

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

Deuxième partie : Morphologie de jeunes manguiers.

E. PARISOT*

STUDY OF GROWTH RHYTHM IN YOUNG MANGO PLANTS
(*MANGIFERA INDICA* L.).

Part 2 - Morphology of young mango plants.

E. PARISOT.

Fruits, Mar. 1988, vol. 43, n° 3, p. 175-190.

ABSTRACT - The leafy stem is formed by a succession of morphogenesis units which are built on the same pattern one after the other and thereby form a monopodial structure. This periodical structure is combined with a longer rhythm lasting four or five morphogenesis units.

ETUDE DE LA CROISSANCE RYTHMIQUE CHEZ DE JEUNES MANGUIERS (*MANGIFERA INDICA* L.)

Deuxième partie : Morphologie de jeunes manguiers.

E. PARISOT.

Fruits, Mars 1988, vol. 43, n° 3, p. 175-190.

RESUME - La tige feuillée est constituée par l'addition d'unités de morphogenèse, édifiées suivant un même modèle s'enchaînant les unes aux autres pour former un monopode. A cette structure périodique se superpose un rythme de période plus longue, égale à quatre ou cinq unités de morphogenèse.

INTRODUCTION

Après avoir dans la première partie décrit la graine de manguiers, étudié sa germination et mis au point une méthode de conservation palliant la faible durée du pouvoir germinatif, nous allons voir dans cette deuxième partie comment est organisée, dans l'espace, l'architecture de jeunes pousses de manguiers.

A cette étude sur la morphologie succèdera dans la troisième partie celle de la croissance et du développement de ces jeunes pousses dans le temps, ce qui devrait nous permettre dans la quatrième partie de mieux aborder la recherche des mécanismes fondamentaux de la croissance rythmique chez de jeunes manguiers.

UNITE DE MORPHOGENESE

L'architecture aérienne d'une jeune pousse de manguiers consistant en une succession d'unités toutes construites d'après un même modèle morphogénétique, nous avons choisi de mener cette étude morphologique de manière progressive. Ainsi avant d'aborder la description détaillée de toute la plante, système souterrain compris, nous définirons les caractéristiques principales d'une unité de morphogenèse type.

Le caractère le plus marquant, qui ressort de l'observation d'un jeune plant de manguiers âgé de quelques mois, est la répétition linéaire, suivant un axe unique orthotope, de structures semblables mais très distinctes les unes des autres.

L'architecture aérienne de la jeune pousse résulte donc de la jonction d'unités toutes équivalentes et dénommées «unités de morphogenèse» (HALLE et MARTIN, 1968 ; NOZERAN et DU PLESSIS, 1969 ; VOGEL, 1975).

L'unité de morphogenèse dont l'étude sera détaillée au cours de cette partie est constituée :

- d'un tronçon de la tige où des noeuds alternent avec des entre-noeuds plus ou moins longs ;
- de feuilles à distribution spiralée et à différenciation variant selon leur niveau d'insertion sur la tige ;
- et de bourgeons axillaires, logés à l'aisselle de chacune des feuilles.

Variations de la longueur des entre-noeuds.

Le long de l'unité de morphogenèse la longueur des entre-noeuds varie dans des proportions importantes. Très faible à la base, elle s'accroît progressivement puis décroît à mesure qu'on se rapproche du sommet.

* - IRFA/CIRAD - B.P. 180 - 97455 SAINT PIERRE Cedex (Réunion).

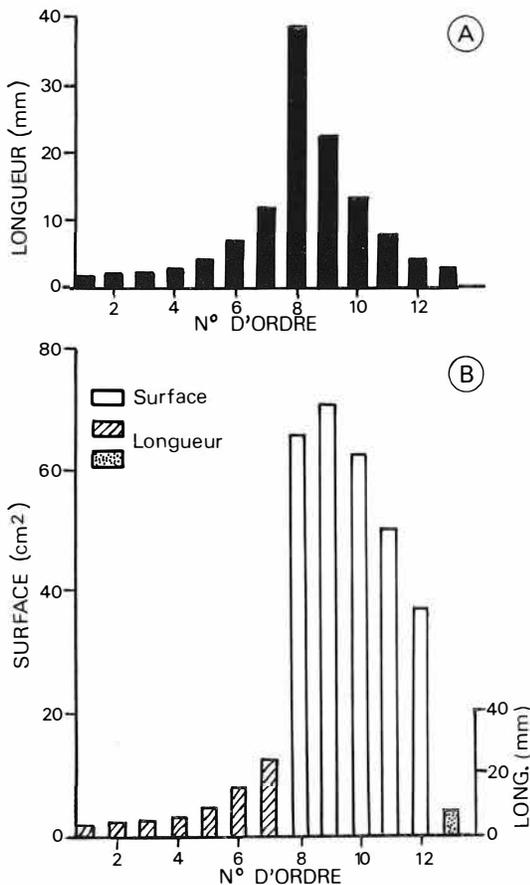


Figure 1 * UNITE DE MORPHOGENESE MODELE. A) Variations de la longueur des entrenœuds; B) Variations de la morphologie et des dimensions foliaires.

▨ cataphylles écailleuses et foliacées
 □ feuilles assimilatrices
 ▩ feuilles abortives

Le graphique de la figure 1A est construit en projetant sur un plan, en fonction de leur numéro d'ordre, la longueur finale des entrenœuds d'une unité de morphogenèse type appartenant à un jeune plant de la variété «mango». Nous constatons que :

- l'entre-nœud de longueur maximale est localisé dans la région moyenne de l'unité de morphogenèse ;
- la hauteur de l'unité est due en grande partie à la taille de l'entre-nœud médian ;
- dans l'unité de morphogenèse, les entre-nœuds situés au-dessus de l'entre-nœud médian sont, en moyenne, plus longs que ceux formés au-dessous.

Polymorphisme foliaire.

Dans l'unité de morphogenèse, les feuilles revêtent des aspects très variés ; en effet, nous observons dans le feuillage plusieurs formes de transition entre l'écaille, feuille rudimentaire et la feuille entière assimilatrice (Planche I).

La répartition de ces différentes feuilles sur l'axe caulinaire n'est pas quelconque. Ainsi, nous rencontrons suc-

cessivement, de la base au sommet de l'unité de morphogenèse, trois groupes de formes foliaires (Planche 1, figure 1B) : les cataphylles écailleuses et foliacées, les feuilles assimilatrices et les feuilles abortives.

• Les feuilles assimilatrices.

L'étude de la figure 1B nous amène à formuler deux constatations :

- dans l'unité de morphogenèse, la surface foliaire maximale est atteinte par l'une des premières feuilles assimilatrices, soit par la première, soit par la seconde ;
- puis la surface foliaire décroît à mesure que le numéro d'ordre des feuilles s'élève.

Les feuilles assimilatrices sont des feuilles simples qui, comme les deux autres types foliaires de l'unité de morphogenèse, sont dépourvues de stipules. Le limbe vert foncé, à marge entière et légèrement ondulée, cunéiforme à sa base, se rétrécit peu à peu pour se terminer en pointe au sommet, donnant à la feuille assimilatrice son aspect elliptique voire légèrement lancéolé qui la caractérise. Dans le système de ramifications que constituent les faisceaux vasculaires dans le limbe, les nervures secondaires s'écartent de la nervure primaire médiane pour s'interrompre près du bord de la feuille : la nervation est qualifiée de camptodrome (GUINOCHET, 1965). Le limbe est soutenu et relié à la tige grâce à un pétiole plus ou moins long et renflé à sa base en un coussinet. Comme nous le verrons, la différenciation est liée à un mouvement nastique particulier de la feuille assimilatrice.

• Les cataphylles écailleuses et foliacées.

Sous les feuilles assimilatrices, à la base de l'unité de morphogenèse (Planche 1, figure 1B), apparaît toute une succession de feuilles qui assurent la transition entre les écailles et les feuilles à limbe très développé. A la différence de ces dernières, dont la durée de vie peut atteindre trois ou quatre ans, chez l'arbre adulte (SCARRONE, 1969 ; de LAROUSSILHE, 1980), les cataphylles différencient à leur base, dans les cinq ou six jours qui suivent le débourrement du bourgeon, une zone d'abscission qui provoquera inéluctablement leur chute. Seules de minces cicatrices sur la tige témoigneront alors de leur existence.

Pour une plus grande commodité, deux grands types morphologiques ont été définis : les cataphylles écailleuses et les cataphylles foliacées (GOEBEL, 1880).

Les cataphylles écailleuses.

Les cataphylles écailleuses (Planche 1) sont des bases foliaires, sans stipules, dont la concavité très marquée de la face ventrale assure une excellente protection du bourgeon et dont l'aire d'insertion sur l'axe caulinaire est aussi large que leur plus grande largeur.

Aux premières écailles protectrices courtes, dont la longueur n'excède pas quelques millimètres, succèdent des écailles plus longues et plus charnues.

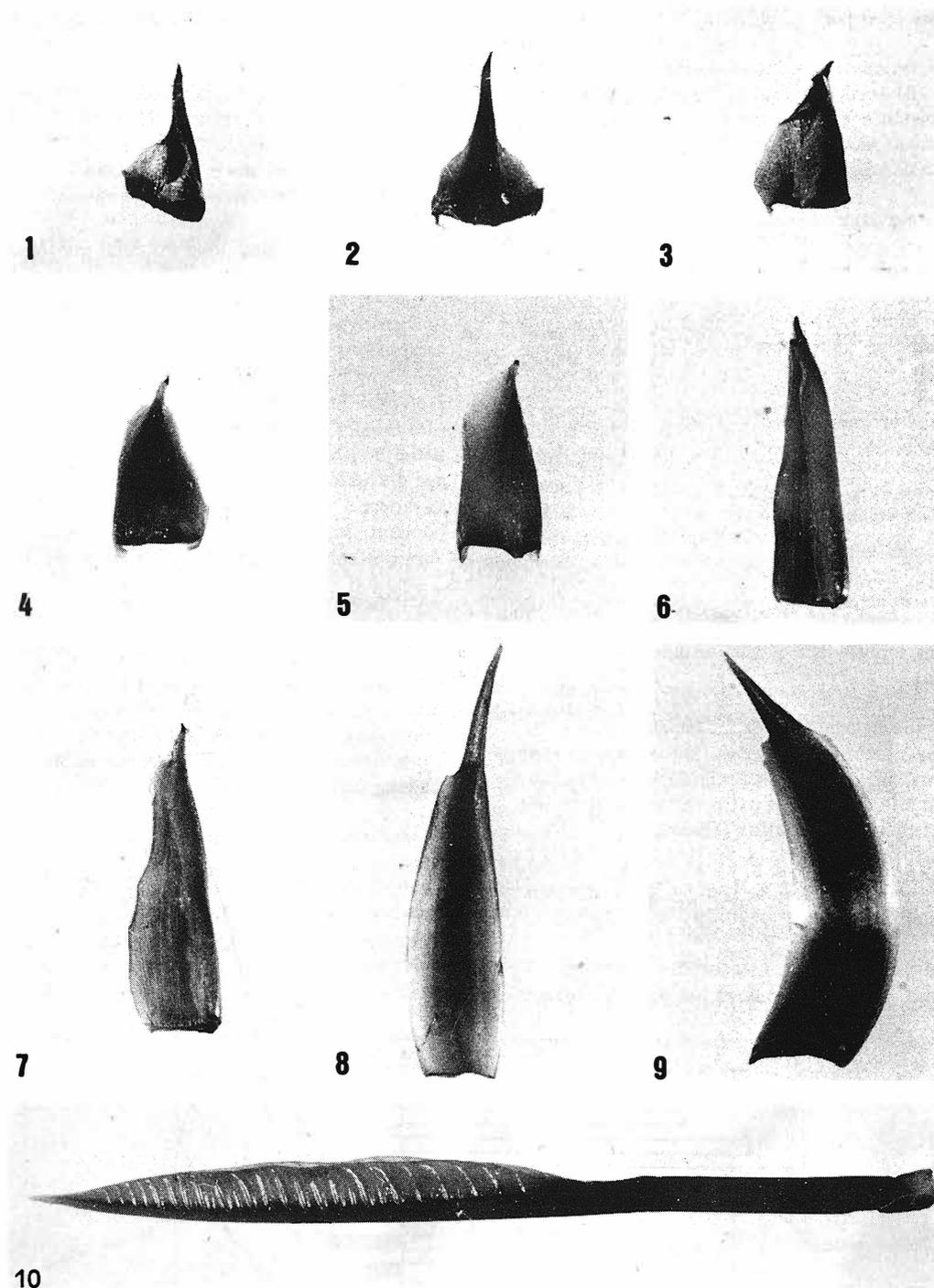


PLANCHE 1 - Polymorphisme foliaire (feuilles provenant d'une même unité de morphogenèse).

1.2.3.4.5. : cataphylles écailleuses

6.7.8.9. : cataphylles foliacées

10. : jeune feuille assimilatrice

Les cataphylles foliacées.

Le limbe, d'abord absent dans les cataphylles écailleuses, reste considérablement inhibé dans les premières cataphylles foliacées (Planche 1), où il ne se distingue que grâce à la présence de quelques nervures minuscules. Bien que

le pétiole et le limbe se différencient beaucoup plus nettement dans les cataphylles suivantes, le limbe demeure toutefois très réduit.

Il faut cependant noter que cette différenciation entre le pétiole et le limbe s'accroît à mesure que la plante vieillit.

● Les feuilles abortives.

Les feuilles formées au sommet de l'unité de morphogenèse (figure 1B) correspondent à des feuilles assimilatrices dont la croissance s'est arrêtée à un stade très jeune de leur développement alors qu'elles ne mesureraient que quelques millimètres de long.

Leur surface est donc négligeable.

Peu de jours après cet arrêt, une zone d'abscission, différenciée à la base de ces feuilles, provoque leur flétrissement puis leur chute. Comme les feuilles rudimentaires de la base de l'unité de morphogenèse les feuilles abortives sont donc caduques.

Comme nous le verrons, leur initiation n'est pas obligatoire, maintes unités de morphogenèse n'en comportent pas.

Bourgeons axillaires.

Hormis les cotylédons, qui en axillent plusieurs, toutes les feuilles - quelles que soient leur morphologie et leurs dimensions - possèdent à leur aisselle un bourgeon écaillé unique.

Peu visibles à l'aisselle des cataphylles de la base et du sommet de l'unité de morphogenèse, ces bourgeons sont volumineux et saillants à l'aisselle des feuilles assimilatrices, ce qui tend à montrer qu'il peut exister entre eux quelques différences quant à leur composition foliaire.

Relations entre la longueur internodale et la différenciation foliaire.

La variation de la longueur internodale et les modifications importantes des dimensions et de la morphologie

foliaires constituent les caractères les plus remarquables de l'unité de morphogenèse.

Son ordonnance est fortement influencée par les corrélations qui peuvent s'établir entre ses divers organes.

Ainsi l'examen de la figure 1 ou de la figure 2 nous conduit à formuler les observations suivantes :

- l'entre-noeud le plus long est celui qui sépare la dernière cataphylle de la première feuille assimilatrice ;
- les entre-noeuds très courts de la base coïncident avec les cataphylles écailleuses, particularité qui marque la limite avec l'unité antérieure ;
- les feuilles assimilatrices sont insérées dans la moitié supérieure de l'unité de morphogenèse et sont reliées entre elles par des entre-noeuds dont la taille décroît à mesure qu'on se rapproche du sommet, l'entre-noeud le plus court correspondant, soit à la dernière feuille assimilatrice, soit à la dernière feuille abortive lorsqu'elle est présente.

ARCHITECTURE D'UNE JEUNE POUSSE

L'unité de morphogenèse est un système structuré, complexe, au sein duquel les divers types d'éléments qui le composent, à savoir les entre-noeuds, les feuilles et les bourgeons axillaires, sont présents en un même nombre d'exemplaires.

Au désordre inéluctable qui s'ensuivrait, si cette multiplication des éléments consistait en une simple production de répliques identiques et indépendantes, s'oppose dans la réalité l'ordre très précis qui règle leur croissance et leur développement, les uns en fonction des autres : ainsi l'entre-noeud le plus long est situé immédiatement sous la première feuille assimilatrice ; aux feuilles rudimentaires

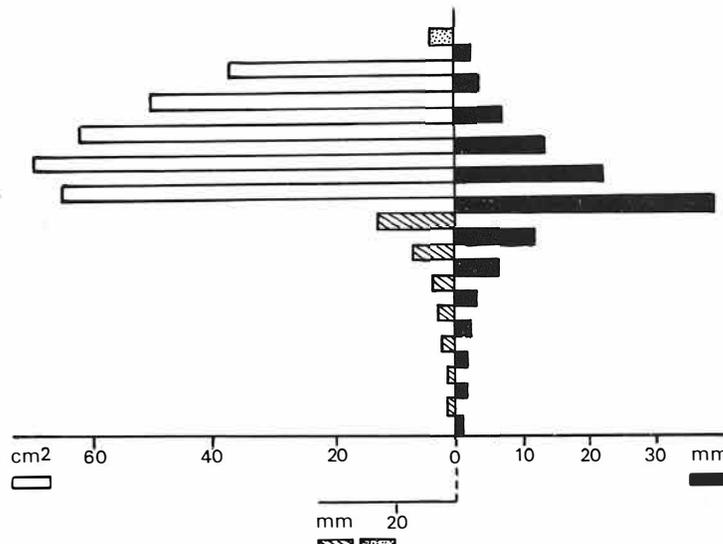


Figure 2 * UNITE DE MORPHOGENESE MODELE. Relations entre la longueur internodale, la morphologie et les dimensions foliaires.

- ▨ cataphylles écailleuses et foliacées
- feuilles assimilatrices
- ▩ feuilles abortives
- entre-noeuds

de la base succèdent des feuilles assimilatrices au pétiole et au limbe très développés.

L'interdépendance étroite des éléments suggère l'existence, dans l'unité de morphogenèse, d'un réseau de corrélation très efficace.

La tige étant formée par la répétition linéaire d'unités de morphogenèse, celles-ci constituent la base de l'édification de la jeune pousse. Leur description étant faite, on peut passer à l'étude du degré d'organisation supérieur, à savoir l'arrangement des unités entre elles.

Comment ces unités de morphogenèse s'enchaînent-elles les unes aux autres ? Demeurent-elles toujours identiques, de la base au sommet de la tige, ou au contraire subissent-elles des modifications ? Si ces modifications existent de quelle nature sont-elles ? Voilà quelques-unes des questions auxquelles nous nous efforcerons de répondre.

Mode d'enchaînement des unités de morphogenèse.

L'architecture aérienne d'un jeune plant est réduite à un axe caulinaire unique, orthotrope, dont la construction consiste en une répétition linéaire d'unités de morphogenèse.

L'examen morphologique de la tige ne révélant aucune formation particulière à un mode d'enchaînement sympodial des unités, nous pouvons supposer que sa structure n'est pas articulée, mais au contraire monopodiale.

Variations de la longueur des entre-noeuds.

● Observations préliminaires.

Un examen rapide de jeunes plants de manguier permet déjà de constater que la hauteur des unités de morphogenèse, le long de l'axe caulinaire, varie dans des proportions importantes.

Des graphiques construits en représentant sur un plan la hauteur des unités de morphogenèse en fonction de leur numéro d'ordre, nous fournissons un certain nombre de renseignements. La figure 3 se rapporte à de jeunes plants de la variété «mango», cultivés durant plus de cinq mois en conditions contrôlées à 25°C. Chaque courbe peut être décomposée en deux parties :

- d'abord diminution très nette de la hauteur des unités, de la première à la troisième ou quatrième,
- puis augmentation progressive de celle-ci, dans les trois ou quatre unités de morphogenèse suivantes.

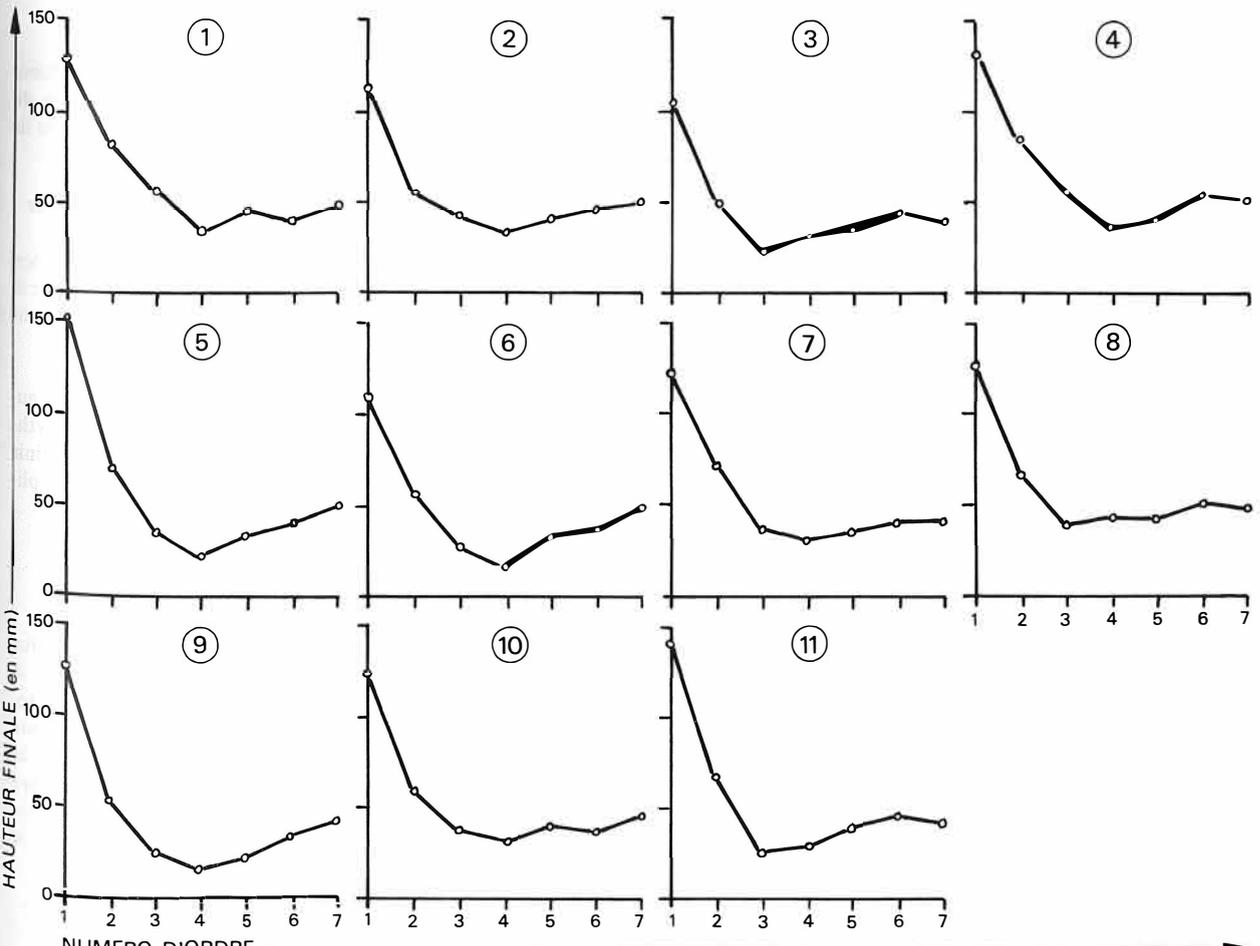


Figure 3 * VARIATIONS DE LA HAUTEUR DES UNITES DE MORPHOGENESE (11 plantes).

TABLEAU 1 - Hauteur et surface foliaire des unités de morphogenèse, exprimées en pourcentage par rapport à celles de la première unité. Hauteur (en haut), surface foliaire (en bas).

		Unités de morphogenèse						
		1	2	3	4	5	6	7
Plantes n°	1	100	61,5	42,3	26,9	32,3	30,1	38,5
		100	160,7	90,5	160,9	162,3	217,3	178,6
	2	100	49,9	34,8	26,1	30,4	39,1	43,4
		100	78,6	40	66,8	82,1	105,4	71,4
	3	100	47,6	21,4	28,6	33,3	42,9	38,1
		100	59,2	67,1	33,6	138,2	175,6	143,7
	4	100	65,4	44,2	28,8	30,8	42,3	40,1
		100	127,2	77,2	135,4	174,3	207,5	172,2
	5	100	46,8	21	14,5	19,3	22,6	30,6
		100	125,7	82,6	153,7	156,9	243,1	183,5
	6	100	51,1	26,7	15,6	26,6	31,1	42,2
	100	69,4	40,8	91,8	102,2	138,8	122,4	
7	100	56	30,1	26,2	27,8	34,2	32,1	
	100	90,2	44,8	54,5	92,2	114,4	110,2	
8	100	53,8	28,9	32,7	31,5	42,3	40,3	
	100	47,4	65,7	70,8	115,2	119	98,5	
9	100	43,1	21,6	13,7	17,6	25,5	35,3	
	100	72,4	22,4	27,5	43,9	83	112,1	
10	100	48,2	26,1	24,2	28,3	25,9	36,3	
	100	82,5	36,1	49,3	77,7	112,1	119,1	
11	100	47,3	18,2	20	27,3	32,7	30,9	
	100	57,3	72,3	141,1	150,7	204,4	150,9	

Le tableau 1 nous permet de mieux apprécier les proportions de ces unités les unes par rapport aux autres. La diminution de la hauteur des unités, puis son augmentation progressive, peuvent être dues au passage de la jeune plante du stade hétérotrophe au stade autotrophe. On remarque en effet que la graine, vidée de ses réserves, se détache habituellement lors de l'édification de la quatrième unité de morphogenèse.

● Mise en évidence de variations rythmiques.

Les plantes devenant de plus en plus vigoureuses, nous pouvions supposer que la hauteur des unités de morphogenèse continuerait d'augmenter au-delà des premières unités. Or, grâce à l'étude de l'axe caulinaire d'un jeune plant, cultivé durant plus d'une année sur un caisson à brouillard nutritif (Planche 2), nous constaterons qu'il n'en est rien : les variations de la hauteur des unités de morphogenèse sont tantôt croissantes, tantôt décroissantes ; ces fluctuations apparaissent dans la figure 4A sous la forme d'un tracé en dents de scie dont chaque dent est formée par un groupe de quatre ou cinq unités de morphogenèse, ces unités étant tantôt plus courtes (n° 4, 9, 13, 18), tantôt plus longues les unes que les autres (n° 7, 11, 15).

A la périodicité caractérisée par l'alternance des noeuds et des entre-noeuds se superposent donc deux périodicités dans les variations de longueur des segments formés : l'une résulte de la répétition linéaire, le long de l'axe caulinaire, d'unités de morphogenèse semblables, l'autre de variations dont la période correspond à quatre ou cinq unités. Nous étudierons successivement chacune de ces deux composantes clairement mises en évidence dans les graphiques de la

figure 5, construits en projetant sur un plan la longueur finale des entre-noeuds de trois plantes en fonction du numéro d'ordre des unités de morphogenèse auxquelles ils appartiennent.

Rythme de période égale à une unité de morphogenèse.

Dans chaque unité de morphogenèse, quel que soit son numéro d'ordre, nous retrouvons les mêmes variations de la longueur des entre-noeuds que celles qui caractérisaient l'unité de morphogenèse type décrite précédemment.

La répétition de ce modèle (ou « pattern » pour les auteurs anglo-saxons) le long de la tige, détermine une rythmicité dont nous nous efforcerons maintenant de définir les paramètres principaux, à savoir la période et l'amplitude.

. La période.

D'après l'étude des graphiques de la figure 5, nous pouvons établir que la période de ce rythme équivaut à l'ensemble des entre-noeuds d'une unité de morphogenèse. Nous remarquons en outre que le nombre de segments par unité est d'autant plus grand que le numéro d'ordre de celle-ci est élevé (tableaux 2 et 3) ; ainsi, la première unité en contient seulement quatre alors qu'il est possible d'en dénombrer déjà quatorze dans la septième et même trente-trois dans la dix-huitième (plante n° 12).

. L'amplitude.

Afin d'éviter toute confusion il est utile de définir

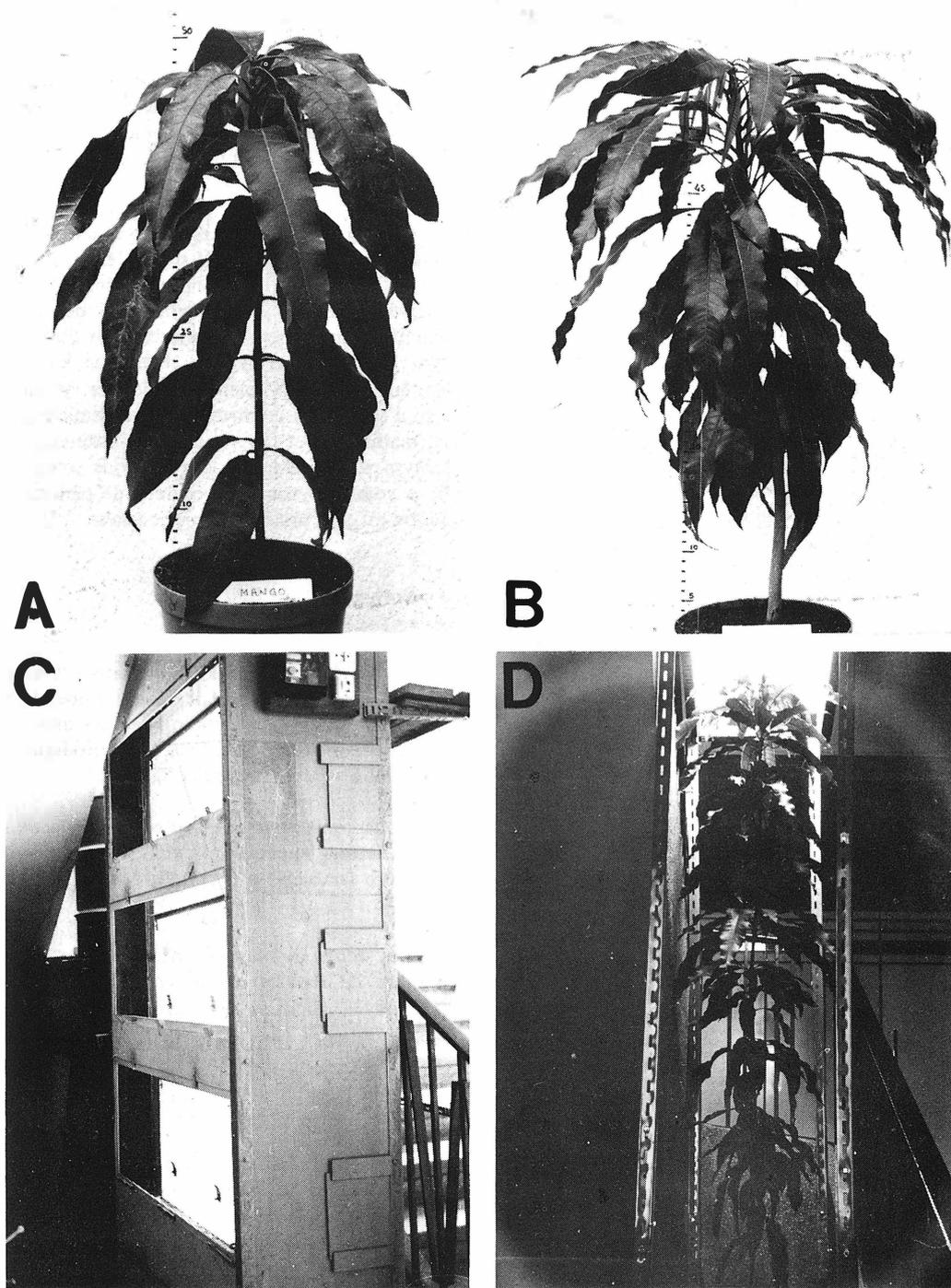


PLANCHE 2 - A. jeune plant de la variété «mango» ayant formé 7 unités de morphogenèse.
 B. jeune plant de la variété «améliorée du Cameroun».
 C et D. plante de la variété «mango» cultivée sur un grand caisson à brouillard nutritif (plante n° 12).

d'abord le sens donné à ce terme. Si pour certains il représente l'écart maximal d'une variable par rapport à une moyenne, pour d'autres il signifie l'écart entre les deux valeurs extrêmes d'une variable. C'est ce dernier sens que nous lui attribuons ici.

Etant donné la taille toujours négligeable du plus petit

entre-noeud (figure 5), nous pouvons assimiler l'amplitude de chaque cycle à la longueur de son plus grand entre-noeud.

Outre le nombre d'entre-noeuds par unité de morphogenèse, le tableau 4 indique la longueur du plus grand d'entre eux, exprimée en pourcentage de la hauteur totale de l'unité.

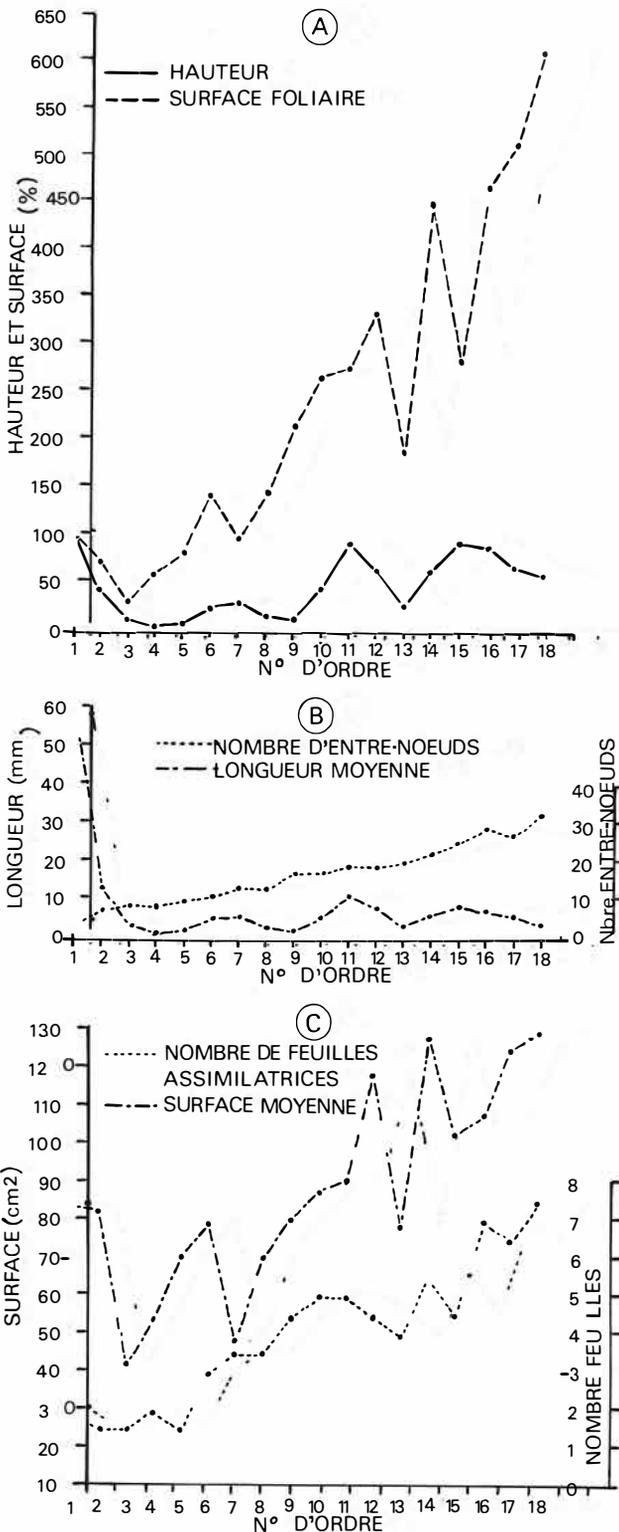


Figure 4 * VARIATIONS DE LA HAUTEUR ET DE LA SURFACE FOLIAIRE DES UNITES DE MORPHOGENESE (A); DU NOMBRE ET DE LA LONGUEUR MOYENNE DES ENTRE-NOEUDS (B); DU NOMBRE ET DE LA SURFACE MOYENNE DES FEUILLES ASSIMILATRICES (C).

Par ailleurs, le graphique de la figure 4B montre que la hauteur des unités dépend beaucoup plus de l'allongement que du nombre de leurs entre-noeuds.

Rythme de période égale à quatre ou cinq unités de morphogenèse.

A l'alternance noeud-entre-noeud et à la répétition linéaire d'unités de morphogenèse semblables, se superposent des variations de plus longue période, englobant plusieurs des unités morphogenèse à chaque cycle (figure 4A).

Chacun de ces cycles est marqué par la présence en son milieu de la plus grande de ses unités et, de part et d'autre par celle d'unités plus petites. L'influence probable des réserves séminales sur la croissance des trois ou quatre premières unités nous incite à bien les distinguer des autres dans l'étude de ce rythme. Bien que les variations de la hauteur des unités soient à l'évidence rythmiques, il serait sage d'essayer de confirmer cette rythmicité par une analyse mathématique appropriée. En attendant qu'une telle analyse soit effectuée, nous pouvons considérer ces variations comme rythmiques et donc de période équivalente à quatre ou cinq unités de morphogenèse.

Polymorphisme foliaire.

Hormis l'alternance noeud-entre-noeud, nous avons pu mettre en évidence deux composantes cycliques dans les variations de longueur finale des entre-noeud. Pour savoir si les variations de la morphologie et des dimensions foliaire peuvent être aussi qualifiées de périodiques, nous avons construit les graphiques de la figure 6.

Nous constatons que toutes les unités de morphogenèse, quels que soient leurs numéros d'ordre, présentent un structure semblable à la structure modèle décrite précédemment.

Les unités de morphogenèse diffèrent entre elles par le nombre de feuilles constituant chacun des trois groupes foliaires. Examinons ces trois groupes de feuilles séparément.

Les cataphylles écailleuses et foliacées.

La première unité de morphogenèse est toujours dépourvue de cataphylles écailleuses ou foliacées (tableaux 2 et 3). Donc, des feuilles assimilatrices succèdent directement au cotylédons de la graine. La taille et le nombre des cataphylles ne cessent ensuite de progresser au cours des unités de morphogenèse suivantes ; ce nombre peut atteindre seize dans la dix-huitième unité, alors qu'il n'est que de quatre dans la seconde.

Outre ces variations quantitatives, des modifications qualitatives apparaissent aussi entre les unités de morphogenèse. La transition est d'autant plus marquée entre les cataphylles foliacées et les feuilles assimilatrices que le numéro d'ordre de l'unité est élevé.

Les feuilles assimilatrices.

D'une unité à l'autre, la morphologie des feuilles assimilatrices reste toujours identique. Seuls, leurs dimensions et

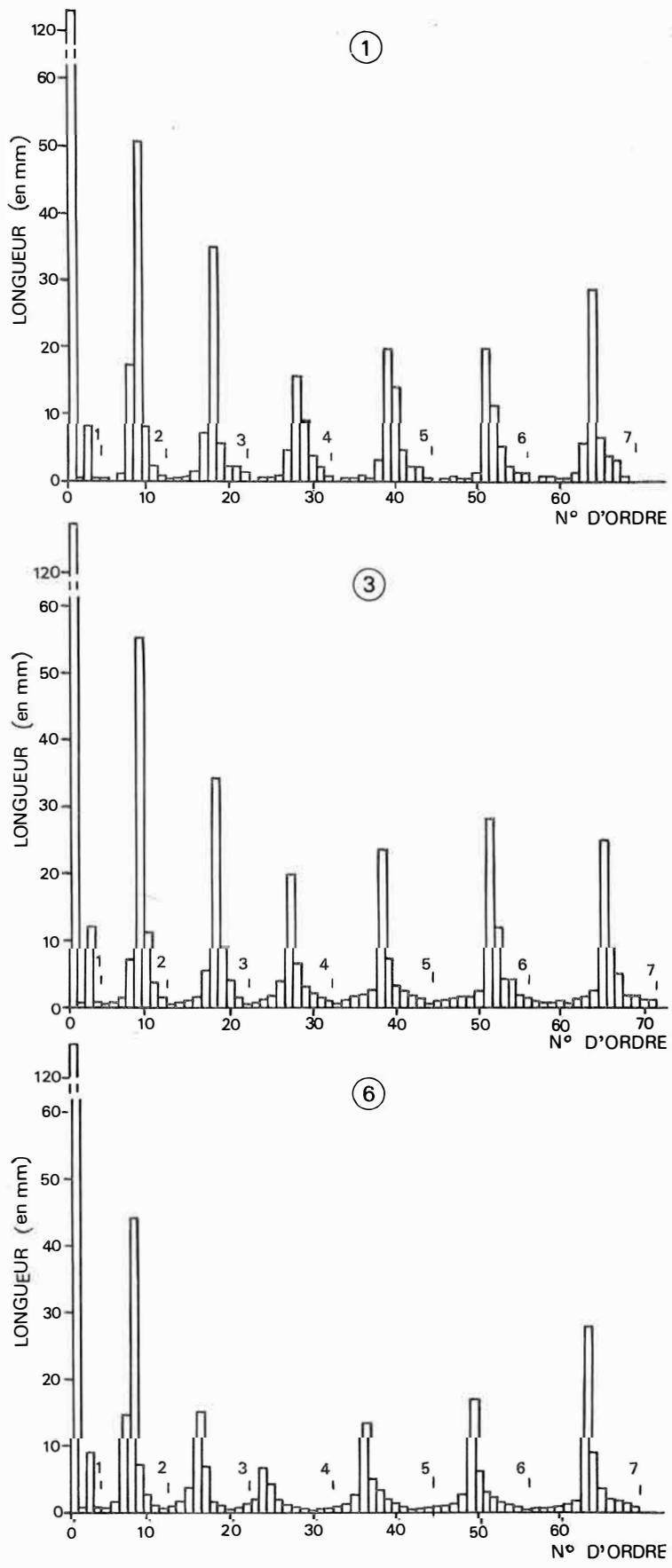


Figure 5 * VARIATIONS DE LA LONGUEUR FINALE DES ENTRE-NOEUDS.

TABLEAU 2 - Constitution foliaire des unités de morphogenèse. Les valeurs sont aussi exprimées en pourcentage du nombre total de feuilles par unités.

	Unités de morphogenèse	1		2		3		4		5		6		7	
		n	%												
1	Cataphylles éca. et fol.	0	0	4	50	6	60	5	50	6	54,5	6	50	7	53,8
	Feuilles assimilatrices	4	100	4	50	3	30	5	50	5	45,5	6	50	5	38,5
	Feuilles abortives	0	0	0	0	1	10	0	0	0	0	0	0	1	7,7
	Total	4	100	8	100	10	100	10	100	11	100	12	100	13	100
2	Cataphylles éca. et fol.	0	0	3	42,9	6	54,5	6	54,5	6	50	6	50	7	50
	Feuilles assimilatrices	4	100	4	57,1	4	36,4	5	45,5	5	41,7	6	50	7	50
	Feuilles abortives	0	0	0	0	1	9,1	0	0	1	8,3	0	0	0	0
	Total	4	100	7	100	11	100	11	100	12	100	12	100	14	100
4	Cataphylles éca. et fol.	0	0	4	50	5	50	5	50	6	54,5	6	50	7	53,8
	Feuilles assimilatrices	4	100	4	50	4	40	5	50	5	45,5	5	41,7	6	46,2
	Feuilles abortives	0	0	0	0	1	10	0	0	0	0	1	8,3	0	0
	Total	4	100	8	100	10	100	10	100	11	100	12	100	13	100
5	Cataphylles éca. et fol.	0	0	4	57,1	5	50	5	50	6	50	6	50	7	50
	Feuilles assimilatrices	4	100	3	42,9	4	40	5	50	5	41,7	6	50	6	42,9
	Feuilles abortives	0	0	0	0	1	10	0	0	1	8,3	0	0	1	7,1
	Total	4	100	7	100	10	100	10	100	12	100	12	100	14	100
7	Cataphylles éca. et fol.	0	0	3	42,9	4	44,4	5	50	6	54,5	6	50	7	50
	Feuilles assimilatrices	4	100	4	57,1	4	44,4	5	50	5	45,5	6	50	6	42,9
	Feuilles abortives	0	0	0	0	1	11,2	0	0	0	0	0	0	1	7,1
	Total	4	100	7	100	9	100	10	100	11	100	12	100	14	100
10	Cataphylles éca. et fol.	0	0	4	57,1	4	50	5	50	5	50	6	54,5	7	53,8
	Feuilles assimilatrices	4	100	3	42,9	4	50	4	40	5	50	5	45,5	6	46,2
	Feuilles abortives	0	0	0	0	0	0	1	10	0	0	0	0	0	0
	Total	4	100	7	100	8	100	10	100	10	100	11	100	13	100

leur nombre sont modifiés.

La surface foliaire de chaque unité de morphogenèse, au lieu de devenir de plus en plus importante au long des unités successives, varie suivant ce qui peut être un rythme de période égale à quatre ou cinq unités. Ces fluctuations dont nous pouvions déjà supposer l'existence par l'étude des graphiques de la figure 7, sont en revanche mieux mises en évidence dans la figure 4. Si nous disposions d'un nombre plus élevé d'individus nous pourrions essayer de déterminer quels rapports peuvent lier ce rythme à celui de même période, observé dans les variations de la longueur finale des entre-noeuds.

Quant au nombre de feuilles assimilatrices, il n'est pas constant mais varie au contraire beaucoup (tableaux 2 et 3). De quatre dans la première unité, où ce nombre est identique pour tous les individus de la variété «mango», il peut atteindre sept dans la septième (plante n° 2), et même quinze dans la dix-huitième.

D'après la figure 4C, il semblerait que les variations de la surface foliaire totale des unités soient plus liées à celles de la surface moyenne des feuilles qu'à celles de leur nombre.

Les feuilles abortives.

L'unité de morphogenèse type, décrite précédemment comporte, à la suite des feuilles assimilatrices, des feuilles au pétiole et au limbe très distincts mais de taille excessivement réduite. Or, d'après les tableaux 2 et 3, la formation des feuilles abortives ne semble pas être, pour le méristème terminal, une étape de développement obligatoire. En effet, bien des unités de morphogenèse n'en possèdent aucune.

Quelles sont les proportions de ces divers types de feuilles au sein de l'unité de morphogenèse ? Pour répondre à cette question, il suffit de se reporter aux tableaux 2 et 3. Nous remarquons tout d'abord que les deux groupes foliaires, cataphylles et feuilles assimilatrices, avoisinent tous les deux les 50 p. 100 ; quant à la proportion des feuilles réduites elle demeure toujours faible, voire très souvent nulle.

Relations entre la longueur internodale et la différenciation foliaire.

Dans le chapitre précédent nous avons remarqué que dans l'unité de morphogenèse la longueur relative des entre-noeuds n'est pas quelconque mais qu'elle est liée à la morphologie et à la taille des feuilles qui leur correspondent ; ainsi l'entre-noeud le plus long est situé immédiatement sous la première feuille assimilatrice.

TABLEAU 3 - A : Hauteur et surface foliaire des unités de morphogenèse.

B : Nombre de feuilles, par unité, appartenant à chacun des trois types foliaires. Valeurs exprimées aussi en pourcentage du nombre total de feuilles par unité (Plante n° 12).

A	Numéro d'ordre	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Hauteur (mm)	229,5	96	30,75	10,5	21	56,25	72,25	41,75	36
Surface foliaire (cm ²)	293,75	217	96	178	182,25	415	279,5	423	632,75	
A	Numéro d'ordre	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	Hauteur	101	216,5	151,5	66	148,5	221,5	215,5	161	137,5
Surface foliaire	785,75	818,5	981,5	556,5	1315,5	838	1374,5	1505	1795,5	

B	Numéro d'ordre	1		2	3	4	5	6					
		n	%										
B	Cataphylles éca. et fol.	0	0	4	57,1	5	55,6	5	55,6	5	50	5	45,5
	Feuilles assimilatrices	4	100	3	42,9	3	33,3	4	44,4	3	30	6	54,5
	Feuilles abortives	0	0	0	0	0	11,1	0	0	2	20	0	0
	Total	4	100	7	100	9	100	9	100	10	100	11	100
B	Numéro d'ordre	7		8		9		10		11		12	
	Cataphylles éca. et fol.	5	38,5	6	46,2	8	47,1	7	41,2	9	47,4	10	52,6
	Feuilles assimilatrices	7	53,8	7	53,8	9	52,9	10	58,8	10	52,6	9	47,4
	Feuilles abortives	1	7,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	13	100	13	100	17	100	17	100	19	100	19	100	
B	Numéro d'ordre	13		14		15		16		17		18	
	Cataphylles éca. et fol.	10	50	11	50	14	56	14	48,3	14	51,9	16	48,5
	Feuilles assimilatrices	8	40	11	50	9	36	14	48,3	13	48,1	15	45,4
	Feuilles abortives	2	10	0	0	2	8	1	3,4	0	0	2	6,1
Total	20	100	22	100	25	100	29	100	27	100	33	100	

TABLEAU 4 - Nombre des entre-noeuds et longueur du plus grand d'entre eux exprimée en pourcentage de la hauteur de l'unité, pour chaque unité de morphogenèse.

Plantes n°	Unités de morphogenèse	1	2	3	4	5	6	7
	1	Hauteur (mm)	132	81,5	56,5	37,25	49,5	44,75
Nombre d'entre-noeuds		4	8	10	10	12	12	13
Pourcentage		93,2	62,3	62,8	42,3	41,4	44,7	57,3
3	Hauteur	140,9	82	58,25	40,5	46,75	61,5	53,5
	Nombre d'entre-noeuds	4	8	9	10	12	14	14
	Pourcentage	90,2	67,7	59,2	49,4	50,8	45,7	46,7
4	Hauteur	135	71,2	30,75	20	32,3	40,25	52,25
	Nombre d'entre-noeuds	4	7	8	10	12	14	14
	Pourcentage	92,6	62,2	48,8	33,75	41	42,9	54,5

qualifiées de périodiques.

Face à une telle rythmicité nous serons amené à nous demander si la répétition de ce modèle dans l'espace s'effectue ou non à intervalles de temps réguliers.

Particularités de la première unité de morphogenèse.

Dans les paragraphes précédents nous avons eu souvent l'occasion de souligner l'originalité de la première unité de morphogenèse.

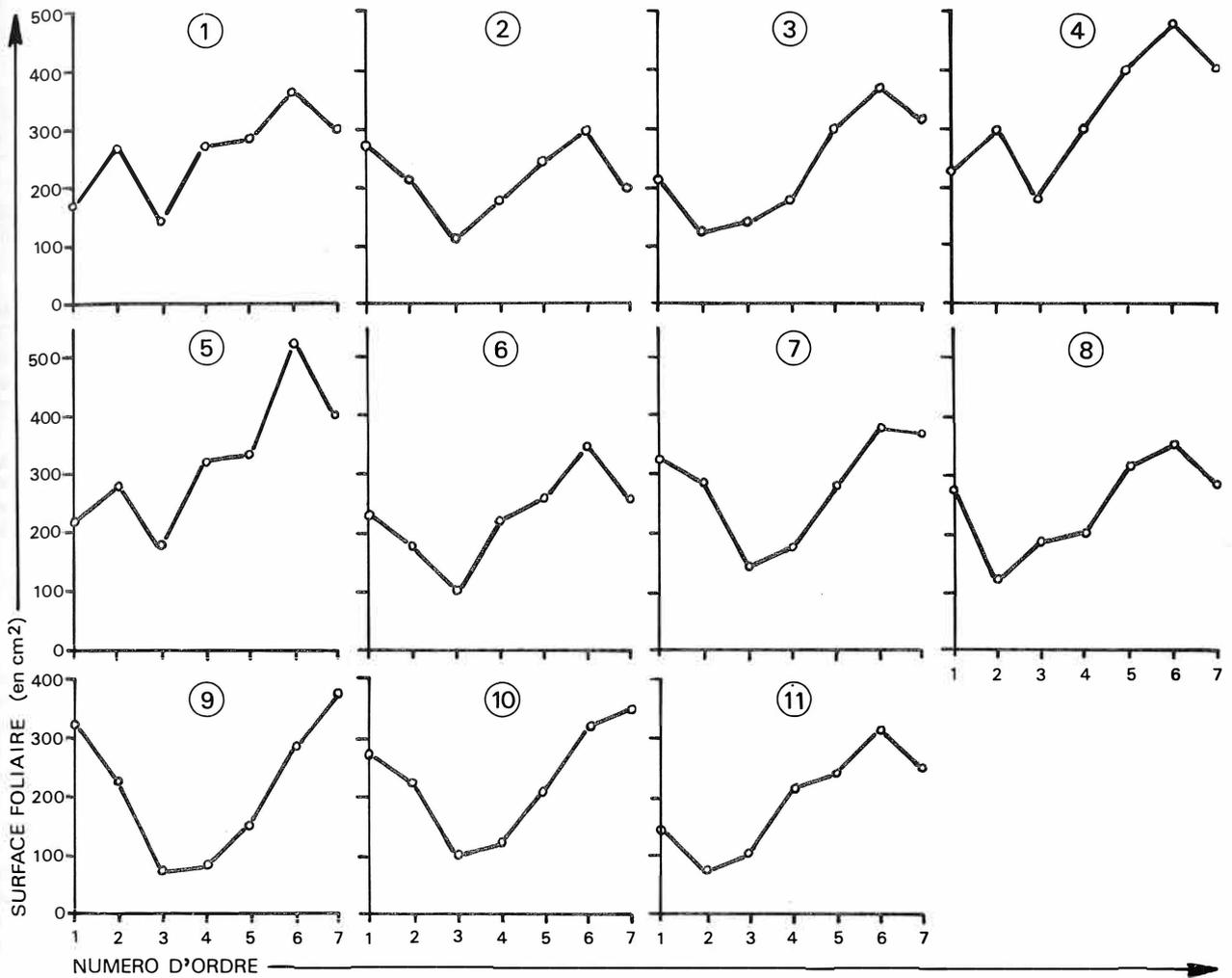


Figure 7 * VARIATIONS DE LA SURFACE FOLIAIRE DES UNITES DE MORPHOGENESE (11 plantes).

TABLEAU 5 - Comparaison de la vigueur de quatre jeunes pousses issues d'une même graine (graines n° 3 et 4).

		3				4			
Plants		A	B	C	D	A	B	C	D
1	Hauteur (mm)	135,5	110,5	75	32,2	128,3	105	68,7	36,6
	Surface foliaire (cm ²)	178,2	122,4	80,4	44,3	167,6	112,4	75,9	41,8
	Nombre d'entre-nœuds	4	4	3	2	4	3	2	2
	Nombre de feuilles assimilatrices	4	4	3	2	4	3	2	2
2	Hauteur	70,5	50,6	32,3	11,3	82,7	54,5	31,3	16,5
	Surface foliaire	280,3	190,6	53,8	32,7	239,3	153,5	56,2	34,7
	Nombre d'entre-nœuds	8	7	5	4	7	6	5	4
	Nombre de feuilles assimilatrices	4	3	2	1	3	2	2	1
3	Hauteur	49	29,8	14,5	8,5	44,5	34,9	21,8	9,3
	Surface foliaire	157,8	76,7	30,6	23,4	139,7	90,4	22,3	19,9
	Nombre d'entre-nœuds	10	8	5	5	9	8	6	4
	Nombre de feuilles assimilatrices	4	2	1	1	4	3	2	1

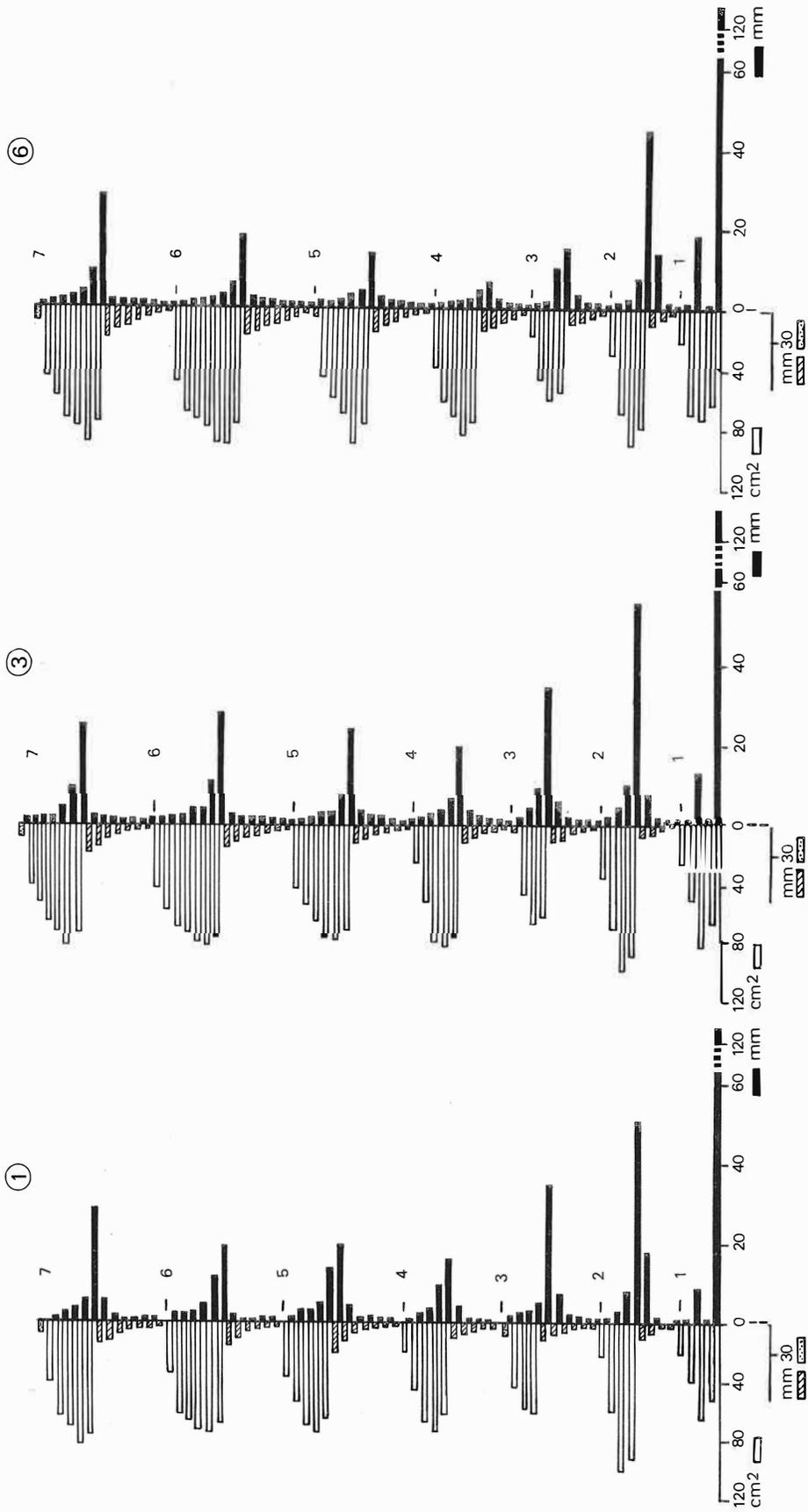


Figure 8 * RELATIONS ENTRE LA LONGUEUR INTERNODALE, LA MORPHOLOGIE, ET LES DIMENSIONS FOLIAIRES.

Résumons ces particularités :

- l'épicotyle, entre-noeud compris entre les cotylédons et la première feuille, est de très grande taille ; ainsi, dans la plante n° 1 (figure 5 et tableau 4), sa longueur est équivalente à 93,2 p. 100 de la hauteur totale de l'unité,

- dans certaines variétés, le nombre de ses entre-noeuds et donc de ses feuilles est invariable ; il est par exemple de quatre dans la variété «mango».

Enfin, la première unité de morphogenèse ne présente aucune hétéroblastie ; les cataphylles et les feuilles réduites y sont toujours absentes, tout au moins dans les variétés que nous avons étudiées. Cette unité ne possède donc que des feuilles assimilatrices.

Après la sortie de la radicule, lors de la germination, l'axe hypocotylé ne se développe que très peu : seulement moins d'un centimètre sépare le noeud cotylédonaire de la base du collet. De ce fait, les cotylédons gorgés de réserves ne sont pas soulevés hors de terre, ils restent hypogés.

Description du système racinaire.

Nous terminerons l'étude morphologique de la jeune pousse de manguiier par la description, très succincte, de son système racinaire. Le caractère le plus marquant de ce système est sans aucun doute la hiérarchie qui s'est établie entre, d'une part la racine primaire issue de la radicule de l'embryon, et d'autre part les racines de numéros d'ordre inférieurs dont elle est à l'origine.

Comme la tige, la racine primaire constitue un axe orthotrope unique, non ramifié. La mise en culture d'une jeune pousse durant plus d'une année, sur un caisson à brouillard nutritif, nous apporte la preuve que cette racine primaire est capable d'atteindre une longueur considérable.

Les racines secondaires, réparties depuis la base du collet sur presque toute la surface de la racine primaire sont, à l'opposé de celle-ci, plagiotropes, multiples et de très petite taille.

De ces racines secondaires naissent des racines tertiaires qui, elles-mêmes, émettent d'autres racines et ainsi de suite.

Morphologie et polyembryonie.

Une étude morphologique effectuée sur une quinzaine de jeunes pousses, issues de quatre graines différentes et appartenant à la variété «mango», nous a permis de constater que les jeunes plants qui proviennent d'une même graine n'ont pas une vigueur identique mais diffèrent au contraire très nettement les uns des autres par la taille et le nombre de leurs organes, que ceux-ci soient de nature caulinaire ou foliaire. Le tableau 5 indique pour les plants issus d'une même graine, la hauteur et la surface foliaire de leurs unités de morphogenèse ainsi que le nombre d'entre-noeuds et de feuilles assimilatrices de chacune de ces unités.

Il est remarquable que, de toutes les jeunes pousses nées d'une même amande, une seule se distingue très nettement des autres par sa très forte vigueur.

D'après ce que nous connaissons de l'embryonie adventice du manguiier, nous pouvons nous demander si la pousse la plus vigoureuse correspond à un embryon gamospermique

ou non. Il est évident que sans une étude très approfondie des mécanismes de cette polyembryonie, il ne nous est pas possible de répondre à cette question. Néanmoins, nous pouvons rapporter l'observation suivante : de tous les embryons d'une graine, l'embryon dont les cotylédons sont les plus gros est celui qui produit le plant le plus vigoureux (PARISOT, 1985).

CONCLUSION

Il ressort de cette étude morphologique que l'architecture aérienne d'une jeune pousse de manguiier est une structure périodique qui consiste en la répétition linéaire suivant un axe unique, orthotrope, d'unités semblables, toutes construites d'après un même modèle et dénommées unités de morphogenèse. En outre, à cet enchaînement des unités entre elles, se superpose une autre structure périodique, engendrée cette fois par les variations de la hauteur et de la surface foliaire des unités et dont chacun des cycles comprend cinq ou six unités de morphogenèse. Ces variations sont davantage conditionnées par la croissance des entre-noeuds et des feuilles que par leur nombre.

Ces entre-noeuds et ces feuilles sont présents au sein de chaque unité en un même nombre d'exemplaires et sont disposés les uns par rapport aux autres dans un ordre bien précis, en fonction de leurs dimensions et de leur forme. La longueur des entre-noeuds, d'abord très faible à la base de l'unité, augmente jusqu'à atteindre un maximum vers le milieu de celle-ci, puis décroît progressivement à mesure qu'on se rapproche du sommet. Mais le caractère morphologique le plus remarquable de l'unité de morphogenèse est, sans aucun doute, le fait que les primordiums foliaires initiés par le méristème terminal peuvent se différencier périodiquement, le long de l'axe caulinaire, en trois types foliaires distincts : les cataphylles écailleuses et foliacées, les feuilles assimilatrices et les feuilles abortives. Les cataphylles écailleuses, qui correspondent aux entre-noeuds très courts de la base de l'unité, sont des écailles courtes, protectrices et caduques ; les plus jeunes deviennent charnues et édifient même un limbe minuscule, on les nomme alors cataphylles foliacées. L'entre-noeud de longueur maximale, situé dans la zone médiane de l'unité, est le plus souvent celui qui se développe sous la première feuille assimilatrice. Les feuilles assimilatrices suivantes dont la surface décroît progressivement sont séparées les unes des autres par des entre-noeuds de plus en plus courts, les plus petits correspondant aux feuilles abortives qui marquent la limite supérieure de l'unité.

Ainsi, outre les grandes feuilles assimilatrices simples entières, bien connues chez le manguiier, deux autres types de feuilles, de taille très réduite, sont réparties le long de l'axe caulinaire. Or, la présence spécifique de ces feuilles, à la base et au sommet des unités, nous amène à formuler quelques réflexions qui auront une certaine incidence sur notre manière d'aborder l'étude des mécanismes aboutissant à la structure périodique du manguiier.

En effet, si on examine de près les feuilles abortives insérées au sommet d'une unité de morphogenèse, on remarque qu'elles ressemblent fort à de très jeunes feuilles assimilatrices dont la longueur, pour une raison encore inconnue, n'aurait pas pu excéder quelques millimètres. Cette similitude entre les deux types foliaires nous incite à émettre l'hypothèse suivante : la feuille abortive pourrait provenir d'une très jeune feuille déjà engagée dans la voie de développement menant à la grande feuille assimilatrice mais dont la séquence de différenciation aurait été modifiée à un stade précoce de son développement. Cette mo-

dification consisterait en l'amorce d'un processus de sénescence mis en évidence par l'arrêt de la croissance et aussi par le développement d'une zone d'abscission au niveau du pétiole. Puisque les conditions de lumière, de température et d'humidité, qui règnent dans la chambre climatisée sont constantes, il est permis de penser que ce changement dans la séquence de différenciation pourrait être induit par un stimulus perçu par la jeune feuille et dont l'origine serait interne à la plante. Chez de jeunes plants de chêne (*Quercus pedunculata* EHRH.) dont le mode de développement est, comme nous le verrons, à peu près identique à celui du manguier (PAYAN, 1982), le sommet de chaque unité de morphogenèse est signalé par la présence de deux ou trois «limbes avortés», analogues aux feuilles abortives du manguier. Or, d'après l'auteur, le fait que la croissance de ces «limbes avortés» se soit arrêtée à un stade de développement d'autant plus précoce que la feuille est plus jeune peut s'expliquer avec l'hypothèse que les feuilles ont

perçu à un même moment un stimulus identique, alors qu'elles étaient à des stades de développement différents.

En ce qui concerne les unités de morphogenèse qui ne possèdent aucune feuille abortive, le problème demeure inchangé : pourquoi, à un moment donné de la vie de la plante, l'un des deux primordiums foliaires initiés successivement par le méristème apical se différencie-t-il en une feuille assimilatrice, alors que l'autre initié immédiatement après se transforme en une feuille écailleuse ?

Avant d'aborder l'étude de l'organogenèse, il convient d'observer avec précision les phases de développement les plus visibles de la jeune pousse du manguier. Cela nous permettra en effet par la suite de situer des événements beaucoup moins apparents du développement de la jeune pousse.

BIBLIOGRAPHIE

GOEBEL (K.). 1880.

Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes.
Bot. Ztg., 38.

GUINOCHET (M.). 1965.

Notions fondamentales de botanique générale.
Masson Paris, 446 p.

HALLE (F.) et MARTIN (R.). 1968.

Etude de la croissance rythmique de l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées crotonoïdés).
Adansonia, 2-8, 475-503.

LAROUSLILHE (F. de). 1980.

Le manguier.
Ed. Maisonneuve et Larose, Paris.

NOZERAN (R.) et DU PLESSIS (C.J.). 1969.

Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogenèse de l'*Hevea brasiliensis*.
R.G.C.P., 46, n° 7-8.

PARISOT (E.). 1985.

Etude de la croissance rythmique chez de jeunes manguiers (*Mangifera indica* L.).
Thèse Doctorat 3e cycle Biologie et Physiologie végétales, Université Clermont-Ferrand II, 156 p.

PAYAN (E.). 1982.

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

SCARRONE (F.). 1969.

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

VOGEL (M.). 1975.

Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer.
Café, Cacao, Thé, 19 (4), 265-290.

STUDIUM DES RHYTHMISCHEN WACHSTUMS BEIM JUNGEN MANGOBAUM (*MANGIFERA INDICA* L.).

Zweiter Teil : Morphologie der jungen mangobäume.

E. PARISOT.

Fruits, Mar. 1988, vol. 43, n° 3, p. 175-190.

KURZFASSUNG - Der beblätterte Stengel setzt sich aus einer Vielzahl an Morphogenese-Einheiten zusammen, die nach ein und demselben Modell aufgebaut und so aneinandergereiht sind, dass sie ein Monopol abgeben. Dieser periodischen Struktur ist ein längerer Periodenrhythmus überlagert, der gleich vier bzw. fünf Morphogenese-Einheiten ist.

ESTUDIO DEL CRECIMIENTO RITMICO EN JOVENES MANGOS (*MANGIFERA INDICA* L.)

Segunda parte : Morfología de los jóvenes mangos.

E. PARISOT.

Fruits, Mar. 1988, vol. 43, n° 3, p. 175-190.

RESUMEN - El tallo con hojas está constituido por la adición de unidades de morfogénesis, edificadas según un mismo modelo encadenadas unas a otras para formar un monopodo. A esta estructura periódica se superpone un ritmo de período más largo, igual a cuatro o cinco unidades de morfogénesis.

