

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 22 (1991)

Artikel: Analyse de la phyllotaxie du genre Dipsacus (Dipsacaceae)
Autor: Barabé, Denis
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099175>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 18.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Analyse de la phyllotaxie du genre *Dipsacus* (Dipsacaceae)

DENIS BARABÉ

RÉSUMÉ

BARABÉ, D. (1991). Analyse de la phyllotaxie du genre *Dipsacus* (Dipsacaceae). *Saussurea* 22: 95-101. En français, résumés français et anglais.

L'analyse de la phyllotaxie nécessite la comparaison des modèles théoriques avec les données empiriques. A ce titre, le système phyllotaxique des *Dipsacus* suscite depuis longtemps l'intérêt des botanistes. Après avoir défini le modèle qui servira de base à notre description des *Dipsacus*, nous verrons que toute la variabilité phyllotaxique de ces derniers s'intègre dans un modèle unique incluant les tiges normales, les tiges tordues et les tiges trimères. Dans ce dernier cas, cet article propose une nouvelle lecture des travaux de De Vries en fonction des théories phyllotaxiques modernes, en particulier celle de Jean. Un rapprochement est proposé entre cette dernière et la théorie des hélices foliaires de Plantefol.

ABSTRACT

BARABÉ, D. (1991). Analysis of the phyllotaxis of the genus *Dipsacus* (Dipsacaceae). *Saussurea* 22: 95-101. In French, French and English abstracts.

The analysis of phyllotaxis requires the comparison of theoretical models with empirical data. The phyllotactic system of *Dipsacus* has long interested botanists. After defining the model that will constitute the basis of our description for *Dipsacus*, we show that all of the phyllotactic variability in this genus can be accounted for a single model. This model includes normal stems, twisted stems and trimerous stems. In the latter case, we propose a new interpretation of the work of De Vries in light of the recent phyllotactic theories, in particular that of Jean. A parallel is proposed between the model of Jean and the theory of foliar helix of Plantefol.

Introduction

L'étude de la phyllotaxie fascine depuis longtemps biologistes et mathématiciens (BRAVAIS & BRAVAIS, 1837; JEAN, 1988; LE GUYADER, 1988; LOISEAU, 1969; PLANTEFOL, 1948; SCHIMPER, 1836). Or, il est évident qu'on ne peut déduire des phénomènes naturels d'une proposition mathématique sans savoir, a priori, que ceux-ci sont régis par un certain modèle (THOM, 1983). En ce qui concerne la phyllotaxie, les modèles se fondent sur des lois biologiques ou physiques. Dans cette ligne de pensée, JEAN (1986a, 1988a) a construit un modèle phyllotaxique global fondé sur le principe d'entropie minimale. D'après ce modèle (JEAN, 1986b, 1988b), les seuls systèmes

phyllotaxiques que l'on peut rencontrer dans la nature correspondent aux suites normales et anormales suivantes:

$$(1) \quad J(1, t, t + 1, 2t + 1, 3t + 2, \dots) \text{ avec } J \geq 1 \text{ et } t \geq 2,$$

et

$$(2) \quad (2, 2t + 1, 2t + 3, 4t + 4, 6t + 7, \dots) \text{ avec } t \geq 2.$$

J représente le nombre de spires génératrices et t les nombres entiers plus grand que 1.

Les angles limites de divergence correspondants sont respectivement

$$(3) \quad d = 360^\circ (J(t + \emptyset^{-1}))^{-1}$$

et

$$(4) \quad d = 360^\circ (2(t + \emptyset^{-1})^{-1}), \text{ où } \emptyset = (5.5 + 1)/2.$$

Ces suites phyllotaxiques ont été observées sur un grand nombre de plantes (JEAN, 1986a). Le modèle prévoit aussi l'existence de phyllotaxies multijuguées anormales appartenant à la suite

$$(5) \quad J(2, 2t + 1, 2t + 3, 4t + 4, 6t + 7, \dots) \text{ avec } J \geq 2$$

Pour obtenir l'angle de divergence correspondant, il suffit de diviser la formule (4) par J de telle sorte que

$$(6) \quad d = 360^\circ (2 + (t + \emptyset^{-1})^{-1})/J$$

Les systèmes verticillés et spiro-verticillés, alternes ou superposés, sont des cas particuliers des systèmes spiralés exprimés par les suites précédentes.

Les termes de la suite représentent les nombres possibles de parastiques opposées visibles. Dans les systèmes phyllotaxiques, on obtient les parastiques en liant les primordiums entre eux selon une ligne qui suit un tracé spiralé. Lorsqu'il y a m parastiques qui vont dans un sens et n dans l'autre, nous avons une paire de familles de parastiques, dénotée (m, n) . La paire est dite opposée quand les parastiques de chaque famille progressent dans des directions opposées par rapport à l'axe. Selon JEAN (1988b), nous observons une paire de parastiques visibles lorsqu'il y a un primordium à toutes les intersections de deux parastiques opposées. Dans les systèmes contrôlés par les suites (1), (2) et (5), les paires de familles de parastiques opposées visibles sont données par deux termes consécutifs de l'une ou l'autre de ces suites. On sait que l'angle d'intersection entre les parastiques opposées dépend de la forme des primordiums. Aussi, pour caractériser le système, faut-il prendre la valeur de (m, n) pour laquelle l'angle d'intersection entre les parastiques opposées visibles se rapproche de 90° ; car celle-ci est indépendante de la forme des primordiums. Cette paire de familles (m, n) , appelée paire de familles de parastiques bien visibles, définit le système phyllotaxique. Il peut s'agir d'une paire de parastiques de contact ou non. La paire de parastiques de contact est une paire de parastiques opposées visibles, déterminées par la forme des primordiums.

L'analyse de la phyllotaxie nécessite la comparaison des modèles théoriques avec les données empiriques. A ce titre, le système phyllotaxique des *Dipsacus* soulève des problèmes théoriques qui ont attiré l'attention de plusieurs morphologistes.

Phyllotaxie des *Dipsacus*

Les *Dipsacus*, ou Cardères, sont des plantes bisannuelles. En première année, il se développe une rosette de grandes feuilles opposées, dont les paires se suivent en spiro-décussation (BARABÉ & VIETH, 1990; SNOW, 1954). La floraison a lieu en deuxième

année; elle est précédée de la montaison, c'est-à-dire de la formation d'un axe principal plus ou moins ramifié qui se dresse du centre de la rosette de première année et qui, chez plusieurs espèces, atteint une hauteur d'environ deux mètres. La phyllotaxie de la tige principale est la même que celle de la rosette, soit spiro-décussée. Autrement dit, l'aspect très différent des deux formes s'explique essentiellement par la longueur des entre-nœuds. Sur la tige allongée de deuxième année, les feuilles, disposées par paire, sont largement connées à la base et forment un godet. Chaque aisselle foliaire peut former un rameau axillaire, créant ainsi un système de ramifications très régulier qui, selon VIETH (comm. pers.), correspond fréquemment à un di-thyrse. Chaque axe porte à son extrémité un capitule plus ou moins ovoïde.

C'est la phyllotaxie du capitule qui a d'abord attiré l'attention des chercheurs (tableau 1). SCHWENDENER (1878, cité dans JEAN, 1986b) rapporte la suite 2 (6, 13, 19, 32,...) pour le *Dipsacus speciosus*. Or, d'après JEAN (1986b), qui a fait une analyse des figures publiées par cet auteur, il s'agirait plutôt de la suite 2 (1, 5, 6, 11,...), soit la troisième suite accessoire bijuguée. La suite 2 (2, 6, 13, 19, 32,...) serait aberrante et, théoriquement, ne pourrait pas exister dans la nature. Si l'on fait abstraction des résultats de Schwendener, les phyllotaxies observées au niveau du capitule correspondent aux suites normales (1). De plus, pour la plupart des auteurs, il s'agit d'un système bijugué. SNOW (1954), entre autres, voit dans le capitule de *Dipsacus silvestris* un système bijugué, avec un angle de divergence moyen de 68°, ce qui correspond à la suite 2 (1, 2, 3, 5,...). Or VIETH (1964), après une analyse détaillée du capitule de cette espèce, fondée sur la typologie inflorescentielle, arrive à la conclusion qu'il ne s'agit pas d'un système bijugué; selon la disposition des fleurs, il correspond à une inflorescence cymeuse complexe (thyrse condensé). Ce qui a été avancé, dès 1930, par SZABO dans un article quasi inconnu, presque introuvable (VIETH, 1965).

La phyllotaxie de l'appareil végétatif, par contre, a été très peu étudiée, si ce n'est en rapport avec la torsion de contrainte, anomalie qui apparaît assez fréquemment sur les tiges de *Dipsacus silvestris* (DE VRIES, 1889; PLANTEFOL, 1963). La torsion de contrainte consiste en l'alignement hélicoïde de feuilles sur une tige anormalement tordue et boursoufflée. La spirale de feuilles est ordinairement quasi inextensible. Récemment, le modèle de JEAN a été utilisé pour donner une interprétation de la torsion de contrainte chez *Dipsacus silvestris* (BARABÉ & VIETH, 1990). La torsion de contrainte correspond à la première suite unijuguée ($J = 1$) latérale: 2, 5, 7, 12. Or, la phyllotaxie spiro-décussée de la rosette correspond aussi à la première suite latérale mais bijuguée: 2 (2, 5, 7, 12,...). La tige tordue et la rosette sont donc contrôlées par la même suite. La torsion de contrainte implique simplement le passage d'un système bijugué à unijugué. Soulignons cependant que, sur les tiges tordues de *Dipsacus silvestris*, même si la préférence est à la suite latérale (avec $J = 1$), dans certaines conditions, la suite normale (avec $J = 1$) peut survenir (DE VRIES, 1889; PLANTEFOL, 1963) (tableau 1). Si l'on regarde la phyllotaxie normale de la rosette et celle de la tige tordue, on peut dire que la suite J (2, 5, 7, 12,...), avec $J = 1$ ou $J = 2$ selon le cas, caractérise l'appareil végétatif des *Dipsacus*.

Une autre déformation qui apparaît fréquemment chez les *Dipsacus* est la présence de nœuds trimères. Dans ses cultures, DE VRIES (1892) a obtenu, à la septième génération, 46% des plantes avec des tiges tordues, 30% avec une phyllotaxie trimère, et 24% avec une phyllotaxie opposée-décussée. Plus récemment, VIETH (1971) a aussi obtenu une grande proportion d'individus trimères dans des cultures de *D. silvestris* au Jardin botanique de Montréal. La trimérie est donc un phénomène qui se manifeste fréquemment chez les *Dipsacus* et qu'il est possible de sélectionner. D'ailleurs, sur une même tige on peut rencontrer les deux types de phyllotaxie (DE VRIES, 1889). VIETH (résultats non publiés) a observé quelques rameaux atypiques présentant une biastrepsis dans la partie inférieure et une suite de nœuds trimères dans la partie supérieure.

La question qui se pose alors est de déterminer la suite phyllotaxique correspondant aux nœuds trimères. Or, même si les tiges tordues sont disponibles en quantité suffisante pour faire des analyses phyllotaxiques (BARABÉ & VIETH, 1990), les rameaux avec des nœuds trimères n'ont pas été conservés (VIETH, comm. pers.). Pour éclairer le problème de la trimérie chez les *Dipsacus*, nous nous référons aux données de DE VRIES qui demeurent encore les plus complètes sur le sujet. Nous ferons une nouvelle lecture des travaux de De Vries en fonction des théories phyllotaxiques modernes, plus particulièrement celle de JEAN (1986a, 1988b).

Analyse des résultats de De Vries

De Vries a consacré à l'étude de la torsion de contrainte une monographie fort importante dans laquelle il compare la phyllotaxie des tiges normales avec celle des tiges tordues et trimères. Regardons d'abord la phyllotaxie des tiges normales.

De Vries écrit que la phyllotaxie de la tige normale est opposée-décussée. Cependant, si on analyse les schémas qu'il a publiés, on constate que l'angle moyen entre deux verticilles successifs est de 81° chez les rosettes et de 85° sur les tiges de deuxième année (tableau 1). Même s'il ne s'agit que de deux échantillons, ces données concordent avec le fait que la phyllotaxie n'est pas exactement opposée-décussée, mais bien spiro-décussée.

Des études plus récentes (BARABÉ & VIETH, 1990; SNOW, 1954) ont montré que les verticilles successifs des rosettes formaient un angle moyen de 75° entre eux, angle correspondant à la suite 2 (2, 5, 7, 12,...). Les angles de 81° et de 85° correspondent aussi aux suites anormales (5) mais avec une valeur de t plus grande (tableau 1). Cette phyllotaxie spiro-décussée est contrôlée par les suites anormales, où les verticilles alternes représentent un cas limite (JEAN, 1988b). En effet, la trimérie alterne des Dipsacacées appartient aux suites anormales, mais avec $t > 4$ et $J = 3$. Au niveau de l'appareil végétatif, les phyllotaxies observées correspondent aux suites anormales (5), avec un t variant selon les caractéristiques morphologiques. Ainsi, toutes les variations morphologiques de la rosette et de la tige peuvent s'intégrer dans un modèle phyllotaxique unique.

Phyllotaxie et contraintes

D'après Jean, la contrainte ultime de la phyllotaxie est la minimisation de l'entropie (JEAN, 1988a). A partir d'une équation de l'entropie, incorporant des paramètres physiques et du principe de la production minimale d'entropie (la nature choisit toujours le modèle qui correspond au coût le plus bas en termes de production d'énergie, dans des conditions données), Jean a déduit que seuls les systèmes phyllotaxiques contrôlés par les séries et les angles donnés par les formules (1) à (5) pouvaient exister dans la nature. La question se pose alors de savoir ce qui relève de la physique et ce qui est proprement biologique dans le développement des plantes. Peut-on penser que la morphologie des plantes est contrôlée uniquement par le principe de l'entropie minimum? Même si les phénomènes biologiques, exprimés en termes physico-chimiques, n'échappent pas aux lois de la thermodynamique, cette dernière ne suffit pas à rendre compte de la variabilité morphologique.

Regardons d'un peu plus près la signification de certains paramètres phyllotaxiques. Deux possibilités sont particulièrement intéressantes. Dans la première, une même phyllotaxie (avec $J = 1$ ou $J = 2$) correspond à deux morphologies différentes alors que dans la seconde, deux suites phyllotaxiques différentes ($J = 1$ dans les deux cas) correspondent à une même morphologie. En effet, nous avons vu que la phyllotaxie de la tige normale et celle de la tige tordue correspondaient à la même suite: 2, 5, 7, 12,... ($J = 1$ ou $J = 2$). D'un autre côté, si on se réfère aux travaux de DE VRIES (1889, 1892, 1899)

<i>Partie</i>	<i>Phyllotaxie observée</i>	<i>d observé</i>	<i>Suite correspondante</i>	<i>Système déduit</i>	<i>Références</i>
Capitule	Spiralée-bijuguée	68.75°	2 (1, 2, 3, 5,...)	Suite bijuguée principale	CHURCH, 1904 (cité dans JEAN, 1988b), 1968; SNOW 1954
	Spiralée-trijuguée	45.84°	3 (1, 2, 3, 5,...)	Suite trijuguée principale	CHURCH, 1904 (cité dans JEAN, 1988b)
	Spiralée-bijuguée	?	2 (6, 13, 19, 32,...)	Suite aberrante selon JEAN (1986b)	SCHWENDENER, 1878 (cité dans JEAN, 1986b)
	Spiralée-bijuguée	?	2 (1, 5, 6, 11,...)	Troisième suite accessoire bijuguée	JEAN, 1986b
	Impossibilité de déterminer le niveau de Juguie	?	—	Thyrse condensé	VIETH, 1964, 1965
Tige normale	Spiro-décussée	85°	2 (2, 15, 17, 32,...)	Sixième suite latérale bijuguée	D'après la tab. 3, fig. 7 dans DE VRIES, 1892
Tige tordue	?	[135°-140°]	1, 2, 3, 5, ...	Suite unijuguée principale	PLANTEFOL, 1963; DE VRIES, 1889
	?	151°	2, 5, 7, 12, ...	Première suite latérale unijuguée	BARABÉ & VIETH, 1990
Rosette	Spiro-décussée	81°	2 (2, 9, 11, 20,...)	Troisième suite latérale bijuguée	D'après la figure 8 dans DE VRIES, 1889
		75°	2 (2, 5, 7, 12,...)	Première suite latérale bijuguée	BARABÉ & VIETH, 1990
Tige trimère	Trimère-alterne	60°	3 (2, 2t + 1, 3t + 1,...) avec t > 4, cas limite	(t — 1) ^{ème} suite latérale trijuguée	D'après la tab. 3, fig. 2 dans DE VRIES, 1892

Tableau 1. — Systèmes phyllotaxiques dans le genre *Dipsacus*.

et PLANTEFOL (1963), la torsion de contrainte pourrait aussi être contrôlée par la suite 1, 2, 3, 5, ... (tableau 1). Dans ce cas là, une même forme correspond à deux suites phyllotaxiques différentes, si l'on tient compte de la disposition théorique des feuilles au point végétatif. La question se pose alors de déterminer le niveau auquel agissent les contraintes thermodynamiques, et dans quelle mesure elles influencent la forme finale de la plante.

Si la principale contrainte est la diminution de l'entropie, alors qu'est-ce qui explique qu'une même forme puisse être contrôlée soit par les suites normales, soit par les suites anormales? On peut émettre l'hypothèse que la suite phyllotaxique représente les contraintes thermodynamiques (physico-chimiques) que subit le point végétatif lors de l'initiation des appendices latéraux. Alors que la valeur de J , qui désigne le niveau de juquie, pourrait correspondre au nombre de centres générateurs de ces mêmes appendices. Sur le *Dipsacus silvestris*, la présence d'un ou deux centres générateurs contrôle l'apparition d'une phyllotaxie spiro-distique (tiges tordues) ou spiro-décussée (rosette et tige normale) (tableau 1). Cependant, dans les deux cas, la suite phyllotaxique concernée appartient au groupe des suites anormales. Il est possible que le nombre de centres générateurs soit une contrainte ontogénique (génétique) qui oriente le développement global de la plante dans une certaine direction, alors que la suite phyllotaxique contrôle la position du centre générateur dans l'apex. Cette hypothèse permettrait d'expliquer une partie de la variabilité observée dans l'organisation phyllotaxique. En effet, la suite phyllotaxique représente une contrainte physique qui détermine l'emplacement du ou des centres générateurs, alors que ces derniers, à cause de leur mode de fonctionnement lié à des paramètres morphogénétiques et physiologiques, sont responsables des irrégularités morphologiques et phyllotaxiques. Autrement dit, certains processus morphogénétiques échapperaient aux contraintes physiques.

Cette analyse de la phyllotaxie de *Dipsacus* nous porte à croire qu'il existe une complémentarité entre les modèles mathématiques formels (JEAN, 1986a) et la théorie des hélices foliaires multiples (LOISEAU, 1969; PLANTEFOL, 1948). Ces deux approches ne sont peut-être pas contradictoires mais complémentaires. Les modèles formels se fondent sur les contraintes physiques et rendent compte de la stabilité, de la continuité et de l'unité des formes végétales alors que les modèles empiriques et expérimentaux visent à expliquer leur irrégularité, leur variabilité et leurs différences. Peut-être la solution se trouve-t-elle dans une théorie qui intégrerait, dans un même modèle, les concepts de suites phyllotaxiques et d'hélices foliaires multiples.

REMERCIEMENTS

Je remercie les professeurs Roger V. Jean (Université du Québec à Rimouski) et Joachim Vieth (Université de Montréal) pour leur révision critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARABÉ, D. & J. VIETH (1990). La torsion de contrainte et le modèle phyllotaxique de Jean. *Canad. J. Bot.* 68: 677-684.
- BRAVAIS, I. & A. BRAVAIS (1837). Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 2, 7: 42-110, 193-221, 291-348; 8: 11-42.
- CHURCH, A. N. (1968). *On the interpretation of phenomena of phyllotaxis*. Hafner, New York & London (facsimile of the edition of 1920).
- DE VRIES, H. (1889). Über die Erbllichkeit der Zwangsdrehung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 7: 291-298.
- DE VRIES, H. (1892). Monographie der Zwangsdrehungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 23: 13-206.
- DE VRIES, H. (1899). On biastresis in its relation to cultivation. *Ann. Bot.* 13: 395-420.

- JEAN, R. V. (1986a). A basic theorem on and a fundamental approach to pattern formation on plants. *Math. Biosci.* 79: 127-154.
- JEAN, R. V. (1986b). Predictions confronted with observations in phyllotaxis. *J. Infer. Deduct. Biol.* 1: 1-19.
- JEAN, R. V. (1988a). Model of pattern generation on plants based on the principle of minimal entropy production. In: LAMBRECHT, L. & A. T. ZOTIN (eds.), *Thermodynamics and pattern formation in biology*: 249-264. W. de Gruyter Publishers, West Berlin.
- JEAN, R. V. (1988b). Phyllotactic pattern generation: a conceptual model. *Ann. Bot.* 61: 293-303.
- JEAN, R. V. (1989). Phyllotaxis: a reappraisal. *Canad. J. Bot.* 67: 3103-3107.
- LE GUYADER, H. (1988). La phyllotaxie ou le rêve du cristal vivant. In: BARREAU, H. (éd.), *Théorie biologique. Ethique et expérimentation en médecine*: 111-153. CNRS, Paris.
- LOISEAU, J. E. (1969). *La phyllotaxie*. Masson, Paris.
- PLANTEFOL, L. (1948). *La théorie des hélices foliaires multiples*. Masson, Paris.
- PLANTEFOL, L. (1963). Rapport sur la tératologie des organes végétatifs. *Mém. Soc. Bot. France* 42: 5-16.
- SNOW, R. (1954). Phyllotaxis of flowering teasels. *New Phytol.* 53: 99-107.
- SCHIMPER, C. F. (1836). Geometrische Anordnung der um eine Axe periferischen Blattgebilde. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.* 21: 113-117.
- SZABO, Z. (1930). A Dipsacaceak viragzatanak fejlodestani ertelmezese (Entwicklungsgeschichtliche Deutung des Blütenstandes der Dipsacaceen). *A Szent Istvan Academia mennyisegtan-, termesztudományi osztályának felolvasasai* 2: 3-72.
- THOM, R. (1983). *Paraboles et catastrophes*. Flammarion, Paris.
- VIETH, J. (1964). Le capitule de *Dipsacus* représente-t-il un système bijugué? *Mém. Soc. Bot. France* 43: 38-47.
- VIETH, J. (1965). *Etude morphologique et anatomique de morphoses induites par voie chimique sur quelques Dipsacacées*. Thèse, Université de Dijon, Dijon.
- VIETH, J. (1971). Persistance de quelques chimiomorphoses induites sur *Dipsacus silvestris* Mill. *Ann. ACFAS* 38: 36 (résumé).

