

Sur la portée de la loi de Ludwig.

Par

DEZYDERY SZYMKIEWICZ.

La loi de Ludwig détermine, comme on le sait, la valeur la plus fréquente du nombre d'organes homologues réunis dans une région de la plante, p. ex. dans une fleur, dans une inflorescence etc. Cette valeur est égale à un terme de la série de Fibonacci:

$$1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, \dots, \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right)^{n+1} - \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right)^{n+1} \right], \dots$$

ou bien à un multiple d'un terme de cette série.

Les faits en question ont été remarqués il y a longtemps, car Kepler en parle dans une publication de 1611. Mais ce n'était que Ludwig qui a le premier poursuivi des études systématiques sur le sujet. Il a constaté qu'un grand nombre d'espèces végétales est régi par la loi des nombres de Fibonacci, mais il a rencontré également des cas aberrants qui présentaient des nombres n'ayant aucun rapport avec ladite série. La question a été traitée ensuite par Mr Vogler¹⁾ qui a étudié les résultats obtenus par Ludwig i par d'autres auteurs sur les fleurs ligulées des Composées. Il est arrivé à la conclusion que la loi de Ludwig n'est valable que dans 85% de cas étudiés et que, par conséquent, elle n'est pas une loi mais simplement une règle.

Il est indiscutable que la loi ou, si l'on veut, la règle de Ludwig admet de nombreuses exceptions, lorsqu'on la conçoit de la manière généralisée, en l'appliquant à toutes sortes d'agglomérations des organes homologues. Mais il suffit de la limiter à certains cas spéciaux pour que les exceptions disparaissent complètement. En par-

¹⁾ Vogler, P. Das „Ludwig'sche Gipfelgesetz“ und seine Tragweite. — Flora. Vol. 104 (1912). 123—128.

ticulier, il en est ainsi, lorsqu'on ne considère que les verticilles situés sur l'axe principal de la plante.

De cette manière, les fleurs ligulées des Composées concordent parfaitement avec la loi de Ludwig, lorsqu'on ne prend que les capitules terminaux chez les formes n'ayant qu'un seul rang de ces fleurs. Les capitules terminaux contiennent plus de fleurs que les capitules latéraux¹⁾ et, par suite, suivent une autre loi que ceux-ci. Par exemple, Mr Vogler²⁾ a constaté pour *Senecio subalpinus* Koch le nombre le plus fréquent de ligules égal à 19:

10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
2	5	6	31	45	87	169	240	310	366	348	287	183	66	32	12	3	—	1

Mais il a pris tous les capitules des plantes étudiées. Les capitules terminaux seuls m'ont donné un autre résultat³⁾:

12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	—	1	4	5	3	8	9	11	16	11	1	2	1

Au lieu de 19, qui n'a aucun rapport avec la série de Fibonacci, j'ai obtenu 21 qui appartient à cette série.

Je pourrait citer un grand nombre d'exemples de même genre. Je n'en donne que quelques-uns, tous se rapportant naturellement aux capitules terminaux.

Senecio sarracenicus L. (*S. fluviatilis* Wallr.) (D'après les plantes cultivées dans le Jardin Botanique de Dublany, en partant des semences obtenues d'un jardin botanique étranger).

5	6	7	8	9
1	7	29	75	2

Soliaago Virga aurea L. (D'après le matériel ramassé à Skole dans les Carpathes Orientales et examiné par ma femme).

¹⁾ Haacke, W. Entwicklungsmechanische Untersuchungen. I. Über numerische Variation typischer Organe und korrelative Mosaikarbeit. — Biol. Centralbl. XVI (1906), pp. 481 et les suivantes.

Szymkiewicz, D. Recherches biométriques sur les Composées. — Acta Soc. Bot. Polon. I (1923) 168—184.

²⁾ Vogler, P. Variation der Anzahl der Strahlenblüten bei einigen Kompositen. — Beihefte z. Bot. Centralbl. Erste Abteilung. XXV (1910). 387—396.

³⁾ Le matériel provenait de Polana Iwaniacka dans le Tatra.

7	8	9	10	11	12	13
2	9	12	17	12	5	2

Ptarmica vulgaris D. C. (D'après les plantes recueillies aux environs de Säiniyoki en Finlande)¹⁾.

9	10	11	12	13
1	1	2	5	10

Senecio argunensis Turcz. (D'après les plantes cultivées dans le Jardin Botanique de Dublany des semences provenant de Nikolsk-Oussouriski que je dois à l'extrême obligeance de M^{me} Alissova),

10	11	12	13	14	15
2	6	9	23	2	1

Senecio campestris D. C. (D'après le matériel recueilli aux environs de Czortowiec près Kołomyja).

8	9	10	11	12	13	14	15
1	2	4	7	12	41	19	12

16	17	18	19	20	21	22	23
8	7	2	2	1	1	0	1

Senecio pratensis D. C. (*S. sulfureus* Baumg.). (D'après les plantes cultivées dans le Jardin Botanique de Dublany des semences de Czarna Hora communiquées par M^r T. Wilczyński).

14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1	0	0	0	1	2	3	17	11	12

24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
11	11	9	5	7	3	2	2	3	2	0	2	0	1

¹⁾ Il s'agit ici bien de l'espèce *P. vulgaris* D. C., non de *P. cartilaginea* Ledeb. qui n'a que 8 ligules.

Senecio rivularis D. C. (D'après le matériel recueilli à Pszczyna en Silésie Polonaise par M^r Szafer).

13	14	15	16	17	18	19	20	21	8
2	2	3	1	6	1	5	6	8	1

23	24	25	26	27	28	29	30	31
1	2	0	0	0	0	0	0	1

De tous ces exemples les trois derniers sont surtout intéressants, car ils se rapportent à la section *Thephroseris* du genre *Senecio*, où les différences entre les capitules terminaux et latéraux sont considérables.

Les Composées ayant les fleurs ligulées, disposées en plusieurs tours de spirale sur le pourtour des capitules, se comportent d'une manière différente. Le matériel le plus commode est fourni ici par le genre *Aster*. Or, d'après la mise au point de M^r Vogler¹⁾, le nombre le plus fréquent de ligules n'appartient pas toujours à la série de Fibonacci, comme on peut le voir de données que voici:

Aster chinensis — 21 (de Helgnero).

A. novae angliae — 37 (Shull).

A. novae belgii — 37 (Shull).

A. prenanthoides — 26—27 et 22 (Shull).

A. puniceus — 37 (Shull).

A. shortii — 13 (Shull).

A. trinervus — 16 (Koriba).

Ces données ne sont pas encore décisives, car elles se rapportent à tous les capitules examinés ensemble, sans tenir compte de leur position sur la plante. Quant à moi-même, j'ai n'ai pu examiner jusqu'ici qu'une seule espèce d'*Aster*: *A. salicifolius* Lam. Les capitules terminaux recueillis sur les plantes cultivées dans le Jardin Botanique de Dublany ont donné les résultats suivants:

17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
2	3	4	3	10	13	43	61	75	41

¹⁾ Vogler, P. Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. — Jahrbuch 1910 der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft. St. Gallen (1911).

27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
28	22	14	12	10	8	12	7	10	3

37	38	39	40	41	42
3	3	2	0	2	1

On obtient ainsi pour cette espèce le nombre 25 qui est le multiple de 5 appartenant à la série de Fibonacci. On serait ainsi en accord avec la loi de Ludwig dans sa forme énoncée au début de cet article. Mais il serait utile de restreindre le nombre de multiples admis par la loi à ceux qu'on obtient par la multiplication par 2^n . La raison en est de ne trouver dans les verticilles que les multiples de ce genre. Ainsi les verticilles de feuilles chez *Equisetum* comptent 3, 6, 12 ou 24 membres, c'est-à-dire 3×2^n . Les péristomes des Mousses sont composés de 2, 4, 8, 16, 32, 64 ou 128 dents (2×2^n). La loi de Ludwig, ainsi précisée, devient plus instructive. Le cas d'*Aster salicifolius* serait ainsi mis en dehors d'elle. L'étude biométrique des espèces du genre *Aster* promet des résultats fort intéressants.

Nous nous sommes occupés jusqu'ici des verticilles formés par des fleurs ligulées des Composées. On peut démontrer facilement que toutes les autres formes des verticilles suivent la même loi. Tel est le cas avant tout des verticilles floraux. Écrivons la série des nombres entiers, en y soulignant ceux qui appartiennent à la série de Fibonacci ou bien constituent les multiples des termes de cette série obtenus par la multiplication par 2^n .

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16,...

Or, on trouve des plantes ayant les verticilles floraux de 2 membres (*Circaea*, *Majanthemum*) de 3 (la plupart de Monocotyledones), de 4 (*Epilobium*, *Cornus*), de 5 (la plupart de Dicotyledones), de 6 (*Lythrum*), de 8 (*Dryas*), de 10 et 12 (certaines espèces de *Sempervivum*), de 13 (les pétales-nectaires de certaines espèces de *Helleborus*). On a enfin des verticilles de 16 membres dans les fleurs de *Lafoënsia punicifolia* (*Lythraceae*). Mais on ne trouve qu'un seul cas de verticilles floraux de 7 membres (*Trientalis*) et aucun cas des verticilles de 9, 11, 14 et 15 membres.

L'unique exception à la loi de Ludwig, présentée par *Trien-*

talis, mérite d'être examinée de plus près. M^r Charlier ¹⁾ a trouvé pour le verticille des étamines les fréquences:

5	6	7	8	9
1	38	130	3	1

Or, cette exception se ramène facilement à la règle, car *Trientalis* n'a pas de fleurs terminales et nous avons limité la loi de Ludwig à l'axe principal. Il serait intéressant de rechercher les cas tératologiques de cette plante ayant une fleur terminale.

Nous nous sommes arrêtés sur les verticilles floraux de 16 membres. Les verticilles plus complexes qu'on trouve par exemple chez les Crassulacées ne sont pas malheureusement examinés jusqu'ici. On ne peut citer que le cas de *Helleborus niger* qui a, d'après Eichler ²⁾, les nectaires disposés en verticilles de 21 membres, ce qui concorde parfaitement avec la loi de Ludwig.

Les verticilles des feuilles végétatives rentrent également dans la loi. Ils sont pour la plupart très simples et se composent de 2, 3 ou 4 membres. Le cas plus complexe d'*Equisetum* a été déjà cité. Il serait intéressant d'examiner à ce point de vue les verticilles des feuilles chez *Casuarina*.

La loi de Ludwig régie enfin aussi les verticilles des Cryptogames, comme nous l'avons déjà vu chez les Mousses et les Prêles.

Cette loi n'admet pas d'exceptions, lorsqu'on lui donne la nouvelle forme que nous avons présentée plus haut. Le nombre le plus fréquent de membres d'un verticille situé sur l'axe principal de la plante est toujours égal à un terme de la série de Fibonacci ou bien à un multiple d'un terme de cette série obtenu par la multiplication par 2ⁿ. La loi de Ludwig, ainsi conçue, est une véritable loi de la nature.

Laboratoire de Botanique de l'École Polytechnique de Léopol.

¹⁾ Charlier, C. V. L. A statistical description of *Trientalis europaea*. — Arkiv för Botanik. Vol. 12, Nr. 14 (1913).

²⁾ Voir „Blütendiagramme“.