



HAL
open science

Correlations entre paramètres structuraux chez les plantes vasculaires - essai de vérification quantitative de la théorie du Durian

Pierre-Éric Lauri

► **To cite this version:**

Pierre-Éric Lauri. Correlations entre paramètres structuraux chez les plantes vasculaires - essai de vérification quantitative de la théorie du Durian. Sciences du Vivant [q-bio]. 1982. hal-02986249

HAL Id: hal-02986249

<https://hal.inrae.fr/hal-02986249>

Submitted on 2 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DU LANGUEDOC

DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES D'ECOLOGIE
- OPTION : TROPICALE -

CORRELATIONS ENTRE PARAMETRES STRUCTURAUX
CHEZ LES PLANTES VASCULAIRES



- ESSAI DE VERIFICATION QUANTITATIVE
DE LA THEORIE DU DURIAN -

par
Pierre-Eric LAURI

Soutenu le 7 octobre 1982 devant la Commission d'examen

JURY : P. BLANC
J. J. CORRE
J. GALTIER
F. HALLE
S. PUECH

SUMMARY

The hypothetic existence of a correlation network between some parameters determining higher plant shape is tested with some simple statistical methods on Homalanthus populneus (EUPHORBIACEES) some Ficus species (MORACEES) and some Macaranga species (EUPHORBIACEES). Three parameters are selected here : Lamina area (SL) Length (LE) and Section area (SSE) of the internode associated.

The two correlations tested here SL - SSE and SL - LE are positives. But SL - SSE show a better connection. From these three basic parameters, two others one were created volume (VE) and shape (LE/SSE) of the internode. Then we find that if the SL - VE correlation is positive, on the other hand SL - LE/SSE is negative.

In other words, the internode - volume decrease, connected with lamina area decrease, go with the internode thinning. Then we conclude that variation in the size of the internode accompanies a change in its shape.

"L'Arbre entier est
une pure fonction
mathématique".

(Edouard JEANNERET-GRIS dit LE CORBUSIER
1887 - 1965)

"For so, as old Nehemiah
Grew says, "from the con-
templation of plants, men
might first be invited
to Mathematical Enquiries"
(cité dans "Growth and
Form" D'ARCY W. THOMPSON
1963).

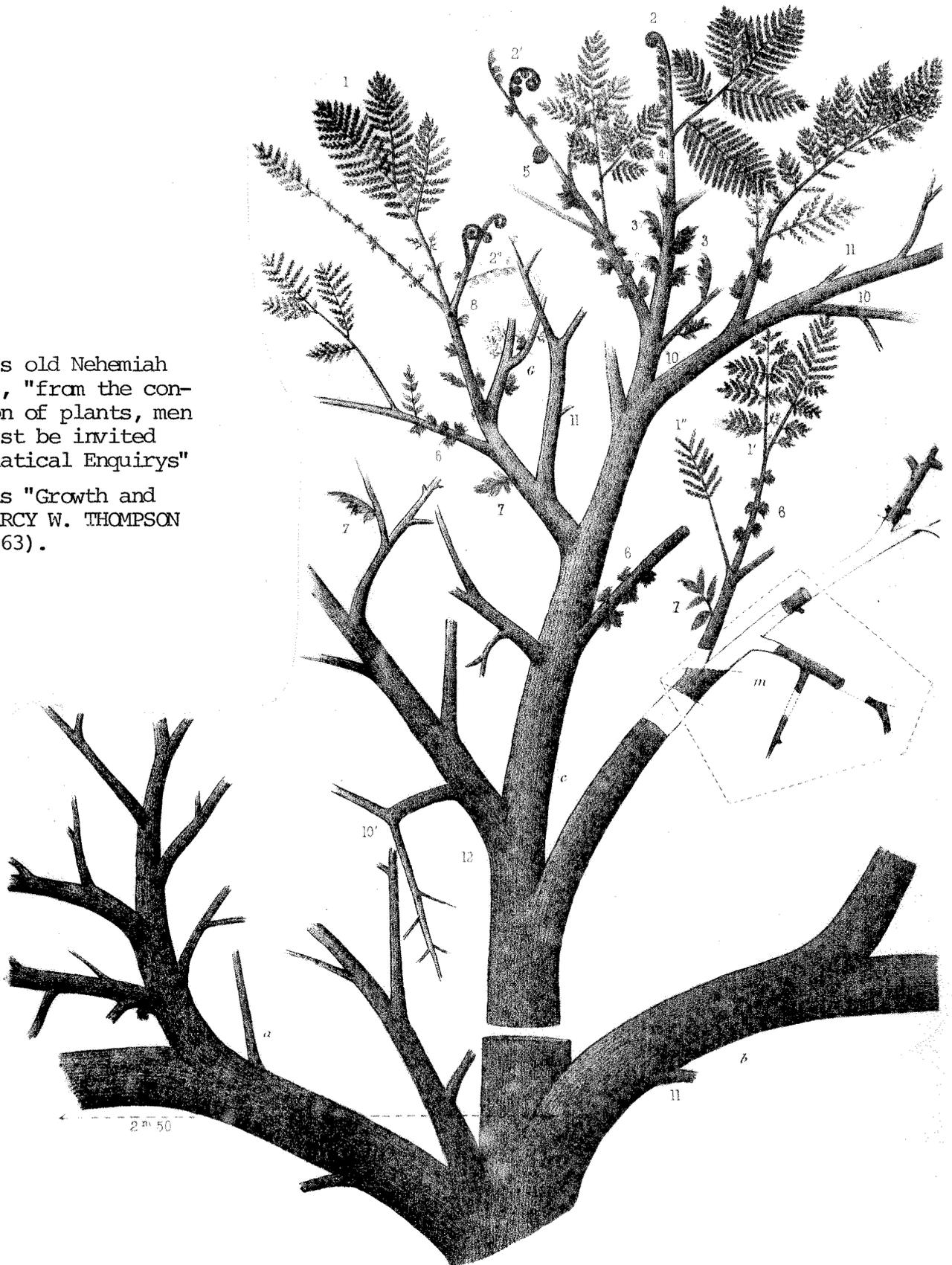


Illustration tirée de "Flore Carbonifère du Département de la Loire et
du Centre de la France" par M.F. Cyrille GRAND'EURY - 1877 - PARIS.

TABLE des MATIERES

PREFACE de F. HALLE

PREMIERE PARTIE : INTRODUCTION

Les corrélations : "Théorie du Durian"
et vue d'ensemble 1

DEUXIEME PARTIE : ESSAIS DE QUANTIFICATION des CORRELATIONS

entre DIFFERENTS PARAMETRES STRUCTURAUX. 5

I. Travaux des prédécesseurs 5

I.1. Travaux des paléobotanistes 5

I.2. Travaux de botanistes-écologues 6

II. Travaux personnels 7

II.1. Méthodologie 9

II.1.1. Réalisation des mesures 9

II.1.1.1. Mesure de la surface foliaire (SF). 9

II.1.1.2. Mesure de la longueur de l'entre-noeud
(LE) 10

II.1.1.3. Mesure de la surface de la section de
l'entre-noeud (SSE). 10

II.1.2. Matériel d'étude 11

II.1.2.1. Utilisation du matériel sec 11

II.1.2.2. Utilisation du matériel récolté en serre
et sur le terrain 12

II.1.3. Choix de 3 approches possibles 13

II.1.3.1. Etude intraspécifique - intraindividuelle . 14

II.1.3.2. Etude interspécifique - intragénérique. . . 14

II.1.3.3. Etude ontogénique 15

II.2. Résultats 15

II.2.1. Approche intraspécifique - intraindividuelle . . . 16

II.2.2. Approche interspécifique - intragénérique 17

II

II.2.2.1. Cas des Ficus	17
II.2.2.1.1. Tableau des données	18
II.2.2.1.2. Graphiques	20
II.2.2.2. Cas des Macaranga	20
II.2.2.2.1. Tableau des données.	21
II.2.2.2.2. Graphiques	22
II.2.3. Approche ontogénique	22
II.2.3.1. Tableau des données	23
II.2.3.2. Graphiques	23
II.3. Essai d'interprétation des corrélations étudiées	24
II.3.1. Niveaux d'étude	24
II.3.2. Confrontation de la théorie de CORNER avec les résultats de la quantification	25
II.3.2.1. Analyse des corrélations et discussion de la "Théorie du Durian"	25
II.3.2.2. Proposition d'un nouveau coefficient	27
A. Hypothèse	28
B. Test de l'hypothèse	28
B.1. Sur Ficus et Macaranga	28
B.2. Sur Homalanthus populneus	30
 TROISIEME PARTIE : RESUME - CONCLUSION	 32
 QUATRIEME PARTIE : PERSPECTIVES pour des RECHERCHES ULTERIEURES.	 34
 B I B L I O G R A P H I E	 37

P R E F A C E

Pour le botaniste habitué des flores tempérées, si sages et si belles, le contact avec la forêt tropicale humide laisse une impression profonde, à la fois d'extrême diversité floristique et de complète liberté morphologique : des arbres immenses cohabitent avec des plantes naines, épiphytes ou cachées dans les zones les plus sombres du sous-bois ; des feuilles géantes, de plusieurs mètres de longueur, voisinent avec d'autres, minuscules, qui rappellent celles du buis d'Europe.

Dans tous les domaines de la morphologie végétative ou sexuelle, qu'il s'agisse de formes, de dimensions, de vitesses de croissance, d'activité métabolique ou de longévité, les gammes de variations sont beaucoup plus ouvertes sous les tropiques humides que dans les régions tempérées et, a fortiori, que dans les régions froides : le niveau des contraintes climatiques trouve son parallèle en morphologie des plantes.

Cette liberté dans l'expression des formes végétales, caractéristique de la forêt tropicale humide, ne doit pourtant pas être confondue avec de l'anarchie. A l'éminent tropicaliste E.J.H. CORNER revient le mérite d'avoir suggéré - avec plus de netteté que ne l'avaient fait avant lui LÉONARD DE VINCI, GOETHE ou CROIZAT - l'existence de corrélations strictes unissant les diverses variables qui déterminent la forme visible d'une plante vasculaire. L'une de ces variables vient-elle à se modifier quantitativement, au cours de l'ontogénèse individuelle ou au cours de l'évolution du groupe, les autres réagissent en se modifiant également, et dans un sens prévisible. C'est aussi à CORNER que nous devons d'avoir compris à quel point les flores forestières tropicales se prêtaient, mieux que d'autres, à l'analyse de ces corrélations morphologiques.

Indépendamment des idées développées depuis trente ans en Botanique Tropicale, et même largement en avance sur celles-ci, les paléobotanistes étaient parvenus à des conclusions plus nettes encore :

au sein d'une structure individuelle, comme au sein d'un taxon, connaissant les valeurs de quelques paramètres morphologiques, par exemple la densité phyllotaxique et le diamètre de l'axe feuillé, on peut estimer voire même calculer, les valeurs d'autres paramètres, comme le degré de ramification ou la surface foliaire.

Le présent travail a deux objectifs : d'abord tester les concepts intuitifs de CORNER en leur donnant une formulation quantitative, avec l'exemple d'arbres tropicaux appartenant aux genres *Ficus*, *Macaranga* et *Homalanthus* ; ensuite confronter, sur cette question des corrélations morphologiques, les données de la Paléobotanique avec celles de la Botanique tropicale. Je pense que ces objectifs sont atteints, mais je laisse au Jury le soin d'en juger, et je passe la parole à l'auteur.

Francis HALLE

6 Septembre 1982

Piste de Ste Elie, Guyane Française.

PREMIERE PARTIE

INTRODUCTION

LES CORRELATIONS : "THEORIE du DURIAN"

et VUE d'ENSEMBLE

CORNER (1949) mettait en évidence dans "The Durian Theory or the origin of the modern tree", un certain nombre de relations existant entre différents paramètres de la structure des arbres.

Dans "The Durian Theory extended" (1954), il en proposait les idées maîtresses de la façon suivante : "The same contrast arises in the study of tree-shapes : On the one hand, there are tall, highly branched trees, with dorsiventral branch-systems ending in slender twigs with the leaves set in two rows. On the other, there are short, unbranched or sparingly branched trees with large leaves spirally arranged, as in a rosette, on a stout ascending stem.

The first, I have called leptocaul to indicate the slender primary construction with small apex ; the second I called the pachycaul with large apex and massive primary construction, reflected in the large pith or the scattered vascular bundles... A priori the leptocaul is the more advanced" (les mots soulignés le sont par l'auteur).

"In général, six effects accompany the transition from pachycauly to leptocauly :

1. The tree heightens
2. The primary construction of the twig diminishes
3. The ramification increases

4. The size and complexity of the leaf decreases
5. The phyllotaxis decreases
6. The internodes lengthen.

CORNER (1949) a ainsi dégagé deux principes qui constituent la base de cette étude des corrélations entre paramètres structuraux.

"The following two complementary principles occur with such regularity in the construction of flowering plants as to appear susceptible of mathematical treatment.

a) Axial conformity

The stouter, or more massive, the axis in a given species, the larger and more complicated are its appendages. Thus the stouter the main stem, the bigger the leaves and the more complicated their form.

b) Diminution on ramification

The greater the ramification the smaller become the branches and their appendages".

Le premier principe concerne donc les plantes pachycaules, le second définit le type leptocaulé.

D'autre part, le paléobotaniste EGGERT (1961) a décrit à partir de l'étude des Lycopodes arborescentes fossiles, trois types de croissance qui se succèdent au cours de l'ontogénèse.

- 1) "As the plant grew, the primary xylem cylinder, the various cortical layers, and the leaf bases produced at higher levels were progressively larger This place of expansive development is referred to as

epidogenesis (ἐπιδοσις : développement, croissance)"

Remarque

Cette phase de croissance me paraît d'ailleurs correspondre au concept "d'establishment growth" défini par TOMLINSON et ZIMMERMAN (1966) de la façon suivante : "We suggest the term establishment growth for the type of growth in the juvenile phase which leads to the establishment of the primary thickening meristem. Since, this type of growth involves the production of internodes with successively greater diameters, it produces an inverted conical structure".

- 2) "In instances where the successively produced primary structures are approximatively of the same dimensions and complexity, the development may be referred to as menetogenesis (μένετος : qui demeure)".
- 3) "A general reduction in the dimensions of the various parts of the primary body was associated with branching. Daughter branches were smaller than parent branches, with fewer rows of smaller leaf bases less extensive cortical tissues and smaller primary xylem cylinders with smaller piths... This development, characterized by distal reduction in the size and complexity of the primary body is referred to as apoxogenesis (ἀποξύνω : aiguiser)".

(J'ai souligné les passages intéressants dans l'optique de ce mémoire).

Ces trois phases successives de la croissance des Lycopodes sont illustrées sur la figure 1 (EGGERT, 1961).

Nous relevons donc, d'après EGGERT, qu'il y a une évolution de même sens entre la taille des traces foliaires et le diamètre des axes. L'auteur précise que la décroissance de la taille des traces foliaires (liée à l'apoxogénèse) correspond bien à une réduction de taille des feuilles ayant achevé leur croissance plutôt qu'elle ne révèle une immaturité progressive de ces feuilles : "At present, it seems reasonable to assume that the leaves of some species probably reached their maximum dimensions at the same level at which the leaf bases reached their maximum size".

GALTIER (1967) relie également, chez *Calamopitys* (rattaché aux PTERIDOSPERMES), "la production d'axes plus petits... avec une diminution de la taille des feuilles".

Notons que les formes pachycaules de CORNER correspondent (avec une définition à peu près équivalente) aux "rosettes trees" de DU RIETZ (1931) au "mégaphytes" de COTTON (1944) et aux "Giants rosettes plants" de HEDBERG (1964, 69, 79). MABBERLEY (1973-74) parle, à propos des espèces du groupe des *Dendrosenecio*, de "giant groundsels" ou de "pachycaul senecios".

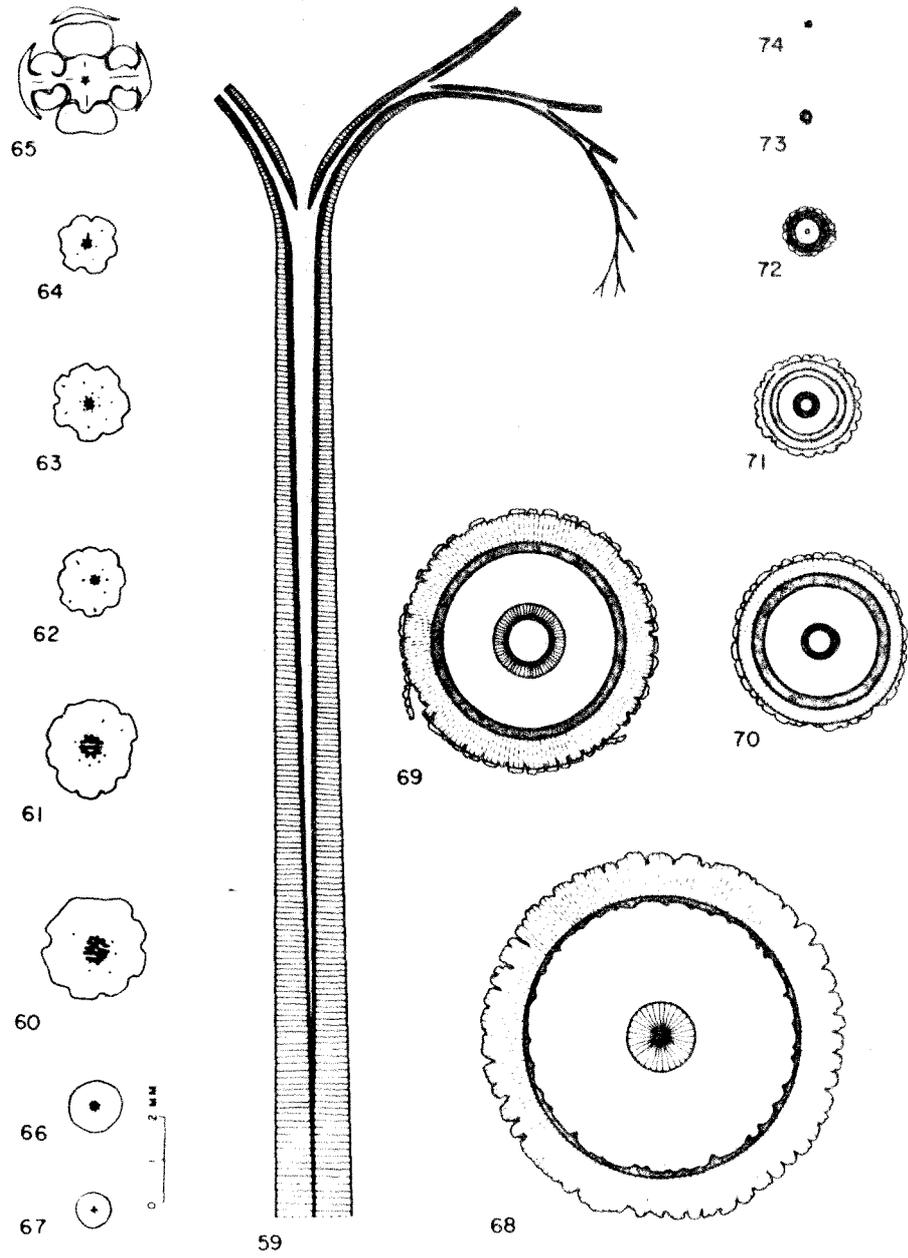


Fig. 1

D E U X I E M E P A R T I E

ESSAIS DE QUANTIFICATION DES
CORRELATIONS ENTRE DIFFERENTS PARAMETRES STRUCTURAUX

I. TRAVAUX DES PREDECESSEURS

I.1. Travaux des paléobotanistes

SHECKLER (1976) a dégagé un certain nombre de faits intéressants à partir de l'étude des PROGYMNOSPERMES *Tetraxylopteris schmidtii*, *Tri-loboxylon ashlandicum* et *Prokeokalonpetryi* (ANEUROPHYTALES du haut Dévo-nien). Il observe ainsi que :

- Le diamètre du xylème primaire diminue en passant des ramifications proximales aux ramifications distales (ceci a également été constaté chez des PROGYMNOSPERMES du groupe des ARCHAEOPTERIDALES / *Archeopteris* et *Callixylon*).
- La grosseur et la forme du xylème primaire rencontré dans les axes des plantes semblent reliées au volume de leurs méristèmes apicaux.

CHALONER et MEYER-BERTHAUD (1982) ont mis en évidence une rela-tion de type puissance entre la longueur des feuilles et le diamètre des axes porteurs sur trois espèces de *Lepidodendron* et une espèce de *Cyclos-tigma*. Cf. Figure 2.

Je trouve cet essai de figuration particulièrement intéressant dans la mesure où il montre, en premier lieu, l'existence d'une pente de la droite de régression différente suivant le genre et, en second lieu, qu'il est possible de différencier les trois espèces de *Lepidodendron*

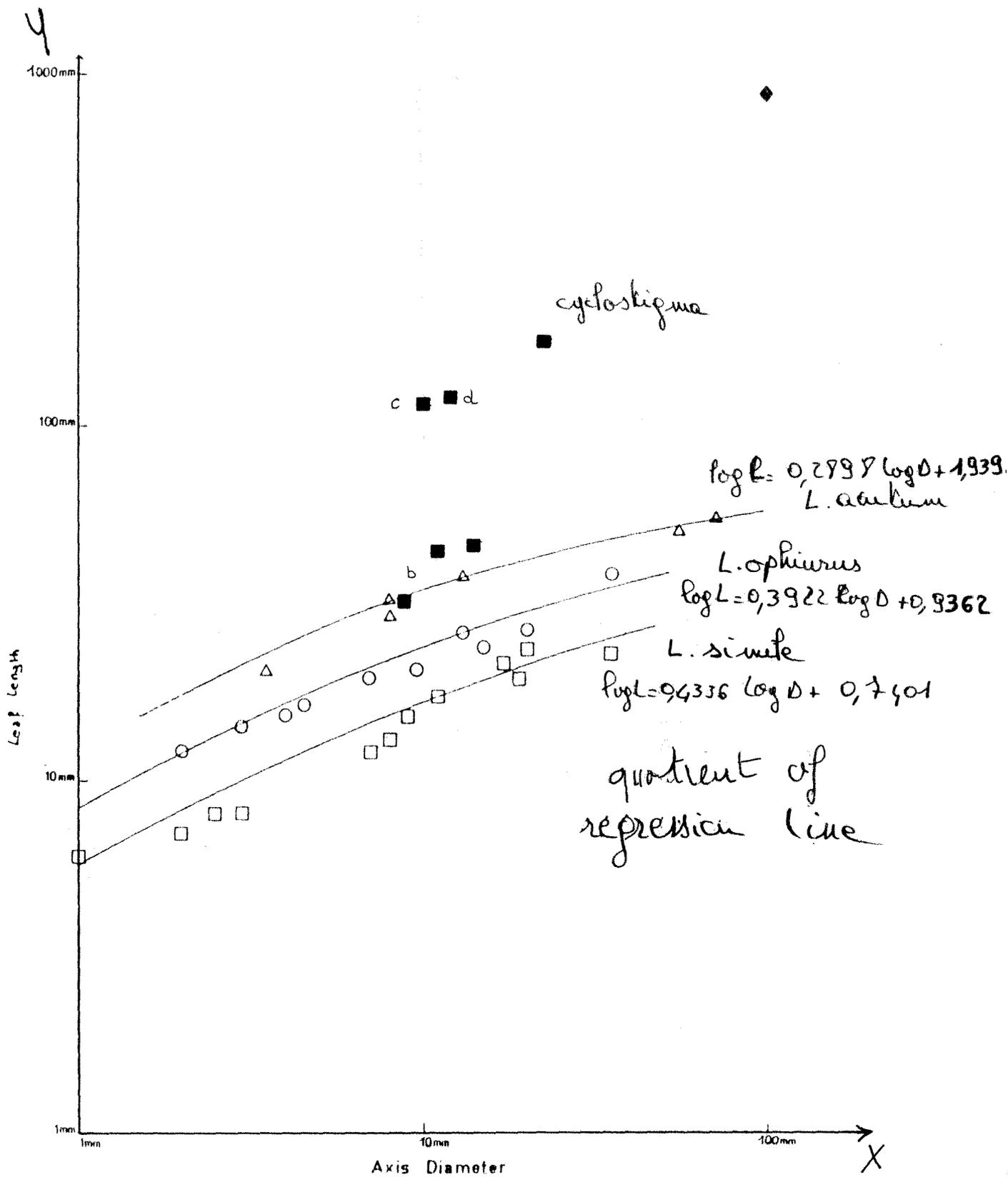


Fig. 2

par le terme constant " b " de l'équation de droite (droites superposées et parallèles). Il me semble que les auteurs ne fournissent pas véritablement d'interprétation à ces courbes. Mais, la possibilité d'une telle modélisation de ces corrélations ouvre des voies de recherche nouvelles dans le domaine de l'étude structurale des végétaux.

GALTIER - HOLMES, dans des travaux sur *Calamopyxis*, en cours au moment de la rédaction de ce mémoire, étudient les corrélations

- entre le diamètre total des axes et la longueur des entrenœuds ;
- entre le diamètre des faisceaux et des vaisseaux du xylème et le diamètre des tissus primaires des axes ;
- entre le degré de ramification et le diamètre des axes

(Communication personnelle).

I.2. Travaux de botanistes - Ecologues

Dès 1921, SINNOT notait sur *Acer saccharum*, une corrélation de $+ 0.807 \pm 0.024$ entre la surface de la section de la moëlle au niveau d'un entrenœud (prise comme représentant la taille du méristème) et le volume de la feuille correspondante.

ASHTON (1976) dans "Tropical trees as living systems" a étudié les corrélations entre degré de ramification et surface foliaire : "One notes that the large leaf size is associated with a low degree of ramification..., the smaller leaves are associated with a higher degree of ramification" (études de : *Macaranga gigantea*, *Macaranga hypoleuca*, *Cecropia*, *Musanga*).

"For all trees studied, this correlation was calculated at $r = 0.968$ (99.9 % confidence limits). Twig diameter was similarly correlated with degree of ramification also ($r = 0.927$) and leaf area ($r = 0.978$)".

Nous pouvons aussi noter les travaux de THOMASSON (1972) sur la flore très particulière du Sud malgache (d'où l'intérêt limité que nous portons à ces résultats).

L'auteur met en évidence une corrélation entre de faibles surfaces foliaires et la présence de rameaux courts.

Je citerai enfin la recherche effectuée par CHUAH (1977), portant sur l'étude des corrélations entre quelques paramètres de structure chez huit espèces tropicales.

Sur les huit paramètres qu'elle a pris en compte :

- densité de ramification (DR)
- Vitesse de croissance (v)
- Longueur des entrenœuds (LE)
- Angle de ramification
- Diamètre de l'axe (D)
- Longueur des axes (LA)
- Surface foliaire (SF)
- Ordre de ramification

La surface foliaire et le diamètre de l'axe sont apparus comme étant les "deux paramètres principaux".

Il est à noter que ce sont peut-être aussi les plus faciles à mesurer !!

II - TRAVAUX PERSONNELS

Ce mémoire se situe dans le prolongement des travaux de CHUAH (1977).

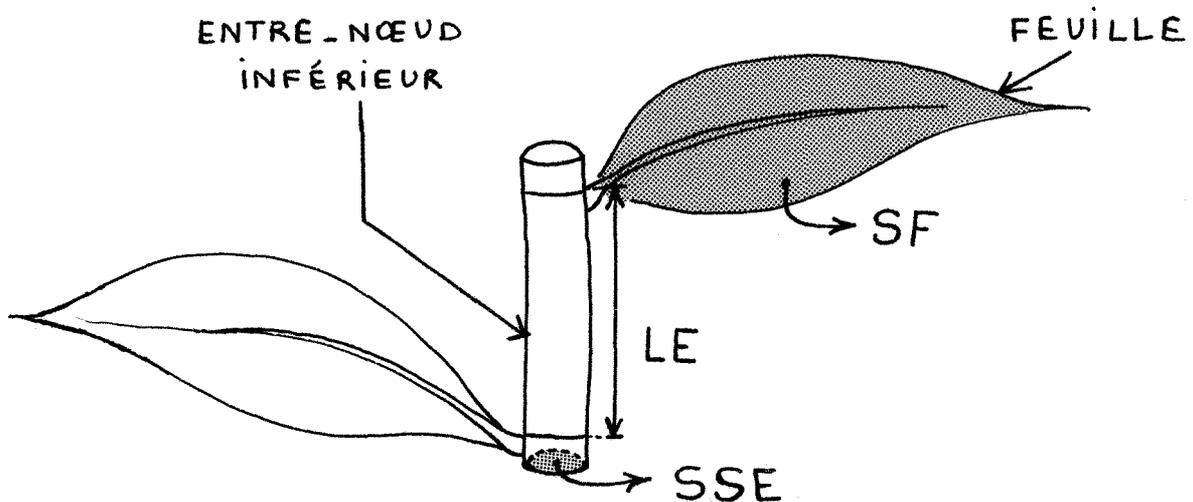
Il est apparu qu'il valait mieux s'attacher à un plus petit nombre de paramètres qu'elle ne l'avait fait, mais de manière plus approfondie

(le but étant, par la suite, d'élargir progressivement la plage des paramètres étudiés - cf. 4ème partie - I).

J'ai donc retenu les deux paramètres que CHUAH qualifie de "principaux" :

- La surface foliaire : S F
- La surface de la section de l'entrenœud : S S E
(que j'ai préféré au diamètre).

J'ai également pris un "paramètre d'importance secondaire" (selon CHUAH) : la longueur de l'entrenœud (L E), afin de considérer l'entrenœud dans son entier.



Je suis tout à fait conscient, en ne retenant pour ce travail que trois paramètres, de négliger une part importante de l'information qu'apporterait la mesure des autres paramètres (d'un accès trop difficile pour l'instant) ou la prise en compte de la position des axes inflorescentiels, etc... C'est une des conclusions que tire CHUAH : "Tous les paramètres que l'on a considérés dans l'étude sont importants et ils jouent un rôle dans l'équilibre général de la plante. Il est fortement suggéré que plusieurs autres paramètres contribuent à ce dynamisme présent chez les plantes, car on trouve des corrélations faibles ou parfois, pas de corrélations, dans certaines figures".

Il est également certain que les facteurs écologiques interviennent : trophisme, compétition, traumatisme.

Ainsi, ASHTON (1976 dans "The crown characteristics of tropical trees") fait état de la variation de la taille des feuilles en fonction de la strate de développement.

II.1. Méthodologie

II.1.1. Rédaction des mesures

I.1.1.1. Mesure de la surface foliaire (SF)

J'entends par là le limbe et sa nervation.

Deux méthodes ("destructives") ont été utilisées :

- 1°) Dans le cas où les feuilles sont de grandes tailles, j'ai préféré la méthode dite "des pesées". Celle-ci consiste à établir une courbe-étalon : surface en fonction du poids, d'un papier le plus homogène possible (le papier machine à écrire de 80g/m² convient à cet usage). Il suffit ensuite de découper ce papier au contour de la feuille étudiées et de peser. Une simple lecture sur la courbe-étalon donne la surface.
- 2°) Dans le cas où les feuilles sont de "petites tailles" (jusqu'à 80 cm²), la précision de la balance utilisée (balance METTLER type K7 T, précision au 1/10 de gramme) n'a pas permis d'utiliser la méthode des pesées. J'ai donc procédé par comptage des carrés sur papier millimétrique.

Une comparaison entre les deux méthodes fait apparaître sur dix feuilles de *Macaranga winkleri*, une différence moyenne de 3.8 %. La méthode des pesées est donc fiable.

Remarque

Dans le cas des plantes à feuilles opposées, j'ai cumulé la surface des deux feuilles, pour le même entrenoeud.

II.1.1.2. Mesure de la longueur de l'entrenoeud

(L E)

J'ai considéré l'entrenoeud inférieur. CHUAH (1977) ne donne aucune précision à ce sujet. Mais, un travail fait sur *Gleditschia triacanthos* L. (NEVILLE 1961) met en évidence la relation trophique directe entre une feuille et son segment foliaire (assimilé à l'entre-noeud inférieur).

Il m'a donc semblé logique de considérer l'entrenoeud inférieur plutôt que la somme des demi-entrenoeuds inférieur et supérieur au point d'insertion de la feuille.

II.1.1.3. Mesure de la surface de la section de l'entrenoeud (S S E)

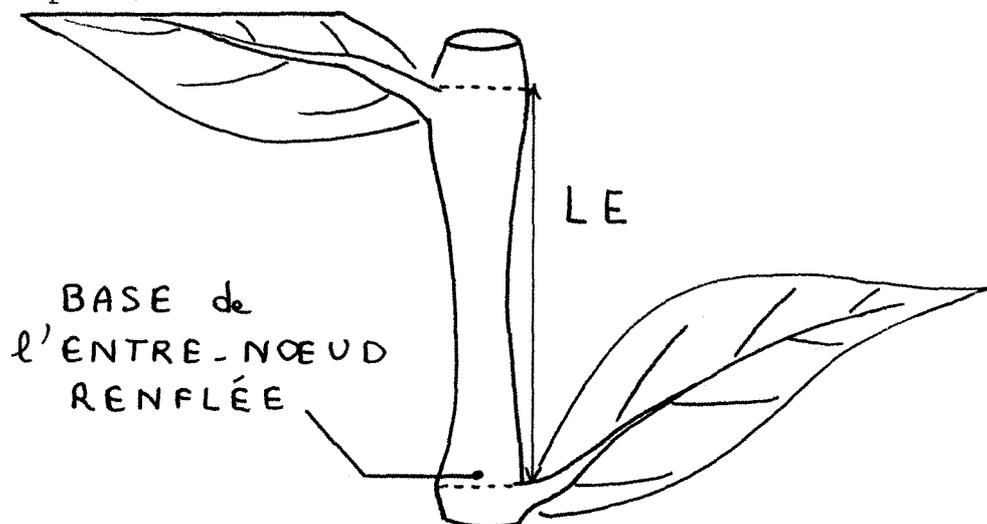
Cette mesure concerne ici la surface de la section en phase de croissance primaire de l'axe, qui, selon la théorie du Durian, diminue quand on passe d'un modèle pachycaule à un modèle leptocaulé.

L'évaluation de S S E a été faite par comptage sur papier millimétrique après prise de l'empreinte. Pour cela, j'ai sectionné l'entrenoeud à sa base (c'est-à-dire, au-dessus du point d'insertion de la feuille précédente) et après application de la surface sectionnée, sur tampon encreur, j'ai reporté celle-ci sur le papier millimétrique.

J'ai travaillé sur la partie des axes n'ayant pas encore eu de croissance secondaire, en évitant autant que possible les feuilles situées dans la zone distale, encore en croissance.

Remarque

La présence d'un renflement quelquefois important à la base de l'entre-nœud a parfois posé problème. J'ai néanmoins décidé d'en tenir compte.



Exemple : *F. diversifolia*

II.1.2. Matériel d'étude

J'ai travaillé sur différentes espèces :

- de *Ficus* (MORACEAE) que CORNER considère comme intéressant "pour l'étude de l'évolution de la forme" (CORNER 1954).
- de *Macaranga* (EUPHORBIACEAE), genre qui, d'après le même auteur, montre particulièrement bien "la transition vers la leptocaulie" (CORNER 1954-1975).

J'ai aussi travaillé sur une espèce d'*Homalanthus* (EUPHORBIACEAE) : *Homalanthus populneus*.

II.1.2.1. Utilisation du matériel sec

J'ai mis au point les méthodes de travail sur du matériel sec.

Cinq espèces de *Macaranga* récoltées en 1980 à Kalimantan (Indonésie) par R. HUC et F. HALLE ; feuilles séchées et axes conservés dans de l'alcool.

Références d'herbier	(Herbier : BIOTROP - T F B à Bogor - Indonésie)
<i>M. gigantea</i> (dont il manquait les axes)	T F B N° 1236
<i>M. pruinosa</i>	T F B N° 1237
<i>M. trichocarpa</i>	T F B N° 1241
<i>M. triloba</i>	T F B N° 1242
<i>M. winkleri</i>	T F B N° 1254

Onze espèces de *Ficus* récoltées par Véronique MUNSCH en Malaisie (au F R I - Képong) en 1981.

Références d'herbier (Herbier de l'Institut Botanique de Montpellier)
MUNSCH N° 11, 12, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 25, 29, 31.

Je disposais pour chaque espèce de quelques empreintes de S S E, sur du papier millimétrique. Mais dans les deux cas, je me suis heurté au même handicap majeur : le peu de données disponibles (peu de feuilles, peu d'entre-nœuds entiers)

Ceci ne m'a donc pas permis d'utiliser le matériel sec comme je l'espérais, sinon pour deux espèces de *Ficus* (MUNSCH n° 18 et 31) et quatre espèces de *Macaranga*, pour lesquelles je disposais d'un nombre estimé suffisant de valeurs.

II.1.2.2. Utilisation du matériel récolté en serre et sur le terrain

Le travail a porté sur :

- 11 espèces de *Ficus* des serres Planchon (Jardin des Plantes de Montpellier).

F. benjamina
F. diversifolia
F. exasperata
F. giletti
F. glabella
F. kerstingii
F. laurifolia
F. lyrata
F. quercifolia
F. rubiginosa
F. saussureana

- 11 espèces de *Ficus* de Sumatra (Indonésie)

Références d'herbier (Herbier de l'Institut Botanique de Montpellier)
 LAURI n° 4, 5, 6, 7, 9 (=n° 10), 11, 12, 13, 14, 16, 22.

- 6 espèces de *Macaranga* de Sumatra.

Références d'herbier (Herbier de l'Institut Botanique de Montpellier)
 LAURI n° 17, 18, 19, 20, 21, 23.

- *Homalanthus populneus*

Référence d'herbier (Herbier de l'Institut Botanique de Montpellier)
 LAURI n° 15.

II.1.3. Choix de trois approches possibles

J'ai travaillé, dans tous les cas (autant que cela était possible), sur trente couples : feuille (estimée de taille définitive) - entrenœud inférieur, afin d'avoir des résultats susceptibles d'être exploités statistiquement.

Les corrélations ont été établies entre les trois paramètres pris deux à deux : SF/LE, SF/SSE. J'ai d'autre part remarqué une corrélation positive entre LE et SSE (genres *Macaranga* et *Ficus* confondus, $r = + 0.56$; sécurité 99 %). CHUAH (1977) confirme également ce résultat

sur *Phytolacca decandra*. J'ai donc travaillé sur un autre paramètre : le volume de l'entre-noeud (VE) et testé la corrélation SF/VE.

II.1.3.1. Etude intraspécifique - intraindividuelle

J'ai prélevé trente feuilles - entre-noeuds sur un seul individu. Chaque couple de données (SF/SSE, SF/LE, SF/VE), représentant donc une feuille et son entre-noeud inférieur, est représenté par un point sur le graphique. Les paramètres statistiques sont calculés sur ces nuages de points.

II.1.3.2. Etude intragénérique - interspécifique

J'ai pris des individus d'espèces différentes, mais appartenant à un seul genre. Les trente observations pour chacun des quatre paramètres sont réduites à une moyenne (cette approche inclut ainsi les mesures de la première étude).

Chaque point sur le graphique correspond donc à un individu d'une espèce donnée.

Remarque

Je pense qu'il est important de considérer le point graphique non pas comme "représentatif" de l'espèce à laquelle l'individu appartient mais seulement comme "indicatif de l'état des corrélations" existant entre les différents paramètres dans cette espèce.

Il est par exemple évident, qu'un tel travail réalisé sur *Homalanthus populneus* (que j'ai étudié, quant à moi dans une perspective ontogénique) présenterait quelques difficultés si nous cherchions un point "représentatif" (cf. chapitre RESULTATS II.2.3.).

Cette remarque me permet de penser qu'un certain nombre de facteurs doivent être considérés, notamment :

- Le niveau de prélèvement sur l'axe surtout pour des végétaux à croissance rythmique. (Cf. CHUAH (1977) sur l'hévéa).
- La présence ou non d'un polymorphisme foliaire. Si celui-ci existe nettement (cas de *Macaranga* n° 17. Cf. II.2.2.2.1.), je pense qu'il est plus juste de considérer indépendamment les différentes séries de feuilles.
- Eviter les prélèvements sur des axes traumatisés ou à proximité d'inflorescences.

Si de telles précisions ne peuvent être données - c'est le cas pour le matériel végétal utilisé ici - il me semble surtout nécessaire en fait de veiller à l'homogénéité des prélèvements.

II.1.3.3. Etude ontogénique

J'ai étudié dans ce cas, l'évolution des corrélations en fonction du développement de l'individu.

J'ai choisi de préférence une plante à modèle architectural modulaire, car le niveau de ramification, lié au stade de développement, est ici facilement connaissable.

II.2. Résultats

Ce chapitre ne contient que l'exposé des résultats, enregistrés sur les différentes espèces et pour les trois approches. Il me semble en effet intéressant de les exposer ensemble pour en proposer ensuite - dans le chapitre II.3. - un commentaire global.

II.2.1. Approche intraspécifique - intraindividuelle

Celle-ci a porté uniquement sur les onze espèces de *Ficus* des serres du Jardin des Plantes.

Tableau des Résultats : (équations de droite et coefficients de corrélation).

Espèces de <i>Ficus</i>	SF/SSE	SF/LE	SF/VE
<i>F. benjamina</i>	:Y = -6.67X + 27.14 : r = - 0.062	:Y = 4.53 X + 11.53 : r = 0.5	:Y = 3.85X + 24.46 : R = 0.17
<i>F. diversifolia</i>	:Y = 83.04 + 3.6 : r = 0.44	:Y = 3.33 X + 3.8 : r = 0.52	:Y = 51.9X + 1.77 : r = 0.59
<i>F. exasperata</i>	:Y = -648.27X+31.94 : r = - 0.4	:Y = 2.44 X + 29.22 : r = 0.13	:Y = 48 X + 29.73 : r = 0.15
<i>F. giletti</i>	:Y = 312.5 x + 0.29 : r = 0.36	:Y = -5.32 X + 38.58 : r = - 0.14	:Y = 12.06 X+33.27 : r = 0.034
<i>F. glabella</i>	:Y = 106.25 x + 3.38 r = 0.73	:Y = 24.78 x + 4.3 : r = 0.87	:Y + 72.47 X+ 11.69 : r = 0.59
<i>F. kerstingii</i>	:Y = 602.36 X - 50.68 : r = 0.62	:Y = 30.98 X + 58.05 : r = 0.43	:Y = 166.6 X : r = 0.44
<i>F. laurifolia</i>	:Y = 56.8 X + 3.06 : r = 0.41	:Y = 0.72 X + 30.58 : r = 0.043	:Y = 95.38X+25.83 : r = 0.3
<i>F. lyrata</i>	:Y = 584.3 X + 426.54 R = 0.9	:Y = 44.8 X + 265.34 : r = 0.41	:Y =73.64 X + 222.7 : r = 0.65
<i>F. quercifolia</i>	:Y = 610.35 X - 5.34 : r = 0.58	:Y = 2.04 X + 22.94 : r = 0.21	:Y =73.36 X + 17.96 : r = 0.47
<i>F. rubiginosa</i>	:Y = 68.87 X + 19.43 : r = 0.24	:Y = 10.02 X + 23.35 : r = 0.052	:Y =10.92 X + 23.65 : r = 0.049
<i>F. saussureana</i>	:Y = 19.83 X + 130.1 : r = 0.16	:Y = 9.75 X + 144 : r = 0.32	:Y = 11.65 X +132.4 : r = 0.56

On observe des coefficients de corrélation variant de :

- - 0.4 à + 0.9 pour SF/SSE

- - 0.14 à + 0.87 pour SF/LE

- + 0.034 à + 0.65 pour SF/VE.

Il y a donc pour chacune de ces corrélations, d'une part une faible corrélation moyenne et d'autre part, une très grande variabilité des coefficients en fonction de l'espèce.

Cette hétérogénéité des résultats ne me permet donc pas de tirer de conclusions générales.

Je pense que cela a pour cause la variabilité intra-individuelle des plantes. Une étude tenant compte de l'ordre des feuilles et des tiges serait probablement plus concluante.

Ceci m'a amené à envisager le deuxième type d'approche. Mais on passe alors du niveau intraindividuel et donc intraspécifique, au niveau interspécifique (mais toujours intragénérique).

II.2.2. Approche interspécifique - intragénérique

Elle a été réalisée sur :

- les 11 espèces de *Ficus* des serres du Jardin Botanique.
- les 11 espèces de *Ficus* de Sumatra (Herbier LAURI).
- 2 espèces de *Ficus* de Malaisie : MUNSCH n° 18 et 31 (matériel sec).
- les 6 espèces de *Macaranga* de Sumatra (Herbier LAURI)
- 4 espèces de *Macaranga* de Kalimantan (Herbier BIOTROP - T F B, matériel sec)

Pour les références d'herbier, se reporter au chapitre II.1.2.

II.2.2.1. Cas des *Ficus*

J'ai séparé les 11 *Ficus* des serres et les quatorze *Ficus* de terrain, car ces deux groupes appartiennent à des écologies différentes.

II.2.2.1.1. Tableau des données

Je précise à nouveau que ces résultats sont des moyennes. C'est ce qui explique la précision des données (2 chiffres après la virgule). Cette remarque s'applique également pour *Macaranga* et *Homalanthus populneus*.

Espèces	SF (cm ²)	SSE (cm ²)	LE (cm)	VE (cm ³)
<u>SERRES</u>				
<i>F. benjamina</i>	26.16	0.15	3.23	0.48
<i>F. diversifolia</i>				
<i>F. exasperata</i>	34.96	0.05	2.35	0.11
<i>F. giletti</i>	34.36	0.11	0.85	0.09
<i>F. glabella</i>	17.2	0.13	0.52	0.06
<i>F. kerstingii</i>	81.83	0.22	0.67	0.15
<i>F. laurifolia</i>	31.46	0.05	1.22	0.06
<i>F. lyrata</i>	436.3	0.73	3.82	2.78
<i>F. quercifolia</i>	28.23	0.05	2.59	0.14
<i>F. rubiginosa</i>	23.53	0.07	1.16	0.08
<i>F. sausureana</i>	159.64	1.49	1.6	2.38
<u>SUMATRA</u>				
LAURI n° 4	102	0.37	1.79	0.66
LAURI N° 5	147	0.26	1.89	0.49
LAURI N° 6	329.9	0.43	1.45	0.62
LAURI N° 7	3.32	0.02	0.63	0.02
LAURI N° 9 (= N° 10)	46.5	0.19	2.3	0.44
LAURI N° 11	66.76	0.32	1.36	0.42
LAURI N° 12	37.36	0.29	1.28	0.37
LAURI N° 13	97.5	0.33	1.17	0.38
LAURI N° 14	58.3	0.19	0.53	0.1
LAURI N° 14 bis	59.16	0.26	0.86	0.22
LAURI N° 16	669.6	1.65	8.89	14.67
LAURI N° 22 (<i>F. diversifolia</i>)	8.26	0.12	2.88	0.34
<u>MALAISIE</u>				
MUNSCH N° 18	54 (14)	0.02 (22)	6.75 (22)	7.29
MUNSCH N° 31	10.8 (23)	0.07 (23)	1.1 (23)	0.83

F I C U S

Légende

Mesures réalisées sur 11 espèces de *Ficus* des serres du Jardin Botanique de Montpellier (●) et 11 espèces de *Ficus* récoltées à Sumatra, ainsi que deux espèces récoltées par V. MUNSCH au F R I - Képong (Malaisie) (★).

Les 2 *F. diversifolia* (de Sumatra et des serres) sont reliées par une flèche, ainsi que les 2 *Ficus*, n° 14 et 14 bis de Sumatra.

Droites de régression :

- ☆ *Ficus* - Serres
- ☆ *Ficus* - Sumatra plus 2 *Ficus* MUNSCH
- ★ Tous *Ficus* confondus

Figure 3

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction de la surface de la section de l'entre-noeud (SSE)

Figure 4

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction de la longueur de l'entre-noeud (LE).

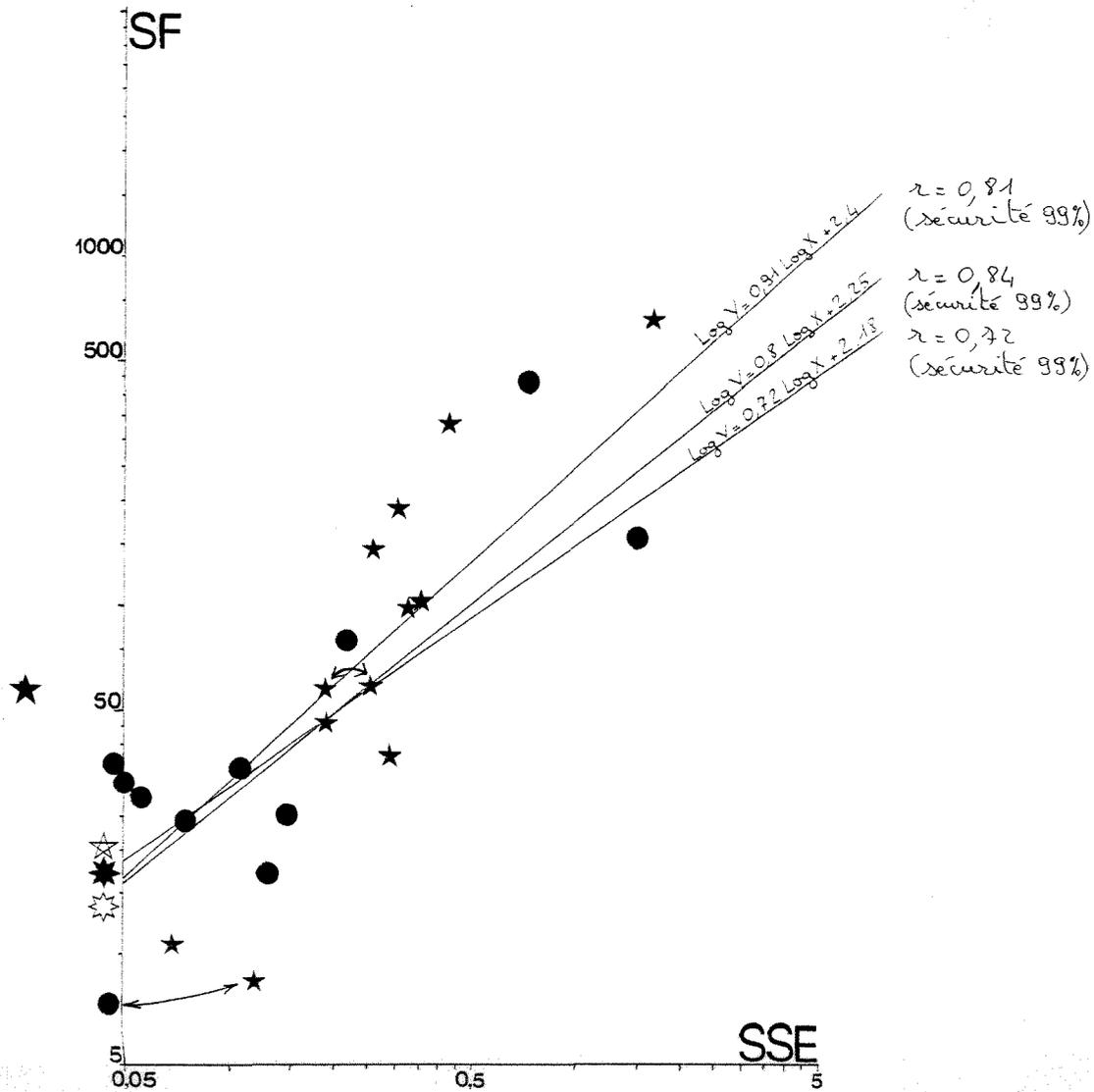


Fig.3

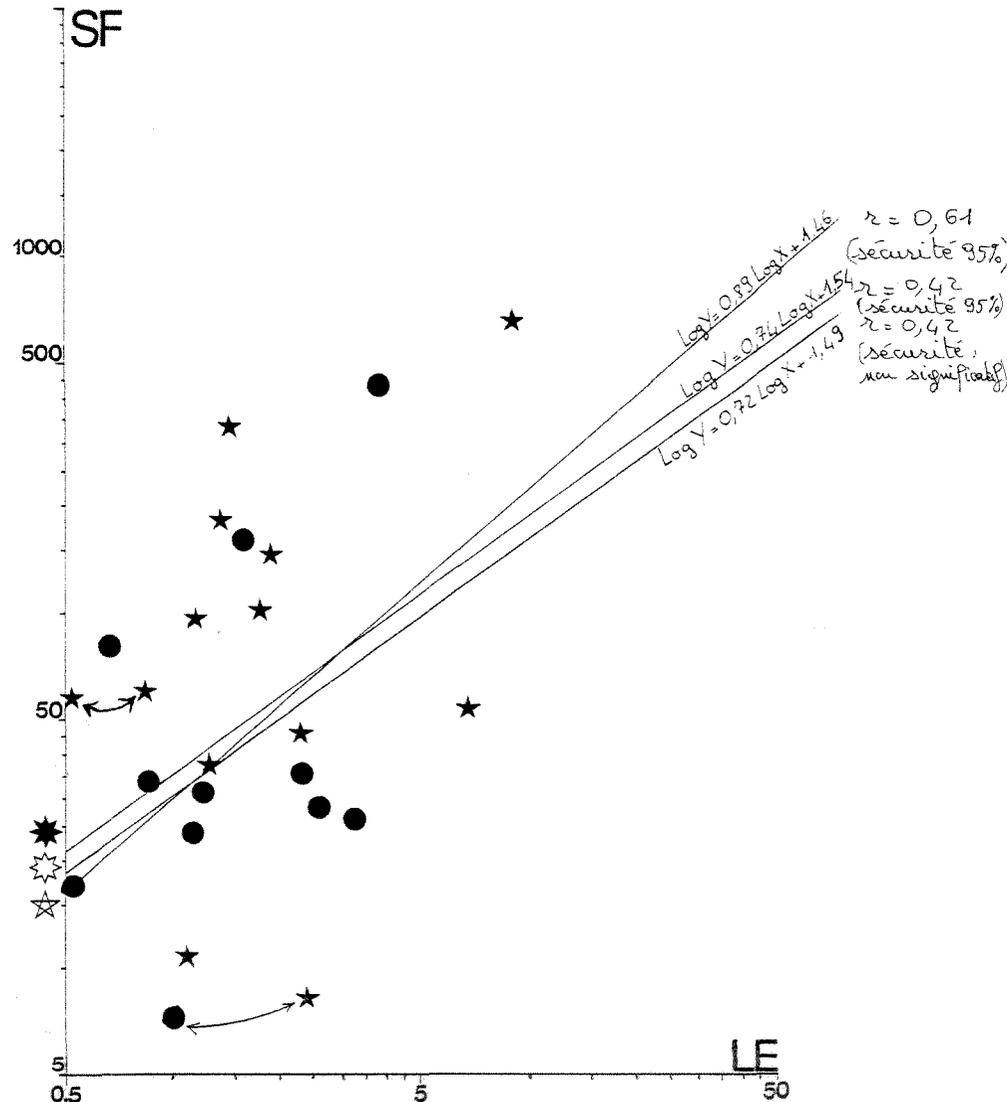


Fig.4

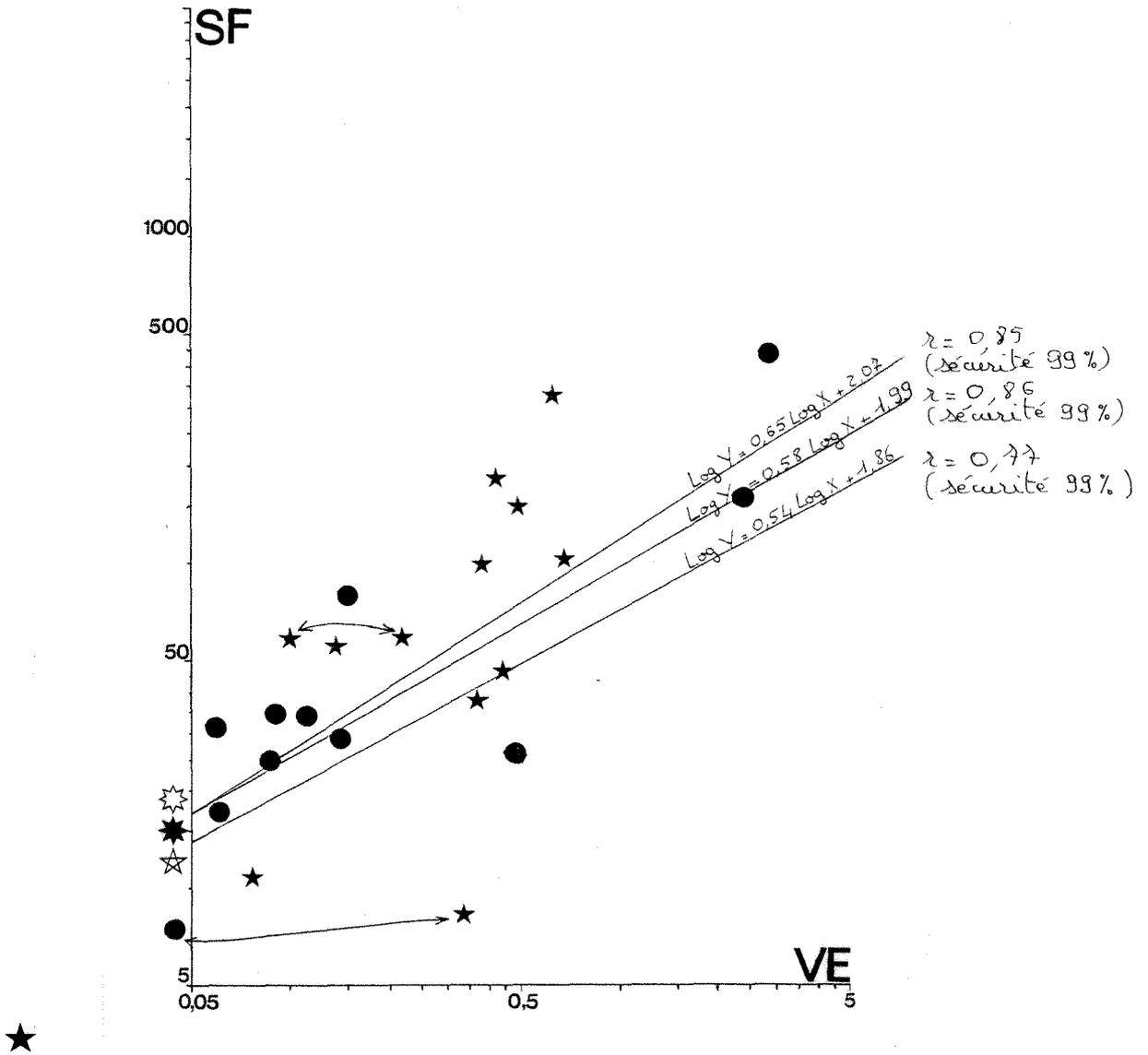


Fig.5

F I C U S

Figure 5

Symboles des différents *Ficus* et des droites de régression identiques à ceux des Figures 3 et 4.

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction du volume de l'entre-noeud (VE)

(Manque le point de coordonnées : SF : 669.6 cm² ; VE : 14.67 cm³, correspondant au *Ficus* n° 16).

Remarques

- 1°) Ces résultats ont été établis sur 30 feuilles-entrenœuds.
Quand cela n'est pas le cas, j'ai indiqué le nombre de données entre parenthèses.
- 2°) On a à deux reprises, deux individus de la même espèce (je les ai reliés sur les graphiques par une flèche). On peut remarquer d'ailleurs que dans les deux cas, et quelle que soit la corrélation étudiée, les deux points ne sont pas significativement plus proches entre eux qu'ils ne le sont des individus des autres espèces.

Toutefois, aucune interprétation valable ne peut être donnée. Ceci est évident pour *F. diversifolia* qui, d'une part, a des feuilles de formes et de dimensions très variables à l'intérieur d'un même individu et d'autre part, présente une variabilité interindividuelle importante suivant les régions.

II.2.2.1.2. Graphiques

Cf. ci-joint Figures 3, 4, 5

Remarques

- 1°) La représentation en coordonnées logarithmiques a été préférée à la représentation millimétrique pour des raisons graphiques (meilleure répartition des nuages de points).
- 2°) On n'observe pas de différence significative dans la répartition des *Ficus* des deux groupes.

II.2.2.2. Cas des *Macaranga*

Tous les *Macaranga* ayant été pris en milieu tropical, nous les considérons ensemble.

II.2.2.2.1. Tableau des données

Espèces	SF (cm ²)	SSE (cm ²)	LE (cm)	VE (cm ³)
<u>SUMATRA</u>				
LAURI N° 17				
- petites feuilles	177.8	0.44	0.72	0.32
- grandes feuilles	408	1.11	1.09	1.21
LAURI N° 18	20.38	0.09	1.32	0.12
LAURI N° 19	120.6	0.71	3.63	2.58
LAURI N° 20 (<i>M. triloba</i>)	311.2	0.77	2.62	2.02
LAURI N° 21	769	1.22	3.4	4.15
LAURI N° 23 (<i>M. gigantea</i>)	3091 (22)	5.22 (22)	6.09 (22)	31.82 (22)
<u>KALIMANTAN</u>				
<i>M. pruinosa</i>	352 (10)	0.44 (4)	6.1 (4)	2.68 (4)
<i>M. trichocarpa</i>	81 (22)	0.07 (34)	2.16 (34)	0.15 (34)
<i>M. triloba</i>	361 (9)	0.6 (13)	2.8 (13)	1.68 (13)
<i>M. winkleri</i>	663 (11)	0.59 (17)	2.3 (17)	1.36 (17)

MACARANGA

Légende

Mesures réalisées sur 6 espèces de *Macaranga* récoltées à Sumatra (■) et 4 espèces récoltées à Kalimantan (●).

Les 2 *M. triloba* (Kalimantan et Sumatra) sont reliés par une flèche ainsi que les deux types d'axes de *Macaranga* n° 17 ("grandes feuilles" et "petites feuilles").

Les valeurs de *M. gigantea* étant très excentrées par rapport aux autres , en coordonnées millimétriques, j'ai effectué les régressions avec et sans cette espèce ("- Mg." et "+ Mg").

On remarque que les deux droites de régression ont pratiquement la même pente pour le graphique SF/SSE. La différence est plus sensible pour SF/LE.

Figure 6

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction de la surface de la section de l'entre-noeud (SSE)

Figure 7

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction de la longueur de l'entre-noeud (LE).

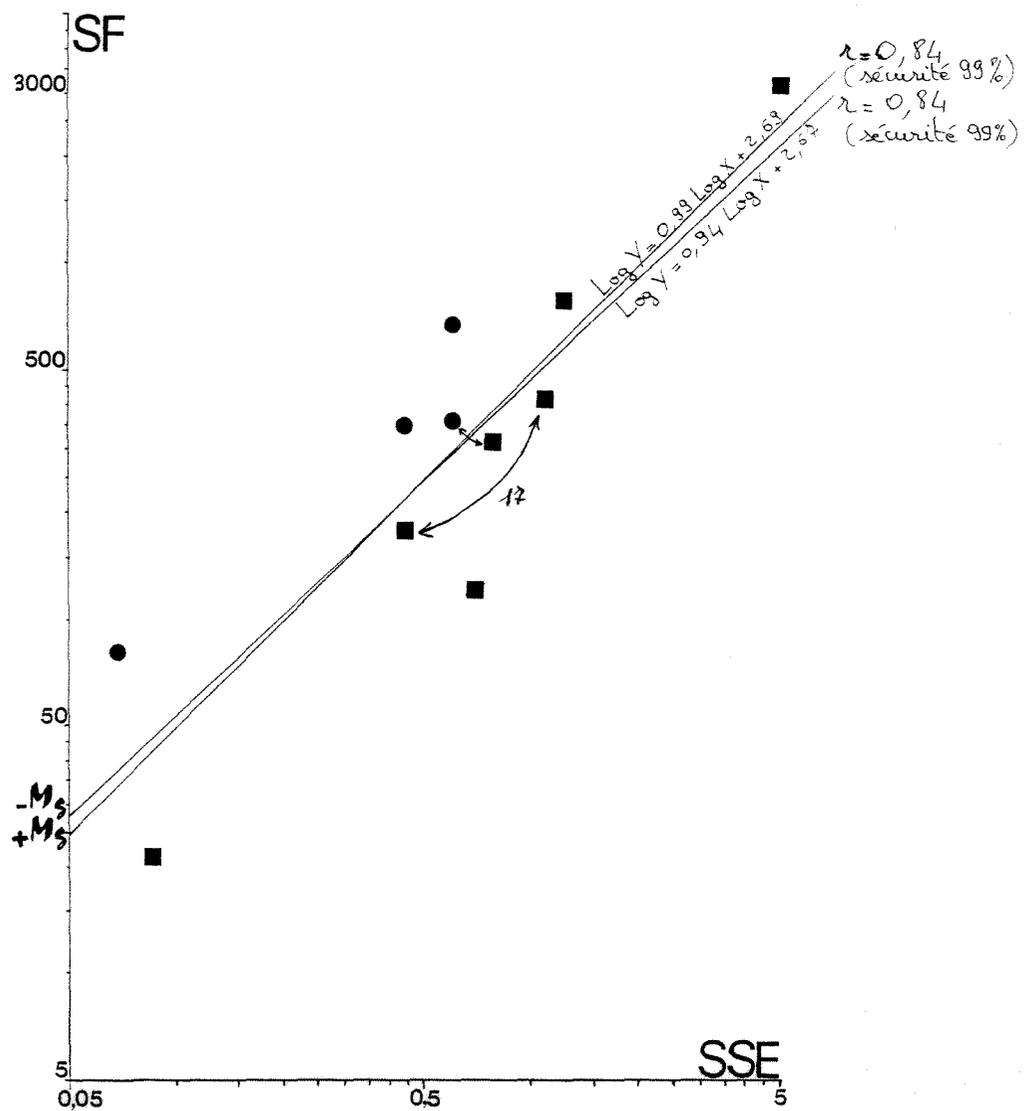


Fig.6

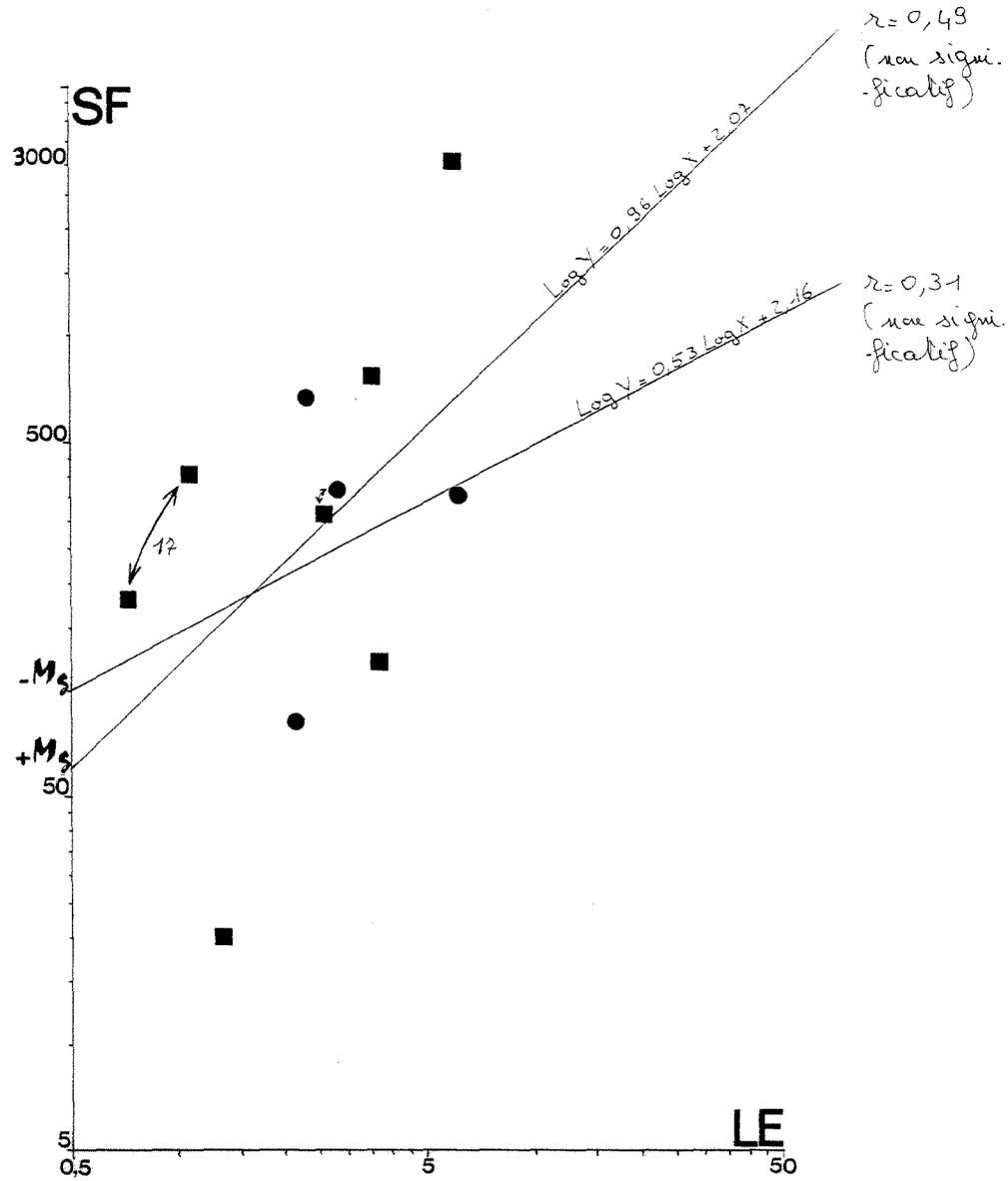


Fig.7

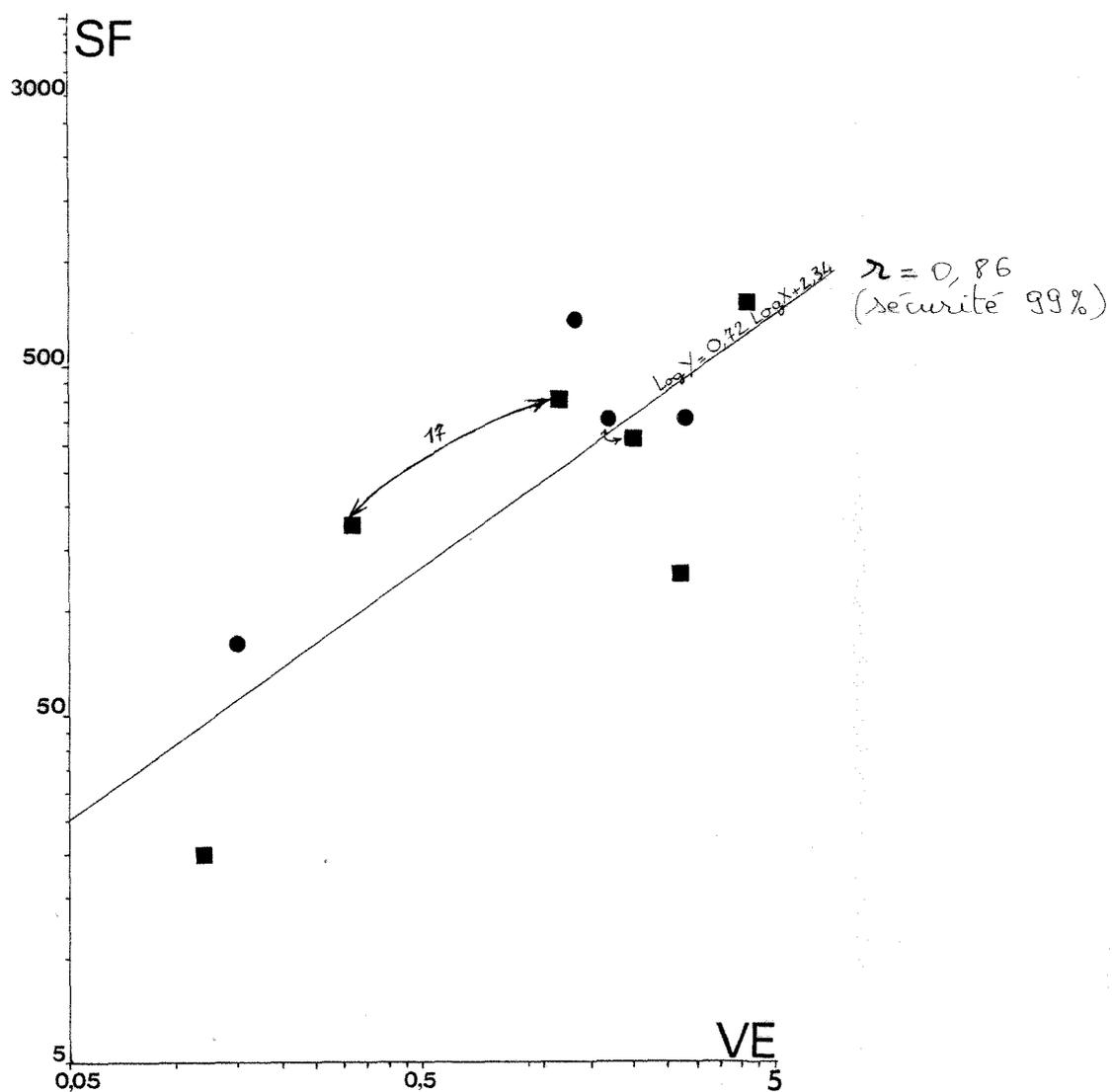


Fig. 8

MACARANGA

Figure 8

Symboles pour les différents *Macaranga* identiques à ceux des Figures 7 et 6.

Une seule droite de régression figure sur ce graphique ; elle prend en compte *M. gigantea* (la pente est pratiquement identique si on rejette *M. gigantea* : $\text{Log } Y = 0.69 \text{ Log } X + 2.34$ et $r = 0.8$ (sécurité 99 %).

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction du volume de l'entre-noeud (VE).

(Manque le point de coordonnées : SF : 3091 cm² ; VE : 31.82 cm³ de *M. gigantea*).

Remarque

Même remarque que pour *Ficus* en ce qui concerne les effectifs des échantillons.

II.2.2.2.2. Graphiques

Cf. Ci-joint Figures 6, 7, 8.

J'ai là aussi, préféré l'utilisation du papier bi-Log.

Remarque

On dispose de deux individus *M. triloba* ; ils sont joints sur les graphiques par une flèche. J'ai également relié entre eux les deux points de M. n° 17 "grandes feuilles" et "petites feuilles" sur lequel j'ai pu observer un net dimorphisme foliaire (peut-être lié au niveau de ramification).

II.2.3. Approche ontogénique

Travail fait sur différents individus d'*Homalanthus populneus*.

H. populneus est construit suivant le modèle de KORIBA ("H.O.T." 1978). Cf. Figure 9 et planche.

J'ai récolté sur chacun des six niveaux de ramification étudié (quatre axes verticaux et deux axes horizontaux) trente feuilles - entrenœuds ; sauf pour les axes d'ordre sept ; (cf. tableau des données ci-dessous).

Figure 9

Homalanthus populneus est construit selon le modèle de KORIBA.

La position des axes horizontaux et verticaux est notée sur le schéma en D

(D'après "H O T" 1978)

Koriba's Model

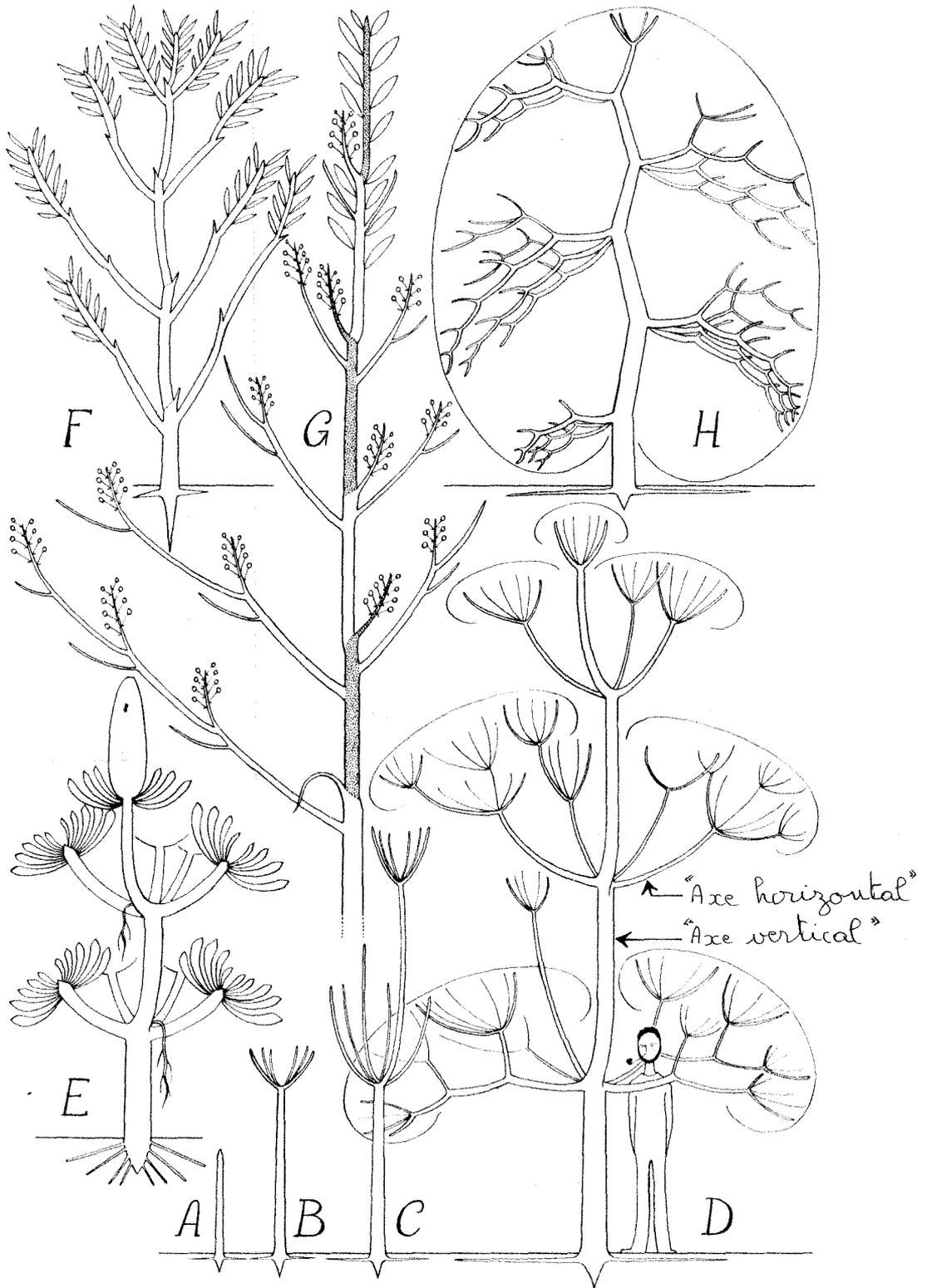


Fig. 9



HOMALANTHUS populneus

(Canyon Sihanok - bukit tinggi - SUMATERA)

MARS 1982



II.2.3.1. Tableau des données

Niveau de ramification	SF (cm ²)	SSE (cm ²)	LE (cm)	VE (cm ³)
Axe d'ordre 2 vertical (AV2)	146.2	0.34	2.8	0.95
Axe d'ordre 3 vertical (AV3)	120.8	0.36	2.32	0.84
Axe d'ordre 5 vertical (AV5)	161.2	0.48	2.57	1.23
Axe d'ordre 7 vertical (AV7)	228.4 (9)	0.67 (9)	1.65 (9)	1.11 (9)
Axe d'ordre 5 horizontal (AH5)	56.26	0.1	1.36	0.13
Axe d'ordre x horizontal (AHx)	23.28	0.05	0.72	0.03

II.2.3.2. Graphiques

Cf. ci-joint figures 10, 11, 12.

Homalanthus populneus

Figure 10

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction de la surface de la section de l'entre-noeud (SSE).

Figure 11

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction de la longueur de l'entre-noeud (LE).

Travail effectué sur six niveaux de ramifications différentes.

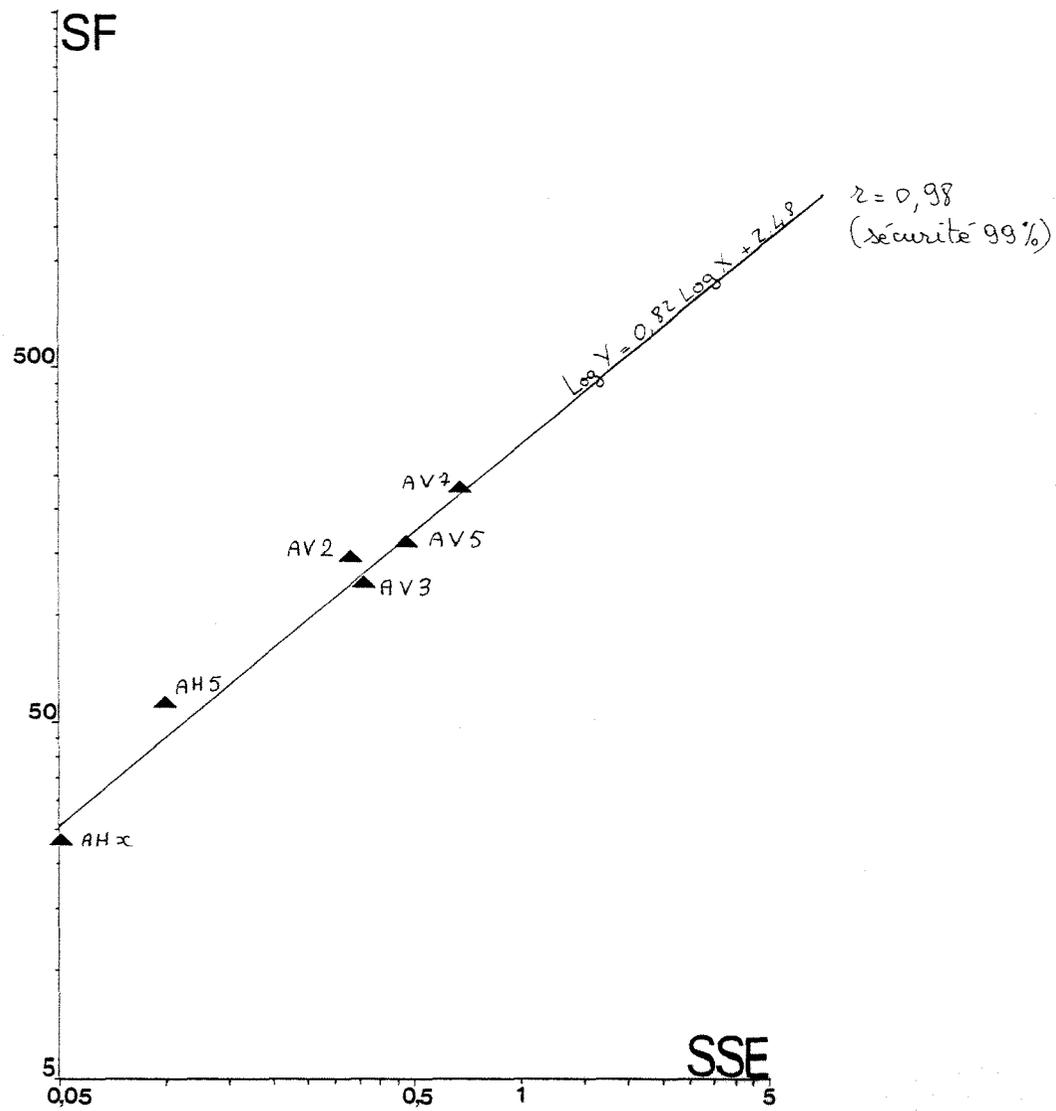


Fig.10

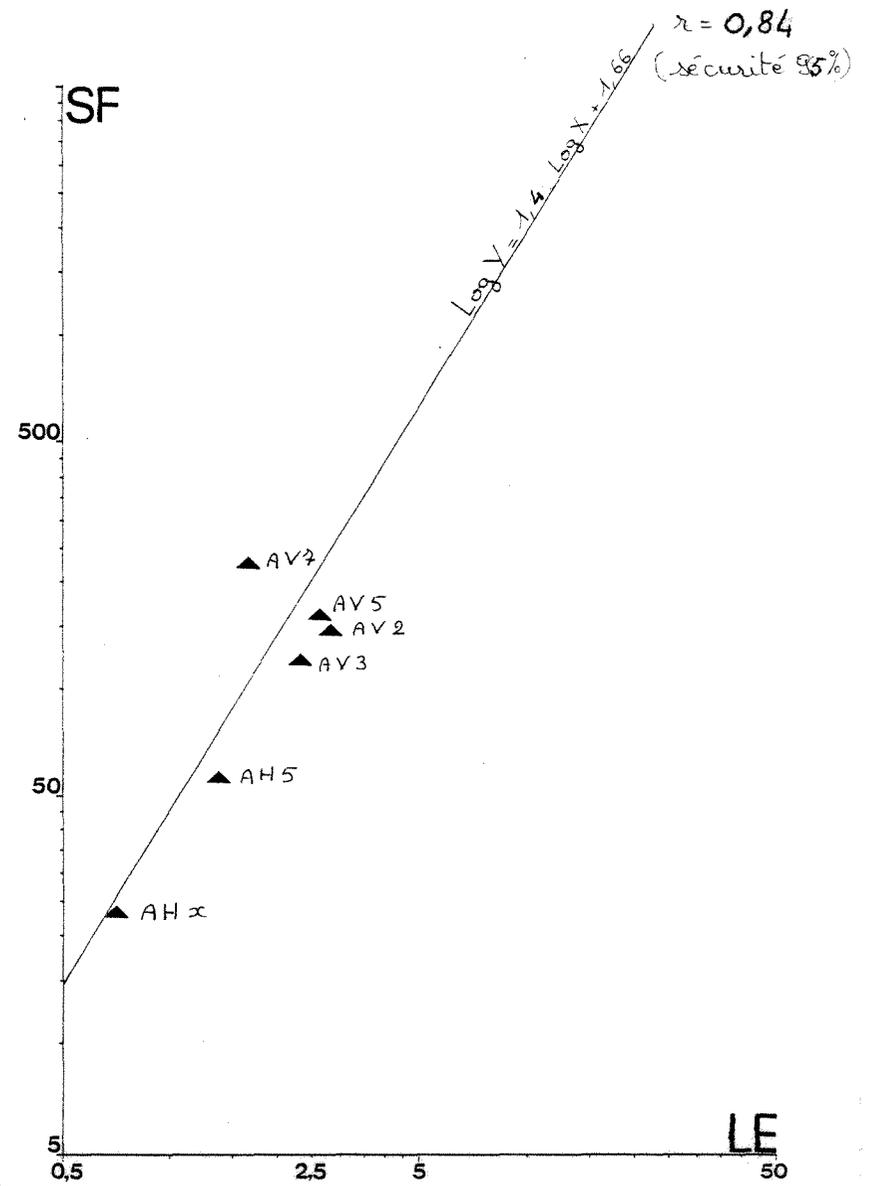


Fig.11

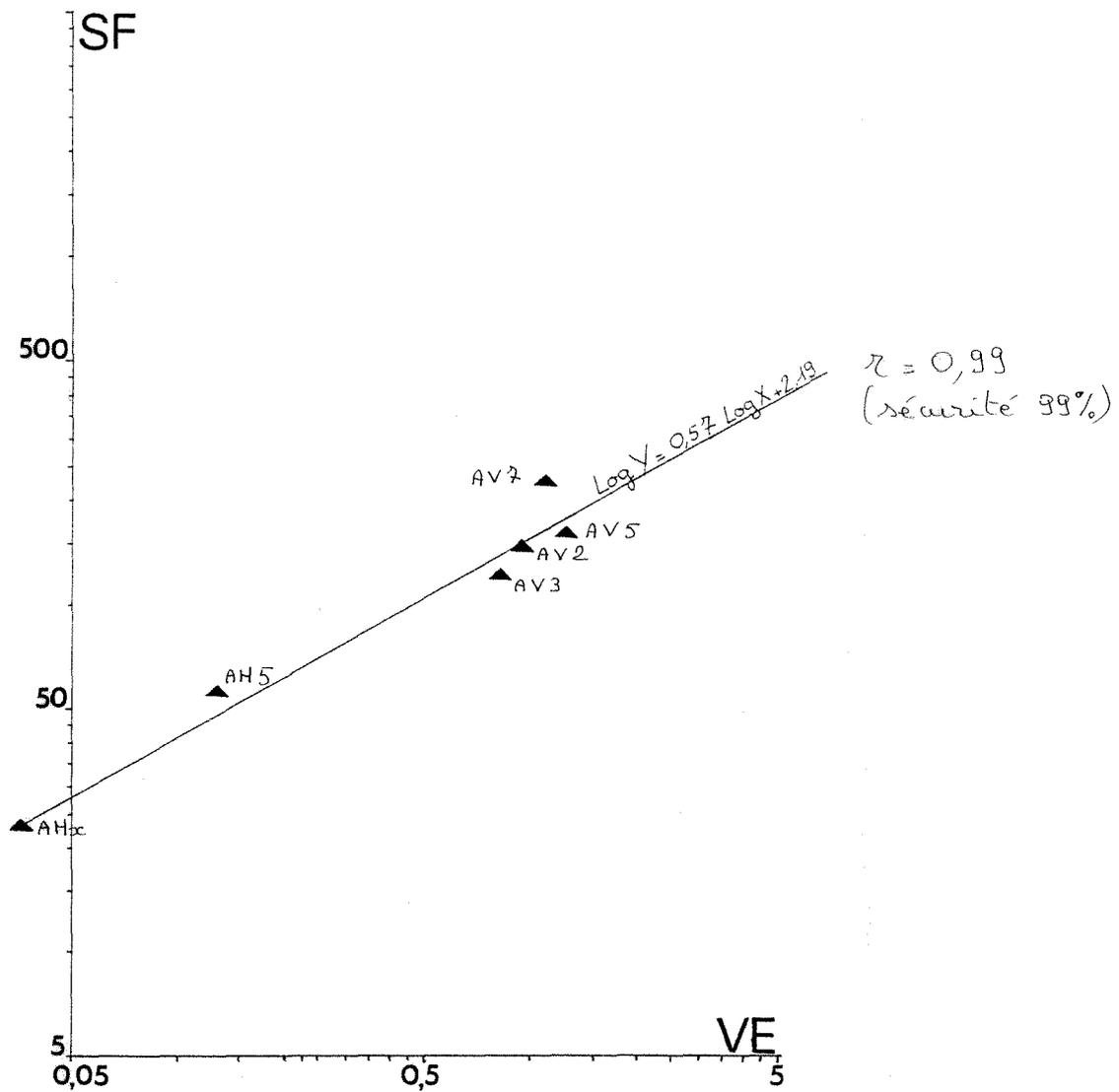


Fig.12

Figure 12

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction du volume de l'entre-nœud (VE) pour 6 niveaux de ramification différents chez *Homalanthus populneus*.

Ces graphiques permettent bien de distinguer les axes horizontaux (AH) de dimensions générales (SF, SSE et LE) inférieures aux axes verticaux (AV).

II.3. Essai d'interprétation des corrélations étudiées

II.3.1. Niveaux d'étude

Il me semble tout d'abord intéressant de distinguer deux niveaux d'étude :

1°) La quantification des corrélations entre les trois paramètres SF - SSE - LE, indépendamment de toute considération écologique ou taxonomique.

Ainsi, si on considère ensemble les six échantillons statistiques de *H. populneus*, avec les vingt-cinq "échantillons" de *Ficus* et les onze "échantillons" de *Macaranga*, nous obtenons en coordonnées millimétriques, les coefficients de corrélations suivants :

- SF/LE : + 0.55 (sécurité 99 %)
- SF/SSE : + 0.95 (sécurité 99 %)

Le fait de mélanger les différentes approches sur un même graphique peut paraître manquer de rigueur, mais le résultat observé ci-dessus - corrélations positives, forte pour SF/SSE, plus faible pour SF/LE - est intéressant à noter car cela pourrait en étendant la gamme des espèces, confirmer les intuitions de CORNER selon lesquelles il existe des lois de corrélation générale entre ces différents paramètres de structure chez les plantes à fleurs.

Dans ce niveau d'étude, peu importe alors que soient considérés dans un même ensemble des niveaux de ramification différents (cas de *H. populneus*), différents individus de la même espèce, mais de milieux divers (*F. diversifolia* par exemple) ou des espèces d'écologies différentes (cas des "*Ficus* terrain" et des "*Ficus* serres").

J'ai, d'autre part noté, la corrélation positive SSE/LE ; j'ai donc établi un nouveau paramètre "synthétique", VE.

Les coefficients de corrélation pour SF/VE sont supérieurs aux coefficients de corrélation obtenus pour SF/SSE et SF/LE. Ce paramètre VE m'apparaît donc comme un bon "résumé" des deux paramètres SSE et LE (r = + 0.95 - sécurité 99 % - toutes données confondues et en coordonnées millimétriques)

2°) Cette quantification pourrait toutefois être réalisée en cherchant à relier un certain type de corrélation (une droite de régression donnée) entre les paramètres, avec un taxon, quelle que soit l'écologie ; ou à l'inverse avec une écologie, quel que soit le taxon.

Les résultats obtenus ici ne permettent pas de conclure dans ce sens, surtout à cause du manque d'exemples traités. Ce travail n'a pu être entamé que sur *Ficus*.

II.3.2. Confrontation de la théorie de CORNER avec les résultats de la quantification

II.3.2.1. Analyse des corrélations et discussion de la "théorie du Durian"

Les résultats énoncés plus haut montrent que la corrélation SF/SSE est positive. Ceci confirme la théorie de CORNER, qui met en relation la construction primaire massive et les grandes feuilles, et les travaux de CHUAH sur *Carica papaya*, *Phytolacca decandra*, *Tabernaemontana crassa*.

Par contre, on observe une corrélation SF/LE positive, contrairement à l'interprétation commune qui est donnée à la théorie de CORNER (basée surtout, à mon avis, sur le texte cité en p. 2 de ce mémoire.)

Je remarque d'ailleurs, que CHUAH ne dégage pas de conclusion générale quant à cette corrélation ; en effet : sur *C. papaya*, elle observe une corrélation négative ; sur *P. decandra*, la corrélation s'inverse à partir du niveau de ramification n° 2 ; *Gossypium hirsutum* ne montre pas de corrélation très nette. Seul *T. crassa* montre une corrélation positive.

Il me semble donc nécessaire de reprendre les quelques passages où CORNER fait état de la variation de LE (CORNER 1949).

(J'ai souligné les phrases qui me paraissent importantes).

"Leptocauly : I use this name to indicate the modern tree with relative slender primary axis and branches in contrast with the pachicaulous cycad. Increasing ramification, the evolution of the simple leaf, and the development of internodes are the basic features of the modern tree. The slender twig, with long internodes, provides length, or height, with less weight and leads not only to the rapid overtopping of the old, clumsy pachycaul with massive and slow-growing branches"

"Pachycaul stage : stems massive, sappy, soft-wooded, not or sparingly branched, with little or no internodal development, megaphyllous, megaspermous".

"Leptocaul stage : Twigs more or less slender, much branched, more or less hard-wooded, with internodes more or less well developed megaphyllous or microphyllous, megaspermous or microspermous".

(Summary) : "Ramification with consequent reduction in size and complexity of the branches, leaves, flowers and fruits, and the evolution of axillary inflorescences have led to the modern tree-form with many slender twigs, simple leaves in horizontal sprays, small flowers, and greatly increased height".

En 1954, dans sa "Theory extended", CORNER reliait

le passage pachycaulie-leptocaulie à une réduction de SF parallèle à un accroissement de la longueur de l'entre-noeud (texte cité en p. 2 de ce mémoire).

Cependant, quand CORNER associe tendance à la ramification et diminution de taille (size) des organes (entre autres feuilles et entre-noeuds), j'y vois un problème d'interprétation de la réalité.

De même, j'aurais aimé que le terme "slender-twigs" (traduit par "rameaux grêles") soit plus clairement explicité par l'auteur.

II.3.2.2. Proposition d'un nouveau coefficient

Remarque préliminaire :

Il me semble important de souligner à nouveau ici que la démarche de CORNER est avant tout globale et intuitive.

De ce fait, en proposant ce coefficient, j'essaie essentiellement de traduire en chiffres l'impression qu'a eue CORNER à la suite de ces multiples observations.

L'intérêt d'une quantification des corrélations, telle qu'elle est réalisée dans ce mémoire, réside dans le fait qu'elle permet, à mon avis, de préciser les intuitions de cet auteur sur le point très particulier de l'évolution de l'entre-noeud en relation avec la transition pachycaulie-leptocaulie.

Je pense en effet que l'ambiguïté des textes de CORNER, liée surtout à cette démarche intuitive, est intéressante car elle révèle justement deux notions jusque-là confondues : la taille et la forme de l'entre-noeud.

A. Hypothèse

J'ai fait l'hypothèse que si, effectivement, la taille de l'entre-noeud (mesurée par VE) diminue quand SF décroît, il devait y avoir corrélativement une modification de la forme de l'entre-noeud telle que CORNER ait pu conclure comme il l'a fait dans sa théorie ("the internodes lengthen" CORNER 1954).

Pour vérifier cette hypothèse, j'ai créé un nouveau paramètre : le rapport LE/SSE, appelé "coefficient d'allongement" car ce rapport rend compte des variations de LE par rapport à SSE : on dira que "l'entre-noeud s'allonge" (le coefficient augmente) quand LE diminue moins vite que SSE.

B. Test de l'hypothèseB.1. Sur *Ficus* et *Macaranga* (approche interspécifique)

FICUS

TABLEAU DES DONNEES

ESPECES	: SF (cm ²)	: LE/SSE (cm ⁻¹)	:
<u>SERRES</u>	:	:	:
<i>F. binjamina</i>	: 26.26	: 21.74	:
<i>F. diversifolia</i>	: 7.26	: 25	:
<i>F. exasperata</i>	: 34.96	: 50	:
<i>F. giletti</i>	: 34.36	: 7.69	:
<i>F. glabella</i>	: 17.2	: 4	:
<i>F. kerstingii</i>	: 81.83	: 30.03	:
<i>F. laurifolia</i>	: 31.46	: 25	:
<i>F. lyrata</i>	: 436.3	: 5.26	:
<i>F. quercifolia</i>	: 28.23	: 50	:
<i>F. rubiginosa</i>	: 24.53	: 16.66	:
<i>F. saussureana</i>	: 159.64	: 1.07	:

<u>SUMATRA</u>	:	:	:
LAURI N° 4	:	102	5
LAURI N° 5	:	147	7.69
LAURI N° 6	:	329.9	3.44
LAURI N° 7	:	3.32	25
LAURI N° 9 (= N° 10)	:	46.5	12.5
LAURI N° 11	:	183	4.35
LAURI N° 12	:	37.36	4.34
LAURI N° 13	:	97.5	3.57
LAURI N° 14	:	58.3	2.77
LAURI N° 14 bis	:	59.16	3.33
LAURI N° 16	:	669.6	5.26
LAURI N° 22 (<i>F. diversifolia</i>)	:	8.26	25
<u>MALAISIE</u>	:	:	:
MUNSCH N° 18	:	54	337.5
MUNSCH N° 31	:	10.8	15.7

MACARANGA

Espèces	:	SF (cm ²)	:	LE/SSE (cm ⁻¹)	:
<u>SUMATRA</u>	:	:	:	:	:
LAURI N° 17	:	:	:	:	:
"petites feuilles"	:	177.8	:	1.64	:
"grandes feuilles"	:	408	:	0.98	:
LAURI N° 18	:	20.38	:	16.66	:
LAURI N° 19	:	120.6	:	5.26	:
LAURI N° 20	:	311.2	:	3.44	:
LAURI N° 21	:	769	:	2.77	:
LAURI N° 23	:	3091	:	1.17	:
<u>KALIMANTAN</u>	:	:	:	:	:
<i>M. pruinosa</i>	:	352	:	14.28	:
<i>M. trichocarpa</i>	:	81	:	33.33	:
<i>M. triloba</i>	:	361	:	4.76	:
<i>M. winckleri</i>	:	663	:	4	:

Figures 13 et 14

Graphiques de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction du rapport LE/SSE (coefficient d'allongement) pour *Ficus* et *Macaranga*.

Symboles identiques à ceux utilisés Figures 3, 4, 5 pour *Ficus* ; et Figures 6, 7, 8 pour *Macaranga*.

Remarques

Pour le graphique *Ficus* : il manque le point SF : 54 cm² , LE/SSE : 337.5 (= MUNSCH N° 18).

Pour le graphique *Macaranga* : la droite de régression tient compte de *M. gigantea*

FICUS

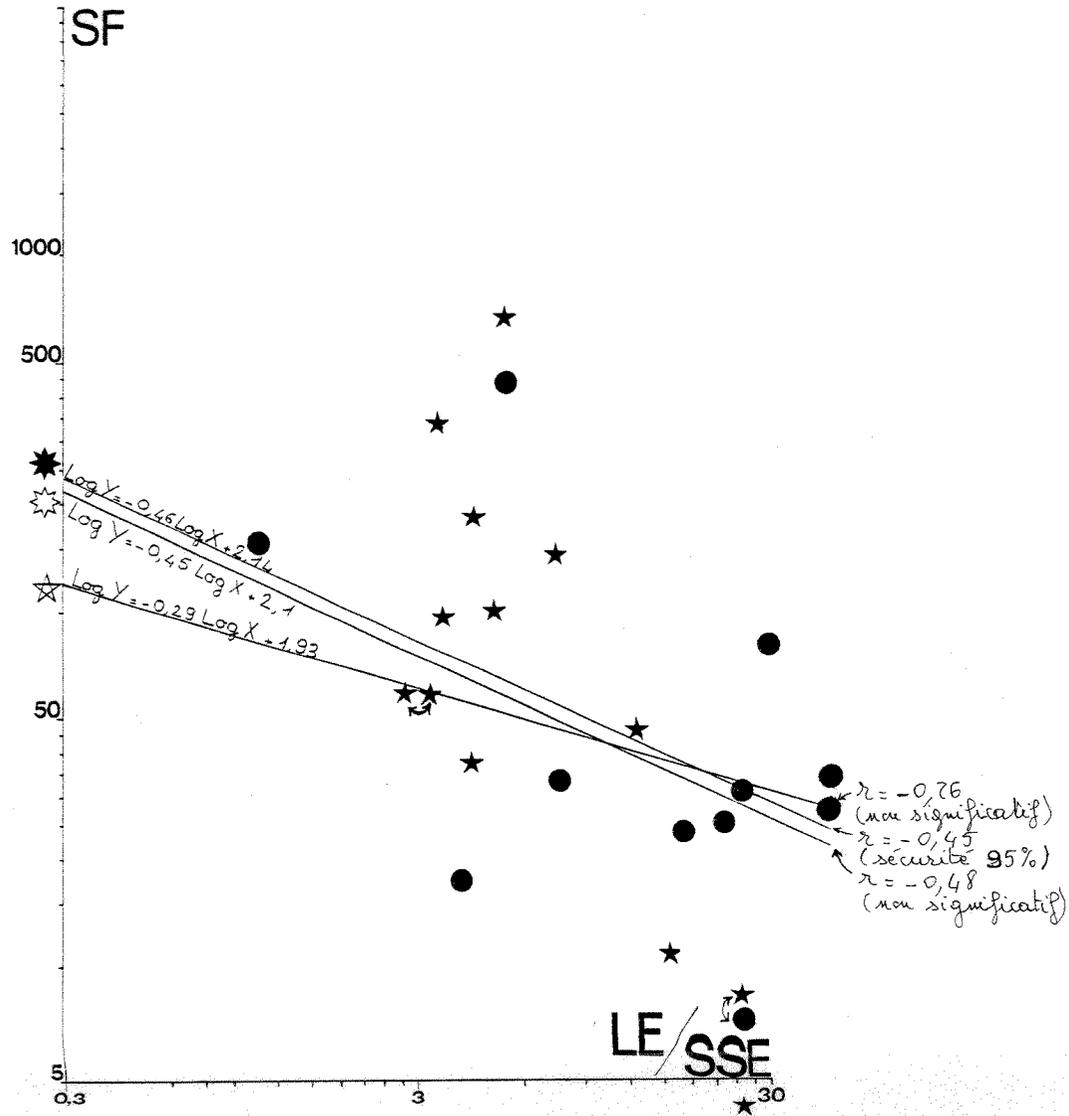


Fig.13

MACARANGA

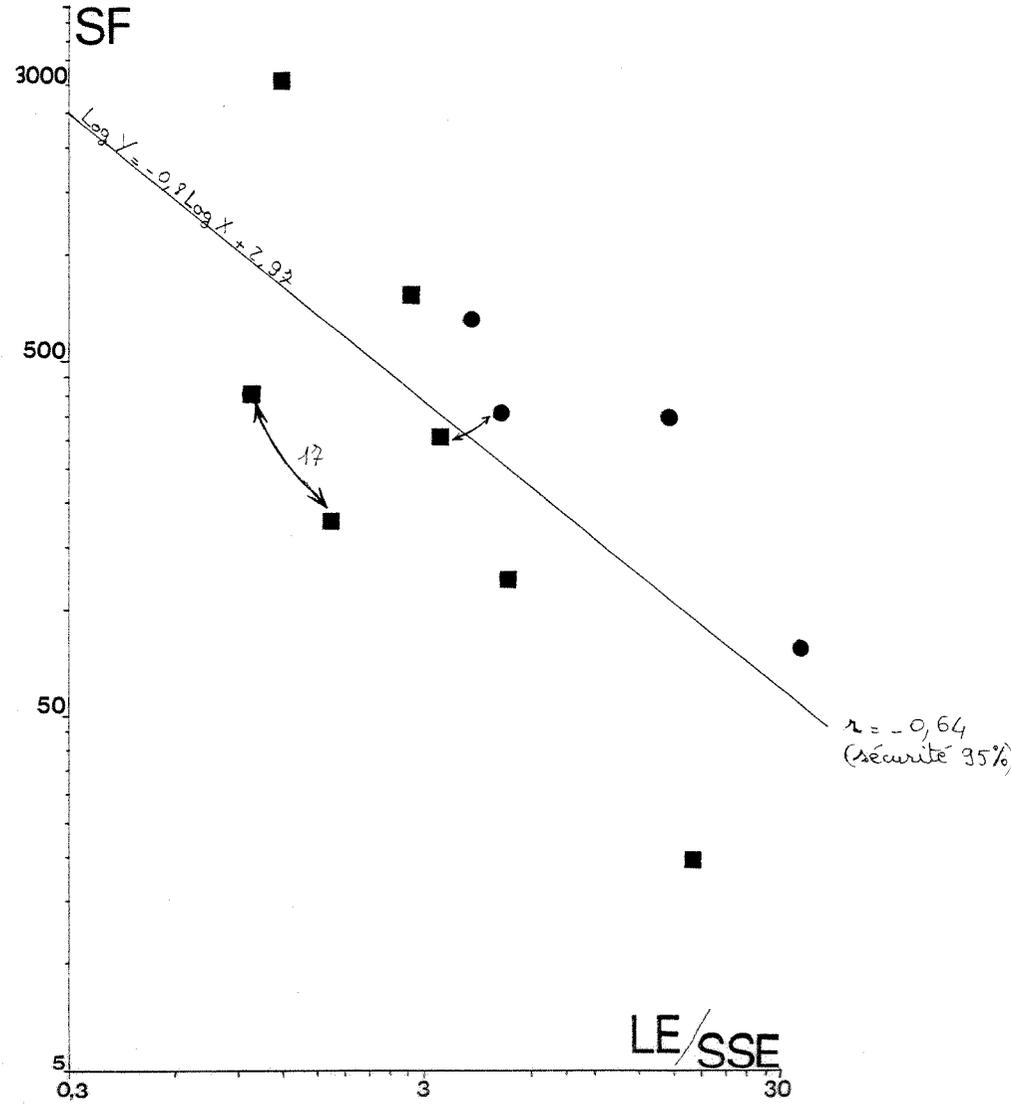


Fig.14

Graphiques

Cf. ci-joint Figures 13, 14.

Le rapport LE/SSE augmente quand SF baisse, que ce soit pour le genre *Ficus* ou le genre *Macaranga*.

B.2. Sur *Homalanthus populneus*.
(approche ontogénique)

Tableau des données

Niveau de ramification	SF (cm ²)	LE/SSE (cm ⁻¹)
Axe d'ordre 2 vertical (AV 2)	146.2	8.33
Axe d'ordre 3 vertical (AV3)	120.8	6.66
Axe d'ordre 5 vertical (AV5)	161.2	5.55
Axe d'ordre 7 vertical (AV7)	228.4	2.5
Axe d'ordre 5 horizontal (AH 5)	56.26	14.28
Axe d'ordre x horizontal (AHx)	23.28	14.28

Graphiques

Cf. ci-joint Figure 15.

HOMALANTHUS POPULNEUS

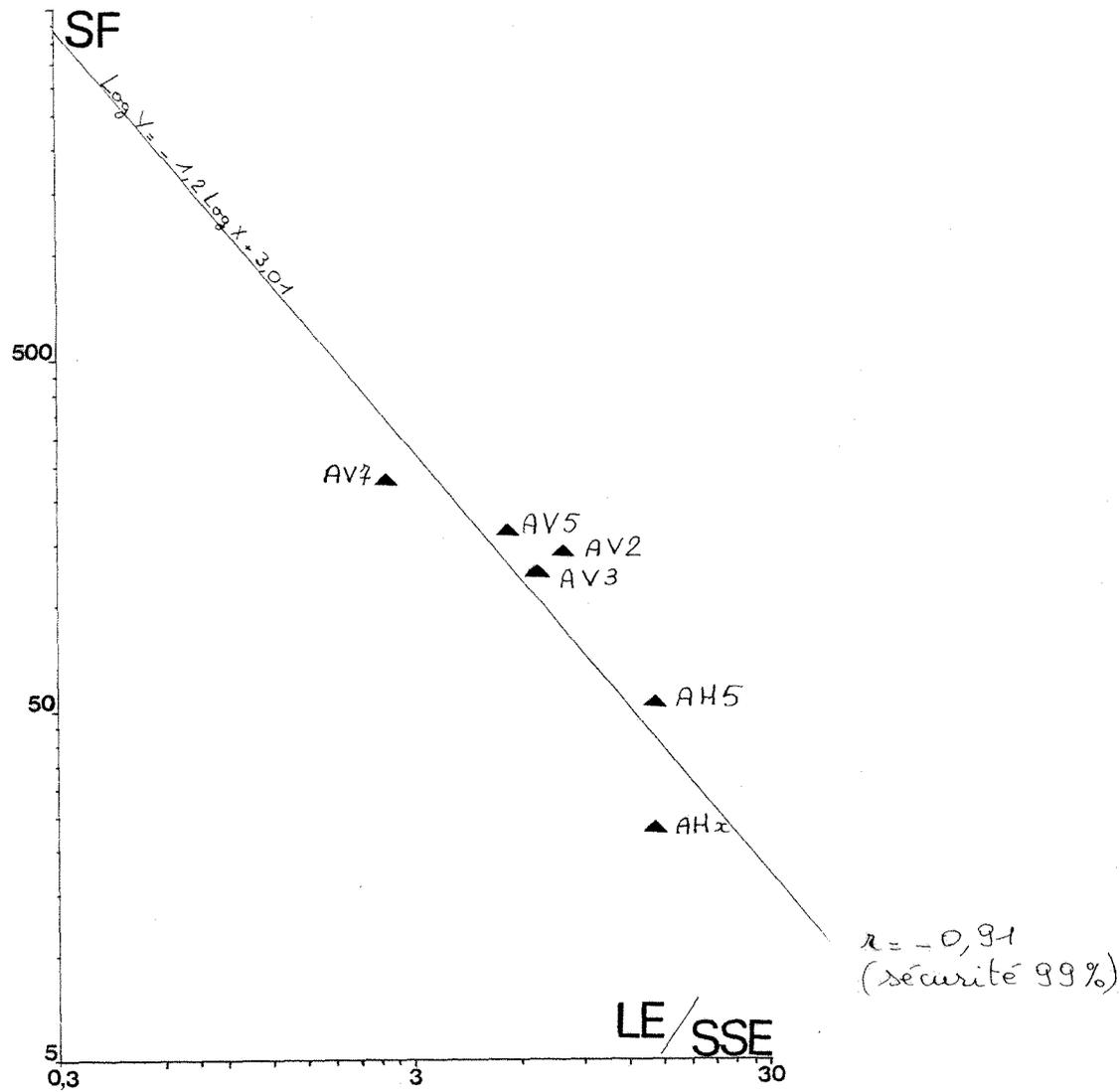


Fig.15

Figure 15

Graphique de la variation de la surface foliaire (SF) en fonction du rapport LE/SSE (coefficient d'allongement), chez *Homalanthus populneus* pour six niveaux de ramification.

Là aussi LE/SSE augmente quand SF baisse avec un coefficient de corrélation élevé en valeur absolue.

On observe donc bien pour les deux approches, que l'entreoeud change de forme en même temps qu'il voit sa taille diminuer et SF baisser.

Or, nous l'avons vu, LE et SSE diminuent en valeurs absolues quand SF diminue. L'augmentation du "coefficient d'allongement" ne peut donc s'expliquer que par une diminution moins rapide de LE par rapport à SSE.

Cette augmentation relative de LE rapportée à SSE conduit ainsi à une "impression d'allongement" progressif de l'entreoeud, quand on passe de la pachycaulie-mégaphyllie vers la leptocaulie-microphyllie.

Il est notable d'ailleurs que nous observions le même phénomène dans l'approche interspécifique et dans l'approche ontogénique. J'y vois là une illustration du fait que l'ontogénèse récapitule la phylogénèse.

Cette relation taille-forme nous renvoie au phénomène bien connu sous le nom "d'effet d'échelle" : "We find that the geometric relations that arise from a difference in size affect structural behaviour. We also find, as a corollary, that in order to maintain the same structural characteristics a difference in size must be accompanied by a difference in shape". (STEVENS 1974).

Si on remarque bien comme le dit CHUAH, une corrélation inverse entre nombre et dimension, chez les organes des plantes, il me semble donc indispensable de préciser le sens de variation de la forme.

R E S U M E - C O N C L U S I O N

J'ai étudié dans ce mémoire, trois paramètres de structure des végétaux :

- La surface foliaire (SF)
- La longueur de l'entre-noeud (LE)
- La surface de la section de l'entre-noeud (SSE).

et les corrélations entre eux.

Trois approches ont été réalisées :

- Approche intraindividuelle où chaque couple feuille-entre-noeud est considéré isolément. La variabilité biologique est telle que je n'ai pas pu en déduire de faits généraux (travail fait sur 11 espèces de *Ficus* des serres du Jardin des plantes de Montpellier).
- Approche interspécifique et intragénérique. J'ai déterminé sur un individu (d'une espèce donnée) choisi au hasard, une moyenne des valeurs, pour les trois paramètres. Chaque point graphique représente un individu. J'ai ainsi effectué les régressions SF/LE et SF/SSE, sur une "population" d'individus de même genre mais d'espèces différentes.

(Travail effectué sur 9 espèces de *Macaranga* et 23 espèces de *Ficus*)

- Approche ontogénique, où j'ai considéré ces deux corrélations en fonction du développement de la plante, lié au niveau de ramification.

(Travail fait sur *Homalanthus populneus*, à six niveaux de ramification différents).

Cette dernière s'est avérée la plus satisfaisante au niveau des régressions et des corrélations observées. Ceci est peut-être dû

à la plus grande homogénéité du matériel végétal (individus différents mais de la même espèce et vivant dans les mêmes conditions écologiques).

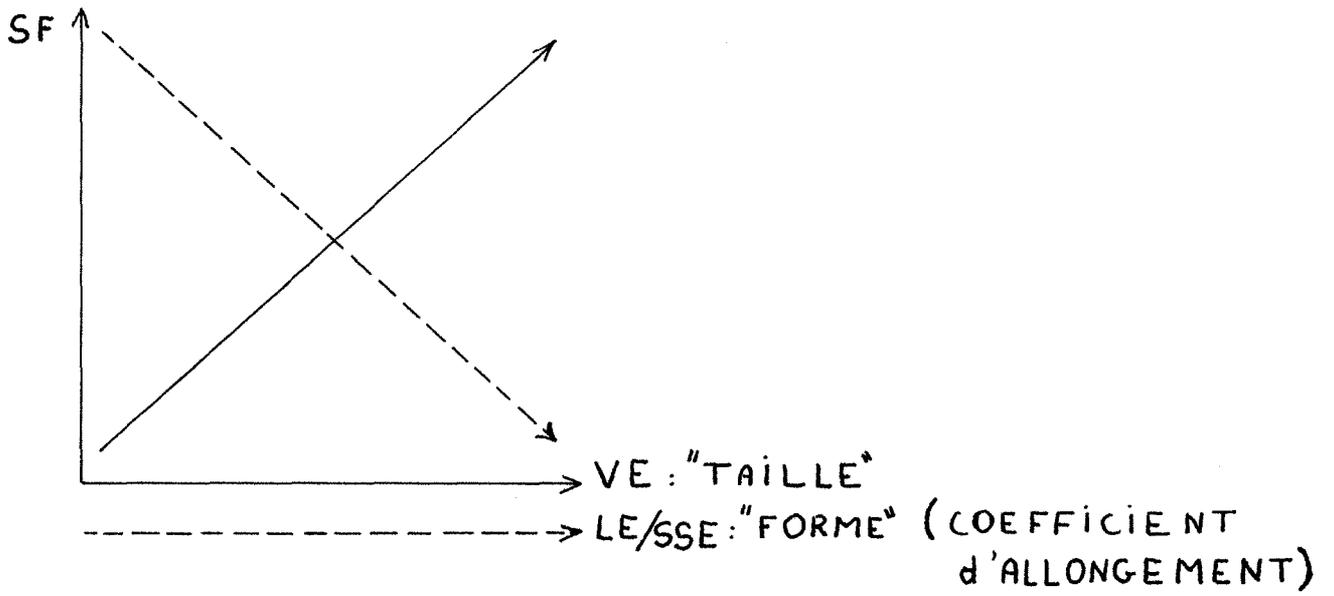
Il est apparu que le volume de l'entrenoeud (VE) est un bon paramètre de synthèse de LE et SSE.

J'ai également montré que quand SF décroît, LE et SSE - et donc VE - diminuent aussi.

Il me semble donc que sur le point particulier de l'évolution de l'entrenoeud, en relation avec le passage pachycaulie-leptocaulie, l'interprétation commune de la théorie de CORNER doit être remise en question ou en tous cas, demande à être précisée et complétée. En effet, il apparaît que l'on a souvent considéré - peut-être à cause de l'ambiguïté des différents textes de la théorie où il est question de ce problème - que la variation de LE devait s'exprimer en terme de taille (en donnée absolue) alors qu'à mon avis, il est plus juste d'en parler en terme de forme (en donnée relative), c'est-à-dire exprimer la variation de LE par rapport à SSE, quand SF varie.

J'en propose une quantification par le rapport LE/SSE que j'appelle "coefficient d'allongement". Le mot allongement étant utilisé ici pour traduire "l'impression" ressentie par l'observateur lorsqu'on évolue de la pachycaulie-mégaphyllie vers la leptocaulie-microphyllie. On observe alors effectivement que parallèlement à la diminution de la taille globale de l'entrenoeud (baisse de VE), il y a modification de sa forme dans le sens d'un "allongement". LE/SSE s'accroît en effet quand SF diminue, d'où cette augmentation apparente de LE.

Schéma : Voir ci-après.



Q U A T R I E M E P A R T I E

P E R S P E C T I V E S P O U R D E S R E C H E R C H E S U L T E R I E U R E S

Extension des cadres d'étude dans deux directions :

I.- Elargir progressivement la recherche à d'autres paramètres (notamment ramification, vitesse de croissance).

Il semble à peu près certain, par exemple, que si la corrélation SF/LE est en général moins bonne que SF/SSE, c'est sans doute parce que LE est plus sensible que SSE à d'autres paramètres non étudiés ici.

Remarques

En ce qui concerne la feuille, peut-être y-avait-il intérêt à considérer son volume et non sa surface (nous savons par exemple qu'il existe une différence d'épaisseur entre "une feuille d'ombre" et une "feuille de lumière").

Ces études devraient porter non pas tant sur les paramètres considérés en eux-mêmes que sur les rapports entre eux.

SSF/SF, LE/SF, VE/SF seraient peut-être intéressants à étudier.

Pour les différents paramètres, il serait intéressant de travailler une plage de variations la plus grande possible.

Ainsi, pour ma part, je manque de valeurs de surface foliaire entre 1000 et 3000 cm².

II.- Envisager les possibilités de "modélisation" des corrélations.

II.1. En cherchant si une écologie particulière (quel que soit le taxon) ou un taxon (quelle que soit l'écologie), peuvent être caractérisés par une droite de régression spécifique.

Nous nous sommes adressés ici à des taxons de bas niveaux hiérarchiques (espèces - genres), mais il est fort possible que cette modélisation ne puisse donner des résultats intéressants que pour des taxons de plus hauts niveaux.

L'étude des cas typiques (Cactaceae, Arecaceae) serait sûrement probante, dans cette optique.

Par suite, si cela est possible, il serait nécessaire de préciser la valeur prédictive de telles corrélations, notamment dans un but de collaboration avec les paléobotanistes (inférer la taille des feuilles, par exemple, à partir des segments de tiges fossilisées dont on dispose).

En ce sens, l'obtention de droites de régression caractéristiques pour trois espèces de *Lepidodendron*, par deux paléobotanistes, est tout à fait intéressante (CHALONER, MEYER-BERTHAUD 1982). (Cf. II° partie I.1).

II.2. En approfondissant l'étude ontogénique.

En l'occurrence, la réitération conserve-t-elle les rapports entre paramètres et, s'il y a modification, quel est le sens de l'évolution observée ?

La différenciation de l'appareil végétatif en appareil reproducteur modifie-t-elle elle aussi, les rapports ou au contraire une même formulation numérique permettrait-elle d'unir l'appareil végétatif d'une espèce à son appareil inflorescentiel ? Il est en effet intéressant de

remarquer que les inflorescences semblent respecter les règles énoncées par CORNER : axes grêles et nombreux, entrenœuds allongés, feuilles réduites à des bractées de très faibles surfaces.

II.3. En recherchant d'autres approches possibles.

Le mémoire a en effet porté sur trois approches qui paraissaient a priori intéressantes. Il me semble maintenant que la variabilité intra-spécifique serait bien appréhendée par une étude interindividuelle. Les résultats seraient peut-être plus concluants que ceux enregistrés pour l'approche intraindividuelle.

B I B L I O G R A P H I E

- ASHTON P.S. - 1976 - Ecology and the Durian theory.
Garden's Bull. 29 : 19-23.
- 1976 - The crown characteristics of tropical trees.
in : P.B. TOMLINSON et M.H. ZIMMERMANN. Eds.
Tropical trees as living systems, p. 591-615.
Cambridge University Press.
- CHALONER W.G. et MEYER-BERTHAUD B. - 1982 - Leaf and stem growth in
the Lepidodendrales.
Bot. Jour. Linn. Soc. (sous presse)
- CHUAH M.S. - 1977 - Exemples de corrélations quantitatives entre quel-
ques paramètres déterminant la forme végétale.
Thèse U.S.T.L. Montpellier.
- CORNER E.J.H. - 1949 - The Durian theory or the origin of the modern tree
Ann. Bot. 13 (52) : 367-414.
(Adaptation française : HALLE N. et F. , Adansonia 1963,
3, (3) : 422-445 et 1964 Adansonia, 4 (1) : 156-184.)
- 1953 - The Durian Theory extended I. Phytomorphology,
3 (4) : 465-476.
- 1954 - The Durian THEORY EXTENDED II. Phytomorphology
4 (1, 2) : 152-164.
- 1954 - The Durian Theory extended III. Phytomorphology,
4 (4) : 263-274.

- CORNER E.J.H. - 1975 - Prototropic organisms. XIII. Tropical trees, Thick twig, big leaf".
Theoria to theory, 9 : 33-43
- COTTON A.D. - 1944-45 - The megaphytic habit in the tree Senecios and other genera.
Proc. Linn. Soc. London, Session 156, p. 158-168.
- DU RIETZ G.E. - 1931 - Life forms of terrestrial flowering plants.
Acta phytogeographica Suecica, 3 (1) : 1-95.
- EGGERT D.A. - 1961 - The ontogeny of carboniferous arborescent Lycopsidea.
Palaeontographica 108, B, I : 43-65 ; II : 66-92
- GALTIER J. - 1975 - Variabilité anatomique et ramification des tiges de Calamopitys.
C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D, 280 : 1967-1969.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. - 1978 - Tropical trees and forests. An architectural analysis.
Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.
- HEDBERG O. - 1964 - Etudes écologiques de la flore afro-alpine.
Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 97 : 5-18.
- 1969 - Growth rate of the East African giant Senecios.
Nature 222 (5189) : 163-164.
- 1979 - Tropical - alpine life forms of vascular plants.
OIKOS 33 (2) : 297-307.
- MABBERLEY D.J. - 1973 - Evolution in the giant groundsels.
Kew Bull. 28 (1) : 61-96
- 1974 - Pachycauly vessel-elements, islands and the evolution of arborescence in "herbaceous" families.
New Phytol. 73 : 977-984.

- NEVILLE P. - 1961 - Morphologie expérimentale de l'influence des ébauches foliaires sur la morphogénèse végétative de *Gledischia*.
C.R. Acad. Sci. Paris 253 : 1121-1123.
- SCHECKLER S.E. - 1976 - Ontogeny of progymnosperms I. Shoots of Upper Devonian Aneurophytales.
Can. J. Bot. 54 : 202-219.
- 1978 - Ontogeny of progymnosperms II Shoots of Upper Devonian Archaeopteridales.
Can. J. Bot. 56 : 3136-3170.
- SINNOT E.W. - 1921 - The relation between body size and organ size in plants.
Amer. Naturalist 55 (640) : 385-403.
- STEVENS P.S. - 1974 - Patterns in Nature. Little, Brown and Co Boston Toronto.
(Adaptation française : MATRICON J. et MORELLO D. - 1978 - Les formes dans la nature. Seuil, Paris.)
- TOMLINSON P.B. et ZIMMERMANN M.H. - 1966 - Anatomy of the palm *Rhapis excelsa* III. Juvenile phase.
J. Arnold Arbor. 47 (4) : 248-261.