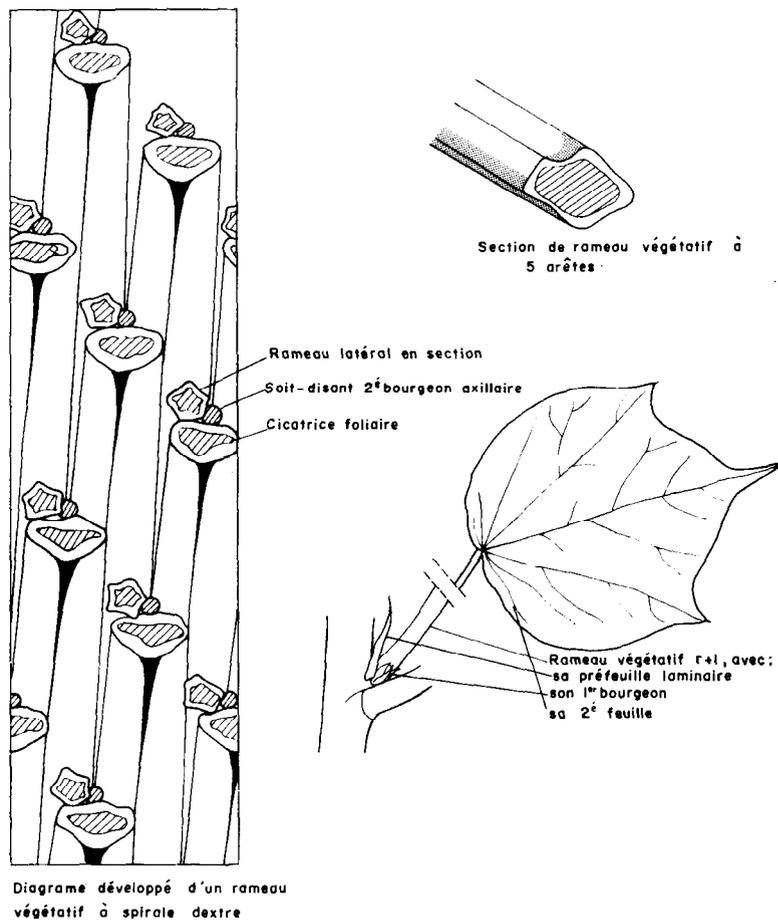


Fig. 18.

laminaire, la croissance du deuxième entre-nœud, lequel se termine aussi par un bouton floral et une feuille séparés sur le nœud par un bourgeon axillaire qui prend à son tour le relais, etc.

Non seulement, alors, il n'y a plus d'hélice, mais il semble bien que chaque entre-nœud fructifère ne comporte plus *qu'un seul segment foliaire*, l'entre-nœud étant alors équivalent à un *double-entre-nœud* de rameau végétatif. On constate en effet que la section de tige, *pentagonale* chez ce dernier (fig. 18) — l'une des trois traces foliaires de chaque segment recouvrant alternativement, se confondant avec elle, l'une des trois traces foliaires de l'autre segment — est *triangulaire* (fig. 19), et significativement plus mince chez un rameau fructifère, comme si un seul segment foliaire était reconstitué après chaque nœud. D'où, comme déjà montré *théoriquement* plus haut, cette particularité du cotonnier : l'équivalence d'un seul entre-nœud fructifère pour deux entre-nœuds végétatifs, laquelle satisfait à la condition d'équidistance. Elle résulterait donc de l'absence de l'une des hélices, ou plutôt de l'un des segments foliaires, et donc d'un entre-nœud et d'un nœud sur deux.

Le bouton floral et la feuille, séparés au même nœud par le bourgeon axillaire de cette dernière — lequel prend le relais de la croissance sympodiale — sont opposés, la feuille et le bouton changeant alternativement de bord à chaque nœud, ce qui donne au rameau fructifère, composé d'une suite d'éléments dans une certaine mesure indépendants, un tracé en zig-zag que n'a pas le rameau végétatif à croissance monopodiale.

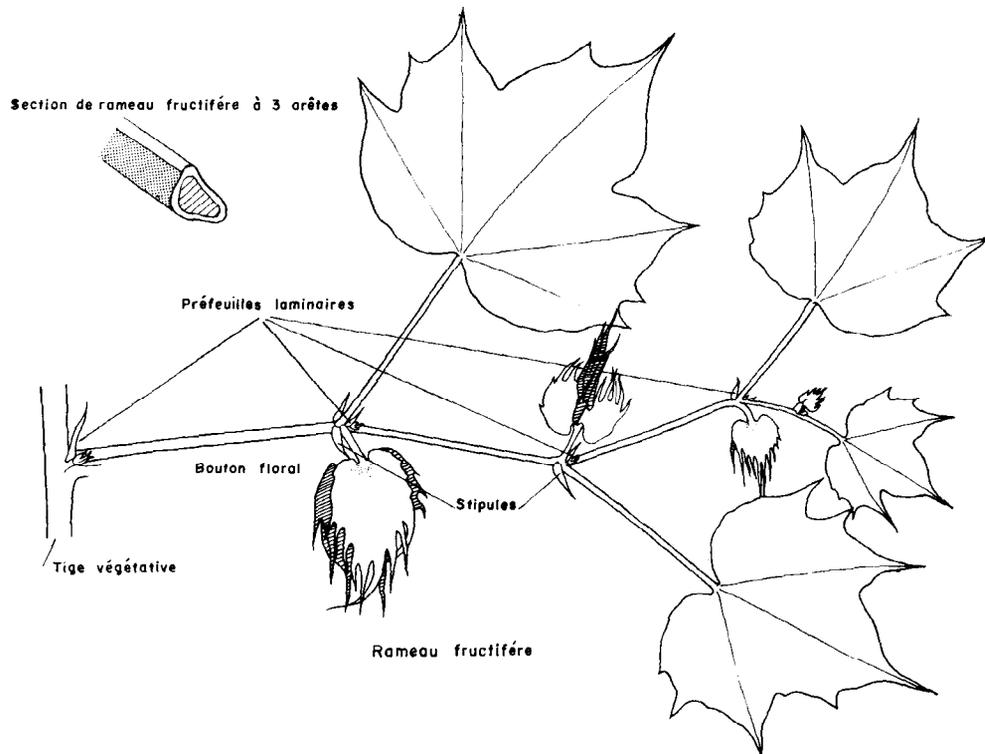


Fig. 19.

On remarquera encore que par ses feuilles fonctionnelles parfaitement identiques à celles de l'appareil végétatif — et qui constituent progressivement la fraction la plus importante de la surface foliaire totale — cette sorte d'inflorescence qu'est le rameau fructifère participe étroitement à la vie végétative. La production des entre-nœuds fructifères se fait d'ailleurs en synchronisme avec celle des entre-nœuds végétatifs, quoique dans le rapport d'un entre-nœud (double <sup>1</sup>) fructifère pour deux entre-nœuds végétatifs, ainsi qu'on l'avait montré théoriquement plus avant et comme on l'a figuré sur le diagramme de la figure 17 : les basses branches paires et impaires, *végétatives*, donc parcourues par les deux hélices, produisent *conjointement* les sous-ensembles de nœuds homologues définissant des obliques *doubles*.

Puis plus haut, comme le montre le même diagramme, mais en faisant alors appel à une « image », tout se passe *comme si*, aux nœuds d'insertion des rameaux fructifères sur la tige séminale, *une seule* hélice « passait » dans les rameaux pairs pour l'une et dans les rameaux impairs pour l'autre, d'où *l'indépendance* de ces rameaux et la définition d'une oblique *simple* par chacun des sous-ensembles successifs de nœuds homologues, caractéristiques dont on a vu qu'elles sont spécifiques de l'appareil fructifère du cotonnier.

Si, cependant, passant des rameaux inférieurs végétatifs aux rameaux supérieurs fructifères, on prolonge vers le haut, du côté de ceux d'ordre impair les obliques en trait discontinu et du côté de ceux d'ordre pair les obliques en trait continu, on retrouve les doubles-obliques caractéristiques de la structure végétative fondamentale des trois plantes.

On aurait tout aussi bien pu, enfin, utiliser une autre « image » que celle de la disparition d'une hélice et donc d'un nœud sur deux au niveau des rameaux fructifères : celle d'une fusion des hélices et des nœuds deux par deux, l'une produisant toujours la feuille et l'autre le bouton floral opposés sur le même nœud, ou encore chacune produisant alternativement la feuille et le bouton floral : chez l'arachide de type Virginia, les deux hélices produisent alternativement un nœud végétatif et un nœud fructifère.

### Conclusion.

Des retouches seront sans doute apportées à cette interprétation qui rend cependant déjà bien compte des faits observés, caractérisés en particulier par la distinction constante de *deux catégories* ou ensembles de rameaux latéraux et/ou de nœuds, qu'il était logique de rapporter à l'existence de *deux hélices* foliaires.

Limitée pour l'instant à des espèces à phyllotaxie alterne pourvues de deux hélices foliaires, elle peut s'énoncer comme suit :

« Les nœuds de la plante composent deux ensembles théoriquement infinis disjoints (mais à correspondance biunivoque, donc équipotents), chacun étant lié au système constitué, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des hélices foliaires.

« Chacun de ces ensembles est lui-même composé d'un nombre égal de sous-ensembles de nœuds « homologues » (synchrone et/ou équidistants du premier nœud de la plante).

« Ces sous-ensembles, formés alternativement d'un ensemble à l'autre, sont en nombre égal au total, à une constante près, à celui des nœuds de la tige séminale.

<sup>1</sup> L'unité d'entre-nœud, chez une plante à phyllotaxie alterne et pourvue de deux hélices foliaires, devrait logiquement être le double entre-nœud, compris entre deux feuilles successives d'une même hélice.

« On peut dire aussi bien, mais de façon plus théorique encore, que chacun des deux ensembles de nœuds est lié au système organisé constitué par l'ensemble des centres générateurs de feuilles attachés au système constitué lui-même, d'ordre en ordre de ramification, par l'une des hélices. Les centres d'un même ensemble fonctionnent en synchronisme, les deux ensembles fonctionnant d'autre part en alternance, engendrant chacun à chaque fois un nouveau sous-ensemble de nœuds homologues. »

Cette interprétation apparaît ainsi comme un prolongement à la théorie des hélices foliaires multiples de PLANTEFOL.

La connaissance des accroissements du nombre de sous-ensembles d'une part et du nombre de nœuds de chaque nouveau sous-ensemble d'autre part permet de *formuler* des relations de structure.

### LA FORMULATION

Indépendamment même des hypothèses que l'on peut faire sur le déterminisme du synchronisme et de l'équidistance, si on admet la réalité de ces phénomènes, les constructions géométriques (fondées sur la pente à  $45^\circ$  des obliques) qui les relatent conduisent tout naturellement à des expressions algébriques théoriques de la structure.

Considérons en effet la structure végétative *fondamentale* commune aux trois plantes en question (arachide, cotonnier et riz) représentée dans un plan par la figuration alternée, de part et d'autre de la tige séminale, des rameaux latéraux, les nœuds homologues de ces rameaux étant reliés par leurs doubles obliques (en tirets, fig. 20). Les diagrammes a, b, c, d, e représentent cette structure fondamentale telle qu'elle résulte théoriquement de la formation d'un sous-ensemble nouveau de nœuds homologues chaque fois qu'est produit un nouveau nœud de la tige séminale : le premier sous-ensemble (a) comprend

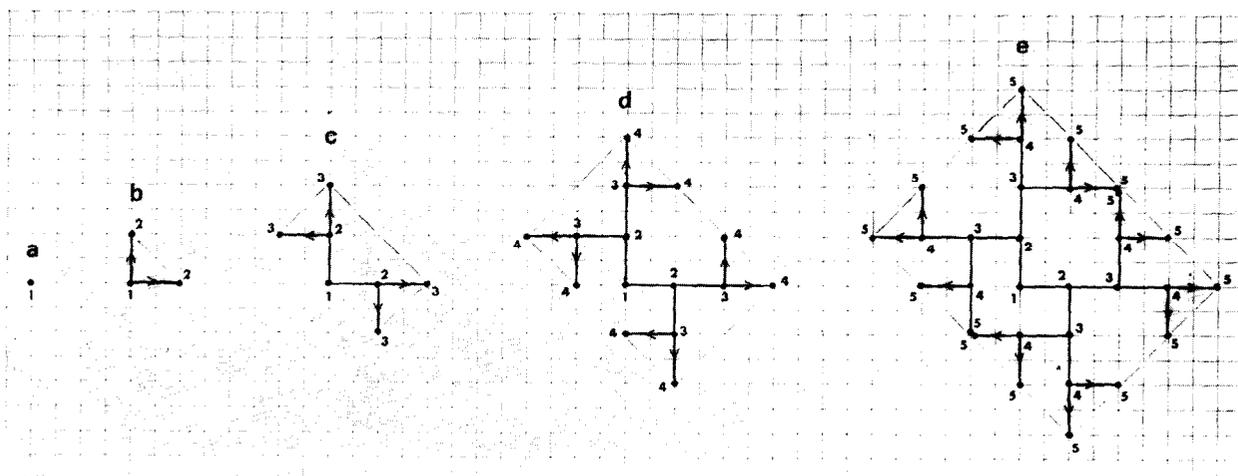


Fig. 20. — Développement théorique de la structure fondamentale des trois plantes. Tout se passe « comme si » chaque nouveau nœud engendrait à son tour, par dichotomie, deux nœuds nouveaux. Les nœuds portant le même numéro d'ordre, reliés par une oblique (b) puis par plusieurs (c, d, e), toujours inclinées à  $45^\circ$ , sont équidistants du nœud n° 1.

*un seul* nœud, le premier nœud cotylédonaire si son bourgeon axillaire se développe (cas de l'arachide) ou le premier nœud de l'axe épicotyle à émettre un rameau latéral (cas du cotonnier) ; le deuxième sous-ensemble (b) compte *deux* nœuds ; le troisième (c), correspondant au 3<sup>e</sup> nœud à compter du nœud de départ, en totalise *quatre* ; le quatrième (d), *huit* ; ... le n<sup>1<sup>ème</sup></sup>,  $2^{n-1}$  (ou  $2^n$  si on désigne par 0 le nœud de départ).

Tout se passe *comme si* chaque nouveau nœud engendrait à son tour, par dichotomie, deux nœuds nouveaux, dans des directions figurées ici perpendiculairement (par convention), en sorte que si on donne aux entre-nœuds végétatifs une même longueur, quel que soit l'ordre de ramification, pour signifier leur équivalence, les obliques sont inclinées à 45° et tous les nœuds marqués d'un même numéro se trouvent bien à la même distance, exprimée en nombre d'entre-nœuds (nombre égal au numéro si on note 0 le nœud de départ), du nœud n° 1.

Soit 1 la génération correspondant à ce premier nœud, celui de départ sur la tige séminale. La progression se fait comme suit :

Nœud de la tige séminale ou génération ou sous-ensemble	Nombre de nœuds nouveaux	Nombre de nœuds cumulé
1	1	1
2	2	3
3	4	7
4	8	15
5	16	31
.	.	.
.	.	.
n	$2^{n-1}$	$2^n - 1$

Le nombre de nœuds, points végétatifs, feuilles... augmente donc théoriquement comme  $2^{n-1}$  ou  $2^n$ , avec pour total  $2^n - 1$  ou  $2^{n+1} - 1$ , selon qu'on désigne par 1 ou par 0 le nœud de départ.

Mais il est commode, pour le dénombrement des quantités d'organes formés par la plante, théoriquement ou réellement, de représenter les rameaux ou talles issus d'une même tige, non plus de part et d'autre de cette tige mais d'un même côté, après rotation, autour de cette tige pour axe, d'un des deux ensembles, pair ou impair, de rameaux, les doubles-obliques caractéristiques devenant des obliques simples (en tirets sur la fig. 21). Cette figure montre ainsi la tige séminale r, dont les nœuds sont notés de 1 à n ; puis les rameaux primaires r + 1, déduits du principe d'équidistance, issus théoriquement de cette tige ; puis de même les rameaux secondaires r + 2 issus du *seul premier* rameau primaire ; puis les rameaux tertiaires r + 3 issus du *seul premier* rameau secondaire ; etc. (« seul » ,parce qu'on ne peut figurer de façon claire, sur un même plan, tous les rameaux secondaires, tertiaires...).

Faute, alors, de pouvoir représenter tout le diagramme *développé* de la structure, on a affecté chaque nœud figuré d'un coefficient numérique : 1, 2, 3... indiquant qu'il doit être compté pour un, deux, trois... nœuds, ces coefficients prenant en compte les organes non directement dénombrables parce que non figurés. Ce diagramme chiffré permet alors de dénombrer aisément les effectifs des sous-ensembles de nœuds constitués par les ordres de ramification successifs : r (colonne 0), r + 1 (colonne I), r + 2 (colonne II), r + 3 (colonne III), etc. ; de même que les effectifs des sous-ensembles de nœuds

homologues (équidistants), selon les lignes ou rangs (lus le long de la tige séminale  $r$ ) : 1, 2, 3, 4...  $n$  ; et de connaître la répartition, par ordre de ramification, de chacun des sous-ensembles de nœuds homologues, cette répartition étant donnée par les intersections des colonnes et des lignes (sur chaque ligne et dans chaque colonne sont inscrits les effectifs dénombrés le long des obliques en trait discontinu partant de la ligne en cause, voir fig. 21).

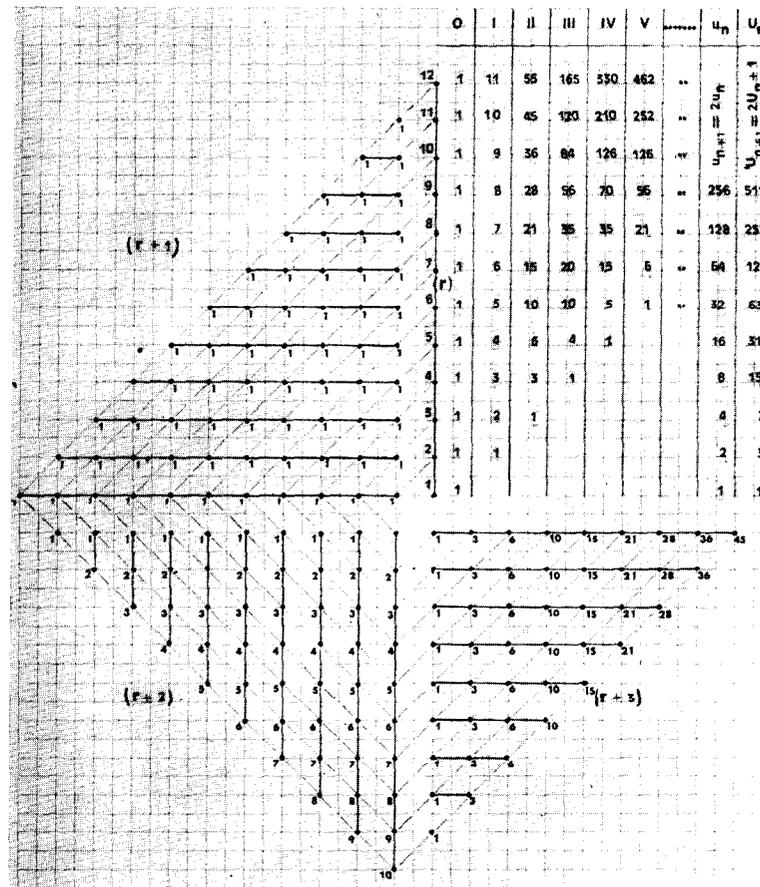


Fig. 21. — Diagramme de structure végétative fondamentale, commune aux trois plantes considérées, construit selon le principe de l'équidistance pour le dénombrement des effectifs non cumulés de nœuds aux rangs successifs de la tige ou talle séminale. Ces effectifs, inscrits dans les colonnes 0, I, II... reproduisent les séquences d'un triangle de Pascal.

Mais on constate surtout (fig. 21) que la plante élabore sa structure fondamentale, telle qu'est figurée ici *selon le principe d'équidistance, sur le modèle d'un triangle de Pascal*. Les colonnes 0, I, II, III, ... sont en effet les séquences verticales de ce triangle, ici *normalement* décalées d'un rang, chaque nombre étant alors la somme du précédent et de son voisin de gauche, ou encore la somme, jusqu'au rang précédent, des nombres de la séquence précédente. De même, les lignes sont les développements de la formule du

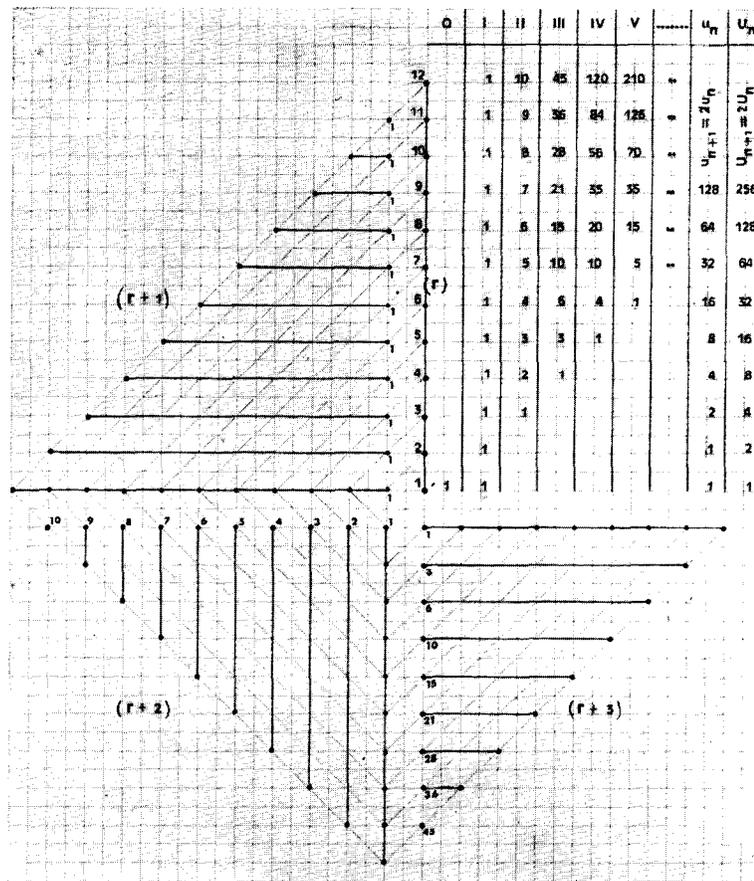


Fig. 22. — Diagramme identique à celui de la figure précédente, sinon que seuls le premier et le dernier nœuds de chaque rameau latéral ont été matérialisés par des points. Ce diagramme a été « chiffré » pour permettre le dénombrement des effectifs *non cumulés* de rameaux ou talles.

binôme, qui donne les effectifs théoriques des sous-ensembles de nœuds homologues (équidistants) à tout niveau ou rang  $n_i$  de la tige séminale.

Soit alors  $u_n$  et  $U_n$ , respectivement, les totaux marginaux non cumulés et cumulés, où  $U_n = 2u_n - 1$ . Ces totaux, qui progressent respectivement comme  $2^{n-1}$  et  $2^n - 1$ , constituent eux-mêmes des séquences telles que :

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

On remarquera encore que *les coefficients affectés aux nœuds figurés du diagramme reproduisent eux-mêmes les séquences du triangle de Pascal*, ce qui facilite leur détermination.

On peut aussi se proposer de dénombrer non plus les nœuds d'une plante mais seulement ses rameaux ou talles. On aura recours, dans ce cas, au diagramme de la figure 22 où les rameaux, délimités par leurs premier et dernier nœuds, ont été affectés de coefficients numériques tenant compte de ceux de ces organes qui ne peuvent être

représentés. On retrouve évidemment ici encore, mais décalés d'une colonne et d'un rang par rapport au diagramme de la figure 21, les mêmes séquences du triangle. La progression des totaux marginaux, non cumulé  $u_n$  et cumulé  $U_n$ , se fait respectivement comme  $2^{n-2}$  et  $2^{n-1}$ , constituant des séquences telles que :

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

Il est possible encore de dénombrer *directement* dans chaque colonne, sans avoir à faire les cumuls, les quantités *totales* de nœuds ou de rameaux formés, depuis l'origine, aux niveaux ou rangs successifs de la tige séminale. Concernant par exemple les rameaux ou talles, on utilisera le diagramme de la figure 23, identique à celui de la figure 22 si ce n'est que chaque ordre de ramification s'y trouve chiffré suivant une séquence du triangle *plus élevée de un ordre*, puisque chaque séquence verticale est déduite de la précédente par *cumul* de ses termes. Le total marginal progresse évidemment comme, ci-dessus,  $U_n$ , tel que  $U_{n+1} = 2U_n$ .

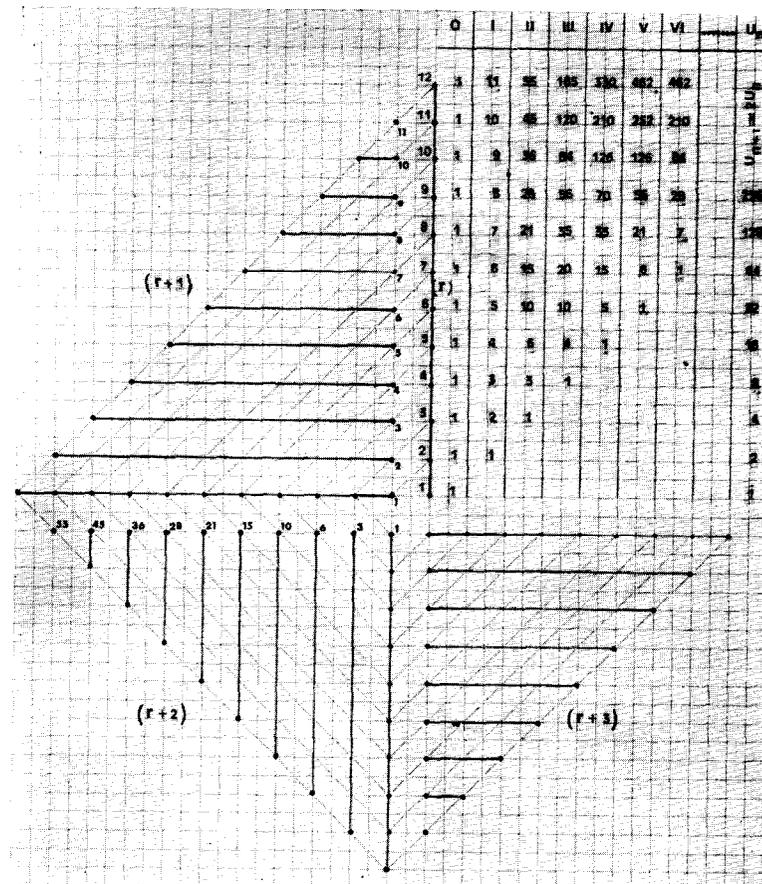


Fig. 23. — Même diagramme que le précédent mais chiffré pour le dénombrement des effectifs *cumulés* de rameaux ou talles.

Cependant, si ces modèles construits sur le principe de l'équidistance ou, ce qui revient au même, sur celui du synchronisme *dans* les ordres de ramification, sont bien structurés *quant à l'espace*, ils ne le sont qu'imparfaitement *quant au temps*. Ils le seraient intégralement s'il y avait synchronisme de tout nœud d'une tige-mère (de rameaux latéraux) et des nœuds homologues (entre eux) reliés par la double-oblique qui converge et se recoupe sur lui, ce qui n'est pas le cas.

On a vu en effet qu'il y a, dès l'origine, un *décalage de rang* entre tout nœud d'une tige et sa double-oblique synchrones. Ce décalage pourrait être le même, d'une valeur de *deux rangs*, chez les trois espèces considérées, sans qu'il soit possible de l'affirmer pour l'instant du fait de la difficulté de préciser le phénomène à moins d'un rang près à l'échelle macroscopique.

Une identité de décalage suggérerait une identité de mécanisme chez les trois plantes, tandis que la non-identité signifierait que, dès le début du développement (dans la graine en cours de maturation, chez l'arachide), les structures se différencient spécifiquement relativement au temps. Ce qu'elles font plus ou moins tôt par la suite, relativement à l'espace comme au temps, par l'intervention de phénomènes comme l'inhibition ou l'avortement systématique (ou circonstanciel, mais qu'on ne considérera pas ici) de bourgeons axillaires et, surtout, par l'interférence, selon des modalités spécifiques, des structures fructifère ou reproductrice et végétative. Il en résulte des cas d'espèce.

#### Cas du riz.

Chez le riz (KATAYAMA, 1951), la première talle primaire (sa préfeuille, plus exactement), axillaire à la première vraie feuille (qui fait suite au coléoptile), est synchrones — on l'a vu — non pas de la deuxième feuille, comme le laisserait penser le diagramme 16a établi sur la base du principe de l'équidistance (ou, ce qui revient au même, *compte non tenu* du synchronisme *entre* ordres de ramification), mais de la *quatrième*, comme le montre le diagramme 16b. Le décalage initial est de *deux* entre-nœuds ou nœuds. Le diagramme de la figure 24 a donc été construit en opérant, sur la position des talles primaires, secondaires, tertiaires... telle qu'elle se présente sur le diagramme de la figure 23, la translation, déjà effectuée pour passer de 16a à 16b, de *deux* entre-nœuds ou intervalles, nécessaire pour réaliser les relations de synchronisme des figures 8, 15 (KATAYAMA) et 16b, les obliques conservant d'ailleurs ainsi leur pente à 45°. On obtient ainsi un diagramme *chronologique*.

Comme dans la figure 23, enfin, les coefficients numériques attribués aux talles figurées sur ce diagramme 24 correspondent aux quantités *cumulées* de talles formées, depuis l'origine, aux nœuds ou rangs successifs de la talle séminale r.

Compte tenu, donc, des relations de synchronisme *dans* et *entre* les ordres de ramification (fig. 24), on constate, en dénombrant les quantités cumulées de talles formées *aux instants* de production des nœuds successifs de la talle séminale — quantités qu'on inscrit dans les colonnes O, I, II, III..., sur la ligne correspondant au nœud ou rang concerné — que ce sont bien toujours *les mêmes séquences* du triangle de Pascal qui interviennent, mais introduites à des instants ou niveaux *plus tardifs* que précédemment (fig. 23). Ces séquences sont en effet décalées, les unes par rapport aux autres, non plus d'un seul mais de *deux* rangs. Il en résulte que le total marginal  $U_n$  ne progresse plus comme  $2^{n-1}$  mais comme une suite de Fibonacci, où chaque terme est égal à la somme des deux précédents :

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

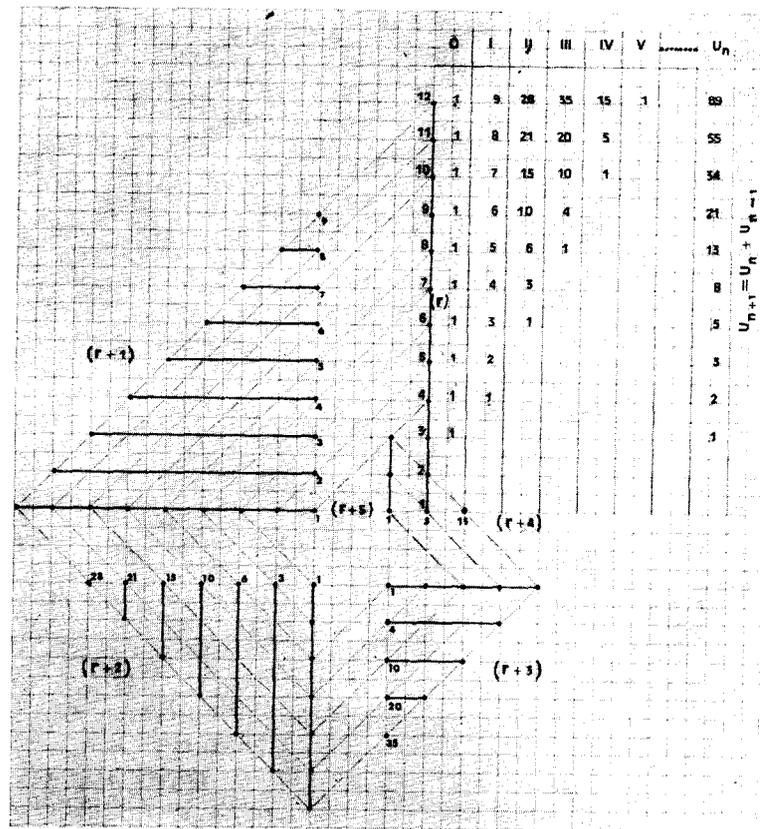


Fig. 24. — Diagramme *chronologique* de structure du riz, déduit du diagramme général de la figure 23 par translation des talles latérales, par rapport à leur talle-mère, de façon à reproduire les relations de synchronisme contenues dans les figures 8, 15 et 16b. Les séquences sont toujours celles de Pascal mais décalées de deux rangs.

Une autre situation, chez le riz toujours (KATAYAMA), peut se présenter, ainsi que bien d'autres vraisemblablement selon la variété. La première talle secondaire produite par chaque talle primaire est en effet normalement axillaire à la préfeuille de cette talle primaire. Que le bourgeon axillaire de cette préfeuille, inhibé, reste dormant, ainsi que dans les ordres de ramification ultérieurs (ce qui constitue une modalité de différenciation de la structure) : alors la première talle secondaire effective (sa préfeuille) sera synchronisée, non plus de la feuille n° 6 de la talle séminale (fig. 8 et 15), mais de la feuille n° 7, les relations générales de synchronisme devenant celles qui se trouvent figurées sur le diagramme de la figure 25 (KATAYAMA).

Le décompte des talles se fera dans ce cas au moyen du diagramme de la figure 26, à comparer à ceux des figures 23 et 24 : ce sont bien toujours les mêmes séquences du triangle qui les dénombrent mais introduites à des niveaux encore plus tardifs de la tige séminale, leur décalage étant cette fois de *trois* rangs. Les termes successifs du total marginal sont alors égaux à la somme du précédent et de l'antépénultième :

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

Main stem	1/0	2/0	3/0	4/0	5/0	6/0	7/0	8/0	9/0	10/0
				1/1	2/1	3/1	4/1	5/1	6/1	7/1
					1/2	2/2	3/2	4/2	5/2	6/2
First tillers						1/3	2/3	3/3	4/3	5/3
							1/4	2/4	3/4	4/4
								1/5	2/5	3/5
									1/6	2/6
										1/7
							1/11	2/11	3/11	4/11
								1/12	2/12	3/12
									1/13	2/13
										1/14
								1/21	2/21	3/21
Second tillers									1/22	2/22
										1/23
									1/31	2/31
										1/32
										1/41
Third tillers										1/111

Fig. 25. — Regularity of leaf emergence : leaves and tillers on the same vertical line emerged at the same time (Katayama 1951). A comparer aux figures 8 et 15 : les différences résultent de l'avortement systématique du bourgeon axillaire des préfeuilles chez le riz.

En comparant les séquences marginales des figures 23, 24 et 25, on comprend que la capacité de tallage des graminées cultivées puisse varier considérablement, déterminée qu'elle est par le retard au développement, l'avortement ou l'inhibition de tel ou tel bourgeon axillaire et l'on conçoit mieux l'intérêt de connaître la structure non seulement dans les dimensions de l'espace mais aussi dans le temps, qui détermine les conditions de fructification. Cette capacité de tallage pourrait encore s'exprimer en termes de *déficit* par rapport au modèle *potentiel* représenté par le diagramme de la figure 23.

Il reste enfin à expliquer le désaccord apparent entre quantités dénombrées de nœuds et de talles ou rameaux selon qu'on le fait sur la base du principe d'équidistance (fig. 21, 22, 23) ou sur celle du principe de synchronisme (fig. 24 et 26).

Dans le synchronisme *intégral*, c'est-à-dire compte tenu des relations de synchronisme *dans* et *entre* les ordres de ramification, les diagrammes font apparaître à la base de la tige-mère le décalage de rang entre nœuds de cette tige et leurs obliques synchrones (fig. 24 et 26), alors qu'en réalité, sur la plante, c'est *au sommet* qu'il est vu. Dans la représentation en équidistance (fig. 22 et 23), il convient donc, pour être complet, de

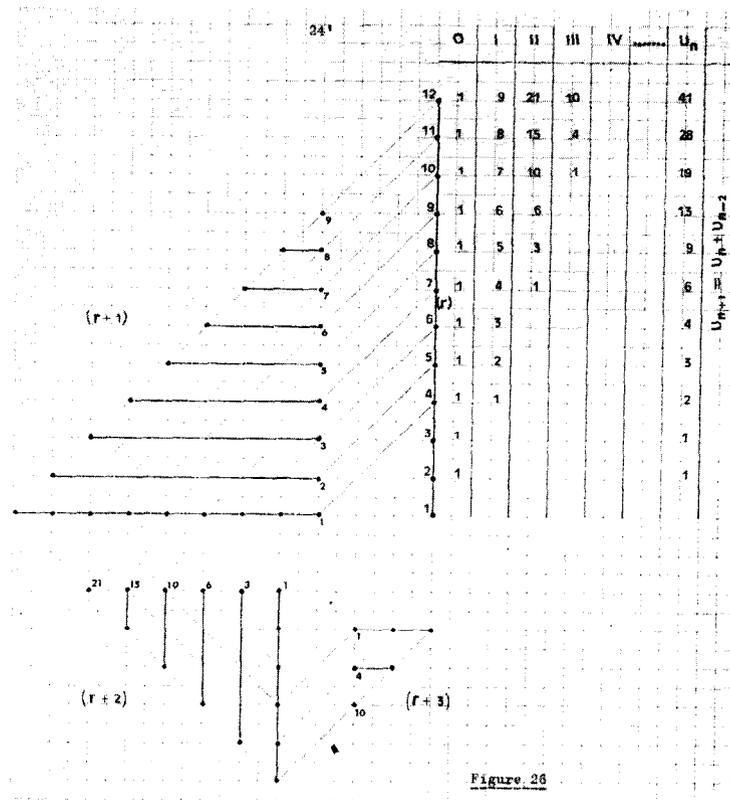


Fig. 26. — Diagramme *chronologique* de structure du riz, correspondant à celui de la figure 25 (Katayama), chez une variété caractérisée par l'avortement systématique du bourgeon axillaire des préfeuilles. Les séquences du triangle sont décalées de trois rangs.

faire apparaître ce décalage au sommet de la tige, comme par exemple sur le diagramme de la figure 14 où les *deux* nœuds libres au sommet de la tige séminale sont décalés par rapport à leurs obliques synchrones qui convergent *deux* nœuds plus bas.

Appliquant cette règle au riz, on obtiendra les constructions des figures 27 et 28, correspondant respectivement à celles des figures 24 et 26, pour une talle séminale *venant* d'émettre sa 12<sup>e</sup> feuille par exemple. Le dénombrement des talles au moyen de ces diagrammes montre alors clairement que :

— Dans le cas de la figure 27, les séquences du triangle sont normalement décalées de un rang et la suite des termes du total marginal débute bien, jusqu'à la feuille n° 6, comme dans la figure 23, puis présente un *déficit* du fait que, si au moment d'émission de la 12<sup>e</sup> feuille *tous* les sous-ensembles de nœuds *synchrones* sont évidemment *complets* (pour  $n = 12$ , on a bien le même total de 89 talles que dans la fig. 24), les sous-ensembles (8), (9) et (10) de nœuds *équidistants* sont encore *incomplets* : et c'est ainsi que la plante est « vue » réellement par l'observateur ;

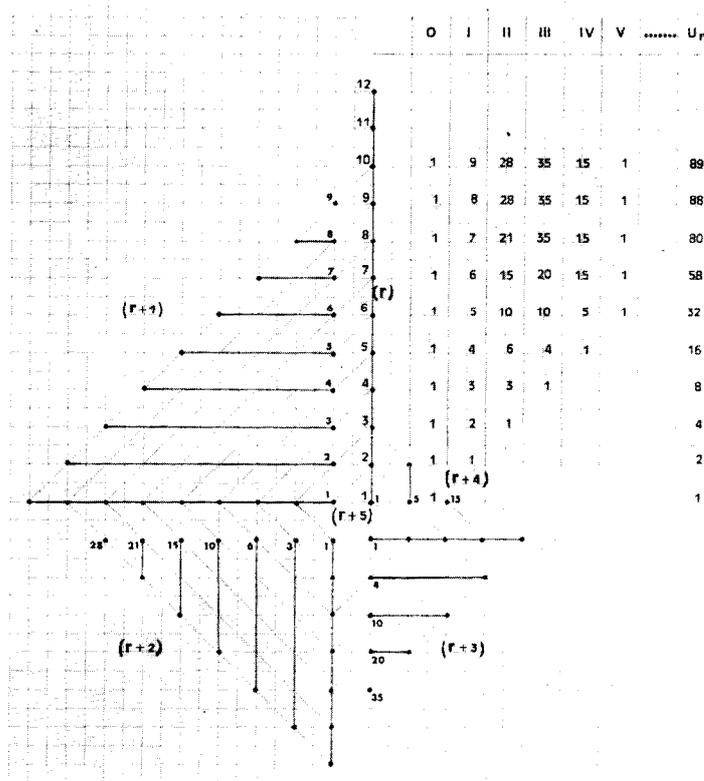


Fig. 27. — Diagramme de structure du riz établi sur la base des principes de synchronisme et d'équidistance, telle qu'elle est « vue » réellement par l'observateur. Le décalage de rang entre un nœud de la talle-mère et son oblique synchrone a été représenté au sommet (oblique 10 synchrone du nœud 12). A comparer aux diagrammes des figures 23 (équidistance) et 24 (synchronisme).

— Dans le cas de la figure 28, les séquences du triangle sont décalées de deux rangs (en raison de l'avortement du bourgeon axillaire des préfeuilles, ce qui ramène d'abord à la situation de la fig. 24) et la suite des termes du total marginal débute, jusqu'à la feuille n° 7, comme dans la figure 24, puis présente un *déficit* du fait que, si au moment d'émission de la 12<sup>e</sup> feuille les sous-ensembles de nœuds synchrones sont complets (le résultat pour  $n = 12$  étant bien 41, comme dans la fig. 26), les sous-ensembles (8), (9) et (10) de nœuds équidistants ne le sont pas encore.

*Il n'y a donc pas équivalence stricte du synchronisme ou équidurée et de l'équidistance*, du fait du décalage de rang de tout nœud de tige-mère par rapport à son oblique synchrone, et ceci a vraisemblablement une signification considérable dans le processus de ramification, en rapport avec cette observation que tout se passe *comme si* chaque nœud nouveau en engendrait deux à son tour (voir au début du chapitre le schéma de développement de la structure) alors qu'une cellule qui se divise n'en produit jamais qu'une nouvelle.

Il n'y a équivalence de l'équidurée et de l'équidistance qu'avec, si on peut dire, un certain retard.

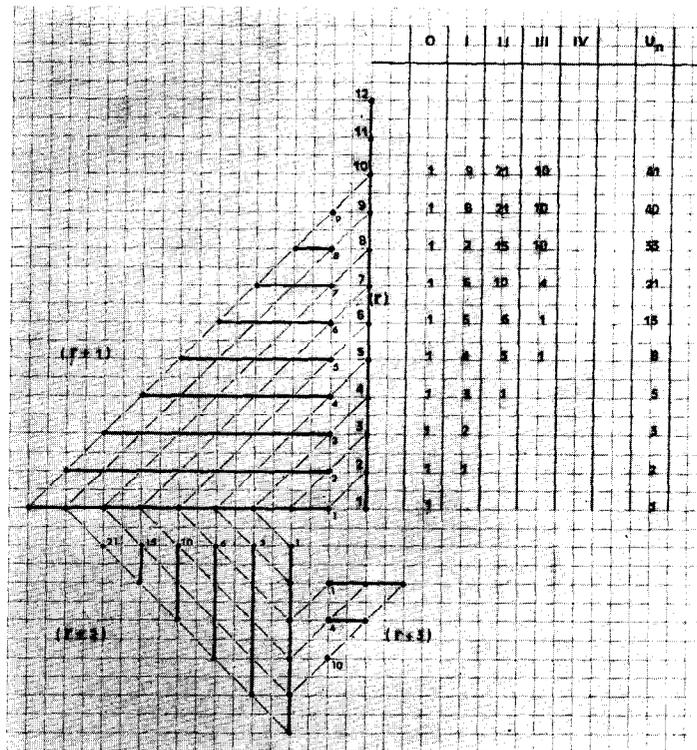


Fig. 28. — Comme pour la figure 27, concernant une variété de riz caractérisée par l'avortement systématique du bourgeon axillaire des préfeuilles. A comparer aux diagrammes des figures 24 et 26.

### Cas de l'arachide.

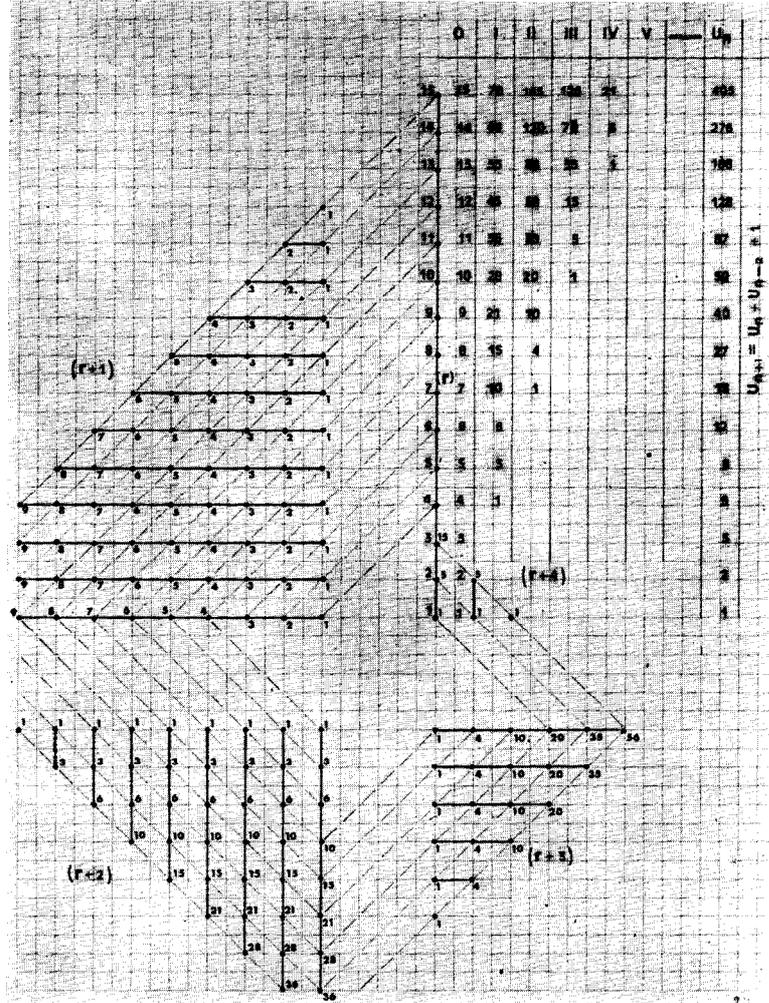
Il semble que, chez l'arachide, le synchronisme de formation des feuilles se caractérise par un décalage de deux rangs généralement, comme chez le riz, entre un nœud quelconque d'une tige et sa double-oblique synchronone. Soit  $n$  le rang de convergence d'une double-oblique : son nœud synchronone sera  $n + 2$ . Ainsi, le premier nœud du premier rameau cotylédonaire, par exemple, paraît synchronone, non pas du deuxième nœud (cotylédonaire) de la tige séminale, comme pourrait le laisser penser le diagramme de la figure 14 si on ne prêtait pas attention aux deux nœuds libres au sommet des tiges, mais du quatrième (nœuds cotylédonaire compris), et ce décalage paraît se maintenir par la suite.

Il est possible, quoique peu vraisemblable, que selon le type d'arachide l'importance de ce décalage soit variable de un nœud, et il serait aisé de construire le diagramme de structure correspondant, mais on considèrera ici le modèle défini ci-avant, figuré par le diagramme « chronologique » de la figure 29, où les rameaux ont été décalés de deux intervalles ou entrenœuds par rapport à leur tige-mère, pour tenir compte du décalage initial, cette translation conservant par ailleurs aux obliques leur inclinaison de  $45^\circ$ .

Ce diagramme a été chiffré pour permettre le dénombrement des quantités cumulées de nœuds qui seraient formées, chez une plante purement *végétative*, par le modèle en question, dans les ordres successifs de ramification. On retrouve évidemment les

séquences du triangle de Pascal, décalées de trois rangs, le total marginal constituant lui-même une séquence telle que :

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



mixte, deux nœuds végétatifs alternent en effet régulièrement avec deux nœuds fructifères sur tous les rameaux latéraux, quel que soit leur ordre de ramification, les deux premiers nœuds étant toujours végétatifs (les nœuds de la tige séminale étant, eux, tous végétatifs, contrairement aux types Spanish et Valencia).

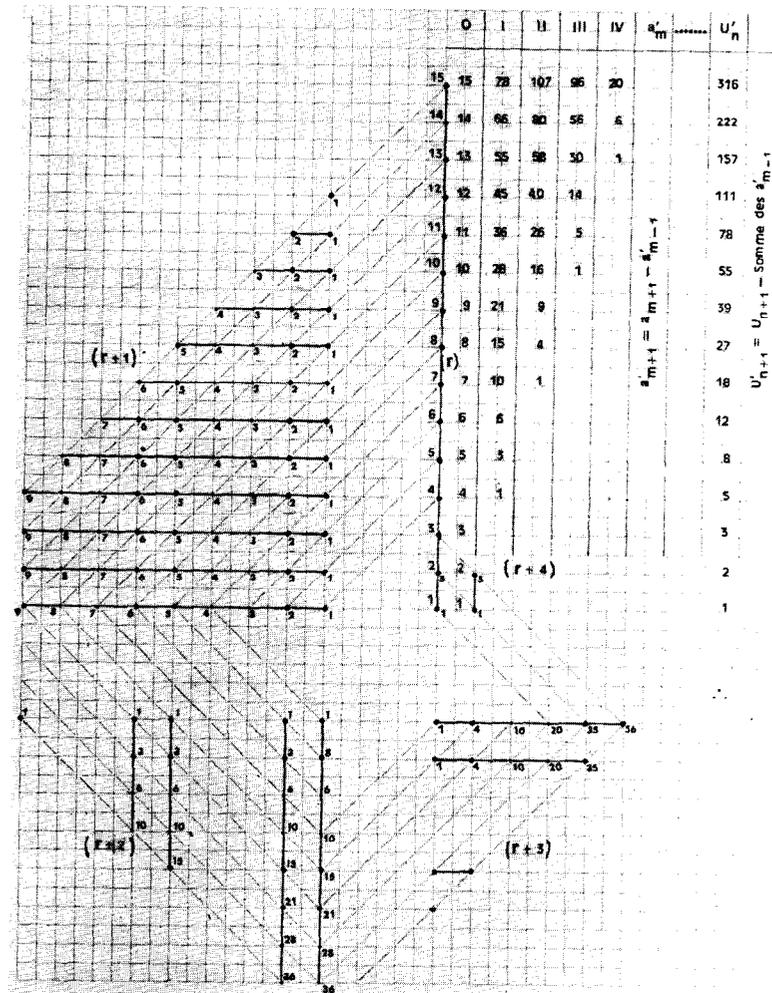


Fig. 30. — Diagramme chronologique de la structure « mixte » de l'arachide de type Virginia, permettant le dénombrement des quantités cumulées de nœuds, indistinctement végétatifs ou fructifères, ou encore celui des quantités de feuilles (cataphylles comprises).

Les nœuds fructifères émettant évidemment des rameaux fructifères (sortes d'inflorescences en épi de trois à cinq fleurs, GILLIER, 1963), il en résulte un déficit de rameaux végétatifs et de nœuds par rapport au modèle « végétatif » théorique de la figure 29. Le diagramme représentatif se présente alors comme dans la figure 30 : les nœuds fructifères y ont été matérialisés par des points plus petits que pour les nœuds végétatifs, les deux catégories alternant régulièrement (deux végétatifs — deux fructifères — deux végétatifs...), et les rameaux fructifères n'ont pas été figurés. Les coefficients numériques

permettent de décompter les quantités de nœuds, végétatifs et fructifères sans distinction, ou, ce qui revient au même, les nombres de feuilles (cataphylles comprises) à tout niveau ou rang de la tige séminale.

Les séquences (fig. 30) restent décalées de trois rangs, les deux premières étant encore celles du triangle, tandis que les suivantes sont déficitaires. Il est cependant aisé de les déterminer en remarquant que chacune d'elles débute normalement par : 1, 4 (colonne II) ; 1, 5 (colonne III) ; 1, 6 (colonne IV)... ; puis chaque terme de ces séquences déficitaires, soit  $a'_m$ , est égal au terme de même rang,  $a_m$ , de la séquence normale du triangle, diminué de l'avant-dernier terme,  $a'_{m-1}$ , de la séquence déficitaire :

$$a'_{m+1} = a_{m+1} - a'_{m-1}$$

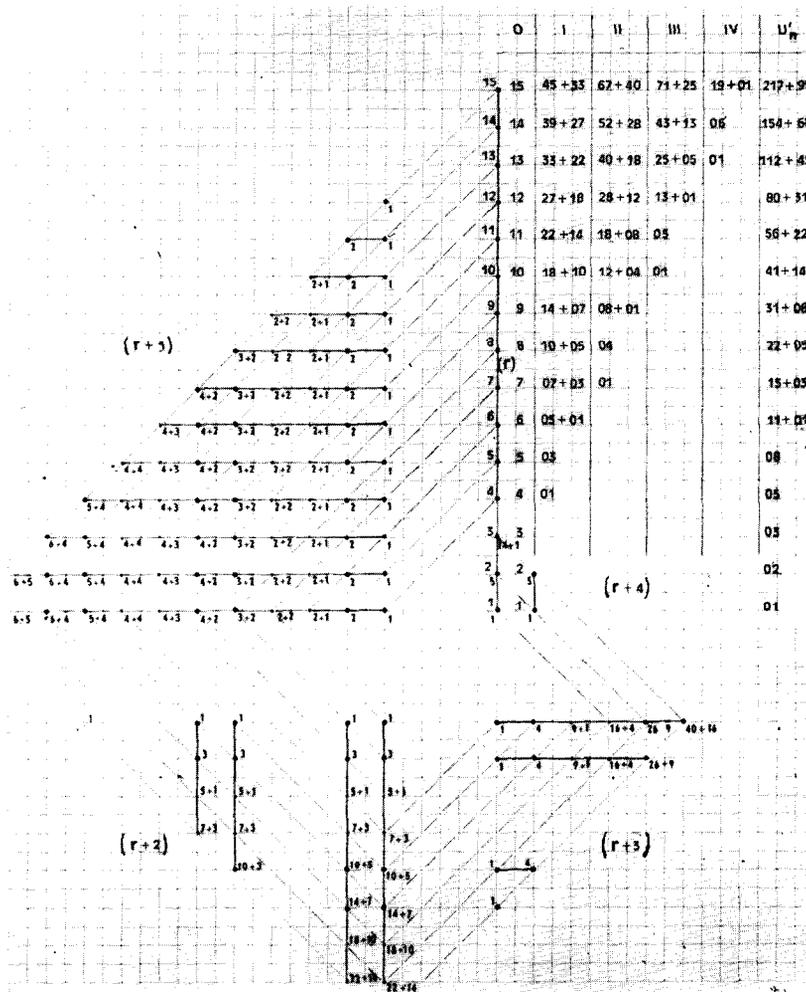


Fig. 31. — Diagramme chronologique de la structure « mixte » de l'arachide de type Virginia, permettant de dénombrer les quantités cumulées de nœuds distinctement végétatifs ou fructifères.

En conséquence, passé le 5<sup>e</sup> terme (jusqu'auquel on a une suite de Fibonacci), le total marginal  $U_n$  constitue une séquence dont chaque terme  $U_{n+1}$  est égal au terme de même rang,  $U_{n+1}$  de la séquence normale (fig. 29) diminué de la somme des  $a_{m-1}'$  :

$$U_{n+1} = U_{n+1} - \text{Somme des } a_{m-1}'$$

On peut remarquer cependant encore que cette séquence, jusqu'au 12<sup>e</sup> rang, répond plus simplement, mais approximativement, à la formule :

$$U_{n+1} = 2U_n + 1 \text{ à } 3$$

Enfin, il est possible de distinguer, à tout niveau, les nœuds fructifères des nœuds végétatifs. Sur le diagramme chiffré de la figure 31 ont été dénombrées séparément les quantités cumulées de nœuds végétatifs (1<sup>er</sup> nombre) et de nœuds fructifères (2<sup>e</sup> nombre, à la suite du signe +). Les coefficients numériques respectifs constituent évidemment une semblable série, la série fructifère étant décalée, par rapport à la série végétative, de six intervalles. On peut alors écrire, approximativement, pour la séquence *végétative* (mais seulement jusqu'au 14<sup>e</sup> terme) :

$$U_{V_{n+1}} = U_{V_n} + U_{V_{n-3}} + 1$$

et pour la séquence *fructifère*, qui ne commence qu'au 6<sup>e</sup> terme ( $n = 6$ ), et ceci jusqu'au 16<sup>e</sup> terme :

$$U_{f_{n-5}} = U_{f_{n-6}} + U_{f_{n-8}} + 2$$

### Cas du cotonnier.

Le décalage de rang entre nœuds de la tige séminale et obliques synchrones paraît être, chez le cotonnier, de trois (ou peut-être quatre) entre-nœuds au niveau des organes végétatifs du bas de la plante. Si, cependant, comme pour l'arachide (fig. 14) et le riz (fig. 15 et 16), on tient compte du nœud de la préfeuille des rameaux latéraux (nœud qui, en raison de sa position à l'insertion de ces rameaux sur leur tige-mère, échappe habituellement à l'observation), ce décalage peut être ramené à deux rangs (ou trois) comme chez le riz et l'arachide. C'est sur cette base qu'ont été construits les diagrammes chronologiques chiffrés permettant de dénombrer les nombres non cumulés (fig. 32) et cumulés (fig. 33) de nœuds végétatifs et fructifères émis par la plante aux niveaux successifs de la tige séminale.

Ces diagrammes ne vont pas au-delà du  $r + 2$  fructifère, déjà généralement peu développé dans la réalité. Les rameaux végétatifs ( $r$ ,  $r + 1$ ,  $r + 2$ ) ont été figurés en trait épais, rappelant la présence de deux segments foliaires, et les rameaux fructifères en trait mince (un seul segment foliaire). Les nœuds végétatifs, par contre, sont matérialisés par un petit point, les nœuds fructifères l'étant par un gros point. Les abréviations Pr (pour préfeuille) encadrent, en  $r + 1$  et  $r + 2$ , les nœuds de la préfeuille situés à la base de tout rameau, végétatif ou fructifère. Ces nœuds sont habituellement végétatifs.

Comme dans les diagrammes concernant le riz et l'arachide, n'ont été représentés que les rameaux  $r + 2$ , végétatifs et fructifères, issus d'un seul rameau végétatif  $r + 1$ , mais du *dernier* venu, qui précède juste le premier rameau fructifère, au lieu du premier à la base. Chez une variété dont le rang d'émission du premier rameau fructifère est peu élevé (rameau n° 1, issu du nœud n° 10, nœuds cotylédonaire compris), ce dernier rameau végétatif est en effet le plus développé relativement à ceux qui le précèdent dans le bas, lesquels le sont progressivement moins.

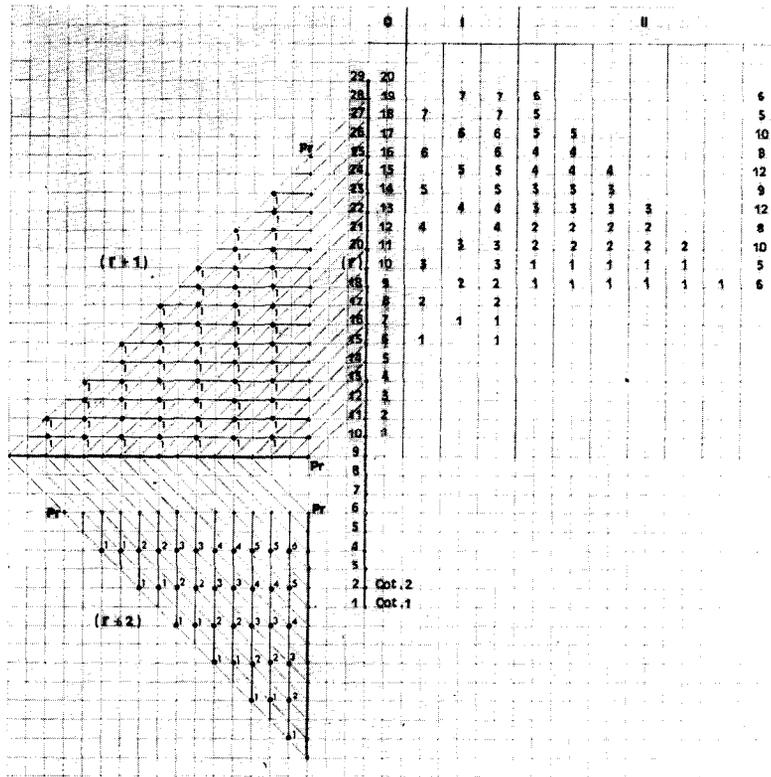


Fig. 32. — Diagramme chronologique de structure du cotonnier, pour le dénombrement des quantités *non cumulées* de nœuds fructifères sur les rameaux fructifères  $r + 1$  issus de la tige séminale (colonnes I) et sur les rameaux fructifères  $r + 2$  issus des rameaux végétatifs  $r + 1$  de la base (colonnes II).

En  $r + 1$  (colonne I, fig. 32), les deux ensembles *disjoints* de rameaux, pair et impair, produisent chacun indépendamment la séquence : 1, 2, 3, 4... du triangle de Pascal, l'une décalée d'un rang par rapport à l'autre, chacune allant évidemment de deux en deux rangs. Leur total marginal non cumulé constitue la double-série : 1, 1, 2, 2, 3, 3, 4, 4... Le cumul de chacune de ces séries (colonne I, fig. 33) est du second degré : 1, 3, 6, 10..., de même que le cumul marginal, si on les considère *de deux en deux rangs* : 1, 4, 9, 16... ou 2, 6, 12, 20... La formule de récurrence d'une telle série du second degré s'écrit :

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

En  $r + 2$  (colonne II, fig. 32), chaque colonne dénombre les nœuds reproducteurs portés par les rameaux fructifères  $r + 2$  issus d'un même rameau végétatif  $r + 1$ , sur lequel la situation est en principe la même que sur la tige séminale ( $r$ ). D'où la même séquence : 1, 1, 2, 2, 3, 3... répétée aussi souvent qu'il s'est développé de rameaux végétatifs  $r + 1$ , mais progressivement plus courte vers le bas. Ces séquences identiques partent de façon apparemment paradoxale du même rang ( $n = 9$ , ici), du fait que, à une unité près, le premier rameau fructifère de chaque rameau végétatif latéral est d'autant plus éloigné de la base ou insertion de ce rameau que cette insertion se fait à un rang moins élevé sur la tige séminale. Ici, encore, il y a *équidistance*, du premier nœud de la plante aux nœuds d'émission d'un premier rameau fructifère.

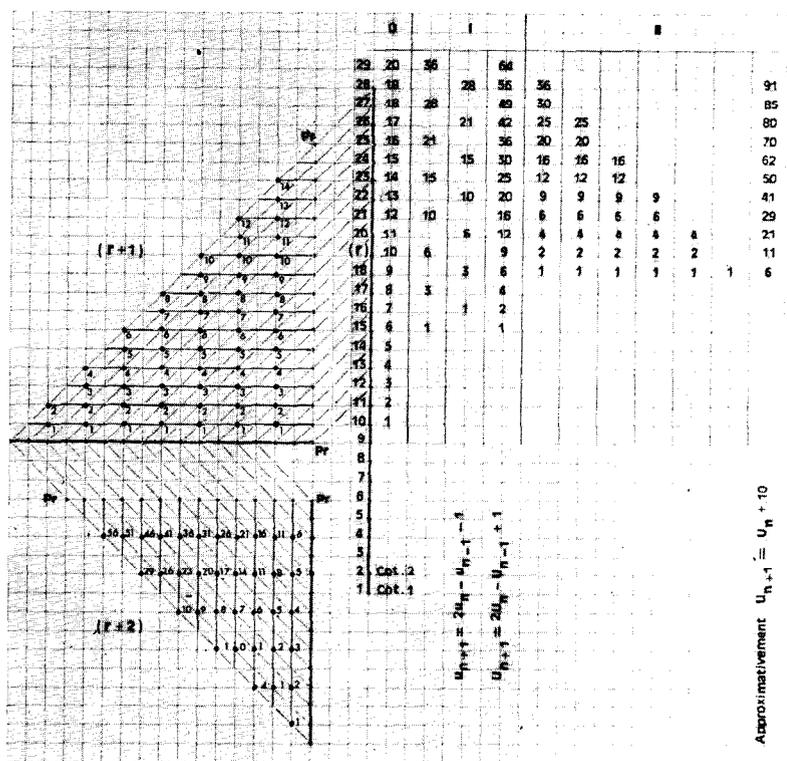


Fig. 33. — Diagramme chronologique de structure du cotonnier, pour le dénombrement des quantités *cumulées* de nœuds fructifères  $r + 1$  (colonnes I) et  $r + 2$  (colonnes II).

Si  $k$  est le nombre de rameaux végétatifs développés, le total marginal non cumulé de nœuds fructifères inscrits dans les colonnes  $r + 2$  (II, fig. 32) devrait suivre la séquence :  $1k, 1k, 2k, 2k, 3k, 3k...$  Mais ces rameaux végétatifs étant progressivement moins développés, la séquence sera, à supposer que le déficit soit régulier :

$$1k, (1k - 1), (2k - 2), (2k - 4), (3k - 6), (3k - 9), (4k - 12), (4k - 16)...$$

On obtient en conséquence en  $r + 2$  (II, fig. 33), pour les rameaux végétatifs, un total marginal cumulé qui n'est plus du second degré, mais qui, du fait de ce déficit, peut être représenté par une droite moyenne qui répondrait, hormis à ses extrémités, à la formule :

$$U_{n+1} = U_n + 10.$$

On montrera, au chapitre suivant, comment il est possible de passer de ces formules de récurrence à des « relations de structure » algébriques, modèles mathématiques de la « production de nombre » de la plante.

## REMERCIEMENTS

L'auteur remercie vivement M. Jean DÉJARDIN, Chef de la section de biométrie de l'O.R.S.T.O.M., et M. L. TURC, du Département d'Agronomie de l'I.N.R.A., dont les avis ont beaucoup contribué à la clarté du sujet.

*Manuscrit reçu le 29 septembre 1970.*

## BIBLIOGRAPHIE

- ATTIMS (Y.) — 1969 — Etude de la morphogenèse dans le genre *Gossypium* L. (Malvacées) *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., n° 10, déc., 95-116.
- BOULANGER (J.), GUTKNECHT (J.) — 1955 — Influences variétales et climatiques sur le rythme de floraison du cotonnier (*G. hirsutum*). *Coton Fib. trop.*, 10 (1), 26-34.
- BUNTING (A. H.) — 1955 — A classification of cultivated groundnuts. *Emp. J. exp. Agric.*, 23 (91-92), 158-170.
- BUNTING (A. H.) — 1958 — A further notes on the classification of cultivated groundnuts. *Emp. J. exp. Agric.*, 26 (103), 254-258.
- FORESTIER (J.) — 1969 — Développement de l'arachide hâtive en région forestière. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol. 9, juillet, 33-63.
- FORTANIER (E. J.) — 1957 — Control of flowering in *Arachis Hypogaea* L. J. H. Veenman & Zonen, Wageningen, 116 p. en hollandais.
- FRANQUIN (P.) — 1952 — Essais de comportements physiologique et parasitaire du cotonnier en moyenne Côte-d'Ivoire. Rapport I.R.C.T., 66 p.
- GILLIER (P.) — 1963 — Caractéristiques des différents types d'arachides cultivées et moyens de les reconnaître. *Oléagineux*, 18 (12), 763-766.
- GILLIER (P.), SILVESTRE (P.) — 1969 — L'Arachide. Techniques agricoles et productions tropicales. G. P. Maisonneuve et Larose, Paris, 292 p.
- JACQUES-FÉLIX (H.) — 1962 — Les graminées d'Afrique tropicale. I.R.A.T., *Bull. sci.*, n° 8, 345 p.
- KATAYAMA (T.) — 1951 — Studies on tillering of rice and barley. En japonais, 117 p., rapporté par Isaburo Nagaï dans : Japonica Rice. Its breeding and culture. Yokendo Ltd, Tokyo, 1962, 843 p., en anglais.
- MAUNEY (J. R.), BALL (E.) — 1959 — The axillary buds of *Gossypium*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 86 (2), 236-244.
- PLANTEFOL (L.) — 1948 — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. Masson & Cie, Paris, 153 p.
- THARP (W. H.) — 1960 — The cotton plant. *Agric. Handb.*, n° 178, 16 p. U.S.D.A., *Agric. Res. Serv.*
- YARBROUGHT (J. A.) — 1957 — *Arachis Hypogaea*. The seedling, its epicotyl and foliar organs. *Amer. J. Bot.*, 44 (1), 19-30.