

# RECHERCHE DU DÉTERMINISME DU RYTHME DE CROISSANCE DU CACAOYER

M. VOGEL

Chargé de recherches de l'ORSTOM  
Opération conjointe IFCC-ORSTOM, Cameroun

## INTRODUCTION

Avant d'aborder le rythme des poussées foliaires du cacaoyer, il est bon de mentionner d'autres cas connus de croissance rythmique de végétaux dans la nature et de voir quelles en sont les caractéristiques principales. Ensuite, par comparaison, il nous sera plus facile de situer les problèmes du cacaoyer à leur juste place.

### La croissance rythmique des végétaux dans la nature

La littérature concernant les rythmes de croissance chez les végétaux est très abondante. Le nombre des exemples et leur variété sont absolument étonnants. Variété concernant la nature du phénomène, la taxonomie du végétal étudié, la période du rythme, la possibilité ou non de couplage avec des facteurs externes, le rôle possible de ceux-ci en tant qu'agent causal, facteur limitant ou simple modificateur, la nature intime de son déterminisme : exogène ou endogène, enfin la nature des mécanismes en jeu.

### Nature des phénomènes rythmiques de croissance

Certains rythmes peuvent être considérés comme « invisibles » du fait qu'ils échappent à l'observation directe. On ne les perçoit que par leurs conséquences. C'est le cas des variations rythmiques de la tendance à l'allongement des écailles charnues de bulbes. Elle ne se manifeste qu'après le bouturage de celles-ci (80). C'est le cas des variations rythmiques du pouvoir germinatif de certaines graines (85). C'est le cas aussi du rythme de la sensibilité à la lumière de divers spermaphytes pour l'établissement ultérieur de leur floraison (46) et du même

phénomène chez certains champignons pour l'apparition de leur fructification (109).

D'autres rythmes peuvent être considérés comme « visibles », en ce sens qu'ils sont accessibles à l'observation directe, soit à l'œil nu, soit sous optique grossissante, soit par le biais de divers instruments de mesures : allongements rythmiques de racines (82 ; 110 ; 73 ; 144 ; 53), de tiges (113 ; 161 ; 21 ; 41 ; 48 ; 79 ; 96 ; 97 ; 19 ; 159 ; 129 ; 143), de feuilles (83), d'appendices de graines (fibre de coton : 119) ; épaissement rythmique de tiges (144), ramification rythmique de mycéliums de champignons (37 ; 13 ; 16 ; 38) ou de tiges de végétaux supérieurs (69).

### Nature des végétaux manifestant une croissance rythmique

Ce sont, nous l'avons vu, des champignons (22 ; 119 ; 60 ; 38 ; 55 ; 100 ; 99 ; 121 ; 106 ; 107 ; 108 ; 109), de nombreux arbres de pays chauds (144 ; 153 ; 155 ; 19 ; 69 ; 161 ; 96 ; 151) ou même certains arbres ou arbustes de pays tempérés, cultivés en chambres climatisées sous climat équatorial : chaud et humide (129 ; 90).

### Période des rythmes de croissance

A un bout de l'échelle, nous avons les rythmes annuels, si courants en pays tempérés ou froids (161 ; 21 ; 41 ; 48 ; 58 ; 79 ; 97 ; 159 ; 129 ; 143). A l'autre bout, nous avons le cas remarquable des feuilles de *Dactylis glomerata* L., qui s'allongent toutes les 6 à 7 mn en plein soleil (83). Entre les deux, nous avons de nombreux rythmes de croissance, dont les périodes se mesurent en minutes (83 ; 110), en heures (110 ; 22), en jours (119 ; 60 ; 38 ; 106 ; 73 ; 82 ; 113 ; 55 ; 100 ; 99 ; 121 ; 78 ; 107 ; 108 ; 109), en semaines (65), en mois (144 ; 153 ; 155 ; 69 ; 161).

21 DEC. 1983

Café Cacao Thé, vol. XIX, n° 4, oct.-déc. 1975

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° :

4288 ex 1

Cote :

B

17 FEV. 1976

265 4 288 ex

O. R. S. T. O. M. B

Collection de Référence

n°

8004 Bot.

## Possibilités de couplage avec des phénomènes externes

Chez de nombreux végétaux, le rythme de croissance peut se raccorder à un rythme externe. C'est particulièrement net chez certains champignons, dont le rythme de ramification mycélienne est capable de se « brancher » sur les nycthénières, c'est-à-dire sur la succession naturelle des jours et des nuits (78 ; 38 ; 119 ; 60). Il est dit circadien.

## Rôle possible des facteurs externes. Déterminisme endogène ou exogène du rythme

Il est clair que les facteurs externes agissent sur tous les rythmes de croissance, quels qu'ils soient. Si certains d'entre eux sont à l'origine même du rythme, celui-ci est alors appelé exogène (87 ; 119 ; 173). Si leur rôle n'est que quantitatif ou limitatif (facteur limitant), l'origine réelle du rythme est alors interne, comme celle d'une horloge : un tel rythme est alors appelé endogène (38 ; 55 ; 100 ; 99 ; 121 ; 78 ; 106 ; 107 ; 108 ; 109). Chez certains végétaux, l'origine du phénomène a été précisée comme étant le fruit d'une corrélation interne entre organes jeunes, actifs et organes très jeunes, sensibles. C'est le cas des champignons *Podospora anserina* (Cesati) Niessl., *Sphaerobolus stellatus* (Thode) Pers. et *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. Les jeunes feuilles jouent également un rôle dans le rythme de croissance de *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. (18) et de *Phyllanthus distichus* (L.) Müller Arg. (128). Au contraire chez le marronnier d'Inde *Aesculus hippocastanum* L. (48) et le chêne *Quercus pedunculata* L. (89), le rythme serait lié aux écailles des bourgeons en présence de lumière. Le rythme de croissance dépend parfois d'un petit nombre de gènes, par exemple chez certains sapins (67) et chez le champignon *Ascobolus immersus* Pers. ex Fr. (37 ; 13). Il peut être lié au type de fonctionnement des gènes (13). Chez certains champignons enfin, il résulte d'échanges entre le mycélium et le substrat (22).

## La croissance du cacaoyer par poussées foliaires

L'architecture et la dynamique de croissance du cacaoyer *Theobroma cacao* L. l'ont fait classer dans le « modèle de Nozeran » (70), qu'on rencontre dans les forêts intertropicales humides ombrophiles. Comme tous les arbres de ce modèle et comme beaucoup d'autres arbres des régions chaudes du globe, le cacaoyer a une croissance discontinue.

*A priori*, elle peut être, ou non, considérée comme rythmique. Oui, parce que l'allongement des tiges se fait par tronçons définis ou unités de croissance (36). Non, parce que la succession des poussées foliaires dans la nature n'est pas régulière au cours de l'année, mais semble liée à certains éléments du climat. Une multitude de facteurs responsables est invoquée dans la littérature : interaction lumière rouge et infra-rouge (135) ; accroissements d'énergie solaire (170) ; durée d'ensoleillement quotidien (23 ; 71 ; 42) ; rayonnement solaire (42) ; température de l'air (71 ; 147 B ; 115 ; 117 ; 147 A) ; thermopériodisme (71 ; 03) ; humidité de l'air (116 ; 147 C ; 147 D) ; variations de l'humidité de l'air (147 D) ; excès d'eau du sol (26) ; sécheresse du sol agissant soit directement (23), soit par le biais de mécanismes internes liés à la chute des feuilles (04). Ces facteurs agissent-ils réellement ? Il est difficile, pour certains d'entre eux, de le dire. Boyer (23) a pu préciser, tout au moins, le seuil d'action de deux facteurs limitants : le manque d'ensoleillement à moins de 2 ou 3 h de « soleil » par jour et la sécheresse du sol à moins de 40 % de l'eau utilisable.

Les études de Murray et Sale, en chambres climatisées ou en vases de végétation (173), démontrent clairement l'action de certains facteurs externes. Ainsi, il est indubitable que la température et l'humidité de l'air modifient l'aspect des poussées foliaires. Les feuilles sont nettement plus petites en air chaud ou humide (147 C ; 147 D). Par ailleurs, les températures élevées affaiblissent la dominance apicale (115) et accélèrent le rythme des poussées. Ce dernier est particulièrement influencé par les températures diurnes (117 ; 147 A ; 147 B).

Malgré l'action manifeste de ces deux derniers facteurs, il est clair qu'aucun phénomène externe n'est le responsable direct des poussées foliaires. Dans la nature, leurs variations saisonnières ne suivent jamais exactement celles des poussées. De plus, en chambres climatisées, le maintien artificiel de l'un de ces facteurs à un niveau constant (115 ; 117 ; 147 A, B, C, D) ne fait absolument pas croître le cacaoyer de façon continue. Il semble que chaque poussée foliaire amorcée soit naturellement condamnée à s'arrêter d'elle-même rapidement et cela, que les conditions externes soient favorables ou non. Une expérience de Greathouse, Leatsch et Phinney en chambres climatisées (65) montre nettement la persistance des poussées foliaires en conditions constantes. Elles prennent l'aspect de véritables rythmes individuels autonomes, propres à chacune des boutures plagiotropes utilisées. Le rythme des axes plagiotropes est donc endogène.

En quoi consistent exactement les poussées foliaires ? Peu nettes sur axes orthotropes, bien marquées sur axes plagiotropes, par suite de quelque

phénomène interne (63), elles sont, selon Braudeau (28), le reflet d'une croissance discontinue des axes feuillés, en « flushes » ou « poussées foliaires », séparées de périodes de repos, à la cadence d'environ quatre à cinq poussées par an. D'après Charrier, « ces unités de croissance présentent, à leur base, une zone à entre-nœuds courts et petites feuilles, puis, une zone à entre-nœuds longs et grandes feuilles. Les petites feuilles ont un limbe rapidement caduc et des stipules persistantes » (36).

En réalité la situation se complique du fait de l'existence de rythmes associés à celui des poussées foliaires, concernant par exemple : la composition

minérale de la plante (175) ; les migrations internes de substances minérales (176) ; certaines absorptions et excréctions minérales par les racines (146) ; les taux de substances de croissance dans les feuilles (123) ; la croissance en épaisseur des tiges en alternance avec le rythme des poussées foliaires (02 ; 23), sauf en cas de sécheresse (26) ; l'activité du méristème apical des tiges, en phase avec les allongements caulinaires et foliaires (65) ; enfin l'existence possible de poussées radicales (103).

Le cacaoyer est également soumis à des rythmes semestriels ou annuels concernant ses poussées foliaires, sa floraison et sa production.

## AUTOMATISME DES RYTHMES CAULINAIRES ET RADICAUX EN CONDITIONS FAVORABLES UNIFORMES

### Conditions requises

Notre étude du rythme des poussées foliaires au Cameroun s'est placée d'emblée dans l'hypothèse endogène, en visant essentiellement à rechercher les mécanismes qui arrêtent la croissance en fin de poussée, alors que les conditions externes sont encore favorables. Nous avons donc laissé provisoirement de côté les aspects génétiques et climatiques du problème. Notre souci a été de maintenir un matériel génétique déterminé, dans un climat déterminé satisfaisant, peu variable, de manière à mettre en évidence une morphogenèse la plus régulière possible. De la sorte, la plupart des observations et expérimentations ont porté sur de jeunes cacaoyers cultivés sous ombrage léger (ombrière laissant passer 50 % de la lumière) en pots de 2 dm<sup>3</sup> de terre, arrosés régulièrement, correspondant soit à de jeunes boutures plagiotropes des clones SNK 37 et ICS 43, soit à de jeunes semis hybrides KHT 2. Ces plantes, disposées en petits blocs « randomisés », ont été soumises chaque semaine à des traitements phytosanitaires, de manière à limiter le plus possible, sinon à empêcher, l'action perturbatrice des aléas, tels que les champignons et les insectes. La plupart des observations ont porté sur des cacaoyers âgés d'environ huit mois, à proximité du vingt-huitième nœud pour les sujets orthotropes issus de graines et à des emplacements analogues pour les sujets plagiotropes issus de boutures. Certaines mesures complémentaires

ont été faites en outre sur des plantes soit nettement plus jeunes, soit nettement plus âgées.

Dans ces conditions, des mesures bihebdomadaires des extrémités en croissance font apparaître individuellement une grande régularité des poussées foliaires dans le temps, prenant l'aspect d'un véritable rythme régulier, autonome, particulier à chaque plante. Il y a cependant deux exceptions. D'une part, il convient d'éliminer des comptages certaines plantes aberrantes, qui, examinées de plus près, montrent toutes des attaques mycéliennes, parfois à peine visibles, sur les tiges ou les feuilles. Ces plantes ont des poussées très différentes des autres. Elles représentent 30 à 35 % des effectifs initiaux, pourtant traités chaque semaine. D'autre part, il convient aussi de ne pas prendre en considération les mesures faites pendant les premières pluies de saison. A ces moments-là, au Sud-Cameroun, le climat joue manifestement un rôle synchronisateur, gênant pour nos mesures. Trois mois après, les rythmes sont à nouveau déphasés et individuels. Ils le resteront ainsi jusqu'aux premières pluies de la saison suivante, à moins qu'entre-temps soit intervenu un facteur limitant tel que la sécheresse ou l'insuffisance d'ensoleillement.

Quoi qu'il en soit, il est remarquable de signaler la succession régulière des poussées foliaires en rythmes autonomes, individuels, chaque fois que les conditions sanitaires et climatiques ont été favorables et uniformes. C'est sous cette restriction que les mesures suivantes ont été faites.

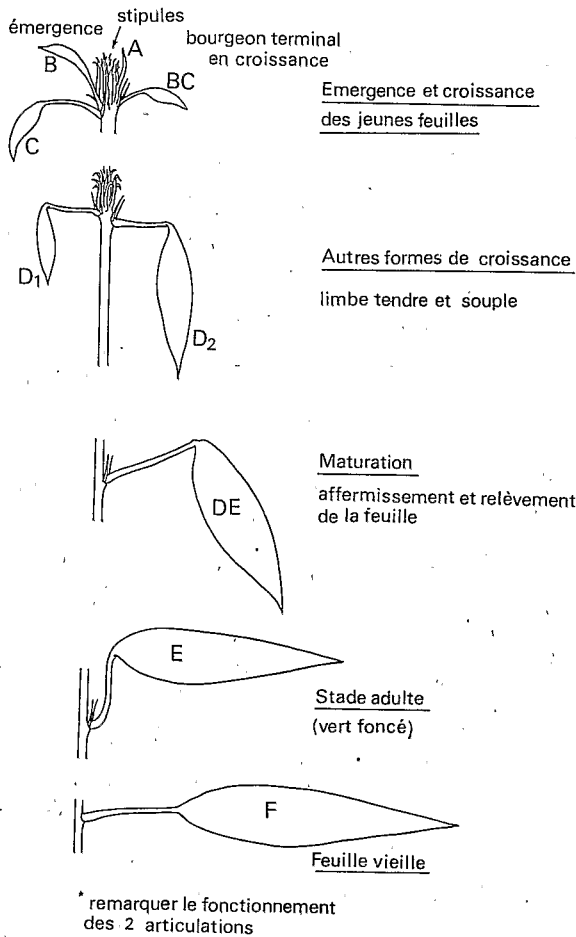
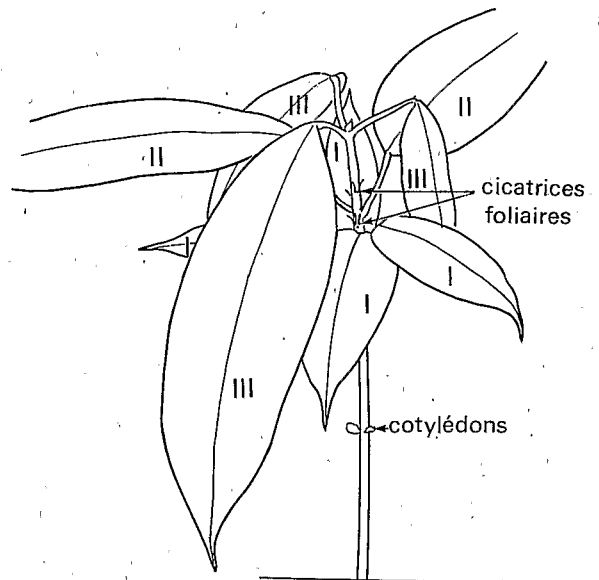


Fig 1. — Stades foliaires sur une tige orthotrope (échelles différentes)

Fig. 2. — Jeune tige orthotrope saine (montrant trois poussées foliaires)



## Les poussées foliaires en conditions favorables et uniformes

Trois méthodes nous étaient offertes pour mesurer l'apparition et le développement des poussées foliaires : ou bien 1° par des mesures d'allongement de tiges (90) et de limbes foliaires (161 ; 65), ou bien 2° par des stades arbitraires, décrivant l'état d'avancement de la poussée (65 ; 69), ou bien 3° par des stades arbitraires de développements foliaires individuels (173), décrivant l'état de développement de chaque feuille entre son émission et sa chute. Nous avons choisi la troisième méthode, qui a le gros avantage de bien rendre compte des poussées foliaires des axes orthotropes. Ceux-ci, malgré des

poussée foliaire	numéros des feuilles	stades de développement foliaire	longueur de limbe	remarques
III	14	A <sub>1</sub>	1mm	ébauche bloquée
	13	A <sub>1</sub>	2mm	
	12	A <sub>1</sub>	2mm	
	11	D <sub>2</sub>	11cm	
	10	DE	21cm	
II	9	DE	19cm	ébauche tombée
	8	cic. fol.		
	7	E	20cm	
I	6	E	17cm	ébauche tombée
	5	cic. fol.		
	4	E	10cm	
	3	E	10cm	
	2	E	12cm	
	1	E	13cm	

cic.fol. : petite cicatrice foliaire

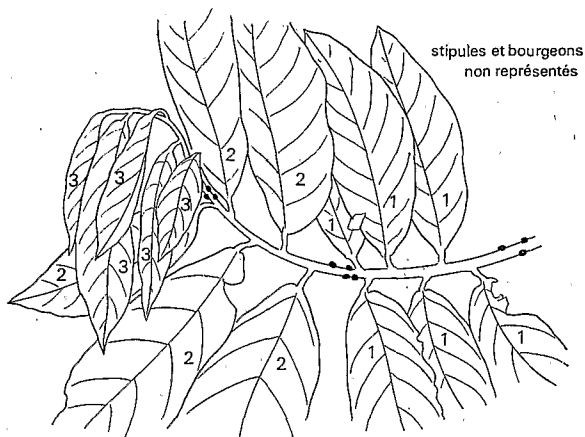


Fig. 3. — Branche plagiotope (montrant trois poussées foliaires normales)

Remarquez les trois poussées foliaires (n° 3, 2 et 1) correspondant à trois « périodes vives ». Les feuilles sont respectivement aux stades D<sub>2</sub>, E et F. Durant les « périodes mortes » intercalaires, les feuilles sont tombées prématurément, laissant de petites cicatrices foliaires schématisées ici par de gros points noirs.

poussées foliaires fluctuantes, ont, en effet, des développements foliaires parfaitement définis et facilement reconnaissables (173) grâce à des modifications de dimension, couleur, consistance, forme et surtout des variations angulaires, au niveau des articulations des deux extrémités du pétiole (fig. 1).

Une échelle ontogénique foliaire en stades arbitraires O, A, B, C, D, E, F a été ainsi définie, valable pour les axes orthotropes et plagiotropes (173) et comportant essentiellement un stade B d'émergence, D d'allongement rapide à limbe fragile, pendant, vivement coloré, DE de maturation à limbe vert bronzé, E de maturité à limbe vert foncé (fig. 1). Les poussées foliaires des deux types d'axes diffèrent notablement, comme le signalent Braudeau (28) et Charrier (36). Ces différences concernent la phyllotaxie, la longueur des pétioles, la ramification, la stabilité du rythme (173).

Nos observations montrent qu'elles diffèrent en outre par leurs importances respectives, mesurées en nombre de feuilles et par les rapidités comparées de leurs rythmes (fig. 2, fig. 3, tableau I).

TABEAU I

Rythmes de croissance des axes feuillés

	Poussée foliaire orthotrope.	Poussée foliaire plagiotope
« Période » du rythme	4 à 9 semaines	6 à 10 semaines
« Longueur d'onde »	2 à 8 nœuds	5 à 16 nœuds
Importance d'une poussée foliaire	1 à 6 feuilles assimilatrices (limbe = 8 à 33 cm)	4 à 10 feuilles assimilatrices (limbe = 10 à 40 cm)
Importance d'une zone à entrenœuds courts	0 à 3 ébauches foliaires caduques	1 à 8 ébauches foliaires caduques

Les stades foliaires vont nous permettre de dresser des dossiers, plante par plante, où sont consignés les numéros d'ordre des feuilles, leur stade et les dates de mesure. En prenant pour chaque plante, à différentes dates, toutes les feuilles passant par un stade donné, on peut tracer des courbes d'émission, d'émergence ou de développement foliaire. En voici quelques-unes pour les poussées orthotropes (fig. 4, fig. 5, fig. 6) :

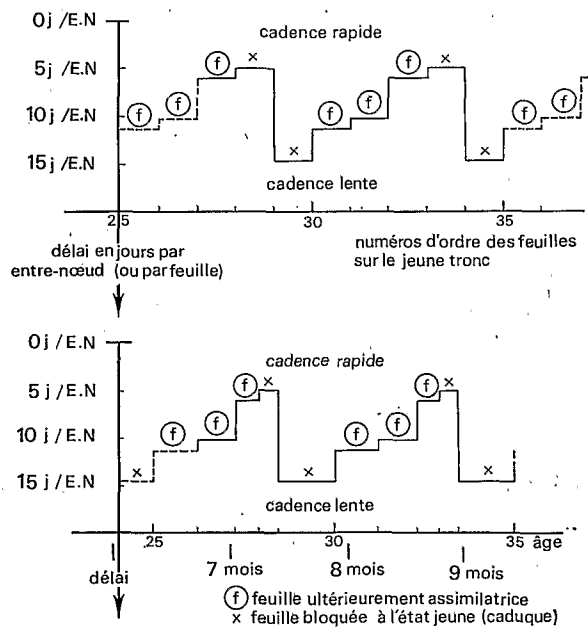


Fig. 4. — Cadence rythmique de production de très jeunes feuilles (stade A<sub>1</sub>) par l'apex orthotrope

La feuille caduque n° 34 s'est fait attendre cinq jours. Au contraire, la feuille « persistante » n° 35 est apparue seulement quinze jours plus tard. Ces deux schémas représentent les moyennes obtenues par des observations bi-hebdomadaires de quarante plantes saines, triées à l'intérieur d'un lot de soixante hybrides KHT 2 cultivés en pots de 2 dm<sup>3</sup> de terre, semés en février 1967.

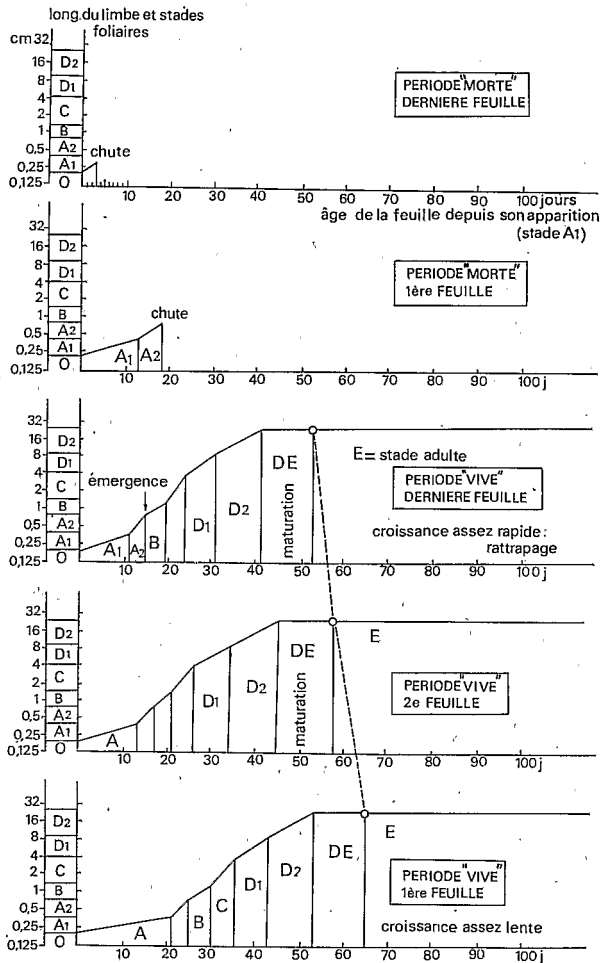


Fig. 5. — Hybrides KHT 2 observés à partir du septième mois (à l'émergence) — échelle semi-log

Ces figures montrent que l'émission foliaire est rythmique (fig. 4). La vitesse de développement complet d'une feuille dépend de sa position dans la poussée (fig. 5). De ce fait, les dernières feuilles émises d'une poussée rattrapent le développement des premières et s'épanouissent presque en même temps qu'elles. Le rythme est donc beaucoup plus flagrant lorsqu'on observe les feuilles en fin de développement qu'à leur émergence (fig. 6). En ce qui concerne les ébauches foliaires caduques, situées entre les poussées, il est remarquable de constater que leur chute intervient toujours à proximité de feuilles à demi-développées au stade D (fig. 6). Nous verrons tout à l'heure l'importance de ce phénomène dans le développement des axes aériens.

Au niveau des axes plagiotropes, on retrouve exactement les mêmes phénomènes. Ils ont cependant la particularité de se ramifier. Ce phénomène prend naissance à l'aisselle des dernières feuilles développées de la « poussée plagiotrope ».

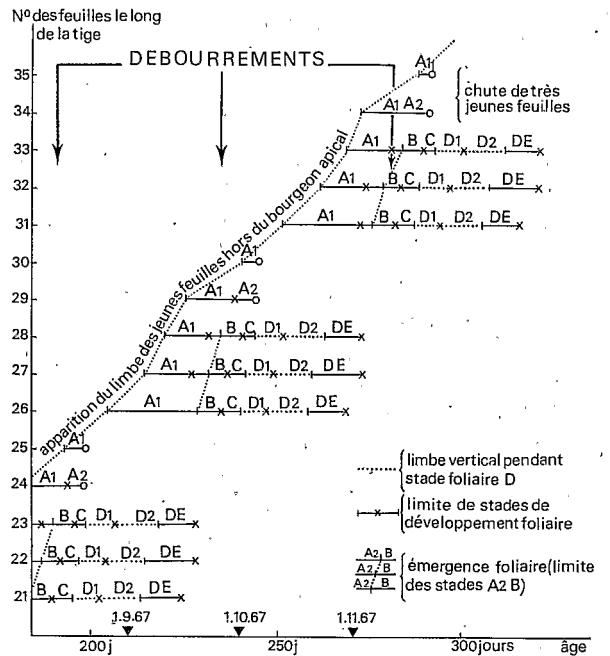


Fig. 6. — Schématisation de l'apparition et du développement de nouvelles feuilles de l'axe orthotrope de jeunes cacaoyers entre six et dix mois (feuilles adultes au stade E non représentées).

Ce graphique illustre le cas théorique le plus représentatif d'un groupe de quarante hybrides KHT 2 indemnes de maladies, prélevé lui-même au sein d'une population totale de soixante individus semés en pots le 3 février 1967 (schéma construit à partir des moyennes des mesures).

Remarquez que les ébauches foliaires n° 29 et 30 tombent alors que les feuilles n° 26 et 27, toutes proches, sont au stade coloré pendant D<sub>1</sub>. Remarquez également le relatif « piétinement » des feuilles 26 et 31 au stade A<sub>1</sub>, avant qu'elles commencent leur véritable développement.

## Les racines

Les observations en dessous de la surface du sol ont nécessité la construction de caisses vitrées remplies de terre (fig. 7). Les mesures sont faites tous les quatre jours et reportées à l'échelle sur papier millimétré en coordonnées x, y. Les types de racines obtenus sont pour le moins variés (fig. 8), que les plantes observées proviennent de graines ou de boutures.

On y trouve des racines plagiotropes à croissance soit rythmique, soit définie, soit « rythmique définie ». Ou encore des racines obliques à croissance soit rythmique, soit continue. Ou encore des racines pivotantes orthotropes à croissance quasi continue, surtout sur plantes issues de graines.

Malgré la variété des types d'allongements radicaux, l'ensemble manifeste, plante par plante, un rythme incontestable, dans lequel alternent des phases de fort allongement radical et des phases de



Fig. 7. — Caisses vitrées obliques utilisées à Nkoemvone pour l'observation des racines de jeunes cacaoyers et la détermination de leur vitesse de croissance.

Il s'agit de caisses en bois, contenant de la terre noire sur une épaisseur de 3,5 cm, dont l'aération est assurée par des trous dans les parois et l'arrosage effectué par la fente supérieure. La face oblique « inférieure » est vitrée et recouverte d'un écran mobile en contre-plaqué, destiné à empêcher la prolifération d'algues unicellulaires sur le verre. Les apex radicaux en croissance sont localisés tous les quatre jours en coordonnées x, y et consignés sur papier millimétré. Nous pouvons ainsi évaluer les variations de vitesse d'allongement radical en fonction du temps et en fonction de la nature de chaque racine.

L'architecture radicale obtenue peut être considérée comme étant approximativement celle de jeunes cacaoyers cultivés en sol humifère, homogène, profond.

Trois modèles de caisses vitrées ont été utilisés à Nkoemvone, permettant une observation commode des racines sous différentes largeurs (l) et à différentes profondeurs (h) :

- |               |                     |           |
|---------------|---------------------|-----------|
| (1) l = 19 cm | - 33 cm < h < -5 cm | (1969-70) |
| (2) l = 49 cm | - 33 cm < h < -5 cm | (1970-71) |
| (3) l = 31 cm | -102 cm < h < -5 cm | (1970-73) |
- photos ci-dessus

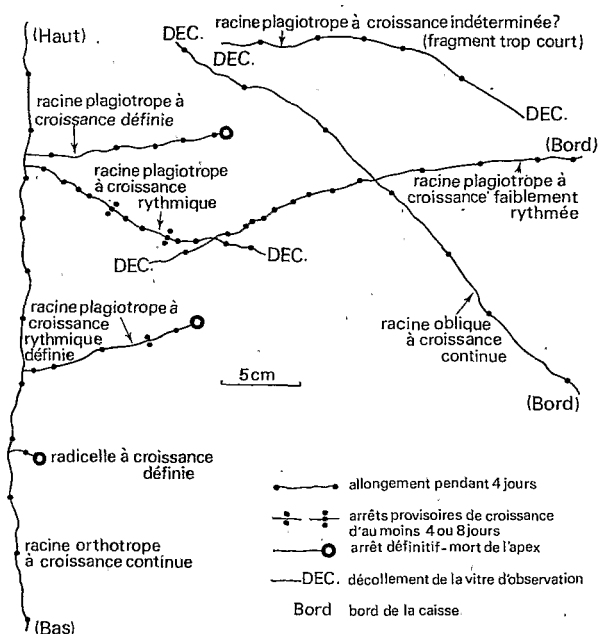


Fig. 8. — Types de croissance radicale constatés en caisses vitrées par des notations tous les quatre jours

Remarquez l'étonnante diversité rencontrée indifféremment sur plantes issues de graines (à gauche) et sur boutures (à droite). Cependant, malgré ce désordre apparent, la croissance radicale par allongement est globalement rythmique, plante par plante, dans chaque caisse vitrée d'observation.

faible allongement radical. La croissance globale ne semble jamais nulle à cause des racines baptisées « pivots » et « obliques-pivots » (173), dont l'allongement est continu, tout au moins jusqu'à un mètre de profondeur. Nous manquons d'information précise sur les racines qui poussent à moins de 5 cm de la surface. Néanmoins, d'après toutes nos observations, il est clair que la croissance en longueur des racines d'un jeune cacaoyer est globalement rythmique. Dans nos conditions de culture, la période du rythme est un paramètre peu variable. L'amplitude l'est beaucoup plus (fig. 9, p. 272).

## Notion de rythme global

Il est alors intéressant de rapprocher, plante par plante, les rythmes aériens et souterrains et de les comparer.

Les racines s'allongent très peu quand les jeunes feuilles sont vert bronzé (fig. 10, p. 272), c'est-à-dire lorsqu'elles sont presque adultes (stade DE). Puis une poussée radicale reprend, suivie de peu d'une poussée foliaire. Le phénomène semble suffisamment général pour qu'on puisse l'énoncer en règle : chaque poussée foliaire d'un jeune cacaoyer est

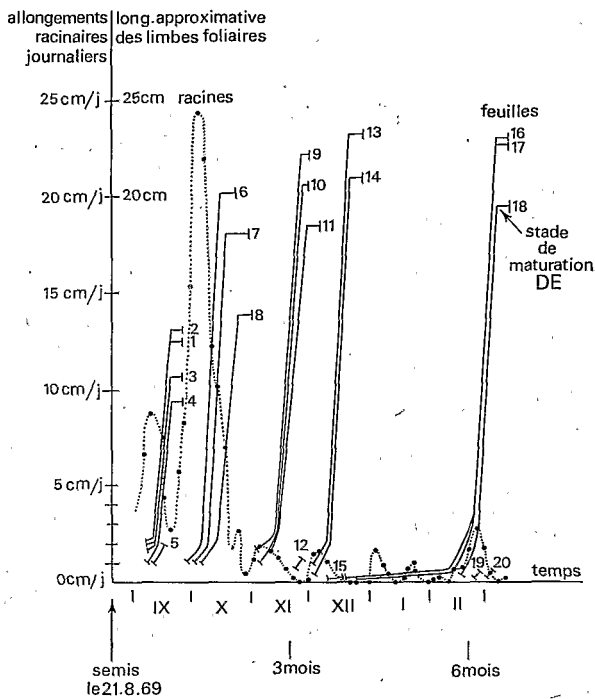


Fig. 9. — Un exemple de poussées foliaires et radicales observées sur un jeune cacaoyer hybride KHT 2 cultivé en caisse vitrée oblique

Les deux poussées foliaires de septembre et octobre ont été précédées, puis accompagnées chacune par une poussée radicale préliminaire. Le même phénomène réapparaît ensuite en novembre, décembre, puis février, mais avec moins

de netteté, probablement du fait d'un appauvrissement du substrat.

— : longueurs de limbe estimées à partir de mesures de stades de développement foliaires.

- - - - : somme quotidienne de tous les allongements radicaux mesurés derrière la vitre d'observation.

précédée et accompagnée d'une poussée radicale, qui se termine en même temps qu'elle (tableau II).

TABLEAU II

Périodes successives d'élongation des feuilles et des racines d'un jeune cacaoyer au cours d'un cycle de son rythme de croissance

	Ebauches foliaires Feuilles (B,C)	Feuilles (D)	(DE)	(E)		temps
	Racines	Racines	Racines	≠ 0	≠ 0	Racines
	1	2	3	4	5	1
				(facultatif)		

Nous dirons que la croissance du cacaoyer suit un rythme global. Celui-ci a deux particularités importantes : 1) la chute des ébauches foliaires caduques est liée à la présence de feuilles D à demi développées, 2) l'arrêt de la poussée radicale est liée à la présence de feuilles DE vert bronzé.

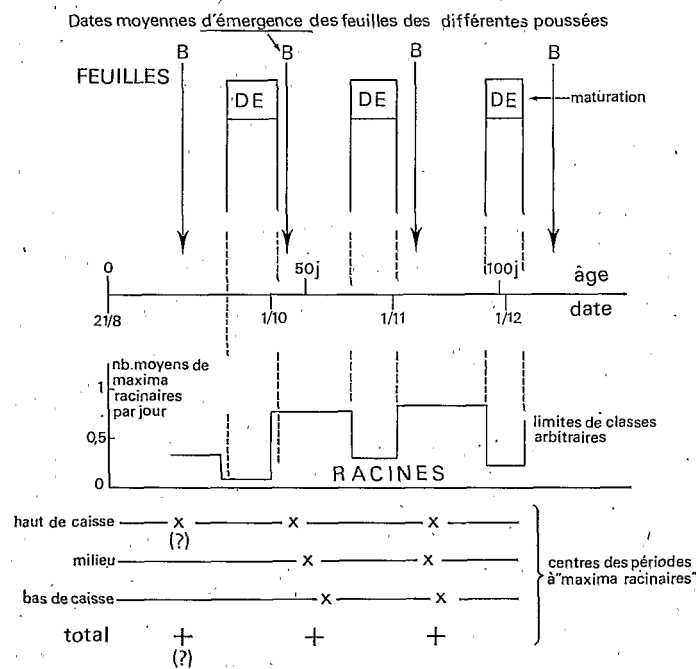


Fig. 10. — Représentation schématique de la vitesse de croissance des racines en liaison avec la croissance de l'axe feuillé (jeunes hybrides KHT 2 observés en 1969)

Ce graphique a été établi à partir des moyennes des vingt et un hybrides de l'expérience en caisses vitrées (obtention par comptage des racines, lorsqu'elles sont à leur maximum d'allongement journalier).

## VARIATIONS CYCLIQUES DE L'APTITUDE À LA TRANSPLANTATION

Bien que l'expérience suivante demande à être refaite une ou deux fois encore par acquis de conscience, elle mérite d'être mentionnée, en raison de la vogue que connaissent actuellement les plantations en plein soleil. La question qui se pose est la suivante : « Compte tenu de l'existence d'un rythme global, la réussite d'une transplantation de jeunes cacaoyers en mauvaises conditions ne risque-t-elle pas de dépendre de l'état d'avancement initial de chaque plante dans son cycle ? Autrement dit : s'il y a ensuite une mortalité appréciable, cette dernière ne dépendrait-elle pas de l'état initial des poussées foliaires lors de la mise en place ? ».

Pour répondre à cette question, de jeunes cacaoyers hybrides AHK<sub>3</sub> de vingt mois sont triés en fonction de leurs cycles individuels, répartis aléatoirement en séries appariées (156 : p. 62 à 65) et plantés en mauvaises conditions : trous exigus, fin de saison des pluies, ombrage insuffisant. Sept mois après, la mortalité est nettement plus élevée dans le lot qui avait initialement des feuilles terminales vert bronzé (tableau III).

Cela n'a rien d'étonnant, car on sait que de telles plantes n'avaient presque aucune racine en croissance au moment de leur mise en place. Donc, sous réserve de vérifications ultérieures, on peut déconseiller la transplantation en mauvaises conditions

TABLEAU III

Aptitude cyclique à la reprise après transplantation

Etat des plantes le jour de la mise en place (fin oct. 1972)	Mortalité après plantation (fin mai 1973)	Mortalité : degré de signification par rapport à DE
Lot EA Diapause caulinare et foliaire Petit bourgeon apical	5/40 = 12,5 %	2 %
Lot AAB Fin de la diapause caulinare et foliaire Gros bourgeon apical		
Lot C Jeune poussée foliaire	5/40 = 12,5 %	2 %
Lot D Feuilles colorées pendantes	5/40 = 12,5 %	2 %
Lot DE Feuilles vert bronzé	14/40 = 35,0 %	—
Total	32/200 = 16,0 %	—

de jeunes cacaoyers (de semis) ayant des feuilles vert bronzé au moment de la mise en place. Une expérimentation analogue demande à être faite aussi sur boutures plagiotropes.

## RÔLE DES FEUILLES SUR LE RYTHME APICAL CAULINAIRE

### Observations de plantes saines

Un certain nombre de faits laisse présager un rôle possible des jeunes feuilles dans le rythme des poussées foliaires.

Tout d'abord, rappelons que la chute des ébauches foliaires caduques se fait toujours à proximité de feuilles à demi-développées (au stade D). Or ces ébauches-là semblent être la véritable plaque tournante du rythme, car elles scellent la fin de chaque poussée foliaire.

D'autre part, Séquier (158), par bipartition sagittale de graines (173), a obtenu de jeunes cacaoyers génétiquement jumeaux sur lesquels il a fait les

remarques suivantes : les développements respectifs sont d'abord deux à deux identiques (158) pendant une ou deux poussées. Puis, dès la deuxième ou troisième poussée, les nombres de feuilles assimilatrices commencent à différer d'une unité entre jumeaux. Cette légère différence est, dès lors, le début d'une divergence de plus en plus marquée entre les deux plantes jumelles. Leur comportement devient rapidement aussi différent qu'entre deux plantules quelconques, c'est-à-dire non jumelles. Cela suggère un rôle des feuilles dans le rythme, suffisamment important pour que la présence ou l'absence d'une seule feuille modifie visiblement le rythme ultérieur.

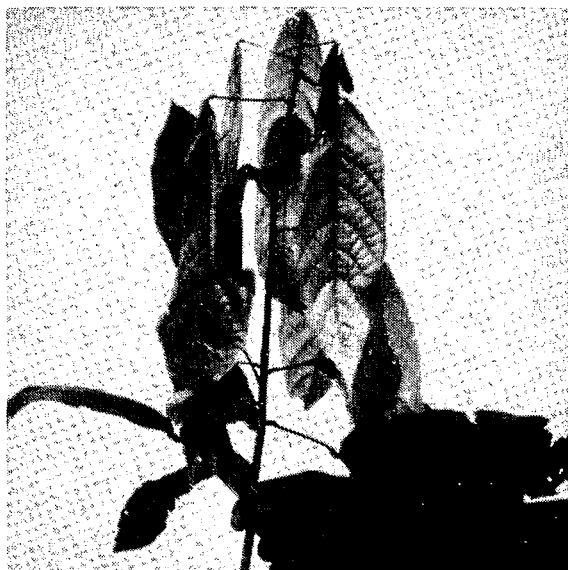
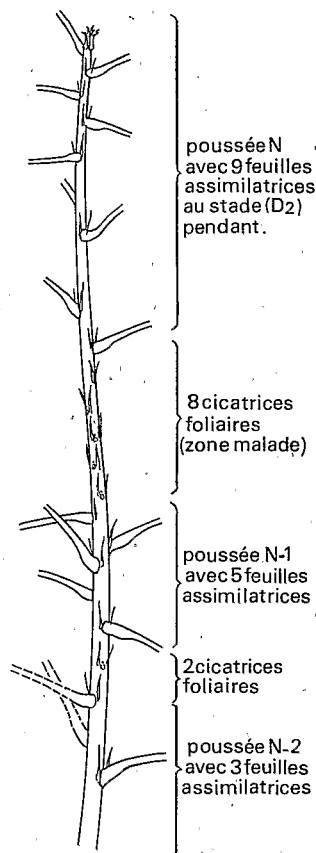


Fig. 11. — Tige orthotrope malade

Les deux poussées inférieures à feuilles déployées sont saines. Mais elles sont surmontées d'une portion de tige malade, qui a perdu huit jeunes feuilles du fait d'une attaque mycélienne. Par contrecoup, la poussée foliaire suivante est devenue anormalement importante (cas extrêmement fréquent au Sud-Cameroun).



## Observations de plantes malades

L'étude de plantes à jeunes feuilles malades met en évidence une modification nette du rythme chaque fois que les feuilles sont touchées par un champignon ou un insecte. Les perturbations obtenues sont modérées sur les axes plagiotropes. Elles sont beaucoup plus marquées sur les axes orthotropes. Ensuite, si l'apex n'est pas touché, la tige peut continuer sa croissance et émettre une poussée foliaire retardée, mais beaucoup plus fournie qu'habituellement (fig. 11).

## Expérimentation par ablation de feuilles

Les jeunes feuilles ont donc, très vraisemblablement, une action sur le rythme caulinaire et foliaire. Encore faut-il le prouver réellement. Ne pouvant ajouter de jeunes feuilles à un cacaoyer, nous avons opté pour la solution inverse, qui consiste au contraire à les enlever. Les ablations sont faites à différents stades ontogéniques. Une interprétation prudente par l'absurde devrait permettre ensuite de reconstituer leur rôle exact dans le rythme témoin.

L'essentiel des observations a porté sur une expérience (173) en petits blocs « randomisés » de seize plantes contenant :

Axes orthotropes (jeunes hybrides KHT2)	} Stades d'effeuillage : A <sub>2</sub> C D <sub>1</sub> D <sub>2</sub> E F témoins Effectifs : 30 30 32 28 30 30 60
Axes plagiotropes (boutures SNK 37)	
	} Stades d'effeuillage : A <sub>2</sub> C D <sub>1</sub> DE E F témoins Effectifs : 34 34 34 34 34 34 68

Les effeuillages ont été pratiqués deux fois par semaine au scalpel par section du pétiole. A la base de chaque plante, dix à quinze feuilles assimilatrices ont été épargnées pour permettre un minimum de photosynthèse. Commencés à cinq mois sur hybrides, à un an sur boutures, les traumatismes sont poursuivis pendant plusieurs mois, en respectant pour chaque plante le stade d'effeuillage prévu par le protocole expérimental initial. Tout au début, il ne se passe rien sur la plupart des plantes. Les cadences d'émission (stade A) et d'émergence foliaire (stade B) continuent à suivre les variations rythmiques habituelles. Ce laps de temps, qui semble dépendre de l'état ontogénique initial des plantes, est extrêmement variable : durant une à six amputations foliaires sur axe orthotrope et durant une à treize sur axe plagiotrope. Puis, le comportement apical se modifie fortement chez les

TABLEAU IV

Abolition du rythme de croissance des axes feuillés par effeuillages continus bi-hebdomadaires : tous les trois à quatre jours (lire le tableau verticalement)

Stades d'effeuillage	Axes orthotropes							Axes plagiotropes						
	A <sub>2</sub>	C	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	E	F	Témoins	A <sub>2</sub>	C	D <sub>1</sub>	DE	E	F	Témoins
Longueur approximative des limbes foliaires supprimés (cm)	0,6	2	7	13	25	25	—	0,6	2	8	28	28	28	—
Stades ontogéniques foliaires complètement absents	B							B						
	C							C						
	D <sub>1</sub>	D <sub>1</sub>						D <sub>1</sub>	D <sub>1</sub>					
	D <sub>2</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>2</sub>	DE				D <sub>2</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>2</sub>				
	DE	DE	DE		(E)	(F)		DE	DE	DE		(E)	(F)	
Assimilation chlorophyllienne basale par stade foliaire	E	E	E	E	(DE)	(DE)	(DE)	E	E	E	E	(DE)	E	(DE)
	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
Ebauches foliaires caduques	—	—	efc	efc	efc	efc	efc	—	—	efc	efc	efc	efc	efc
Fonctionnement apical et émission d'ébauches foliaires	type	continu		int.	rythmique			continu	int.	rythmique				
	taux moyen	très rap.		rap.	moy.			lent	très rap.	rap.	moy.			lent

\* : croissance de tous les bourgeons axillaires.

int. : intermédiaire.

efc : existence d'ébauche foliaire spontanément caduque.

(E) : stade foliaire adulte presque complètement absent.

(F) : stade foliaire sénescant presque complètement absent.

D : stades foliaires actifs (dans l'hypothèse inhibitrice).

moy. : moyen

rap. : rapide.

TABLEAU V

Modification du rythme apical par effeuillage

Suppression répétée des feuilles aux stades ontogéniques	Nombre moyen d'entre-nœuds longs ou courts par unité de croissance	Période moyenne du rythme (en jours)	Type de croissance apicale	Chute d'ébauches foliaires ou de jeunes feuilles
A <sub>2</sub>	----	----	continue	non
C	----	----	continue	non
D <sub>1</sub>	5,5	30,2	intermédiaire	oui
D <sub>2</sub>	5,0	32,0	rythmique	oui
E (*)	(3,9)	38,3	rythmique	oui
F	5,0	42,5	rythmique	oui
témoins	4,9	46,6	rythmique	oui

(\*) Plantes très affaiblies par la suppression de leurs feuilles adultes E.

plantes qui subissent les effeuillages A<sub>2</sub> et C. Leur émission foliaire s'accélère, perd ses fluctuations rythmiques, c'est-à-dire devient continue. Les entre-nœuds se raccourcissent considérablement. Les stipules restent persistants. Parallèlement, toute chute spontanée d'ébauche foliaire cesse. Sur les axes plagiotropes, on observe en plus, comme chez d'autres végétaux (150 ; 128 ; 45 ; 18 ; 05), une croissance de tous les bourgeons axillaires. Pour pouvoir continuer l'expérience, nous les avons supprimés au fur et à mesure de leur apparition. La plupart des résultats obtenus sont notés dans le

tableau IV. Ils témoignent d'une grande similitude de réponses sur les deux types d'axes : orthotropes et plagiotropes. Seuls les traitements A<sub>2</sub> et C suppriment réellement le rythme sur toutes les plantes concernées. Le traitement D<sub>1</sub> provoque des types de croissance intermédiaires peu stabilisés, tantôt rythmiques, tantôt continus, variant d'une plante à l'autre. Tous les autres traitements, plus tardifs, ne suppriment pas le rythme. Ils n'en modifient que les coefficients. En particulier, leur période rythmique est légèrement réduite par rapport à celle des témoins (tableau V).

Ces traumatismes modifient également la cadence moyenne d'émission foliaire par l'apex (fig. 12). Voisine de quatre nœuds par mois chez les plantes orthotropes témoins (issues de semis), elle atteint la valeur extraordinaire de vingt-trois nœuds par mois, c'est-à-dire six fois plus, chez celles qui ont subi l'effeuillage  $A_2$ .

## Rôle essentiel des feuilles à demi-développées sur le rythme des poussées foliaires

Dans ces expériences d'ablation foliaire, un résultat surtout est remarquable (tableau IV) : il s'agit de la disparition des fluctuations rythmiques de la cadence d'émission foliaire (stade A). Cela se produit chaque fois que l'on supprime, semaine après semaine sur le même axe, les jeunes feuilles aux stades  $A_2$  (ébauches) et C (limbe # 2 cm). Que peut-on en déduire ? 1) la tendance intrinsèque de l'apex semble manifestement tournée vers le fonctionnement continu, c'est-à-dire la production régulière d'ébauches foliaires à une cadence définie. Mais cette tendance ne s'exprime pas chez les témoins feuillés, du fait d'une corrélation interne entre l'apex et les jeunes feuilles. 2) Plusieurs hypothèses sont possibles (173 : p. 50) quant au point de départ du message : blessure du pétiole jeune, abscission ultérieure du fragment pétiole restant près de la tige, limbe foliaire tant qu'il existe. Cette dernière hypothèse a l'avantage de cadrer avec nos observations préliminaires de plantes témoins, sur lesquelles nous avons toujours remarqué d'une part la relation entre rythme et chute spontanée d'ébauches foliaires, d'autre part la coïncidence entre celle-ci et le passage de jeunes feuilles proches par le stade de demi-développement D. Or nos effeuillages n'ont pas été faits chaque jour, mais tous les trois à quatre jours. De ce fait, leur action principale a été en réalité d'empêcher les plantes d'avoir des jeunes feuilles aux stades ultérieurs à celui de l'effeuillage (tableau IV). L'effeuillage  $A_2$  a empêché

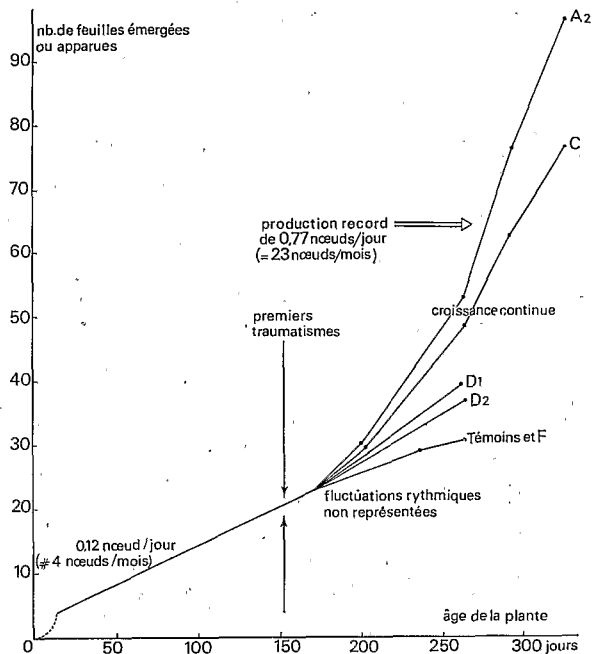


Fig. 12. — Influence de différents traumatismes foliaires répétés régulièrement sur la cadence de production d'ébauches foliaires par l'apex. Rythme non figuré.

Les jeunes cacaoyers (hybrides KHT 2) ont été semés le 3 février 1967 en pots. Les premiers traumatismes foliaires ont été faits à 153 jours (on a laissé dix à quinze feuilles basales indemnes). Seuls les traumatismes aux stades  $A_2$  et C provoquent une réelle croissance continue et accélèrent notablement la cadence d'émergence.

les feuilles de parvenir aux stades B-C-D-DE ; l'effeuillage C de parvenir aux stades D-DE, etc... (tableau IV). Toutes les données coïncident. Et après un rapide examen des résultats, on peut affirmer que la croissance rythmique de nos jeunes cacaoyers (témoins) est le fruit de corrélations internes, dans lesquelles le méristème apical, les ébauches foliaires (au stade A) et les feuilles à demi-développées (au stade D) jouent un rôle essentiel. En fait, la présence de feuilles à demi développées est indispensable au rythme. Quant à la chute spontanée d'ébauches foliaires, elle accompagne toujours, semble-t-il, les « rythmes plagiotropes », presque toujours les « rythmes orthotropes ».

## INTERPRÉTATION

Nous avons vu un ensemble de faits, qui tendent à mettre en évidence d'une part le rôle essentiel des feuilles à demi développées (au stade D) sur le rythme caulinaire et d'autre part les rapports étroits

entre celui-ci et le rythme radical. Avant de conclure, voyons maintenant les autres aspects du problème, que nous allons appeler « aberrants » pour la commodité de l'exposé.

# Cas « morphogénétiquement » aberrants

## Aberrations au niveau de la poussée radicale

On observe parfois, sur certaines plantes, un arrêt d'allongement du pivot, suivi de la mort de son extrémité apicale. Cela semble dû à des attaques mycéliennes favorisées par l'excès d'eau dans le sol.

De façon beaucoup plus générale, on peut noter une forte variation d'amplitude des poussées radicales de la plupart des plantes cultivées en pots, sans qu'on ait pu expliquer pourquoi (fig. 9, p. 272).

## Aberrations au niveau de la poussée foliaire

Sur les axes orthotropes, on observe parfois des phases de repos (ou « diapauses ») sans chute d'ébauches foliaires (tabl. I, p. 269 ; fig. 9, p. 272 :

deuxième diapause « caulifoliaire »). Cela montre que sur ces axes l'action de freinage des feuilles à demi développées (D) sur la zone apicale n'est pas toujours assez forte pour provoquer une chute d'ébauche foliaire.

Un phénomène voisin existe peut-être aussi sur les axes plagiotropes sous la forme de « poussées foliaires doubles », c'est-à-dire de poussées foliaires se succédant sur un même rameau avec des nombres de feuilles assimilatrices grossièrement deux fois plus grands ou deux fois plus petits les uns que les autres.

La figure 13 représente ainsi des poussées d'ordre [N] simples ou doubles, suivies de poussées [N + 1] pour la plupart simples. Cette dissymétrie serait d'origine climatique saisonnière.

Il y a encore d'autres particularités de croissance : à la base de la couronne, on voit fréquemment des poussées foliaires à cheval sur les deux types d'axes : orthotropes et plagiotropes. Dans ce cas, une unité de croissance n'est pas l'œuvre d'un seul apex.

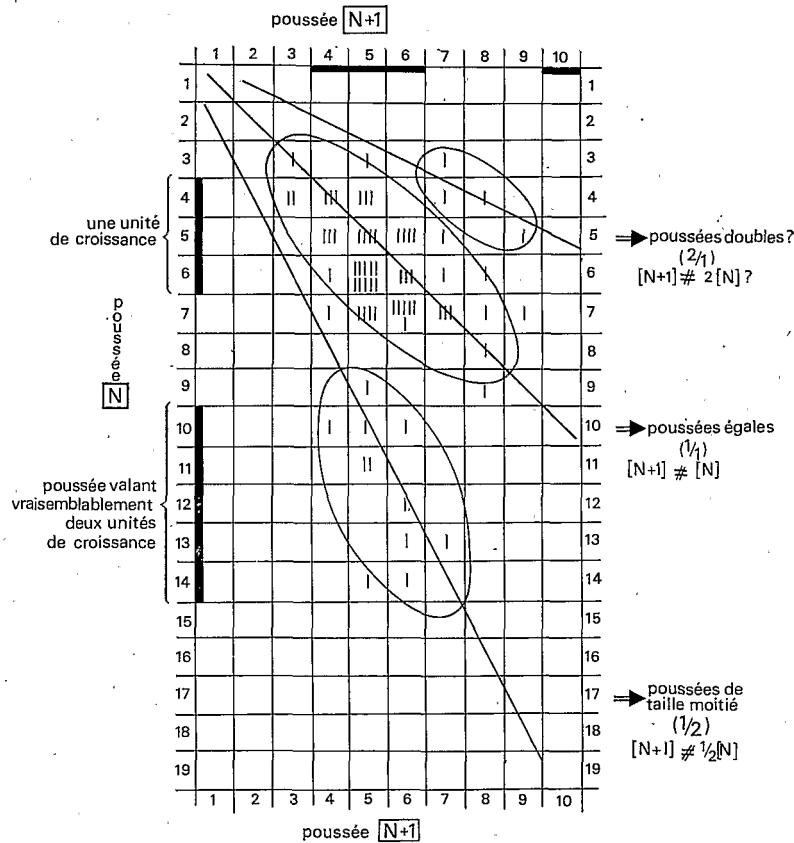


Fig. 13. — Corrélation entre le nombre de feuilles développées d'une poussée plagiotrope et le nombre de feuilles développées à la poussée suivante (observations sur branches de grands cacaoyers hybrides KHT 2)

Remarquez les trois « nuages » de corrélation correspondant respectivement aux rapports 2/1, 1/1 et 1/2. Deux sur trois de ces nuages sont parfaitement nets. Chaque bâtonnet représente un cas observé.

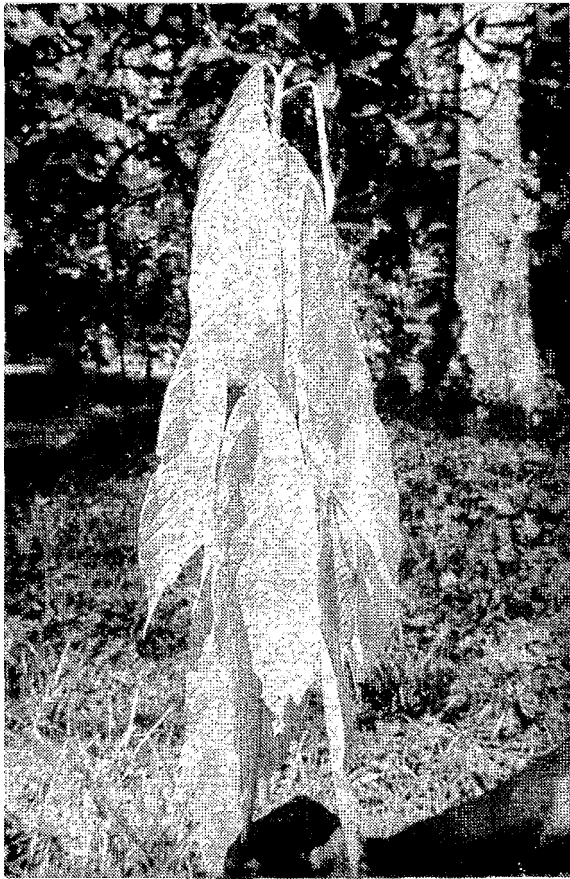


Fig. 14. — Rejet orthotrope

Un vieux cacaoyer est tombé accidentellement (non visible sur la photo). A sa base est apparu ce rejet particulièrement vigoureux dont toutes les feuilles appartiennent à la même poussée. On peut dire que, momentanément, la croissance est devenue continue, dans ces conditions spéciales.

Enfin sur des souches ou à la base d'arbres tombés à terre, on voit apparaître des rejets feuillés orthotropes très vigoureux à croissance quasi continue, c'est-à-dire ayant une poussée foliaire très fournie, très longue (fig. 14), comme cela a été observé sur le lilas de Perse (153) et l'hévéa. Cette exception est « gênante » du point de vue théorique, car cette fois la présence de feuilles à demi développées (au stade D) n'empêche pas les ébauches foliaires supérieures de se développer, ni la zone apicale de poursuivre sa croissance. Une distance minimale est peut-être nécessaire ?

Cet exemple met en relief l'importance de l'équilibre « tiges-racines » pour le développement de la plante.

### Aberrations au niveau du végétal tout entier

Après semis, au cours des premières poussées foliaires de la plante, le rythme global est légèrement

différent du rythme classique. Cela a été mis en liaison avec les cotylédons. En leur présence, la poussée radicale commence deux jours plus tôt (fig. 10, p. 272) et beaucoup plus brutalement.

Au niveau d'arbres adultes, d'autres « perturbations » concernent le rythme aérien. En conditions favorables et uniformes, on constate des différences de rythmes non seulement d'un arbre à l'autre, mais, assez souvent aussi, d'une branche à l'autre d'un même individu. Sur chacun de ces cacaoyers « polyrythmiques », le feuillage est réparti en zones distinctes, déphasées les unes par rapport aux autres, c'est-à-dire engagées différemment dans les cycles de développement. Expérimentalement, nous avons obtenu de jeunes cacaoyers polyrythmiques en pot, à deux tiges, et réalisé des effeuillages sur une seule des deux. L'expérience montre que les deux tiges réagissent dans ce cas de façon indépendante. Ces observations ne constituent donc pas un handicap pour l'interprétation, à condition de prendre comme unité de référence le rameau feuillé et non la plante entière, comme certains auteurs l'ont déjà fait sur d'autres végétaux (90). Cependant il reste à savoir quel type de croissance les racines ont sur de tels cacaoyers « polyrythmiques ».

Comme autres aberrations, signalons les perturbations expérimentales de l'architecture radicale observées sur plantes effeuillées issues de semis. Leur enracinement latéral est très faible, ce qui modifie donc le type global de croissance radicale.

### Aberrations d'origine climatique

Rappelons que leur importance est telle, qu'elle a motivé de très nombreuses études climatiques, édaphiques, physiologiques.

### Théories explicatives

Les exceptions que nous venons de citer ne remettent pas réellement en cause l'existence du rythme global représenté sur le tableau II, p. 272, surtout si l'on observe des plantes saines, jeunes, cultivées en conditions favorables et uniformes. La plus gênante des exceptions est peut-être, nous l'avons vu, l'absence d'« action » des feuilles D sur la zone apicale, lorsqu'il s'agit de rejets de souche très vigoureux. Au niveau théorique, la difficulté peut cependant être tournée. Il suffit d'imaginer un rôle accessoire, soit de la vigueur de la tige en croissance, soit de la distance existant entre ses feuilles à demi développées et sa zone apicale. Cette seconde interprétation a l'avantage

de cadrer avec nos observations de jeunes cacaoyers à deux tiges. Les effeuillages de l'une entraînent, rappelons-le, sa croissance continue malgré l'existence de feuilles D sur l'autre.

Une autre exception gênante concerne de jeunes plantes normales orthotropes. C'est, rappelons-le, l'absence occasionnelle de chute d'ébauches foliaires au cours des diapauses. En fait, si cette chute ne constitue pas une des étapes obligatoires du cycle morphogénétique, il en est autrement du type de développement de telles ébauches et, en fait, le blocage de la croissance d'ébauche foliaire et la baisse générale de l'activité apicale en présence de feuilles D proches constituent une étape essentielle du rythme de croissance.

### Les corrélations internes

A la lumière des résultats obtenus, il est clair que des corrélations internes existent vraiment entre certains organes en croissance du cacaoyer et qu'elles suffisent à expliquer sa croissance rythmique. Cela constitue un résultat incontestable.

Nous retrouvons là, d'une manière générale, l'action prépondérante des corrélations internes dans la morphogenèse des végétaux, dont l'importance a déjà été signalée par Nozeran (125 ; 132 ; 130 ; 129 ; 131 ; 126 ; 128 ; 112) et Bancilhon (12 ; 09 ; 10) et qui sont, en fait, très voisins des mécanismes intervenant en embryologie animale.

### Les notions de stades foliaires « actifs » et de stades foliaires « sensibles »

L'ébauche foliaire de cacaoyer (stades O, puis A) a essentiellement deux voies de morphogenèse possibles : d'une part, un développement important, qui la mène jusqu'au stade E adulte (puis F sénescence), d'autre part un « piétinement » au stade A<sub>1</sub> et parfois A<sub>2</sub>, qui aboutit à sa chute aux stades A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> ou B. L'hésitation est possible entre ces deux voies : en effet l'ébauche bloquée en A reprend parfois sa croissance. Nous dirons que les stades foliaires A<sub>1</sub> et A<sub>2</sub> sont des stades « sensibles » du fait qu'ils sont à un carrefour de développement, dont une des voies est néfaste pour l'organe intéressé.

Par opposition, nous dirons que le stade foliaire D de demi-développement est un stade « actif » (par rapport au rythme), du fait que sa présence est indispensable aux diapauses successives, c'est-à-dire au rythme. L'action (négative) de ces feuilles D

se manifeste sur la zone apicale du rameau et sur les ébauches foliaires « sensibles » les plus proches.

Dé façon analogue, dans le système radical, on observe très souvent la coexistence : 1) de racines au plus fort de leur taux d'allongement, 2) des racines entrant précisément en diapause. Il y aurait là, peut-être aussi, des stades radicaux « actifs » et « sensibles » ?

Nous avons vu l'existence d'organes « émetteurs » et « récepteurs », ainsi que celle de corrélations entre eux. Le problème qui se pose à présent est de savoir en quoi consistent précisément ces messages internes.

### Théorie des compétitions nutritives

Dans cette hypothèse, les organes en forte croissance prélèveraient dans la sève de telles quantités d'eau (69), de sucre (53 ; 56) ou d'autres substances (04), qu'il n'en resterait pas suffisamment pour les organes moins « combattifs ». Ce phénomène augmenterait périodiquement le déséquilibre existant entre les organes « actifs » et les organes « sensibles » et serait responsable de la croissance rythmique des axes feuillés. Une telle hypothèse rend compte de trois phénomènes : a) l'entrée en diapause de la zone apicale caulinaire et de ses ébauches foliaires (stade A) lors de l'extension la plus rapide des limbes foliaires (stade D), b) la mise en diapause de nombreux apex radicaux, alors que d'autres atteignent précisément leur taux maximal d'allongement journalier, c) la coexistence de tous les stades foliaires dans les poussées particulièrement vigoureuses de certains rejets de souche.

### Théorie d'activation et d'inhibition par diffusion de substances

On trouve dans la littérature de nombreux exemples de substances activatrices ou inhibitrices, migrant le long du végétal : auxines, gibbérellines, kinétines, acide abscissique, etc... Plus récemment, on a mis en évidence des substances à spécificité d'organe, mais non d'espèce. C'est le cas, en embryologie, de certains antimétabolites comme les chalcones (27 ; 165). Composées de polypeptides ou de glycoprotéines, elles n'agissent qu'entre organes homologues.

Cette théorie de diffusion de substances, comme la précédente, rend compte de la plupart des faits observés. Chaque individu constituerait un ensemble intégré, dans lequel des actions dans les deux sens

seraient possibles, en aller-retour, entre un méristème organisateur et les organes qu'il a formés (rétro-inhibition). Par exemple, on peut penser qu'en présence de lumière (89), les feuilles à demi développées ( $D_1$ ,  $D_2$ ) émettraient une substance inhibitrice qui atteindrait les ébauches foliaires  $A_1$  et  $A_2$  et l'apex (172). Au stade suivant, les feuilles prématures vert bronzé DE inhiberaient, de la même manière, la croissance des racines plagiotropes, surtout celles qui sont à moins de 50 cm du collet. Du fait de la distance à parcourir par la dite substance, les racines plagiotropes profondes seraient moins inhibées ; cela expliquerait le léger retard et la relative indépendance de leur comportement vis-à-vis du rythme global. Les racines à élongation rapide (à demi développées) agiraient sur les racines à croissance lente et les forceraient à entrer en diapause. Enfin, en ce qui concerne les vigoureux rejets de souche, l'absence d'action visible de leurs feuilles D sur la zone apicale serait due à la distance excessive entre eux. La dite substance arriverait alors à destination, soit en trop faible quantité, soit dégradée.

### **Théorie des messages membranaires**

On peut concevoir aussi une croissance rythmique ou même toute une morphogenèse sans transport de substances morphogènes entre organes ou entre cellules. Une action de cellule à cellule par contact entre les membranes cellulaires devrait être possible.

Un tel système, en effet, permettrait, chez les végétaux, une transmission de messages par variation de proche en proche des perméabilités cellulaires en fonction des ions  $Na^+$  et  $K^+$ . On peut obtenir alors des messages lents ou rapides, certains étant même liés à des différences de potentiel électrique entre diverses parties de la plante (47).

En embryologie, certains messages polypeptidiques auraient une action inductrice, sans rentrer dans la cellule, en se collant simplement à la membrane. D'autres médiateurs, de type sucre ou glycoprotéine, seraient fixés sur la surface cellulaire (160) et permettraient la reconnaissance entre elles des cellules d'un même tissu embryonnaire, en ignorant les barrières d'espèces. La spécificité de la reconnaissance serait située au niveau des membranes cellulaires (40).

Des phénomènes membranaires voisins existent chez les unicellulaires. Par exemple, la paramecie possède certains caractères plus ou moins héréditaires, liés à la nature de sa membrane, indépendamment de tout acide nucléique. D'une manière générale, ces phénomènes membranaires auraient une grande importance en biologie. Il en est de même des oscillations biologiques.

### **Théorie des oscillations biologiques**

Dans tout végétal, le métabolisme suit des cycles biochimiques définis et ses synthèses cellulaires se font par à-coups successifs. En outre, sa croissance, mesurée pendant de courts laps de temps, progresse par petits bonds, ainsi qu'en témoignent les brèves poussées de croissance, toutes les 3, 7 et 30 mn, de la feuille de *Dactylis glomerata* L. (83). D'après la théorie des oscillations biologiques (61 ; 62 ; 136 ; 137 ; 174 ; 178), une grande partie des comportements cellulaires subirait aussi des oscillations rapides dans le cadre aussi bien de la différenciation cellulaire que de la morphogenèse des organes ou même de la croissance du végétal tout entier. Ces comportements cellulaires pourraient se transmettre de cellule à cellule par le biais de phénomènes ioniques membranaires.

La croissance rythmique du cacaoyer pourrait être une des expressions lentes de ces rythmes cellulaires, dont une grande partie aurait leur siège à l'intérieur des feuilles à demi développées. L'absence artificielle de ces dernières, au long de plusieurs semaines, modifierait l'équilibre interne de la plante. Elle conduirait l'apex à un autre type de fonctionnement, dans lequel les petits rythmes internes ne parviendraient pas à entrer en résonance à l'intérieur d'un grand rythme lent. Ce nouveau fonctionnement apical ne se stabiliserait réellement qu'après trois mois de traumatismes foliaires ininterrompus (fig. 12 :  $y > 50$ ).

### **Théorie des messages polyvalents et des interactions mouvantes**

Dans cette théorie, un même organe pourrait avoir simultanément, à distance, deux actions contradictoires. Il en est ainsi des boutures de vigne. Le bourgeon active ou inhibe la rhizogenèse selon sa distance à la base de la bouture (57). Dans d'autres cas, le résultat dépend de l'état « compétent » ou non de l'organe réceptif au cours de la morphogenèse. Les interactions sont alors mouvantes. Desbiez (47) cite ainsi des variations considérables de traduction d'un message cotylédonaire par les bourgeons proches.

### **Phénomènes particuliers aux méristèmes**

Il existe enfin des phénomènes particuliers aux méristèmes. Ainsi, les « formes de jeunesse » de végétaux, étudiés dans la nature ou « in vitro », ont non seulement de petites tiges et de petites

feuilles, mais aussi, semble-t-il, de petits méristèmes (127). La taille de ceux-ci pourrait donc jouer un rôle dans la morphogenèse de la plante.

## Discussion

Nos observations et expérimentations ont mis clairement en évidence deux aspects de l'origine du rythme des poussées foliaires du cacaoyer.

D'une part, il existe des stades foliaires « sensibles » (limbe # 0,3 cm) et des stades foliaires « actifs » (limbe # 10 cm).

D'autre part, il existe des corrélations internes, faisant intervenir ces deux stades foliaires ainsi que le méristème apical. La présence de feuilles à demi développées (au stade dit « actif ») est indispensable au fonctionnement rythmique de l'apex. Ce rythme caulifoliaire (ou rythme des poussées foliaires) est, au moins sur jeunes plantes, lié à un rythme radical homopériodique et légèrement déphasé. En conditions favorables et uniformes, il existe ainsi chez tout jeune cacaoyer un rythme global (tableau II). Chaque cycle peut être décomposé en quatre ou cinq étapes successives.

*Premier temps* : poussée radicale.

*Deuxième temps* : continuation de la poussée radicale ; début d'une poussée foliaire.

*Troisième temps* : épanouissement de la poussée foliaire : vitesse d'allongement maximale des limbes (stade D actif) ; blocage total ou partiel de la croissance du méristème apical et des ébauches foliaires (chute d'ébauches foliaires au stade A sensible). Ralentissement des allongements radicaux.

*Quatrième temps* : les feuilles et la plupart des racines terminent leur allongement en même temps. Pendant ce stade foliaire de prématurité (vert bronzé : DE), aucun organe ne s'allonge (ni tige, ni feuille, ni racine), si ce n'est les racines orthotropes.

*Cinquième temps facultatif* : les feuilles étant adultes, vert foncé (stade E), le repos général peut se poursuivre éventuellement en présence d'un facteur climatique limitant.

Le climat agit en effet sur le rythme des poussées foliaires du cacaoyer, mais n'en est pas la cause, qui, nous l'avons vue, réside dans les corrélations internes. Quelles sont-elles exactement : compétitions nutritives, diffusion de substances actives, effets membranaires, oscillations biologiques ? L'intervention de stades foliaires déterminés met en relief le caractère endogène et rigoureusement contrôlé du rythme. Cela est peu compatible avec l'interprétation passive des compétitions nutritives (134), mais ne permet pas cependant de réfuter réellement une telle théorie.

Quant aux autres modèles explicatifs, nous ne pouvons actuellement trancher entre eux. En attendant des expériences nouvelles, ces théories restent cependant des hypothèses de travail intéressantes.

Quoi qu'il en soit, le mécanisme en cause a vraisemblablement apporté au cacaoyer un net avantage évolutif. Chez cette plante des forêts équatoriales ombrophiles, il aurait permis une organisation anticipée de la pénurie. Selon Pernès (134), son système de croissance rythmique est peut-être sa manière d'avoir résolu ses limites avant qu'elles ne s'expriment, de même que son système d'incompatibilité lui éviterait de porter des fruits au-delà de ses moyens.

## PERSPECTIVES PRATIQUES

Les études entreprises et leurs résultats actuels peuvent avoir des applications pratiques directes et indirectes. Pour mieux les saisir, considérons le rythme comme une suite cyclique ininterrompue d'événements, dont chacun a une cause, une expression « présente » visible, puis une conséquence. Cela revient, en fait, à étudier les aspects étiologiques temporels et spatiaux du phénomène. Nous envisagerons donc les « retombées » pratiques possibles dans les trois cas suivants :

1) Origines génétique, morphogénétique et externe du rythme des poussées foliaires ;

2) Phénomènes concomitants au déroulement de ce rythme, c'est-à-dire les rythmes chronologiquement associés ;

3) Les traces ultérieures laissées le long des axes végétatifs, sous forme de structures périodiques : véritable mémoire morphologique du phénomène rythmique initial.

# Origines génétique, morphogénétique et externe du rythme des poussées foliaires

## Composante génétique du rythme

Nous avons vu, à l'intérieur du règne végétal, que les rythmes de croissance, quand ils existent, sont différents d'une espèce à l'autre, ou parfois même d'une variété à une autre. C'est le cas de certains champignons et de l'hévéa. Il est donc vraisemblable qu'une telle hétérogénéité génétique du rythme existe aussi à l'intérieur de l'espèce *Theobroma cacao* L. S'il en est ainsi, les coefficients du rythme des poussées foliaires pourraient constituer un marqueur génétique supplémentaire, à rajouter aux marqueurs connus pour distinguer clones, lignées ou hybrides. Ces coefficients pourraient être, par exemple, la longueur des unités de croissance dans certaines conditions externes définies.

Ils pourraient être aussi la durée de la diapause, face à un facteur limitant donné. Des études, menées dans ce sens, pourraient alors déboucher sur l'obtention de cacaoyers à diapauses courtes, utilisables en zones climatiques marginales, sous réserve que leur comportement agronomique soit, bien sûr, satisfaisant.

## Composante morphogénétique du rythme

Nous avons mis en évidence l'influence prépondérante des feuilles à demi développées sur le rythme de croissance de l'axe porteur. La connaissance de cette corrélation peut ouvrir de nouvelles perspectives de recherche en morphogenèse et en physiologie.

En outre, il est clair que toute détérioration, même faible, des feuilles immatures d'un axe orthotrope modifie son rythme. De la sorte, les coefficients (provisaires) du rythme des poussées foliaires peuvent constituer un marqueur en phytopathologie, surtout lorsque les attaques parasitaires laissent peu de traces. La seule observation de la dimension des cicatrices foliaires et de leur disposition, plus ou moins conforme au type connu, permettrait de savoir si la plante a été récemment l'objet d'attaques de champignons ou d'insectes.

## Influences externes sur le rythme

La culture du cacaoyer en conditions contrôlées a permis de préciser certains facteurs externes,

nécessaires à une bonne croissance de la plante et à un bon déroulement du rythme de ses poussées foliaires (expériences en chambres climatisées). Il est vraisemblable que ces études se poursuivront. Parallèlement, au vu des résultats déjà obtenus par Boyer (23), on peut chercher à connaître d'autres facteurs limitants et à mesurer leurs seuils d'action. Il suffit, pour cela, de voir à partir de quelle valeur le rythme « décroche », tout au moins en ce qui concerne le développement végétatif de la plante. Voilà donc pour l'aspect étiologique du rythme. Passons à l'étude des phénomènes concomitants.

## Les rythmes chronologiquement associés au déroulement des poussées foliaires

Nous avons vu que Nichols (123), Wessel (175), Rodriguez (146), Alvim (02), Boyer (23) signalent, sur tige de cacaoyer, plusieurs rythmes associés aux poussées foliaires, concernant des migrations d'auxines et de sels minéraux, ainsi que des vagues de croissance en épaisseur. Cette liste n'est pas exhaustive. Nous pouvons y ajouter les vagues d'allongements radicaux (103 ; 173). Pour notre part, le rythme des poussées foliaires ne nous semble pas être un petit phénomène accessoire, mais l'expression d'une oscillation, qui secoue plus ou moins toute la plante. Ce concept, s'il est vrai, peut avoir deux domaines d'application. D'une part, le comportement de chaque cacaoyer serait étroitement dépendant de son stade cyclique de développement. On pourrait donc prévoir, dans une certaine mesure, ses réactions aux perturbations externes. D'autre part, nous allons voir que cette notion d'oscillation globale permettrait aussi de préciser certains phénomènes, qui ont paru, jusqu'alors, peu marqués ou « flous ».

## Réaction potentiellement cyclique aux perturbations de courte durée

Les perturbations, que nous invoquons, peuvent être positives, négatives, de tous genres : transplantation, bouturage, greffage, fauchage à ras de l'herbe à la machette, application d'engrais, sarclage, traitement phytosanitaire, coup de soleil, suppression totale d'ombrage, arrosage à contre-

saison, etc... Parmi toutes ces actions, qui opèrent pendant un laps de temps défini, certaines provoquent très vraisemblablement des réactions potentiellement cycliques, liées au rythme des poussées foliaires.

En ce qui concerne la transplantation, nous avons vu qu'une de nos expériences met en évidence un « stade DE néfaste », qui réapparaît cycliquement dans le développement de la plante et qui correspond aux feuilles prématures vert bronzé. Durant ce stade presque aucune racine ne pousse. Si l'on transplante en très mauvaises conditions un jeune cacaoyer à ce stade-là, il a de fortes chances de mourir. Mais si la transplantation a lieu plus tôt ou plus tard dans le cycle, la probabilité de survie est meilleure.

Ce résultat, obtenu sur jeunes hybrides sélectionnés, demande à être confirmé, en répétant l'expérience encore une ou deux fois. En effet les plantes, non identiques génétiquement, n'ont pas pu être réparties initialement de façon parfaitement aléatoire. On est en droit d'attendre un résultat analogue sur de jeunes boutures plagiotropes.

Sous réserve de preuves ultérieures, l'existence de tels « stades de transplantation » peut avoir plusieurs applications : 1) D'une part, en expérimentation agronomique, le refus des plantes « DE », au cours de transplantations en plein soleil, devrait permettre de limiter la mortalité et, par conséquent, d'augmenter ensuite les chances d'interprétation positive des essais. 2) D'autre part, une pratique analogue chez le planteur serait profitable également, d'autant plus que les plantes « DE » laissées en pépinière pourraient être réutilisées ensuite avec succès une ou deux semaines plus tard, car le stade « néfaste » serait alors passé.

L'action des autres aléas nous est absolument inconnue. Mais nous ne serions pas étonné que des expériences futures aboutissent un jour à déconseiller par exemple les fauchages à ras, les applications d'engrais et les sarclages chaque fois que les deux conditions suivantes seraient réunies :

— culture en conditions limites : saisonnières ou climatiques,

— majorité de plantes provisoirement à un stade végétatif « néfaste » du cycle.

### Etude de phénomènes « flous »

a) Dans de nombreuses expérimentations (agronomiques, génétiques, physiologiques) sur cacaoyer, on cherche à mettre en évidence une différence

entre deux ou plusieurs groupes de plantes. Malheureusement, il arrive, plus d'une fois, que la tentative échoue, soit parce que la différence mesurée est faible, soit parce qu'elle est entachée d'une forte variance. Une part importante de celle-ci peut être inhérente à la région dans laquelle on travaille. C'est le cas des zones forestières tropicales humides, où de nombreux facteurs se chargent d'augmenter la variabilité : présence de souches d'arbres, épaisseur plus ou moins forte de terre humifère, affleurements latéritiques et bien d'autres facteurs édaphiques ou microclimatiques. En plus, il faut compter sur une variabilité morphogénétique, voire même génétique.

En cas de résultat expérimental non significatif, on a des méthodes de rechange classiques : augmentation des effectifs (avec les inconvénients que cela comporte), modification du protocole expérimental, homogénéisation des conditions de culture, etc... Ou bien, on peut chercher à réduire la variabilité morphogénétique et surtout sa composante rythmique individuelle. Si c'est financièrement possible, il faut alors noter le développement cyclique de chaque plante. On subdivise les cacaoyers en deux ou trois groupes, selon le stade végétatif cyclique qu'ils avaient au moment (biologiquement) crucial de l'expérience. On peut alors diminuer la variance globale et aboutir éventuellement à un résultat statistique positif.

Les phénomènes « flous » en question correspondent, par exemple, à la comparaison de la précocité ou de la production de deux clones ou de deux hybrides sélectionnés, à celle de deux façons culturales, de deux techniques d'ombrage, etc...

b) Dans d'autres cas, il ne s'agit pas de départager deux lots de plantes, mais de préciser, dans le détail, l'évolution chronologique d'un phénomène biologique, peu net. Il est alors bon d'avoir à l'esprit qu'une interférence des rythmes individuels n'est pas impossible. Par exemple, pourquoi cela n'existerait-il pas pour l'installation de la première floraison sur de jeunes cacaoyers ou ensuite pour l'accroissement pondéral de leurs fruits ?

Une telle interférence, en tout cas, a été signalée par Alvim à propos du « cherelle wilt » ou flétrissure physiologique des très jeunes cabosses. Ce phénomène correspond chronologiquement à des périodes de poussées foliaires et serait peut-être dû à la présence de jeunes feuilles.

C'est, tout au moins, ce qui a été démontré par Belliard (15) et Besse (17) sur deux Euphorbiacées « incompatibles » de Côte d'Ivoire, chez lesquelles la chute physiologique des jeunes fruits hybrides est retardée par effeuillage.

## Répercussions. Structures longitudinales périodiques

Après avoir vu les causes, puis la nature du cycle « dans le temps », voyons en maintenant les conséquences lointaines, c'est-à-dire essentiellement l'existence d'un cycle « dans l'espace ». Il est clair qu'un axe végétatif à développement rythmique appelle, presque obligatoirement, une structure longitudinale périodique. Cela est vraisemblable pour les racines, incontestable pour les tiges. La répartition qualitative et quantitative des cicatrices foliaires (ou des feuilles) est manifestement cyclique. Sur les axes feuillés plagiotropes, la ramification est étroitement liée au rythme. La

répartition des coussinets floraux pourrait l'être également.

Pour notre part, il nous paraît indispensable de tenir compte de cette disposition longitudinale cyclique, chaque fois que l'on veut étudier les possibilités de rhizogenèse, de développement végétatif axillaire ou de floraison d'une portion précise d'une tige de cacaoyer.

D'une façon générale, ces études entreprises sur le cacaoyer ont donc des applications possibles immédiates ou futures. En outre, elles ouvrent la voie à des expérimentations nouvelles. Et leur principale utilité, à notre avis, sera de sensibiliser l'expérimentateur aux problèmes des rythmes de croissance. Celui-ci, dans certains cas, doit pouvoir en tirer avantage, qu'il soit généticien, agronome ou biologiste.

### BIBLIOGRAPHIE

01. ALVIM (P. de T.), 1956. — Fatores que controlam os lançamentos do cacaoeiro, 6<sup>e</sup> Conférence Interaméricaine du cacao, Bahia (Brésil), p. 117-125.
02. ALVIM (P. de T.), 1965. — Eco-physiology of the cacao tree. Conf. Intern. Rech. Agro. Cacaoyères, Abidjan, p. 23-27 et 31-35.
03. ALVIM (P. de T.), 1965. — Ciclo de fôlhas do cacaoeiro. *Cacau Atualidades* (Brésil), nov.-déc., II, 6, p. 72-73.
04. ALVIM (P. de T.), MACHADO (A. D.), GRANGIER (A. Jr), 1967. — Memórias, 2<sup>e</sup> Conf. Intern. Rech. cacaoyères (Bahia), nov.-déc., p. 316-318 et 320-324.
05. ANDRÉ (M.), 1971-72. — Etude des corrélations de croissance chez « *Coffea arabica* L. » en rapport avec l'orthotropisme et le plagiotropisme de ses rameaux. Travail de fin d'étude, p. 77-81, 87-90, 93-96 et 108. Fac. Sc. Agr., Gembloux.
06. BADALOV (P. P.), 1968. — The second increment in *Picea abies* (L.). *Karst. Ukrain. Bot. Zh.*, XXV, 3, p. 91-94.
07. BAILLAUD (L.), 1966. — Périodicité de 24 h dans la succession des entre-nœuds le long des tiges à croissance rapide. *C. R. Acad. Sc. (Paris)*, 263 D, p. 597-600.
08. BAILLAUD (L.), 1966. — Influence des conditions d'éclairage et de température sur le rythme circadien de dégagement des entre-nœuds chez le *Convolvulus sepium*. *C. R. Acad. Sc. (Paris)*, 263 D, p. 1319-1322.
09. BANCILHON (L.), 1965. — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. *C. R. Acad. Sc. (Paris)*, 260, p. 5327-5329.
10. BANCILHON (L.), 1966. — Mise en évidence de gradients de différenciation lors du développement végétatif de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn. (Euphorbiacées). *C. R. Acad. Sc. (Paris)*, 262, p. 1228-1231.
11. BANCILHON (L.), 1969. — Etude expérimentale de la morphogenèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sc. Nat. Bot. (Paris)*, série 12, 10, p. 127-224.
12. BANCILHON (L.), NOZERAN (R.), ROUX (J.), 1963. — Observations sur la morphogenèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. *Naturalia Monspeliensis*, série botanique (Montpellier), 15, 5, p. 12.
13. BAREYRE (M. J.), NGUYEN VAN HUONG, 1972. — Interactions nucléaires et rythmes de croissance chez l'*Ascobolus immersus* Pers. *Ann. Sc. Nat. Bot. (Paris)*, série 12, XIII, fasc. 3, p. 347-360.
14. BARLOW (H. W. B.), HANCOCK (C. R.), 1962. — The influence of the leaf upon the development of its axillary meristem. *Ann. Rep. 1961, E. Malling Res. Stn.*, p. 71-76.
15. BELLIARD (J.), 1975. — Etude préliminaire d'une barrière d'incompatibilité entre deux taxons à nombres chromosomiques différents appartenant à l'espèce *Phyllanthus odontadenius* (2n = 28, 2n = 56). Thèse 3<sup>e</sup> cycle soutenue le 14 avril 1975 à l'Université de Paris-sud, Centre d'Orsay.
16. BERLINER (M. D.), NEURATH (P. W.), 1965. — The rhythms of three clock mutants of *Ascobolus immersus*. *Mycologia* (Lancaster), 57, 5, p. 809-817.
17. BESSE (J.), 1974. — Influence de délais et de types d'effeuillage sur les phénomènes liés à la fécondation et sur le temps moyen de maintien des fruits chez *Phyllanthus odontadenius* (♀ 2n = 56 × ♂ 2n = 28). D. E. A. Amélioration des Plantes, Université de Paris-sud, Centre d'Orsay, 27 p.
18. BOMPAR (J. L.), 1971. — Premiers résultats sur l'étude expérimentale des productions axillaires de *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. *Soc. Bot. Fr. (Paris)*, mém., 1971, p. 49-63.

19. BOND (T. E. T.), 1945. — Studies in the vegetative growth and anatomy of the tea plant (*Camellia thea* Link) with special reference to the phloem. II. Further analysis of flushing behavior. *Annals Botany* (Oxford), n. s. 9, p. 183-216.
20. BORCHERT (R.), 1969. — Unusual shoot growth pattern in a tropical tree. *Amer. J. Bot.* (Baltimore), 56, p. 1033-1041.
21. BORNKAM (R.), 1966. — Ein Jahresrhythmus des Wachstums bei *Lemna minor* L. *Planta* (Berlin), 69, p. 178-186.
22. BOURRET (J. A.), LINCOLN (R. G.), CARPENTER (B. H.), 1971. — Modification of period of a noncircadian rhythm in *Nectria cinnabarina*. *Plant Phys.* (Washington), 47, p. 682-684.
23. BOYER (J.), 1970. — Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers cultivés au Cameroun. *Café Cacao Thé* (Paris), XIV, 3, p. 189-194 et 197-200.
24. BOYER (J.), 1971. — Etude des principales composantes du microclimat d'une cacaoyère au Cameroun. Importance écologique des variations spatiales et saisonnières. *Café Cacao Thé* (Paris), XV, 4, p. 275-300.
25. BOYER (J.), 1973. — Cycles de la matière organique et des éléments minéraux dans une cacaoyère camerounaise. *Café Cacao Thé* (Paris), XVII, 1, p. 3-24.
26. BOYER (J.), 1973. — Etude particulière des facteurs hydriques de la croissance des cacaoyers. *Café Cacao Thé* (Paris), XVII, 3, p. 189-204.
27. BRACHET (J.), 1970. — Quelques problèmes actuels en embryologie moléculaire. *L'Année biologique* (Paris), IX, 11-12, p. 656.
28. BRAUDEAU (J.), 1969. — Le Cacaoyer. Techniques agricoles et productions tropicales, XVII, Maisonneuve et Larose (Paris), p. 31-34 et 47-49.
29. BROWN (R.), 1951. — The effects of temperature on the durations of the different stages of cell division in the root tip. *Journ. Exp. Bot.* (Londres), 2, p. 96-110.
30. CHAMPAGNAT (P.), 1947. — Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. *Rev. Hort.* (Paris), XXX, 19, p. 335-341.
31. CHAMPAGNAT (P.), 1954. — Recherches sur les « rameaux anticipés » des végétaux ligneux. *Rev. Cyt. et Biol. Vég.* (Paris), XV, 1, p. 1-48.
32. CHAMPAGNAT (P.), 1955. — Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. *Rev. Gén. Bot.* (Paris), 62, p. 325-372.
33. CHAMPAGNAT (P.), 1969. — La notion de facteurs de préséances entre bourgeons. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (Paris), 116, p. 323-348.
34. CHAMPAGNAT (P.), ALLARY (S.), RANDIER (A.-M.), 1951. — La ramification de la pousse herbacée du charme et le problème des rameaux anticipés et des pousses de la Saint-Jean. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mém.* (Paris), 108, p. 81-92.
35. CHAMPAGNAT (P.), BARNOLA (P.), LAVARENNE (S.), 1971. — Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. *Ann. Sc. Forest.* (Versailles), 28 (1), p. 5-22.
36. CHARRIER (A.), 1969. — Contribution à l'étude de la morphogenèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao*). *Café Cacao Thé* (Paris), XIII, 2, p. 97-115.
37. CHEVAUGEON (J.), 1959. — Sur le déterminisme interne du rythme de croissance chez un mutant « vague » de *Ascobolus immersus*. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 248, p. 1841.
38. CHEVAUGEON (J.), NGUYEN VAN HUONG, 1969. — Internal determinism of hyphal growth rhythms. *Trans. Br. Mycol. Soc.* (Londres), LIII (1), p. 1-14.
39. COMBE (J.-C.), DU PLESSIX (C. J.), 1971. — Variabilité intraclonale et développement de l'hévéa. (Compte rendu des recherches pour la période 6/70-6/71). IRCA, Rapport de Recherche S.A. 3/71.
40. CONDAMINE (H.), 1974. — Comment les cellules embryonnaires se reconnaissent entre elles. *La Recherche* (Paris), 45, p. 484-487.
41. COTTIGNIES (A.), 1972. — Influence de la dormance sur la croissance de rameaux végétatifs. Existence d'un potentiel épigénétique défini et d'un rythme morphogénétique depuis un état dormant jusqu'au suivant chez le *Fraxinus excelsior* L. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 275 D, 11, p. 1111-1114.
42. COUPRIE (Fr.), 1972. — Etude de certains aspects de l'éco-physiologie du cacaoyer liés à sa productivité en Ouganda. Rapport IFCC (Paris), p. 7-9 et 20-24.
43. CRABBE (J.), 1969. — Influences foliaires 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. Agro. Gembloux*, n. s., IV, 2, p. 198-205.
44. CRABBE (J.), 1969. — Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. II. Effets de défoliations partielles et répétées sur le rythme d'activité apicale et l'élongation de l'axe principal. *Bull. Rech. Agro. Gembloux*, n. s., IV, 2, p. 206-219.
45. 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. Rech. Agro. Gembloux*, n. s., V, 1-2, p. 133-151.
46. CUMMING (B. G.), 1971. — The role of circadian rhythmicity in photoperiodic inductions in plants. *Proc. Intern. Symp. circadian rhythmicity* (Wageningen), p. 33-85.
47. DESBIEZ (M.-O.), 1975. — Base expérimentale d'une interprétation nouvelle des corrélations entre le cotylédon et son bourgeon axillaire. Thèse d'Etat, Clermont-Ferrand, France.
48. DOSTAL (R.), 1952. — Experimentální morfogenese pupenu jirovce (*Aesculus hippocastanum* L.). *Prace Moravskoslezské Akad. ved. prirodnic*, 24, p. 6.
49. DUBOIS (P.), 1962. — Contribution à l'étude de la croissance par poussées successives chez *Hevea brasiliensis* Müll. *Arg. Agriculture* (Louvain), p. 125-149.
50. DUCREUX (G.), 1970. — Corrélations et ontogenèse chez *Chara vulgaris*. *Bull. Soc. Bot. Fr., mém.*, 1970, 117, 143-155.
51. DYANAT-NEJAD (H.), 1968. — Etude expérimentale du polymorphisme des racines de la jeune plante de cacaoyer. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle présentée à la Fac. Sc. Orsay, 91, France. *Café Cacao Thé* (Paris), XII, 2, p. 113.
52. EDMUNDS (L. N. jr), FUNCH (R. R.), 1969. — Circadian rhythm of cell division in *Euglena*. Effects of a random illumination regimen. *Science* (Washington), 165, p. 500-502.
53. ELIASSON (L.), 1971. — Adverse effect of shoot growth on root growth in rooted cuttings of Aspen. *Phys. Plant.* (Copenhagen), XXV, fasc. 1, p. 268-272.
54. ESPAGNAC (H.), LÜCK (H. B.), 1970. — Sur un phénomène rythmique dans le développement du rhizome de *Dicranopteris linearis* (Burm.) Und. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (Paris), 117, p. 97-101.
55. ESSER (K.), 1969. — The influence of pH on rhythmic mycelial growth on *Podospora anserina*. *Mycologia* (Lancaster), 61, p. 1008-1011.
56. EVANS (P. S.), 1972. — Root growth of *Lolium perenne* L. III. Investigation of the mechanism of defoliation-induced suppression of elongation. *N. Z. Journal of Agr. Res.* (Wellington), XV, 2, p. 347-355.

57. FAVRE (J. M.), 1973. — Effets corrélatifs de facteurs internes et externes sur la rhizogenèse d'un clone de vigne (*Vitis riparia* × *Vitis rupestris*) cultivé *in vitro*. 4<sup>e</sup> partie. *Rev. Gén. Bot.* (Paris), 80, p. 338-361.
58. FEOKTISTOVA (O. I.), 1965. — A study of the seasonal periodicity of *Chlorella* development relative to cultivation conditions. *Sov. Plant. Phys.* (New York), XII, 5, p. 777-781.
59. FORDHAM (R.), 1970. — Plant water relations. *Ann. Rep. on Cacao Res. Trinidad*, p. 40-42.
60. FRIEDERICHSEN (I.), ENGEL (H.), 1957. — Beiträge zur Kenntnis des Abschluss Rhythmus und Farbstoffs von *Sphaerobolus stellatus*. *Planta* (Berlin), 49, p. 578-587.
61. GOODWIN (B. C.), 1969. — Synchronization of *Escherichia coli* in a chemostat by periodic phosphate feeding. *European Journal of Biochemistry* (Berlin), 10, p. 511.
62. GOODWIN (B. C.), COHEN (M. H.), 1969. — A phase-shift model for the spatial and temporal organization of developing systems. *Journal of Theoretical Biology* (Londres), 25, 1, p. 49-108.
63. GREATHOUSE (D. C.), LAETSCH (W. M.), 1968. — Effects of gibberellic acid on the dimorphic branches of *Theobroma cacao*. *Am. J. Bot.* (Baltimore), LV, 6 (II), p. 706.
64. GREATHOUSE (D. C.), LAETSCH (W. M.), 1969. — Structure and development of the dimorphic branch system of *Theobroma cacao*. *Am. J. Bot.* (Baltimore), LVI, p. 1143-1151.
65. GREATHOUSE (D. C.), LAETSCH (W. M.), PHINNEY (B. O.), 1971. — The shoot growth rhythm of a tropical tree, *Theobroma cacao*. *Am. J. Bot.* (Baltimore), LVIII, 4, p. 281-286.
66. GREENWOOD (M.), POSNETTE (A. F.), 1950. — The growth flushes of cocoa. *J. Hort. Sc.* (Londres), 25, p. 164-174.
67. GUINIER (Ph.), 1935. — Une curieuse mutation chez le sapin (*Abies alba*): les sapins sans branche. *C. R. Séances Soc. Biol.* (Nancy), 119, p. 863-864.
68. HAFIZ (A.), 1951. — Cultural studies on *Asochyta rabiei* with special reference to zonation. *Trans. Br. Mycol. Soc.* (Londres), 34, p. 259-269.
69. HALLÉ (F.), MARTIN (R.), 1968. — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées, Crotonoidées). *Adansonia* (Paris), n. s., 8, p. 475-504.
70. HALLÉ (F.), OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Monog. Bot. et Biol. Vég.*, Masson Editeur (Paris).
71. HARDY (F.), 1960. — Effects of air temperature on certain physiological processes of the cacao tree. *Coffee and Cacao J.* (Manille), III, 7, p. 154-160 et III, 8, p. 184 et 196-197.
72. HARI (P.), 1972. — Physiological stage of development in biological models of growth and maturation. *Ann. Bot. Fennici* (Finlande), 9, p. 107-115.
73. HEAD (G. C.), 1965. — Studies of diurnal changes in cherry root growth and nutational movements of apple-root tips by time-lapse cinematography. *Annals Bot.* (Oxford), n. s., XXIX, 114, p. 219-224.
74. HELLER (R.), 1966. — « Vie active et vie ralentie ». Cours de physiologie végétale. II. Croissance et développement. Centre de Documentation Universitaire (Paris), p. 131-158.
75. HILLMANN (W. S.), 1972. — Photoperiodic entrainment patterns in the CO<sub>2</sub> output of *Lemna perpusilla* 6746 and several other Lemnaceae. *Plant Physiol.* (Washington), 49, p. 907-911.
76. HOLDSWORTH (M.), 1963. — Intermittent growth of the Mango tree. *J. West. Afr. Sci. Ass.* (Ibadan), 7, p. 163-171.
77. HUMPHRIES (E. C.), 1944. — A consideration of the factors controlling the opening of buds in the cacao tree (*Theobroma cacao*). *Ann. Bot.* (Oxford), n. s., 8, p. 259-267.
78. INGOLD (C. T.), NAWAZ (M.), 1967. — Sporophore production in *Sphaerobolus* with special reference to periodicity. *Annals Bot.* (Oxford), n. s., XXXI, 124, p. 791-802.
79. JACQUARD (P.), 1970. — Rythmes annuels de croissance des Graminées pérennes. Doc. groupe d'étude des rythmes biologiques, p. 5-16 (Clermont-Ferrand).
80. JAFFE (M. J.), ISENBERG (M. R.), 1968. — Rhythmic growth in excised sprout-leaves of onion bulbs. *Phys. Plantarum* (Copenhague), XXI, p. 470-476.
81. JARRETT (R. M.), EDMUNDS (L. N. jr), 1970. — Persisting circadian rhythm of cell division in a photosynthetic mutant of *Euglena*. *Science* (Washington), 167, p. 1730-1733.
82. KAZARYAN (V. O.), KHURSHUDYAN (P. A.), 1966. — Seasonal and daily growth rhythm of roots and stems in one-year-old oak and oleaster seedlings. *Soviet Plant Phys.* (New York), XIII, 4, p. 725-728.
83. KIRSHIN (I. K.), 1967. — Nouvelles données sur le caractère rythmique de la croissance des plantes. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* (Moscou), 175, 2, p. 483-486.
84. KLEBS (G.), 1915. — Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 56, p. 734-792.
85. KORIBA (K.), 1958. — On the periodicity of tree growth in the tropics. *Gard. Bull.* (Singapore), 17, p. 11-81.
86. KUMMEROW (J.), 1963. — Endogenous fluctuation of germination capacity in *Dactylis glomerata*. *Am. J. Bot.* (Baltimore), 50, p. 915-920.
87. LANGNER (W.), 1968. — Untersuchungen zur Jahresperiodik bei Grünalgen. *Beitr. Biol. Pflanzen* (Berlin), 45, p. 1-38.
88. LAVARENNE-ALLARY (S.), 1966. — Croissance rythmique de quelques espèces de chênes cultivés en chambres climatisées. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 262 D, p. 358-361.
89. LAVARENNE (S.), 1969. — Déterminisme d'une croissance continue chez le chêne (*Quercus pedunculata*). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 269 D, p. 2099-2102.
90. LAVARENNE (S.), CHAMPAGNAT (P.), BARNOLA (P.), 1971. — Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivés en chambres climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes. *Bul. Sc. Bot. Fr.* (Paris), 118, p. 131-162.
91. LEMÉE (G.), 1956. — Recherches éco-physiologiques sur le cacaoyer. *Rev. Gén. Bot.* (Paris), 63, 41-94.
92. LENT (R.), 1966. — The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*. *Turrialba*, 6, 4, p. 352-358.
93. LIABEUF (J.), 1968. — Deuxième Confér. Intern. sur les recherches cacaoyères (1967, Brésil). *Café Cacao Thé* (Paris), XII, 1, p. 6 (Phys. et Ecologie).
94. LOBZHANIDZE (E. L.), 1958. — Premiers stades dans la formation des anneaux annuels du bois. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* (Moscou), 121, 5, p. 928-931 (en russe).
95. LOBZHANIDZE (E. L.), 1961. — Le cambium et la formation des anneaux annuels du bois. *Izdatelstve Akadmi Nauk. Gruzinskoj. SSSR* (Tbilisi).
96. LOWE (R. G.), 1968. — Periodicity of a tropical rain forest tree *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *The Commonwealth Forestry Rev.* (Londres), 47, 2, 132, p. 150-163.
97. LUKASIEWICZ (A.), 1966. — Developmental rhythmicity in perennials (with particular reference to subterranean organs). *Pozn. Tow. Przy. Nauk. Prace. Komis. Biol.*, XXXI, 5, p. 3-33.

98. LUNTZ (A. M.), 1968. — On the periodicity of division in *Eudorina elegans* Ehrbg. *Zh. Obshch. Biol. USSR (J. Gen. Biol.)*, XXIX, 2, p. 250-251.
99. LYSEK (G.), 1972. — Rhythmisches Mycelwachstum bei *Podospira anserina*. IV. Rhythmischer Verlauf des Trockengewichtsproduktion im flüssigen Medium. *Arch. Mikrob.* (Berlin), 81, p. 221-233.
100. LYSEK (G.), ESSER (K.), 1971. — Rhythmic mycelial growth in *Podospira anserina*. II. Evidence for a correlation with carbohydrate metabolism. *Arch. Mikrob.* (Berlin), LXXV, p. 360-373.
101. MAC DONALD (J. A.), 1933. — An environmental study of the cacao tree. 2nd Report Cacao Res. Trinidad, p. 2-4.
102. MAC KEE (R. K.), 1944. — Some observations on ICS clonal material at River Estate. 11th Rep. Cacao Res. Trinidad, p. 17-21.
103. MAC KELVIE (A. D.), 1953-54. — Root studies. Ann. Rep. of the W.A.C.R.I., 2, 24-25. *Café Cacao Thé* (Paris), XII, 1969, p. 113.
104. MAC KELVIE (A. D.), 1962. — Physiology of cocoa. In Agriculture and land use in Ghana. JB. Wills Ed. Oxford Univ. Press Publ., p. 256-260. *Café Cacao Thé* (Paris), XII, 1969, p. 113.
105. MAKINEN (Y.), 1963. — The mitotic cycle in *Allium cepa*, with special reference to the diurnal periodicity and to the seedling aberrations. *Bot. Soc. Vanamo*, 34, 6.
106. MANACHÈRE (G.), 1966. — Périodicité de la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. en cultures éclairées. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 262, p. 2711-2714.
107. MANACHÈRE (G.), 1967. — Déterminisme endogène du rythme de fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr. en cultures éclairées. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 265, p. 1485-1488.
108. MANACHÈRE (G.), 1970. — Description des processus expérimentaux du rythme de fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr. Groupe d'étude des rythmes biologiques (réunion 1970).
109. MANACHÈRE (G.), 1971. — Research on the fruiting rhythm of a basidiomycete mushroom *Coprinus congregatus* Bull. ex. Fr. *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, II, 2, p. 199-209.
110. MARDANOV (A. A.), SAFARALIEV (P. M.), ABUTALYBOV (M. C.), 1971. — Microscopic study of the root growth rhythm. *Fiziol. Rasten. SSR*, XVIII, 2, p. 322-326.
111. MAYER (W.), 1966. — Besonderheiten der Circadianen Rhythmik bei Pflanzen verschiedener geographischer Breiten. *Planta* (Berlin), 70, p. 237-256.
112. MIÈGE (J.), NOZERAN (R.), 1959. — *Natur. Monsp. Bot.* (Montpellier), 2, p. 61.
113. MILLET (B.), 1970. — Caractéristiques d'un rythme circadien de la croissance chez la fève. Groupe d'étude des Rythmes biologiques (réunion du 30.01.70), p. 33-43.
114. MITCHELL (J. W.), HUTCHINS (L. M.), MORTH (P. C.), 1965. — Growth regulating substances in green-point gall extracts and the effects of some regulating substances on bud growth of cocoa. *Cacao* (Turrialba), X, 1, p. 10-13.
115. MURRAY (D. B.), 1964. — Morphological effects of temperature on the growth of *Theobroma cacao*. *Nature* (Londres), 202, p. 1134.
116. MURRAY (D. B.), 1966. — Soil moisture regimes. Ann. Rep. on Cacao Res. Trinidad (1965), p. 34-39.
117. MURRAY (D. B.), SALE (P. J. M.), 1965. — Growth studies on cacao in controlled-environment rooms. Conf. Intern. sur les Rech. Agro. cacaoyères, Abidjan. I.F.C.C. (Paris), 1967, p. 57-61.
118. MURRAY (D. B.), SPURLING (A. T.), 1964. — Effects of temperature on growth. Reg. Res. Cent., Imperial College of Tropical Agriculture, Univ. of the West Indies. Ann. Rep. on Cacao Res. (1963), p. 42-47.
119. NEVILLE (A. C.), 1967. — Daily growth layers in animals and plants. *Biol. Rev.* (Londres), 42, p. 421-441.
120. NGUYEN VAN HUONG, 1962. — Rôle des facteurs internes et externes dans la manifestation de rythmes de croissance chez l'Ascomycète *Podospira anserina*. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 254, p. 2646-48.
121. NGUYEN VAN HUONG, 1967. — Les relations intercellulaires au cours de la croissance en « vague » chez le *Podospira anserina*. *C. R. Acad. Sc. Fr.* (Paris), 264, 2, p. 280-283.
122. NGUYEN VAN HUONG, 1968. — Etude de rythmes internes de croissance chez le *Podospira anserina*. *Ann. Sc. Nat.* (Paris), 9, p. 257-360.
123. NICHOLS (R.), 1957. — The growth substances of *Theobroma cacao*. I. A report on cacao research (1955-56) Trinidad, p. 33-36 et 39-40.
124. NICHOLS (R.), 1959. — The growth substances of *Theobroma cacao*. II. A report on cacao research (1957-58) Trinidad, p. 44-47.
125. NOZERAN (R.), 1956. — *Natur. Monsp. Bot.* (Montpellier), 8, p. 167.
126. NOZERAN (R.), 1968. — Intérêt de la connaissance de la morphogenèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. Résumé de la Conférence donnée à l'École d'Horticulture de Châtelaine lors des cours de perfectionnement des 25 et 26 janvier 1968. *Revue Horticole Suisse* (Genève), 41 (10), p. 247-258.
127. NOZERAN (R.), BANCILHON (L.), 1972. — Les cultures *in vitro* en tant que techniques pour l'approche de problèmes posés par l'amélioration des plantes. *An. Amél. Pl.* (Paris), 22 (2), p. 167-185.
128. NOZERAN (R.), BANCILHON (L.), NEVILLE (P.), 1971. — Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis* (New York), vol. 9.
129. NOZERAN (R.), BOMPAR (J. L.), 1965. — Croissance rythmique chez le *Cephalotaxus*; influence du milieu extérieur sur ce phénomène. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 260, p. 6184-6187.
130. NOZERAN (R.), CHEVALIER (S.), 1965. — Mise en évidence d'une modification stable et contagieuse dans les thalles d'*Ustilago cynodontis* cultivées *in vitro*. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 260, p. 5339-5342.
131. NOZERAN (R.), DUCREUX (G.), 1966. — *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 262, p. 1942.
132. NOZERAN (R.), NEVILLE (P.), 1963. — *Natur. Monsp. Bot.* (Montpellier), 15, p. 103.
133. NOZERAN (R.), DU PLESSIX (C. J.), 1969. — Amélioration de la productivité, multiplication végétative et morphogénèse de l'*Hevea brasiliensis*. *R. G. C. P.* (Paris), 46, n° 7-8.
134. PERNES (J.), 1975. — Communication orale: jury de thèse (Vogel, 1975).
135. PIRINGER (A. A.), DOWNS (R. J.), 1960. — Effects of photoperiod and kind of supplemental light on the growth of *Theobroma cacao*. VIII interam. Cacao Conf. Trinidad et Tobago, p. 82-91.
136. PITTENDRIGH (C. S.), 1960. — Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. Cold Spring Harbor Symposia on quantitative Biology, XXV, p. 159-184.
137. PITTENDRIGH (C. S.), 1961. — On temporal organization in living systems. The Harvey Lectures. Series 56: p. 93-125.
138. DU PLESSIX (C. J.), 1970. — Recherche sur les aspects morphogénétiques du problème du greffage de l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg.-Euphorbiacées-Crotonoïdées). D. E. S. Sciences biologiques présenté le 7 février.

139. DU PLESSIX (C. J.), GENER (P.), COMBE (J.-C.), 1971. — Contribution de l'I. R. C. A. à l'amélioration de la multiplication végétative de l'hévéa. *R. G. C. P.* (Paris), 48, 5.
140. PREVOST (M. F.), 1967. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. bot., Fr.*, 114, 23-36. Colloque sur la physiologie de l'arbre, Paris, 1966.
141. PUROHIT (A. N.), NANDA (K. K.), 1968. — Morpho-physiological studies of the shoot apex. I. Recurrent growth flushes and their relationship with structural changes in the growing apex of *Callistemon viminalis*. *Can. J. Bot.* (Ottawa), 46, p. 1287-1295.
142. Quatrième Confér. Intern. Rech. Cacaoyères (1972), Trinidad-Grenade. *Café Cacao Thé* (Paris), XVI, 2, p. 97-110.
143. QUETEL (R.), 1939. — Contribution à l'étude de la périodicité annuelle chez les végétaux. Ch. IV. Les rythmes de croissance dans les régions tropicales. *Rev. Gén. Bot.* (Paris), 51, p. 33-40.
144. REED (H. S.), MAC DOUGALL (D. T.), 1938. — Periodicity in the growth of the orange-tree. *Growth* (Philadelphie), 1, p. 371-373.
145. RINGOET (A.), 1952. — Recherches sur la transpiration et le bilan d'eau de quelques plantes tropicales. Ch. V. Recherches sur le cacaoyer. Publ. INEAC (Bruxelles), sér. sci. n° 56, p. 80-98.
146. RODRIGUEZ (R. M.), CARJAVAL (J. F.), MACHICADO (M.), JIMENEZ (E.), 1963. — Nutritional requirements of the cacao plant during a yearly cycle. *Cacao* (Turrialba), VIII, 4, p. 1-7.
147. SALE (P. J. M.). — Annual Report on Cacao Research (Trinidad) :  
147-A, 1966. — Effect of temperature on growth (1965), p. 30-34.  
147-B, 1967. — Effect of temperature on growth (1966), p. 33-38.  
147-C, 1968. — The effects of atmospheric humidity (1967), p. 45-47.  
147-D, 1969. — Soil moisture regimes... (1968), p. 27-36.
148. SAMISH (R. M.), LAVERS (S.), EREZ (A.), 1967. — A concept of dormancy of woody plants with special reference to the peach. Inter. horticultural Congress (Maryland), Aug. 15-20 (1966), East Lansing, H. B. Turkey, p. 397-408.
149. SARMA (C. B. S. R.), ANAND (V. K.), 1966. — Diurnal division in the root tips of *Ephedra foliata* Boiss. *Science and Culture* (Inde), XXXII, 1, p. 43-44.
150. SCARRONE (F.), 1964. — Pouvoir inhibiteur des feuilles de grande taille chez le manguier (*Mangifera indica* L.). *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 259, 11, p. 4342-4345.
151. SCARRONE (F.), 1965. — Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du manguier (*Mangifera indica* L.). *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 260, p. 3469-3472.
152. SCARRONE (F.), 1966. — Pouvoir de croissance des bourgeons et influences foliaires sur les pousses de manguier (*Mangifera indica* L.) en repos végétatif. *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 260, p. 3469-3472.
153. SCARRONE (F.), 1968. — Rythmes de croissance et saisons chez le Lilas de Perse (*Melia azedarach* L.) à Madagascar. (Note présentée par M. L. Plantefol). *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 267 D, p. 70-73.
154. SCARRONE (F.), 1969. — Recherches sur les rythmes de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux Malagasy. Thèse, Clermont-Ferrand.
155. SCARRONE (F.), 1972. — Premières observations sur le gravimorphisme d'un arbre tropical à croissance par vagues, le Manguier (*Mangifera indica* L.). (Note présentée par M. L. Plantefol). *C. R. Acad. Sc.* (Paris), 275 D, p. 205-207.
156. SCHWARTZ (D.), 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Flammarion (Paris).
157. SCHWEIGER (H. C.), 1971. — Circadian rhythm: sub-cellular and biochemical aspects. Proc. Int. Symp. Circadian Rhythmicity, Wageningen (Pays-Bas), p. 157-174.
158. SEQUIER (J.), 1966-69. — Travaux non publiés (rapports annuels d'activité) ORSTOM.
159. SEREBRIAKOV (I. C.), 1966. — The relative significance of internal and environmental factors in the annual rhythm of development of plants (a contribution to the history of the problem). *Bot. Zh.* (Moscou), 51, 7, p. 923-938.
160. SHARON (N.), 1975. — Les sucres dans la vie sociale des cellules. *La Recherche* (Paris), 52, p. 16-24.
161. SOLODOVNIKOVA (B. C.), 1968. — Le rythme de croissance des tiges de plantes tropicales et subtropicales dans les orangeries de l'Inst. V. L. Komarov. *Bot. Inst. V. L. Komarov Trudy* 6 (Leningrad), 9, p. 202-205.
162. SPURLING (A. T.), 1963. — An investigation into the effect of temperature on the growth and flowering of cacao. D. T. A. Report, Univ. West Indies, Trinidad.
163. SWEENEY (B. M.), 1969. — Transducing mechanisms between circadian clock and overt rhythms in *Gonyaulax*. *Can. J. Bot.* (Ottawa), 47, p. 299-308.
164. SWEENEY (B. M.), 1971. — Circadian rhythms in unicellular organisms. Proc. Int. Symp. Circadian Rhythmicity, Wageningen, p. 137-156.
165. TAMBOURIN (P.), 1973. — Les chalones toujours en question. *La Recherche* (Paris), 32, p. 281-283.
166. TOURTE (M.), 1966. — Variations rythmiques de l'index mitotique dans le méristème racinaire du *Triticum vulgare* L. *Rev. Cytol. Biol. Vég.*, Paris, XXIX, 3-4, p. 199-211.
167. VANDEN DRIESSCHE (Th.), 1969. — Les rythmes circadiens chez les unicellulaires. Groupe d'étude des rythmes biologiques.
168. VAN HIMME (M.), PETIT (J.), 1957. — Premiers résultats d'une expérience d'ombrage artificiel sur cacaoyer à Yangambi. *Cocoa Conf.* (Londres), p. 242-256.
169. VAN HIMME (M.), 1959. — Etude du système racinaire du cacaoyer. *Bull. agricole du Congo Belge et du Ruanda-Burundi* (Bruxelles), 8, 6.
170. VERLIÈRE (G.), 1970. — Influence de l'humidité du sol sur le développement du cacaoyer. *Café Cacao Thé* (Paris), XIV, 4, p. 265-273.
171. VOGEL (M.), 1966. — Etude des effets du bouturage sur le comportement de rameaux plagiotropes de *Phyllanthus amarus*. D. E. A. Botanique Approfondie. Université Paris XI, Centre d'Orsay.
172. VOGEL (M.), 1967-1974. — Travaux non publiés (rapports annuels d'activité) ORSTOM.
173. VOGEL (M.), 1975. — Croissance rythmique du cacaoyer. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle d'Amélioration des Plantes soutenue le 24.04.75 à l'Université de Paris XI, Centre d'Orsay, 72 p.
174. WADDINGTON (C. H.), COWE (R. J.), 1969. — Computer simulation of a molluscan pigmentation pattern. *Journal of Theoretical Biology* (Londres), 25, 2, p. 219-225.
175. WESSEL (M.), 1969. — Monthly variation in mineral composition of cacao leaves. Ann. Report of the cocoa Res. Inst. Nigeria (1967-68).
176. WESSEL (M.), 1970. — Intake and export of nutrients in cacao leaves. *Trop. Agriculture*, Trinidad, 47, 2, p. 167-170.
177. WILFRET (C. J.), 1968. — Mitotic periodicity in Vanda « Miss Joachim ». *Hortiscience* (St-Joséph, Michigan), III, 3, p. 188-189.
178. WOLPERT (L.), 1969. — Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *Journal of Theoretical Biology* (Londres), 25, 1, p. 1-48.

VOGEL (M.). — Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIX, n° 4, oct.-déc. 1975, p. 265-290, fig., tabl., 178 réf.

Après un rappel bibliographique des connaissances sur les poussées foliaires du cacaoyer, *Theobroma cacao* L. (Sterculiacées), et une comparaison avec les rythmes de croissance d'autres végétaux dans la nature, il apparaît que le rythme des poussées foliaires du cacaoyer est d'origine endogène, pour les axes plagiotropes. Une étude précise au Sud-Cameroun, en conditions favorables et uniformes, met en évidence le caractère régulier et « automatique » du rythme de croissance, tant sur axes orthotropes que plagiotropes, en liaison avec un rythme global d'allongement des racines, de même période que le rythme aérien. La notion de rythme global endogène est proposée. Ces phénomènes d'origine interne sont parfaitement visibles sur des plantes saines, à limbes foliaires intacts. Dans ces conditions, pour tout jeune cacaoyer, chaque poussée foliaire est précédée et accompagnée d'une poussée radicale, qui se termine en même temps qu'elle. De ce fait, la transplantation en mauvaises conditions de jeunes cacaoyers serait à déconseiller lorsque ceux-ci terminent leurs poussées foliaires. Les plantes n'ont alors presque aucune racine en croissance.

Une expérimentation par ablations de feuilles à différents stades montre que le rythme des poussées foliaires est dû essentiellement à des corrélations internes entre les extrémités apicales caulinaires et les feuilles à demi développées les plus proches. En effet, la suppression régulière de ces jeunes feuilles avant leur pleine croissance provoque un fonctionnement continu des méristèmes apicaux caulinaires, c'est-à-dire, une disparition du rythme. Le climat agit également sur le rythme, mais n'en est pas la cause. La nature des corrélations internes est discutée : migration de substance inhibitrice ? Compétition nutritive ? Message membranaire de cellule à cellule ?... Des applications pratiques sont proposées.

VOGEL (M.). — Untersuchung des Determinismus des Wachstumsrythmus des Kakaobaums. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIX, n° 4, oct.-déc. 1975, p. 265-290, fig., tabl., 178 réf.

Nach einem bibliographischen Hinweis auf die Kenntnisse über die Blattriebe des Kakaobaums *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceen) und einem Vergleich mit dem Wachstumsrythmus anderer Pflanzen in der Natur zeigt es sich dass der Rythmus der Blattriebe beim Kakaobaum endogenen Ursprungs für die plagiotropen Achsen ist. Eine genaue in Südkamerun unter günstigen und gleichmässigen Bedingungen durchgeführte Untersuchung hebt den regelmässigen und « automatischen » Charakter des Wachstumsrythmus sowohl auf orthotropen wie auf plagiotropen Achsen hervor, in Verbindung mit einem Gesamtausdehnungsrythmus der Wurzeln von gleicher Zeitdauer wie der überirdische Rythmus. Der Begriff eines endogenen Gesamtrythmus wird vorgeschlagen. Diese Erscheinungen inneren Ursprungs sind völlig wahrnehmbar bei gesunden Pflanzen mit unversehrten Blattspreiten. Unter diesen Umständen und für jeden

VOGEL (M.). — Research on the determinism of the growth rhythm of the cocoa tree. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIX, n° 4, oct.-déc. 1975, p. 265-290, fig., tabl., 178 réf.

After a bibliographical summary of the knowledge regarding foliar growths of the cocoa tree, *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceae), and a comparison with the growth rhythms of other plants in nature, it appears that the foliar growth rhythm of the cocoa tree is of endogenous origin for plagiotropic axes. A precise study in the Southern Cameroon under favorable and uniform conditions brings out the regular and « automatic » nature of the growth rhythm both on orthotropic and plagiotropic axes, in connection with an overall root elongation rhythm, having the same period as the aerial rate. The idea of overall endogenous rhythm is suggested. These phenomena of internal origin are perfectly visible on healthy plants with intact foliar limbs. Under these conditions, for any young cocoa tree, each foliar growth is preceded by and accompanied with a radical growth which ends with it. As a result, transplantation under unfavorable conditions of young cocoa trees is to be advised against when the latter end their foliar growths. The plants have then practically no growing roots.

Experiments carried out using ablations of leaves at various stages shows that the foliar growth rhythm is essentially due to internal correlations between the caulinary apical extremities and the closest half-developed leaves. Indeed, the regular elimination of these young leaves before their full growth leads to a continuous functioning of the caulinary apical meristems, i. e., a disappearance of the rhythm. The climate also acts on the rhythm but does not give rise to it. The nature of the internal correlations is discussed : Migration of inhibiting substance ? Competition for nutrients ? Membrane message from cell to cell ?... Practical applications are suggested.

VOGEL (M.). — Investigación del determinismo del ritmo de crecimiento del cacao. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIX, n° 4, oct.-déc. 1975, p. 265-290, fig., tabl., 178 réf.

Después de recordar la bibliografía concerniente al crecimiento de las hojas del cacao, *Theobroma cacao* L. (Esterculiáceas) y de comparar el ritmo de crecimiento de sus hojas con los ritmos de crecimiento de otros vegetales en la naturaleza, el autor señala que es de origen endógeno para las axilas plagiotropas. Un estudio preciso, realizado en el Sur del Camerún, en condiciones favorables y uniformes evidencia el carácter regular y « automático » del ritmo de crecimiento, tanto en las axilas ortotropas como en las axilas plagiotropas, en conexión con un ritmo global de alargamiento de las raíces, con el mismo periodo que el ritmo aéreo. Se sugiere la noción de ritmo global endógeno. Estos fenómenos de origen interno se ven distintamente en plantas sanas, con láminas intactas. En las condiciones mencionadas, en los cacaos jóvenes, antes cada crecimiento foliar y también acompañándolo, se verifica un crecimiento de

jungen Kakaobaum geht jedem Blattrieb ein Wurzeltrieb voraus, begleitet ihn und endigt mit ihm. Deshalb ist einer Umpflanzung von jungen Kakaobäumen unter ungünstigen Bedingungen abzuraten wenn bei diesen Kakaobäumen die Blattriebe beendet sind. Die Pflanzen haben dann fast keine im Wachsen begriffene Wurzeln.

Ein Versuch mit Abtrennung von Blättern in verschiedenen Stadien zeigt dass der Rythmus der Blattriebe hauptsächlich inneren Korrelationen zwischen den Stielspitzen und den am nächsten gelegenen halbentwickelten Blättern zuzuschreiben ist. Die regelmässige Beseitigung dieser jungen Blätter vor ihrer vollen Entfaltung bewirkt nämlich eine dauernde Tätigkeit der Meristeme der Stielspitzen, d. h. ein Verschwinden des Rythmus. Das Klima hat ebenfalls eine Wirkung auf den Rythmus, ist aber nicht dessen Ursache. Die Natur der inneren Korrelationen wird erörtert: Migration von Hemmstoff? Nährvergleich? Membranbotschaften von Zelle an Zelle?... Praktische Anwendungen werden vorgeschlagen.

las raíces que se acaba al mismo tiempo. Por eso debe evitarse el trasplante en malas condiciones de cacao jóvenes que están terminando un estado de crecimiento foliar, ya que entonces casi ninguna raíz está creciendo.

Un experimento que incluye ablaciones de hojas en varios estados evidencia que el ritmo de crecimiento de las hojas se debe principalmente a correlaciones internas entre las extremidades apicales caulinares y las hojas semidesarrolladas más cercanas. Efectivamente, la supresión regular de estas hojas jóvenes antes su estado de máximo crecimiento provoca un funcionamiento continuo de los meristemas apicales caulinares, es decir la desaparición del ritmo. El clima tiene también un efecto sobre el ritmo, pero no es su causa. La naturaleza de las correlaciones internas es un punto que se discute: ¿ Migración de substancia con efecto de inhibición? ¿ Competición nutritiva? ¿ Mensaje membranar de célula a célula? Se sugieren mas aplicaciones prácticas.