

INTERNATIONAL WORKSHOP ON POSIDONIA OCEANICA BEDS

Edited by

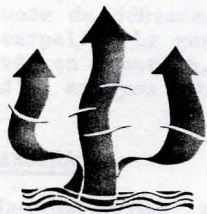
CHARLES-FRANÇOIS BOUDOURESQUE
ALAIN JEUDY DE GRISSAC
& JANNICK OLIVIER,

International Workshop Posidonia oceanica Beds, Boudouresque C.F.,
Jeu de Grissac A. & Olivier J. edit., GIS Posidonie publ., Fr., 1984, 1 : 193-201

OBSERVATIONS SUR LA FLORAISON ET LA FRUCTIFICATION DE *POSIDONIA*
OCEANICA DANS LA BAIE DE VILLEFRANCHE ET EN CORSE DU SUD

Gilberte CAYE & Alexandre MEINESZ

Laboratoire de Biologie et d'Ecologie Marines, Université de Nice, Parc Valrose - 06034 NICE CEDEX - FRANCE



Published by G.I.S. POSIDONIE / Marseille / France / 1984

OBSERVATIONS SUR LA FLORAISON ET LA FRUCTIFICATION DE *POSIDONIA OCEANICA* DANS LA BAIE DE VILLEFRANCHE ET EN CORSE DU SUD

Gilberte CAYE & Alexandre MEINESZ

Laboratoire de Biologie et d'Ecologie Marines, Université de Nice, Parc Valrose - 06034 NICE CEDEX - FRANCE

RESUME

Au cours de l'automne 1982, *Posidonia oceanica* (L.) Delile a fleuri abondamment sur le littoral méditerranéen français. Dans la Baie de Villefranche, du mois d'Octobre au mois de Février, nous avons observé la floraison et la fructification d'un herbier situé entre 1 m 50 et 7 m de profondeur. La densité maximale des inflorescences a été observée à faible profondeur (1 m 50, 2 m 50) et atteint 140 inflorescences par mètre carré. Les inflorescences sont toujours en position terminale et sur des axes à croissance orthotrope. L'inflorescence est un épi composé de 3 à 4 épillets qui portent, à partir d'une feuille engainante à la base, 1 préfeuille écailleuse, 2 bractées chlorophylliennes puis 2 à 3 fleurs hermaphrodites et 1 fleur mâle souvent avortée et terminée par un appendice stérile en position apicale. L'épillet terminal de l'inflorescence est dépourvu de préfeuille. En Novembre, 2 à 8 fruits par épi étaient en cours de développement. Mais une chute massive de fruits immatures s'est produite entre Décembre et Janvier. Le méristème terminal de l'axe vertical disparaît avec l'inflorescence ; la croissance de l'axe, cependant, ne s'arrête pas, elle est reprise par le développement du bourgeon axillaire sous-jacent à l'inflorescence. Les axes verticaux de *Posidonia oceanica* sont donc des axes à vocation fructifère et à croissance sympodiale contrairement aux axes horizontaux qui sont purement végétatifs et à croissance monopodiale. C'est en Corse du Sud que nous avons trouvé des fruits mûrs échoués dans la Baie de Manza le 18 Mai. Ces fruits ont été mis en aquarium. Les fruits d'abord flottent puis descendent progressivement vers le fond en même temps que leur paroi se fend. Les fentes se développent à partir de la cicatrice du pédicule et selon des lignes non prédéterminées par la position des carpelles. Ce fruit est donc déhiscent, le mode de déhiscence fait penser à celui d'une capsule qui serait issue d'un seul carpelle. La germination et le début de développement de la plantule furent observés en aquarium. La germination se produit sans dormance, par la chute sur le fond d'un embryon libéré du fruit par sa déhiscence.

ABSTRACT

During autumn 1982, *Posidonia oceanica* (L.) Delile flowered abundantly on the Mediterranean coast of France. From October to February we observed flowering and fruiting in a *Posidonia* meadow situated at depths from 1.5 to 7 m in la Baie de Villefranche. The greatest concentration of flowering, 140 inflorescences per square meter, was found between depths of 1.5 and 2.5 m.

The inflorescences are always terminal, and occur on axes with orthotropic growth. Each inflorescence comprises a spike composed of 3 or 4 spikelets. Each lateral spikelet, the base of which is sheathed by a leaf, bears 1 first scale leaf, 2 chlorophyll-containing bracts, 2 or 3 hermaphrodite flowers and 1 frequently stun-

ted male flower, and it is terminated by a sterile appendage. The terminal spikelet of the inflorescence is similar but has no first scale leaf. In November, between 2 and 8 fruits per spike were in the course of development. A massive shedding of immature fruit, however, took place between December and January. The terminal meristem of the vertical axis, however, does not stop : it is taken over by the bud subjacent to the inflorescence. The vertical axes of Posidonia oceanica are thus dedicated to fruiting and show sympodial growth, as opposed to the horizontal axes, which are purely vegetative and show monopodial growth.

It was in southern Corsica, on 18 May, where we found ripe fruits stranded in the Bay of Manza. The fruits were put into an aquarium. The fruits float at first, and then progressively sink to the bottom at the same time as their pericarp split. The development of each split strats from the attachment scar following lines not predetermined by the positions of the carpels. This is thus dehiscent in a manner reminiscent of a capsule formed from a single carpel. Germination and the beginning of development were observed in aquaria. Germination occurs without dormancy after the embryo, liberated by dehiscence of the fruit, falls to the bottom.

1 INTRODUCTION

Au cours de l'automne 1982, les herbiers à Posidonia oceanica (L.) Delile, ont abondamment fleuri en Méditerranée. Nous avons ainsi pu observer certains aspects de la floraison, de la fructification et de la germination de cette phanérogame. L'essentiel des connaissances acquises par les nombreux chercheurs travaillant sur Posidonia oceanica depuis le siècle dernier, a été résumé dans l'ouvrage de DEN HARTOG (1970). Aussi, ne parlerons nous, dans cette publication, que des observations qui diffèrent ou qui complètent des connaissances acquises.

2 MATERIEL ET METHODES

Les récoltes et observations ont été effectuées, soit à partir d'épaves de fleurs et de fruits sur les plages, aux Issambres (Var) et en Corse, soit en plongée sous-marine à Villefranche (Alpes-Maritimes).

Cent axes (rhizomes) fructifères ont été bagués par des collets en plastique. Ces bagues ont été fixées in situ, 5 cm sous l'apex. Ces marquages nous ont permis par la suite d'estimer le taux de fructification et la croissance des axes ayant porté des fruits.

Au printemps 1983, les fruits ramassés sur les plages de Corse du Sud ont été placés en aquarium à l'Université de Nice afin d'observer la germination des graines. L'aquarium utilisé contient 100 litres d'eau de mer. La filtration s'effectue par un dispositif comprenant un diffuseur qui provoque une percolation de l'eau à travers les couches successives de sable détritique, de

graviers et de galets disposés sur le fond de l'aquarium. L'installation a été placée à la température ambiante (18 à 22° C) et à la lumière indirecte du jour.

3 OBSERVATIONS

3.1 Phénologie

Nous exposons chronologiquement nos observations sur la floraison et la fructification de Posidonia oceanica, en 1982 et 1983. Nous avons trouvé les premières fleurs le 19 Septembre 1982 aux Issambres. Les organes reproducteurs (anthères et ovaires) étaient complètement masqués par les bractées, les fleurs n'étaient pas encore épanouies.

Le 24 Septembre 1982, nous avons récolté devant l'anse de Passable à Villefranche sur Mer (-2 m) de nombreuses fleurs épanouies, anthères déhiscentes. Il convient de signaler que nous avions trouvé des fleurs à l'automne 1969 exactement au même endroit.

Le 12 octobre 1982, dans la même zone d'herbier, nous avons constaté que la fécondation avait eu lieu et que les inflorescences portaient des jeunes fruits. A cette date, nous avons bagué 100 axes fructifères répartis entre 1,50 et 2,50 m de profondeur.

Le 28 Novembre 1982, nous avons trouvé 90 % des fructifications marquées en place, cependant, leur couleur était brunâtre et la croissance des fruits ne semblait pas avoir progressé depuis le mois précédent. La plupart des fructifications étaient épiphytées essentiel-

lement par des Corallinacées encroûtantes.

Le 11 Février 1983, toujours dans la même station, tous les organes fructifères étaient tombés. Seule restait en place la base des hampes florales.

À la fin du mois de Mai 1983 au Cap Bon en Tunisie, des fruits murs, échoués sur les plages nous ont été signalés.

Fin Avril, sur les plages des Bouches de Bonifaccio, face à l'île de Piana (Corse du Sud), nous avons ramassé des fruits en épave.

Le 17 et le 18 Mai 1983, nous avons récolté et rapporté à l'Université de Nice des fruits murs, trouvés d'une part, dans la Baie de Santa Manza et, d'autre part, sur la plage de Pinarello (Corse du Sud) où ils nous avaient été signalés deux semaines plus tôt. Ces fruits ont été transportés dans un récipient contenant de l'eau de mer qui a été renouvelée deux fois par jour.

La germination des graines des fruits récoltés en Corse a été observée entre le 20 Mai et le 10 Juin en aquarium.

3.2 Observations in situ de l'herbier en fleur.

Dans l'herbier de la rade de Villefranche, les floraisons étaient abondantes entre - 1,50 m et - 2,50 m de profondeur et éparées jusqu'à - 7 m. La répartition des inflorescences était toujours irrégulière, concentrée sur de petites surfaces, sur l'une d'elle nous avons compté 140 inflorescences par m².

3.3 Observations morphologiques sur les axes fructifères.

Tous les axes fructifères récoltés présentent une croissance verticale. Les ramifications récentes ne portent pas de fleurs. Mais, nous avons trouvé des inflorescences à l'extrémité de rameaux latéraux dont le départ est situé plusieurs centimètres sous le bouquet foliaire de l'axe principal. La hampe florale est située au centre de l'apex, entourée de feuilles jeunes et de feuilles adultes à l'extérieur. La composition moyenne de cet apex est donnée dans le tableau I. Les fleurs de *Posidonia oceanica* sont groupées en inflorescences composées de 2 ou 3 rameaux secondaires insérés de façon très rapprochée et d'un rameau terminal (Fig. 1 A). Les fleurs sont sessiles et ce sont celles qui sont situées à la base de l'inflorescence qui fleurissent les premières, suivies par celles de l'extrémité de l'inflorescence et en dernier celles des rameaux latéraux 2 et 3. Ces rameaux latéraux se développent à l'aisselle d'une feuille axillante chlorophyllienne. Sur ces axes fructifères secondaires, une préfeuille courte, écailleuse et bicarénée adossée à l'axe principal, puis deux bractées chlorophylliennes alternes protègent les organes sexuels (Fig. 1B & 1C). L'inflorescence se termine par un rameau apical dépourvu de préfeuille. Chaque axe fructifère porte 1 à 3 fleurs hermaphrodites à la base et 0 à 2 fleurs mâles en position terminale.

Nombre	Position	Longueur en cm
hampe florale 1	centrale	
feuilles jeunes 1	contre la hampe florale	0,5
2	" "	9
3	↓	12
4		18
5	vers la	25
feuilles adultes I	périphérie	17
II	du bouquet	15
III	foliaire	18,5

Tableau I : Composition foliaire de l'apex portant une hampe florale (analyse portant sur 27 axes).

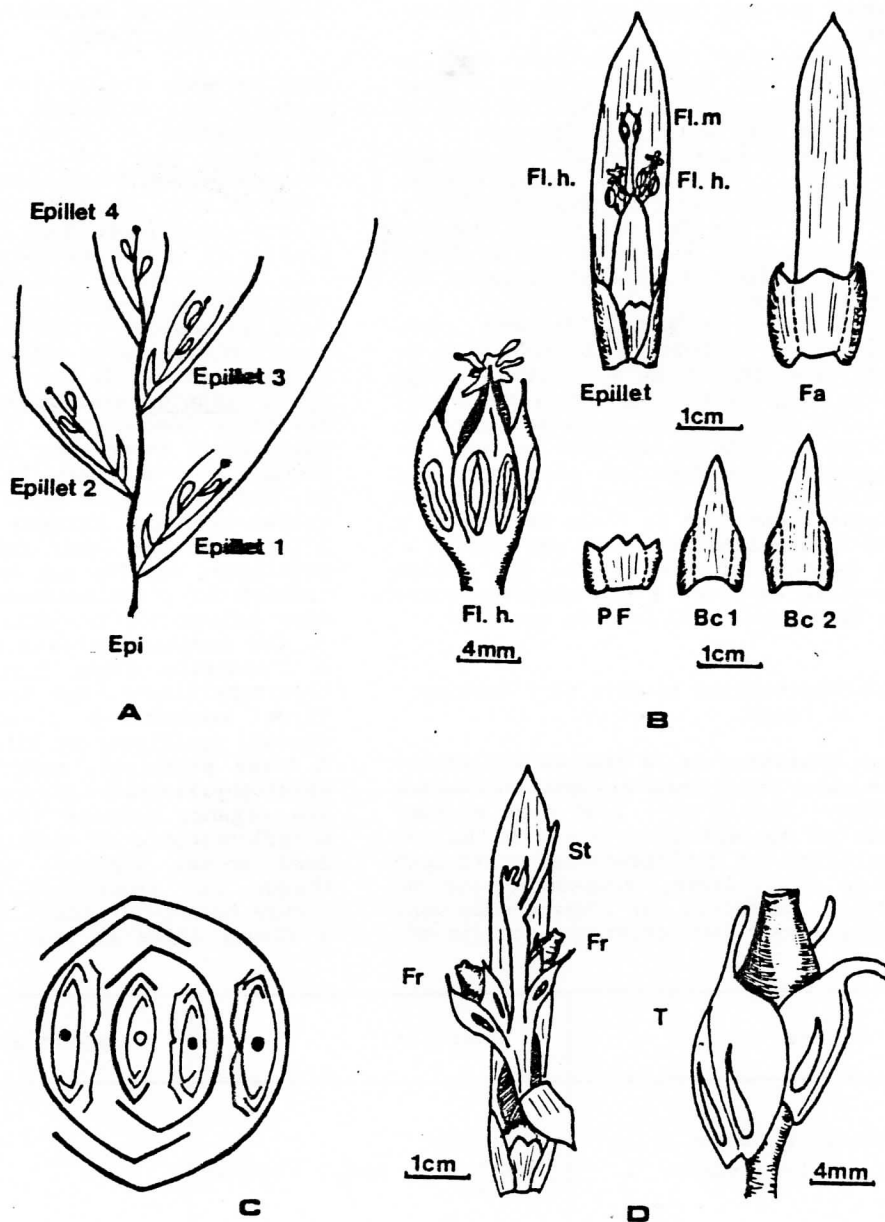


Figure 1 : Inflorescence de Posidonia oceanica.

A : Schéma d'un épi composé de 4 épillets.

B : Un épillet, fleurs hermaphrodites (Fl. h.), fleur mâle (Fl. m.), une feuille axillante (Fa.), une préfeuille (PF), deux bractées chlorophylliennes (Bc1, Bc2).

C : Diagramme de l'inflorescence :

- axes latéraux } feuilles axillantes
- axe principal } préfeuilles
- } bractées

D : Epillet après nouaison portant 2 fruits (Fr) et un staminode terminal (St). 3 pétales (T) protègent le jeune fruit.

% d'épillets d'ordre 1, 2, 3, ou 4, par inflorescence	Epillet n° 1		Epillet n° 2		Epillet n° 3		Epillet n° 4	
	100		100		100		75	
Nombre moyen de fleurs	M + F	M	M + F	M	M + F	M	M + F	M
	2,2	0,6	0,9	0,6	1,5	1,4	1,9	0,8

Tableau II : Nombre et nature des fleurs de l'inflorescence de *Posidonia oceanica* (analyse portant sur 27 axes fructifères). L'épillet n° 1 est situé à la base de l'inflorescence. M + F : fleurs hermaphrodites; M : fleur mâle.

Nous avons constaté que le nombre de fleurs hermaphrodites et mâles dépendait de la position de l'axe fructifère dans l'inflorescence ; en particulier, c'est celui qui est situé à la base qui porte le plus de fleurs hermaphrodites (Tableau II). Nous avons considéré que cette inflorescence était un épi composé d'épillets. Les inflorescences récoltées plus profondément, entre 5 m et 7 m ne semblaient pas différemment composées.

Les fleurs sont apériantes, le gynécée des fleurs hermaphrodites comprend un ovaire uniloculaire contenant un seul ovule. L'ovaire se prolonge par un style et un stigmate plumeux qui apparaît au-dessus des étamines à maturité de la fleur. L'ovule est fixé latéralement sur le placenta, il présente un micropyle dirigé vers la base du fruit (Fig. 2). L'androcée est formée de trois étamines à 2 sacs polliniques chacunes. Le filet est court et aplati et forme une lame foliacée avec le connectif, l'ensemble se termine par un prolongement effilé. Cette forme d'étamine tépaloïde rappelle celle de certaines Magnoliacées et Annonacées. Après la nouaison du fruit, les sacs polliniques se détachent, laissant des cicatrices ovales, mais les lames foliacées persistent, deviennent vertes et entourent les jeunes fruits comme le font certains sépales (Fig. 1D). Ces organes tépaloïdes sont cependant caduques avant la maturation complète du fruit. Les fleurs mâles, à l'extrémité des épillets, présentent souvent 1 ou 2 staminodes qui sont des étamines stériles, réduites à un organe végétatif plus ou moins filiforme.

Le 11 Février 1983, nous avons récolté 20 axes bagués sur lesquels persistait la base des hampes florales détachées du bouquet foliaire. A côté de la base de l'ancienne inflorescence, se développe un nouvel apex avec des feuilles jeunes et une préfeuille écailleuse. Nous avons compté en moyenne 5 feuilles dont une déjà adulte dans le jeune bourgeon et 3 feuilles adultes à l'extérieur du bouquet provenant de l'apex fructifère. La croissance de l'axe principal fructifère est donc reprise par le développement du bourgeon auxiliaire situé à l'aisselle de la feuille la plus proche.

3.4 Observations sur la germination en aquarium.

Dans l'aquarium, les fruits flottent, la région apicale souvent dirigée vers la surface, la partie basale qui est immergée se déchire au niveau de la cicatrice du pédicelle. Le fruit a alors tendance à tomber vers le fond, les déchirures se font selon 3 ou 4 lignes disposées au hasard et provoquent l'ouverture ou déhiscence du fruit, les fragments de péricarpe déchiré se retournent et laissent apparaître l'extrémité radicaire d'un embryon de couleur verte (Fig. 3). Cette déhiscence se produit selon des déchirures indépendantes de la position des parois carpellaires et bien que ce fruit provienne d'un seul carpelle, sa déhiscence ressemble beaucoup à celle d'une capsule. L'épicarpe du fruit est constitué d'une couche de cellules à paroi sclérifiée, le mésocarpe formé d'un tissu à grandes cellules contenant du

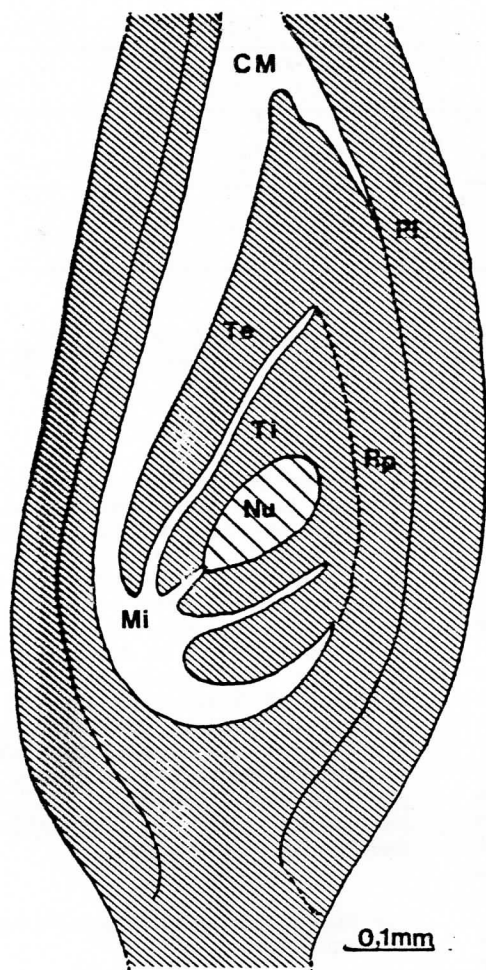


Figure 2 : Coupe sagittale de l'ovule de *Posidonia oceanica* : nucelle (Nu), micropyle (Mi), tégument interne (Ti), tégument externe (Te), raphé (Rp), placenta (P1), canal micropylaire (Cm).

tanin est gorgé d'eau, l'endocarpe est membraneux. Après la séparation de l'embryon et du fruit, si le péricarpe est retiré de l'eau, il ne pourrait pas mais il sèche. En aquarium, l'embryon libéré du fruit tombe sur le sédiment et généralement se plante du côté de la radicule, la gemmule se situe à l'autre extrémité de l'embryon. Extérieurement, elle est recouverte d'une écaille brune et d'une première feuille verte et charnue, ces organes s'écartent alors

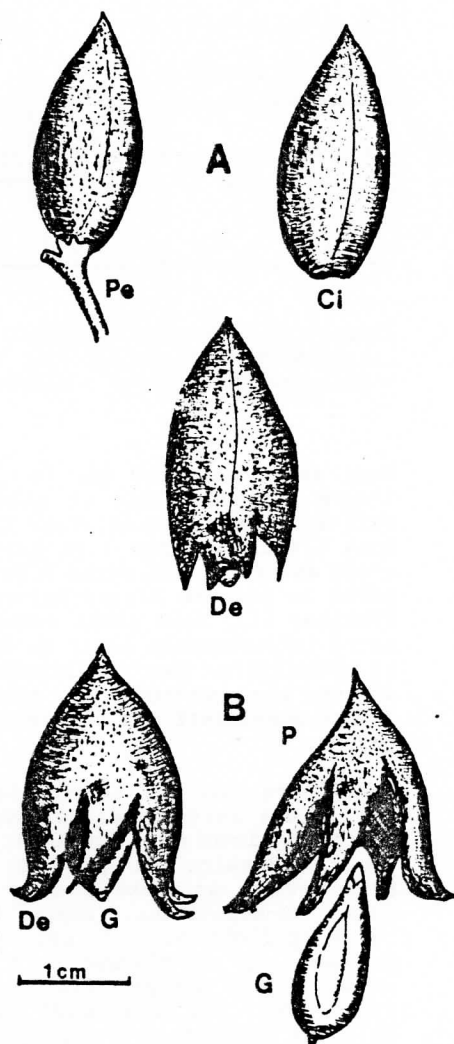


Figure 3 : Le fruit mûr de *Posidonia oceanica* : A : fruit mûr; B : Déhiscence du fruit. Pédoncule (Pe), cicatrice (Ci), déchirure du péricarpe (De), graine (G), péricarpe (P).

laissant apparaître une feuille juvénile chlorophyllienne à préfoliation recourbée recouvrant l'apex de la plantule qui se compose de 3 feuilles juvéniles (Fig. 4A). L'éclatement de ce bourgeon apical et l'apparition des premières feuilles se produisent en une dizaine de jours (du 20 au 30 Mai) pendant que se développe une racine pri-

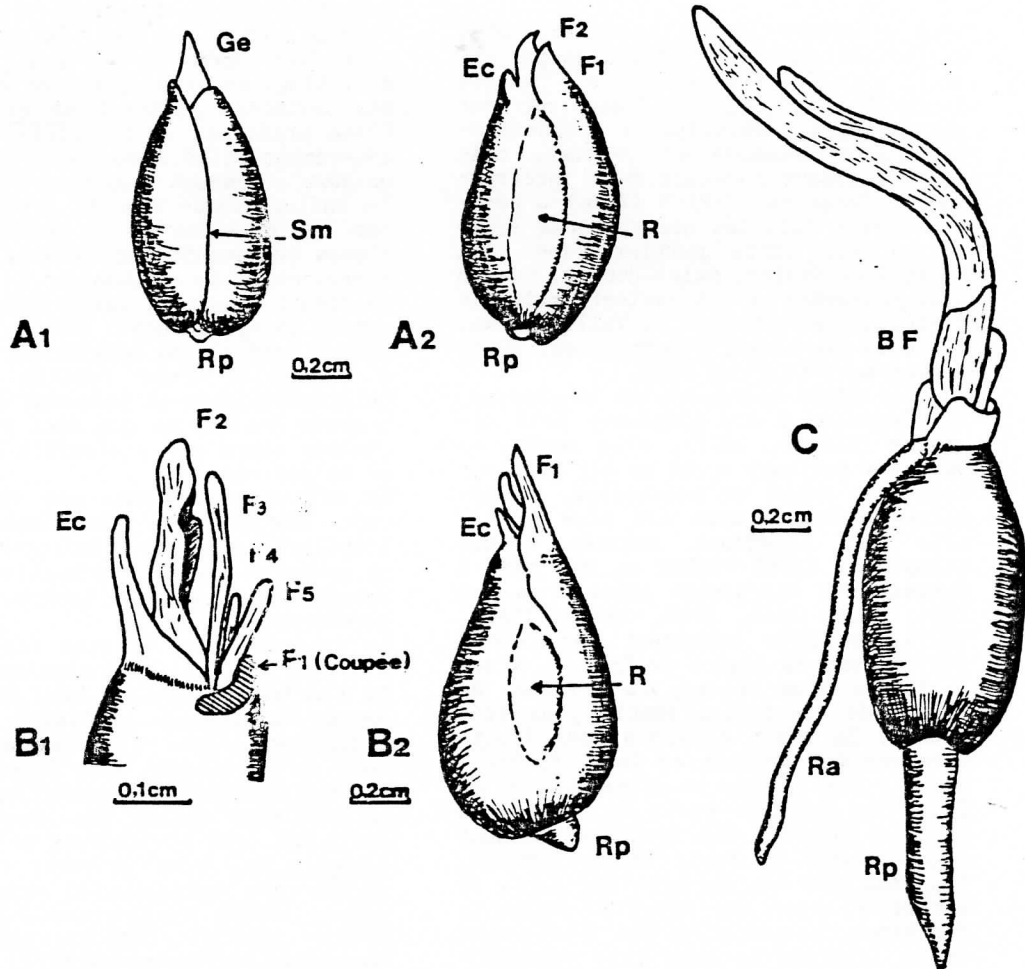


Figure 4 : Germination de la graine de *Posidonia oceanica*.

A : Morphologie de la graine à la déhiscence du fruit. A1 vue dorsale, gemmule (Ge), sillon médian de l'hypocotyle (Sm), racine primordiale (Rp). A2 vue ventrale, écaille brune (Ec), écaille verte (F1), feuille médiane de la gemmule (F2), dépression du raphé (R).

B : Morphologie de la plantule âgée de 5 à 10 jours. B1 vue ventrale, B2 coupe saggittale de la gemmule, feuille juvénile à préfoliation recourbée (F2), feuilles juvéniles (F3, F4, F5).

C : Morphologie de la plantule âgée de 10 à 20 jours. Bouquet foliaire (BF), racine adventive (Ra), racine primordiale (Rp).

mordiale pivotante à l'autre extrémité de la plantule (Fig. 4B). A partir du 10 Juin, sont apparues progressivement une racine adventive à la base de l'apex, puis une deuxième racine adventive. Le bouquet foliaire de la plantule

se compose alors de 4 à 6 petites feuilles vertes (Fig. 4C). L'évolution des plantules s'est arrêtée à ce stade dans notre aquarium.

4 DISCUSSION

Dans l'herbier étudié à Villefranche, malgré une densité de floraison par endroit de 140 fleurs par m², suivie d'une fécondation, les fruits ne sont pas parvenus à maturité. Ils sont tombés entre Décembre et Janvier, mais leur croissance s'était déjà interrompue en Novembre. GIRAUD (1976) à Port-Cros avait fait des observations similaires sur trois herbiers dont les floraisons étaient moins denses, un peu plus profondes et qui avaient également avorté durant l'hiver. A Villefranche, c'est la même zone d'herbier qui avait fleuri en 1969 et en 1982.

Sur les côtes continentales françaises, la floraison a été plusieurs fois signalée (GIRAUD, 1977), elle semble se produire toujours après un été particulièrement chaud et ensoleillé, la récolte de fruits murs est plus rare ; elle fut cependant relatée depuis GERMAIN DE SAINT PIERRE en Mai 1857 à Hyères, par différents auteurs en Mai 1854, 1858, 1865, 1868, 1924 (GIRAUD, 1977), et plus récemment par COOPER (1976) dans la région de Hyères. A des latitudes plus basses, la présence de fruits de *Posidonies* semble plus fréquente. En 1982, à Ischia, des fruits murs ont été trouvés en Avril (MAZELLA et al., 1983), nous en avons trouvés en Corse du Sud fin Avril et début Mai 1983. A Palerme, des fruits s'échouent chaque année en Avril et en Tunisie, ils nous ont été signalés fin Mars. Il semble y avoir une relation entre la fréquence, la précocité des fruits murs et la latitude du lieu ; la reproduction sexuée, dans ces conditions, jouerait un rôle d'autant plus important que les peuplements seraient situés plus au sud. Sur le littoral français, selon nous, la reproduction de l'espèce se produit surtout par multiplication végétative, croissance de tiges rampantes et bouturage naturel de fragments de tiges. Cette différence dans le mode de reproduction de *Posidonia oceanica* selon la latitude pourrait avoir une conséquence sur la variabilité génétique des herbiers. Nous pouvons supposer la présence de peuplements de type clonal à faible variabilité génétique au nord, succédant à des peuplements à plus forte variabilité génétique au sud de la Méditerranée. Seuls les axes orthotropes peuvent porter des fleurs, leur méristème apical se transforme en méristème fructifère. Les inflorescences apparaissent aussi sur les axes

verticaux latéraux qui sont suffisamment éloignés du méristème terminal qui leur a donné naissance. Cette observation fait penser à des inhibitions de méristèmes décrites chez les Phanérogames aériennes (NOZERAN et al., 1978). L'axe principal de l'inflorescence est légèrement brisé comme celui d'une cyme unipare cependant nous pensons que cette inflorescence est de type racémeux car la formation et la maturation des fleurs commencent par la base de l'inflorescence. En raison de la présence de fleurs sessiles, cette inflorescence serait un épi composé. Chaque fructification latérale ou épillet se développe à l'aisselle d'une feuille axillaire chlorophyllienne et présente une petite bractée écailleuse que nous avons considérée comme une préfeuille en raison de sa position.

Le méristème terminal est définitivement absorbé par la formation de l'épillet apical de l'inflorescence qui ne présente pas de préfeuille contrairement aux épillets latéraux qui le précèdent.

La croissance de la tige cependant ne s'arrête pas, elle est reprise par celle d'un axe secondaire issu du développement du bourgeon axillaire situé immédiatement sous l'inflorescence. Ce mode de croissance dans lequel un méristème caulinnaire secondaire remplace un méristème apical est appelé sympodial. Les axes horizontaux de *Posidonia oceanica* qui sont purement végétatifs et les axes verticaux qui ne présentent pas de fleurs ont une croissance monopodiale conduite toujours par le même méristème caulinnaire apical.

Une coupe sagittale pratiquée dans l'ovaire montre un micropyle en position basale comme le supposait déjà GERMAIN DE SAINT PIERRE (1857). L'ovule est donc anatrope à placentation pariétale. La déhiscence du fruit de la *Posidonie* avait été décrite par les auteurs du siècle dernier (DEN HARTOG, 1970). Ce fruit provient d'un ovule uniloculaire, il présente une déhiscence aléatoire indépendante des sutures carpellaires et bien que son mésocarpe soit gorgé d'eau, son épicarpe est sclérifié ; c'est un fruit très particulier qui ne devrait pas être, selon nous, considéré comme une baie.

La graine de la *Posidonie* est entièrement exalbuminée et réduite à un embryon nu et chlorophyllien qui germe immédiatement. Dans la gemmule, l'apex préformé est protégé par une écaille brune, une écaille chlorophyllienne

charnue et une feuille juvénile recourbée coiffant les plus jeunes feuilles et le méristème apical. L'apparition du premier bouquet foliaire et la poussée de la racine primordiale se produisent en 8 à 10 jours, les racines adventives apparaissent une semaine plus tard. Posidonia oceanica présente des caractères morphologiques de l'appareil fructifère qui semblent primitifs comme la présence d'anthères tépaloïdes et surtout la formation d'une graine entièrement exalbuminée, réduite à un embryon nu sans protection contre les agents physiques et les prédateurs. Cette graine doit germer immédiatement, mais peut difficilement se planter sur les fonds marins littoraux en raison des courants et la houle.

Toutes les observations réalisées sur les floraisons, la fructification et les conditions de germination, font penser que la Posidonie peut rarement se reproduire sexuellement sur le littoral méditerranéen français. C'est seulement dans le sud de la Méditerranée, lorsque les graines sont fréquentes et nombreuses que quelques unes d'entre elles peuvent parvenir à germer, donner naissance à des plantules qui constitueront de nouveaux individus.

Remerciements

Nous remercions Messieurs MINICONI du Parc Naturel Régional de Corse, BOULAN de l'Université de Sfax en Tunisie et CALVO de l'Institut botanique de Palerme qui nous ont signalé la présence de

fruits de Posidonie.

REFERENCES

COOPER G., 1976 : La Posidonie, plante étonnante. Fondation G. Cooper, Jardinier de la mer, Fr., Cahier N° 1, : 1-57.

DEN HARTOG C., 1970 : The sea-grasses of the world. North-Holland publishing company, Amsterdam, Netherl., : 1-275.

GERMAIN de SAINT PIERRE E., 1857 : Sur la germination et le mode de développement du Posidonia caulini Bull. Soc. bot. Fr., Fr., 4 : 575-577.

GIRAUD G., 1976 : Floraison de Posidonia oceanica à Port-Cros. Trav. sci. Parc nation. Port-Cros, Fr., 2 : 191-193.

GIRAUD G., 1977 Recensement des floraisons de Posidonia oceanica (Linné) Delile en Méditerranée. Rapp. Comm. internation. Mer Médit., Monaco, 24 (4) : 127-130.

MAZZELA L., GAMBI C., RUSSO F., WITTMANN J., 1983. Flowering in Posidonia oceanica (L.) Delile prairies around the island of Ischia (Gulf of Naples). Rapp. Comm. internation. Mer Médit., Monaco, 28 (3) : 117-119.

NOZERAN R., BANCILHON L., NEVILLE P., 1978 : Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. Physiol. Veg., Fr., 16 (2), 177-194.