*Acta bot. Gallica, 1996, **143** (1), 37-45.*

Le potentiel de développement d'un rameau de Géranium rosat (*Pelargonium* sp.) est déterminé par les conditions de croissance présidant à la formation du bourgeon dont il est issu

par Grégoire Vincent

c/o ICRAF - South East Regional Program, Jalan Gunung Batu n. 5, PO Box 161, 16001 Bogor, Indonesia

(Manuscrit reçu le 3 mai 1995 ; accepté le 27 novembre 1995)

Résumé.- Différentes manipulations (taille, effeuillage et transplantation) sont réalisées sur un hybride interspécifique ligneux de *Pelargonium* pour évaluer l'importance des corrélations de croissance entre rameaux. Bien qu'il existe une régulation globale à l'échelle de la plante comme l'atteste par exemple la croissance compensatoire après une taille sévère, il apparaît difficile d'exhiber par des tailles sélectives une quelconque interdépendance entre rameaux voisins. Par effeuillage partiel, dans la fraction apicale d'un rameau, on peut cependant mettre en évidence l'existence d'un haut niveau d'intégration physiologique entre organes jeunes en développement. Enfin, l'expérimentation de transplantation montre que des rameaux axillaires initiés en condition de stress gardent un développement réduit une fois que les conditions défavorables cessent. Puisque des phénomènes d'inhibition corrélative sont peu vraisemblables, on conclut à la mémorisation au niveau des apex du stress encouru. Une hypothèse concernant la nature de cette mémoire est proposée permettant d'orienter de futurs travaux.

Summary.- Pruning, defoliation and transplanting experiments were carried out ona woody hybrid of *Pelargonium* in order to assess the importance of correlative inhibition. Compensatory growth following pruning appears to be an essentially global property of the plant : no direct correlation was found between neighbouring shoots. Nevertheless strong physiological integration exists in the apical part of the shoot where reaction to pinching or defoliation will develop. Basal shoots of a plant, whose early development takes place in a stressed environment, show a substantial underdevelopment once replaced in favourable conditions. Since competition or correlative inhibition can hardly be invoked here it is concluded that some memory of the suffered stress is kept at the level of the apex. A possible nature of this imprint is put forward.

Key words : *Pelargonium* - growth correlations - pruning - growth regulation - stress.

INTRODUCTION

Le Géranium rosat est un hybride entre deux espèces ligneuses de *Pelargonium* : *P. radens* et *P. capitatum* (Demarne et Van Der Valt, 1989). Il est cultivé à la Réunion pour la production d'huiles essentielles. La plante est pérenne et récoltée plusieurs fois par an à l'aide de sécateurs. Les travaux présentés ici font partie d'une étude plus globale qui vise à élaborer un modèle de croissance. Ce modèle devrait être capable de simuler la réponse de la plante à la taille.

Dans la suite du texte, on convient d'appeler "bourgeon" la zone méristématique, située soit à l'aisselle d'une feuille, soit à l'extrémité d'une tige protégée par des stipules, sans qu'il y ait pour autant d'organe nettement différencié et de feuilles écailleuses. On utilise le terme de "module" (encore appelé "article") pour désigner une portion d'axe résultant du fonctionnement d'un méristème unique qui subit une séquence de différenciation complète : de l'initiation à la différenciation florale (Hallé et Oldeman, 1970).

De précédents travaux ont montré que le potentiel de développement d'un bourgeon donné est largement déterminé par sa localisation topologique (ordre de ramification, rang d'insertion sur le rameau porteur, rang du module porteur dans une série sympodiale). Outre sa position au sein de l'architecture, le développement d'un bourgeon dépend de caractéristiques concernant la plante entière, au premier rang desquelles figure le potentiel de croissance global de la plante. Celui-ci dépend essentiellement de caractéristiques agronomiques (densité, fertilité, etc.) et détermine les rapports de vitesse de fonctionnement entre apex. Il module ainsi l'expression des contraintes architecturales (Vincent, 1995*b*). Il a également été montré que pour un potentiel de croissance donné, plus le nombre d'axes d'ordre secondaire est élevé et plus le fonctionnement des apex de ces axes est lent, ce qui témoigne de l'existence d'une forme de compétition entre apex en croissance (Vincent, 1994).

Les régulations de la croissance précitées semblent s'exercer au niveau global et n'impliquent pas l'existence de corrélations de croissance entre rameaux ou entre bourgeons. L'objet de cette étude vise à préciser dans quelle mesure le développement d'un rameau donné dépend de celui des rameaux voisins.

Les corrélations de croissance peuvent être définies comme l'influence actuelle exercée par un organe ou tissu en croissance sur le développement d'un autre organe. Un exemple classique d'inhibition corrélative est la dominance apicale (voir par exemple la revue de Hilman, 1984). La définition que nous retenons exclut les états auto-entretenus, c'est-à-dire persistant après isolement des organes source et destination, que certains auteurs considèrent comme des cas particuliers de corrélation de croissance (Champagnat, 1987). Ainsi en est-il du plagiotropisme du rameau axillaire de *Phyllantus,* induit par le méristème terminal qui le forme. La stabilité de la différenciation est telle que même bouturé un rameau plagiotrope conserve indéfiniment son orientation initiale (Bancilhon, 1965 ; Nozeran *et al.,* 1971). Un autre exemple d'inhibition corrélative est l'effet inhibiteur ou promoteur qu'exerce fréquemment et selon les espèces le système racinaire sur la floraison (Miginiac, 1978 ; Bernier et Kinet, 1985 ; Poethig, 1990).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

Les caractéristiques architecturales du géranium rosat ne permettent pas de le rattacher à l'un des modèles élémentaires types de la classification de Hallé et Oldeman (1970). Intermédiaire entre les modèles de Petit et d'Attims, il diffère du premier par l'absence de dimorphisme entre l'axe principal et les branches, et du second par la position terminale de la floraison. Une description du modèle architectural du géranium rosat se trouve dans Vincent (1995*a*).

Dispositif expérimental

- Agronomie : Toutes les expérimentations ont lieu à la station du CIRAD-Colimaçons située dans les Hauts

sous le vent de l'Ile de la Réunion (800 m d'altitude). Les boutures sont préparées selon le protocole décrit précédemment dans Vincent (1995*b*).

- Traitements : Les deux premières expérimentations sont réalisées en plein champ. Elles consistent à perturber le développement normal d'une série raméale en croissance, en pratiquant l'ablation d'une fraction de rameau et à enregistrer les modifications induites dans le voisinage des organes opérés. La troisième expérimentation consiste à transplanter des plantes de pots de taille réduite à des pots de grande taille, modifiant brutalement le potentiel de croissance global. Dans tous les cas, la mesure du développement se fait par simple comptage du nombre de feuilles émises par les différents bourgeons suivis. Par convention, une feuille est dite visible si le limbe dépasse des stipules. Un bourgeon axillaire est déclaré comme ayant débourré dès que la première feuille est visible.

• Expérimentation n° 1 : suppression d'un axe secondaire

Dix semaines après transplantation au champ, 84 plantes sont sélectionnées pour leur développement homogène. Un axe secondaire comptant 4 ou 5 feuilles et inséré à 8 ou 9 nœuds de l'apex est sélectionné sur chacune d'entre-elles. Cet axe est dit de rang r (numérotation acropète). Sur une moitié de ces plantes, choisie aléatoirement, l'axe secondaire sélectionné est coupé à sa base, au ras de l'axe principal. A cette date, puis 10 semaines plus tard, le nombre de nœuds et le nombre total de feuilles (y compris les ramifications tertiaires) sur les axes de rangs r - 5, r - 2, r - 1, r r + 1, r + 2, r + 5 sont notés. La phyllotaxie étant de type 2/5, les branches r - 5 et r + 5 sont sur la même orthostique que r, c'est-à-dire alignées le long d'une génératrice de l'axe porteur. Plusieurs études de traçage isotopique menées à l'aide de C14 chez différentes espèces indiquent la nature fréquemment non uniforme du transport des photoassimilats entre organes en croissance. En particulier, les transports le long d'une même orthostique sont nettement favorisés par rapport aux transports latéraux (Watson et Casper, 1984). Cela justifie d'accorder une attention particulière aux branches de rangs r - 5 et r + 5. Les branches r - 2, r + 2 sont sur la même hélice foliaire que r et l'on peut supposer que l'intégration physiologique risque d'être plus grande entre des structures axillaires dérivant du fonctionnement d'un même centre générateur. Les branches r - 1 et r + 1 sont simplement les plus proches de r.

• Expérimentation n° 2 : effeuillage partiel d'un axe II (Fig. 1)

Dix semaines après transplantation au champ, on sélectionne sur 41 plantes un rameau secondaire comptant 5 à 6 feuilles, inséré à 11 nœuds environ de l'apex de l'axe principal. On procède alors à l'ablation des feuilles 4 et 5 (numérotation acropète). Les rameaux les plus développés commencent à peine à se ramifier : quelques bourgeons axillaires de rang 1, 2 et 3, à l'exclusion des rangs supérieurs, ont débourré. Le nombre de feuilles des rameaux secondaires (et de leurs ramifications tertiaires), insérés exactement l'un au-dessus, l'autre en dessous du rameau effeuillé, est enregistré.

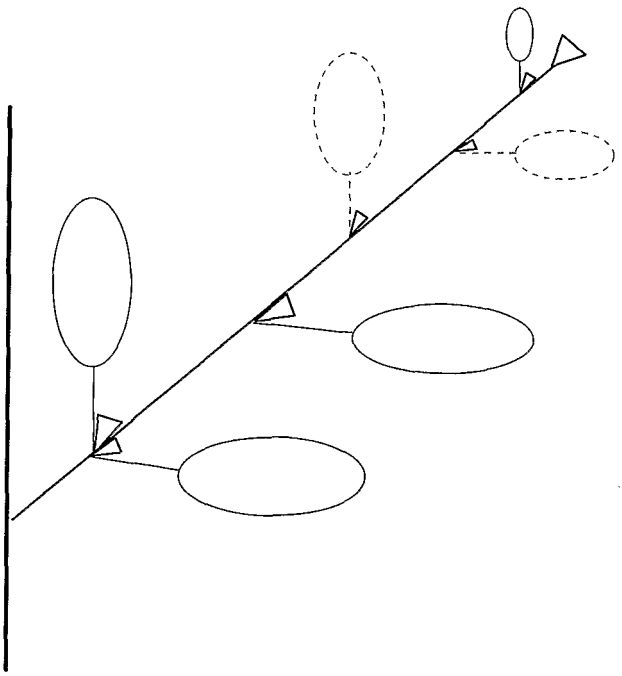

Fig. 1.- Les feuilles 4 et 5 d'un jeune rameau secondaire sont supprimées (pointillés), induisant un net sous-développement des rameaux axillaires correspondants. Le développement ultérieur de ces rameaux et des rameaux voisins est enregistré.

Fig. 1.- Leaves number 4 and 5 of a young second order branch are cut off (dotted line), thus inducing a substantial under-development of the corresponding axillary shoots. Subsequent growth of these shoots and of the lower and upper shoots is registered.

Ces rameaux servent de témoins. Seize semaines après effeuillage, on relève le nombre de feuilles produites par chacun des trois rameaux secondaires suivis ainsi que le nombre de feuilles produites par leurs axillaires.

• Expérimentation n° 3 : transplantation

Au début de l'expérimentation, des plants racinés sont répartis aléatoirement en deux groupes. Les uns sont plantés soit dans des pots de 0,8 l, soit dans des pots de 12 l. Les plantes dans les pots de grand volume servent de témoins. Après deux mois de croissance, les plantes croissant dans des pots de 0,8 l sont transplantées dans des pots de 12 l. Le développement ultérieur d'un axe II par plante, inséré au rang 6 ou 7 (numérotation acropète) est suivi par des relevés réalisés toutes les deux semaines pendant 5 mois. Le jour de la transplantation, l'axe secondaire sélectionné ne compte que 2 feuilles, alors que l'axe correspondant sur les plantes témoins compte 7 feuilles et commence à se ramifier. Aucun témoin en pot de 0,8 l n'est prévu car la ramification tertiaire est quasi nulle dans ces conditions (Vincent, 1995*b*). Au moment de la transplantation, puis en fin d'expérimentation, on note que le système racinaire occupe tout le volume des pots, indiquant que son développement a été limité dans les deux cas.

RÉSULTATS

Expérimentation n° 1

Les moyennes et écarts-types des accroissements des différents axes observés sont présentés dans le tableau 1. La comparaison des distributions des accroissements pour deux rameaux de même rang entre les deux traitements révèle une remarquable homogénéité de la forme des distributions empiriques. Un test de Kolmogorov-Smirnov ne permet pas de mettre en évidence de différence entre traitements.

Sur des plantes à croissance vigoureuse, l'amputation d'un axe II (qui implique un déficit de croissance d'une trentaine de feuilles) ne se traduit par aucune différence perceptible dans l'organogenèse foliaire des axillaires "voisins" : ni les plus proches dans l'absolu, ni les plus proches sur une même hélice foliaire, ni les plus proches sur une même orthostique ne semblent réagir à cette perturbation, au cours des dix semaines qui suivent l'opération. Il n'est pas exclu que la plante réagisse globalement à cette diminution locale du potentiel de croissance. Il est évidemment très difficile de mettre en évidence ce type de régulation dans le cas de faibles perturbations qui n'engendrent qu'une faible modification des croissances élémentaires.

Expérimentation n° 2 (effeuillage)

L'ablation des feuilles 4 et 5 entraîne un sous-développement notable, non seulement des axillaires correspondants mais aussi des axillaires suivants (Fig. 2). L'ablation des feuilles 4 et 5 a également induit un léger retard de développement de l'axe porteur. Un test de rang signé de Wilcoxon,

	Lot témoin Control	Lot taillé *Pruned*
rang du rameau *shoot rank*	moyenne (e.t.) mean (s.d.)	moyenne (e.t.) *mean (s.d.)*
r - 5	10,36 (1,46)	10,5 (1,47)
r - 2	8,69 (2,05)	9,05 (2,02)
r - 1	8,86 (1,68)	8,98 (1,32)
r	8,85 (1,33)	taillé (*pruned*)
r + 1	8,86 (1,44)	9,14 (1,34)
r + 2	8,6 (1,34)	8,69 (1,39)
r + 5	7,55 (1,78)	7,71 (1,81)
axe principal *main axis*	11,95 (1,92)	12,26 (2,02)
inflorescence en r + ... *number of nodes from shoot r to inflorescence*	13,37 (2,88)	14,05 (3,03)

Tableau 1.- Nombre de feuilles émises par différents rameaux de *Pelargonium* sp. repérés par rapport au rameau de rang r, au cours des 10 semaines qui suivent l'ablation de ce dernier.

Table 1.- Number of leaves produced by different second order axes of *Pelargonium* sp. located after axis of rank r, during the 10 weeks following pruning of axis of rank r.

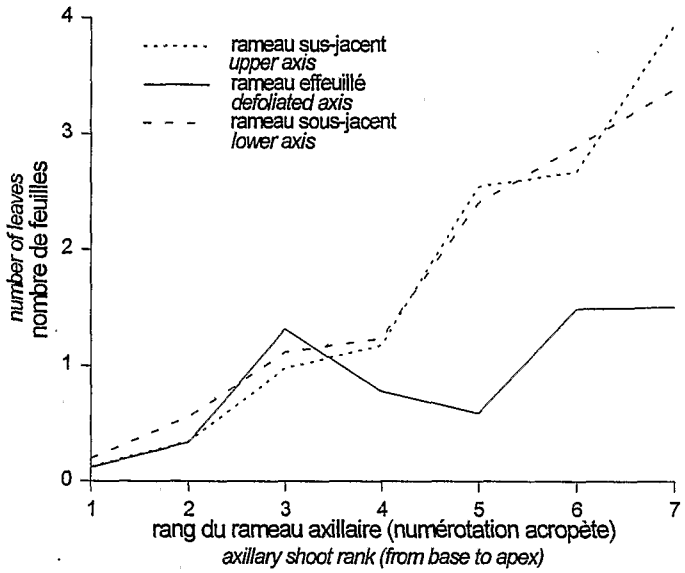

Fig. 2.- Effet de l'ablation précoce des feuilles 4 et 5 d'un rameau secondaire de *Pelargonium* sp. sur le développement ultérieur des axillaires de rang 1 à 7.

Fig. 2.- Effect of a precocious ablation of leaves 4 and 5 of a second order axis of *Pelargonium* sp. on subsequent development of axillary shoots 1 to 7.

réalisé sur les couples (moyenne des rameaux r - 1 et r + 1, rameau R), confirme que ces différences sont très hautement significatives pour les rangs 4, 5, 6 et 7 ainsi que pour le rameau porteur. La comparaison n'est pas étendue aux axillaires de rang supérieur à 7 car au-delà elle est gênée par la floraison de l'axe porteur qui a un effet acrotonisant (Vincent, 1995*a*).

Le développement d'un rameau axillaire est donc étroitement dépendant de la présence de sa feuille axillante, au moins dans sa phase initiale (dans le cas présent, l'ablation est réalisée avant débourrement). Le bon fonctionnement de l'apex lui-même semble conditionné par la présence des dernières feuilles initiées.

Expérimentation n° 3 (transplantation)

Neuf semaines après transplantation (Fig. 3), le développement des rameaux axillaires 3, 4, 5 et 6 est supérieur au témoin. Il est remarquable que les deux premiers rameaux axillaires, les seuls dont la feuille axillante soit visible lors de la transplantation, ne sont pas ou peu "revigorés". Vingt et une semaines après transplantation (données non présentées), cette observation est confirmée : le retard de développement des axillaires 1 et 2 persiste, alors que les dix axillaires sus-jacents ont tous dépassé leurs homologues sur la plante témoin.

DISCUSSION - CONCLUSION

La première expérimentation illustre la faible dépendance entre rameaux voisins. Ce résultat est assez contre-intuitif. Ainsi, Borchert et Honda (1984), modélisant la réponse à la suppression d'un rameau latéral chez *Tabebuia rosea*, décrivent comme étant une réponse normale le développement accru de l'axe porteur ainsi que des rameaux voisins du rameau supprimé. Les auteurs ne fournissent cependant aucune donnée d'observation chiffrée, pas plus que le protocole expérimental (stade de développement auquel intervient l'opération notamment). La faiblesse des corrélations de croissance chez Géranium rosat constitue un résultat étayé par une série de travaux rapportés dans Vincent (1994). Ce résultat est peut-être à rapprocher de la relative autonomie des branches des végétaux ligneux au cours d'une même saison de croissance vis-à-vis de leur alimentation carbonée (Watson et

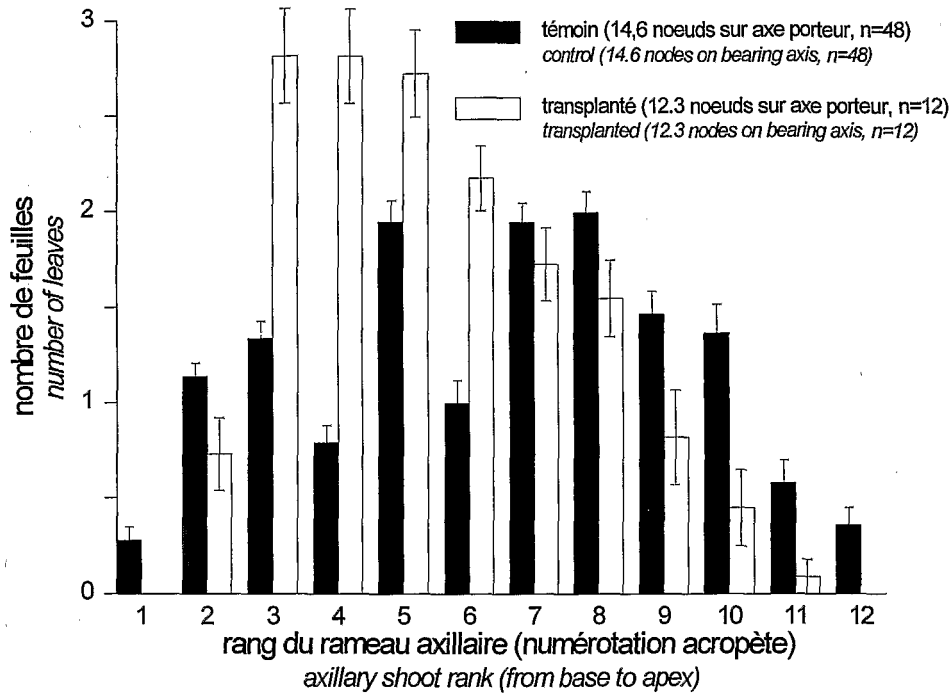

Fig. 3.- Effet d'une poussée de croissance racinaire sur la production foliaire de rameaux axillaires tertiaires de *Pelargonium* sp. Au moment de la transplantation, l'axe secondaire n'avait produit que deux feuilles. La barre d'erreur représente ± l'écart type de la moyenne.

Fig. 3.- Effect of a root flush on the number of leaves per third order axillary shoot of *Pelargonium* sp., 9 weeks after transplanting. On transplanting, second order axis had only produced two leaves. Error bars show ± the standard error of the mean.

Casper, 1984). La croissance compensatoire après une taille serait donc une réaction essentiellement globale non liée à la suppression de corrélations de croissance locales. Un cas particulier de réponse locale à une taille est le pincement (ablation d'apex). Le Géranium rosat présente d'ailleurs dans ce cas une réaction acrotone typique, mais encore cette réactivité est-elle très localisée et limitée aux axillaires peu développés (Vincent, 1994).

La seconde expérimentation semble indiquer que le fonctionnement d'un méristème primaire est sous la dépendance successive de sa feuille axillante, puis des dernières feuilles axillaires qu'il a lui-même initié. Cette intégration physiologique pourrait refléter la dépendance des méristèmes primaires vis-à-vis de leur alimentation carbonée. L'effet principal de l'ablation d'une jeune feuille serait alors la suppression d'une source de carbone. Cette interprétation est cohérente avec la distribution des produits de l'assimilation carbonée dans un rameau en croissance décrite par Cany (1984) et qui serait très générale. Les jeunes feuilles sont initialement importatrices puis, bien avant d'atteindre leur taille adulte, elles commencent à exporter et deviennent rapidement uniquement exportatrices. Les feuilles apicales approvisionnent préférentiellement l'apex, et les feuilles basales les racines, les feuilles intermédiaires approvisionnent les deux puits. Cette description est évidemment simpliste et ne s'applique, exactement, qu'à une plante mo-

noaxiale. Dans cette description, la phase d'importation par le bourgeon axillaire n'est pas identifiée. Néanmoins, un principe général d'économie souligné par l'auteur préside à la gestion des flux de carbone et veut que les puits de carbone soient d'abord alimentés par les sources les plus proches. Il ne fait donc guère de doute que la jeune feuille axillante est une source de carbone importante pour son bourgeon axillaire en cas de développement contemporain du rameau axillaire, comme c'est le cas chez le Géranium rosat (ramification sylleptique). Cela a d'ailleurs été vérifié sur la vigne par Quinlan et Weaver (1970) cités par Watson et Casper (1984). Chez cette espèce, la feuille axillante approvisionne le bourgeon axillaire jusqu'à ce que celui-ci ait étalé une ou deux feuilles, après quoi le jeune rameau exporte à son tour des photoassimilats vers l'axe porteur.

La troisième expérimentation montre que certains rameaux au moins conservent la mémoire du stress au cours des premières phases de leur développement : même replacés en conditions favorables, ils connaissent un développement ultérieur réduit par rapport à des rameaux qui croissent en l'absence de stress. Cette expérimentation reproduit un comportement parfois observé en conditions d'exploitation agricole. En cas de séjour prolongé en pépinière, les plantes montrent, après plantation au champ, une zone médiane sur l'axe principal, où les ramifications sont rabougries. Cet étage correspond aux bourgeons axillaires qui apparaissent en pépinière, c'est-à-dire en condition de faible potentiel global. Il est remarquable que les rameaux axillaires basaux qui préexistent sur la bouture soient peu sensibles à ces conditions défavorables, confirmant l'existence d'une phase particulièrement réceptive au stress au cours de l'organogenèse du rameau axillaire. Quelle peut être l'origine de ce sous-développement persistant ? Au vu des précédentes expérimentations, il apparaît comme peu vraisemblable qu'il résulte d'une hypothétique inhibition par un compétiteur voisin. Le déterminisme de ce sous-développement est plus vraisemblablement local. Notre interprétation est qu'il illustre le fait que le potentiel de croissance élémentaire d'un apex est une propriété stable, déterminée en grande partie par les conditions prévalant au cours des premiers stades de développement du rameau en question. La stabilité de ce potentiel de croissance élémentaire n'implique évidemment pas un fonctionnement plastochronal constant. Celui-ci s'adapte notamment au potentiel global de la plante, comme il a été souligné en introduction, mais aussi aux conditions climatiques, etc. Les potentiels de croissance élémentaire sont plutôt à considérer comme des priorités fixées en fonction desquelles le potentiel d'accroissement global est réparti entre les différents bourgeons axillaires et terminaux, au sein de la plante.

Ces potentiels de croissance élémentaires ne sont pas pour autant immuables. Il est aisé d'accélérer brutalement le développement d'un rameau à faible potentiel, par exemple en supprimant tous les autres rameaux sur la plante (Vincent, 1994).

Cette sensibilité aux conditions présidant aux premiers stades de développement d'un rameau et la mémoire de ces mêmes conditions pourraient avoir une valeur adaptative chez une plante à croissance continue (pas de dormance) et à ramification sylleptique, c'est-à-dire qui ne dispose pas de méristèmes latents de réserve. En effet, la plante peut ainsi s'adapter aux conditions favorables ou défavorables de son environnement en émettant des bourgeons à fort ou faible potentiel de croissance, amplifiant la réaction première qui consiste à modifier les vitesses d'émission foliaire des apex déjà présents. On peut rappeler ici l'interprétation proposée quant à l'origine des gradients acrotones observés chez le Géranium rosat. Ils résulteraient directement de la diminution de la durée et/ou de l'intensité de l'inhibition apicale subie par les bourgeons axillaires successifs au cours de leur onto-

genèse, suggérant encore l'existence d'une mémorisation, au niveau du bourgeon, des conditions de développement précoce (Vincent, 1995*a*).

Quelle pourrait être la nature de cette trace, conservée au niveau des bourgeons, des conditions ayant prévalu lors des phases initiales de développement ? Trewavas, dans plusieurs publications (1981, 1982), développe de façon très convaincante l'idée que les régulateurs de croissance végétaux agiraient comme facteur d'intégration du développement plutôt que selon le schéma classique des hormones animales. En particulier, il souligne la faible spécificité des régulateurs de croissance des végétaux qui ont des actions multiples, et l'absence d'organes sources et d'organes cibles exclusifs. D'autre part, il met en doute l'existence d'un mode d'action basé exclusivement sur la concentration en "hormone" circulante. Pour lui, le facteur critique serait la sensibilité des tissus récepteurs qui serait gouvernée par le nombre de récepteurs membranaires accessibles aux différents régulateurs de croissance. Il est tentant de voir dans les potentiels de croissance des apex, l'expression de leur sensibilité à un ou plusieurs régulateurs de croissance. La relative stabilité de ces potentiels refléterait alors une contrainte structurelle, et le mécanisme de mémorisation des conditions précoces de développement consisterait "simplement" en une régulation du nombre de récepteurs membranaires de ce ou ces régulateurs de croissance.

Considérons par exemple les cytokinines dont on sait qu'elles sont pour une grande part synthétisées dans les racines. Il est vraisemblable que les cytokinines, dont le rôle est réputé indispensable à la division cellulaire, interviennent dans la régulation du fonctionnement des méristèmes apicaux et donc dans la vitesse d'initiation foliaire. Le fait de restreindre ou de favoriser le développement des racines devrait changer de façon significative le taux de cytokinines dans les parties aériennes. Ce devrait être le cas également d'une taille sévère qui crée un déséquilibre entre l'appareil aérien et l'appareil racinaire. Selon le modèle de Trewavas, le fonctionnement des apex prioritaires (*i. e.* dont les cellules méristématiques présentent de nombreux récepteurs membranaires) serait peu sensible à une restriction marquée du développement du système racinaire, le nombre élevé de récepteurs compensant la rareté du facteur de croissance. A l'opposé, les rameaux à faible potentiel (*i. e.* dont les cellules méristématiques présenteraient un petit nombre de récepteurs membranaires) seraient fortement pénalisés par une raréfaction du facteur de croissance. Cette différence de comportement entre axes à fort potentiel et à faible potentiel a effectivement été décrite en cas de restriction de la croissance racinaire (Vincent, 1995*b*). De même, une taille sévère va augmenter de façon plus importante (relativement à leur vitesse initiale de développement) les rameaux à faible potentiel, ce qui est encore compatible avec le modèle proposé (Vincent, 1994). Le facteur clé serait donc la sensibilité aux cytokinines des divers méristèmes aériens. Des expériences, réalisées sur des cultures de tissus, confirment d'ailleurs l'existence d'un contrôle épigénétique de la sensibilité aux cytokinines. Certaines cellules nécessitent en effet, pour être cultivées, un apport de cytokinine exogène. Ce besoin peut être levé spontanément ou par des traitements adéquats, les cellules sont alors dites habituées. Cette habituation se révèle être un état stable contrôlé épigénétiquement (voir la revue de Binns, 1994).

Bien entendu, le modèle proposé reste largement hypothétique et vraisemblablement simpliste. Le régulateur de croissance invoqué ici est-il bien le principal en cause ? Le cas échéant, il reste à éclaircir le mode d'action de ces cytokinines qui est encore bien mal compris. Les récepteurs membranaires des cytokinines par exemple ne sont, à notre connaissance, toujours pas identifiés, même si des protéines se liant

de façon spécifique avec certaines cytokinines ont été isolées (Fox et Gregerson, 1982 ; Binns, 1994). L'action des cytokinines dépend d'ailleurs souvent de la présence d'autres facteurs de croissance (auxine en particulier). Bref, plutôt qu'une interprétation définitive, c'est un point de vue sur la régulation du développement végétal qui est proposé, permettant éventuellement d'orienter des expérimentations ultérieurs. Certaines devront vraisemblablement s'adresser au niveau cellulaire, avec pour objectif d'exhiber le support chimique de ce potentiel de croissance élémentaire d'un apex. Une fois ce résultat obtenu (et le ou les régulateurs repérés et leur mode d'action clarifié si l'hypothèse de travail proposée est confirmée), l'étude du mécanisme de mémorisation des conditions présidant aux premiers stades de développement d'un rameau axillaire pourra être abordé efficacement.

BIBLIOGRAPHIE

Bancilhon L., 1965.- Sur la mise en évidence du rôle "organisateur" du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllantus. C. R. Acad. Sci. Paris,* **260**, groupe 11, 5327-5329.

Bernier G. & J.M. Kinet, 1985.- The control of flower initiation and development. *In* : Plant Growth Substances. Bopp M. (Ed.), Springer Verlag, Berlin.

Binns A.N., 1994.- Cytokinin accumulation and action : biochemical, genetic and molecular approaches. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.,* **45**, 173-196.

Borchert R. & H. Honda, 1994.- Control of development in the bifurcating branch system of *Tabebuia rosea* : a computer simulation. *Bot. Gaz.,* **145** (2), 184-195.

Cany M.J., 1984.- Translocation of nutrients and hormones. *In* : Advanced Plant Physiology. Wilkins M.B. (Ed.), Pitman, Londres, 277-296.

Champagnat P., 1987.- Deux aspects du développement des végétaux. *In* : Le Développement des Végétaux, Aspects Théoriques et Synthétiques. Le Guyader (Ed.), Masson, Paris, 4-21.

Demarne F. & J.J.A. Van Der Valt, 1989.- Origin of the rose-scented *Pelargonium* cultivar grown on Réunion Island. *S. Afr. J. Bot.,* **55** (2), 184-191.

Fox J.E. & E. Gregerson, 1982.- Variation in a cytokinine binding protein among several crop plants. *In* : Plant Growth Substances. Wareing P.F. (Ed.), Acad. Press, New York.

Hallé F. & R.A.A. Oldeman, 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Collection de Monographies de Botanique et de Biologie Végétale. Masson, Paris.

Hilman J.R., 1984.- Apical dominance. *In* : Advanced Plant Biology. Wilkins M.B. (Ed.), Pitman, Londres, 127-148.

Miginiac E., 1978.- Some aspects of regulation of flowering : role of correlative factors in photoperiodic plants. *Bot. Mag., Tokyo,* Special issue **1**, 159-173.

Nozeran R., L. Bancilhon & P. Neville, 1971.- Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis,* **9** (10), 1-66.

Poethig R.S., 1990.- Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science,* **250**, 923-930.

Quinlan J.D. & R.J. Weaver, 1970.- Modification of pattern of the photosynthate movement within and between shoots of *Vitis vinifera* L. *Plant Physiol.,* **46**, 527-530.

Trewavas A.J., 1981.- How do plant growth substances work ? *Plant, Cell and Environ.,* **4**, 203-228.

Trewavas A.J., 1982.- Growth substance sensitivity : the limiting factor in plant development. *Physiol. Plant.,* **55**, 60-72.

Vincent G., 1994.- Analyse et modélisation du développement du géranium rosat, *Pelargonium* sp., en vue de la rationalisation de l'opération de récolte. *Thèse Doct.* Univ. Claude Bernard, Lyon I, n° 17094, 234p., 89 fig.

Vincent G., 1995*a*.- Etude expérimentale de la ramification acrotone d'un *Pelargonium* ligneux ("géranium rosat"). *Can. J. Bot.,* **73**, 1557-1566.

Vincent G., 1995*b*.- Effet de la limitation du potentiel de croissance global sur l'architecture de Géranium rosat (*Pelargonium* sp.). *Acta bot. Gallica,* 142 **(5), 451-461.**

Watson M.A. &B.B. Casper, 1984.- Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* **15**, 233-258.