Etude de la croissance rythmique chez de jeunes manguiers (*Mangifera indica* L.).

Quatrième partie : Modifications expérimentales du rythme de croissance et de développement. Hypothèses sur son déterminisme.

E. PARISOT*

STUDY OF THE GROWTH RHYTHM IN YOUNG MANGO PLANTS (*MANGIFERA INDICA* L.).
Part 4 : Experimental changes in the growth and development rhythm. Hypotheses on how it is determined.
E. PARISOT.
Fruits, May 1988, vol. 43, n° 5, p. 293-312.

ABSTRACT - The space-time organization of the growth rhythm in young mango plants has been described in parts 2 and 3. This morpho-genetic rhythm involves conspicuous phenomena such as the building up of morphogenesis units, all on the same pattern, in successive growth waves, alternance of short internodes with longer internodes, foliar polymorphism, a longer rhythm lasting 4 or 5 morphogenesis units, and also less apparent phenomena such as initiation of the leaves on the terminal bud and differentiation of the wood cells.
This fourth part describes how the different aspects of this rhythm react to some factors, both external (temperature, light) and internal (leaf removal). Thus, systematically removing the leaves as soon as they reach a length of 5 cm results in completely suppressing rythmic growth and produces plants with continuous growth and development. The results and experiments are commented upon and the mango is compared with other tree species, both tropical and temperate and then the various hypotheses that have so far been put forward about the fundamental mechanisms of the growth rhythm in trees are discussed ; a hypothesis on the more specific growth rhythm of the mango tree is then drawn up.

ETUDE DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE CHEZ DE JEUNES MANGUIERS (*MANGIFERA INDICA* L.).
Quatrième partie : Modifications expérimentales du rythme de croissance et de développement. Hypothèses sur son déterminisme.
E. PARISOT.
Fruits, Mai 1988, vol. 43, n° 5, p. 293-312.

RESUME - Dans les deuxième et troisième parties a été décrite l'organisation spatio-temporelle du rythme de croissance chez de jeunes manguiers. Ce rythme morphogénétique s'inscrit dans des phénomènes remarquables comme l'édification d'unités de morphogenèse, toutes construites selon un même modèle, au cours de vagues de croissance successives, l'alternance d'entre-noeuds courts avec des entre-noeuds plus longs, le polymorphisme foliaire, un rythme de plus longue période égale à 4 ou 5 unités de morphogenèse, et aussi dans des phénomènes moins apparents comme l'initiation des feuilles au niveau du bourgeon terminal et la différenciation des cellules du bois.
Dans cette quatrième partie, il sera montré comment les divers aspects de ce rythme réagissent à certains facteurs externes (température, lumière) ou internes (ablations foliaires). Ainsi, l'ablation systématique des feuilles, dès qu'elles atteignent la longueur de 5 mm, permet de supprimer toute rythmicité et de n'obtenir que des plants à croissance et à développement continus. Après un commentaire des résultats et des expérimentations, et une comparaison du manguier à d'autres espèces arborescentes, tropicales et tempérées, il sera discuté des diverses hypothèses avancées à ce jour sur les mécanismes fondamentaux de la croissance rythmique chez les arbres ; une hypothèse, concernant celle plus spécifique du manguier sera alors formulée.

INTRODUCTION

La méthode qui nous paraît être la meilleure pour aborder l'étude du déterminisme du rythme de croissance et de développement est d'essayer de modifier son déroulement.

Dans la deuxième partie, nous avons précisé les conditions de température, de lumière et d'humidité dans lesquelles nous avons étudié jusqu'à maintenant les jeunes plants de manguier. Comment réagiront-ils s'ils sont placés dans des conditions d'environnement différentes ? On peut se demander dans quelle mesure les trois paramètres qui nous ont servi à caractériser leurs rythmes morphogénétiques à savoir la période, l'amplitude et la phase, seront modifiées.

La température et l'éclairement sont sans aucun doute parmi les paramètres du milieu dont l'influence sur les êtres vivants a été la plus décrite. Pour cette raison, ils constituent les deux facteurs externes que nous avons retenus pour notre expérimentation.

Les éléments qui composent un végétal sont beaucoup moins variés que ceux des animaux ; en revanche, ils sont présents dans un même individu en un plus grand nombre d'exemplaires. Il suffit, en effet de penser par exemple à l'unité de morphogenèse qui n'est constituée que d'entre-noeuds, de feuilles et de bourgeons axillaires. Comme nous l'avons déjà souligné, au désordre inéluctable qui s'ensuivrait si ces éléments se développaient indépendamment les uns des autres, s'oppose dans la réalité l'ordre très précis qui conduit à la forme harmonieuse et caractéristique du

végétal. Ceci suppose tout un réseau de corrélations entre les divers éléments de l'unité de morphogenèse qu'ils soient ou non de même nature. Il est donc légitime de penser que, si nous modifions cette structure en supprimant par exemple telle ou telle feuille en croissance, nous pouvons perturber de façon contrôlée le rythme morphogénétique du manguier et recueillir ainsi des renseignements sur son mécanisme.

INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES

Dire que les conditions du milieu jouent un rôle essentiel dans la manifestation d'un rythme exogène est une évidence ; en revanche, la réponse est beaucoup moins immédiate s'il s'agit d'un rythme endogène.

Dans le but de déterminer l'impact que la modification d'une des conditions du milieu peut avoir sur l'organisation spatio-temporelle de jeunes pousses de manguier, nous avons procédé à deux expériences qui consistent, l'une, à placer les plantes dans trois enceintes réglées à des températures différentes : 18, 25 et 32°C, l'autre, à les disposer sous deux éclairements distincts : 4 000 et 29 000 lux. Quant au cycle photopériodique, il demeure inchangé.

Température.

Température °C	Durée de la photophase (h)	Intensité lumineuse (lux)	Humidité relative (p. 100)
18	16	4000 ± 200	80 ± 10
25	"	"	85 ± 5
32	"	"	60 ± 10

Les trois conditions expérimentales choisies sont résumées dans le tableau ci-dessus. L'effet le plus évident de la température sur le rythme de croissance est certainement la diminution ou l'allongement de la durée totale des vagues de croissance selon que les plantes sont placées à haute ou à basse température (tableau 1) ; ainsi, à 25°C, le déroulement des sept premières vagues de la plante n° 1 nécessite 161 jours, alors qu'à 32°C 114 jours seulement suffisent à la plante n° 13, soit un gain de temps d'environ 30 p. 100 ; au contraire entre 25 et 18°C, la durée des vagues est multipliée à peu près par trois, ce qui nous a contraint à abréger l'expérience au terme de la troisième vague de croissance.

On constate que, malgré l'influence considérable de la température sur la période du rythme de succession des vagues de croissance, la répartition de chacune d'elles en un stade de croissance et un stade de «repos apparent» n'est en rien modifiée.

De plus, les études séparées de la croissance caulinaire et de la croissance foliaire nous conduisent à la même remarque, à savoir que la température n'a d'effet que sur la durée des vagues de croissance mais très peu sur les durées respectives des deux stades qui les composent (tableau 1).

Que les plantes soient placées à haute ou à basse température, il subsiste toujours un décalage d'un quart de période entre les deux croissances caulinaire et foliaire. Mais, à 32°C, par suite de la diminution de la durée des stades de croissance nous n'observons plus, comme à 25°C, d'étalement progressif des stades de croissance foliaire au cours des vagues successives (figure 1). Aussi à la septième vague de croissance, après l'arrêt d'allongement de la tige, il manquait encore à la plante n° 1, à 25°C, 35 p. 100 de la surface foliaire totale de l'unité de morphogenèse contre seulement 0,5 p. 100 à 32°C, à la plante n° 13. Cet étalement est encore plus accentué à 18°C qu'à 25°C (tableau 2).

Ces observations étant rapportées, il faut maintenant décrire l'influence de la température sur la composante spatiale du rythme morphogénétique, à savoir la répétition le long de l'axe caulinaire d'unités de morphogenèse semblables. Si influence il y a, porte-t-elle sur la hauteur des unités, sur leur surface ou leur constitution foliaires ? Quelle est la température optimale ? Voilà quelques-unes des questions que nous sommes amenés à nous poser.

Des trois températures dont nous étudions les effets, la plus favorable à la croissance des jeunes pousses de manguier est incontestablement celle de 25°C. Si nous élevons cette température à 32°C, la hauteur ainsi que la surface foliaire des unités de morphogenèse diminuent de façon importante (tableau 3 A). Ainsi, à 25°C, la hauteur et la surface foliaire globales des sept premières unités sont respectivement égales en moyenne à 459,6 mm et à 1 760,2 cm^2 contre seulement 316,5 mm et 1 164,7 cm^2 en moyenne, à 32°C, soit une diminution de 31,1 et de 33,8 p. 100. Cette diminution est encore plus importante quand on abaisse la température à 18°C.

D'après le tableau 3B, la constitution foliaire des unités de morphogenèse varie également selon que les plantes sont cultivées à haute ou à basse température. De 25 à 32°C, l'influence de la température est marquée par une diminution du nombre de cataphylles écailleuses ou foliacées et par l'absence de feuilles abortives. Le nombre également plus faible de feuilles assimilatrices, associé par ailleurs à une surface foliaire plus petite (tableau 3A), contribue à la réduction de la surface foliaire totale qui a été évoquée précédemment. A 18°C, le nombre et la surface moyenne des feuilles assimilatrices diminuent aussi ; en revanche le nombre de cataphylles de la base et du sommet des unités de morphogenèse s'accroît.

Pour terminer cette description de l'influence de la température sur la croissance de jeunes pousses de manguier, nous pouvons ajouter que la longueur moyenne des entrenoeuds est plus petite à 18 et 32°C qu'à 25°C (tableau 3A).

Eclairement.

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence l'influence tout à fait remarquable de la température sur les deux composantes spatiale et temporelle du rythme d'édification des unités de morphogenèse. La température intervient donc de façon primordiale dans la régulation du rythme. Une variation de l'éclairement a-t-elle le même impact qu'une variation de la température ? Notamment, la période temporelle peut-elle être modifiée ?

TABLEAU 1 - Influence de la température sur la durée des vagues de croissance, des stades de croissance et des stades de repos. A : croissance globale. B . allongement de la tige. C : croissance du feuillage.

	Durée en jours et en p. 100	1		2		3		4		5		6		7		
32°C	stade de croissance	14	93,3	14	93,3	11	78,6	11	84,7	12	85.7	15	75	14	73,7	
	stade de repos	1	6,7	1	6,7	3	21,4	6	35,3	2	14,3	5	25	5	26,3	
	vague de croissance	15	100	15	100	14	100	17	100	14	100	20	100	19	100	
25°C	stade de croissance	20	95,2	15	88,2	17	89,5	19	79,2	17	68	20	74,1	21	75	
	stade de repos	1	4,8	2	11,8	2	10,5	5	20,8	8	32	7	25,9	7	25	A
	vague de croissance	21	100	17	100	19	100	24	100	25	100	27	100	28	100	
18°C	stade de croissance	47	83,9	43	79,6	43	71,7									
	stade de repos	9	16,1	11	20,4	17	28,3									
	vague de croissance	56	100	54	100	60	100									
32°C	stade de croissance	13	81,2	12	80	9	64,3	10	58,8	11	78,6	13	65	11	57,9	
	stade de repos	3	18,7	2	20	5	35,7	7	41,2	3	21,4	7	35	8	42,1	
	vague de croissance	16	100	14	100	14	100	17	100	14	100	20	100	19	100	
25°C	stade de croissance	18	85,7	13	76,5	14	73,7	13	54,2	15	55,6	14	51,9	13	46,4	
	stade de repos	3	14,3	4	23,5	5	26,3	11	45,8	10	44,4	13	48,1	15	53,6	B
	vague de croissance	21	100	17	100	19	100	24	100	25	100	27	100	18	100	
18°C	stade de croissance	42	75	39	72,2	37	61,7									
	stade de repos	14	25	15	27,8	23	38,3									
	vague de croissance	56	100	54	100	60	100									
32°C	stade de croissance	10	71,4	11	73,3	8	61,5	9	56,3	11	68,7	12	63,2	13	61,9	
	stade de repos	4	28,6	4	26,7	5	38,5	7	43,7	5	31,3	7	36,8	8	38,1	
	vague de croissance	14	100	15	100	13	100	16	100	16	100	19	100	21	100	
25°C	stade de croissance	13	81,3	12	66,7	14	73,7	17	62,9	12	52,2	18	64,3	17	58,6	
	stade de repos	3	18,7	6	33,3	5	26,3	10	37,1	11	47,8	10	35,7	12	41,4	C
	vague de croissance	16	100	18	100	19	100	27	100	23	100	28	100	29	100	
18°C	stade de croissance	26	56,5	32	58,2	31	50,8									
	stade de repos	20	43,5	23	41,8	30	49,2									
	vague de croissance	46	100	55	100	61	100									

TABLEAU 2 - Influence de la température sur :
- le nombre de jours qui séparent, à chaque vague l'arrêt de l'allongement caulinaire de l'arrêt de la croissance foliaire
- l'augmentation de la surface foliaire durant ce laps de temps en pourcentage de la surface foliaire finale de l'unité.

	Unités de morphogenèse	1	2	3	4	5	6	7
32°C	nombre de jours	2	2	1	1	1	1	3
	p. 100 de la surface foliaire finale	2,6	3,4	5,5	1,4	0,6	3	0,5
25°C	nombre de jours	2	1	3	6	2	7	8
	p. 100 de la surface foliaire finale	3	0,9	11,7	38,8	6,4	35,8	35
18°C	nombre de jours	5	4	6				
	p. 100 de la surface foliaire finale	4,3	4,1	6,7				

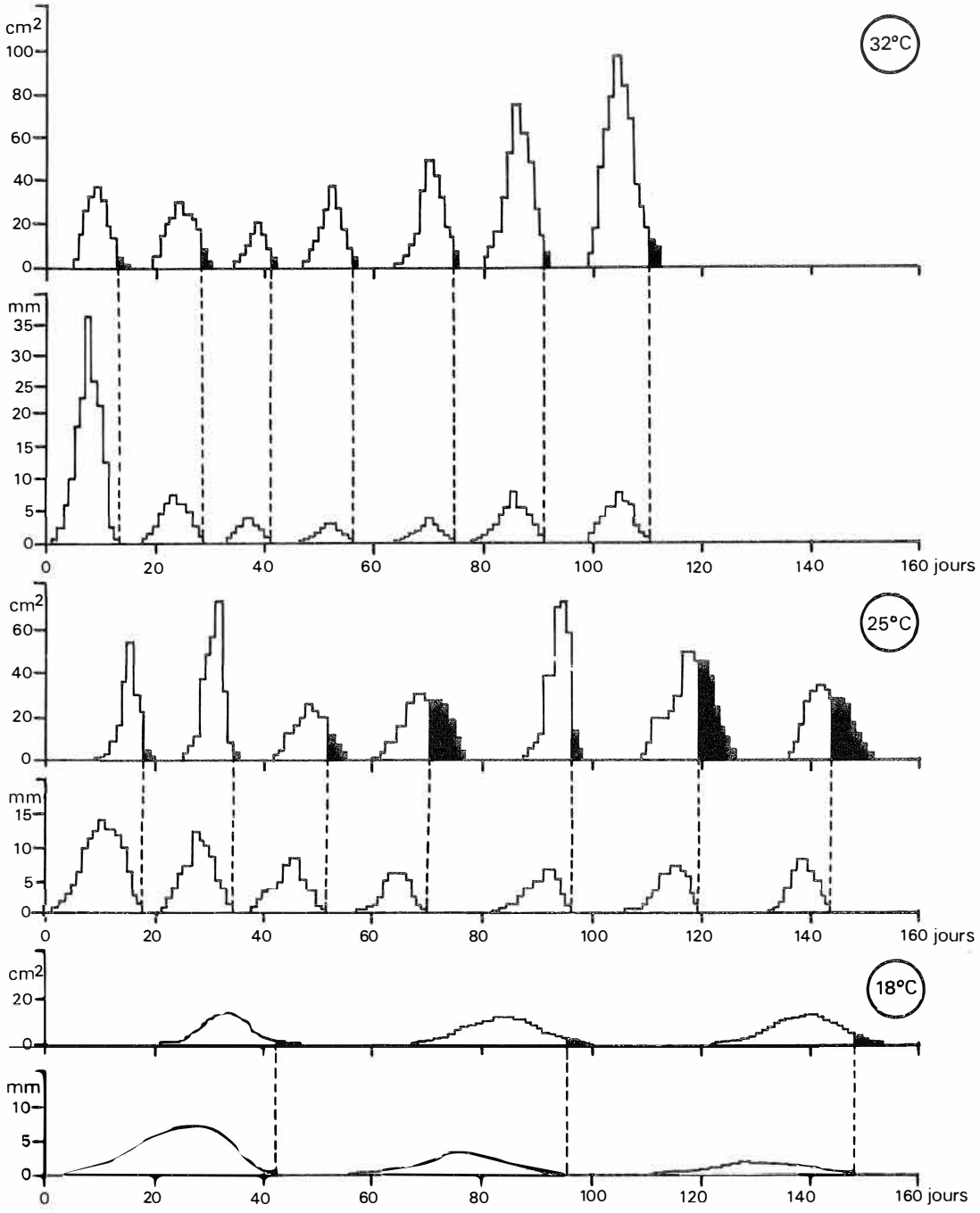

Figure 1 * INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA CROISSANCE JOURNALIERE CAULINAIRE ET FOLIAIRE; (chaque courbe correspond à une plante).

Comme l'indique le tableau ci-dessous, nous avons réparti des jeunes pousses de manguier dans deux milieux ne différant que par la valeur de l'éclairement.

Température (°C)	Durée de la photophase (h)	Intensité lumineuse (lux)	Humidité relative (p. 100)
20	16	4000±200	85±5
20	16	30000±500	80±5

Ne pouvant disposer au moment de nos expériences de chambres climatisées réglées à la température de 25°C, il nous a été impossible de réaliser les essais à la température optimale de croissance.

Bien que sous 29 000 lux les jeunes pousses présentent une hauteur et une surface foliaire plus importantes, cette augmentation de l'éclairement n'a pas pour autant modifié l'organisation temporelle des organismes (tableau 4).

Une élévation de l'éclairement a cependant aussi pour effet de diminuer le nombre des cataphylles de la base et du

TABLEAU 3 - Influence de la température sur la vigueur des jeunes pousses.
Valeurs calculées sur une moyenne de dix plantes.

	Unités de morphogenèse	1	2	3	4	5	6	7	
32°C	hauteur (mm)	141,5	43,5	22,3	18,8	28,7	29,9	31,8	
	surface foliaire (cm²)	175,2	117,5	78,05	131,1	199,75	254,1	209	
	longueur moyenne des entre-noeuds	35,4	6,7	3,2	2,2	3,1	2,9	3	
	surface moyenne des feuilles	43,8	35,7	22,3	29,8	42,5	46,2	38,7	
25°C	hauteur (mm)	135	84,5	62,5	31,4	48,5	45,5	52,2	
	surface foliaire (cm²)	259,6	212,3	123	177,5	282,2	362,4	343,2	A
	longueur moyenne des entre-noeuds	33,75	11,4	7,3	3	4,3	3,3	3,4	
	surface moyenne des feuilles	64,9	59	29,3	34,8	54,3	58,5	47	
18°C	hauteur (mm)	112,2	31,9	13,4					
	surface foliaire (cm2)	135,3	84,5	71					
	longueur moyenne des entre-noeuds	28,05	2,8	0,9					
	surface moyenne des feuilles	33,8	26,4	20,9					

	Unités de morphogenèse	1		2		3		4		5		6		7		
32°C	cataphylles éca. et fol.	0	0	3,2	49,2	3,4	49,3	4,1	48,2	4,5	48,9	4,8	46,6	5,2	49	
	feuilles assimilatrices	4	100	3,3	50,8	3,5	50,7	4,4	51,8	4,7	51,1	5,5	53,4	5,4	51	
	feuilles abortives	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	total	4	100	6,5	100	6,9	100	8,5	100	9,2	100	10,3	100	10,6	100	
25°C	cataphylles éca. et fol.	0	0	3,7	50	4,3	50	5,3	51	6,1	54	7,2	52,9	7,8	51	
	feuilles assimilatrices	4	100	3,6	48,6	4,2	48,8	5,1	49	5,2	46	6,2	45,6	7,3	47,7	B
	feuilles abortives	0	0	0,1	1,4	0,1	1,2	0	0	0	0	0,2	1,5	0,2	1,3	
	total	4	100	7,4	100	8,6	100	10,4	100	11,3	100	13,6	100	15,3	100	
18°C	cataphylles éca. et fol.	0	0	6,2	53,9	9,3	62,4									
	feuilles assimilatrices	4	100	3,2	27,8	3,4	22,8									
	feuilles abortives	0	0	2,1	18,3	2,2	14,8									
	total	4	100	11,5	100	14,9	100									

sommet des unités de morphogenèse ; en revanche, le nombre de feuilles assimilatrices ainsi que leur surface moyenne s'accroissent (tableau 4).

Pour compléter cette étude, nous pouvons comparer les plantes cultivées sous 29 000 lux et à 20°C avec celles qui se sont développées à 25°C mais sous 4 000 lux seulement. Nous constatons alors que l'augmentation de l'éclairement a compensé en partie, sur le plan morphologique, le handicap créé par l'abaissement de la température.

Même chez un poïkilotherme comme un végétal dont l'organisation temporelle générale varie largement avec la température, il existe deux grands types de rythmes endogènes selon que leur période varie ou non avec les changements de température du milieu dans lequel l'organisme vit

TABLEAU 4 - Influence de l'éclairement sur la vigueur des jeunes pousses et sur la durée de leurs vagues de croissance.
Valeurs calculées sur une moyenne de dix plantes.

	Unités de morphogenèse	1		2		3		4	
4 000 LUX	Durée en jours de la vague de croissance	38,7		33,2		36,7		41,8	
	Hauteur (mm)	120,5		52,3		35,7		19,3	
	Surface foliaire (cm²)	129,3		78,5		65,8		75,9	
	nombre de cataphylles éca. et fol.	0	0	5,3	52,5	7,9	59,4	9,1	56,9
	nombre de feuilles assimilatrices	4	100	3,3	32,7	3,6	27,1	4,8	30
	nombre de feuilles abortives	0	0	1,5	14,8	1,8	13,5	2,1	13,1
	nombre total de feuilles	4	100	10,1	100	13,3	100	16	100
30 000 LUX	durée en jours de la vague de croissance	39,2		36,2		37,5		42,3	
	hauteur (mm)	132,3		80,8		57,7		30,1	
	surface foliaire (cm²)	263,2		205,7		108,7		165,1	
	nombre de cataphylles éca. et fol.	0	0	4,1	48,2	4,8	47,1	6,1	46,9
	nombre de feuilles assimilatrices	4	100	3,9	45,9	4,8	47,1	6	46,2
	nombre de feuilles abortives	0	0	0,5	5,9	0,6	5,8	0,9	6,9
	nombre de feuilles	4	100	8,5	100	10,2	100	13	100

(BAILLAUD, 1964, 1971 ; BOYER, 1964 ; MILLET et MANACHERE, 1983). En ce qui concerne les rythmes exogènes, aucun problème évidemment ne se pose.

On sait en effet que les rythmes endogènes, régularisés par certaines périodicités naturelles du milieu, ont une période indépendante de la température ; c'est le cas par exemple des rythmes circadiens liés à l'alternance du jour et de la nuit. En moyenne, une différence de 10°C ne multiplie pas la fréquence d'un rythme circadien par plus de 1.1 ou 1.2, ce qui est faible par rapport au Q 10 des réactions chimiques qui est souvent de l'ordre de 2 ; par contre, la période des rythmes indépendants des périodicités externes s'avère très dépendante de la température. Il ne faut donc pas s'étonner que des variations de 7°C, par rapport à la température témoin, puissent modifier aussi efficacement la période temporelle du rythme morphogénétique du manguier.

Il est tout à fait intéressant de constater que l'organisation générale de l'édification du système aérien n'a été en fait que peu modifiée compte tenu des variations considérables de température et d'éclairement. En effet, bien que la fréquence du rythme morphogénétique soit chez le manguier nettement modifiée sous l'action de la température, nous observons toujours le long de l'axe caulinaire et à intervalles de temps réguliers la répétition linéaire d'unités de morphogenèse. Malgré quelques modifications de leur constitution dues à la température ou à l'éclairement, ces unités demeurent très semblables les unes aux autres.

En résumé, nous pouvons dire que nous avons agi sur la période du rythme morphogénétique sans toucher à sa phase. En effet, quelles que soient les conditions du milieu, il subsiste toujours le même décalage entre la croissance caulinaire et la croissance foliaire.

Un autre résultat important de ces expériences est la mise en évidence de la température optimale pour la croissance et le développement de la jeune pousse de manguier. Le fait que cette température corresponde à peu près à la même moyenne relevée sur toute l'aire de répartition géographique de cet arbre (de LAROUSSILHE, 1980) souligne son excellente adaptation aux conditions écologiques dans lesquelles il vit.

Cette très bonne aptitude de la jeune pousse à croître à 25°C plutôt qu'à une autre température se traduit dans sa morphologie notamment par la formation d'entrenoeuds et de feuilles de plus grande taille mais aussi par une meilleure répartition dans le temps des besoins énergétiques que nécessitent l'élongation de la tige et la croissance du feuillage : c'est à 25°C que nous observons le plus grand décalage entre les maximums de vitesse de croissance caulinaire et foliaire.

EFFETS DE L'ABLATION TOTALE DES FEUILLES

Parmi les modèles de type mécanique qui nous ont été proposés pour rendre compte de l'existence des rythmes chez les êtres vivants, il en est un qui a été abondamment utilisé : c'est la notion d'horloge biologique ou d'horloge interne (BUNNING, 1960). Une horloge est par définition un instrument qui permet de mesurer l'écoulement du temps. La notion d'horloge biologique évoque l'aptitude des êtres vivants à régler leur activité métabolique sur une base temporelle. Or, celle ci est à peu près la même pour toutes les jeunes pousses de manguier.

Comme nous l'avons déjà dit précédemment, il est classique de se demander si au cours de l'expérimentation on touche au mécanisme même de l'horloge ou seulement à ses aiguilles. Le peu d'influence de la température sur l'organisation spatio-temporelle fondamentale des jeunes pousses, nous incite à penser que seul le mouvement des aiguilles aurait alors été modifié mais non les fondements mêmes du rythme.

En revanche, nous pouvons nous demander ce qu'il adviendra du rythme morphogénétique si nous empêchons une des étapes du développement naturel du manguier de se réaliser. Puisque le développement caulinaire de la jeune pousse est étroitement lié à son développement foliaire, aussi bien sur le plan temporel que sur le plan spatial, il est inévitable que si nous touchons à l'un, l'autre sera considérablement modifié. Si nous pouvons établir qu'à telle stimulation interne correspond telle réaction générale de la plante, alors il sera légitime de penser que nous avons accompli un nouveau pas dans la compréhension des mécanismes mis en jeu.

L'un des aspects principaux de l'étude des corrélations internes chez un végétal concerne la ou les effets produits par un organe sur le méristème qui lui a donné naissance. Nous avons essayé de savoir si la périodicité qui marque la croissance et le développement monopodial du système aérien est ou non contrôlée par les feuilles initiées au niveau du méristème terminal, en nous appuyant sur la connaissance et l'expérience qu'un certain nombre d'auteurs ont acquises sur ce chapitre de la biologie (CHAMPAGNAT, 1955, 1965, 1974 ; ARNEY, 1956 ; NJOKU, 1956 ; NEVILLE, 1961, 1968, 1969, 1970 a et b ; BANCILHON et NEVILLE, 1966 ; CRABBE, 1969 a et b, 1970 ; NOZERAN *et al* 1971 ; MIALOUNDAMA, 1980).

Il est évident que si nous pouvons fournir la réponse à une question aussi capitale, une étape primordiale pour l'orientation future de nos recherches sera accomplie. S'il est prouvé que les feuilles sont à l'origine de l'inhibition périodique du méristème terminal, alors nous aborderions notre approche du mécanisme de la croissance rythmique comme un problème de corrélation inhibitrice entre organes.

Dans le cas où cette hypothèse est exacte, il nous faudra tout d'abord déterminer à partir de quand une feuille est apte physiologiquement à induire un effet inhibiteur sur le méristème qui l'a engendrée.

L'expérience que nous avons réalisée et que nous rapportons ici consiste à éliminer successivement sur de jeunes pousses toutes les feuilles à mesure que celles-ci atteignent une longueur donnée.

Neuf lots de cinq plantes ont été constitués, selon que cette longueur est fixée à 3, 5, 10, 15, 20, 25, 40, 60 ou 80 mm. Ces ablations très sévères n'ont été pratiquées qu'au niveau des troisième et quatrième unités de morphogenèse, les deux premières unités ayant été maintenues intactes, afin de pallier toute carence alimentaire. Les incisions, pratiquées à la base du pétiole, sont facilitées par l'absence de stipules, surtout lorsque les feuilles sont encore incluses dans le bourgeon.

Si nous enlevons systématiquement toutes les feuilles dès qu'elles atteignent une longueur égale ou supérieure à 10 mm, suivant les lots, alors les aspects les plus visibles de

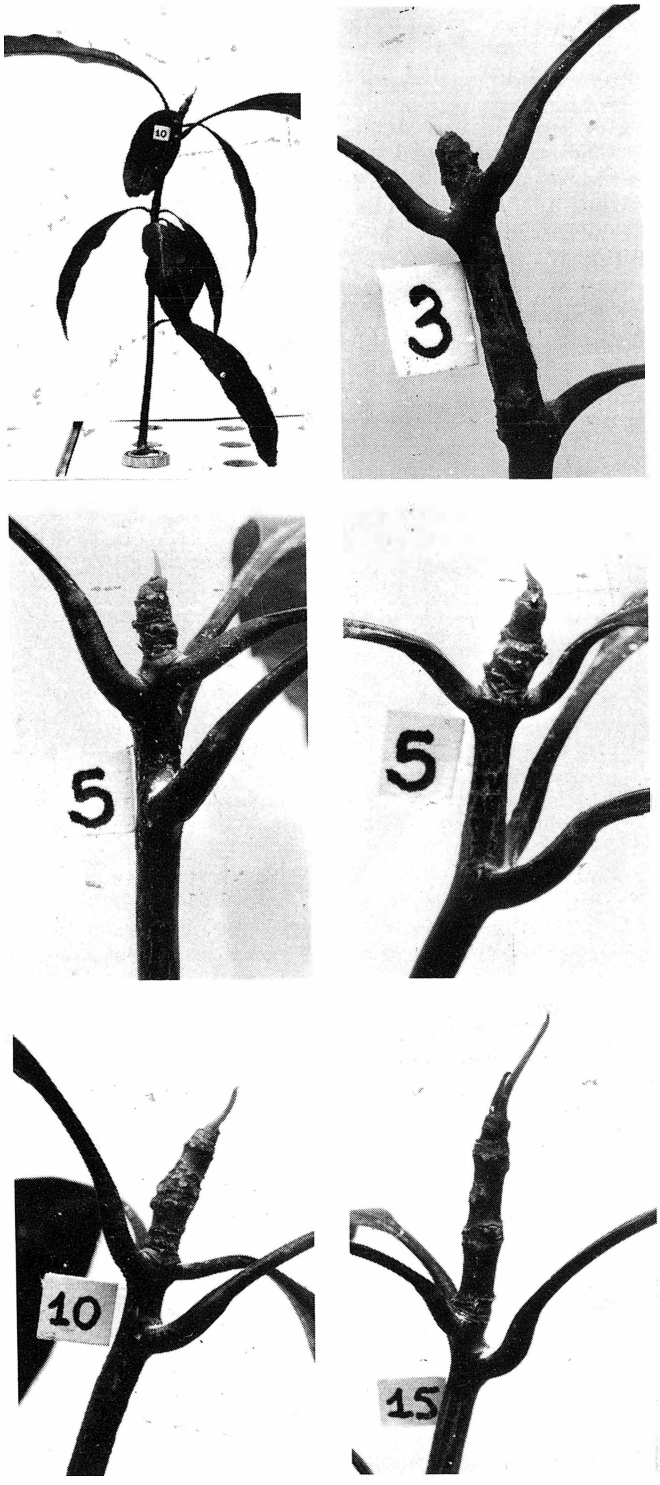

PLANCHE 1 - Jeunes pousses dont les feuilles ont été sectionnées alors qu'elles mesuraient : 3, 5, 10 ou 15 mm.

la croissance et du développement rythmiques demeurent (planche 1 et tableau 5A) ; les plants traités, comme les témoins, présentent toujours une croissance intermittente de leur système aérien, un dégagement périodique des feuilles hors du bourgeon terminal, une différenciation des primordiums foliaires en trois types de feuilles et une périodicité dans les variations de longueur des entre-noeuds.

En revanche, si nous enlevons les feuilles dès qu'elles atteignent 5 mm, alors les jeunes pousses se répartissent en deux groupes (planche 1 et tableau 5A), selon que le rythme subsiste ou non. Dans ce dernier groupe la croissance et le développement des jeunes pousses sont caractérisés par :

- une croissance continue du système aérien,
- un dégagement continu des feuilles hors du bourgeon terminal,
- l'absence d'hétéroblastie,
- des entre-noeuds de longueur identique.

Il est tout à fait clair que cette longueur de 5 cm correspond pour la feuille de manguier à un stade de développement transitoire particulièrement important. Nous pouvons donc penser que si l'ablation des feuilles est pratiquée à un stade encore plus précoce, avant qu'elles n'atteignent 5 mm, alors il y aurait de fortes chances pour que toutes les jeunes pousses traitées présentent cette fois une croissance et un développement continus. Afin de vérifier notre hypothèse, nous avons constitué un nouveau lot de plantes dont les feuilles sont enlevées dès qu'elles atteignent 3 mm. Au terme de plusieurs jours d'expérimentation, l'hypothèse s'est avérée juste : le rythme morphogénétique est supprimé par le traitement ; toutes les jeunes pousses manifestent une croissance et un développement continus (planche 1 et tableau 5A).

Nous allons maintenant préciser chacune des modifications que nous avons apportées au rythme morphogénétique.

Croissance de la tige et longueur des entre-noeuds.

Dans la figure 2, nous avons représenté la croissance caulinaire au cours du temps d'un seul plant par traitement étudié. A la croissance par vagues successives s'oppose l'allongement continu des plants dont les feuilles ont été sélectionnées à un stade très précoce de leur développement. Il faut souligner la faible vitesse d'allongement des jeunes pousses à croissance continue ; la comparaison des deux types de courbes de croissance obtenues avec des feuilles sectionnées à 5 mm juste, est à cet égard très démonstrative. En outre, dans le tableau 5B, nous avons porté la durée des vagues de croissance en fonction du traitement subi par les jeunes plants ; celle-ci est d'autant plus courte que les feuilles ont été sectionnées plus tôt. La durée de la troisième et de la quatrième vagues de croissance est égale respectivement chez les témoins à 19,6 et 23,2 jours, alors qu'elle est réduite à 9,2 et 9,4 jours chez les pousses amputées de leurs feuilles lorsqu'elles mesurent 5 mm.

Les jeunes pousses à croissance caulinaire continue ne manifestent plus de périodicité spatiale dans les variations de la longueur des entre-noeuds : ceux-ci sont tous de taille identique (planche 1, tableau 5). Lors de l'étude morphologique des jeunes plants de manguier, nous avons essayé d'expliquer la longueur relative des entre-noeuds en fonction de la forme et de la surface des feuilles en posant comme hypothèse que les feuilles assimilatrices pourraient stimuler de façon basipète la croissance des entre-noeuds. En outre le caractère probablement additionnel de cette influence nous permettrait, s'il était confirmé, de comprendre pourquoi un entre-noeud est d'autant plus long qu'il est situé sous un plus grand nombre de feuilles assimilatrices. Cette hypothèse n'est pas contredite par les résultats que nous rapportons dans le tableau 5B ; les entre-noeuds sont en moyenne d'autant plus courts que les feuilles sont amputées tôt (pour chaque jeune pousse à

TABLEAU 5 - Effets de l'ablation totale des feuilles selon la taille à laquelle elles sont sectionnées.

Traitements	Croissance	Longueur internodale	Dégagement des feuilles	Hétéroblastie	Chute des feuilles
3 mm	continue	constante	continu	non	non
5	continue rythmique	constante périodique	continu périodique	non oui	non oui
10	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
15	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
20	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
25	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
40	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
60	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
80	rythmique	périodique	périodique	oui	oui
Témoins	rythmique	périodique	périodique	oui	oui

Traitements	3		5		10		15		20		25		40		60		80		Témoins	
			3e	4e	3e	4e	3e	4e	3e	4e	3e	4e	3e	4e	3e	4e	3e	4e	3e	4e
Durée des vagues (jours)			9,2	9.4	9,8	10,4	10,2	12,8	11,8	15,6	14,2	18,2	16,6	20,2	19,6	22,2	20,2	23,8	19 6	23,2
Hauteur des unités (mm)			4,8	3,6	5,8	4,8	9,8	7,6	13,4	9,4	18,4	11,2	23,4	12,5	29,4	14,2	36,6	16,2	63,8	37,6
Nombre d'entre-noeuds			8,2	8,8	7,8	8,8	7,8	8,8	8,4	9,6	7,8	9,6	8,4	9,4	8	9.8	8,2	10,2	8,2	10,2
Longueur internodale	0,25	0,25	0,6	0,4	0,8	0,6	1,2	0,8	1,6	1	2,4	1,2	2,8	1,4	3,6	1,8	4,2	1,6	7,8	3,8

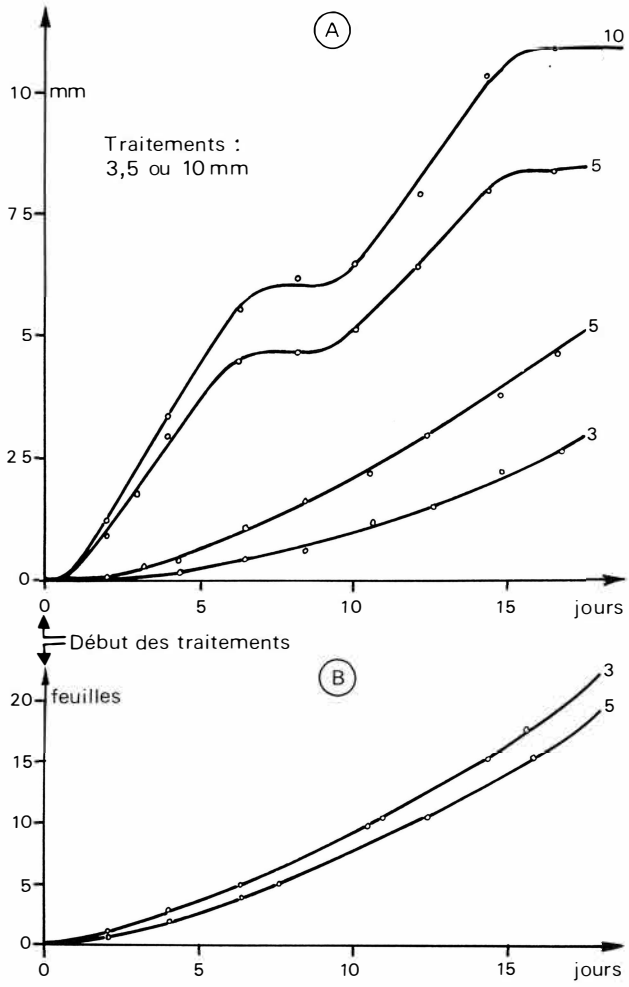

Figure 2 * EFFETS D'UNE DEFOLIATION TOTALE:
A : sur l'allongement caulinaire,
B : sur la cadence d'apparition des feuilles hors du bourgeon terminal.

croissance continue, nous avons calculé la longueur moyenne des dix premiers entre-noeuds formés depuis le début du traitement). Or l'entre-noeud le plus long dans l'unité de morphogenèse est toujours l'entre-noeud médian (planche 1), soit celui qui est situé sous les feuilles assimilatrices. L'égalité de longueur des entre-noeuds chez une pousse à croissance continue est sans doute provoquée par le fait que l'hétéroblastie a disparu : toutes les feuilles sectionnées appartiennent au même type morphologique.

Le nombre moyen d'entre-noeuds par unité de morphogenèse étant à peu près constant d'un traitement à l'autre (tableau 5B), le fait que la hauteur des unités est d'autant plus courte que les feuilles sectionnées sont jeunes, est dû à la diminution de la longueur des entre-noeuds.

Différenciation foliaire.

Si les feuilles d'une jeune pousse de manguier sont sectionnées alors qu'elles mesurent plus de 5 mm, l'hétéroblastie est maintenue (tableau 5A) : les très jeunes feuilles peuvent se différencier en l'un des trois types foliaires caractéristiques de l'unité de morphogenèse. En revanche, l'hétéroblastie disparaît si les feuilles sont amputées avant qu'elles n'atteignent 5 mm. La présence chez les feuilles sectionnées d'un pétiole et d'un limbe bien distincts nous indique que toutes les très jeunes feuilles, issues du méristème, s'engagent alors dans la voie de différenciation menant aux feuilles assimilatrices.

Dégagement des feuilles hors du bourgeon terminal.

Seule une étude histologique de l'organogenèse permettrait de mesurer le plastochrone de façon très précise. Mais cette étude nécessite beaucoup de temps et un grand nombre de plantes. C'est pourquoi certains auteurs, notamment SCHWABE (1959), ont été amenés à distinguer un plastochrone apparent et un plastochrone vrai : le premier indique la durée qui sépare l'apparition de deux feuilles successives hors du bourgeon, alors que le second correspond à l'intervalle de temps qui sépare l'initiation de deux

primordiums foliaires consécutifs. Les valeurs de ces deux plastochrones peuvent différer évidemment selon la vitesse de croissance relative des feuilles.

Dans la figure 2, nous avons représenté la cadence d'apparition au cours du temps des feuilles (ou des entre-noeuds) hors du bourgeon terminal chez de jeunes pousses à croissance continue dont les feuilles sont sectionnées soit à 5, soit à 3 mm. Nous considérons comme étant apparue toute feuille dont la longueur égale 3 mm. L'intérêt de ce graphique est de montrer, d'une part, que les feuilles se dégagent du méristème terminal à intervalles de temps réguliers et, d'autre part, que la vitesse d'apparition des feuilles est plus rapide lorsque les feuilles amputées sont plus jeunes. Le plastochrone apparent est par conséquent plus court quand les feuilles sont amputées à 3 mm (0,8 jour) que quand elles le sont à 5 mm (0,95 jour).

Il est possible de déterminer avec une assez grande précision le moment d'apparition d'une feuille chez une plante à croissance continue ; malheureusement il n'en est pas de même lorsque les feuilles produites par le méristème sont très distinctes l'une de l'autre. La formation successive des feuilles assimilatrices et des cataphylles écailleuses rend très difficile la détermination précise du plastochrone apparent chez les jeunes pousses à croissance rythmique. Néanmoins, puisqu'on connaît le nombre de feuilles de chacune des unités de morphogenèse ainsi que la durée des vagues de croissance correspondantes (tableau 5B), on peut facilement en déduire l'intervalle de temps moyen qui sépare la formation de deux feuilles successives. La durée des vagues de croissance diminue d'autant plus que les feuilles sont sectionnées tôt, alors que le nombre de feuilles par unité de morphogenèse demeure à peu près constant.

Comme précédemment, la cadence de formation des feuilles, chez les jeunes pousses à croissance rythmique, varie selon la taille des feuilles amputées ; elle est d'autant plus rapide que les feuilles sont sectionnées tôt.

L'ablation répétée des feuilles, avant qu'elles atteignent la longueur de 5 mm, a donc un impact considérable sur l'organisation spatio-temporelle de l'organisme, puisque toute rythmicité morphogénétique est abolie ; en revanche, si les feuilles sont sectionnées alors qu'elles mesurent plus de 40 mm, leur ablation n'a plus guère d'effets.

Il ressort de ces expériences que les jeunes feuilles - longues de 5 à 40 mm environ - ont, sur toutes les composantes périodiques du rythme morphogénétique, une influence d'autant plus grande qu'elles sont plus jeunes. En effet, si les feuilles d'une jeune pousse sont toutes sectionnées avant qu'elles n'atteignent la longueur de 5 mm, alors toute rythmicité est abolie : le plastochrone apparent est constant, les feuilles ne se différencient plus qu'en un seul type foliaire, la croissance de la tige est continue et la longueur des entre-noeuds identique. Si par contre les feuilles sont sectionnées après avoir atteint 5 mm, alors le rythme morphogénétique subsiste, au point de vue spatial comme au point de vue temporel, mais différemment suivant la taille des feuilles amputées. Plus celles-ci sont enlevées tôt, plus on diminue, par rapport aux plants non traités, la durée du plastochrone apparent, celle de la vague de croissance et la longueur moyenne des entre-noeuds.

CONCLUSION

En essayant d'établir une relation entre les périodes de croissance et de floraison d'un grand nombre d'espèces arborescentes tropicales à croissance rythmique et les variations de certains facteurs climatiques, ALVIM et ALVIM (1976) ont observé que souvent les arbres d'une même espèce croissent et fleurissent tous ensemble chaque année à peu près à la même époque. Plusieurs facteurs écologiques ont été évoqués pour expliquer ce développement simultané : la température (HARDY, 1960 ; BOYER, 1970), le thermopériodisme (ALVIM, 1965), l'éclairement (COUPRIE, 1972), le photopériodisme (NJOKU, 1963 ; LONGMAN, 1976) et l'humidité (MAC DONALD, 1933 ; PEKEL, 1962 ; MAGALHAES et ANGELOCCI, 1976) entre autres. Notre intention n'est pas de faire ici une analyse détaillée de tous ces travaux ; nous soulignerons seulement la difficulté qu'il peut y avoir à déterminer la part des facteurs externes et des facteurs internes susceptibles d'intervenir dans la nature sur le mécanisme fondamental du rythme de croissance d'un arbre, soumis à des variations périodiques du climat.

Plusieurs auteurs (GREATHOUSE et coll., 1971 ; LAVARENNE et coll., 1971), grâce à des expériences menées en conditions contrôlées sur de jeunes plants, se sont attachés à rechercher le rôle exercé par les facteurs du milieu dans le déterminisme même du rythme morphogénétique. La persistance des vagues de croissance en conditions constantes, le fait qu'au sein d'une population les individus ne soient pas au même instant tous au même stade de développement prouvent que, chez le manguier par exemple, le déterminisme du rythme est indépendant des facteurs du milieu mais qu'il peut en dépendre quant à ses modalités d'expression.

En effet, en faisant varier la température et l'éclairement nous avons pu montrer notamment que la température exerce une influence notable sur les divers paramètres du rythme, qu'ils soient morphologiques ou cinétiques, mais que toutefois elle ne modifie en rien l'organisation spatio-temporelle fondamentale de la jeune pousse de manguier, en particulier elle ne modifie ni l'alternance des stades de croissance et des stades de repos, ni le décalage dans le temps entre l'allongement caulinaire et la croissance foliaire.

Certaines observations sur l'origine éventuelle des feuilles abortives et l'existence probable d'un déficit hydrique périodique, provoqué dans le méristème par la croissance spectaculaire des feuilles assimilatrices, nous avaient fait présager dans la deuxième partie, le rôle essentiel des feuilles dans le rythme de succession des unités de morphogenèse. Toutefois, nous avons fait remarquer que ces feuilles ne pourraient être «actives» tant que leur surface ne serait pas suffisamment importante (PAYAN, 1982 ; BERTHOLON, 1983). Or, nos expériences de défoliation montrent très clairement que les feuilles le sont déjà alors qu'elles ne mesurent que 5 mm de long. En effet, le rythme ne peut se manifester que si la croissance des feuilles est maintenue au moins jusqu'à cette longueur. Si les jeunes feuilles sont sectionnées avant, toute périodicité est abolie ; si elles le sont à 5 mm juste, nous nous trouvons alors en présence de deux types de pousses : les unes ont une croissance et un développement continus, les autres présentent tous les

aspects spatiaux et temporels de la rythmicité. Par conséquent, lorsque la feuille mesure 5 mm de long, elle est à un stade de son développement qu'on peut qualifier d'intermédiaire (VOGEL, 1975 ; PAYAN, 1982). La surface des feuilles étant à ce stade négligeable, il paraît fort improbable que leur étalement puisse alors provoquer un déficit hydrique capable d'entraîner un arrêt de croissance de la jeune pousse.

DISCUSSION GENERALE HYPOTHESES SUR LE DETERMINISME DU RYTHME MORPHOGENETIQUE

Par le petit nombre de feuilles, non stipulées, que comprennent leurs unités de morphogenèse et par leur comportement en conditions contrôlées, les jeunes manguiers issus d'une germination et âgés de quelques mois constituent un matériel de choix pour l'étude de la croissance rythmique chez les végétaux ligneux.

Après avoir commenté l'essentiel de nos résultats et comparé la croissance du manguier à celle d'autres espèces arborescentes, tempérées ou tropicales, nous discuterons des diverses hypothèses avancées jusqu'à ce jour à propos des mécanismes fondamentaux de la croissance rythmique. Nous essaierons de montrer dans quelle mesure les résultats que nous avons obtenus chez le manguier peuvent constituer un apport original dans l'étude de ces mécanismes. Enfin, nous envisagerons en quoi notre travail peut servir de base à une étude des processus mis en jeu dans certaines étapes du développement du manguier, en particulier dans la floraison.

Exposé et commentaire des résultats

Germination et conservation des graines.

Les graines de manguier germent très facilement quand elles sont placées à l'air dans un milieu humide, dans une gamme de température allant de 15 à 45°C. Cependant, leur capacité maximale de germination, soit 100 p. 100, n'est obtenue qu'à des températures élevées, comprises entre 25 et 40°C. C'est entre 30 et 35°C que le temps de latence et le temps moyen de germination sont les plus courts (respectivement 0,5 et 0,75 jour pour la variété 'Mango' à 35°C). Par contre à 5°C, la température est létale pour toutes les graines étudiées. Cette exigence à l'égard des hautes températures est comme à de nombreuses semences d'origine tropicale (CORBINEAU, 1983).

Ainsi, du fait de l'absence de dormance, la germination des graines du manguier ne pose en pratique aucun problème. Malheureusement, il n'en est pas de même en ce qui concerne leur conservation : la forte teneur en eau (environ 150 p. 100 du poids de matière sèche) ne permet pas un séjour prolongé en milieu sec et la perte rapide de leur pouvoir germinatif rendrait inefficace tout stockage au-delà d'un mois, même en milieu humide. Donc, plutôt que de vouloir maintenir leur aptitude à germer, il nous paraît préférable de ne conserver que des graines ayant déjà germé. Dès que les racines se sont allongées de quelques centimètres, il suffit de transférer les plantules à une température assez basse qui ralentisse considérablement leur croissance sans la bloquer. Cette technique s'est révélée efficace puisque nous avons pu conserver les plantules durant trois mois sans aucun dommage pour leur développement ultérieur. Notre stock de graines étant épuisé, nous n'avons malheureusement pas pu tester l'efficacité de cette méthode au-delà de ce laps de temps.

Cette étude de la germination et de la conservation des graines n'est qu'une étude préliminaire. Mais outre le fait que ces quelques données devraient nous permettre de mieux connaître l'influence de l'environnement sur les très jeunes stades de développement du manguier, il ressort de ce travail que les graines de cet arbre pourraient constituer, par l'absence de dormance primaire, un matériel intéressant pour une étude plus générale de la germination des semences d'origine tropicale.

Croissance rythmique des jeunes pousses

Description :

- dans l'espace :

Le système aérien des jeunes manguiers consiste en une tige feuillée, unique, orthotrope, constituée par la répétition linéaire d'unités toutes semblables et dénommées unités de morphogenèse. Les entre-noeuds et les feuilles qui composent ces unités sont en nombre égal et sont localisés les uns par rapport aux autres dans un ordre bien précis : aux entre-noeuds très courts de la base d'une unité correspondent des cataphylles écailleuses puis foliacées (base foliaires, caduques, à limbe inexistant ou très rudimentaire) ; les grandes feuilles assimilatrices sont situées au-dessus de l'entre-noeud médian, c'est-à-dire au-dessus de l'entre-noeud le plus long ; quant aux entre-noeuds très courts du sommet, ils correspondent à des feuilles abortives, feuilles caduques, pourvues d'un pétiole et d'un limbe, mais de petites dimensions.

Toutes les unités de morphogenèse sont constituées suivant le même modèle, hormis la première qui ne possède ni cataphylles, ni feuilles abortives. Ajoutons que ces dernières ne sont pas toujours présentes et que la répétition des unités de morphogenèse détermine une structure périodique, dont la période équivaut à l'unité de morphogenèse.

La hauteur et la surface foliaire des unités de morphogenèse ne sont pas constantes d'une unité à l'autre mais varient suivant un rythme, qui se superpose à la périodicité précédente et dont la période est égale à 4 ou 5 unités.

Cette rythmicité est déterminée non par le nombre des entre-noeuds et des feuilles, mais par leur longueur ou leur surface moyennes.

Le fait que les entre-noeuds, au sein d'une unité, sont d'autant plus longs qu'ils sont situés sous un plus grand nombre de feuilles assimilatrices, nous a amené à penser que ces feuilles pourraient exercer une action basipète sur la croissance des entre-noeuds sous-jacents. Des expériences de défoliation semblent confirmer notre hypothèse: la longueur des entre-noeuds est d'autant plus réduite que les feuilles de l'unité sont sectionnées plus jeunes.

La régulation de la croissance en longueur des entre-

noeuds n'est pas un phénomène simple car dans ce mécanisme interviennent la division et l'allongement cellulaires, deux processus répondant à des stimulus tantôt différents, tantôt identiques (THOMSON, 1954 ; KLEIN et WEISEL, 1964 ; NAKATA et LOCKHART, 1966 ; LE NOIR, 1967 ; MILLET, 1970 ; STEEVES et SUSSEX, 1972 ; GARRISON et BRIGGS, 1975 ; ADCOCK et FINERAN, 1978 ; BIRO et coll., 1980). La longueur plus courte des entre-noeuds après défoliation peut en effet résulter soit d'une diminution du nombre de leurs cellules, de la taille de celles-ci ou encore des deux à la fois. Les corrélations physiologiques entre feuilles et entre-noeuds ne sont pas rares dans la nature. BOIRIVANT (1898), BARLOW et HANCOCK (1956) notent déjà une réduction de la hauteur des tiges suite à une ablation totale des feuilles. Plusieurs travaux montrent que la suppression d'une seule feuille peut avoir notamment pour résultat une inhibition très marquée de l'allongement de l'entre-noeud le plus proche, qu'il soit situé au-dessus (MILLET, 1970 ; KLINGUER, 1981 ; MILLET et coll., 1982 ; PARISOT, 1982) ou au-dessous (JONES et PHILIPS, 1965 ; WETMORE et GARRISON, 1966).

Chez le manguier, les corrélations entre feuilles et entre-noeuds ne sont pas aussi nettes. En effet, si on ne sectionne, à un très jeune stade de son développement, que la première feuille assimilatrice d'une unité de morphogenèse, nous constatons que la croissance de l'entre-noeud situé au-dessous n'est que faiblement inhibée par rapport à celle des témoins. Il semble que les feuilles agissent en synergie et exercent leur influence jusqu'à plusieurs entre-noeuds de distance. Cependant nous ne disposons pas d'assez de données pour pouvoir vérifier notre hypothèse.

Quant au système souterrain des jeunes manguiers, il est constitué essentiellement par une racine principale, pivotante, issus de la radicule de l'embryon et pouvant atteindre plusieurs mètres de long.

L analyse des coupes transversales de la tige nous a permis de constater que le rythme de succession des unités de morphogenèse se manifestent également dans la structure radiale du bois. Des plages concentriques, marquées par la présence de gros vaisseaux ligneux à paroi mince, alternent avec des plages à petits vaisseaux et à paroi plus épaisse. Or, la quantité de «faux-cernes» correspond au nombre d'unités de morphogenèse édifiées par la jeune pousse.

• dans le temps :

Nous avons ensuite procédé à une description détaillée de la croissance des jeunes pousses au cours du temps : à la différence de la racine principale, dont la croissance est continue, la tige et le feuillage croissent par vagues successives. Toutes les unités de morphogenèse étant édifiées à partir du même méristème terminal, la croissance est donc de type monopodial. Nous pouvons noter qu'une croissance continue de la racine principale a également été observée chez l'hévéa par HALLE et MARTIN (1968) et chez le cacaoyer par VOGEL (1975). Cependant ce dernier auteur oppose à la croissance continue de la racine principale pivotante, la croissance rythmique de certaines racines secondaires plagiotropes. Cet auteur qualifie même l'allongement du système souterrain du cacaoyer de «globalement rythmique». La multiplicité des racines secondaires et leur petite taille nous ont conduit dans un premier temps à nous intéresser seulement à la croissance de la racine principale. Néanmoins une étude de l'allongement des racines secondaires plagiotropes pourrait être aussi envisagée chez le manguier.

Les unités de morphogenèse étant toutes édifiées suivant le même modèle morphogénétique, nous avons pu définir six stades de développement communs à toutes les unités. Un de ces stades est marqué par une croissance rapide et simultanée de toutes les feuilles assimilatrices. Or, ce stade précède de peu l'arrêt de croissance de la tige. En effet, nous avons mis en évidence un décalage dans le temps entre l'élongation caulinaire et la croissance foliaire : la première est en avance d'un quart de période sur la seconde. Chaque débourrement du bourgeon terminal survient peu après une méthode de repos au cours de laquelle aucun phénomène de croissance n'est visible. La durée de l'élongation caulinaire demeure constante d'une vague à l'autre ; par contre, celle de la croissance foliaire augmente progressivement. Cependant, la durée respective des stades de croissance et des stades de repos tend à devenir identique.

L'analyse des coupes transversales de bourgeons, prélevés à divers stades de développement des unités de morphogenèse, nous a permis de constater que l'initiation des feuilles n'est jamais interrompue, même pendant les stades de repos ; celui-ci n'est donc qu'apparent. Toutefois, cette activité organogénétique du méristème terminal présente en alternance des périodes d'activité maximale et minimale ; la vitesse de l'organogenèse, assez faible peu de temps après l'étalement spectaculaire des feuilles, atteint son maximum un ou deux jours après le débourrement du bourgeon.

Des variations similaires de ce type d'activité ont déjà été observées par PAYAN (1982) chez de jeunes pousses de chêne. HALLE et MARTIN, en 1968, ont signalé chez l'hévéa un arrêt périodique de l'organogenèse, concomitant avec le début de chaque stade de repos apparent. D'après ces auteurs, l'arrêt temporaire de fonctionnement du méristème terminal serait dû à l'étalement très rapide des feuilles assimilatrices.

Comme cela a été fait chez le chêne (PAYAN, 1982), nous avons essayé de situer dans le temps, par rapport aux divers stades morphogénétiques mis en évidence, l'initiation des feuilles appartenant à une même unité de morphogenèse. Nous avons vu qu'il est fréquent dans la nature que la croissance du système aérien et l'organogenèse soient antagonistes, c'est pourquoi nous avions tout d'abord émis l'hypothèse que les feuilles pouvaient être initiées au cours du «repos apparent» qui précède la formation de l'unité. Or, nous avons montré que les feuilles d'une unité de morphogenèse de numéro d'ordre n sont émises par le méristème entre le stade «pleine poussée» de la vague de croissance n-2 et le stade analogue de la vague suivante. Par conséquent, lorsque le bourgeon débourre toutes les feuilles de l'unité sont déjà initiées, de même que la moitié environ des feuilles appartenant à la prochaine unité. La constitution foliaire d'une unité de morphogenèse n est donc susceptible de dépendre d'événements pouvant survenir au cours de la vague de croissance n-1, et même au cours de la seconde moitié de la vague n-2.

En outre, nous avons constaté d'une part que toutes les feuilles sont identiques lors de leur initiation et d'autre part que le méristème ne subit pas de réduction importante de son activité lorsqu'il initie des feuilles qui marqueront la limite entre deux unités de morphogenèse successives. Le devenir des primordiums foliaires en l'un ou l'autre des trois types morphologiques de feuilles ne semble donc être fixé que bien après leur initiation.

Modifications expérimentales.

L'étude morphologique et cinétique comparée de jeunes pousses de manguier, croissant dans différentes conditions obtenues en faisant varier uniquement la température ou l'éclairement, a montré que ces paramètres ne remplissent aucune fonction essentielle dans le mécanisme fondamental de la croissance rythmique. Bien que des écarts de température de 5°C puissent modifier considérablement les diverses modalités d'expression du rythme (durée des vagues de croissance, hauteur et surface foliaire des unités de morphogenèse), son organisation spatio-temporelle de base n'est en rien perturbée : en particulier, le système aérien des jeunes pousses résulte toujours de la répétition d'unités de morphogenèse semblables, édifiées à intervalles de temps réguliers ; l'élongation caulinaire est toujours en avance d'un quart de période sur la croissance foliaire. Une telle observation a déjà été faite avec d'autres espèces arborescentes (MURRAY et SALE, 1967 ; HALLE et MARTIN, 1968 ; FROMARD, 1982 ; PAYAN, 1982).

Avant de rapporter la suite de nos résultats il peut être intéressant de décrire certains cas anormaux observés dans la nature chez quelques espèces arborescentes à croissance rythmique. L'hévéa «chandelle» (ou «lampbrush» pour les anglophones) est caractérisé (HALLE et MARTIN, 1968) par l'absence de toute rythmicité morphogénétique ; les feuilles sont plus petites que celles des hévéas normaux et les entre-noeuds de longueur égale. Cependant l'anomalie ne se produit pas définitivement : la croissance caulinaire et foliaire, tout d'abord continue, peut spontanément devenir rythmique.

Certaines espèces tropicales de pins présentent des anomalies similaires (KOZLOWSKI et GREATHOUSE, 1970). En 1975, VOGEL signale que sur des souches de cacaoyer, on voit parfois apparaître des axes feuillés orthotropes à croissance, caulinaire et foliaire, continue.

La petite surface des feuilles des hévéas «chandelle» a incité HALLE et MARTIN à réduire systématiquement toutes les feuilles d'individus normaux au tiers de leur surface. Précisons que cette réduction commencée alors que la feuille ne mesure que 10 mm de long, doit être maintenue durant toute sa croissance, sinon la feuille acquiert une surface triple de la normale. Les auteurs ont pu de cette façon reproduire expérimentalement l'anomalie qu'ils avaient décrite. Nous commenterons plus loin l'interprétation qu'ils ont donnée de ce résultat.

Dès à présent nous pouvons dire que les expériences de défoliation que nous avons menées sur le manguier nous ont permis de faire un grand pas vers la compréhension des mécanismes fondamentaux du rythme morphogénétique. Les jeunes feuilles s'avèrent en effet jouer un rôle primordial dans les diverses manifestations de cette rythmicité. Si toutes les feuilles d'une jeune pousse sont sectionnées avant qu'elles n'atteignent la longueur de 5 mm, alors le rythme de morphogenèse disparaît : la croissance de la tige est continue ; les feuilles initiées à intervalles de temps réguliers, ne se différencient plus qu'en un seul type foliaire. La longueur des entre-noeuds étant alors négligeable, voire peut-être nulle, peut-on encore parler à ce propos de croissance ?

Si, par contre, la croissance des feuilles est préservée au-delà de 5 mm, le rythme morphogénétique persiste mais différemment selon la taille des feuilles amputées : plus les feuilles amputées sont jeunes, plus la durée de la vague de croissance caulinaire et la longueur moyenne des entre-noeuds diminuent et plus la vitesse de dégagement des feuilles hors du bourgeon terminal est rapide.

Avant d'aborder l'étude de ses mécanismes fondamentaux, il nous paraît intéressant de comparer la croissance rythmique du manguier avec celle d'autres espèces arborescentes, tempérées ou tropicales.

Croissance rythmique chez d'autres espèces arborescentes

Espèces tropicales.

La croissance rythmique est très répandue chez les végétaux ligneux des régions tropicales et conduit à la formation de modèles architecturaux caractérisés par la répétition de structures semblables (HALLE et OLDEMAN, 1970 ; OLDEMAN, 1972), lesquelles constituent soit des articles, soit des unités de morphogenèse (PREVOST, 1976). Il importe de bien distinguer ces deux types de formation, liés respectivement aux modes de croissance sympodial et monopodial : le premier résulte de l'activité d'un méristème apical à durée de vie déterminée, le second de celle d'un méristème apical à durée de vie indéterminée. La répétition de ces structures peut aboutir à des architectures identiques, que seule une étude morphogénétique permet de différencier.

Or, par rapport au grand nombre d'espèces arborescentes à croissance rythmique, très peu ont fait l'objet d'une telle étude. Néanmoins, parmi les arbres dont la croissance rythmique est analogue à celle du manguier, nous pouvons citer :

- l'hévéa (*Hevea brasiliensis* MÜLL. - Arg.) :

La croissance rythmique de l'hévéa signalée pour la première fois par HUBER (1898), a ensuite été décrite par plusieurs auteurs (DUBOIS, 1962 ; PEKEL, 1962 ; GENER, 1966 ; NOZERAN et DUPLESSIS, 1969) et notamment HALLE et MARTIN en 1968. L'étude morphogénétique de cet arbre a amené ces deux auteurs à distinguer deux types d'unité :

. l'unité de morphogenèse, édifiée en une vague de croissance mais dont les dernières feuilles finissent de grandir au début de la vague suivante, après avoir cependant interrompu leur croissance durant le stade de repos apparent.

. l'unité de croissance, qui croît en une seule vague ; elle est composée d'un «tronçon préformé», constitué

par les premières feuilles dont la croissance a débuté dès la vague précédente, et d'un «tronçon néoformé» (RIVALS, 1965, 1966, 1967).

- le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) :

Classé dans le «modèle de NOZERAN» par HALLE et OLDEMAN (1970) le cacaoyer est l'arbre fruitier tropical, hormis le manguier, dont le rythme morphogénétique a été le plus étudié. Parmi les très nombreux auteurs qui ont travaillé sur cet arbre, il faut citer GREATHOUSE et ses collaborateurs (1971) qui ont démontré l'origine endogène de ce rythme et bien sûr VOGEL (1975), dont les travaux ont permis de progresser beaucoup dans la compréhension des mécanismes fondamentaux des rythmes de croissance.

- Quelques autres espèces arborescentes tropicales ont également été étudiées : l'oranger (REED et MAC DOUGAL, 1938), le théier (BOND, 1942), le *Triplochiton scleroxylon* K. SCHUM. (LOWE, 1968), utilisé pour son bois, le *Lilas de Perse* (SCARRONE, 1968) et le *Gnetum africanum* (MIALOUNDAMA, 1980 et coll. 1984).

Enfin, nous signalerons l'observation faite par BORCHERT (1976) selon laquelle la croissance de certaines espèces n'est ni continue, ni rythmique mais «intermédiaire». Pour illustrer ses propos, cet auteur cite le cas de l'avocatier (*Persea americana*) qui présente une alternance de stades à croissance rapide et de stades à croissance faible mais jamais nulle comme chez l'hévéa, le cacaoyer ou le manguier.

Espèces tempérées.

La croissance rythmique n'est pas le privilège des arbres des régions tropicales. Dans une étude comparée de la croissance rythmique de quelques végétaux ligneux des régions tempérées (bouleau, saule, chêne, hêtre, sureau, bourdaine, charme, châtaignier) LAVARENNE et ses collaborateurs ont montré, en 1971, «que toutes les espèces observées, malgré la diversité de leurs caractères morphologiques naturels, entrent en repos et en sortent spontanément lorsqu'elles sont maintenues dans des conditions favorables à la végétation, à une température constante et sous un éclairement continu. L'aptitude à la croissance rythmique est donc générale chez la plupart des végétaux ligneux». Mais si cela est généralement vrai pour les arbres des régions tropicales ou équatoriales, c'est plus rare pour ceux des régions tempérées ; les pousses de la Saint-Jean du chêne constituent donc une exception (CHAMPAGNAT et coll., 1961). LAVARENNE et ses collaborateurs (1971) soulignent la grande similitude qui existe dans l'ensemble des végétaux ligneux en ce qui concerne la croissance rythmique. D'autre part, ils montrent - comme BORCHERT l'a fait par la suite - que les modalités de celle-ci peuvent être diverses : les minimums pouvant aller du simple ralentissement à un arrêt total de la croissance. Certaines de ces modalités ont fait récemment l'objet d'études plus approfondies :

- le chêne (*Quercus* sp.) :

Son rythme morphogénétique est particulièrement bien marqué : certaines espèces peuvent produire dans la nature, en une année, jusqu'à quatre poussées successives (LAVARENNE et coll., 1971). Cependant le chêne n'est pas le seul arbre à pouvoir émettre des pousses de la Saint-Jean ou des pousses d'août (LAVARENNE-ALLARY, 1965). Après avoir mis en évidence, en 1966, la nature endogène de ce rythme par une expérience menée en conditions constantes, cet auteur, en 1969, a pu transformer la croissance rythmique des jeunes pousses en croissance continue, simplement en les transportant de la lumière à l'obscurité, de l'obscurité à la lumière, ceci à plusieurs reprises et sans faire varier la température.

La description très précise que PAYAN (1982) a faite des diverses composantes du rythme morphogénétique chez de jeunes pousses de chêne cultivées en salles climatisées, nous a amené à constater qu'il existe à cet égard de grandes similitudes entre le chêne et le manguier : en particulier, la croissance par intermittence des parties aériennes peut être maintenue durant plusieurs mois sans qu'il y ait de baisse notable de la vigueur des pousses.

Une étude approfondie des mécanismes fondamentaux du rythme de croissance a été menée chez le chêne : abordée par PAYAN en 1982 grâce à des expériences de défoliation, elle a été poursuivie par BERTHOLON en 1983. Nous aurons l'occasion de revenir sur ces travaux dans la troisième partie de cette discussion.

- le châtaignier (*Castanea sativa*) :

Dans la nature, le châtaignier manifeste une croissance rythmique analogue à celle du chêne (LAVARENNE et coll., 1971) et composée de deux vagues de croissance annuelles : l'une au printemps (10 à 11 semaines), l'autre en été (7 à 8 semaines). En chambres climatisées, SI MOHAMED (1983) a observé que la croissance des jeunes pousses de châtaignier s'effectue par vagues successives de quelques semaines chacune mais séparées par des temps de repos très longs - de plusieurs mois - alors que ces arrêts de croissance n'excèdent pas deux semaines chez le chêne.

Cette différence s'accentue encore par le fait que la vigueur des jeunes pousses décroît fortement d'une vague à l'autre, ceci quelles que soient les conditions de température (25, 18 ou 12°C). Or il est possible d'éviter cette «inertie progressive» de la plante, sorte d'approche de l'état de dormance, grâce à un traitement par le froid, qui est procuré dans la nature par la période hivernale.

- le pommier :

En conditions naturelles, la croissance du pommier s'effectue de trois manières différentes : elle peut être continue (durer longtemps ou s'arrêter précocement), ou bien intermittente. En chambres climatisées, à 25°C, on retrouve ces trois modes de croissance (ZANETTE, 1981) mais, comme chez le châtaignier, on observe chez les jeunes pousses à croissance rythmique une baisse progressive de la vigueur au cours des vagues successives, pouvant aller jusqu'à l'arrêt définitif de la croissance.

Celui-ci peut être évité non par un abaissement de la température mais par une exposition simultanée des parties aériennes et souterraines des jeunes pousses respectivement à 25 et 12°C.

- le hêtre (*Fagus silvatica*) :

Il est possible à certaines périodes de l'année d'observer sur le hêtre des pousses de la Saint-Jean et des pousses d'août, mais elles apparaissent de façon moins régulière que chez le chêne (KLEBS, 1914 ; LAVARENNE-ALLARY, 1965). Ce dernier auteur confirme en outre les travaux de WAREING (1956) montrant l'importance de la photopériode dans le débourrement des bourgeons au printemps : ceux-ci débourrent plus précocement, si une quinzaine de jours avant la reprise de croissance on soumet les rameaux, en chambres climatisées, à des jours longs (16 h de lumière pour 8 h d'obscurité) ou si on débarrasse les bourgeons de leurs écailles.

En conditions artificielles, FROMARD en 1982 a pu décrire trois types de comportement chez les jeunes pousses de hêtre :

. certaines (20 p. 100 du nombre total d'individus) ont une croissance quasi-continue de type bouleau ou saule (LAVARENNE et coll., 1971) ; on n'observe donc jamais d'arrêt de croissance avec formation de bourgeons écailleux mais seulement des ralentissements ; le plastochrone apparent varie rythmiquement.

. d'autres manifestent une croissance rythmique très marquée de type chêne (PAYAN, 1982), ou une croissance rythmique moins régulière de type châtaignier (SI MOHAMED, 1983) ou pommier (ZANETTE, 1981).

Le hêtre pourrait constituer par conséquent un bon matériel pour des essais d'interprétation des différents modes de croissance rythmique rencontrés chez les espèces ligneuses (FROMARD, 1982).

Hypothèses

Dans leur étude sur la morphogenèse de l'hévéa, HALLE et MARTIN (1968) rapportent la première hypothèse, formulée par OSTENDORF en 1933, concernant le mécanisme fondamental de la croissance rythmique chez les végétaux ligneux. D'après cet auteur, l'arrêt de fonctionnement du méristème terminal qui survient chez l'hévéa au cours de l'étalement rapide des feuilles, serait dû à un déséquilibre entre l'allongement de la tige et la différenciation des tissus conducteurs : au sommet de l'élongation brutale de l'axe caulinaire, la différenciation des cellules de cambium libero-ligneux en vaisseaux fonctionnels du bois ne serait pas assez rapide pour assurer au méristème apical l'approvisionnement en eau que son activité nécessite. Celui-ci n'étant plus assez alimenté cesserait de fonctionner. Mais cet arrêt de l'organogenèse induirait une diminution très nette de la production d'auxine par le méristème, ce qui pourrait provoquer un arrêt de croissance de la tige. Par la suite, la présence de vaisseaux ligneux en nombre suffisant permettrait, durant le stade de repos, la réhydratation du méristème et par conséquent la reprise de la croissance.

D'après HALLE et MARTIN, BOND a suggéré en 1942 - indépendamment d'OSTENDORF - que la croissance rythmique du théier pourrait également être induite par une insuffisance périodique de la vascularisation axiale. HALLE et MARTIN (1968) opposent à cette hypothèse deux objections :

- une étude anatomique seule ne peut permettre de conclure que les vaisseaux ligneux de petit diamètre, fonctionnels lors de la très forte croissance foliaire, ont un débit insuffisant d'autant que l'on ne sait rien des besoins en eau du méristème,

- en outre, si la vascularisation caulinaire est vraiment responsable de l'arrêt du fonctionnement du méristème, comment expliquer que les feuilles puissent croître de manière aussi spectaculaire, Leur croissance nécessite certainement beaucoup d'eau.

Ces auteurs ont alors suggéré une autre hypothèse selon laquelle la vascularisation n'est plus considérée comme le facteur limitant. Selon eux, les principaux événements qui caractérisent la croissance rythmique de l'hévéa pourraient être expliqués ainsi :

- quand elles sont petites, les feuilles attirent relativement peu d'eau ; le méristème est très actif,

- en grandissant, les feuilles accaparent de plus en plus d'eau au détriment du méristème dont l'activité diminue,

- au cours de l'étalement simultané des feuilles, le déficit hydrique devient si important que le méristème cesse de fonctionner,

- les feuilles ayant achevé leur croissance, les besoins en eau du méristème sont de nouveaux assurés et celui-ci reprend peu à peu son activité, ce qui aboutira à la formation d'une nouvelle unité de morphogenèse.

HALLE et MARTIN s'appuient sur des résultats expérimentaux pour avancer leur hypothèse. Ils montrent en effet qu'il est possible d'abolir toute manifestation du rythme morphogénétique si par des ablations répétées on maintient les feuilles au tiers de leur surface normale, dès qu'elles atteignent la longueur de 10 mm. L'allongement de la tige devient alors continu ; les feuilles initiées à intervalles de temps réguliers sont toutes identiques et séparées les unes des autres par des entre-noeuds de longueur égale. Ces deux auteurs ont pu, de cette façon, reproduire expérimentalement l'anomalie qu'ils avaient décrite sous le nom d'hévéa «chandelle». Pour eux la réduction de la surface foliaire diminue les besoins en eau des feuilles, permettant ainsi d'éviter le déficit hydrique périodique du méristème apical qui est alors constamment alimenté. Or, les feuilles des hévéas «chandelle» sont beaucoup plus petites que celles des hévéas normaux.

Cette hypothèse a été adoptée par de nombreux auteurs, notamment par BORCHERT (1973). Pour expliquer l'autoentretien de la croissance rythmique en conditions constantes celui-ci suggère un modèle analogue à celui de HALLE et MARTIN, dont le principe est que la croissance rythmique d'une plante résulte d'un «déséquilibre» périodique entre ses deux systèmes aérien et souterrain. Si le premier croît beaucoup plus vite que le second, l'équilibre qui était

initialement établi entre les deux est rompu. L'absorption d'eau par le système souterrain n'est plus suffisante pour alimenter le système aérien alors en pleine croissance. Ce dernier cesse donc de croître jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre soit établi entre les deux systèmes. BORCHERT admet par ailleurs que l'entrée de la plante en période de repos peut dépendre secondairement de substances de croissance (ALVIM, 1975 ; BORCHERT, 1976). Cependant, l'eau est toujours considérée comme le facteur essentiel de la rythmicité. Pour étayer ses arguments BORCHERT cite plusieurs travaux, en particulier ceux de SALE (1970), qui montre que le rythme de croissance de jeunes cacaoyers, cultivés en serre, est régulé par les rapports dimensionnels existant entre la surface totale de leur système aérien et la taille de leur système souterrain. Chez des individus en repos prolongé, SALE peut en effet induire une succession de poussées végétatives en effeuillant les jeunes arbres ou en les transplantant dans des bacs plus volumineux.

Il peut être intéressant de rapprocher les deux modèles précédents, de l'un des modèles mécaniques couramment utilisés pour illustrer les phénomènes périodiques (MILLET et MANACHERE, 1983). La façon dont certains rythmes se manifestent évoque le fonctionnement simple d'une chasse d'eau automatique : un réservoir, plein d'eau, se vide par un siphon dont le débit est largement supérieur au débit d'alimentation ; une fois rempli, le réservoir peut de nouveau se vider et ainsi de suite. Les moments au cours desquels le réservoir se remplit correspondent à des arrêts de croissance.

La croissance rythmique des jeunes pousses de chêne est très analogue à celle d'hévéa ou du cacaoyer (HALLE et MARTIN, 1968 ; VOGEL, 1975 ; PAYAN, 1982). Or, BERTHOLON (1983) a montré que la consommation en eau des jeunes plants de chêne est très importante lorsque les feuilles s'étalent rapidement ; chacune d'elles a ses besoins en eau multipliés environ par dix durant les deux ou trois jours où se produit son maximum de vitesse de croissance. De plus, selon le même auteur, l'eau présente dans les feuilles serait sous forme liée, donc difficilement utilisable par les autres parties de la plante (HELLER, 1977). Ces résultats confirment le bien fondé du modèle de HALLE et MARTIN ; cependant BERTHOLON y oppose trois remarques :

- si, en limitant la transpiration foliaire ou l'absorption radiculaire, on modifie la teneur en eau des jeunes pousses les divers aspects du rythme morphogénétique ne sont pas pour autant perturbés, ceci quel que soit le stade de la vague de croissance au cours duquel on intervient (BERTHOLON, 1983),

- chez de jeunes pousses de hêtre les feuilles assimilatrices ne s'étalent pas toutes en même temps, comme chez le chêne, mais l'une après l'autre selon leur ordre d'initiation. Pourtant, ces pousses croissent par vagues successives (FROMARD, 1982). Un arrêt de croissance de la tige n'est donc pas forcément précédé par un étalement rapide et simultané des feuilles.

- les effeuillages pratiqués par PAYAN (1982) sur le chêne ont montré que les jeunes feuilles agissent sur les diverses composantes du rythme morphogénétique (durée des vagues de croissance, hauteur des unités de morphogenèse, différenciation des feuilles et des cellules du bois, plastochrone), dès qu'elles atteignent la longueur de 10 mm. Pourtant à ce stade la croissance des feuilles n'est ni rapide, ni simultanée. Notons que, chez le manguier, les feuilles assimilatrices sont «actives» plus tôt, dès qu'elles mesurent 5 mm de long (en fin de croissance, les feuilles de manguier sont en moyenne plus longues que les feuilles de chêne étudiées par PAYAN).

Ces remarques ont conduit BERTHOLON, en 1983, à suggérer que l'eau pourrait ne jouer aucun rôle essentiel dans la manifestation du rythme morphogénétique.

Dans une jeune pousse de chêne, le méristème terminal au début de la nième vague de croissance a déjà initié environ 60 p. 100 des feuilles qui composeront l'unité de morphogenèse n. Or la première feuille de cette unité est initiée au cours des deux ou trois jours qui suivent le début de la vague n-1. Pourquoi les entre-noeuds et les feuilles de l'unité n, formés pendant la vague n-1, ne peuvent-ils croître pendant cette vague ?

BERTHOLON a pu apporter quelques éléments de réponse à cette question en administrant aux jeunes pousses des substances de croissance à divers stades de la vague n-1. Si de l'acide gibbérellique est administré au début de cette vague avant que le méristème initie la première feuille de l'unité n, la pousse nouvellement formée peut compter jusqu'à 23 feuilles assimilatrices successives au lieu de 7 seulement dans l'unité n-1 des témoins. A ce stade de la croissance, un apport d'acide gibbérellique empêche donc la différenciation des primordiums foliaires en «limbes avortés» ou en «écailles».

Ce résultat est corroboré par l'utilisation de l'antigibbérelline AMO 1618 ; cette substance anticipe en effet la formation des «limbes avortés» dans l'unité n-1. Bien qu'étant une antigibbérelline de synthèse, AMO 1618 s'oppose à l'action des gibbérellines naturelles.

Un apport exogène d'acide gibbérellique au stade «pleine poussée» provoque presque immédiatement une reprise de croissance des entre-noeuds de l'unité n-1, mais non le débourrement du bourgeon terminal. Ce bourgeon, qui contient des feuilles et des entre-noeuds appartenant à l'unité n, semble donc incapable à ce stade de répondre à l'action de l'acide gibbérellique. Il est possible que cette substance de croissance ne puisse pénétrer dans le bourgeon.

Cette non-perméabilité, si elle est confirmée, pourrait concerner aussi d'autres substances, en particulier l'eau. Nous comprendrions alors pourquoi le rythme morphogénétique n'est nullement modifié lorsque l'auteur fait varier la teneur en eau des jeunes pousses à divers stades d'une vague de croissance.

Puisqu'au moment où l'acide gibbérellique est administré, le méristème terminal n'a pas encore initié toutes les feuilles de l'unité n, nous pouvons aussi supposer que le bourgeon n'a pas acquis un «degré de maturité» ou un développement suffisant pour être en état de produire dès ce stade une nouvelle pousse feuillée.

Mais cette idée est en contradiction avec le fait suivant : si l'auteur administre une cytokinine, par exemple de la BAP, au lieu de l'acide gibbérellique le bourgeon terminal débourre, alors que les entre-noeuds et les feuilles de l'unité

n-1 n'ont pas achevé leur croissance. Ce résultat indique que le bourgeon terminal est «mûr» physiologiquement pour débourrer à ce stade de la vague de croissance, cependant il ne peut le faire car il serait inhibé. L'auteur observe également que les primordiums foliaires de l'unité n, qui chez les témoins auraient dû évoluer spontanément en cataphylles écailleuses ou foliacées, se transforment dans l'unité «anticipée» en feuilles assimilatrices. Sous l'action de la cytokinine la croissance de la jeune pousse devient donc continue. D'après BERTHOLON, on pourrait considérer la différenciation des primordiums foliaires en «limbes avortés» ou en «écailles», et par suite les arrêts de croissance de la tige comme la conséquence d'une déficience en gibbérelline ou en cytokinine à certains stades. L'auteur a constaté également que l'adjonction de streptomycine au milieu de culture abolit toute rythmicité morphogénétique : les dimensions des pousses traitées sont réduites environ aux deux tiers par rapport aux témoins mais tous les primordiums foliaires initiés par le méristème se transforment en feuilles assimilatrices, la croissance de la tige et du feuillage est continue et le plastochrone constant. Cependant les effets de la streptomycine, comme ceux induits par les substances de croissance, ne sont que temporaires.

Il nous paraît intéressant de faire un rapprochement entre les travaux de BERTHOLON et l'étude que CHAMPAGNAT et ses collaborateurs ont menée sur la dominance apicale chez de jeunes pousses de sureau.

En général, après la levée d'une telle dominance, la reprise de croissance d'un bourgeon jusqu'alors inhibé est très rapide, parfois déjà décelable au bout de quelques heures seulement. La croissance des entre-noeuds et des feuilles préformées s'accompagne alors de la néoformation de primordiums foliaires par le méristème terminal. Or, si des pousses de sureau formées dans l'année sont décapitées en juin, c'est-à-dire avant que les bourgeons axillaires ne soient entrés en dormance, ceux qui sont situés à la base des pousses ne donnent des signes de reprise de croissance qu'une semaine environ après la levée d'inhibition. Pour expliquer la durée très longue de ce temps de latence, les auteurs ont proposé l'idée suivante : «au moment de la décapitation, les bourgeons d'une poussée herbacée du végétal ligneux n'ont pas acquis un développement (ou un «degré de maturité») suffisant puisqu'ils n'évoluent en pousse feuillée qu'au printemps suivant». En effet, les bourgeons axillaires ne contiennent lors du traitement que 4 des 10 feuilles qu'ils possèdent en automne. Ces feuilles manquantes pourraient justement être initiées durant le temps de latence.

Cependant les auteurs soulignent l'incompatibilité de cette hypothèse avec le fait que les pousses émettent des «rameaux anticipés». Pourtant les bourgeons qui produisent de tels rameaux sont encore moins différenciés que ceux situés à la base des pousses. En outre, les rameaux issus au printemps de bourgeons axillaires témoins, possèdent en moyenne à leur base 5 écailles alors qu'on en trouve seulement 2 à la base des rameaux provenant de bourgeons dont on a levé l'inhibition. Certains primordiums foliaires, qui évoluent en écailles sur les rameaux témoins, se transforment en feuilles assimilatrices sur les rameaux produits par décapitation.

Les bourgeons axillaires d'une pousse de sureau, comme les très jeunes feuilles contenues dans le bourgeon terminal d'une pousse de chêne, sont plus ou moins fortement soumis à une inhibition corrélative. Dans le cas du chêne, cette dominance est exercée par les jeunes feuilles en croissance, de longueur au moins égale à 10 mm, et dans le cas du sureau par l'ensemble ou une partie du bourgeon terminal. Il semble que les mécanismes physiologiques qui règlent ces deux types de corrélations, apparemment très différents, présentent quelques similitudes.

Un des caractères morphogénétiques qui font l'originalité du manguier est que toutes les feuilles de l'unité n sont déjà initiées au stade «pleine poussée» de la vague de croissance n-1. L'hypothèse avancée par BERTHOLON d'une éventuelle immaturité physiologique du bourgeon terminal chez le chêne serait donc dans ce cas sans fondement. A quels moments les feuilles de l'unité n se différencient-elles les unes des autres ?

Nos expériences de défoliation ont montré que les diverses composantes spatiales et temporelles du rythme morphogénétique sont conditionnées par le développement hétéroblastique des jeunes pousses. Or, celui-ci est induit par les jeunes feuilles assimilatrices en croissance, dont la longueur est au moins égale à 5 mm. En effet si les feuilles d'une pousse de manguier sont sectionnées avant qu'elles n'atteignent cette taille, tous les primordiums foliaires initiés par le méristème terminal se transforment en feuilles assimilatrices.

En réponse à la question que nous avons posée plus haut nous proposons l'hypothèse suivante : les premières feuilles de l'unité n, alors contenues dans le bourgeon, se différencieraient en cataphylles écailleuses et foliacées aussitôt que les jeunes feuilles assimilatrices de l'unité n-1 atteindraient 5 mm de long, soit au début de la vague de croissance n-1. Les cataphylles seraient d'autant plus foliacées que la distance qui sépare les feuilles émettrices des feuilles réceptrices du stimulus inhibiteur est grande. Quant aux feuilles abortives, leur différenciation pourrait être induite au début de la vague de croissance n, par les premières feuilles assimilatrices de l'unité à laquelle elles appartiennent, dès que leur longueur serait égale à 5 mm. La ressemblance entre les feuilles abortives et les jeunes feuilles assimilatrices pourrait s'expliquer par le fait que les futures feuilles abortives sont, au moment de leur inhibition, à un stade trop avancé de leur différenciation pour pouvoir se transformer, comme certains primordiums foliaires plus jeunes, en cataphylles, écailleuses ou foliacées ; en effet, tout primordium foliaire non-inhibé évolue spontanément en feuille assimilatrice.

Notre hypothèse, si elle s'avérait exacte, entraînerait trois conséquences :

- le temps qui s'écoule entre la différenciation des cataphylles écailleuses ou foliacées et celle des feuilles abortives appartenant à la même unité équivaudrait à la durée d'une vague de croissance,

- les futures feuilles abortives de l'unité n percevraient un signal «changement de voie de différenciation» au même moment que les futures cataphylles écailleuses ou foliacées de l'unité n+1,

- ce signal serait émis par les jeunes feuilles assimilatrices de l'unité n, aussitôt que leur longueur égalerait 5 mm. C'est

d'ailleurs ce qui est suggéré par les résultats expérimentaux : l'ablation totale des feuilles de cette unité, avant qu'elles n'atteignent 5 mm de long, a déjà pour conséquence que les premières feuilles de l'unité n+1 ne se transforment pas en cataphylles écailleuses ou foliacées mais en feuilles assimilatrices. La limite supérieure d'une unité de morphogenèse est donc bien fixée par ses propres jeunes feuilles.

Il reste cependant une question : pourquoi les feuilles de l'unité n, et en particulier les futures feuilles assimilatrices dont certaines sont initiées dès la vague de croissance n-2, demeurent-elles au sein du bourgeon terminal jusqu'au début de la vague n ? Bien que la séquence de différenciation des futures feuilles assimilatrices ne soit en rien modifiée, il s'avère que leur croissance comme celle des autres feuilles de l'unité est très fortement inhibée durant un temps d'autant plus long qu'elles sont initiées plus tôt. Il semble que les feuilles d'une unité de morphogenèse soient soumises à deux types d'inhibition corrélative : les futures cataphylles écailleuses ou foliacées et les futures feuilles abortives réagiraient à un signal «changement de voie de différenciation» et à un signal «arrêt de croissance», alors que les futures feuilles assimilatrices ne percevraient que le dernier de ces signaux. Or, les cataphylles écailleuses ou foliacées et les feuilles abortives ont leur croissance arrêtée bien avant qu'elles ne se différencient des futures feuilles assimilatrices.

Perspectives

Une étude minutieuse de l'ontogenèse foliaire nous permettrait de déterminer très précisément le moment où deux primordiums foliaires successifs, appartenant à deux unités de morphogenèse contiguës, se différencient le premier en feuille abortive, le second en cataphylle écailleuse. Il nous paraît en effet important, avant de pousser plus loin la recherche sur les corrélations inhibitrices entre les feuilles, de situer histologiquement les étapes successives du développement foliaire par rapport aux divers stades morphogénétiques déjà mis en évidence dans la plante entière. Nous pourrions alors analyser les effets de l'administration de substances de croissance à certains stades particuliers du rythme, comme cela a été fait sur le chêne. La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus par BERTHOLON (1983), en tenant compte du fait que chez le manguier les feuilles sont initiées plus tôt, nous ferait certainement beaucoup progresser dans la compréhension des processus fondamentaux qui régissent la croissance rythmique.

Il serait également intéressant de faire, sur des individus un peu plus âgés, une étude plus complète du rythme morphogénétique dont la période égale 4 ou 5 unités de morphogenèse et d'observer quelles conséquences ce rythme peut avoir sur le développement général de l'arbre.

Différents travaux ont mis en évidence, chez le manguier adulte, des interactions étroites entre le rythme végétatif et la séquence floraison-nouaison-fructification. On sait que le manguier a besoin d'une très longue période de repos végétatif pour fleurir (SCARRONE, 1969 ; AUBERT et LOSSOIS, 1972). Or ce repos, bien que souvent prolongé par des conditions climatiques limitantes, pourrait avoir la même origine que les arrêts de croissance périodiques, propres au rythme végétatif (SCARRONE, 1969). A l'appui de son hypothèse, SCARRONE signale que sous certaines conditions climatiques, uniformes et non-limitantes, la floraison peut se produire sans qu'il y ait prolongation de la durée du repos qui la précède. On observe dans la production des vergers de manguiers des fluctuations très importantes qui préoccupent depuis longtemps les producteurs (CHACKO et RANDHAWA, 1971). Certaines variétés, dites alternantes et dont la fructification est souvent abondante, ne donnent que très peu ou même pas du tout de pousses végétatives durant l'année de production, ce qui a pour conséquence l'année suivante une absence de floraison car les bourgeons floraux ne sont généralement initiés que sur des pousses âgées d'un an. La fructification moins abondante des variétés non-alternantes permet au contraire la formation pendant l'année de récolte de pousses végétatives qui pourront fleurir l'année d'après.

Ce travail montre qu'une meilleure connaissance des processus de floraison du manguier doit nécessairement passer par une analyse détaillée de son rythme de croissance. Il constitue la première étape d'un programme qui pourrait en compter trois : la deuxième consisterait, comme la première, en une approche des mécanismes fondamentaux du rythme morphogénétique en relation avec le milieu, mais cette fois sur des systèmes plus complexes (arbres monocaules d'abord puis de plus en plus ramifiés) ; la troisième, serait une analyse des interactions qui lient le rythme de croissance aux processus de floraison et de fructification. On aboutirait de cette façon à une certaine maîtrise de la séquence floraison-nouaison-fructification, qui permettrait la mise au point de règles rationnelles de conduite agronomique (taille, traitements florigènes, irrigation, adaptation de divers génotypes, etc.) et par voie de conséquence une amélioration sensible du rendement des vergers de manguiers.

BIBLIOGRAPHIE

ADCOCK (I.R.) et FINERAN (B.A.). 1978.
Internodal growth in seed plants.
Phytomorphology, 28, 105-113.

ALVIM (P. de T.). 1960.
Moisture stress as a requirement for flowering of coffee.
Science, 132, 354.

ALVIM (P. de T.). 1965.
Eco-physiology of the cacao tree.
Conf. intern. Recher. agro. cacaoyères, Abidjan, 23-27 et 31-35.

ALVIM (P. de T) et ALVIM (R.). 1976.
Relation of climate to growth periodicity in tropical trees.
In TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.) Ed. «Tropical trees as living system», Cambridge Univ. Press, p. 445-464.

ARNEY (S.E.). 1956.
Studies of growth and development in the genus Fragaria.
VIII. The effects of defoliation on leaf initiation and early growth of the leaf initials.
Phyton., 6, 109-120.

AUBERT (B.) et LOSSOIS (P.). 1972.
Considération sur la phénologie des espèces fruitières arbustives.
Fruits, 27 (4), 269-286.

BAILLAUD (L.). 1964.
Les phénomènes périodiques dans la vie des plantes : remarques sur des travaux récents.
Rev. Questions scient., XXV 319-336.

BAILLAUD (L.). 1971
Les rythmes biologiques. Point de vue d'un botaniste sur quelques problèmes de biologie générale.
Experientia, 27, fasc. 5, 489-501.

BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.). 1966.
Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* MULL. ARG. et *GLEDITSIA triacanthos* L.
C.R. Acad. Sci., Paris D, 263, 1830-1833.

BARLOW (H.W.B.) et HANCOCK (C.R.). 1956.
Growth of leaves of an apple rootstock.
in MILTHORPE (F.L.) ed. «The growth of leaves», London : Butterworths scientific publ., p. 107-108.

BAYLEY (L.H.). 1947.
The standard cyclopedia of horticulture.
New York : Mac Millan.

BERTHOLON (C.). 1983.
Mécanismes de la croissance rythmique du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* L.).
DEA Clermont II, 45 p.

BIRO (R.L.), HUNT (E.R. Jr.), ERNER (Y.) et JAFFE (M.J.). 1980.
Thigmomorphogenesis : changes in cell division and elongation in the internodes of mechanically perturbed or ethrel-treated bean plants.
Ann. Bot., 45, 655-664.

BOIRIVANT (A.). 1898.
Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes.
Thèse Fac. Sci. Paris, Masson, 96 p.

BOND (T.E.T.). 1942.
Studies in the vegetative growth and anatomy of the tea plant (*Camellia thea* LINK.) with special reference to the phloem
I.- The flush shoot.
Ann. Bot. N.S., 6, 607-629
II.- Further analysis of the flushing behaviour.
Ann. Bot. N.S., 9, 183-216.

BORCHERT (R.). 1973.
Simulation of rhytmic tree growth under constant conditions.
Physiol. Plant., 29, 173-180.

BORCHERT (R.). 1976.
Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and nonseasonal climates.
in TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.) ed. «Tropical trees as living system», Cambridge Univ. Press, p. 497-516

BOYER (Y.). 1964.
Les activités rythmiques chez les végétaux.
Bull. Ecole nation. sup. agron. Nancy, V I, fasc. 1, 53 p.

BOYER (J.). 1970.
Influence des régimes hydriques, radiatif et thermique du climat sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers cultivés au Cameroun.
Café, Cacao, Thé, Paris, XIV (3), 189-194 et 197-200.

BÜNNING (E.). 1960.
Biological clocks.
Cold Spring Harbor Symp., 25, 1-9.

CHACKO (E.K.) et RANDHAWA (G.S.). 1971.
Toward understanding of factors affecting flowering in mango.
Andhra Agric. J., 18 (6), 226-236.

CHAMPAGNAT (P.). 1954.
Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux.
Rev. Cytol. Biol. vég., 15, 1-51.

CHAMPAGNAT (P.). 1955.
Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas.
Reg. gén. Bot., 62, 325-372.

CHAMPAGNAT (P.). 1965.
Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues.
Encyclop. Plant Physiol., 15 (1), 1106-1164.

CHAMPAGNAT (P.). 1974.
Introduction à l'étude des complexes de corrélation.
Rev. Cytol. Biol. Vég., 37, 175-208.

CHAMPAGNAT (P.)., ALLARY (S.) et RANDIER (A.M.). 1961.
La ramification herbacée du Charme et le problème des rameaux anticipés des pousses de la Saint-Jean.
Bull. Soc. bot. Fr., 108, 81-92.

CHAMPAGNAT (P.), LOISEAU (M.) et BARNOLA (P.). 1979.
Caractères particuliers de la levée de la dominance apicale sur la pousse herbacée du Sureau (*Sambucus nigra* L.).
Ann. Sci. nat. Bot., 1, 13ème sér , 81-86.

CORBINEAU (Fr). 1983.
Recherches sur l'origine de la dormance et le mécanisme de la germination des graines photosensibles d'une espèce tropicale herbacée (*Oldenlandia corymbosa* L., Rubiacées).
Thèse Doct. Etat Sci. Nat. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, 190 p.

COUPRIE (Fr.). 1972.
Etude de certains aspects de l'éco-physiologie du cacaoyer liés à sa productivité en Ouganda.
Rapport IFCC Paris, 7-9 et 20-24.

CRABBE (J.). 1969 a.
Influence foliaire sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. I.- Effets de défoliations totales et partielles sur l'élongation et la durée d'activité de la pousse.
Bull. Rech. agron. Gembloux, N.S., IV (2), 198-205.

CRABBE (J.). 1969 b.
Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. II.- Effets de défoliations partielle et répétées sur le rythme d'activité apicale et l'élongation de l'axe principal.
Bull. Rec. agron. Gembloux N.S., IV (2), 206-219.

CRABBE (J.). 1970.
Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. III.- Effets de la suppression de jeunes feuilles sur la levée d'inhibition et le développement des bourgeons axillaires.
Bull. Rec. agron. Gembloux N.S., V (1-2), 133-151.

DES ABBAYES (H.), CHADEFAUD (M.), FERRE (Y. de), FELDMANN (J.), GAUSSEN (H.), GRASSE (P.P.), LEREDDE (M.C.), OZENDA (P.) et PREVOT (A.R.). 1963.
Botanique. Précis de sciences biologiques.
Masson, Paris, 1039 p.

DESBIEZ (M.O.), 1975.
Base expérimentale d'une interprétation nouvelle des corrélations entre le cotylédon et son bourgeon axillaire.
Thèse Doct. Sci., Clermont-Ferrand II, 174 p.

DUBOIS (P.). 1962.
Contribution à l'étude de la croissance par poussées successives chez *Hevea brasiliensis* MÜLL.
Arg. Agricultura, 125-149.

FROMARD (L.). 1982.
Croissance rythmique et variabilité chez le Hêtre (*Fagus silvatica* L.).
DEA Clermont-Ferrand II.

GANRY (J.) et LAVIGNE (C.). 1983.
Rythmes de croissance et de développement des arbres fruitiers tropicaux : exemple du manguier.
Groupe Dormances, Paris, 16-17 septembre 1983 : Dormances et Phénomènes associés en milieu tropical.

GARRISON (R.) et BRIGGS (W.R.). 1975.
The growth of internodes in *Helianthus* in response to far - red light.
Bot. Gaz., 136, 353-357.

GENER (P.). 1966.
Le greffage de l'hévéa. Influence des stades de poussée foliaire du greffon et du porte-greffe sur la réussite du greffage.
Essai de mise en évidence de l'évolution de la concentration en AIA dans les jeunes bourgeons d'hévéa.
Opuscule technique, Service agron. IRCA.

GREATHOUSE (D.E.), LAETSCH (W.M.) et PHINNEY (B.O.). 1971.
The shoot-growth rhythm of a tropical tree, *Theobroma cacao.*
Amer. J. Bot., 58 (4), 281-286.

HALLE (F.) et MARTIN (R.). 1968.
Etude de la croissance rythmique de l'hévéa (*Hevea brasiliensis* MULL. ARG. Euphorbiacées crotonoïdés).
Adansonia, 2-8, 475-503

HALLE et OLDEMANN (B.A.A.). 1970.
Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.
Monographie Bot. et Biol. vég., Paris : Masson.

HARDY (F.). 1960.
Effects of air temperature on certain physiological processes of the cacao tree.
Coffee and Cacao J., III (7), 154-160 et (8), 184, 196-197.

HARRINGTON (J.F.). 1962.
The effect of temperature on the germination of several kinds of vegetable seeds.
XVIth intern. Horticult. Congres, Bruxelles, II, 435-441.

HELLER. 1977-1978.
Physiologie végétale, T. I et T. II, Paris, Masson.

HUBER (J.). 1898.
Beitrag zur Kenntnis der periodisch Wachstumzerscheinungen bei *Hevea brasiliensis* MÜLL.
Arg. Bot. Centralbl., 76, 259-264.

JOHANSEN (D.A.). 1940.
Plant microtechnique.
New York : Mc Graw-Hill.

JONES (R.L.) et PHILLIPS (I.D.J.). 1966.
Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants.
Plant Physiol., 41, 1381-1386.

KAHN (S.). 1975.
Remarques sur l'architecture végétative dans ses rapports avec la systématique et la biogéographie.
DEA Biol. vég., Montpellier, 33 p.

KATYAL (S.L.) et DUTTA (C.P.). 1971.
Irregular bearing in mango and remedial measures.
Andhra Agric. J., 18 (6), 237-241.

KLEBS (G.). 1914.
Ueber das Treiben der inheimischen Baüme, speziell der Buche.
Abh. Heidelberg Akad. Wiss . Math. naturwiss. Klasse, 3, 1-116.

KLEIN (R.M.) et WEISEL (B.W.). 1964.
Determinant growth in the morphogenesis of bean hypocotyls.
Bull. torr. bot. Cl., 91, 217-224.

KLINGUER (S.). 1981.
Relations entre feuille et entre-noeud chez la fève (*Vicia faba* L.). Nouvelles données.
DEA Clermont-Ferrand II, 37 p.

KOTOWSKI (F.). 1926.
Temperature relations to germination of vegetable seeds.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 23, 176-184.

KOZLOWSKI (T.T.) et GREATHOUSE (T.E.). 1970.
Shoot growth and form of pines in the tropics.
Unasylva, 24, 2-10.

LAVARENNE-ALLARY (S). 1965.
Recherche sur la croissance des bourgeons du chêne et de quelques autres espèces ligneuses.
Ann. Sci. forest., 22, 1-203.

LAVARENNE-ALLARY (S.). 1969.
Déterminisme d'une croissance continue chez le Chêne.
C.R. Acad. Sci., 26, 2090-2102.

LAVARENNE (S.), CHAMPAGNAT (P.) et BARNOLA (P.). 1971.
Croissance rythmée de quelques végétaux ligneux de régions tempérées, cultivés en chambres climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes.
Bull. Soc. Bot. Fr., 118, 131-162.

LE NOIR (W.C.). 1967.
The effect of light on the cellular components of polarized growth in bean internodes.
Amer. J. Bot., 54, 876-887.

LONGMAN (K.A.). 1976.
Control of shoot extension and dormancy : external and internal factors.
In TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.). ed. «Tropical trees as living system», Cambridge Univ. Press, p. 465-496.

LOWE (R.G.). 1968.
Periodicity of a tropical rain forest tree *Triplochiton sclero-xylon* K. SCHUM.
Commonw. Forest Rev., 47 (2), 150-163.

MAC DONALD (J.A.). 1933.
An environmental study of the cacao tree.
2nd Report Cacao Res. Trinidad, 2-4.

MAGALHAES (A.C.) et ANGELOCCI (L.R.). 1976.
Sudden alterations in water balance associated with flower bud opening in coffee plants.
J. Hortic. Sci., 51, 419-423.

MAUGET (J.C.). 1978.
Influence d'une ablation totale du feuillage sur l'entrée en dormance des bourgeons du Noyer (*Juglans regia* L.).
C.R. Acad. Sci. D, 286, 745-748.

MIALOUNDAMA (F.). 1980.
Action régulatrice des feuilles sur l'activité morphogénétique du bourgeon terminal chez *Gnetum africanum* WELW.
C.R. Acad. Sci. D, 291, 509-512.

MIALOUNDAMA (F.), LAUZAC (M.) et PAULET (P.). 1984.
The periodic induction of dormancy during the rhytmic growth of *Gnetum africanum*.
Physiol. Plant., 61, 309-313.

MILLET (B.). 1970.
Analyse des rythmes de croissance de la fève (*Vicia faba* L.).
Ann. scient. Univ. Besançon, Bot. 8, 3e série, 132 p.

MILLET (B.), KLINGUER (S.) et PARISOT (E.). 1982.
Growth relations between leaf and internode in *Vicia faba* L.
Plant Physiol., suppl. 69 (4), 95.

MILLET (B.) et MANACHERE (G.). 1983.
Introduction à l'étude des rythmes biologiques.
Thèmes Univ. Biologie, Paris, Vuibert, 88 p.

MUKHERJEE (S.K.). 1967.
History, origin and botany. The mango, a handbook.
Indian Council agric. Res., New Delhi, 1-13.

MURRAY (D.B.) et SALE (P.J.M.). 1967.
Growth studies on cacao in controlled-environment rooms.
Conf. intern. Rech. agro-cacaoyères, Abidjan, 1965, Paris IFCC, 57-61.

NAKATA (S.S.) et LOCKHART (J.A.). 1966.
Effects of red and far-red radiation on cell division and elongation in the stem of Pinto bean seedlings.
Amer. J. Bot., 53, 12-20.

NEVILLE (P.). 1961.
Influence de la feuille à ses premiers stades sur la morphogenèse végétative chez *Gleditschia triacanthos*.
Bull. Soc. bot. Fr., mém. 108, 120-127.

NEVILLE (P.). 1968.
Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. I.- Mise en évidence expérimentale de corrélations jouant un rôle dans la morphogenèse et la croissance des bourgeons et des tiges.
Ann. Sci. nat. Bot., 9, 12ème sér., 433-510.

NEVILLE (P.). 1969.
Morphogenèse chez *Gledistia triacanthos* L. III.- Etude histologique et expérimentale de la sénescence des bourgeons.
Ann. Sci. Nat. Bot., 10, 12ème sér., 301-324.

NEVILLE (P.). 1970.
Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. V.- Influence des feuilles de divers âges sur le développement des feuilles sus-jacentes.
Rev. gén. Bot., 77, 387-407.
VI.- Corrélations contrôlant la forme des premières feuilles des bourgeons axillaires.
Rev. gén. Bot., 77, 409-420.

NJOKU (E.). 1956.
The effect of defoliation on leaf shape in *Ipomea coerulea*.
New Phytol., 55, 213-228

NJOKU (E.). 1963.
Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I.- Observations on nature trees.
J. Ecol., 51, 617-624.

NOZERAN (R.) et DU PLESSIS (C.J.). 1969.
Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogenèse de l'*Hevea brasiliensis* .
RGCP, 46 (7-8).

NOZERAN (R.), BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.). 1971.
Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants.
Adv. in Morphogenesis, 9.

OLDEMAN (R.A.A.). 1972.
L'architecture de la forêt guyanaise.
These Doct. Sci. nat., Univ. Sci. et Techniques Languedoc, 247 p.

OSTENDORF (F.W.). 1933.
De groei van jonge *Hevea oculaties* (The growth of young Hevea buddings) Wageningen.

PARISOT (E.). 1982.
Nouvelles acquisitions concernant les relations entre feuille et entre-noeud chez la fève (*Vicia faba* L.).
DEA Biol. et Physiol. vég., Clermont-Ferrand II, 38 p.

PARKE (R.V.). 1959.
Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*.
Amer. J. Bot., 49 (2), 110-118.

PAYAN (E.). 1982.
Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes chênes pécondulés (*Quercus pedunculata* EHRH.).
Thèse 3e cycle, Clermont-Ferrand II.

PEKEL (A.). 1962.
Fonctionnement du bourgeon et résistance à la sécheresse chez *Hevea brasiliensis* MÜLL.
Arg. Bull. Acad. roy. Sci. Outre-Mer, 476-501.

PREVOST (M.F.). 1967.
Architecture de quelques Apocynacées ligneuses.
Bull. Soc. Hort. Fr., mém. 114, 23-36.

PREVOST (M.F.). 1976.
Modular construction and its distribution in tropical woody plants.
In TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.) ed. «Tropical trees as living system». Cambridge Univ. Press, 223-232.

REED (H.S.) et MAC DOUGALL (D.T.). 1938.
Periodicity in the growth of the orange-tree.
Growth, 1, 371-373.

SALE (P.J.M.). 1970.
Growth, flowering and fruiting of cacao under controlled soil moisture conditions.
J. Hortic. Sci., 45, 99-118.

SCARRONE (F.). 1968.
Rythmes de croissance et saisons chez le lilas de Perse (*Melia azedarach* L.) à Madagascar.
C.R. Acad. Sci., 297, 70-73.

SCARONNE (F.). 1969.
Recherche sur les rythmes de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux Malagasy.
Thèse Doct. Etat, Clermont-Ferrand.

SCHWABBE (W.W.). 1959.
Some effects of environment and hormone treatment on reproduction morphogenesis in the *Chrysanthemum*.
J. Linn. Soc. London, 56, 254-261.

SI MOHAMED (C.). 1983.
Germination, rythmes de croissance et morphogenèse chez de jeunes plants de *Castanea sativa*.
Thèse 3e cycle, Clermont-Ferrand II.

SINGH (R.N.). 1978.
Mango.
New Delhi : Indian Council agricult. Res., 98 p.

STEEVES (T.A.) et SUSSEX (I.M.). 1972.
Patterns in plant development.
New Jersey (USA).

THOMSON (B.F.). 1954.
The effect of light on cell division and cell elongation in seedlings of oats and peas.
Amer. J. Bot., 41, 326-332.

TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.). 1978.
Tropical trees as living system.
Proceed. 4th Symp. held at Harvard Forest, Petersham Massachusetts, April 26-30 (1976), Cambridge : Cambridge Univ. Press, 675 p.

VEILLON (J.M.). 1976.
Architecture of the New Caledonian species of Araucaria.
In TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.). ed. «Tropical trees as living system», Cambridge Univ. Press, 233-246.

VOGEL (M.). 1975.
Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer.
Café, Cacao, Thé, 19 (4), 263-290.

WAREING (P.F.). 1956.
Photoperiodism in woody plants.
Ann. Rev. Plant Physiol., 7, 191-214.

WESTER (P.J.). 1912.
The embryony of the mango.
Philippine agric. Rev., 5, 80.

WETMORE (R.H.) et GARRISON (R.). 1966.
The morphological ontogeny of the leafy shoot.
In CUTTER (E.G.) ed. «Trends in plant morphogenesis», London Longmans, 187-199.

ZANETTE (F.). 1981.
Recherches descriptives et expérimentales sur la morphogenèse des systèmes aériens et racinaires de quelques porte-greffe de pommier.
Thèse Doct. Ingénieur, Clermont-Ferrand II.

ZIMMERMANN (M.H.) et BROWN (C.L.). 1971.
Trees : structure and function.
Springer, Berlin.

ESTUDIO DEL CRECIMIENTO RITMICO EN JOVENES MANGOS (*MANGIFERA INDICA* L.).
Cuarta parte : Modificaciones experimentales del ritmo de crecimiento y desarrollo. Hipótesis sobre su determinismo.

E. PARISOT.

Fruits, May 1988, vol. 43, n° 5, p. 293-312.

RESUMEN - En la segunda y tercera parte se ha descrito una organización espacio-temporal del ritmo de crecimiento en jóvenes mangos. Este ritmo morfogenético se inscribe en fenómenos notables como la edificación de unidades de morfogénesis, construidas todas según un mismo modelo, en el transcurso de olas de crecimientos sucesivas, la alternancia de entrenudos cortos con entrenudos más largos, el polimorfismo foliar, un ritmo de más largo período igual a 4 o 5 unidades de morfogénesis, y también en fenómenos menos aparentes como la iniciación de las hojas a nivel del brote terminal y la diferenciación de las células de la madera.
En esta cuarta parte, se mostrará cómo reaccionan los diversos aspectos de este ritmo a ciertos factores externos (temperatura, luz) o internos (ablaciones foliares). Así, la ablación sistemática de las hojas, en cuanto alcanzan la longitud de 5 mm, permite suprimir toda ritmicidad y obtener sólo plantas con crecimiento y desarrollo continuos. Tras un comentario de los resultados y de los experimentaciones, y de una comparación de mango con otras especies arborescentes, tropicales y templadas se discutirán diversas hipótesis adelantadas actualmente sobre los mecanismos fundamentales del crecimiento rítmico en los árboles ; una hipótesis que concierne aquélla más específica del mango se formulará entonces.

STUDIUM DES RHYTHMISCHEN WACHSTUMS BEIM JUNGEN MANGOBAUM (*MANGIFERA INDICA* L.).
Vierter Teil : Experimentell herbeigeführte Weränderungen im Wachstums- und Entwicklungsrhythmus. Annahmen zu seinen Bestimmungsgrössen.

E. PARISOT.

Fruits May 1988, vol. 43, n° 5, p. 293-312.

KURZFASSUNG - Der zweite und der dritte Teil galten der Schilderung des räumlich zeitlichen Verlaufs des Wachstumsrhythmus beim jungen Mangobaum. Dieser morphogenetische Rhythmus wird von bemerkenswerten Vorgängen getragen wie Aufbau morphogenetischer Einheiten nach ein und demselben Modell während aufeinanderfolgenden Wachstumswellen, Wechsel von kurzen und längeren Internodien, Blatt Polymorphismus, Rhythmus längerer Dauer von vier oder fünf Morphogenese-Einheiten sowie von weniger auffälligen Phänomina wie Blattbildung an der Endknospe und Differenzierung der Holzzellen.
Im vorliegenden vierten Teil wird aufgezeigt, wie dieser Rhythmus in seinen Einzelaspekten auf manche externe Faktoren (Temperatur, Lichteinwirkung) bzw. interne Faktoren (Blattablösung) reagiert. So ermöglicht die systematische Ablösung der Blätter ab einer Länge von 5 mm den Entfall jeglichen rhythmischen Verlaufs, wodurch nur noch Jungpflanzen mit kontinuierlichem Wachstum und Entwicklungsverlauf entstehen. Nach einer Diskussion der Ergebnisse und Experimente und einem Vergleich des Mangobaums mit anderen, tropischen oder gemässigten Baumarten, werden die bis jetzt gemachten Annahmen zum Grundmechanismus des Baumwuchses erläutert. Eine spezifische Hypothese zum Wachstumsrhythmus des Mangobaums wird formuliert.