

Acta bot. Gallica, 1995, 142 (5), 451-461.

Effet de la limitation du potentiel de croissance global sur l'architecture de Géranium Rosat (*Pelargonium* sp.)

par Grégoire/Vincent

CIRAD-Réunion, Station de la Bretagne, 97487 Saint-Denis Cedex, La Réunion

Adresse actuelle : Laboratoire ERMES - ORSTOM, Technoparc,

5 rue du Carbone, F-45072 Orléans Cedex 2

(Manuscrit reçu en août 1994 ; accepté le 15 novembre 1994)

Résumé. - L'objet de la présente étude est d'aborder la relation entre la vigueur (c'est-à-dire, en première approximation, le potentiel de croissance) et la forme (c'est-à-dire le résultat de la morphogenèse). L'étude expérimentale des préférences entre les rameaux d'ordre I, II et III du géranium rosat (espèce ligneuse du genre *Pelargonium*), est abordée à travers la restriction du potentiel de croissance global de la plante. Des cultures en pots de volume croissant révèlent la priorité absolue de l'axe principal (I) et la priorité relative des axes d'ordre II sur les axes d'ordre III. Les rapports de vitesse de développement entre axes sont donc modifiés et le sous-développement global ne se traduit pas par une simple réduction d'échelle mais une adaptation de l'architecture au potentiel de croissance. La comparaison de deux sites climatiques indique que l'effet du climat n'est pas univoque. Si les températures basses ralentissent le développement élémentaire des différents types d'axes et ce, apparemment de façon homothétique, elles s'accompagnent d'une augmentation du taux de ramification des axes d'ordre II qui contribue significativement à la croissance globale.

Summary. - The present study investigates the relation between the vigour (*i.e.*, roughly speaking, the growth potential) and the architecture. The precedence between branches of different orders of géranium rosat (a woody species of *Pelargonium*) are investigated by artificially restricting the overall growth potential of the plant. Such restrictions are achieved by planting in pots of different sizes at two different altitudes (determining contrasted climatic conditions). The main axis (I) reveals absolute priority over all other axes while second order axes (II) show relative priority over third order axes (III). The overall under-development attained by restricting pot volume is not therefore, a mere reduction in scale since speed ratios between axes of different order are modified : architecture adapts to growth potential. The effects of climatic conditions are more ambiguous. Reduction in temperature entails an (apparently) homothetical reduction in the elementary rate of leaf production but is also associated to an increase in branching of second order axes which counteracts the former effect.

Key words : morphogenesis - vigour - architecture - *Pelargonium* - branching.

© Société botanique de France 1995. ISSN 1253-8078.

Fonds Documentaire IRD



010026442

1 - INTRODUCTION

La culture du géranium rosat a été introduite à l'île de la Réunion à la fin du XIX^{ème} siècle (Defos du Rau, 1960), où elle occupe encore aujourd'hui quelques centaines d'hectares dans les zones d'altitude du sud et de l'ouest. Cette plante pérenne est taillée plusieurs fois par an et l'essence contenue dans son feuillage est extraite pour être utilisée en parfumerie. Les résultats présentés ici font partie d'une étude plus large de l'optimisation de l'opération de récolte.

Le modèle architectural (au sens de Hallé et Oldeman, 1970) du géranium rosat est décrit en détail dans le mémoire de thèse de Vincent (1994), seuls quelques traits saillants sont rappelés ici. Le géranium rosat est un hybride interspécifique ayant vraisemblablement pour espèces parentales *P. radens* et *P. capitatum* (Demarne et Van der Valt, 1989). Du fait de la stérilité mâle qui en résulte, le premier stade de développement observé correspond à celui de courtes boutures monoaxiales. La première année de croissance se caractérise par l'alternance d'un phase monopodiale initiale au cours de laquelle le développement des différents axes est strictement hiérarchisé et d'une phase de croissance sympodiale liée à la position terminale de la floraison. Avant l'intervention de la floraison, l'axe I (issu de la bouture) croît le plus rapidement et porte des ramifications secondaires (II) à développement immédiat dont les vitesses de croissances sont sensiblement égales. Ces ramifications portent elles-mêmes des ramifications tertiaires (III) dont la vitesse de croissance moyenne est plus faible que celle des axes II. Les axes III présentent de surcroît un gradient acropète des vitesses de développement. Cette acrotonie est une propriété de l'article (pris au sens de Prévost, 1967 : axe ou portion d'axe résultant du fonctionnement d'un unique méristème qui subit une séquence complète de différenciation, de l'initiation à la différencia-

tion florale) et non du rameau : la floraison interrompt le gradient d'acrotonie. Une fois la floraison initiée sur l'axe I, elle gagne progressivement tous les rameaux suffisamment vigoureux. Elle détermine la rupture des hiérarchies, et en particulier la perte du caractère dominant de l'axe I. Ces modifications de préséance ne sont pas instantanées et nécessitent quelques semaines pour leur pleine expression.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le contrôle expérimental de la vigueur végétative est réalisé en limitant le développement racinaire à différents niveaux par des cultures en pots de différents volumes. Une partie du dispositif expérimental est reproduit en conditions climatiques moins favorables qui limitent encore le potentiel de croissance par des températures plus basses et un ensoleillement plus faible (Tableau 1). L'expression du potentiel morphogénétique est appréhendée à travers des critères architecturaux (vitesse de développement des différents axes, importance de la contribution des différents ordres de ramification au nombre total de feuilles formées, etc.), et morphologiques (masse moyenne d'un organe). Le potentiel de croissance est caractérisé par le nombre total de feuilles formées au cours de la période de croissance considérée.

2 - 1. Dispositif

Des boutures à 2 yeux et un bourgeon axillaire (0 à 1 feuille) sont prélevées sur des rameaux de plantes de 18 mois qui poussent à 1300 m à la station d'expérimentation du CIRAD/Petite France. Les boutures sont mises à raciner en pépinière après traitement à l'acide indol butyrique (rhizogène) et au captane (fongicide) selon les recommandations formulées par Michellon (1975, 1976a et 1976b), puis repotées en mottes à 6 semaines dans un mélange 1/2 fumier + 1/2 terre (23/04/92). Une alimentation hydrique non limitante est assurée par des arrosages fréquents.

Les traitements, au nombre de cinq, sont définis par un volume de pot et une localisation géographique (deux stations climatiques).

Traitement		
1	pots de 1 litre] Colimaçons (800 m)
2	pots de 2 litres	
3	pots de 4 litres	
4	pots de 7,5 litres	
5	pots de 7,5 litre	
] Petite France (1300 m)

Chaque traitement est répété 10 fois. Une répétition est constituée d'une seule plante.

2 - 2. Mesures effectuées et conventions adoptées

Les mesures sont réalisées toutes les semaines. Les dix premières semaines (jusqu'au 15/07), on réalise un

Tableau 1.- Résumé climatologique de la période pour les deux stations expérimentales
Table 1.- Climatic data of both agronomic research stations for the period growth

station	PETITE FRANCE (1300 m)		COLIMAÇONS (800 m)	
	temp. moy. journalière (°C)	ray. glob. journalier (J/cm ²)	temp. moy. journalière (°C)	ray. glob. journalier (J/cm ²)*
	<i>mean daily temperature (°C)</i>	<i>daily global radiation (J/cm²)</i>	<i>mean daily temperature (°C)</i>	<i>daily global radiation (J/cm²)**</i>
mai (<i>may</i>)	13,9	1101	18,6	1251
juin (<i>june</i>)	12	893	16,8	1122
juillet (<i>july</i>)	10,6	942	15,4	1215
août (<i>august</i>)	10,3	1059	15,2	1289

* Moyenne sur la période 83-91 ; données 92 non disponibles

** Mean over years 83-91 ; data for 92 not available

schéma architectural complet qui figure l'ensemble des organes (feuilles et fleurs) et leur état (vert ou sec). Une feuille est représentée dès que le limbe émerge des stipules. A compter de la onzième semaine et jusqu'à la dix-septième (fin du suivi), le dispositif est allégé. On note :

- le nombre total de feuilles et d'inflorescences de l'axe principal ;

- l'architecture complète d'un axe secondaire inséré à environ 5 nœuds (comptés de la base vers l'apex) sur l'axe principal. Tous les axes II suivis sont sélectionnés en fonction de la date d'apparition de leur feuille axillante qui est la même pour tous les traitements.

En fin d'expérimentation (03/09), un diagramme architectural complet de chaque plante est réalisé. On mesure également la quantité de matière sèche aérienne totale qui est divisée en :

- matière sèche des parties vertes ;
- matière sèche des parties non vertes (feuilles mortes, bois ...).

La distinction se fait selon les critères suivants :

- une feuille est déclarée verte si plus de 50 % de la surface foliaire est verte ;

- la partie du rameau située au-dessus d'une feuille verte (insérée directement sur ce rameau) est considérée comme verte.

Le développement est suivi pendant quatre mois après plantation. En fin d'expérimentation, l'architecture développée ne dépasse pas l'ordre 3.

3 - RÉSULTATS

3 - 1. Observations relatives à la floraison

Le déroulement de la floraison est décrit dans le tableau 2. On observe que les traitements 2 et 3 ne fleurissent pas du tout. En fin d'expérimentation, on vérifie cependant

par dissection du bourgeon terminal que tous les axes I de tous les traitements ont initié une inflorescence. Le comportement assez irrégulier et équivoque de la floraison (traitements intermédiaires les plus retardés) rend ces résultats difficiles à interpréter. On retiendra simplement que la contrainte croissante appliquée ne se traduit pas par une modification monotone de la phénologie.

3 - 2. Croissance de l'axe principal (axe I)

• Influence du volume de substrat : comparaison des traitements 1 à 4

Au cours des deux premiers mois de croissance, l'accroissement moyen de l'axe I diffère selon les traitements (*cf.* graphique 1 et tableau 3).

Au cours des deux mois suivants, par contre, les courbes de croissance sont à peu près parallèles si l'on néglige le léger ralentissement qui intervient pour les traitements 1 et 4, ralentissement induit par la floraison (*cf.* graphique 1).

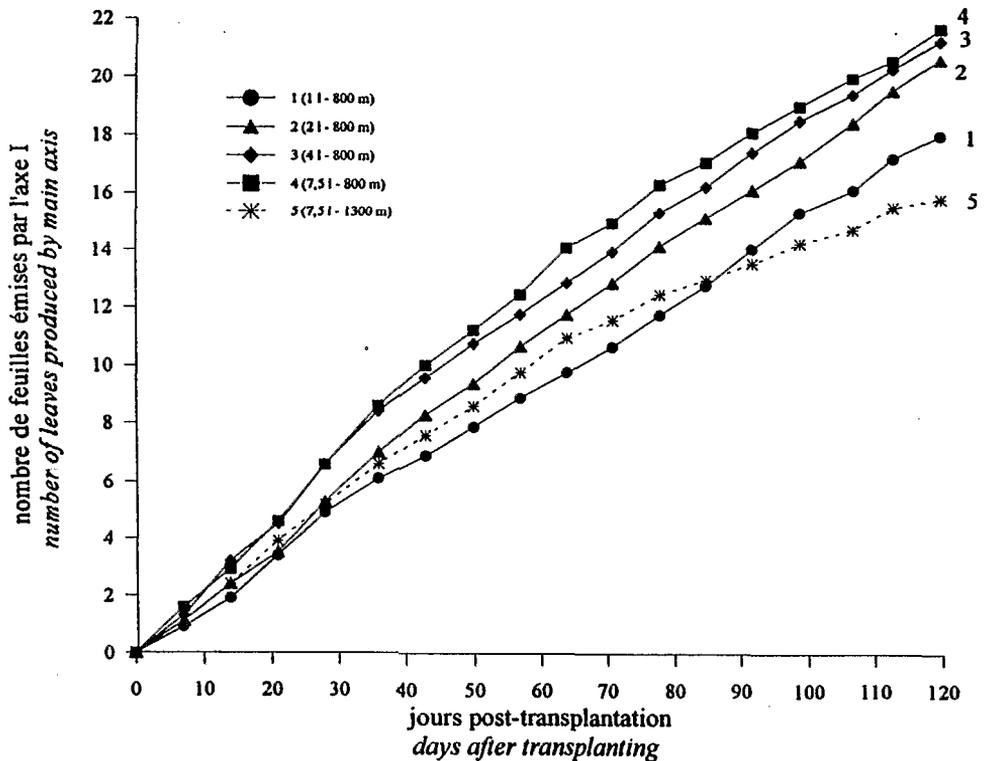
Après une phase de croissance rapide, pendant laquelle le nombre de feuilles formées est lié à la taille du pot, l'axe I croît, jusqu'à floraison, à une vitesse moyenne seuil, indépendante du niveau de stress appliqué, dans des conditions climatiques données.

Tableau 2.- Effet de la taille du pot (traitements 1 à 4) et de la station climatique (traitements 4 et 5) sur la dynamique de floraison des axes d'ordre I et des axes d'ordre II (un axe par pied) de boutures de *Pelargonium*. Cumul des axes ayant fleuri, 10 axes de chaque ordre sont observés par traitement.

Table 2.- Effect of pot volume (treatment 1 to 4) or climatic station (treatment 4 and 5) on the kinetic of flowering of the main axis (I) and of one second order axis (II) of *Pelargonium* cuttings. The number of flowered axis out of ten is registered for each date.

trait. (treat.) axe (axis)	1 (1 l, 800 m)		2 (2 l, 800 m)		3 (4 l, 800 m)		4 (7,5 l, 800 m)		5 (7,5 l, 1.300 m)	
	I	II	I	II	I	II	I*	II*	I	II
24/06	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
01/07	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0
08/07	1	0	0	0	0	0	3	0	4	0
15/07	1	0	0	0	0	0	3	0	7	0
22/07	3	0	0	0	0	0	4	0	7	0
29/07	4	0	0	0	0	0	5	1	7	0
05/08	6	0	0	0	0	0	5	4	8	0
12/08	6	0	0	0	0	0	5	4	10	2
20/08	6	0	0	0	0	0	6	4	10	5
26/08	6	0	0	0	0	0	7	4	10	8
08/09	6	0	0	0	0	0	7	4	10	9

* sur 9 axes (9 axis only)



Graphique 1.- Développement comparé de l'axe principal de boutures de *Pelargonium* au cours des 4 mois qui suivent la plantation dans des pots de taille croissante (traitements 1 à 4) et pour deux stations climatiques (traitements 4 et 5).

Fig. 1.- Main axis development of *Pelargonium* cuttings during the first four months following pot transplanting, for different pot volumes (treatment 1 to 4) or different climatic conditions (treatment 4 and 5).

Tableau 3.- Nombre de feuilles émises par l'axe I au cours des deux mois qui suivent la transplantation de boutures de *Pelargonium* dans des pots de différente contenance.

Table 3.- Number of leaves produced by main axis during the first two months following ransplanting of *Pelargonium* cuttings into pots of different volumes.

traitement <i>treatment</i>	1 (1 litre)	2 (2 litres)	3 (4 litres)	4 (7,5 litres)
moy. (e.t.) <i>mean (std.)</i>	9,8 (1,2) a	11,8 (0,8) b	12,9 (0,6) c	14,1 (1,2) d

Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Duncan, $\alpha = 5\%$).
Means separation by Duncan's multiple range test, 5% level.

• Influence des conditions climatiques : comparaison des traitements 4 et 5

Dès la quatrième semaine, les courbes de croissance divergent et continuent de diverger jusqu'à la fin de la période d'observation. La différence atteint 6 feuilles en fin d'expérimentation contre 4,2 seulement entre les traitements 4 et 1.

Les conditions climatiques influent donc directement et sensiblement sur la vitesse de développement de l'axe principal.

3 - 3. Croissance des axes secondaires (axes II)

Pendant toute la période de croissance végétative, les bourgeons axillaires insérés sur l'axe I commencent leur développement quand l'apex a émis 3 ou 4 feuilles. On n'observe aucune différence significative entre traitements ou entre dates. Ainsi, dans la suite seule la phase d'élongation active est prise en compte.

• Influence du volume de substrat : comparaison des traitements 1 à 4

Les différences de croissance des axes II des divers traitements sont plus marquées que celles des axes I, atteignant 6,7 feuilles entre les traitements 1 et 4. Ces différences augmentent régulièrement tout au long de la période de croissance (cf. graphique 2). Le comportement des axes II est donc différent de celui des axes I.

On peut estimer le rapport de vitesse d'émission foliaire entre axe II et axe I par une régression linéaire entre le nombre moyen de feuilles formées par ces deux types d'axe aux dates successives. La pente

constitue alors une estimation du rapport de vitesse au cours de la période considérée. Les pentes calculées pour les traitements 1 à 4 pour l'ensemble de la période de croissance sont respectivement de 0.44, 0.54, 0.63 et 0.70 ($r^2 = 0.99$ dans tous les cas). Ces résultats indiquent donc que le rapport de vitesse de développement entre axes I et II est lié au niveau de vigueur.

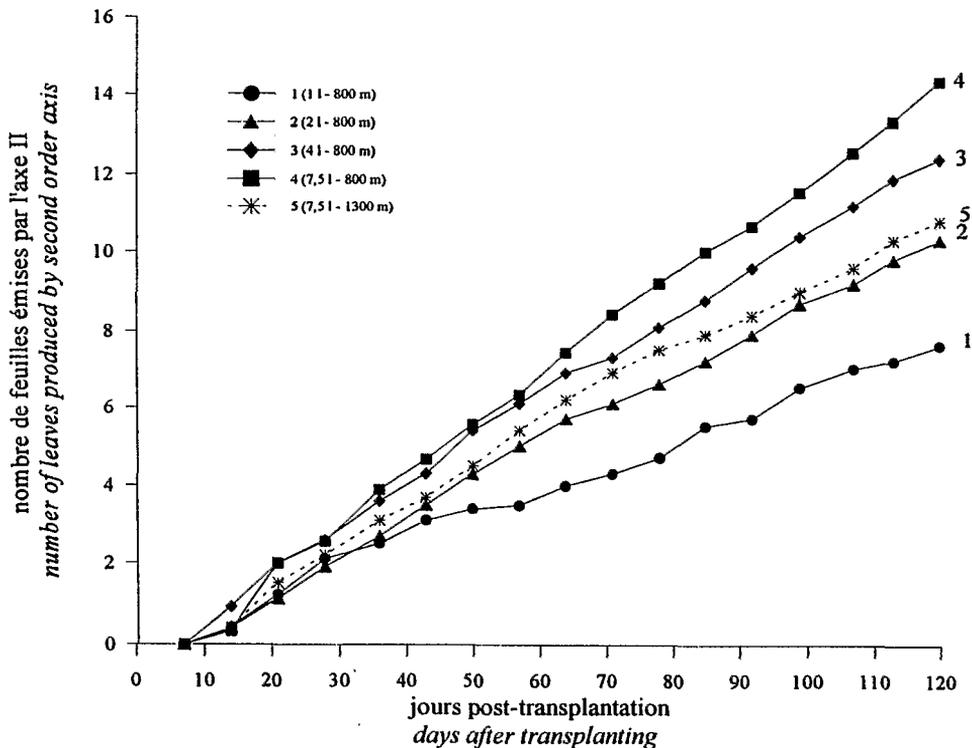
Noter cependant que la différence entre les traitements 3 et 4 est pour partie imputable à la floraison qui intervient pour 4 et qui induit en fin de période de croissance une modification du rapport de vitesse de développement entre axes I et II liée à la perte de priorité de l'axe I.

• Influence des conditions climatiques : comparaison des traitements 4 et 5

Les courbes de croissance des axes II des traitements 4 et 5 divergent continûment comme celles des axes I (cf. graphique 2).

La dynamique de floraison des axes I, comparable pour les traitements 4 et 5 (cf. Tableau 1), facilite la comparaison des courbes développement de l'axe II vs. développement de l'axe I pour les deux traitements. Un ajustement linéaire donne des droites sensiblement parallèles aussi bien en phase monopodiale, que sur l'ensemble de la période de croissance (pente de 0.72 pour le traitement 5 contre 0.70 pour le traitement 4, $r^2 = 0.99$).

Le rapport de vitesse de développement entre axes I et II n'est donc pas sensiblement modifié par les conditions climatiques. Le climat semble déterminer globalement la cinétique de croissance des axes I



Graphique 2.- Développement comparé d'un axe secondaire de bouture de *Pelargonium* au cours des 4 mois qui suivent la plantation dans des pots de taille croissante (traitements 1 à 4) et pour deux stations climatiques (traitements 4 et 5).

Fig. 2.- Second order axis development of *Pelargonium* cuttings during the first four months following pot transplanting, for different pot volumes (treatment 1 to 4) or different climatic conditions (treatment 4 and 5).

et II sans modifier les préséances existant entre eux.

3 - 4. Comportement des rameaux tertiaires (III)

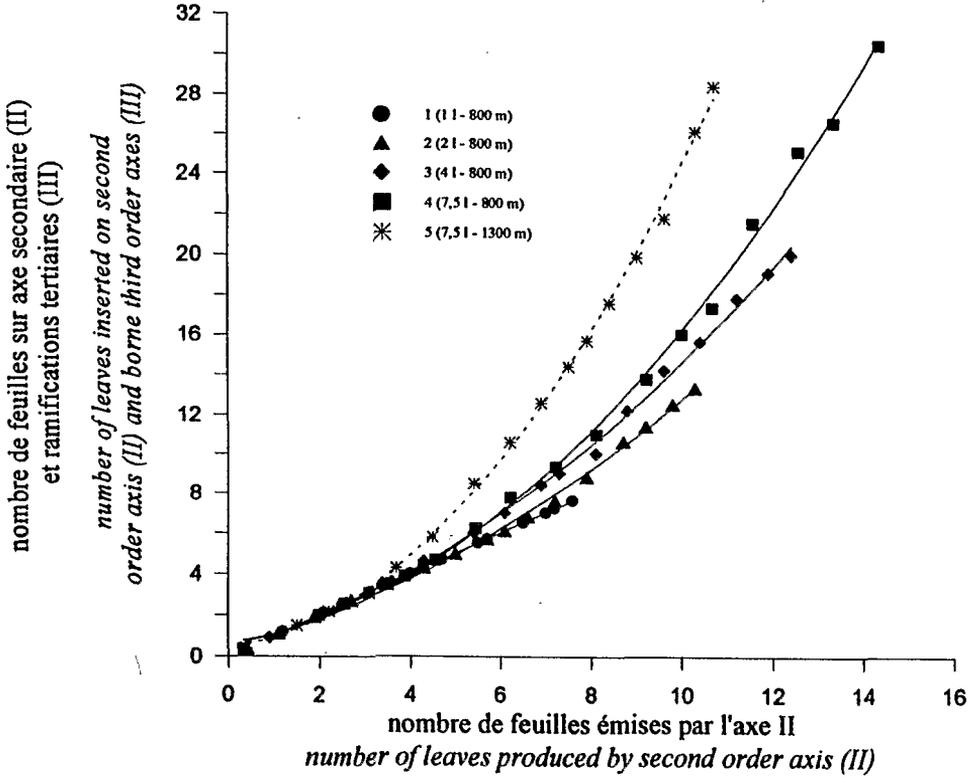
Les cinétiques de développement des axes III dépendent de leur rang d'insertion, du fait de l'existence d'un gradient acrotonne. Elles sont de plus sensiblement modifiées par la floraison des axes II porteurs. Le développement limité des plantes après 4 mois de croissance, conjugué à l'étalement de la floraison des axes II, interdit une analyse fine par niveau d'insertion. En conséquence, seule l'évolution du nombre total de feuilles portées par les axes III est étudiée.

- Influence du volume de substrat : comparaison des traitements 1 à 4

Le nombre total de feuilles sur axe II, comprenant les feuilles insérées sur l'axe II et sur les axes III portés, diffère selon les traitements (cf. graphique 3). On observe une régulation de la ramification à l'ordre III en fonction de la vigueur : plus la vigueur est élevée, plus la ramification tertiaire est développée (pour un même nombre de noeuds du porteur).

- Influence des conditions climatiques : comparaison des traitements 4 et 5

L'évolution du nombre total de feuilles au cours du temps ne diffère pas sensiblement malgré une vitesse de développement



Graphique 3.- Evolution du nombre total de feuilles sur un rameau de *Pelargonium* d'ordre II et sur ses ramifications, en fonction du nombre de nœuds du rameau porteur, pour des plantations en pots de différentes tailles (traitements 1 à 4) et pour deux stations climatiques (traitements 4 et 5).

Fig 3.- Increase in the total number of leaves of a second order axis of *Pelargonium* in relation to the number of nodes of this axis, during the first four months following pot transplanting, for different pot volumes (treatment 1 to 4) or different climatic conditions (treatment 4 and 5).

réduite de l'axe II du lot 5. Une ramification tertiaire plus précoce des plantes du traitement 5 que des plantes du traitement 4, compense la vitesse de développement réduite de l'axe II des plantes du traitement 5. On ne peut comparer les vitesses de développement des rameaux III pour les raisons évoquées plus haut. Cependant on peut, avant que n'intervienne la floraison des axes II, apprécier l'intensité de la ramification. Le taux de ramification, défini par le rapport entre le nombre de rameaux axillaires ayant émis au moins une feuille et le nombre de feuilles axillantes du rameau porteur, se révèle significativement plus élevé pour

le traitement 5 que pour le traitement 4 (cf. Tableau 4).

3 - 5. Développement global et production de matière sèche

Le tableau 5 récapitule les composantes du rendement obtenues en fin d'expérimentation pour chaque traitement.

Les différences entre les traitements 1 à 4 vont grandissantes par l'effet multiplicateur des diverses régulations (d'abord croissance de l'axe I puis, et surtout, développement des ramifications II et III). Après quatre mois de croissance les plantes du traitement 4 comptent trois fois plus de feuilles

Tableau 4.- Evolution du taux de ramification moyen (et de l'écart-type) des axes II de boutures de *Pelargonium*, mesuré avant floraison pour deux stations climatiques.

Table 4.- Mean branching rate (and standard deviation) of second order axes of *Pelargonium* cuttings before flowering, registered at two different climatic stations.

Trait. (treat.)	Date	24/06	01/07	09/07	22/07	29/07
4 (800 m)		0,18 (0,02)	0,27 (0,1)	0,3 (0,1)	0,34 (0,1)	0,35 (0,1)
5 (1.300m)		0,38 (0,05)	0,48 (0,09)	0,5 (0,1)	0,58 (0,07)	0,54 (0,13)

Tableau 5.- Composantes du rendement par pied de boutures de *Pelargonium*, plantées dans des pots de taille croissante (traitements 1 à 4) et à deux stations climatiques (traitements 4 et 5). Observations réalisées après quatre mois de croissance.

Table 5.- Yield components per plant of *Pelargonium* cuttings grown in pots of increasing volume (treatment 1 to 4) and in two different climatic stations (treatment 4 and 5). Data collected after four months of growth.

traitement	nombre de feuilles vertes	nombre de feuilles mortes	partie verte (g de mat. sèche)	"bois" (g de mat. sèche)	masse d'une feuille (10 ⁻² g de mat. sèche)
treatment	number of green leaves	number of dead leaves	green parts (g of dry matter)	"wood" (g of dry matter)	single leaf weight (10 ⁻² g of dry matter)
1 (1 litre, 800 m)	88,4 (9,3) a	5,2 (1,0)	8,7 (1,3) a	1,3 (0,3)	9,8 (1,2) a
2 (2 l, 800 m)	122,2 (9,8) b	6,8 (2,3)	11,8 (1,0) b	1,3 (0,3)	9,6 (0,4) a
3 (4 l, 800 m)	178,1 (19,3) c	10,5 (2,0)	23,6 (4,2) c	2,8 (0,6)	13,2 (1,4) b
4 (7.5 l, 800 m)	287,8 (54,9) d	14,9 (3,0)	39,1 (7,5) d	3,9 (0,9)	13,8 (2,7) b
5 (7.5 l, 1300 m)	213,1 (49,1) e	8,2 (2,3)	28,3 (9,2) e	2,9 (1,7)	13,0 (1,8) b

Dans une même colonne, les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Duncan, alpha = 5 %).

Means separation by Duncan's multiple range test, 5 % level.

que celles du traitement 1. Elles ont produit quatre fois plus de matière sèche.

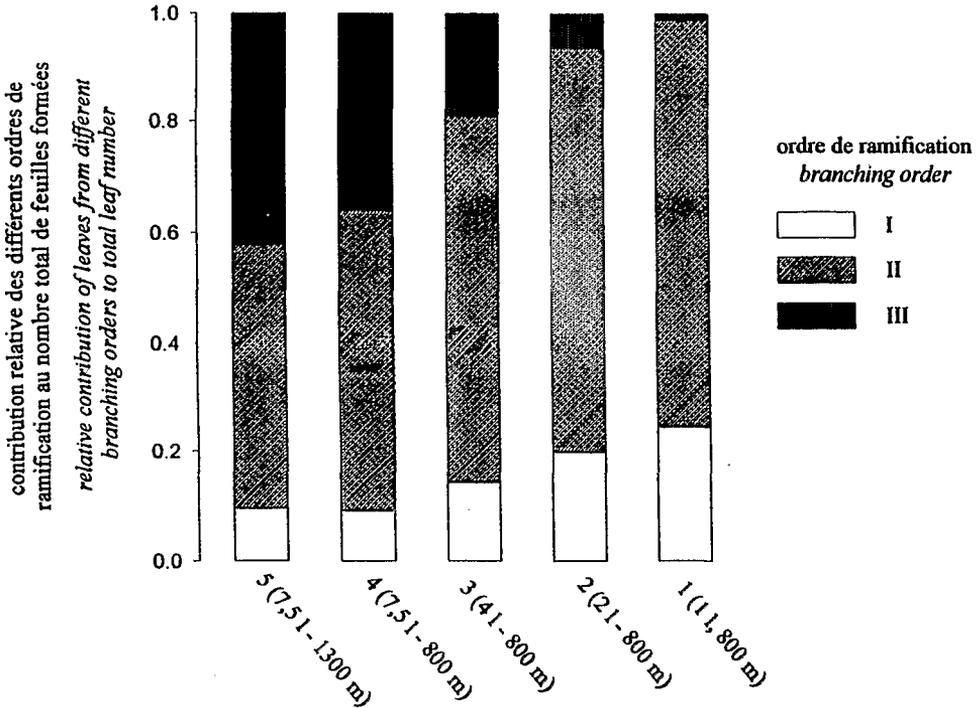
Le développement global des plantes des traitements 4 et 5 est comparable quoiqu'en faveur du lot 4. Il est la résultante de plusieurs composantes dont les effets se compensent : croissance des axes I et II ralentie pour 5 mais développement des axes III plus important. La structure par ordre de ramification de la population de feuilles produites en quatre mois de croissance est cependant assez peu différente (cf. graphique 4).

La masse moyenne d'une feuille qui est reportée dans le tableau 5 est en fait un indice de la taille moyenne des organes. Cet indice est déterminé en divisant la quantité de matière verte aérienne par le nombre de

feuilles vertes. On affecte donc ainsi stipules, tige et fleurs aux feuilles. Son interprétation est délicate car la structure des populations de feuilles par âge et/ou par ordre diffère dans chaque traitement (cf. graphique 4). On notera cependant que la restriction du potentiel de croissance s'accompagne d'une réduction significative de la taille moyenne des organes.

5 - DISCUSSION

Le stress croissant appliqué en limitant le développement racinaire n'a pas affecté également tous les rameaux. L'axe principal (axe I) issu de la bouture croît le plus rapidement et le plus régulièrement (i.e. à



Graphique 4.- Contribution des différents ordres de ramification à l'ensemble des feuilles formées par des boutures de *Pelargonium* au cours des quatre mois qui suivent la plantation dans des pots de taille croissante (traitements 1 à 4) et dans deux stations climatiques (traitements 4 et 5).

Fig. 4.- Contribution of the various branching orders to the total number of leaves produced by *Pelargonium* cuttings during first four months following planting in pots of increasing volume (treatments 1 to 4) and in two different climatic stations (treatments 4 and 5).

la même vitesse minimale quel que soit le niveau de stress). Ce sont là deux caractéristiques (croissance prioritaire et la plus active) de la prééminence de l'axe I. Avant que les conditions de stress ne soient marquées, on a pu mettre en évidence, cependant, des différences de vitesse de développement entre axes I. Cette phase de croissance différenciée pour l'axe I est peut être à mettre en relation avec la phase de croissance racinaire exploratoire initiale : tant que la croissance racinaire en longueur est non limitée le développement de l'axe I se réalise à grande vitesse. C'est en effet ce que suggère l'observation du graphique 1 sur lequel il semble que la vitesse "plancher", commune à tous les traitements après

un certain temps de croissance, soit atteint d'autant plus tôt que le volume de terre disponible est réduit. L'idée que les dynamiques de développement de l'appareil racinaire et de l'appareil aérien sont interdépendantes est développée, par exemple, par Borchert (1978) pour les végétaux ligneux. La "réactivité" de l'axe I au stress appliqué n'est donc pas nulle mais faible et semble s'exprimer au-dessus d'un seuil de vitesse de développement lui-même indépendant du niveau de stress. Ce seuil semble en revanche très lié aux conditions climatiques notamment à la température. En conditions froides, la croissance est très ralentie. Cette observation est d'ailleurs confirmée par un autre suivi de croissance au cours du-

quel ont été enregistrées les températures journalières (Vincent, 1994). Sur 18 semaines, la corrélation entre la vitesse de développement hebdomadaire de l'axe I (moyenne pour 100 plantes) et la somme hebdomadaire des températures est nette puisque le coefficient de corrélation (r^2) entre ces deux quantités est de 0,8.

La régulation de l'expression du potentiel morphogénétique en conditions de stress est donc surtout le fait des ramifications secondaires et tertiaires. Celle-ci intervient par une limitation du développement des axes II et des axes III lorsque le stress augmente. Ces limitations jouent de façon cumulative.

L'effet des conditions climatiques défavorables (froid lié à l'altitude) n'est, quant à lui, pas univoque. En effet, la réduction générale de la vitesse de développement des différents axes, constatée pour la station la plus élevée (traitement 5), est pour partie compensée par une ramification plus vigoureuse des axes II. Il est probable que le rapport ensoleillement/température en soit responsable. En effet, le rayonnement solaire détermine l'énergie maximale qui peut être interceptée par la plante et donc la croissance potentielle alors que la température fixe la vitesse maximale de développement élémentaire. L'accroissement de la ramification accompagnant l'augmentation du coefficient photothermique constitue vraisemblablement une adaptation de l'architecture aux conditions de faible développement élémentaire et de fort potentiel de croissance. Cette hypothèse est cohérente avec les observations climatologiques de la période (cf. tableau 1). Par ailleurs, plusieurs auteurs - Erickson *et al.* (1980), Welanders (1983) - rapportent, pour d'autres espèces de *Pelargonium*, que la ramification est augmentée par une élévation de l'éclairement à température fixée.

6 - CONCLUSION

La première conclusion est que la modification du potentiel de croissance global se traduit par une modification des rapports

de vitesses de développement des différents axes. Aussi la vigueur ne modifie-t-elle pas l'architecture finale dans un simple rapport d'échelle, mais bien qualitativement. Si l'agronome peut, dans une certaine mesure, modifier le potentiel de croissance de la plante par des façons culturales *ad-hoc* (densité de plantation, fertilisation bien ajustée, irrigation, etc.), certaines contraintes sont difficiles voire impossibles à lever (sol érodé, limitation liée au climat, etc.). La récolte rationnelle devra donc sans doute discerner des schémas adaptés au potentiel de la parcelle.

Des relations de priorité existent entre les différents méristèmes primaires de l'appareil aérien. Ces préséances sont stables bien que leur expression (vitesse de développement des différents axes) soit variable, liée au niveau de stress subi par la plante. L'expérimentation précédente permet de conclure à l'existence d'une priorité absolue de l'axe I dont le développement est assuré à une vitesse minimale et d'une priorité relative des axes II vis-à-vis des axes III. Dans cette étude, les contraintes ont consisté en une limitation du volume racinaire mais on peut envisager bien d'autres types de contraintes : alimentation hydrique insuffisante, nutrition minérale déséquilibrée, etc. Par des tailles de sévérités variées on peut mettre en évidence le même type de préséances entre des axes de même ordre de ramification, mais qui présentent un gradient d'acrotonie (Vincent, 1994). Ainsi, une taille particulièrement sévère se traduit notamment par un sur-développement significatif des rameaux basaux (à faible potentiel) par rapport à une taille moins sévère, alors même que le développement des rameaux les plus apicaux (à potentiel élevé et à croissance prioritaire) n'est pas sensiblement différent dans les deux cas.

La proposition initiale d'identifier vigueur et potentiel de croissance ne se révèle pertinente que dans des conditions climatiques donnée. L'effet du climat est en effet complexe, et une réduction du potentiel de croissance liée au climat ne se tra-

duit pas par une régulation du potentiel morphogénétique de même nature qu'une réduction provoquée en limitant le développement racinaire par exemple. La température détermine directement la vitesse de développement des rameaux apparemment de façon homothétique pour les axes I et II.

Le rapport température/ensoleillement est quant à lui vraisemblablement à l'origine de la modification de la dynamique de ramification des axes III. Enfin, l'effet du climat sur la taille des organes semble moins net que l'effet de fortes variations de la vigueur.

BIBLIOGRAPHIE

- Borchert R., 1978.- Feed-back control and age related changes of shoot growth in seasonal and non seasonal climates. *In* : Tropical Trees As Living Systems. Tomlinson P.B. & M.H. Zimmermann (eds). Cambridge Univ. Press, 497-515.
- Defos du Rau J., 1960.- L'île de La Réunion, étude de géographie humaine. *Thèse d'Etat*. Union française d'impression, 716 p.
- Demarne F. & J.J.A. Van der Valt, 1989.- Origin of the rose-scented *Pelargonium* cultivar grown on Reunion Island. *S. Afr. J. Bot.*, **55** (2), 184-191.
- Erickson V.L., A. Armitage, W.H. Carlson & R.M. Miranda, 1980.- The effect of cumulative radiation on the growth and flowering of the seedling geranium, *Pelargonium x hortorum* Bailey. *Hort. Science*, **15** (6), 815-817.
- 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, Ed. Masson.
- Mc Connaughay K.D.M. & F.A. Bazaaz, 1991.- Is physical space a soil resource ? *Ecology*, **72** (1), 94-103.
- Mc Connaughay K.D.M. & F.A. Bazaaz, 1992.- The occupation and fragmentation of space : consequences of neighbouring roots. *Functional Ecology*, **6**, 704-710.
- Prévost M.F., 1967.- Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. Bot. Fr.*, **114**, 23-26. Coll. sur la Physiologie de l'Arbre, Paris, 1966.
- 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. n° 17094, Univ. Claude Bernard Lyon I, 234 p.
- Welander N.T. & O. Hellgren, 1988.- Growth, development, net photosynthesis and respiration in *Pelargonium x hortorum* cv. Celeste in relation to quantum flux density and absorbed quanta. *J. Hort. Science*, **63** (4), 659-666.

