

NOTE DE SYNTHÈSE :

Le développement du bananier en relation avec les facteurs du milieu :

- Action de la température et du rayonnement d'origine solaire sur la vitesse de croissance des feuilles.**
- Etude du rythme de développement de la plante.**

J. GANRY *

NOTE DE SYNTHÈSE :

LE DEVELOPPEMENT DU BANANIER EN RELATION AVEC LES FACTEURS DU MILIEU :

- Action de la température et du rayonnement d'origine solaire sur la vitesse de croissance des feuilles
- Etude du rythme de développement de la plante

J. GANRY (IRFA)

Fruits, dec. 1980, vol. 35, n° 12, p. 727-743.

RESUME - On montre qu'il est possible d'appréhender le rythme de développement d'une plante comme le bananier, à partir de l'étude de la cinétique de sa croissance en relation avec les facteurs du milieu.
- L'analyse de la croissance de la feuille a permis de trouver un coeffi-

cient de vitesse de croissance k , indépendant de la taille de la feuille.
- L'étude de l'action de la température et du rayonnement sur k aboutit à l'estimation d'un coefficient de vitesse de croissance intrinsèque KI qui varie essentiellement avec le stade de la plante.
- L'analyse de l'évolution de KI en relation avec le fonctionnement morphogénétique de la plante a permis de préciser un certain nombre de processus, surtout en phase florale, et en particulier :
- de permettre une meilleure estimation du virage floral
- de mieux connaître la cinétique de formation des ébauches florales.

Les résultats obtenus permettent de jeter les bases d'un modèle de fonctionnement morphogénétique de la plante, qui pourra être couplé à un sous modèle trophique en vue d'une modélisation de la production.

Les résultats présentés dans cette note de synthèse sont une contribution à une meilleure connaissance du développement du bananier, *Musa acuminata* COLLA, en relation avec les facteurs du milieu.

Si l'on veut s'orienter vers une agriculture plus économe en énergie et moins agressive vis-à-vis du milieu naturel, il

- IRFA - Station de Neufchâteau, Sainte-Marie - 97130 CAPESTERRE BELLE EAU.

* - Cette note est une synthèse des travaux présentés dans une thèse de Doctorat d'Etat es Sciences, soutenue le 26 juin 1980 à l'Université PARIS VII :

«Action de la température et du rayonnement d'origine solaire sur la vitesse de croissance des feuilles du bananier, *Musa acuminata* COLLA - Application à l'étude du rythme de développement de la plante et relation avec la productivité».

apparaît nécessaire de réaliser les divers actes techniques à bon escient, c'est-à-dire en tenant compte du *fonctionnement morphogénétique* de la plante et des *diverses composantes du milieu*.

Il apparaît tout particulièrement important de mieux connaître les processus d'initiation et de différenciation florale qui conditionnent le futur fruit et, en conséquence, le rendement de la plante.

Nous avons donc axé notre travail sur une analyse du fonctionnement morphogénétique et surtout floral de la plante, en essayant de rattacher les résultats à des repères fixes de développement, identiques quelles que soient les conditions pédoclimatiques.

Pour une plante comme le bananier, l'observation phéno-

logique directe ne permet pas de suivre le développement morphogénétique : aucun repère de développement ne peut être détecté de l'extérieur entre l'apparition du bourgeon (ou rejet) et le dégageement de l'inflorescence.

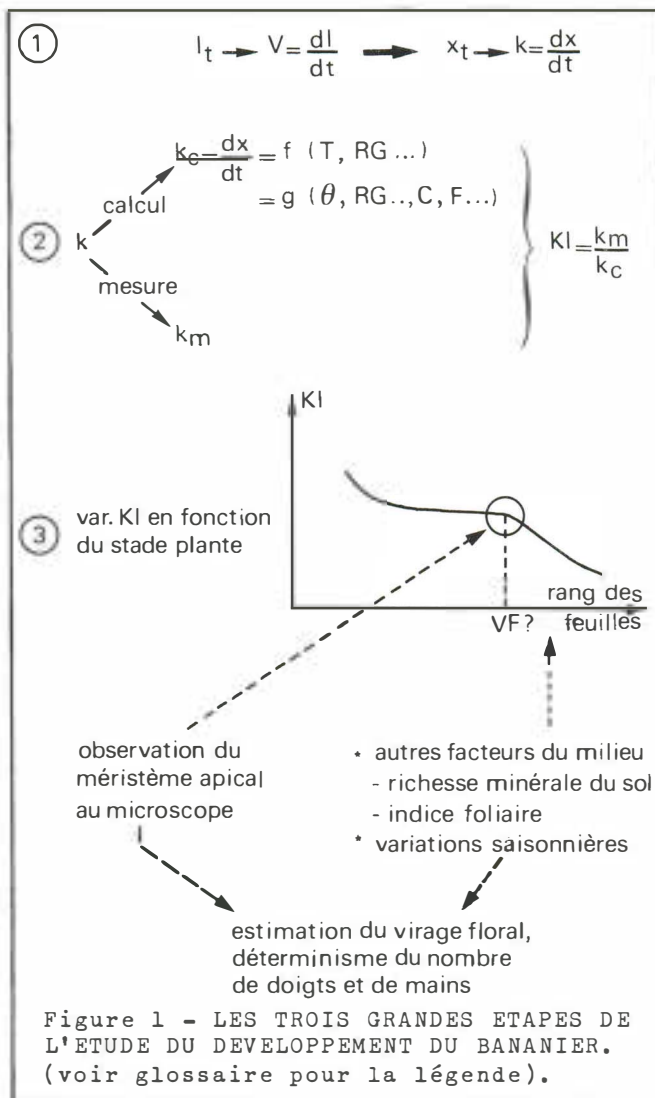
Nous avons opté pour la recherche d'une voie indirecte de l'analyse du développement en partant de l'idée que la *vitesse de croissance des feuilles varie avec le stade de développement de la plante*.

Mais la vitesse de croissance de la feuille dépend aussi de la *taille de la feuille* et de *l'action des facteurs du milieu*.

Pour que la vitesse de croissance des feuilles devienne un indicateur du stade de développement seul, il convient de «bloquer» ou d'isoler les deux autres composantes :

- la taille de la feuille,
- les facteurs du milieu.

C'est dans ce sens que nous avons orienté notre travail qui comprend trois grandes parties (figure 1) :



1 - analyse de la croissance de la feuille permettant de trouver un *coefficient de vitesse de croissance k* indépendant de la taille de feuille.

2 - étude de l'action des facteurs du milieu sur k et calcul d'un *coefficient de vitesse de croissance intrinsèque KI* indépendant de la taille de la feuille et de l'action des facteurs du milieu.

3 - étude de l'évolution de KI en relation avec le fonctionnement morphogénétique de la plante et en particulier avec le virage floral et les processus de différenciation florale.

Première partie :

ANALYSE DE LA CROISSANCE DE LA FEUILLE

On analyse la croissance du «cigare» (*), qui est l'expression de la croissance basipète de la *gaine foliaire* (figure 2). La courbe de croissance du cigare est une courbe sigmoïde dont l'analyse mathématique (figure 3) aboutit à une fonction logistique modifiée :

$$\frac{dl}{dt} = k l \frac{L-l}{L+1} \quad (1)$$

où l est la longueur du cigare à l'instant ;
 L la longueur finale du cigare.

Les longueurs L et l sont mesurées à partir d'un point origine situé sur le pseudo-tronc, et dont la hauteur Z est estimée d'après la longueur L_w du limbe par la relation

$$Z = b L_w + a$$

avec, en premier cycle $b = 1,01$ $a = 26$
 en deuxième cycle $b = 1,25$ $a = 54$

pour les cultivars Géant du Honduras et Poyo.

La fonction (1) fournit l'expression de k, *coefficient de vitesse de la croissance* :

$$k(t - t_0) = \text{Log} \frac{L \cdot l}{(L-l)^2} \quad (2)$$

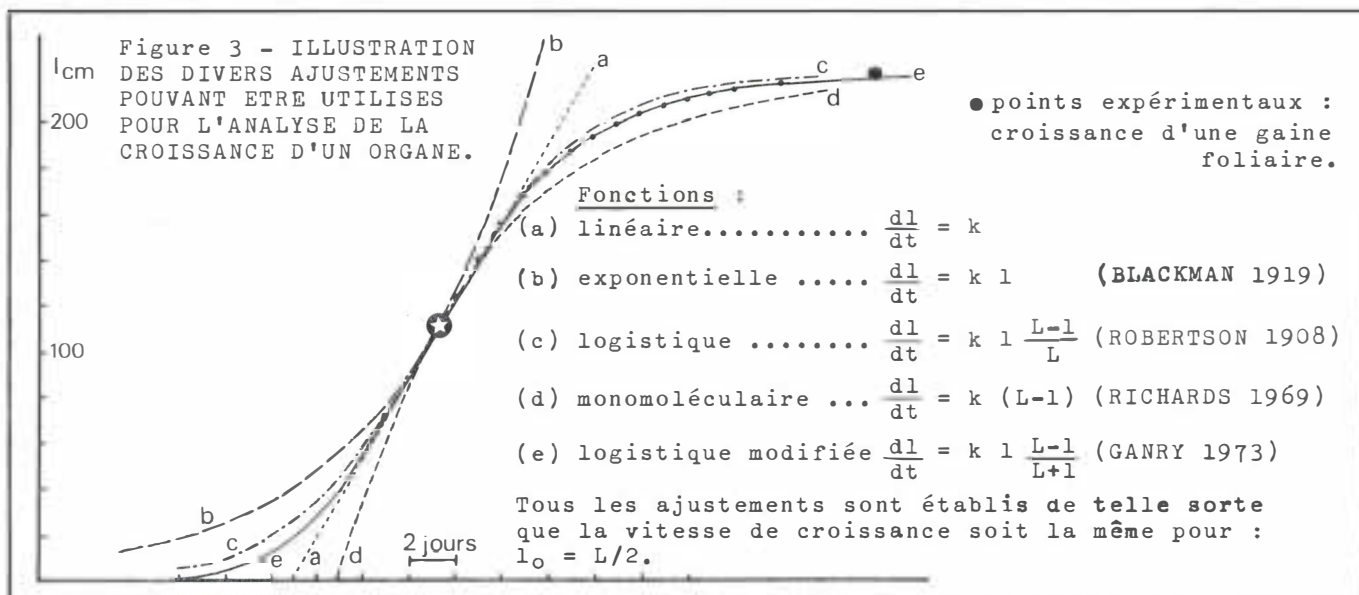
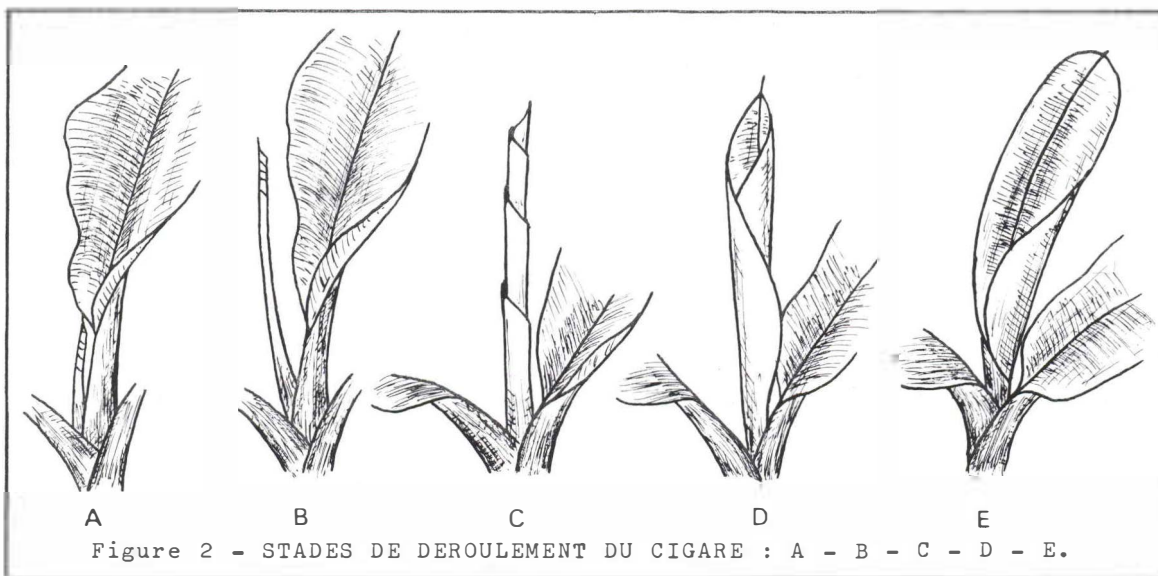
k est indépendant des tailles instantanée et finale de la feuille.

Il varie avec les conditions du milieu et avec le stade de la plante.

Le coefficient k est l'équivalent de la constante de vitesse de réaction chimique «kT», et à ce titre, devrait essentiellement varier avec la température agissant au niveau des zones de croissance.

Telle a été l'hypothèse de travail utilisée dans la deuxième partie.

(*) Cigare : partie aérienne de la feuille formée principalement par le limbe



Deuxième partie :

ETUDE DE L'ACTION DES FACTEURS DU MILIEU SUR k

Méthodes utilisées.

Deux techniques particulières ont été utilisées afin d'analyser finement l'action de la température T au niveau des zones de croissance :

- l'emploi d'auxanomètres à principe purement mécanique et permettant un enregistrement de la croissance du cigare (figure 4)
- l'emploi d'enceintes thermostatées placées autour du pseudo-tronc et permettant d'élargir la gamme naturelle de température (13 - 40°C) (figure 5).

Résultats.

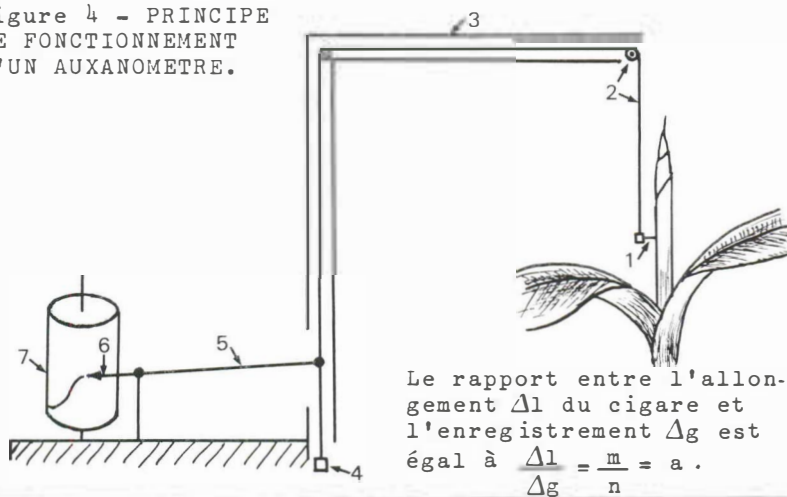
Grâce à l'emploi de ces deux techniques, il a été possible de montrer l'action prépondérante de la température, conformément à l'hypothèse de travail avancée, mais aussi de mettre en évidence une nette action du rayonnement d'origine solaire. On a montré que, sauf conditions limitantes, les autres facteurs du milieu, climatiques ou édaphiques, ont une action négligeable sur k, sous réserve de variations saisonnières.

L'analyse des deux facteurs température et rayonnement a été réalisée en tenant compte du stade de la plante.

Action de la température.

L'action de T sur k en fonction du stade est représentée

Figure 4 - PRINCIPE DE FONCTIONNEMENT D'UN AUXANOMETRE.



Le rapport entre l'allongement Δl du cigare et l'enregistrement Δg est égal à $\frac{\Delta l}{\Delta g} = \frac{m}{n} = a$.

1. aiguille piquée dans le cigare.
2. fil en acier de 0,1 mm de diamètre, avec deux poulies de rappel.
3. armature en PVC recouverte de film d'aluminium afin de réfléchir le rayonnement incident et d'éviter ainsi un échauffement excessif.
4. petit contre-poids.
5. bras de levier de longueur m.
6. bras enregistreur de longueur n.
7. tambour enregistreur.

Figure 5 - SCHEMA DESCRIPTIF D'UNE ENCEINTE THERMOSTATEE.

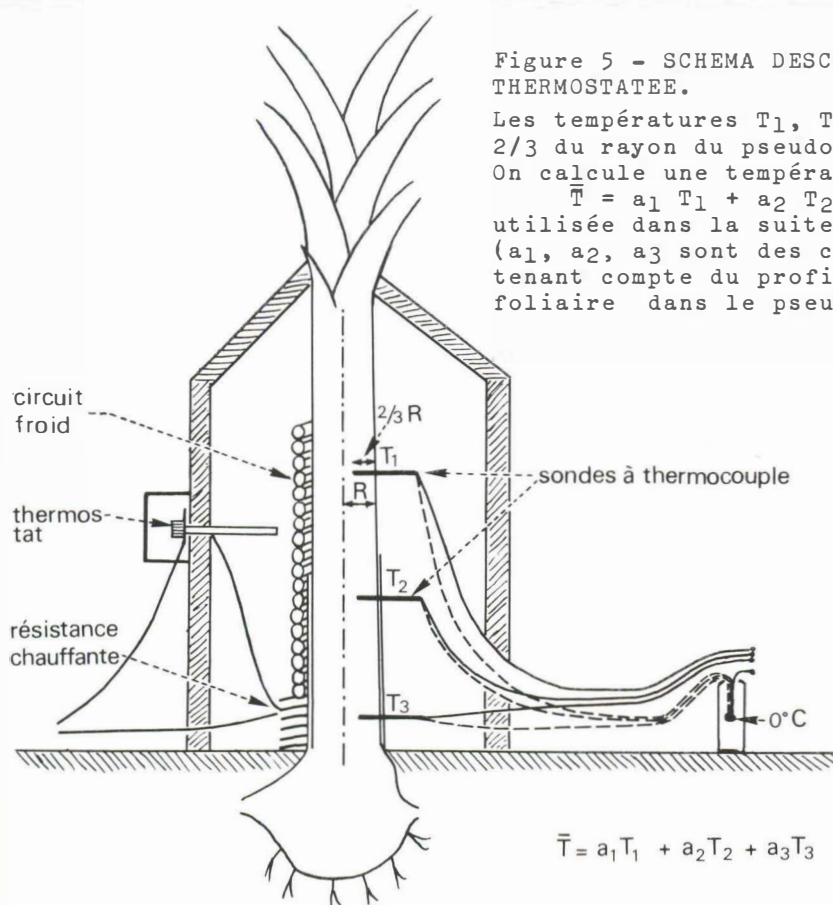
Les températures T_1 , T_2 et T_3 sont mesurées aux $2/3$ du rayon du pseudo-tronc.

On calcule une température pondérée :

$$\bar{T} = a_1 T_1 + a_2 T_2 + a_3 T_3$$

utilisée dans la suite de l'étude.

(a_1 , a_2 , a_3 sont des coefficients pondérateurs tenant compte du profil d'élongation de la gaine foliaire dans le pseudo-tronc.



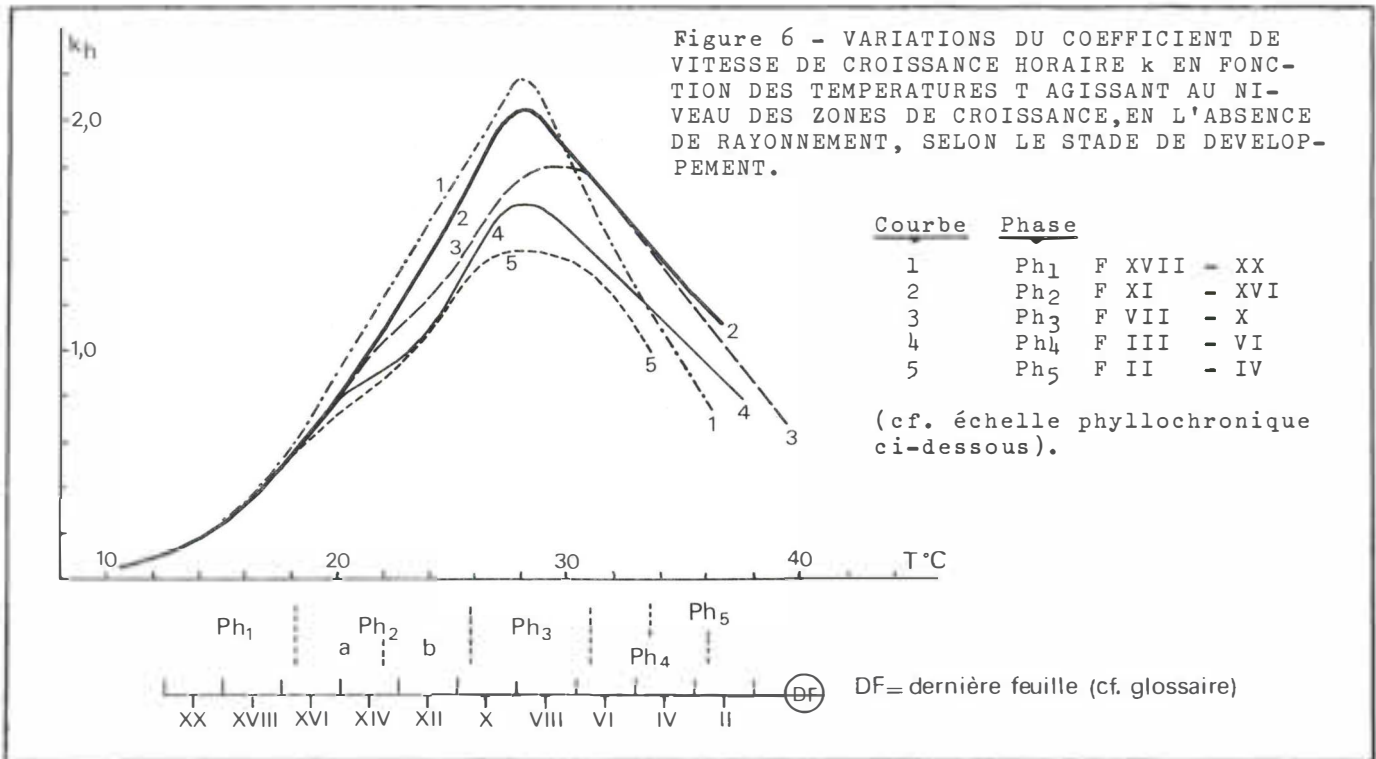
$$\bar{T} = a_1 T_1 + a_2 T_2 + a_3 T_3$$

par la figure 6. Les courbes sont du type classique en cloche avec trois points cardinaux :

- températures minimales de croissance voisines de 9-10°C
- températures optimales de croissance comprises entre 28 et 30°C

températures maximales de croissance (non atteintes car incompatibles avec une morphogénèse normale).

Les courbes sont très voisines, les différences étant surtout dues aux variations de k à l'optimum.



Action du rayonnement (figure 7).

Aux stades jeunes, c'est-à-dire au voisinage de la feuille origine, le rayonnement a globalement une action stimulatrice sur k à l'échelle de la journée.

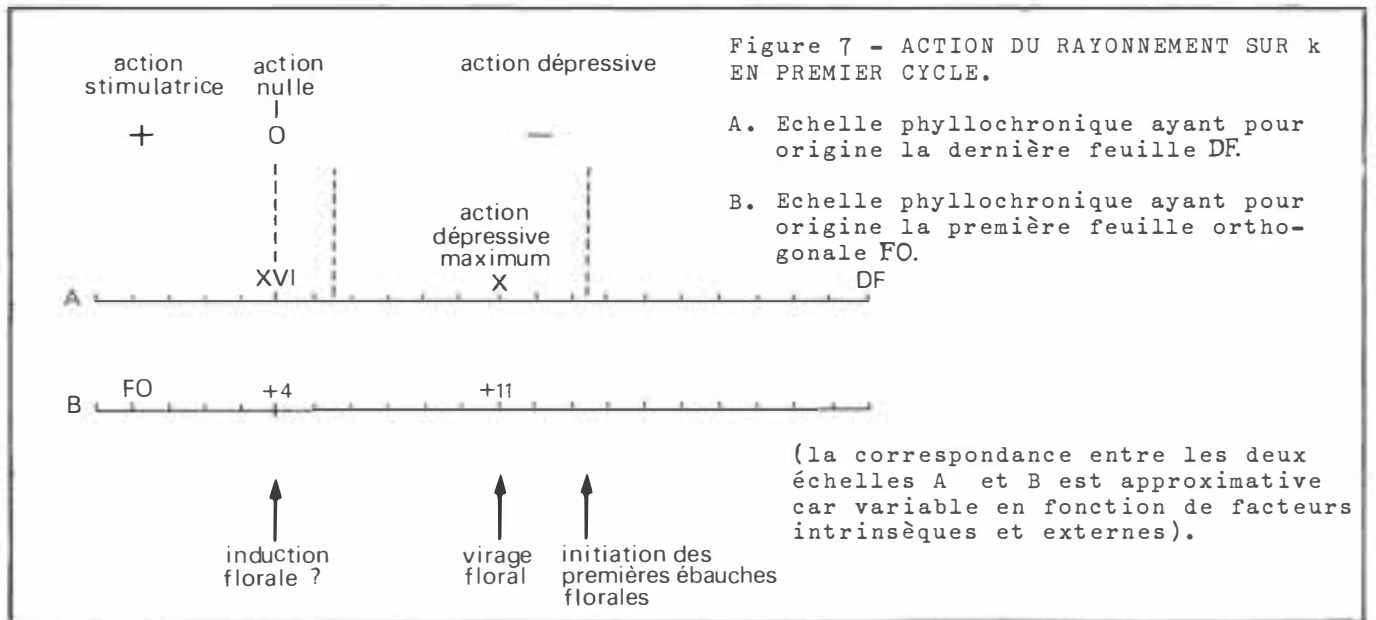
L'action du rayonnement est pratiquement nulle aux environs de F XVI.

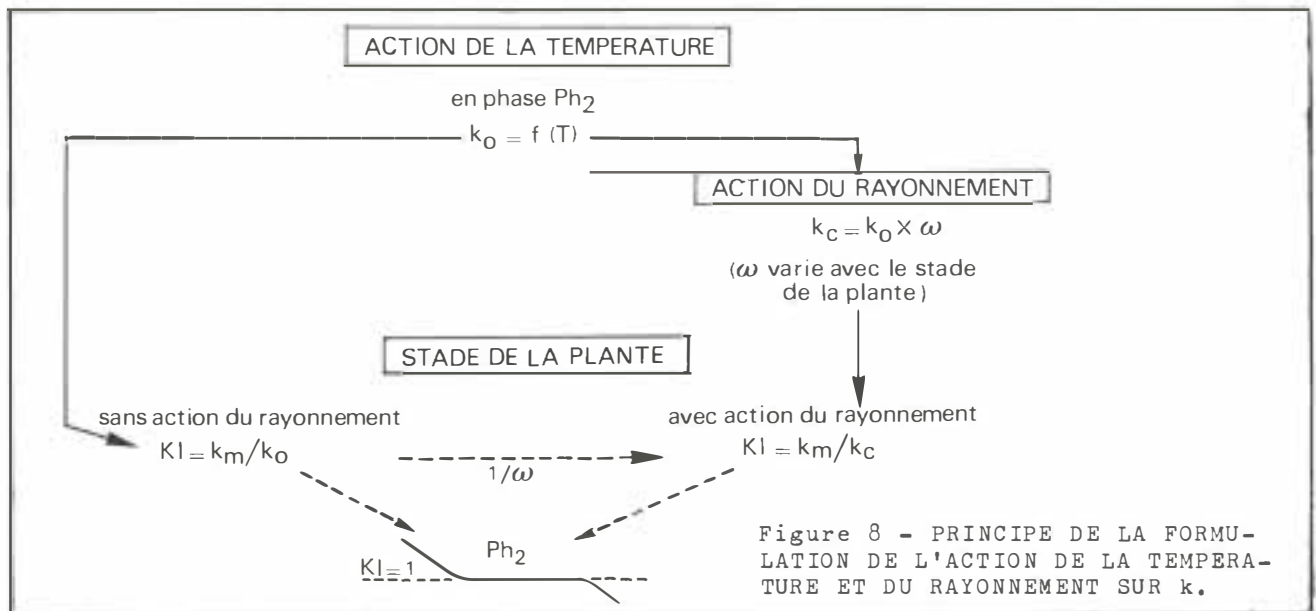
A des stades plus avancés (après F XVI), le rayonnement

a une action dépressive d'autant plus importante que son intensité est forte. L'action dépressive maximum a lieu aux alentours du virage floral (F X).

• Discussion.

Le passage d'une action stimulatrice du rayonnement à une action dépressive, présente un grand intérêt au plan écophysologique.





Deux hypothèses peuvent être avancées quant à l'action du rayonnement d'origine solaire :

- ou bien action indirecte par stress hydrique interposé
- ou bien action directe de la lumière sur des photo-récepteurs biochimiques de type phytochrome.

Il convient, à la lumière des travaux sur d'autres plantes, de considérer ces deux modes d'action comme étant plus complémentaires qu'exclusifs.

Formulation de l'action de la température et du rayonnement.

De cette analyse conjointe de l'action de la température et du rayonnement, il a été possible de dégager une formulation de l'action de ces deux facteurs.

Principe de la formulation.

Le principe de cette formulation, schématisé sur la figure 8, consiste en premier lieu à quantifier l'action de T durant une phase de référence, à savoir la phase Ph 2, comprise entre F XVI et F XI (voir figure 6). Cette phase correspond, à priori, à une période assez stable de la vie de la plante, située entre la sortie d'un état parasite sur le pied parent et l'entrée en phase florale.

On a donc défini un modèle de base d'action de T en phase Ph 2,

$$k_0 = f(T)$$

- en l'absence de rayonnement, le rapport $KI = k_m/k_c$ devrait être égal à 1 en phase Ph 2, et s'écarter de cette valeur de part et d'autre de cette phase.

- en période diurne, on tient compte de l'action du rayonnement en introduisant un *coefficient radiatif* ω permettant d'estimer k_c à partir de k_0

$$k_c = k_0 \times \omega$$

et de calculer $KI = k_m/k_c$, coefficient de vitesse de croissance intrinsèque.

Modèle de base.

● Action de la température.

Le modèle de base d'action de la température T en phase Ph 2 est représenté par l'ajustement de la figure 9.

- une partie ascendante, entre 7 et 28°C, d'expression parabolique :

$$k_0 = 0,00494 (T - 7)^2$$

- une partie descendante entre 28 et 40°C, d'expression linéaire :

$$k_0 = -0,119 T + 5,51$$

A l'optimum $k_0 = 2,18$ pour $T = 28^\circ\text{C}$.

● Action du rayonnement.

L'action du rayonnement est prise en compte par

$$\omega = b \text{ RG} + 1$$

qui varie avec le stade de la plante.

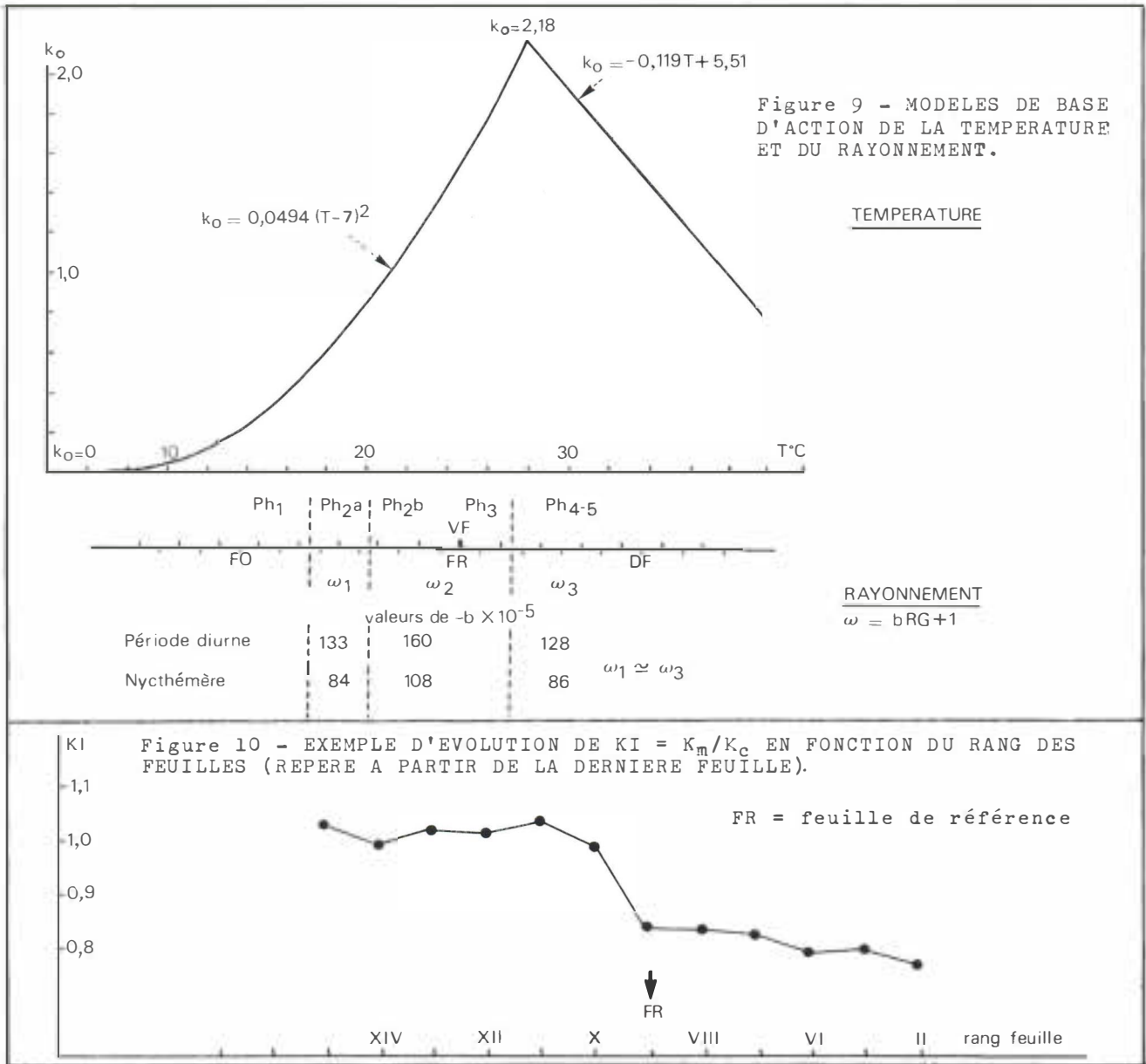
Le tableau de la figure 9 donne les valeurs des coefficients b_1 , b_2 , b_3 , correspondant aux diverses phases de développement de la plante et aux périodes diurnes et nycthémerales.

Application du modèle de base.

Grâce à cette formulation, il apparaît possible d'estimer K_c à partir des températures T mesurées au niveau des zones de croissance, et du rayonnement global d'origine solaire (*).

La mesure simultanée de K, soit K_m , permet de calculer KI qui varie en fonction du stade de la plante comme l'indi-

(*) - K : coefficient journalier de vitesse de croissance.



que la figure 10. On observe l'évolution suivante :

- KI est voisin de 1 avant F X
- KI décroît rapidement vers F X
- KI décroît lentement après F X.

La feuille en cours de dégagement au moment de la chute de KI a été appelée *feuille de référence* et a été par la suite utilisée comme origine de l'échelle phyllochronique.

Estimation de KI à partir de paramètres facilement mesurables.

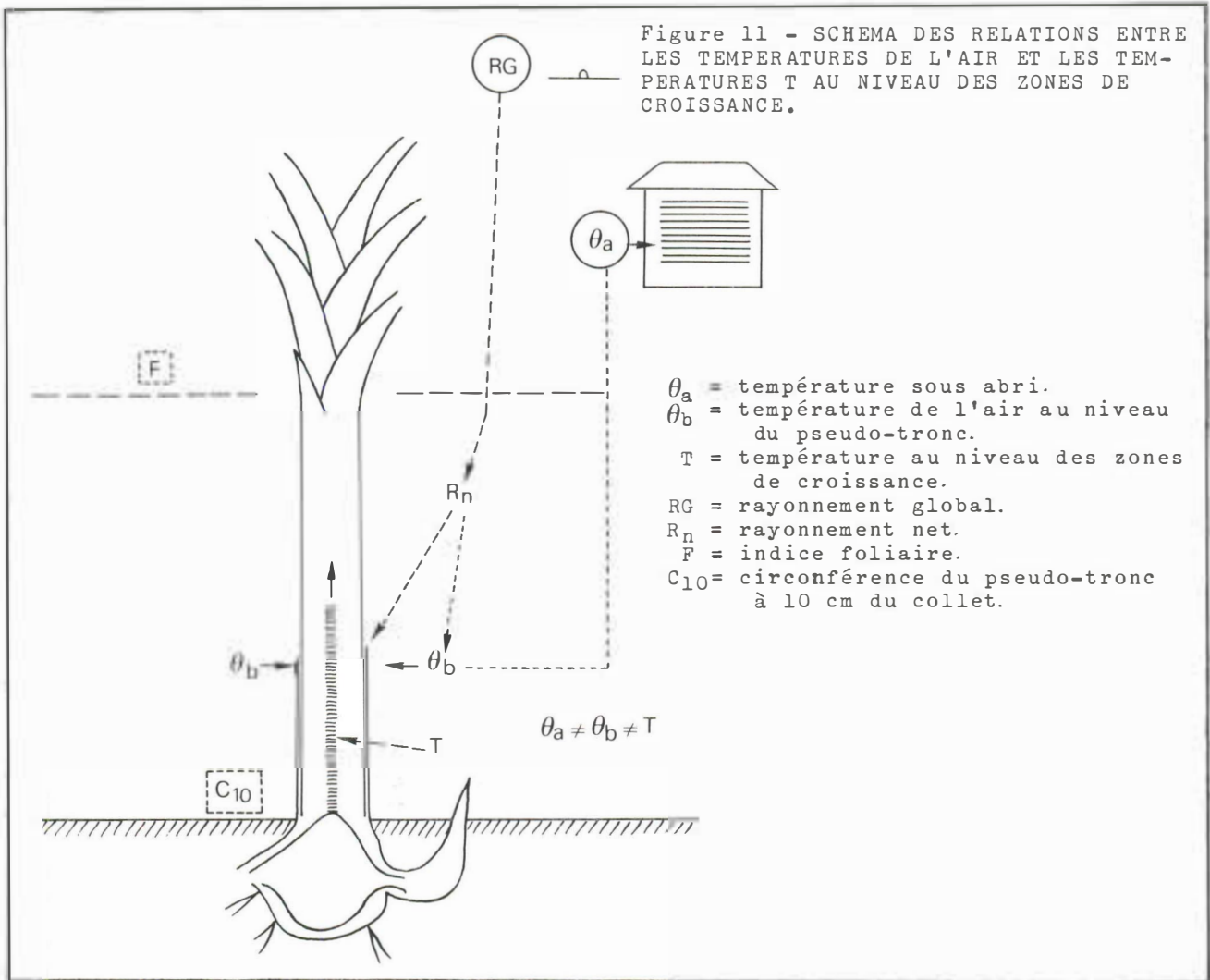
La mesure des températures au niveau des zones de croissance en vue de l'estimation de KI ne peut être envisagée que pour des études très sectorielles. Il convenait

d'envisager une estimation de KI à partir de paramètres facilement mesurables.

Principe de la méthode (figure 11).

Une des caractéristiques principales du bananier réside dans le fait que les zones de croissance se situent à l'intérieur d'un pseudo-tronc, et donc que les températures T agissant au niveau des zones de croissance diffèrent des températures de l'air θ_a , et varient en fonction de la taille de la plante.

Il n'apparaît donc pas possible de relier directement heure par heure, les températures de l'air aux températures agissant au niveau des zones de croissance.



Pour relier ces deux températures on a

- tenu compte de facteurs pondérateurs tels que certains paramètres de structure de la végétation et facteurs climatiques
- introduit la notion de déphasage entre T et θ

Mode d'estimation de K_c .

a) selon le schéma de la figure 12, on estime (*) les températures extrêmes T_M^* et T_m^* au niveau des zones de croissance à partir des températures extrêmes θ_M et θ_m mesurées sous abri en introduisant des facteurs de pondération :

- paramètres de structure de la végétation, C_{10} et F qui ont le poids le plus important
- descripteurs climatiques : rayonnement global journalier RGJ et amplitude thermique journalière $d\theta$.

On obtient ainsi des relations permettant d'estimer T_M et T_m avec une bonne précision.

* - Cette partie a été réalisée en collaboration avec X. PERRIER, Service de Biométrie, IRFA Montpellier.
 • M : maximales - m : minimales.

A titre d'exemple :

$$T_M - \theta_M = \frac{1}{100} (-59,6 F - 13,1 C_{10} + 0,07 C_{10}^2 - 27,3 d\theta + 0,50 RGJ) + 6,7$$

$$T_m - \theta_m = 0,019 C_{10} - 0,5$$

b) T_M et T_m ne suffisant pas pour calculer k_0 , il a été nécessaire de trouver un mode d'estimation des températures horaires T_h , grâce à l'introduction d'un coefficient ρ dont la distribution au cours de la journée est essentiellement fonction du stade de la plante.

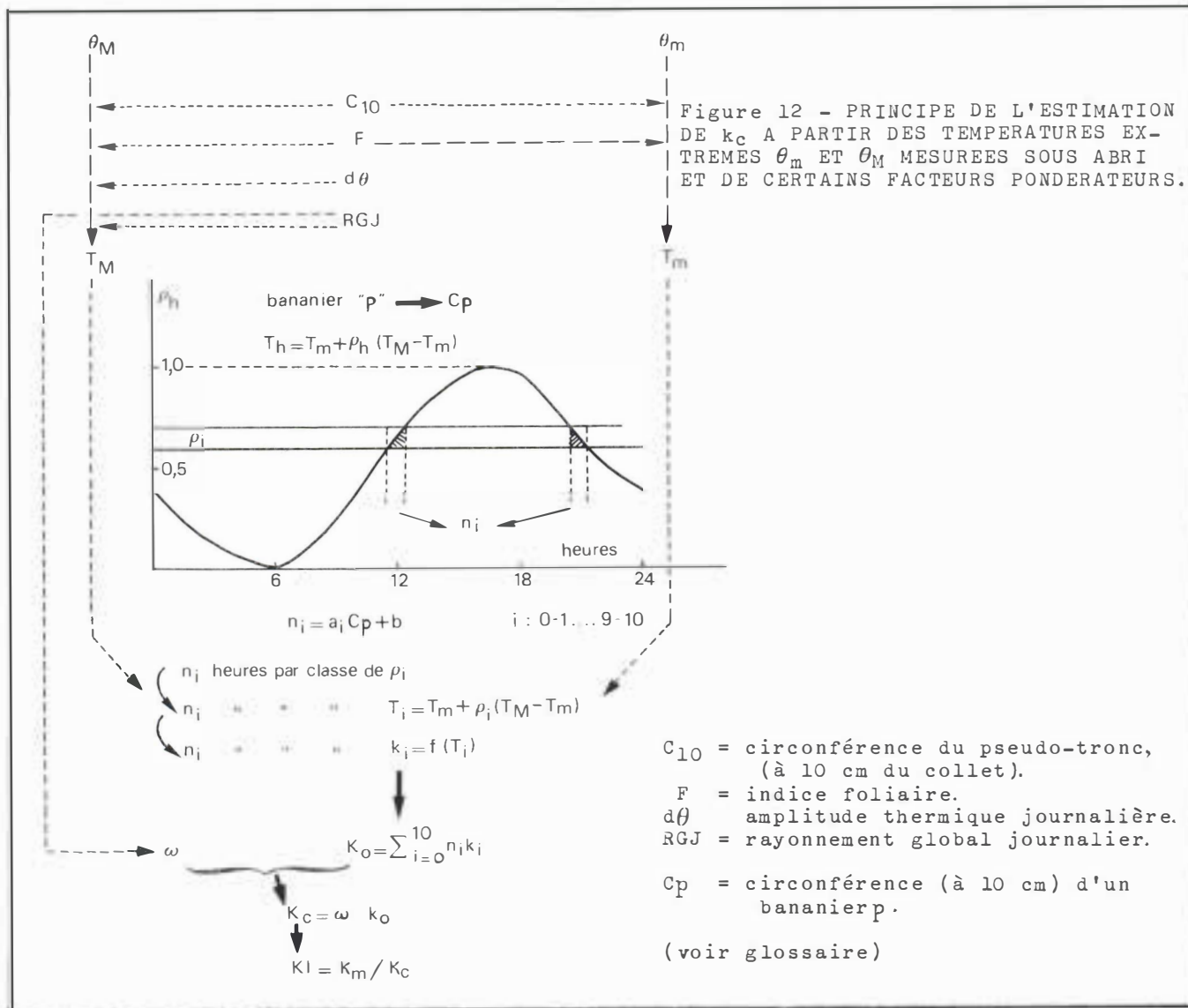
$$\text{soit } \frac{\rho_h = T_h - T_m}{T_M - T_m}$$

Connaissant la distribution de ρ_h au cours de la journée, on peut compter le nombre d'heures par classe de ρ_i , soit n_i avec i variant de 0 à 10.

On en déduit les distributions de T et de k , soit

$$n_i \text{ heures par classe de } T_i = T_m + \rho_i (T_M - T_m)$$

$$n_i \text{ heures par classe de } k_i = f(T_i)$$



On en déduit la valeur journalière de k_0 :

$$K_0 = \sum_{i=0}^{10} n_i k_i$$

On calcule K_c après pondération par le coefficient radiatif ω :

$$K_c = \omega \times K_0$$

Il apparaît ainsi possible d'estimer le temps K_c à partir de variables externes facilement mesurables, et donc de calculer le coefficient de vitesse de croissance intrinsèque $KI = km/kc$ qui permettra d'appréhender les variations de rythme interne de croissance, fonction du stade de développement.

Troisième partie :

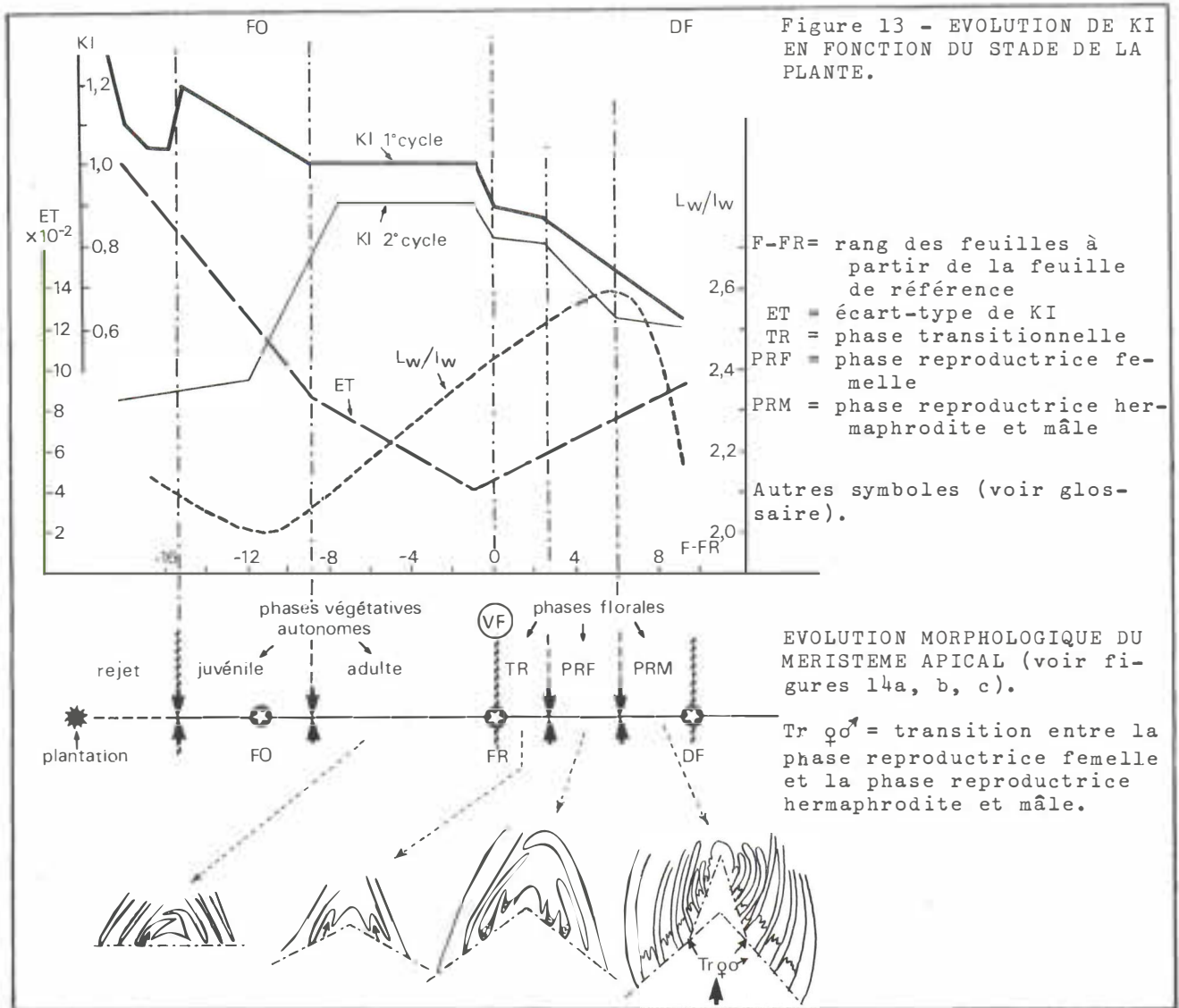
ETUDE DE L'EVOLUTION DE KI EN RELATION AVEC LE FONCTIONNEMENT MORPHOGENETIQUE DE LA PLANTE

Les deux premiers chapitres ont permis de trouver une expression de la vitesse de croissance de la feuille

- indépendante de la taille de la feuille
- indépendante de la température et du rayonnement.

Cette expression est fournie par KI , coefficient de vitesse de croissance intrinsèque.

L'évolution de KI en fonction du stade a permis de mieux appréhender le rythme de développement de la plante surtout en phase florale.



Résultats descriptifs.

L'observation des méristèmes apicaux a permis de rattacher l'évolution de KI à une évolution morphologique du méristème, et en particulier de vérifier que la chute de KI correspondait bien à l'entrée en phase florale, c'est-à-dire au virage floral.

On a pu distinguer un certain nombre de phases en premier cycle (figure 13).

Phases végétatives, situées avant le virage floral :

- Une phase d'installation du rejet, caractérisée par une variation importante de KI, avec forte variabilité entre individus pouvant être imputée au processus de sevrage du rejet.
- Une phase végétative autonome correspondant à des

fluctuations moins importantes de KI, avec deux sous phases :

- . KI > 1, coefficient de variation > 8 % (phase juvénile)
- . KI ≈ 1, coefficient de variation < 8 % (phase adulte).

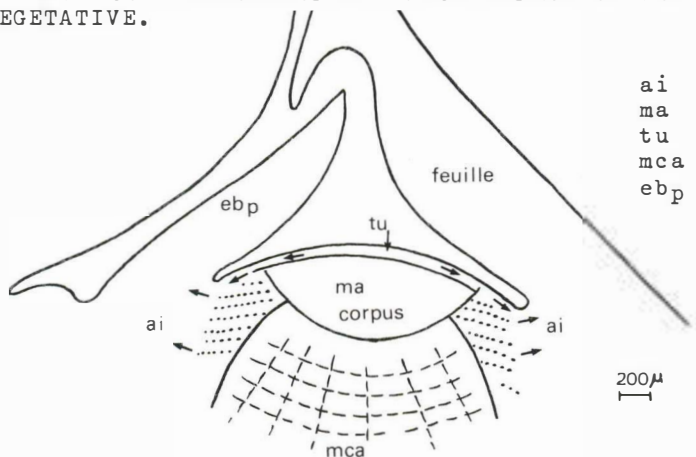
La transition entre ces deux sous phases correspond au passage d'une action stimulatrice à une action dépressive du rayonnement. Elle pourrait correspondre à l'induction florale (figure 7).

Durant cette phase, l'apex a l'aspect typique d'un méristème en phase végétative (figure 14 a). L'activité plastochronique est caractérisée par l'initiation d'une seule ébauche foliaire à la fois.

Phase florale ou générative, initialisée par le virage floral.

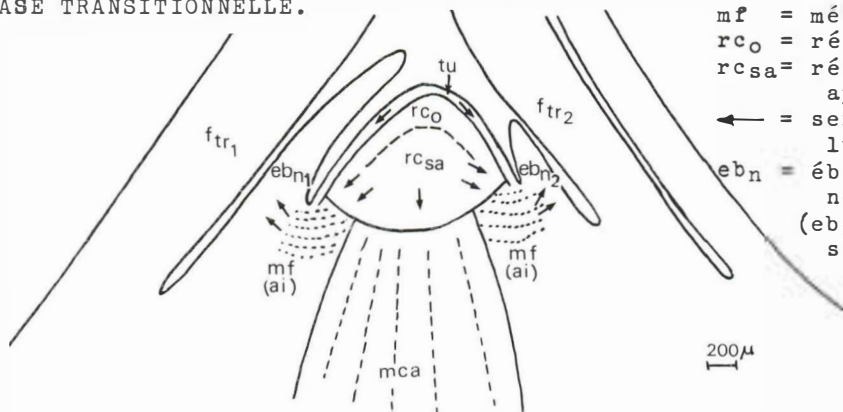
L'observation des méristèmes a permis de mieux préciser

Figure 14a - SCHEMA D'ORGANISATION DU MERISTEME APICAL EN PHASE VEGETATIVE.



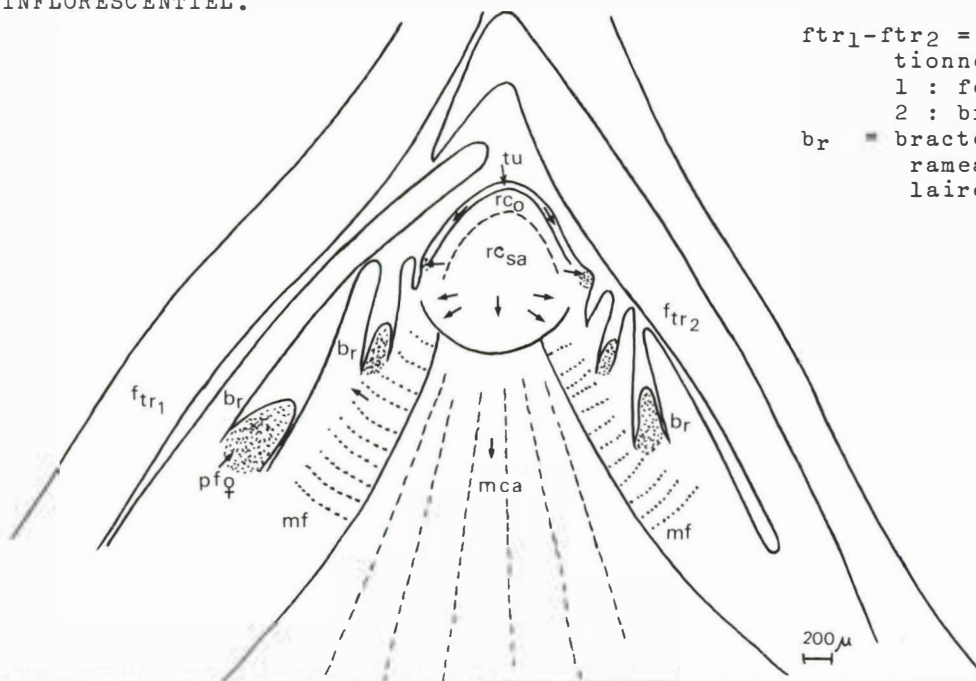
ai = anneau initial.
 ma = méristème d'attente.
 tu = tunica.
 mca = méristème central axial.
 ebp = ébauche foliaire, formée plastochroniquement.

Figure 14b - SCHEMA D'ORGANISATION DU MERISTEME APICAL EN PHASE TRANSITIONNELLE.



mf = méristème de flanc.
 rcO = région corticale axiale.
 rcsa = région centrale sous-apicale.
 ← = sens des divisions cellulaires.
 ebn = ébauche bractéale formée non plastochroniquement, (ebn1 et ebn2 : initiées simultanément).

Figure 14c - SCHEMA D'ORGANISATION DU MERISTEME INFLORESCENTIEL.



ftr1-ftr2 = feuilles transitionnelles :
 1 : feuille bractéale.
 2 : bractée stérile.
 br = bractée fertile (avec un rameau florifère axillaire.)

cette phase florale et de distinguer trois phases principales (figure 13).

- Une phase transitionnelle TR comprise entre le virage floral et l'apparition des premières ébauches femelles.

Cette phase est caractérisée par une stagnation de KI - L'aspect du méristème est schématisé sur la figure 14 b.

L'activité plastochronique persiste et correspond à la formation de deux feuilles transitionnelles déformées qui deviendront la *feuille bractéale* et la *première bractée stérile* (sans rameau florifère axillaire).

- Une phase reproductrice femelle, PRF, correspondant à l'initiation des ébauches florales femelles (figure 14 c).

- Une phase reproductrice mâle, PRM, correspondant à l'initiation des ébauches florales hermaphrodites et mâles.

La transition entre PRF et PRM est marquée par la montée de l'axe floral, accompagnée d'un changement d'angle du méristème (voir Tr ♀ ♂ - figure 13), et par une valeur maximum du rapport foliaire de la feuille en cours de dégagement.

En deuxième cycle, l'évolution de KI est sensiblement différente de celle observée en premier cycle (figure 13).

- KI a des valeurs beaucoup plus faibles avant la feuille origine, en raison de la dominance parentale

- KI est inférieur à 1 en phase végétative adulte.

On note le même type d'évolution au moment du virage floral et en phase florale.

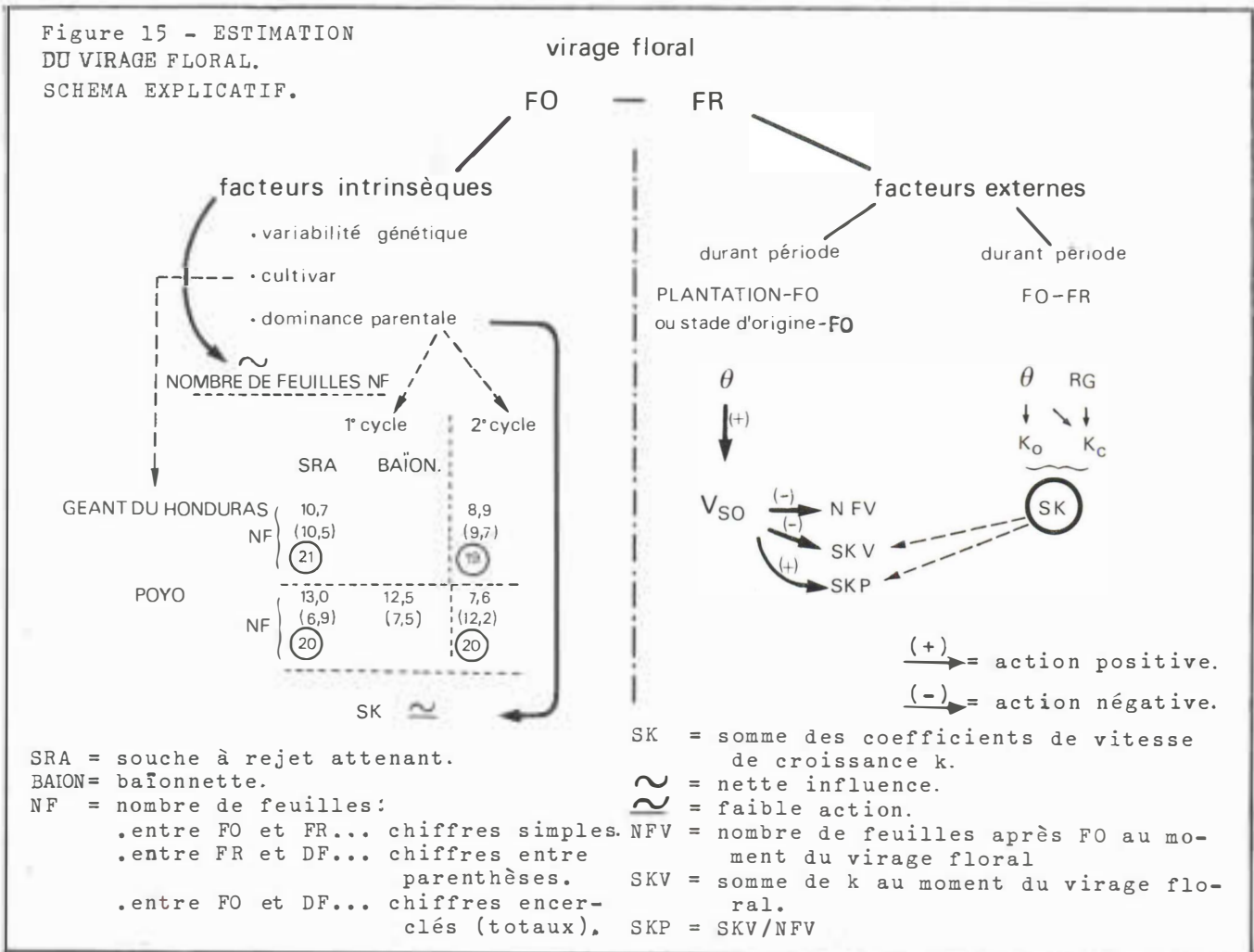
Etude fonctionnelle du développement.

Après ces résultats descriptifs, on a tenté de voir comment les diverses phases décrites interféraient entre elles, en relation, en amont, avec les facteurs du milieu, et, en aval, avec le potentiel productif de la plante. Les deux points importants concernent :

- l'estimation du virage floral
- la cinétique de formation des ébauches florales.

Estimation du virage floral (figure 15).

L'intervalle «feuille origine - feuille de référence» (FO -



FR) a été caractérisé par un temps Δt , un nombre de feuilles NF et une somme de coefficients k, SK, les deux derniers éléments étant de bien meilleurs descripteurs que le premier.

L'intervalle FO - FR dépend essentiellement de deux types de facteurs comme indiqué sur le schéma de la figure 15.

● *Facteurs intrinsèques à la plante*

- différences entre cultivars
- variabilité génétique au sein d'un même cultivar
- dominance parentale illustrée par les différences observées entre premier et deuxième cycle en ce qui concerne le nombre de feuilles. Ce facteur intrinsèque n'a par contre pratiquement aucun effet sur SK.

● *Facteurs externes qui interviennent à deux niveaux*

a) avant la feuille origine.

On a observé une nette relation négative entre la vitesse de croissance en surface des feuilles (*) (V_{SQ}) et les descripteurs NF et SK et une relation positive entre V_{SQ} et $SKP = SK/NF$.

Tout se passe comme si V_{SQ} conditionnait l'intervalle FO - FR et programmait ainsi le moment du virage floral.

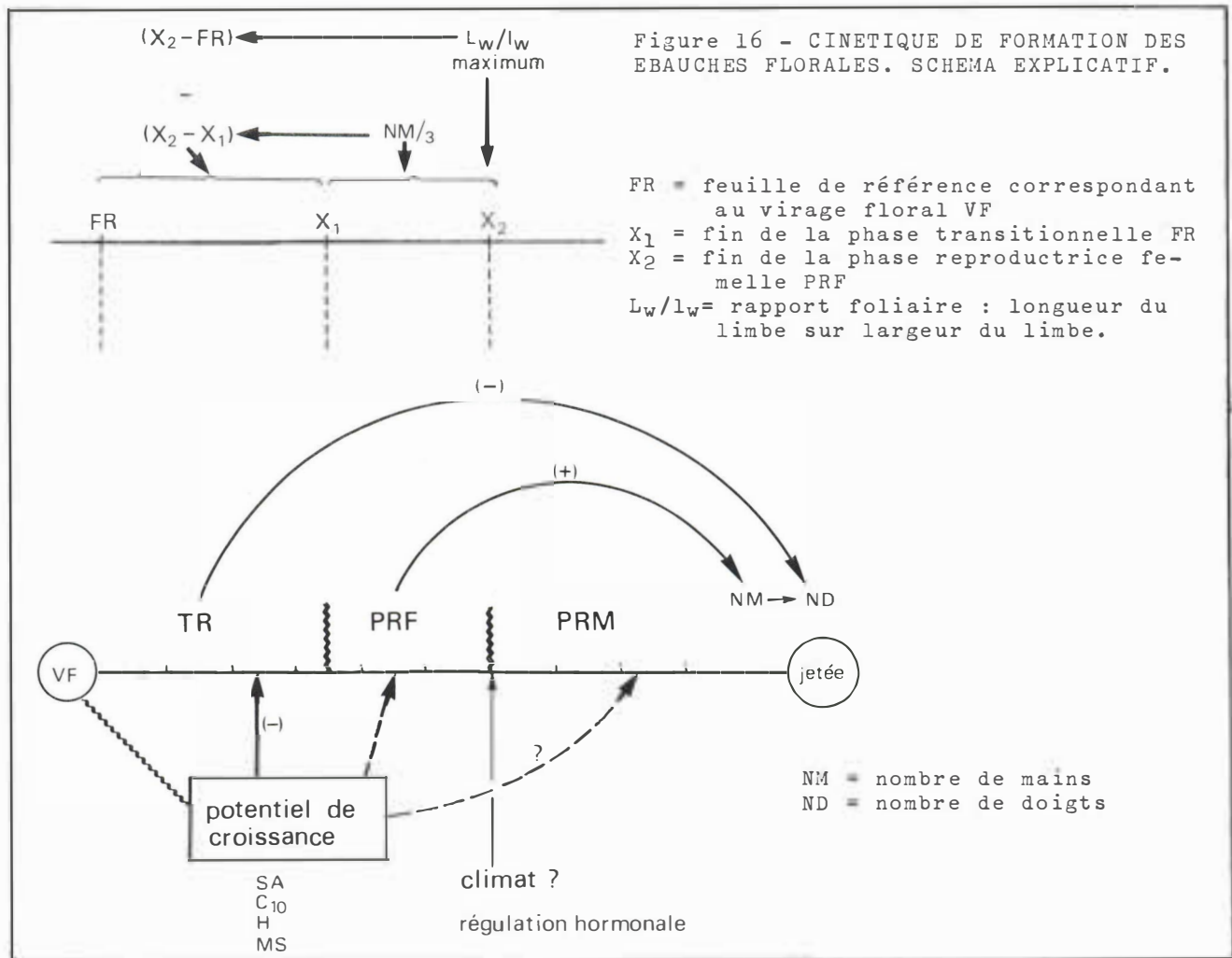
Dans les conditions de l'étude, on observe une nette relation entre V_{SQ} et les températures durant la même période.

b) les facteurs externes influent directement sur la durée FO - FR. Il s'agit essentiellement de la température et du rayonnement global qui agissent directement sur k.

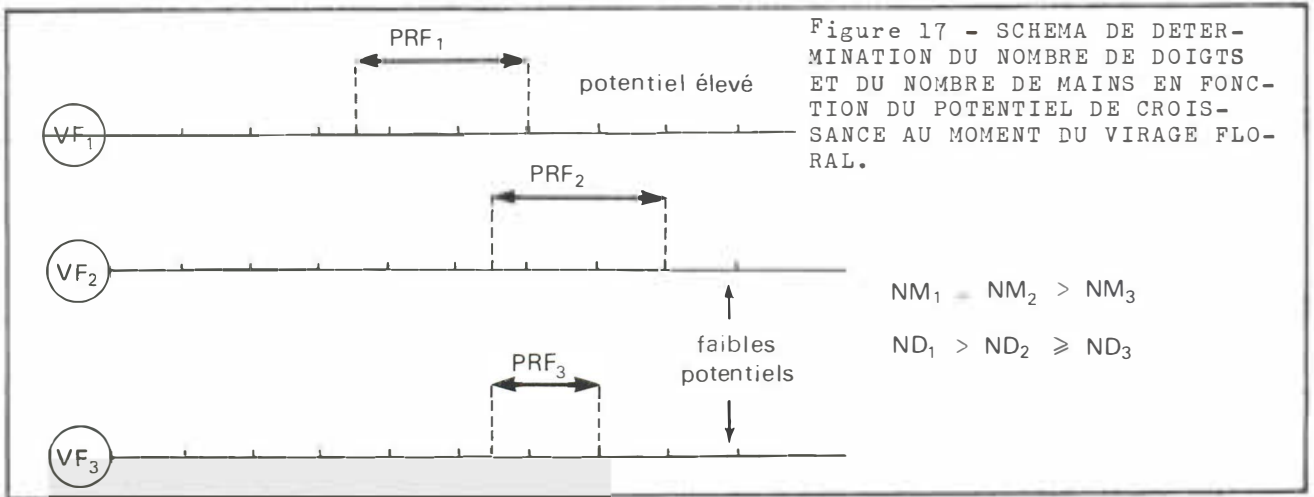
Cinétique de formation des ébauches florales (figure 16).

Les observations ont permis de mettre en évidence l'importance de la phase transitionnelle qui dépend du potentiel de croissance de la plante au moment du virage floral, le potentiel de croissance étant défini par un certain nombre de grandeurs telles que la surface foliaire, la circonférence et la hauteur du pseudo-tronc.

On montre qu'une diminution du potentiel de croissance se traduit par un retard dans l'apparition des ébauches florales, le méristème évoluant beaucoup plus lentement, et donc par un allongement de la phase transitionnelle. La



* - avant la feuille origine.



longueur de la phase transitionnelle TR a pû être estimée en se basant sur deux renseignements fournis par l'observation des méristèmes :

- le rapport foliaire maximum (Lw/lw max) correspond à la fin de la phase reproductrice femelle PRF.
- le nombre de rameaux florifères femelles formé par phyllochrone est relativement constant (≈ 3), ce qui permet d'estimer la longueur de la phase reproductrice femelle PRF.

On montre ainsi qu'il existe une bonne relation (négative) entre la longueur de la phase transitionnelle et le nombre de doigts formés.

En résumé, le potentiel de croissance de la plante au moment du virage floral influe sur la longueur de la phase transitionnelle, qui, elle même, conditionne la capacité morphogène du méristème et donc le nombre de doigts. Ce résultat est confirmé par la bonne relation obtenue directement entre le potentiel de croissance au moment du virage floral et le nombre de doigts.

On montre que pour un même potentiel de croissance, le nombre de doigts formés est plus important pour le cultivar Géant du Honduras que pour le cultivar Poyo, ce qui est en

accord avec l'idée selon laquelle la productivité des cultivars de petite taille est supérieure à celle des grands cultivars.

Le nombre de rameaux florifères femelles (mains) apparaît lié à la longueur de la phase reproductrice femelle PRF, c'est-à-dire :

- à la longueur de la phase transitionnelle
- et au moment de la montée de l'axe floral.

On a pu esquisser un schéma de détermination du nombre de doigts et du nombre de mains (figure 17).

On distingue schématiquement trois cas :

- 1^{er} cas - fort potentiel de croissance avec une montée de l'axe floral à $VF + 6$:
 nombre de mains = NM_1 ($NM_1 = 2,5 \times 3 = 7 - 8$)
 nombre de doigts = ND_1
- 2^e cas - faible potentiel de croissance avec retard de montée de l'axe floral ($VF + 8$), compensant le retard d'apparition des premières ébauches florales :
 $NM_2 = NM_1$ car $PRF_2 = PRF_1$
 $ND_2 < ND_1$ en raison du potentiel de croissance plus faible.

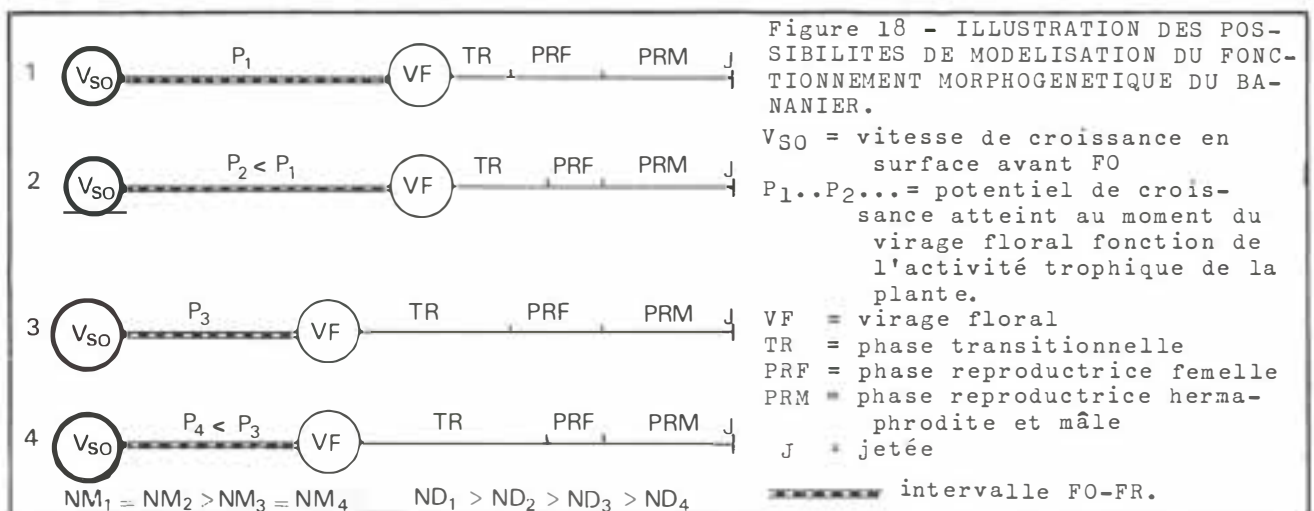


Figure 18 - ILLUSTRATION DES POSSIBILITES DE MODELISATION DU FONCTIONNEMENT MORPHOGENETIQUE DU BANANIER.

V_{SO} = vitesse de croissance en surface avant FO
 $P_1..P_2...$ = potentiel de croissance atteint au moment du virage floral fonction de l'activité trophique de la plante.
 VF = virage floral
 TR = phase transitionnelle
 PRF = phase reproductrice femelle
 PRM = phase reproductrice hermaphrodite et mâle
 J = jetée
 ----- intervalle FO-FR.

3^e cas - faible potentiel de croissance avec retard de montée de l'axe floral (VF + 7) ne compensant pas le retard d'apparition des premières ébauches florales
 $NM_3 < NM_1$ car $PRF_3 < PRF_1$ ($NM_3 = 4 - 5$)
 $ND_3 < ND_1$ en raison du potentiel de croissance plus faible.

Perspectives de modélisation.

De l'ensemble de ces observations, on peut essayer de jeter les bases d'une modélisation du fonctionnement de la plante :

L'élément de départ est la vitesse de croissance en surface V_{SO} , avant la feuille origine.

Cette vitesse V_{SO} conditionne l'intervalle FO - FR exprimé par le nombre de feuilles et SK, la durée Δt de cet intervalle s'en déduisant en fonction des conditions de température et de rayonnement entre FO et FR.

Le potentiel de croissance de la plante au moment du virage floral dépend à la fois :

- de la longueur de l'intervalle FO - FR
- de l'activité trophique de la plante durant cet intervalle.

Le potentiel de croissance au moment de VF agit sur la longueur de la phase transitionnelle et donc sur la capacité morphogène du méristème.

On peut, à titre d'illustration, considérer très schématiquement quatre cas théoriques correspondant à un même nombre de feuilles entre FO et DF (dernière feuille) et à des longueurs égales de PRM (phase reproductrice mâle) (figure 18).

Les deux premiers cas concernent des V_{SO} faibles.

Les deux cas suivants concernent des V_{SO} élevées.

En conséquence : (FO-FR)₁ = (FO-FR)₂ (FO-FR)₃ = (FO-FR)₄

Pour une même longueur FO - FR, l'activité trophique réduite (cas 2 et 4) se traduit par un allongement de la phase transitionnelle, entraînant une réduction du nombre de doigts et du nombre de mains (en raison de la contrainte PRM = constante).

On entrevoit ainsi, la possibilité d'estimer le nombre de mains et le nombre de doigts si l'on connaît V_{SO} puis la longueur de l'intervalle FO-FR et l'activité trophique durant cet intervalle.

CONCLUSION

L'analyse de la vitesse de croissance des feuilles du bananier en fonction de la température et du rayonnement global, montre qu'il est possible d'appréhender le rythme de développement d'une plante à partir de l'étude de la cinétique de sa croissance en relation avec les facteurs du milieu.

L'étude de la cinétique de croissance de la gaine foliaire a permis de définir un *coefficient de vitesse de croissance k*

indépendant de la taille de l'organe, mais variant avec le stade de la plante.

Le coefficient k est essentiellement sous le contrôle de la température au niveau des zones de croissance et du rayonnement.

La formulation des lois d'action de la température et du rayonnement permet de calculer un *coefficient de vitesse de croissance intrinsèque qui ne varie pratiquement plus qu'en fonction du stade de la plante.*

L'étude de l'évolution de KI en fonction du stade de la plante, couplée à l'observation directe des méristèmes a permis de préciser un certain nombre de processus morphogénétiques surtout en phase florale, et en particulier

- de permettre une meilleure estimation du virage floral
- de mieux connaître la cinétique de formation des ébauches florales.

Les résultats obtenus permettent de jeter les bases d'un *modèle de fonctionnement morphogénétique* de la plante, qui pourra être couplé à un *sous modèle trophique*, l'articulation s'effectuant au niveau de l'activité phyllochronique qui rythme la vie de la plante.

On peut ainsi accéder à la définition d'une échelle morphogénétique, qui présente un grand intérêt tant du point de vue physiologique qu'agronomique. Dans le premier cas elle devrait permettre d'analyser le fonctionnement de la plante en s'en référant, non plus seulement à une échelle de temps, mais à une échelle de développement qui serait une donnée fixe pour un génotype, indépendante du milieu.

Sur un plan plus agronomique, il apparaît possible, à condition de travailler sur des populations homogènes, de moduler les «actes techniques» en tenant compte du stade de développement de la plante et non pas strictement de son âge, ce qui rend les résultats transposables.

En outre, un certain nombre de processus de base ont pu être abordés en ce qui concerne les réactions de la plante aux facteurs du milieu et le développement en phase florale.

Une poursuite des recherches en ce sens devrait permettre d'accéder à des résultats intéressants sur les plans physiologiques et agronomiques, en particulier :

- les variations de photosensibilité des feuilles pourraient permettre de mieux cerner le déterminisme de la floraison. Il conviendrait de poursuivre ces études en introduisant une analyse des processus biochimiques au niveau de la feuille (synthèse de composés phénoliques).
- la pratique des défoliations aux stades jeunes pourrait permettre un retard du virage floral se traduisant par une augmentation du potentiel productif de la plante.

GLOSSAIRE

- *baionnette* rejet d'environ 60 cm de hauteur, isolé du pied parent, et utilisé comme matériel de plantation
- *collet* base du pseudo-tronc du bananier correspondant à la base des gaines externes et à l'insertion des premières racines.

- <i>cycle</i> (ou génération)	<i>1^{er} cycle</i> : durée de la vie de la plante entre la plantation d'un rejet (attendant ou isolé) et la récolte de son régime. <i>2^e cycle</i> : durée de la vie de la plante entre l'apparition d'un rejet attendant à une plante de premier cycle et la récolte de son régime.
- <i>dernière feuille</i> (DF)	feuille précédant la feuille bractéale, elle-même précédant une bractée stérile située sur la hampe. Cette bractée stérile se distingue des bractées suivantes par le fait qu'elle flétrit sur la hampe et ne tombe qu'après la sortie complète du régime, alors que les bractées suivantes tombent, avant flétrissement au fur et à mesure de l'apparition des mains
- <i>doigts</i>	nom donné aux unités fructifères composant un régime.
- <i>feuille orthogonale</i>	feuille dont la base du demi-limbe enveloppé fait un angle presque droit avec la nervure centrale. En pratique on prolonge fictivement le bord du limbe jusqu'à la nervure. A un centimètre au-dessus du point d'intersection on mesure la distance perpendiculairement à la nervure, entre la nervure et le bord du limbe. La feuille est dite orthogonale, si cette distance est supérieure ou égale à 3 cm (DUMAS, 1955).
- <i>feuille origine</i>	elle est définie ou bien par la première feuille orthogonale, ou bien par la valeur minimum du rapport L_w/l_w (DUMAS, 1955).
- <i>feuille de référence</i>	feuille dont le dégagement correspond au moment du virage floral.
- <i>feuille bractéale</i>	feuille à limbe déformé précédant le dégagement de l'inflorescence.
- <i>indice foliaire</i> (F)	rapport entre la surface des feuilles et la surface du sol occupée par une plante.
- <i>initiation florale</i>	phase de la période florale correspondant à l'initiation des primordiums floraux.
- <i>induction florale</i>	changement dans le métabolisme de la plante caractérisé par l'acquisition de l'aptitude à fleurir (virage floral) en présence de conditions favorables. Aucune transformation morphologique de l'apex ne traduit l'accomplissement de ce phénomène.
- <i>mains</i>	nom donné aux rameaux fructifères, composés de plusieurs doigts et formant le régime.
- <i>phase juvénile</i>	phase précédant l'induction florale. La plante est insensible à l'action des facteurs externes provoquant la floraison.
- <i>phase générative</i>	phase postérieure au virage floral.
- <i>phase végétative adulte</i>	phase située entre le début de l'induction florale et le virage floral.
- <i>phyllochrone</i> (ou plastochrone apparent)	période séparant le dégagement hors du pseudo-tronc de deux feuilles successives.
- <i>plastochrone</i>	temps séparant l'initiation de deux primordiums foliaires successifs.
- <i>potentiel de croissance</i>	concept reflétant la quantité de matière végétale élaborée par la plante à un instant donné et exprimé par des descripteurs de la croissance.
- <i>programme phyllochronique</i>	programme d'apparition des feuilles.
- <i>pseudo-tronc</i> (ou faux-tronc)	partie de la plante constituée par l'imbrication des gaines foliaires
- <i>souche à rejet attendant</i>	ensemble constitué par la partie basale d'un pseudo-tronc et par un rejet d'environ 30 cm de hauteur relié à la partie précédente.
- <i>virage floral</i> (ou mise à fleur)	début de l'évolution d'un méristème de type gemmulaire passant à l'état préfloral ou floral. Entrée en phase florale ou phase <i>générative</i> . Synonyme de «transition entre phase végétative et phase florale».

LISTE DES ABREVIATIONS LES PLUS COURANTES

DF	dernière feuille	k_h	coefficient horaire de vitesse de croissance
ET	écart type	k_o	valeur de k_T dans le modèle de base (phase de référence Ph 2)
C10	circonférence du pseudo-tronc prise à 10 cm au-dessus du collet	k_c	coefficient horaire de vitesse de croissance calculé
FO	feuille origine	k_m	coefficient horaire de vitesse de croissance mesuré
FR	feuille de référence	k_T	coefficient horaire de vitesse de croissance calculé à partir de la température seule
F	indice foliaire	K	coefficient journalier de vitesse de croissance
H	hauteur du pseudo-tronc mesurée entre le collet et l'intersection des pétioles des feuilles II et III	l	longueur du cigare, mesurée à partir d'une référence située sur le pétiole de rang V
k	coefficient instantané de vitesse de croissance	L_w	longueur du limbe
		l_w	largeur du limbe

ND nombre de doigts
 RG rayonnement global
 RGJ rayonnement global journalier
 SA surface active des feuilles (surface totale - surface fanée)
 T température au niveau des zones de croissance en degrés C

T_m et T_M températures minimale et maximale au niveau des zones de croissance (en degré C)
 hauteur du point origine de mesure de l (cm)
 vitesse absolue de croissance
 V_{SO} vitesse de croissance en surface avant FO
 ρ coefficient de température (ρh = moyenne horaire)
 ω coefficient correctif de ko fonction du rayonnement global (coefficient radiatif).

EXTRAITS DE LA BIBLIOGRAPHIE

- BARKER (W.G.) et STEWARD (F.G.). 1962.
 Growth and development of the banana plant (Parts 1 and 2).
Ann. Bot. N.S., 26 (102) 389-410.
- BARKER (W.G.). 1969.
 Growth and development of the banana plant (Part 3)
 Gross leaf emergence.
Ann. Bot., 33 (131) 523-533.
- CHAMPION (J.). 1963.
 Le bananier.
Ed. Maisonneuve et Larose, Paris.
- CROOKSTON (R.K.) et HICKS (D.R.). 1978.
 Early defoliation affects Corn grain yields.
Crop. Sci., 18 (3) 485-489.
- DURAND (R.). 1967.
 Action de la température et du rayonnement sur la croissance.
Ann. Physiol. Vég., 9 (1) 5-27.
- DUMAS (J.). 1955.
 Contribution à l'étude du développement du bananier nain.
 (les étapes du développement).
Fruits, 10 (8) 301-326.
- DUMAS (J.). 1958.
 Détermination d'une feuille origine pour l'étude des bananiers cultivés.
Fruits, 13 (5) 211-224.
- FAHN (A.), STOLER (S.) et FIRST (T.). 1963.
 Vegetative shoot apex in banana and zonal changes as it becomes reproductive.
Bot. Gaz., 124 (4) 246-250.
- FRANQUIN (P.). 1974.
 Développement de la structure fondamentale ou développement morphogénétique de la plante.
Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 23, 23-30.
- FRANQUIN (P.). 1974.
 Un modèle théorique du développement de la structure de la plante.
Physiol. Vég., 12 (3) 459-465.
- GANRY (J.). 1973.
 Etude du développement du système foliaire du bananier en fonction de la température.
Fruits, 28, 7-8, 499-516.
- GANRY (J.). 1976.
 Recherche d'une relation entre température mesurée sous abri et température agissant au niveau des zones de croissance du bananier
 Application au calcul d'une vitesse de développement.
Fruits, 31 (10), 587-598.
- GANRY (J.). 1977.
 Détermination «in situ» du stade de transition entre la phase végétative et la phase florale chez le bananier utilisant le coefficient de vitesse de croissance des feuilles. Essai d'interprétation de quelques processus de développement durant la période florale.
Fruits, 32 (6) 373-386.
- GANRY (J.). 1978.
 Calcul des «sommes de vitesse de développement» et des températures moyennes journalières à partir du minimum et du maximum journaliers de température sous climat tropical et équatorial.
Fruits, 33 (4), 221-236.
- GESLIN (H.). 1944.
 Etude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat.
Thèse Fac. Sci., Paris, 116 p.
- HSIAO (T.C.), FERERES (E.), ACEVEDO (E.) et HENDERSON (D.W.). 1976.
 Water stress and dynamics of growth and yield of Crop plants.
 in : «Water and plant life» - Problems and modern approaches : 281-305. Ecological Studies 19.
Springer Verlag Berlin-Heidelberg - New-York.
- KUHNE (F.A.), KRUGER (J.J.) et GREEN (C.C.). 1973.
 Phenological studies of the banana plant.
The Citrus and subtropical Fruit journal, Johannesburg, n° 472, p. 12-16.
- LASSOUDIÈRE (A.). 1977.
 Croissance et développement du bananier 'Poyo' en Côte d'Ivoire.
Thèse Université de Côte d'Ivoire, Abidjan, 112 p.
- LECHARNY (A.) et JACQUES (R.). 1974.
 Phytochrome et croissance des tiges ; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de perception.
Physiol. Vég., 12, 721-738.
- LIORET (C.). 1974.
 L'analyse des courbes de croissance.
Physiol. Vég., 12 (3) 413-434.
- MOHAN RAM (H. Y.), MANASI RAM and STEWARD (F.C.). 1962.
 Growth and development of the banana plant (Part. 3).
Annals of Botany, N.S., 1962, 26 (104).
- NOUGAREDE (A.). 1963.
 Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires.
Travaux de Biologie végétale dédiés au Professeur Plantefol : 171-339. Masson et Cie éd., Paris.
- RICHARDS (F.J.). 1969.
 The quantitative analysis of growth.
 in *Plant Physiology a treatise*, vol. VA, F.C. STEWARD ed. Acad. Press New York, p. 3-76.
- ROBERTSON (T.B.). 1923.
 The chemical basis of growth and senescence
Lipincott Cie ed. Philadelphie (cité par LIORET).
- SUMMERVILLE (W.A.). 1944.
 Studies on nutrition as qualified by development in *Musa cavendishii* LAMB.
Queensland J. Agric. Sc., 1 (1) 1-127.
- TURNER (D.W.). 1971.
 Effects of climate on rate of banana leaf production.
Trop. Agriculture (Trinidad), 28 (3), 283-287.
- TURNER (D.W.). 1972.
 Gross morphology of banana plant growth (1 and 2)
Aust. of Exp. Agric. and An. Husb., 12, 209-224.
- YU (O.), GINZBURGER (G.) et GOUNOT (M.). 1975.
 Modèle de fonctionnement d'un peuplement de *Dactylis glomerata* L.). Approche morphogénétique.
Oecol. Plant., 10 (2), 107-140.