

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

Troisième partie : Croissance et développement de jeunes manguiers.

E. PARISOT

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

Part 3 : Growth and development of young mango plants.

E. PARISOT.

Fruits, Apr. 1988, vol. 43, n° 4, p. 235-247.

ABSTRACT - The monopodial leaved stem is built up by a sequence of growth units which all follow the same pattern, in successive growth waves.

By using histological techniques, we have shown the less visible components of this morphogenetic rhythm, such as leaf initiation by the terminal meristem or cell differentiation in the secondary xylem.

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

Troisième partie : Croissance et développement de jeunes manguiers.

E. PARISOT.

Fruits, Avril 1988, vol. 43, n° 4, p. 235-247.

RESUME - La tige feuillée monopodiale est constituée par l'enchaînement d'unités de croissance, édifiées suivant un même modèle, au cours de vagues de croissance successives.

Grâce à l'utilisation de techniques histologiques, nous avons mis en évidence des composantes moins visibles de ce rythme morphogénétique, telles que l'initiation des feuilles par le méristème terminal ou la différenciation des cellules du xylème secondaire.

INTRODUCTION

L'étude des phénomènes périodiques en Biologie permet de définir, sur un plan morphogénétique (MILLET et MANACHERE, 1979), trois types distincts de relations espace-temps :

- l'organisme présente une activité temporelle rythmique sans qu'il en résulte pour autant l'édification d'une structure spatiale périodique. Des deux composantes, spatiale et temporelle, du rythme, la seconde est prédominante ;

- la morphologie de l'organisme peut parfois consister en une succession de structures spatiales très semblables, édifiées suivant un même modèle («pattern» pour les auteurs anglo-américains, «muster» pour les auteurs allemands) et qualifiées de périodiques en raison de leur caractère répétitif, mais la durée d'édification de chacune de ces unités est très variable. C'est donc la composante spatiale qui prédomine dans ce cas.

Dans le troisième type de relations spatio-temporelles, les deux composantes du rythme sont d'importance égale. La périodicité résulte alors de la répétition, à intervalles de temps réguliers, d'unités structurales semblables. L'activité temporelle périodique de l'organisme s'inscrit donc dans la morphologie. Deux cas peuvent se présenter :

- ou bien la période du rythme correspond à une périodicité

naturelle, la nature endogène ou exogène du rythme est alors à déterminer ;

- ou bien au contraire, la période diffère très nettement des périodicités naturelles connues ; dans ce cas, la nature endogène du rythme est admise (BAILLAUD, 1958, 1964).

La mise en évidence dans l'architecture du jeune plant de manguiers de deux rythmes consistant dans la répétition linéaire des unités de morphogenèse nous conduit tout d'abord à considérer leurs relations espace-temps comme appartenant à l'un des deux derniers types définis plus haut ; seule, l'étude des composantes temporelles nous permettra d'opter pour l'un ou pour l'autre.

Après avoir analysé en détail les stades de développement les plus remarquables d'une unité de morphogenèse modèle, nous nous intéresserons, comme lors de l'étude morphologique, au niveau d'organisation supérieur, c'est-à-dire à l'édification complète de la jeune pousse de manguiers.

Quand l'organisation spatio-temporelle de la jeune pousse sera bien connue, du moins pour ce qui est des manifestations les plus visibles de la croissance et du développement nous essaierons, en fonction des repères morphogénétiques que nous aurons alors définis, de suivre l'évolution de l'activité organogénétique du méristème terminal.

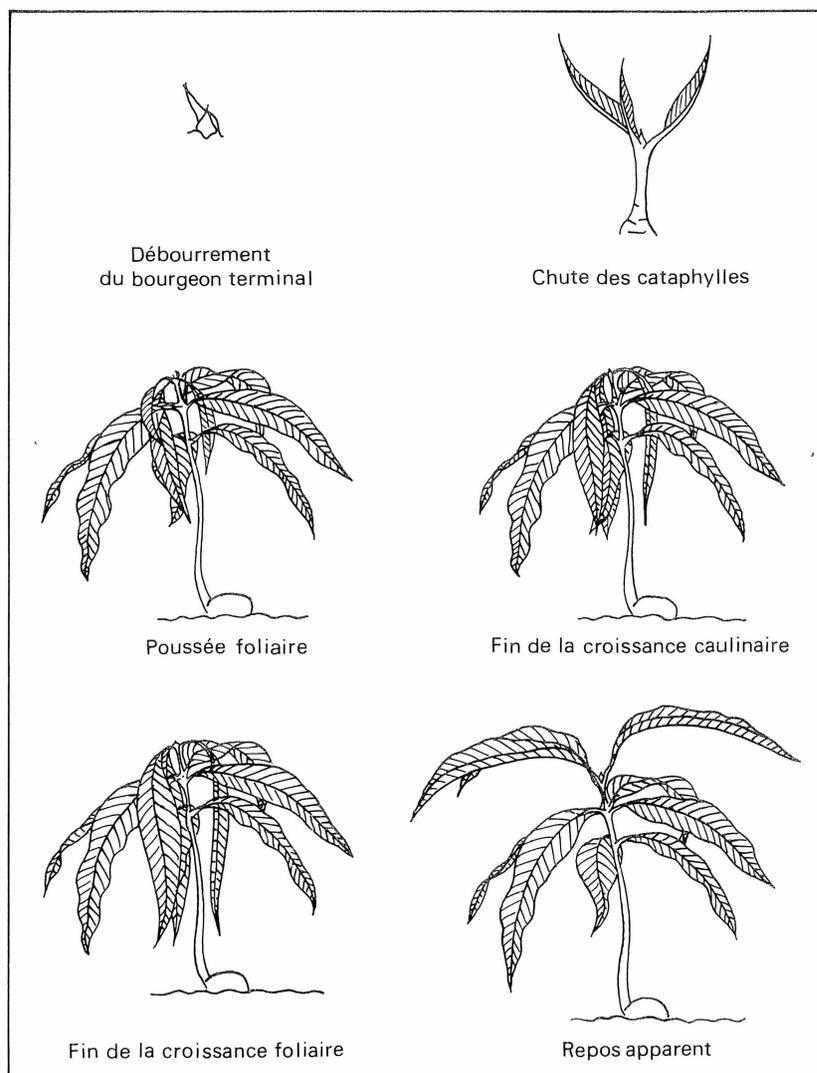


FIG. 1 • STADES DE DEVELOPPEMENT DE L'UNITE DE MORPHOGENESE.

STADES DE DEVELOPPEMENT DE L'UNITE DE MORPHOGENESE

L'observation quotidienne de l'édification d'une unité de morphogenèse permet de mettre en évidence six stades morphogénétiques pouvant être ainsi définis (figure 1).

- Stade 1 : débourrement du bourgeon terminal.

Les écailles protectrices du bourgeon s'écartent progressivement, la croissance de la tige est encore imperceptible.

- Stade 2 : chute des cataphylles.

L'élongation caulinare n'a pas encore atteint sa vitesse maximale ; la hauteur de l'unité de morphogenèse équivaut à peu près au quart de sa hauteur finale. A ce stade, le sommet végétatif apparaît couronné de quelques jeunes feuilles assimilatrices en croissance, au limbe et au pétiole dressés. Ces feuilles, pliées longitudinalement suivant leur nervure médiane sont comme la tige, rouges d'anthocya-

nes. A la base de la jeune pousse, les cataphylles se dessèchent et tombent ne laissant sur la tige que de minces cicatrices.

- Stade 3 : poussée foliaire.

Ce stade de développement est caractérisé par un étalement spectaculaire et simultané de toutes les feuilles assimilatrices ; celles-ci sont pourtant initiées l'une après l'autre. Alors que leurs pétioles sont presque horizontaux, leurs limbes s'abaissent progressivement tout en étant encore à ce stade très légèrement conduqués.

La croissance foliaire est à son maximum de vitesse ; la vitesse de croissance caulinare, par contre, diminue.

- Stade 4 : fin de la croissance caulinare.

L'élongation axiale est arrêtée ; tous les entre-nœuds ont atteint leur longueur finale. La couleur rouge de la tige a disparu laissant apparaître le vert de la chlorophylle. En

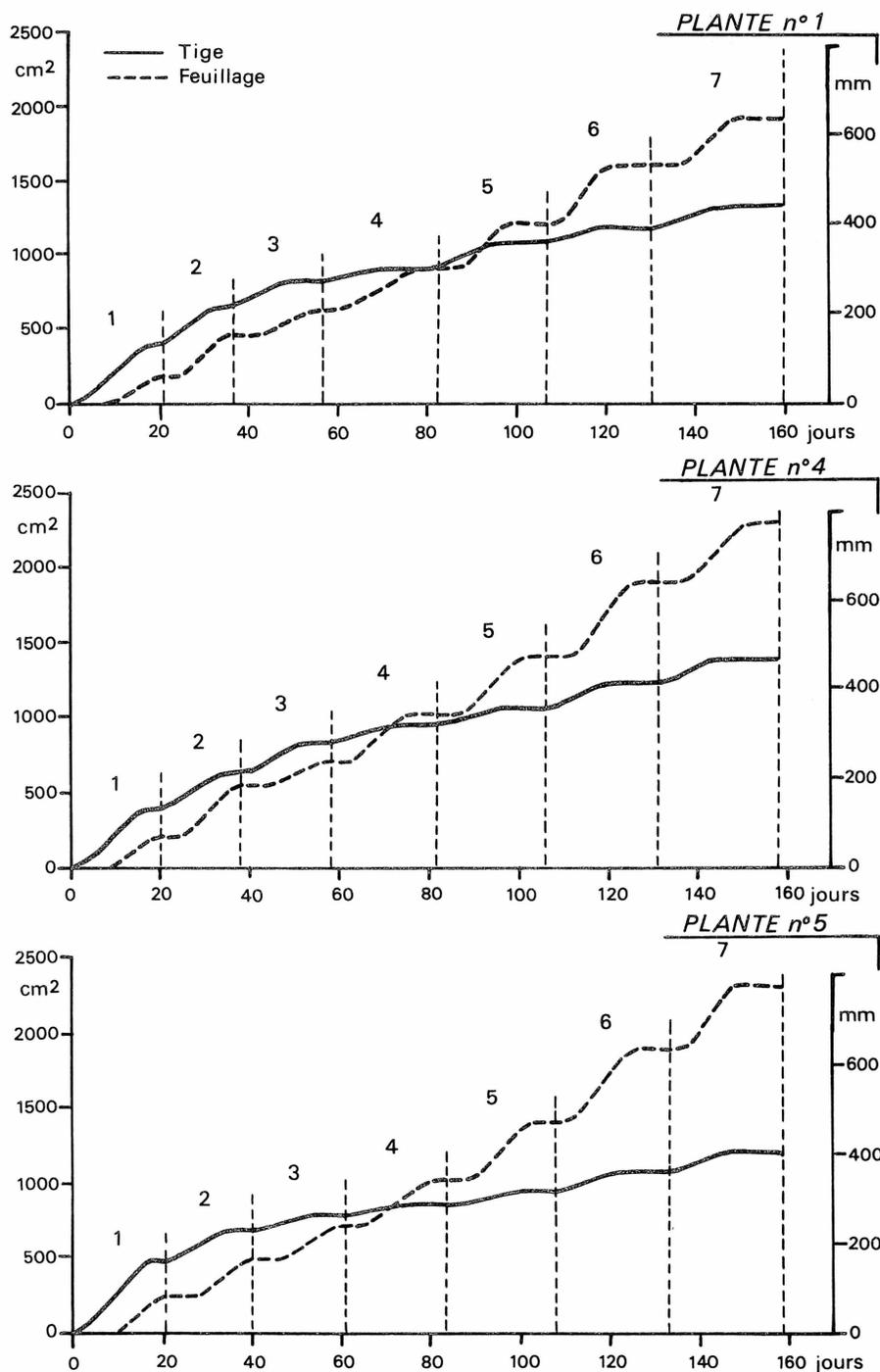


FIG. 2 • ALLONGEMENT DE LA TIGE ET CROISSANCE DU FEUILLAGE AU COURS DU TEMPS.

raison de l'absence d'un tissu de soutien suffisant, le limbe des feuilles encore chargées d'anthocyanes, est devenu très mince et très tendre ; il pend maintenant à l'extrémité d'un pétiole horizontal et rigide. L'inclinaison progressive du pétiole, alliée à une rigidité permanente, tend à montrer que son mouvement est de nature épïnastique.

• Stade 5 : fin de la croissance foliaire.

La croissance foliaire s'est arrêtée à son tour. Les limbes se redressent peu à peu, tout en acquérant leur rigidité

et leur coloration spécifique. Simultanément, les pétioles se soulèvent et, fait remarquable, se renflent à leur base.

• Stade 6 : repos apparent.

Le caractère le plus marquant de cette étape est l'absence de tout phénomène visible de croissance. Or, nous verrons que ce «repos» qui, en apparence, peut sembler total, n'est en réalité que partiel. Le débourrement du bourgeon terminal mettra fin à ce «repos apparent» annonçant ainsi la naissance d'une unité de morphogénèse nouvelle.

TABLEAU 1 - Durée des stades de croissance et des stades de repos au cours des vagues de croissance successives. Valeurs exprimées en jours et en pourcentage de la durée totale des vagues.
A : croissance globale - B : allongement de la tige - C : croissance du feuillage.

Plants	Durée en jours et en %	1		2	3	4	5	6	7						
		j	%												
1	Stade de croissance	20	95,2	15	88,2	17	89,5	19	79,2	17	68	27	74,1	21	75
	Stade de repos	1	4,8	2	11,8	2	10,5	5	20,8	8	32	7	25,5	7	25
	Vague de croissance	21	100	17	100	19	100	24	100	25	100	34	100	28	100
4	Stade de croissance	19	95	17	94,4	17	85	19	79,2	20	80	19	79,2	21	75
	Stade de repos	1	5	1	5,9	3	15	5	20,8	5	20	5	20,8	7	25
	Vague de croissance	20	100	18	100	20	100	24	100	25	100	24	100	28	100
5	Stade de croissance	20	95,2	18	94,7	18	87,7	18	78,3	19	79,2	19	76	20	74,1
	Stade de repos	1	4,8	1	5,3	3	2,3	5	21,7	5	20,8	6	24	7	25,9
	Vague de croissance	21	100	19	100	21	100	23	100	24	100	25	100	27	100
1	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
	Vague de croissance	21	100	17	100	19	100	24	100	25	100	27	100	28	100
4	Stade de croissance	17	85	15	83,3	14	70	14	58,3	15	60	13	54,2	14	50
	Stade de repos	3	15	3	16,7	6	30	10	41,7	10	40	11	45,8	14	50
	Vague de croissance	20	100	18	100	20	100	24	100	25	100	24	100	28	100
5	Stade de croissance	18	85,7	15	78,9	15	71,4	14	60,9	14	58,3	13	52	13	48,1
	Stade de repos	3	14,3	4	21,1	6	28,6	9	39,1	10	41,7	12	48	14	51,9
	Vague de croissance	21	100	19	100	21	100	23	100	24	100	25	100	27	100
1	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
	Vague de croissance	16	100	18	100	19	100	27	100	23	100	28	100	29	100
4	Stade de croissance	11	68,7	13	68,4	12	66,7	16	61,5	16	61,5	13	54,2	15	53,6
	Stade de repos	5	31,3	6	31,8	6	33,3	10	38,5	10	38,5	11	45,8	13	46,4
	Vague de croissance	16	100	19	100	18	100	26	100	26	100	24	100	28	100
5	Stade de croissance	12	66,7	13	61,9	11	64,7	15	60	14	56	13	52	14	51,9
	Stade de repos	6	33,3	8	38,9	6	35,3	10	40	11	44	12	48	13	48,1
	Vague de croissance	18	100	21	100	17	100	25	100	25	100	25	100	27	100

Toutes les unités de morphogenèse, quel que soit leur numéro d'ordre, se développent suivant le même cycle morphogénétique, hormis la première unité, car elle n'est pourvue, nous l'avons vu, que de feuilles assimilatrices.

CROISSANCE DU SYSTEME AERIEN

De tous les stades de développement qui caractérisent le cycle morphogénétique d'une jeune pousse de manguiier, nous avons mis en évidence dans le paragraphe précédent, six stades facilement identifiables.

La répétition de ce cycle morphogénétique s'effectue-t-elle à intervalles de temps plus ou moins identiques ou, au contraire, très différents ? Pour répondre à cette question observons les graphiques de la figure 2, qui symbolisent la croissance globale de tous les entre-noeuds et de toutes les feuilles de trois jeunes plants de la variété «mango» cultivés durant plus de cinq mois.

Des périodes de croissance rapide alternent avec des périodes de croissance nulle, de sorte que ces courbes confortent la mise en évidence par nos prédécesseurs (HOLDSWORTH, 1963 ; SCARRONE, 1969), sur des plants beaucoup plus âgés, du caractère rythmique de la croissance du manguiier. La tige et le feuillage d'une jeune pousse ne s'accroissent donc pas de façon continue, mais par intermitence.

Les périodes de croissance, durant lesquelles les unités de morphogenèse sont édifiées sont dénommées «vagues de croissance» par certains auteurs (PAYAN, 1982 ; SI MOHAMED, 1983), en raison sans doute de leurs analogies entre elles et aussi en raison de leur succession régulière dans le temps.

Si nous numérotions les vagues de croissance en fonction de leur ordre de succession, nous constatons alors que les vagues de croissance caulinaire et foliaire ne sont pas concomitantes mais légèrement décalées l'une par rapport à

TABLEAU 2 - Nombre de jours qui séparent, à chaque vague de croissance, l'arrêt de l'allongement caulinaire de l'arrêt de la croissance foliaire et augmentation de la surface foliaire des unités durant ce laps de temps. Valeurs exprimées en pourcentage de la surface foliaire finale.

Plants	Unités de morphogenèse	1	2	3	4	5	6	7
1	Nombre de jours	2	1	3	6	2	7	8
	Pourcentage de la surface foliaire finale	3	0,9	11,7	38,8	6,4	35,8	35
4	Nombre de jours	2	2	3	5	6	6	7
	Pourcentage de la surface foliaire finale	5,6	3,7	24,1	24,2	6,4	60,9	66,5
5	Nombre de jours	2	3	3	4	5	6	7
	Pourcentage de la surface foliaire finale	4,9	16,3	19,3	11,7	20,6	56,9	56,8

l'autre. Ce décalage, qui se traduit dans les graphiques par une petite avance de la croissance caulinaire sur la croissance foliaire, sera étudié beaucoup plus en détail dans le paragraphe suivant.

L'ensemble des entre-nœuds et des feuilles, dont la croissance globale est représentée dans les graphiques de la figure 2 par deux vagues de croissance caulinaire et foliaire de même numéro d'ordre, est désigné par le terme «unité de croissance». Or, ces unités de croissance coïncident avec les unités de morphogenèse décrites précédemment. Si nous apportons cette précision c'est que dans d'autres espèces arborescentes, tropicales ou non, il n'en est pas toujours ainsi (RIVALS, 1965, 1966, 1967 ; HALLE et MARTIN, 1968 ; VOGEL, 1975). Par conséquent chez un jeune plant de manguiier, lorsque la croissance d'une unité de morphogenèse de numéro d'ordre n débute, tous les entre-nœuds et toutes les feuilles appartenant aux unités de numéros d'ordre inférieurs ont achevé leur croissance.

Nous pouvons diviser une vague de croissance en deux stades : l'un correspond à la croissance globale de la tige et du feuillage, l'autre au «repos» de la plante, durant lequel nous n'observons aucune croissance qu'elle soit caulinaire ou foliaire.

Quelle est la durée respective de chacun de ces deux stades au cours des vagues de croissance successives ? La réponse nous est donnée par la lecture du tableau 1.

Tout d'abord, nous constatons que la durée des vagues de croissance est d'autant plus longue que leur numéro d'ordre est élevé mais qu'elle demeure toujours comprise entre trois ou quatre semaines environ : la première vague de croissance de la plante n° 1 a duré 21 jours, alors que 28 jours ont suffi à l'édification de sa septième unité de morphogenèse. Il apparaît ensuite évident dans ce tableau qu'à chaque vague il s'établit une très nette dissymétrie entre la durée de la croissance globale et celle du «repos» surtout dans les premières vagues : ainsi en ce qui concerne la plante n° 1, la durée du stade de croissance par rapport à la durée totale de la première vague est de 95,2 p. 100 ; cette valeur est réduite à 75 p. 100 lors de la septième vague. Ces nombres indiquent donc une nette diminution au cours des vagues successives de la durée des stades de croissance par rapport à la durée totale des vagues ; nous constatons par exemple que la durée du stade de «repos» est multipliée par 7 entre la première et la septième vague de croissance

(plante n° 1), alors que celle du stade de croissance globale n'est guère modifiée d'une vague à l'autre.

Nous pouvons nous demander à présent quelles sont les caractéristiques respectives des deux composantes, caulinaire et foliaire, dans la croissance globale d'une jeune pousse de manguiier. Etudions-les séparément.

La durée d'une vague de croissance caulinaire est d'autant plus longue que son numéro d'ordre est élevé (tableau 2 et figure 3). Cet étalement progressif est provoqué par un allongement notable du temps d'arrêt de croissance de la tige au cours des vagues successives ; en revanche, la durée du stade d'allongement demeure à peu près constante, ce qui a pour résultat une diminution très nette de la durée de ce stade par rapport à la durée totale de la vague : prépondérant lors de la première vague de croissance, le stade d'allongement après plusieurs vagues tend à égaliser en durée le stade d'arrêt de croissance.

On constate donc que la croissance foliaire diffère de la croissance caulinaire par un allongement notable de la durée du stade de croissance au cours des vagues successives et bien que, malgré une surface foliaire par unité de morphogenèse de plus en plus importante (voir deuxième partie), la vitesse maximale de croissance n'est guère modifiée d'une vague à l'autre (figure 3).

RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE CAULINAIRE ET LA CROISSANCE FOLIAIRE

Dans le paragraphe précédent, nous avons mis en évidence le décalage qui s'établit entre les croissances caulinaire et foliaire. Pour préciser cette observation nous pouvons étudier les courbes de la figure 3, montrant la croissance journalière de jeunes pousses de manguiier. Que constatons-nous ?

- Dans chaque vague de croissance, quel que soit son numéro d'ordre, le maximum de vitesse de croissance caulinaire est atteint bien avant le maximum de croissance foliaire. En d'autres termes, les maximums de vitesse de croissance caulinaire et foliaire ne sont pas concomitants : l'élongation de la tige précède d'environ un quart de période de la croissance des feuilles.

- Dans chaque vague de croissance, le nombre de jours

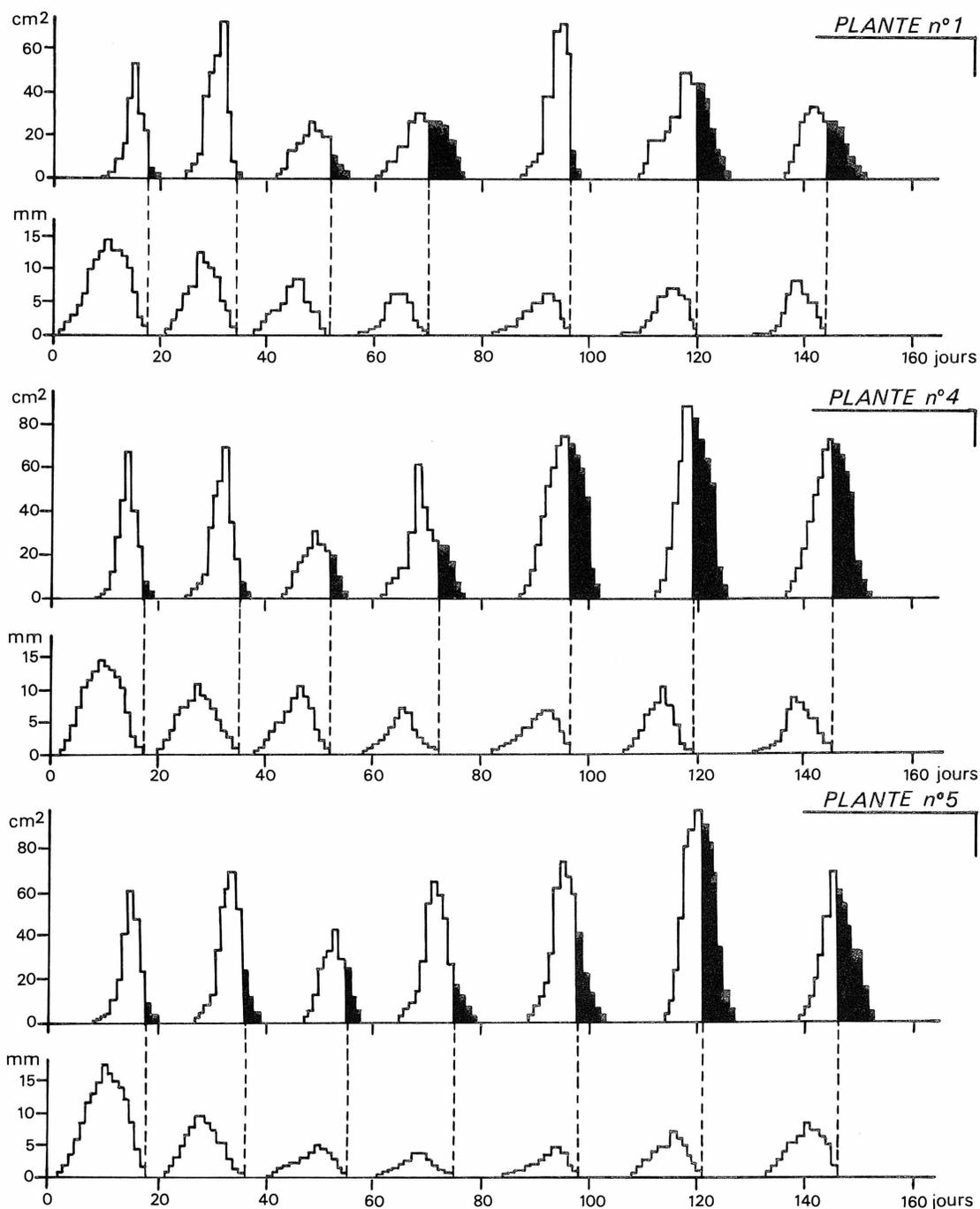


FIG. 3 • CROISSANCE JOURNALIERE, CAULINAIRE ET FOLIAIRE.

qui séparent l'arrêt de l'allongement caulinaire de l'arrêt de la croissance foliaire, de même que l'accroissement de surface du feuillage pendant ce laps de temps, sont d'autant plus importants que le numéro d'ordre de la vague est élevé. Les valeurs numériques relatives à ces observations sont regroupés dans le tableau 2.

CROISSANCE DU SYSTEME RADICULAIRE

La rythmicité de la croissance aérienne d'une jeune pousse de manguiier étant démontrée, il est dès lors indispensable de savoir si la croissance souterraine présente ou non le même caractère. En effet, nous pouvons aisément

imaginer que si la croissance du système racinaire se révèle également rythmique, nous serions alors conduit à étudier les diverses corrélations qui unissent les deux systèmes aérien et souterrain du jeune plant et, tout d'abord, il conviendrait de rechercher si l'une des deux croissances rythmiques, aérienne ou souterraine, est la cause ou la conséquence de l'autre.

Par les courbes de la figure 4 nous avons symbolisé la croissance aérienne et souterraine d'une jeune pousse, cultivée durant plus d'une année sur un caisson à brouillard nutritif. En raison de leur nombre trop élevé nous n'avons pas pu, par contre, mesurer l'allongement des racines de numéro d'ordre inférieur. Mais étant donné la très nette

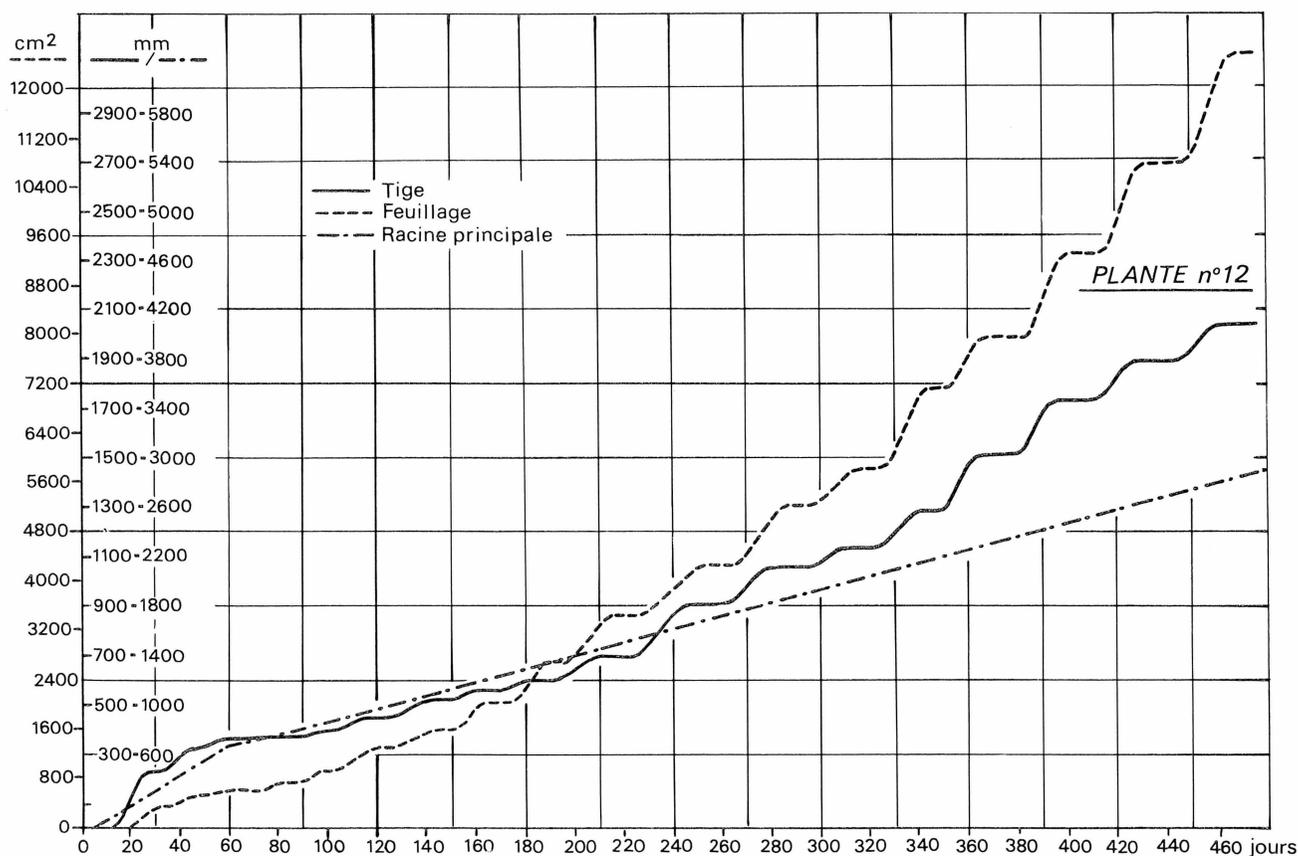


FIG. 4 • COMPARAISON ENTRE LA CROISSANCE DU SYSTEME AERIEN ET LA CROISSANCE DU SYSTEME SOUTERRAIN.

hiérarchie qui s'est établie entre ces racines de petites tailles et la racine primaire pivotante, cette étude garde cependant tout son intérêt.

La figure 4 montre de façon claire qu'à la croissance par vagues successives du système aérien s'oppose la continuité de l'allongement radiculaire. Le ralentissement de la croissance, qui survient au cinquante-cinquième jour de l'expérience, est provoqué par le transfert de la plante d'un petit caisson à brouillard nutritif à un autre beaucoup plus grand, lequel ne pouvait être installé en raison de sa taille à l'intérieur d'une chambre climatisée mais dans un endroit où la température ambiante est malheureusement plus basse.

Après cette étude, il est évident qu'il devient inutile de considérer le mode de croissance de la racine primaire comme pouvant être l'une des causes possibles de la croissance, par intermittence, du système aérien.

ACTIVITE ORGANOGENETIQUE DU MERISTEME APICAL

L'initiation des feuilles, l'alternance des noeuds et des entre-noeuds résultent du fonctionnement cyclique du méristème apical de la tige. A intervalles de temps plus ou moins réguliers, celui-ci ébauche de nouvelles feuilles qui se différencieront chacune selon l'un des trois types foliaires tout en se séparant les unes des autres par suite de l'allongement des entre-noeuds.

Si, au cours des paragraphes précédents, de nombreux renseignements ont été fournis concernant les stades de développement les plus visibles de la jeune pousse de man-guier, en revanche aucun élément de réponse n'a encore été apporté aux questions que nous pouvons dès lors nous poser, à savoir : quand se déroule l'organogenèse au sein du méristème terminal de la tige, durant les stades de croissance ? ou durant les stades de «repos» ? à quel moment les feuilles d'une même unité de morphogenèse sont-elles initiées ? au cours de l'arrêt de croissance qui précède la formation de l'unité ou bien avant ?

La méthode d'étude la plus logique consisterait à suivre, de visu, l'évolution de l'activité organogénétique du méristème terminal d'une plante durant son développement. Bien qu'étant d'un principe simple, cette méthode est difficilement réalisable ; de plus, la mise à nu du méristème provoquerait de graves mutilations parmi les feuilles environnantes, ce qui aurait pour conséquence de modifier considérablement son activité.

La méthode que nous avons retenue consiste à prélever, à des stades de développement précis, les méristèmes terminaux d'un lot homogène de plantes puis à déterminer le nombre de primordiums foliaires, de jeunes feuilles contenues dans les bourgeons, ainsi que le nombre de feuilles qui se sont déjà dégagées. Ne disposant que d'un nombre très limité de plantes de la variété «Améliorée du Cameroun», une trentaine environ, nous n'avons pu étudier malheureusement qu'une seule plante par stade.

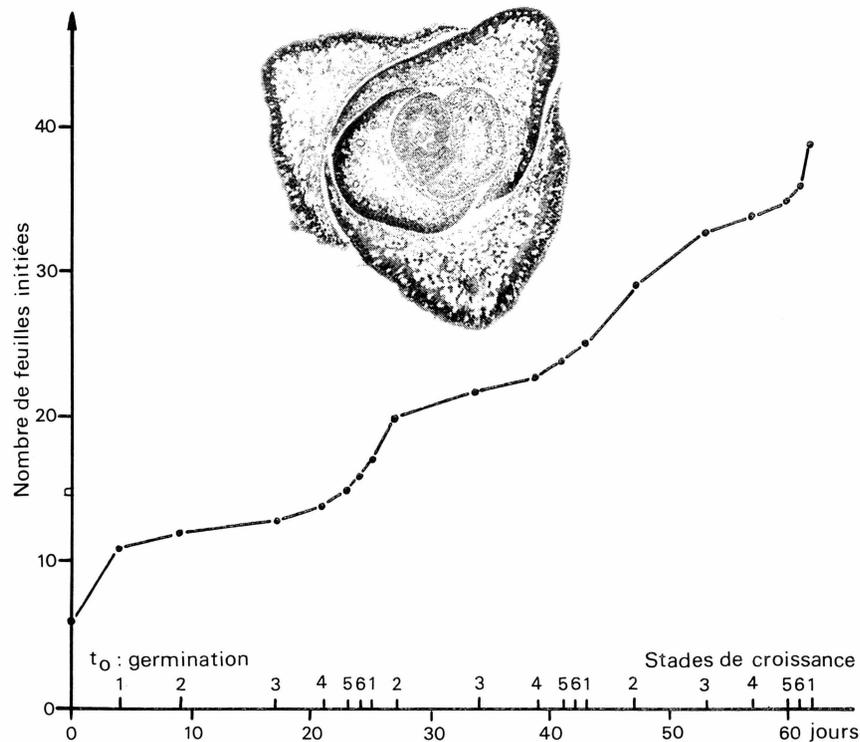


FIG. 5 • ACTIVITE ORGANOGENETIQUE DU MERISTEME TERMINAL AU COURS DES TROIS PREMIERES VAGUES DE CROISSANCE.
COUPE TRANSVERSALE D'UN BOURGEON TERMINAL.

Néanmoins, nous verrons que les résultats de cette expérience suffisent pour apporter des réponses aux questions posées.

La courbe de la figure 5 symbolise l'évolution de l'activité organogénétique du méristème caulinaire terminal, exprimée par le nombre de primordiums foliaires, initiés par celui-ci au cours de l'édification des trois premières unités de morphogénèse, l'édification de chacune de ces unités étant divisée en six stades morphogénétiques distincts. Les intervalles de temps qui séparent ces différents stades sur l'axe des abscisses, ont pu être déterminés grâce à l'étude de la croissance moyenne d'une dizaine de jeunes pousses appartenant à la même variété.

A la différence de la croissance caulinaire ou de la croissance foliaire, la succession des cycles d'initiation foliaire n'est jamais interrompue, ni pendant les stades de croissance, ni même pendant les stades de «repos apparent». Nous comprenons ainsi tout le sens donné à ce dernier terme. La correspondance entre l'activité organogénétique et le temps introduit la notion de plastochrone. Parmi les définitions de ce terme qui furent proposées et admises, nous en avons retenu une, celle de BOUREAU (1954) : le plastochrone est «le temps qui s'écoule entre l'apparition de deux surfaces minimales successives d'un point végétatif».

En d'autres termes, le plastochrone est le temps qui sépare l'initiation de deux primordiums foliaires consécutifs. De notre connaissance de la durée moyenne entre deux prélèvements successifs et du nombre de feuilles initiées durant ce temps, nous pouvons très facilement déduire les variations du plastochrone au cours des premières vagues de

croissance. Mais en raison du très petit nombre de méristèmes étudiés, il serait risqué de vouloir établir des relations très précises entre la vitesse de production des primordiums foliaires et la croissance globale du végétal. Néanmoins, nous pouvons constater que :

- l'organogénèse est intense au moment de la germination des graines, fait qui a déjà été signalé chez d'autres espèces arborescentes, en particulier chez *Quercus pedunculata* (PAYAN, 1982).
- l'organogénèse ralentit peu avant le stade 4 («arrêt de la croissance caulinaire») jusqu'en début du stade 6 («repos apparent») ; le plastochrone est alors égal à environ 5 jours.
- la vitesse d'organogénèse s'accélère dès le début du stade 6 pour devenir maximale entre le stade 1 et le stade 2, soit entre le débourrement du bourgeon et la chute des cataphylles. Durant cette période, nous pouvons mesurer un plastochrone égal à environ 0,75 jour.

Connaissant le nombre moyen de feuilles présentes dans les premières unités de morphogénèse, nous avons pu situer approximativement dans le temps et par rapport aux stades de développement les plus remarquables d'une jeune pousse, l'intervalle de temps durant lequel les feuilles appartenant à une même unité, sont initiées. Nous nous apercevons alors que les feuilles d'une unité de morphogénèse de numéro d'ordre n sont initiées, non durant le stade de «repos apparent» qui précède la formation de l'unité, mais bien avant. Leur initiation se produit à peu près entre le milieu de la poussée de croissance foliaire de numéro d'ordre $n-2$ - soit le stade 3 (pleine poussée) - et le stade analogue de la poussée de croissance suivante. Compte tenu des conditions

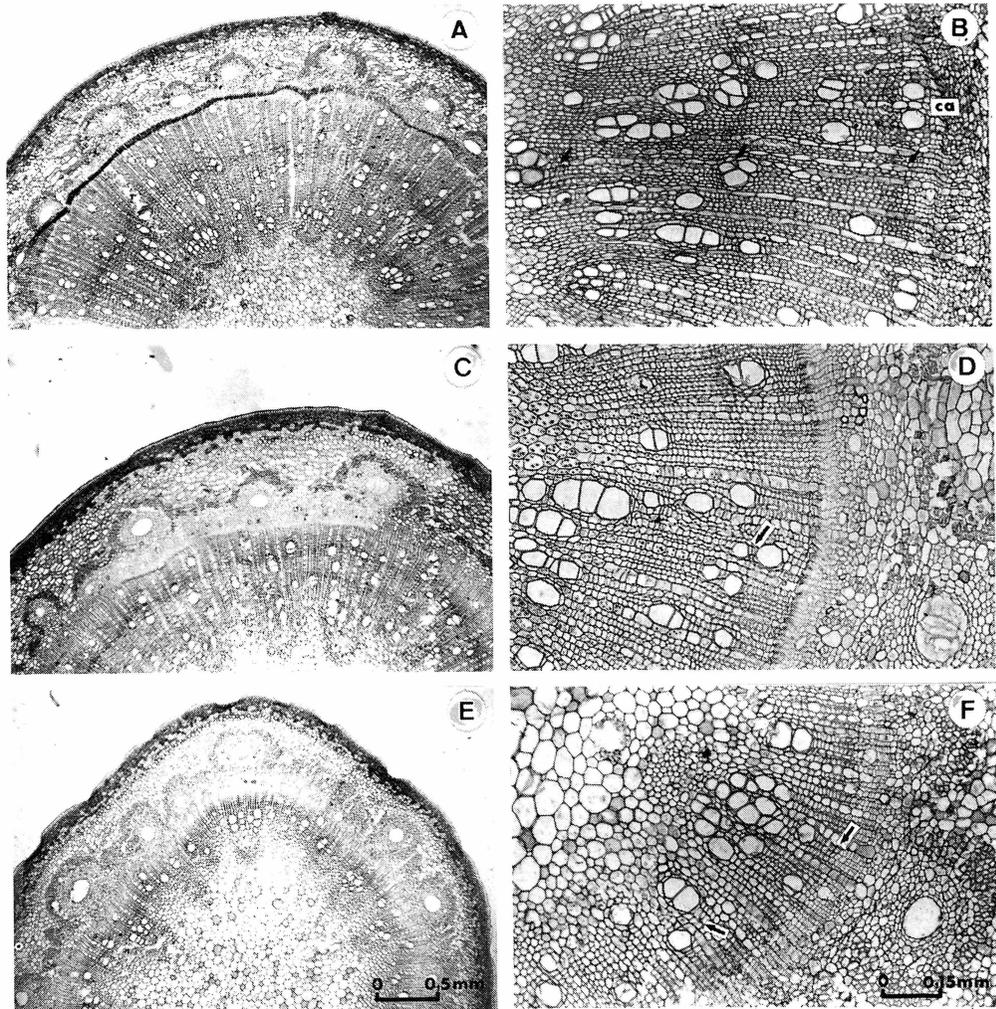


PLANCHE 1 - Coupes transversales de tige, observées à deux grossissements et prélevées, sur une même pousse, dans le milieu de la première (A et B), deuxième (C et D) et troisième (E et F) unités de morphogenèse.

expérimentales, il nous est difficile d'être plus précis, d'autant que les feuilles au moment de leur initiation sont toutes identiques (figure 5). La différenciation foliaire n'intervient donc qu'à un stade de développement ultérieur.

DIFFERENCIATION DES CELLULES DU BOIS

Comme nous le savons, dans les régions où les saisons sont très marquées, le fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse est réglée par l'alternance de saisons tour à tour favorables et défavorables à la croissance végétative. Ceci est vrai dans les régions tempérées ainsi que dans les régions intertropicales où très souvent des périodes de pluie, qui ne sont pas obligatoirement annuelles, alternent avec des périodes de sécheresse. Dans les zones tempérées, l'activité cambiale arrêtée durant l'hiver reprend au printemps, atteint assez rapidement son maximum puis décroît de façon progressive jusqu'au terme de la période de végétation. L'activité rythmique du cambium devient alors très nettement visible si on examine la structure du bois formé au cours de cette période. En effet, le bois initial ou bois

de printemps est caractérisé en particulier par la présence de vaisseaux de gros diamètre à paroi assez mince, alors que ceux du bois final, constitué à la fin de l'été, sont à paroi plus épaisse et à lumen plus étroit et sont d'ailleurs accompagnés d'un plus grand nombre de fibres.

Puisque la tige et le feuillage des jeunes pousses de manguiers ne s'accroissent pas de façon continue mais par intermittence, des périodes de croissance rapide alternant avec des périodes de croissance nulle, il est permis de penser que l'activité rythmique du méristème apical pourrait influencer sur l'activité méristématique du cambium caulinaire. Certains travaux réalisés sur d'autres plantes montrent que si une telle relation est mise en évidence entre ces deux zones elle ne serait pas particulière au manguiers, mais serait probablement commune à toutes les espèces arborescentes de croissance rythmique, qu'elles soient tempérées ou tropicales (TEPPER et HOLLIS, 1967 ; HALLE et MARTIN, 1968 ; BROWN, 1971 ; CHUDNOFF et GEARY, 1973 ; ALVIM, 1975 ; VOGEL, 1975 ; PAYAN, 1982).

Afin de vérifier si notre supposition est justifiée, nous

avons dans un premier temps sélectionné un lot homogène constitué de 5 jeunes pousses de la variété «Mango», dont le système aérien comprend en tout trois unités de morphogénèse. Dès que le bourgeon terminal d'une des pousses grossit, marquant ainsi le début de la quatrième vague de croissance, nous effectuons au niveau de chacune des trois unités des coupes transversales très fines de la tige. Ces coupes, pratiquées suivant la technique habituelle, doivent mettre en évidence, si elles existent, les variations de structure du xylème secondaire d'une unité à l'autre. En guise d'exemple, nous avons réuni dans la planche 1, six photos partielles de coupes observées à deux grossissements et correspondant respectivement sur la même plante à la première, la deuxième et la troisième unité de morphogénèse.

Ces photos nous montrent de façon très claire que l'activité cambiale n'est pas constante au cours des vagues de croissance successives mais rythmique. Cette périodicité est soulignée en effet par l'existence dans le xylème secondaire de larges plages concentriques, parsemées entre les rayons intraligneux de très gros vaisseaux à paroi mince, alternant en direction centrifuge avec des plages plus étroites, caractérisées au contraire par la présence de vaisseaux de diamètre plus petit, parfois même un peu aplatis et à paroi plus épaisse.

L'association de deux plages contiguës constitue ce que nous pouvons appeler un cerne ou «faux-cerne» (PAYAN, 1982), pour le distinguer du cerne annuel qui, lui, est bien connu. Or, il est tout à fait remarquable de constater que, dans une coupe transversale le nombre de cernes correspond exactement à l'âge de l'unité de morphogénèse au niveau de laquelle ils sont observés, à condition d'exprimer cet âge en nombre d'unités de morphogénèse formées par la jeune pousse. Ainsi, si nous étudions la coupe transversale prélevée au niveau de la première unité, nous distinguons facilement trois cernes concentriques : la formation du plus interne coïncide avec celle de la première unité de morphogénèse, les autres, du centre vers la périphérie, avec celle de chacune des unités constituées ultérieurement. La troisième unité étant la dernière formée, il est donc normal de n'y dénombrer qu'un seul cerne. De même qu'un simple comptage des cernes annuels d'un arbre permet de déterminer son âge avec précision, tout au moins dans les régions où les saisons sont bien marquées (BROWN, 1971), nous pourrions connaître le nombre d'unités formées par un plant de manguiier tout simplement en dénombrant les cernes de son bois là où ils sont bien sûr tous visibles, c'est-à-dire au niveau de la première unité de morphogénèse.

Etant donné que le bois initial est constitué au printemps lors de la reprise de croissance et que le bois final l'est à la fin de l'été, alors que la période de croissance est parvenue à peu près à son terme, nous pouvons supposer que les plages à gros vaisseaux, observées dans le xylème secondaire des jeunes pousses de manguiier, coïncident avec les stades de croissance du système aérien et que les plages à petits vaisseaux coïncident avec les stades d'arrêt de croissance.

Bien sûr cette hypothèse nécessite d'être confirmée par des faits expérimentaux. Néanmoins, PAYAN en 1982 a montré sur le chêne que l'alternance des plages à gros et à petits vaisseaux est à mettre en relation avec la succession des stades de croissance et des stades de «repos».

CONCLUSION

De notre étude sur la morphologie, la croissance et le développement de jeunes pousses de manguiier, il ressort notamment deux notions fondamentales en chronobiologie: les notions de cycle et de rythme.

D'après MILLET et MANACHERE (1983), «un rythme biologique consiste dans la succession à intervalles de temps à peu près égaux, d'un certain nombre de cycles». Dans les derniers paragraphes nous nous sommes efforcé de mettre en évidence les rapports étroits qui unissent les deux composantes, spatiale et temporelle, du rythme de succession des unités de morphogénèse. En effet, l'architecture aérienne d'une jeune pousse de manguiier consiste en un axe unique, orthotrope, constitué par la répétition, selon un mode monopodial et à intervalles de temps réguliers d'unités structurales toutes semblables.

Un cycle est par définition «l'ensemble des états ou des valeurs par lesquels passe un phénomène avant de se reproduire identiquement». L'ordonnance dans le temps et dans l'espace, commune à toutes les unités de morphogénèse, souligne leur nature cyclique. Au sein d'une unité, la situation des divers éléments qui la composent, à savoir les entre-noeuds, les feuilles et les bourgeons axillaires, n'est pas quelconque mais ordonnée selon leur morphologie ou leurs dimensions. De plus, la croissance et le développement des unités se déroulent, quel que soit leur numéro d'ordre, suivant un même modèle ce qui nous a permis de définir six stades morphogénétiques facilement identifiables.

En raison du caractère répétitif des unités de morphogénèse, la structure aérienne du jeune plant de manguiier peut être qualifiée de périodique. Les unités de morphogénèse et la durée des vagues de croissance, au cours desquelles elles se sont édifiées, ont donc valeur de période, selon que l'on se réfère soit à l'organisation spatiale, soit à l'organisation temporelle du jeune plant.

En outre, un rythme de plus longue période, dont un cycle équivaut à cinq ou six unités de morphogénèse, se superpose au rythme de succession des unités. Chaque cycle est marqué par la présence d'une unité qui dépasse les autres situées de part et d'autre, par sa hauteur et sa surface foliaire totale.

Un tel rythme n'a encore jamais été signalé jusqu'ici, même chez d'autres espèces arborescentes. Or, il pourrait avoir une incidence sur des processus de développement très importants, comme la ramification ou la floraison.

Ces deux phénomènes périodiques, qui marquent la succession des unités de morphogénèse, sont-ils imposés par des fluctuations rythmiques de facteurs du milieu, ou sont-ils inhérents au matériel biologique ? En d'autres termes ont-ils une origine exogène ou sont-ils de nature endogène ? C'est une question à laquelle il est parfois difficile de répondre, (BAILLAUD, 1958, 1971 ; BOYER, 1964 ; MILLET et MANACHERE, 1983). En revanche, pour ce qui est des jeunes pousses de manguiier que nous avons cultivées dans des chambres climatisées en conditions constantes, aucun problème ne se pose. A 25°C, la durée des vagues de croissance est comprise en effet entre trois et quatre semaines. Or, dans les chambres climatisées, la seule périodicité du milieu dont l'influence sur les plants est

certaine, est l'alternance des jours et des nuits. La nature endogène des deux rythmes morphogénétiques est donc bien établie. Plusieurs auteurs, travaillant sur la croissance rythmique d'autres espèces arborescentes tropicales ou tempérées, sont parvenus à la même conclusion (LAVARENNE-ALLARY, 1966 ; GREATHOUSE et coll., 1971).

D'ailleurs si le rythme de succession des unités de morphogenèse était influencé par des fluctuations périodiques extérieures, comment expliquer que dans une population les rythmes individuels ne soient ni synchrones, ni en phase et qu'en ce qui concerne chacune des jeunes pousses la période de ces rythmes varie d'un cycle morphogénétique à un autre.

En effet, bien que les graines soient mises à germer à une date identique, les plantes ne sont pas toutes au même stade de développement à un instant donné ; certaines sont en pleine croissance alors que d'autres sont au « repos ». Dans un style imagé nous pourrions comparer une telle population à un orchestre, privé de son chef, dont tous les musiciens exécuteraient la même partition dans un temps qui serait propre à chacun.

Les trois ou quatre premières vagues de croissance ont des caractéristiques qui les différencient très nettement des autres vagues. La première en particulier est toujours associée à une forte croissance caulinaire, à une durée très brève du stade de « repos » et à un faible étalement de la croissance foliaire. Or, nous avons observé que les cotylédons initialement gorgés de réserves, se dessèchent puis se détachent de la plantule pendant l'édification de la troisième ou quatrième unité de morphogenèse. La faible vigueur de la plantule à cette étape de son développement puis la reprise progressive de sa croissance au cours des vagues suivantes pourraient donc s'expliquer par la diminution des réserves de la graine et par le passage de la plante de l'hétérotrophie à l'autotrophie (HALLE et MARTIN, 1968). Ces faits montrent à l'évidence qu'il est indispensable, lors de toute étude portant sur une jeune pousse de manguiier, de mentionner le numéro d'ordre des unités de morphogenèse concernées. Les résultats peuvent en effet largement différer selon que les réserves séminales sont encore abondantes ou au contraire épuisées. BEDDOE et RAMPERSAD (1975), qui ont mis au point une méthode de greffage sur plantule, ont d'ailleurs remarqué que la soudure et le démarrage du greffon sont optimaux lorsque la greffe est pratiquée trois semaines environ après le semis du porte-greffe. Au-delà la greffe est moins efficace, voire impossible. Les auteurs en ont conclu alors à l'influence favorable des réserves de l'amande sur la reprise du greffon.

Notre étude de l'organogenèse a montré que celle-ci, à la différence de la croissance caulinaire ou foliaire, n'est jamais interrompue mais présente toutefois un minimum d'activité entre le stade de pleine poussée (stade 3) et le stade d'arrêt d'allongement de la tige (stade 4), soit peu de temps après l'étalement spectaculaire des feuilles assimilatrices. Il semble donc qu'il pourrait exister un lien entre ces deux phénomènes, d'autant que BERTHOLON en 1983 a montré que chez le chêne, dont la croissance rythmique est analogue à celle du manguiier, l'absorption d'eau par une feuille est environ multipliée par dix durant les deux ou trois jours de croissance maximale. Pour savoir si la diminution de l'activité organogénétique, survenant après l'étalement

des feuilles, est bien due à une carence hydrique, l'auteur a essayé, par une réduction de la transpiration ou de l'absorption racinaire, de modifier les divers paramètres du rythme morphogénétique, ceci à différents stades d'une vague de croissance. Aucun d'eux n'ayant varié l'auteur conclut que l'eau, bien que nécessaire, n'est pas un facteur essentiel dans le mécanisme fondamental du rythme de croissance.

Quant au maximum de l'activité organogénétique, nous avons montré qu'il se situe environ au stade de chute des cataphylles (stade 2), ce qui indique que chez le manguiier - comme chez le chêne - une organogenèse rapide est compatible avec une forte croissance de la tige. L'activité organogénétique du méristème apical varie donc suivant une rythmicité dont la période équivaut à la durée d'une vague de croissance.

Nous avons pu également situer l'initiation des feuilles appartenant à une même unité de morphogenèse par rapport aux stades de développement les plus marquants de la jeune pousse de manguiier. Les feuilles d'une unité de numéro d'ordre n sont initiées entre le stade « pleine poussée » (stade 3) de la vague de croissance de numéro d'ordre $n-2$ et le stade analogue de la vague suivante. En d'autres termes, nous pouvons dire que lorsque le bourgeon débourre, toutes les feuilles de l'unité en formation sont déjà initiées, de même qu'à peu près la moitié des feuilles de l'unité suivante. Chez le chêne, PAYAN a montré, en 1982, que les feuilles d'une unité ne sont pas encore toutes initiées lors du démarrage de la vague de croissance mais seulement environ 60 p. 100 d'entre elles. Ceci est lié au fait que chez le manguiier, à la différence du chêne, toutes les feuilles de la première unité de morphogenèse sont déjà initiées lorsque la germination a lieu. Cette différence est donc maintenue à chacune des vagues de croissance.

Les feuilles marquant la limite entre deux unités de morphogenèse contiguës sont initiées par le méristème au moment où la croissance des feuilles assimilatrices est maximale. Or l'activité organogénétique, bien que faible, n'est pas minimale à ce stade du développement de la plante. En outre, les feuilles sont toutes identiques lors de leur initiation. Comme nous l'avons envisagé, le devenir du primordium foliaire ne serait donc déterminé que bien après son initiation, probablement pendant un stade dit « sensible », car alors il pourrait recevoir un signal particulier l'aiguillant vers l'une ou l'autre des voies morphogénétiques possibles.

Cette hypothèse suscite bien sûr plusieurs interrogations, notamment : quelle serait la durée de ce stade « sensible » ? quelles seraient l'origine et la nature du stimulus perçu par la jeune feuille ? Seule une étude très minutieuse de l'ontogenèse foliaire nous permettrait de savoir avec précision à partir de quand les diverses voies de différenciation divergent l'une de l'autre. Nous verrons cependant dans la quatrième partie qu'il nous est possible indirectement d'apporter à ce problème quelques éléments de réponse.

Une périodicité a aussi été mise en évidence dans la différenciation des cellules du xylème secondaire. Cette périodicité, liée à la succession des vagues de croissance, est visible dans la structure radiale du bois sous l'aspect d'une alternance de plages concentriques, différant entre elles notamment par le diamètre des vaisseaux. L'observation

d'une telle structure n'est pas exceptionnelle chez les espèces arborescentes à croissance rythmique (HALLE et MARTIN, 1968). PAYAN, en 1982, l'observe chez le chêne et dénomme ces plages «faux-cernes» pour les distinguer des cernes annuels qui, eux, sont mieux connus.

On peut s'interroger sur le déterminisme du rythme de différenciation des cellules du bois. Certains auteurs (HALLE et MARTIN, 1968) tentent d'expliquer l'origine endogène de ce rythme par les variations périodiques de la concentration en auxines qu'ils ont mises en évidence au niveau de l'apex.

L'action cambio-gène de ces substances est bien établie aujourd'hui. Par leur action sur l'activité méristématique des cambiums elles pourraient réguler indirectement le devenir des cellules initiées (HELLER, 1978). Or, les auxines peuvent contrôler aussi directement la différenciation des tissus (HELLER 1978).

Outre le fait qu'il permet de connaître le nombre d'unités de morphogénèse formées par un individu, ce rythme de différenciation peut avoir dans la pratique des conséquences importantes. Chez l'hévéa, par exemple, les tissus libériens sont répartis comme le xylème secondaire en «manteaux» successifs dont le nombre correspond à celui des unités de morphogénèse formées (HALLE et MARTIN, 1968). Or, ce sont les tissus libériens qui renferment les cellules laticifères produisant le caoutchouc. En outre, ces mêmes auteurs soulignent l'implication du rythme de différenciation des cellules du bois sur la réponse des greffons. Ainsi que GENER (1966), ils signalent que les résultats des greffes sont bien meilleurs lorsque les porte-greffe utilisés sont à un stade de développement caractérisé par une intense synthèse d'auxines, donc par une intense activité cambiale ; les vaisseaux ligneux étant alors de gros diamètre, la soudure des greffons est très rapide.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVIM (P.) de T. 1975.
A new dendrometer for monitoring cambium activity and changes in the internal water status of plants.
Turrialba, 25, 445-447.
- BAILLAUD (L.). 1958.
Rythmes endogènes et rythmes exogènes notamment chez les végétaux.
Ann. biol., 34, 7-8, 299-329.
- 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.
- BEDDOE (T.W.) et RAMPERSAD (R.). 1975.
Propagating the mango the polysay method.
J. agric. Soc. Trinidad Tobago, 75 (4), 317-331.
- BERTHOLON (C.). 1983.
Mécanisme de la croissance rythmique du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* L.).
D.E.A. Clermont II, 45 p.
- BOUREAU (E.). 1954.
Anatomie végétale, I.
Paris : P.U.F., 330 p.
- BOYER (Y.). 1964.
Les activités rythmiques chez les végétaux.
Bull. Ecole nat. sup. agron. Nancy, VI, fasc. 1, 53 p.
- BROWN (C.L.). 1971.
Secondary growth.
in : ZIMMERMANN (M.H.) et BROWN (C.L.) : «Trees : structure and function», Berlin : Springer.
- CHUDNOFF (M.) et GEARY (T.F.). 1973.
Terminal shoot elongation and cambial growth rhythm in *Pinus caribea*.
Commonw. Forest Rev., 52 (4), 317-324.
- 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* MÜLL. ARG. Euphorbiacées crotonoïdés).
Adansonia, 2-8, 475-503.
- HELLER. 1977-1978.
Physiologie végétale. T. I et T. II.
Ed. Masson, Paris.
- HOLDSWORTH (M.). 1963.
Intermittent growth of the mango tree.
J. West afr. Sci. Ass. (Ibadan), 7, 163-171.
- LAVARENNE-ALLARY (S.). 1966.
Croissance rythmique de quelques espèces de chênes cultivées en chambres climatisées.
C.R. Acad. Sci., 262, 358-361.
- MILLET (B.) et MANACHERE (G.). 1979.
Morphogénèse rythmée chez les végétaux.
Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. Bot., 126 (1), 51-74.
- MILLET (B.) et MANACHERE (G.). 1983.
Introduction à l'étude des rythmes biologiques.
Thèmes Univ. Biologie, Paris : Vuibert, 88 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.
- RIVALS (P.). 1965. 1966 et 1967.
Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (applications aux espèces fruitières).
J. agric. trop. Bot. appl., 12, 655-686 ; 13, 91-122 ; 14, 67-102.
- SCARRONE (F.). 1969.
Recherche sur les rythmes de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux Malagasy.
Thèse Doct. Etat, Clermont-Ferrand.
- SI MOHAMED (C.). 1983.
Germination, rythmes de croissance et morphogénèse chez de jeunes plants de *Castanea sativa*.
Thèse 3e cycle, Clermont-Ferrand II.
- TEPPER (H.B.) et HOLLIS (C.A.). 1967.
Mitotic reactivation of the terminal bud and cambium of white Ash.
Science, 156 (3782), p. 1635.
- 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.).
Dritter Teil : Wuchs und Entwicklung junger Bäume.

E. PARISOT.

Fruits, Apr. 1988, vol. 43, n° 4, p. 235-247.

KURZFASSUNG - Der beblätterte, monopodiale Stengel besteht aus eine Kette von Wachstumseinheiten, die sich im Verlauf verschiedener Wuchsstadien nach ein und demselben Modell aufgebaut haben. Anhand histologischer Verfahren konnten wir weniger sichtbare Komponenten des morphogenetischen Rhythmus nachweisen, wie z.B. die Blattbildung durch das Endmeristem oder die Differenzierung der Zellen des Sekundärxylems.

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

Tercera parte : Crecimiento y desarrollo de jovenes mangos.

E. PARISOT.

Fruits, Apr. 1988, vol. 43, n° 4, p. 235-247.

RESUMEN - El tallo dotado de hoja monopodial está constituido por el encadenamiento de unidades de crecimiento, edificados según un mismo modelo, en el transcurso de olas de crecimiento sucesivas. Gracias a la utilización de técnicas histológicas, hemos puesto en evidencia componentes menos visibles de este ritmo morfogenético, tales como la iniciación de hojas por el meristema terminal o la diferenciación de las células del xilema secundario.



*Votre eau est précieuse
nous la respectons*

**LA MAITRISE
DU GOUTTE A GOUTTE
ET DE L'ASPERSION
DEPUIS 20 ANS**

KULKER SA

Siège et export :
45600 Sully-sur-Loire
☎ 38.36.53.04 . Télex 760 598 F

DOM-TOM : 34160 Castries
☎ 67.70.42.70 . Télex 490 274 F FRANCE

AGCL Orléans - ☎ 38 54 54 58