



Étude expérimentale de la ramification acrotone d'un *Pelargonium* ligneux (géranium rosat)

Grégoire Vincent

Résumé : La ramification acrotone est caractérisée par un développement plus important des rameaux axillaires en position distale. Bien que très fréquente dans le règne végétal son déterminisme reste largement incompris. Un examen détaillé de sa manifestation chez le "géranium rosat" dans différentes conditions de croissance permet d'en isoler trois composantes. Les deux premières sont la manifestation de gradients fixés de potentiel de croissance dont l'établissement intervient à un stade ontogénique précoce. Elles sont étroitement liées à la séquence morphogénétique d'initiation des méristèmes axillaires successifs. La troisième est plus opportuniste et pourrait résulter de contraintes d'éclaircissement liées à la géométrie de l'occupation de l'espace.

Mots clés : ramification, acrotonie, *Pelargonium*, géranium rosat.

Abstract: Acrotonic branching refers to the superior development of distal axillary shoots along the supporting branch. Although acrotony is quite common the underlying physiological mechanisms remain unknown. A careful study of the acrotonic growth habit of "géranium rosat" in various conditions allows one to distinguish three components. The first two are consequences of fixed gradients of growth potential that seem to set up at an early stage of ontogeny. They are tightly related to the morphogenetical sequence of initiation of the successive meristems. The third component is more variable and is probably related to competition for light due to mutual shading.

Key words: branching, acrotony, *Pelargonium*, géranium rosat.

Introduction

Le terme acrotonie aurait été introduit par les morphologistes allemands (Troll 1939; Rauh 1939; cité par Champagnat et al. 1971) pour caractériser la ramification des arbres par opposition à celle des buissons. La ramification acrotone fait donc référence à la présence des bourgeons apicaux sur le bois d'un an. Ceux-ci se développent en pousses longues alors que les bourgeons inférieurs donnent des pousses courtes (brachyblastes) ou ne débourent pas du tout. La ramification basitone se distingue par l'apparition saisonnière de vigoureux rameaux au niveau du collet qui confère à la plante un aspect de buisson caractéristique.

Les mécanismes physiologiques qui déterminent une ramification acrotone sont encore largement incompris. Les principales recherches sur la question sont dues à P. Champagnat et al. (voir en particulier Champagnat et al. 1971; Meng Horn et al. 1975) et J. Crabbé et al. (Arias et Crabbé 1975; Crabbé 1980, 1985).

Les résultats essentiels obtenus sont de deux types. D'une part il s'avère que le gradient de potentialités de développement entre les différents rameaux le long de l'axe porteur est, dans de nombreux cas, associé à un gradient parallèle d'aptitude au débourement des bourgeons juste avant la période

de reprise de végétation (février-mars dans l'hémisphère Nord). La mise en évidence de ces différences de réactivité est réalisée en étudiant l'évolution, au cours de la saison, des potentialités de reprise de croissance de bourgeons, dans différentes conditions de température. Cette aptitude au débourement est évaluée soit sur des bourgeons isolés (boutures d'un noeud), soit sur des rameaux intacts. Le second résultat, peut-être plus essentiel, est que l'expression de cette acrotonie de débourement est dépendante de l'intégrité de l'axe : elle se révèle le plus souvent très atténuée sur bourgeons isolés. Dans le cas de la bourdaine (*Rhamnus frangula* L.) il a même été montré une influence directe de l'axe, consistant essentiellement en une inhibition basipète, sur les capacités de débourement d'un bourgeon axillaire unique (Meng Horn et al. 1975).

Ces résultats tout à fait intéressants au demeurant ne permettent pas de proposer facilement une hypothèse explicative sur le plan physiologique pour au moins trois raisons. (i) La mise en évidence en laboratoire d'une réactivité plus grande de certains bourgeons ne se traduit pas nécessairement dans la nature par un débourement différencié. De nombreux cas d'acrotonie résultent de croissance différentielle : les bourgeons débourent de façon homogène, leur comportement ne s'individualisant qu'ultérieurement. C'est par exemple le cas du mûrier (*Morus alba* L.) étudié par Suzuki et Kitano (1989). C'est également le cas du tilleul (*Tilia platyphyllos* Scop.) et celui du charme (*Carpinus betulus* L.) examinés par Champagnat et al. (1971). La relation de causalité entre le critère physiologique qu'est l'aptitude au débourement et le

Reçu le 18 novembre 1994.

G. Vincent, Centre de coopération internationale en recherche ergonomique pour le développement. CIRAD-Réunion, Station de la Bretagne, 97487 Saint-Denis Cédex, France.

critère morphologique qu'est la longueur du rameau est donc obscure. (ii) On connaît des cas d'acrotonie par croissance différentielle non liée à un gradient significatif des capacités de débournement mesuré au laboratoire : c'est notamment le cas du cerisier (*Prunus avium* L.) cité par Champagnat et al. (1971) également étudié par Arias et Crabbé (1975). Dans cette espèce une nette préséance du groupe de bourgeons apicaux s'exprime le plus souvent sur l'arbre. Or les capacités de débournement des boutures à un noeud prélevées en fin de période hivernale ne diffèrent pas selon la position sur le rameau du fragment prélevé. Sur rameau entier, on n'observe pas non plus d'acrotonie de débournement, mais un léger retard des bourgeons en position médiane par rapport aux bourgeons situés aux extrémités du rameau. (iii) Par ailleurs et plus fondamentalement le gradient acropète croissant de réactivité (qui est le facteur de préséance invoqué) n'est pas l'apanage du bois d'un an. La ramification du rameau de l'année peut être expérimentalement provoquée par pincement et se révèle également acrotone (elle est d'ailleurs expressément désignée comme telle par Mauget et al. (1980) étudiant le noyer par exemple) : la proportion de bourgeons qui débourrent est plus grande dans la zone apicale et le développement des pousses engendrées est supérieur. Un gradient acropète de potentialité existe donc dans la pousse feuillée de l'année. Champagnat (1965) souligne également qu' "un axillaire est d'autant plus facile à inhiber que la saison est avancée et qu'il est loin du sommet" de la pousse herbacée du végétal ligneux. Enfin Crabbé (1987) rappelle la grande généralité de l'existence d'un gradient acropète estival d'aptitude au débournement le long de la pousse de l'année.

La pousse de l'année est donc le siège d'une acrotonie (préséance apicale) dont l'expression morphogénétique semble exiger la suppression de la dominance apicale. En définitive ce qui caractérise le bois d'un an des végétaux est que la ramification est « spontanément acrotone » : ce n'est donc pas le gradient de potentialités (qui préexiste dans la pousse de l'année) qui est typique mais son expression sous forme d'un gradient de longueurs des rameaux engendrés. L'arrêt de croissance saisonnier entraîne la cessation de la dominance apicale (prise au sens strict d'inhibition par un apex en croissance du développement des méristèmes axillaires qu'il a engendré). Lors de la reprise de croissance, l'antériorité de débournement du bourgeon terminal et (ou) l'intensité initiale de la dominance apicale est insuffisante pour empêcher tout développement des bourgeons axillaires sous-jacents et plusieurs d'entre eux débourrent et développent des pousses plus ou moins longues. Les plus longues se situent dans la partie apicale du rameau d'un an en vertu de la préséance acrotone. La ramification acrotone provoquée de la pousse de l'année et la ramification acrotone spontanée du bois d'un an résulteraient toutes deux d'une cessation momentanée de dominance apicale. Du même coup on peut souligner que l'acrotonie (au sens de gradient acropète croissant de potentialités de développement existant entre axillaires le long d'un axe) n'est pas une spécificité des végétaux ligneux. Cette préséance apicale peut s'observer chez des plantes herbacées après décapitation de l'apex même si en général une telle manipulation est d'abord utilisée comme moyen de mettre en évidence la dominance apicale. Si le développement d'un ou plusieurs axillaires après ablation de l'apex est certainement un argument en faveur d'une inhibi-

tion par l'apex des autres axillaires, la localisation des pousses prééminentes à l'extrémité distale est bien la manifestation d'un gradient de potentialités en faveur des axillaires les plus apicaux.

Il reste que le gradient acropète d'aptitude au débournement observé au laboratoire semble s'installer (ou plutôt se réinstaller) progressivement et tardivement au cours de l'hiver. C'est sans doute la raison pour laquelle on a pu penser que l'étude de l'évolution de ce gradient d'inertie au cours de l'arrêt de végétation pourrait apporter des éléments d'information concernant la nature du gradient d'acrotonie. Cependant, il ne paraît pas exclu que le gradient acropète d'aptitude croissante au débournement, qui semble disparaître à l'automne pour réapparaître en fin d'hiver, soit en réalité temporairement masqué par une installation basipète d'une dormance vraie (Crabbé 1968 cité par Crabbé 1987). Ce gradient automnal basipète des potentialités de débournement semble d'ailleurs d'une plus grande généralité et concerne autant les arbres que les buissons, bien qu'il n'ait de conséquences morphogènes que chez ces derniers. Ce gradient contrairement au gradient d'acrotonie ne nécessite pas l'intégrité de la pousse pour s'exprimer, et ne serait donc pas de même nature. Ce gradient basipète serait le moteur essentiel du buissonnement, permettant aux bourgeons de la base de la plante d'acquérir une préséance suffisante pour se développer vigoureusement au printemps suivant (voir en particulier les travaux de Barnola 1970, 1972).

En définitive, il nous semble que l'étude du (ou des) déterminisme(s) de l'acrotonie via les gradients d'inertie au débournement est pour le moins réductrice et risque de se révéler inopérante. La première étape d'une recherche du déterminisme est sans doute de décrire le phénomène plus précisément. En effet, le critère de forme retenu (rameaux axillaires les plus longs en position distale) ne donne aucune indication sur la dynamique de la ramification qui pourrait orienter les hypothèses quant à la nature des processus physiologiques en jeu. De fait l'acrotonie du rameau d'un an d'un végétal ligneux peut se manifester de différentes façons. (i) Les axillaires apicaux peuvent être les seuls à débourrer; c'est le cas de l'axe principal du jeune mûrier (Suzuki et Kohno 1987) ou de jeunes plants de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) issus de semis (Champagnat et al. 1971). (ii) Les axillaires apicaux peuvent débourrer avant les autres et donc commencer à croître avant eux; cas de *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. examiné par Harmer (1991). (iii) Le débournement peut être homogène et les arrêts de croissance échelonnés; c'est par exemple le cas des pousses apicales du mûrier conduit sur plusieurs tiges, dont la période de croissance est plus longue que les pousses inférieures (Suzuki et Kohno 1987). (iv) Le développement d'un ou plusieurs bourgeons apicaux peut être beaucoup plus rapide; cas du bourgeon terminal du pommier (*Malus x domestica* Borkh) étudié par Crabbé (1985).

Ces différents cas de figure ne sont naturellement pas exclusifs les uns des autres et sont de fait le plus souvent combinés.

Nous nous proposons d'étudier l'expression de l'acrotonie chez le "géranium rosat" (cv. Rosé), sous-arbrisseau du genre *Pelargonium* cultivé en zone de montagne à l'île de la Réunion pour l'huile essentielle extraite de son feuillage et qui est utilisée dans l'industrie cosmétique. Cette plante pré-

sente en effet plusieurs caractéristiques favorables dont la principale est de présenter une ramification acrotonie spontanée en l'absence même de période d'arrêt de croissance.

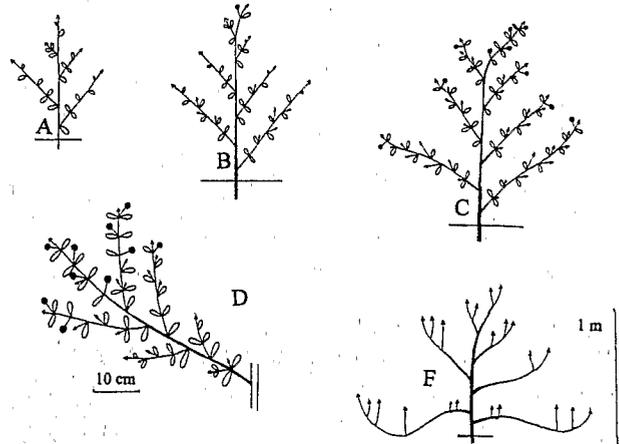
La position systématique du cultivar Rosé (de très loin le plus cultivé à la Réunion) n'a été établie que récemment. Il s'agirait d'un hybride complexe entre deux espèces de *Pelargonium*: *P. radens* HE Moore, et *P. capitatum* (L.) L'Hérit. (Demarne et van der Valt 1989). Des arguments Caryologiques ont permis d'isoler rapidement *P. capitatum* comme étant l'un des parents du cultivar Rosé: c'est le seul hexaploïde ($2n = 66$) de la section *Pelargonium*, et il était clair que le cv. Rosé ($2n = 77$) était issu d'un croisement entre une espèce hexaploïde et une espèce octoploïde. Il restait trois espèces octoploïdes dans la section, et donc susceptibles de constituer le second parent. Une première espèce, *P. vitifolium*, dont la morphologie et la composition de l'essence était très différente de cv. Rosé fut éliminée rapidement. Le choix de *P. radens* plutôt que *P. graveolens* fut plus délicat. Le second ressemblait le plus à cv. Rosé, et ne pouvait être distingué du premier sur la base de la composition de l'huile essentielle (van der Valt et Demarne 1988). Ce sont en fait les caractéristiques morphologiques des poils non glandulaires qui permirent de décider en faveur de *P. radens*.

Matériel et méthodes

Modèle architectural du géranium rosat

On peut résumer simplement le modèle architectural (au sens de Hallé et Oldeman 1970) par ailleurs décrit plus en détail par Vincent (1994). Durant la phase végétative, la croissance est monopodiale et la ramification continue. Les ramifications sont sylleptiques et orthotropes. Durant cette phase, le développement des différents axes est strictement hiérarchisé et ne dépasse pas, dans nos conditions expérimentales, l'ordre III. L'axe principal (I) croît le plus vite, les ramifications secondaires croissent elles-mêmes plus rapidement que les ramifications tertiaires (fig. 1A et 1B). Ces dernières présentent un net gradient acropète des vitesses (acrotonie) dont l'extension est limitée à la fraction non florifère du rameau porteur. Ce gradient est d'ailleurs particulièrement net sous la première inflorescence de chaque rameau. Puis la floraison hivernale marque le passage à un mode de croissance sympodial. La floraison concerne d'abord l'axe I et détermine la perte de prééminence de cet axe (fig. 1C). Elle gagne successivement les axes II qui fleurissent de façon quasi-synchrone et enfin les axes III selon un gradient basipète. Les axes III les moins développés à la base des axes d'ordre II ne fleurissent pas (fig. 1D). Du fait de la position terminale des inflorescences, l'allongement des différents axes est alors assuré par la superposition de courts modules¹ (fig. 2). Ces modules ne sont constitués le plus souvent que de deux feuilles axillaires opposées et d'une inflorescence. L'un des deux méristèmes axillaires assure l'extension de l'axe en donnant naissance au module suivant, le second axillaire se développe en position latérale et de façon beaucoup

Fig. 1. Représentation schématique du développement d'un plant de géranium non taillé au cours de la 1^{ère} année de développement. Les boules symbolisent les inflorescences et les flèches représentent les apex de rameaux en croissance. (A et B) Développement monopodial à partir d'une bouture. (C et D) Floraison et croissance sympodiale (C plante entière, D axe II). (E) Évolution ultérieure.



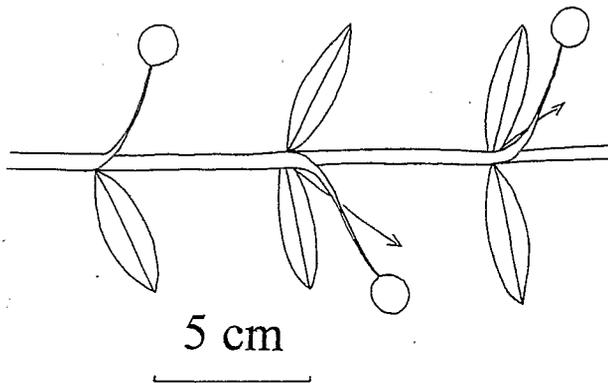
plus lente. Il est à noter que, bien que terminale, la floraison ne détermine pas de changement de direction de la croissance et paraît de ce fait latérale. Seule la floraison de l'axe I modifie la direction de la croissance de l'axe relais et du rameau sous-jacent, et détermine l'arrêt de l'extension du "tronc". À l'issue de la période de floraison, la croissance redevient monopodiale. En l'absence de taille la plante adopte progressivement un port décombant: les branches se couchent sous leur propre poids sans que l'on note l'apparition de bois de réaction. Cet affaissement favorise le développement des rameaux dans la partie sommitale de l'arcure (fig. 1E).

La phyllotaxie est spiralée, comptant normalement deux hélices foliaires de même sens (dextres ou senestres selon les cas). Les hélices ne sont pas systématiquement concordantes, c'est-à-dire de même sens sur les ramifications et sur l'axe porteur. La phyllotaxie, est grosso modo de type 2/5: pour joindre deux feuilles insérées sur un même orthostique il est nécessaire de réaliser deux tours complets autour de l'axe, en joignant au total six feuilles. Le pas évolue dans le temps sur une même plante. Les deux premières feuilles de tout module sont opposées. En général, à la base d'un rameau la phyllotaxie est proche de la disticité puis évolue rapidement dans le sens acropète vers une phyllotaxie alterne. Cependant la disticité peut parfois perdurer sur une douzaine de noeuds. Cette instabilité de l'angle de divergence a déjà été soulignée par Skirvin et Janick (1977). L'originalité de la situation tient, semble-t-il, à ce que cette variation de la phyllotaxie n'est pas ici associée à un changement de direction de croissance du rameau (Tomlinson 1978) ou à une croissance sympodiale.

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'Attimis, 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.

¹ Le terme module (encore appelé article) est pris ici au sens de portion d'axe résultant du fonctionnement d'un méristème unique qui subit une séquence complète de différenciation: de l'initiation à la différenciation florale (Hallé et Oldeman 1970).

Fig. 2. Représentation schématique d'une succession sympodiale (les boules symbolisent les inflorescences, et les flèches représentent les apex des rameaux en croissance).



Plusieurs particularités morphogénétiques du développement du géranium rosat justifient de le retenir a priori comme modèle dans l'étude de l'acrotonie. Dès leur initiation les méristèmes axillaires commencent à fonctionner (syllepsie). Ainsi des dissections de bourgeons² effectuées sous loupe binoculaire révèlent la présence d'ébauches foliaires à l'aisselle des feuilles avant même que celles-ci n'émergent du bourgeon terminal. La dominance apicale se manifeste néanmoins par l'inhibition de l'allongement des entre-noeuds de la tige principale et des ramifications axillaires, proches de l'apex. L'allongement plus important des trois à quatre derniers entre-noeuds sous la première inflorescence d'un axe qui fleurit témoigne de la cessation de cet effet d'inhibition exercé par l'apex en croissance. La non-synchronisation temporaire des activités d'auxèse et de mérése se traduit par une émission foliaire accélérée au sortir de la zone de dominance apicale. Cette discordance entre rythme d'émission foliaire et rythme d'initiation n'est pas sans rappeler le déroulement d'ébauches préformées de ramifications proleptiques. Il reste que les méristèmes axillaires fonctionnent dès leur initiation (ce qui est précisément la définition de la syllepsie proposée par Tomlinson et Gill (1973)) et sans plus connaître de phase de repos jusqu'à leur différenciation ultime en inflorescence. En effet, une autre particularité importante du géranium rosat est que celui-ci présente un « développement continu » sans dormance ni rythmicité (alternance de phase de croissance active et de repos apparent).

Pour résumer, le géranium rosat se présente comme une plante modèle particulièrement simple puisque tous les méristèmes primaires fonctionnent continuellement de leur initiation à leur différenciation florale.

Méthodes expérimentales

Métrologie

Le critère retenu pour apprécier l'acrotonie est la vitesse

² On utilise le terme de bourgeon (et par extension de débourement) pour faire référence aux zones densément méristématiques situées à l'extrémité des rameaux ou à l'aisselle des feuilles et enserrées dans des stipules. Il n'y a pas cependant d'organe nettement différencié et notamment pas de feuilles écailleuses.

d'émission foliaire des apex des ramifications axillaires. On dira donc d'un axe qu'il est acrotonie si les ramifications qu'il porte présentent un gradient acropète croissant des vitesses d'émission foliaire. L'utilisation d'un critère morphodynamique a déjà été justifiée en introduction. On notera de plus que dans ce cas précis, le caractère continu de la croissance rend tout critère statique peu adapté. La vitesse moyenne d'émission foliaire est naturellement estimée par le nombre total de feuilles émises pendant la période considérée. La vitesse actuelle d'émission foliaire est estimée par des relevés du nombre de feuilles formées, réalisés à intervalle de 1 à 2 semaines, temps du même ordre de grandeur qu'un plastochrone. Cela permet de déceler d'éventuelles fluctuations de cette vitesse. Pour s'affranchir des fluctuations liées aux variations de température qui semblent accélérer ou ralentir de façon à peu près homothétique l'ensemble des apex en croissance (Vincent 1994), la vitesse de développement des différencs axillaires le long d'un axe porteur est souvent rapportée à la vitesse de développement du rameau porteur.

Par convention, une feuille est déclarée visible lorsque le limbe dépasse des stipules.

Agronomie

Les plants sont obtenus par bouturage, technique de multiplication végétative rendue nécessaire par la stérilité mâle du géranium rosat (hybride interspécifique). Des fractions de rameaux de deux noeuds sont prélevées sur des plantes exploitées. Le noeud inférieur est amputé de son rameau axillaire et va servir de support à la différenciation racinaire. Le rameau axillaire supérieur naissant compte 0-2 feuilles visibles lors du prélèvement. Les boutures sont mises à raciner en pépinière après traitement à l'acide indol-butyrrique (rhizogène) et au Captane (fongicide), puis rempotées en mottes après 4-6 semaines, dans un mélange 1/2 compost de géranium + 1/2 terre provenant de l'horizon Ap d'andosols non perhydratés chromiques typiques (Raunet 1991), dans des pots d'une contenance de 12 L. Une alimentation hydrique non limitante est assurée par des arrosages fréquents.

Les plantations sont réalisées en pots pour disposer d'un substrat de culture homogène et pour faciliter les mesures. En contrepartie, les plantes en pots connaissent un développement d'ampleur limitée : ramifications moins développées, entre-noeuds plus courts, feuilles de plus petite taille, etc. On pourra se reporter à Vincent (1995) pour une étude quantitative de l'effet du volume de substrat sur le développement de l'appareil aérien.

Dispositifs expérimentaux

Des observations réalisées sur des plantes de plein champ sont exposées puis rapprochées de deux suivis de croissance réalisés en pots. Lorsque les expérimentations sont réalisées dans un champ exploité, les axes ne sont pas choisis en fonction d'un critère topologique strict mais en fonction de leur morphologie. En effet les récoltes successives rendent rapidement peu pertinente la notion d'ordre de ramification pour caractériser le potentiel de croissance, alors que des critères morphologiques simples comme la taille des feuilles et entre-noeuds, le diamètre basal de l'axe, permettent de regrouper les rameaux par classe de vigueur homogène.

Caractérisation du gradient d'acrotonie en plein champ :

Une mesure directe du gradient acrotone a consisté à enregistrer pendant une période de 3 mois la production foliaire pour différents niveaux d'insertion. Environ 30 rameaux de développement comparable (appréciation visuelle) comptant en moyenne 14,5 noeuds (13–16) sont sélectionnés sur autant de plantes à croissance vigoureuse taillées une seule fois. Le champ est situé en altitude (1300 m). Le nombre de feuilles de tous les axillaires est noté une première fois le 20 avril 1992, puis de nouveau le 23 juillet 1992. À cette date le couvert est complètement fermé, une récolte aurait déjà eu lieu dans un cycle d'exploitation normal.

Amputation d'une fraction basale d'une série de rameaux :

Cette expérimentation a pour objectif d'évaluer l'ampleur des relations de compétitions existant entre rameaux le long d'un axe acrotone. Sur une parcelle en cours d'exploitation, le 2 mars 1992, on sélectionne 94 individus au développement végétatif comparable. Sur chacun d'entre eux on choisit un rameau vigoureux comptant 13 noeuds axillés en moyenne (12–14). Certains individus peuvent présenter 1 ou 2 noeuds supplémentaires à la base dont les bourgeons axillaires paraissent nécrosés. Ces noeuds sont soigneusement ébourgeonnés et négligés dans la suite.

Tous les rameaux sont décapités au-dessus du noeud 8 et les individus sont répartis aléatoirement dans cinq groupes correspondant à cinq traitements définis ci-dessous. T0, ablation des axillaires de rang 1–7; T1, ablation des axillaires de rang 1–6; T2, ablation des axillaires de rang 1–5; T3, ablation des axillaires de rang 1–4; TT, témoin (pas d'ablation).

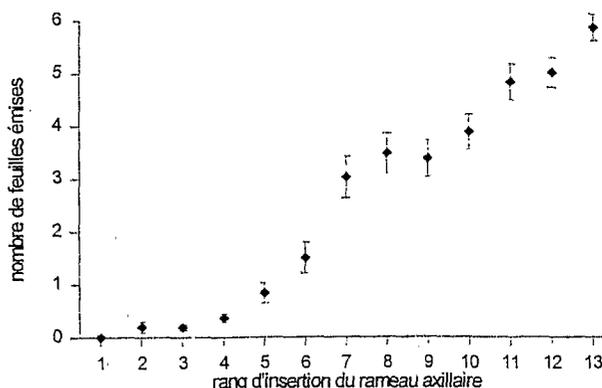
Les feuilles insérées sur l'axe porteur ne sont pas retirées, seuls les axillaires sont supprimés. Pour l'ensemble des rameaux, on note le nombre de noeuds de tous les rameaux axillaires subsistant. Trois mois plus tard (3 juin 1992), on relève le nombre de feuilles produites par l'apex de chacun de ces rameaux axillaires.

Expression du gradient acrotone en l'absence de floraison (suivi de croissance n° 1) : Compte tenu de ce que la floraison terminale interrompt le gradient acrotone, un suivi chronologique des vitesses de développement de l'ensemble des rameaux axillaires portés par un rameau d'ordre II a été réalisé en conditions climatiques non florifères de façon à disposer d'une longue série acrotone non perturbée.

Le 17 juillet 1992, une plantation expérimentale (34 plantes) est mise en place à basse altitude où l'on n'observe jamais de floraison. Le 25 septembre 1992 l'axe I compte environ 25 noeuds; un rameau de la base comptant environ 12 noeuds est sélectionné sur chaque plante. À partir de cette date, et avec une périodicité d'environ 10 jours, on relève intégralement la structure du rameau, c'est-à-dire le nombre de feuilles formées par l'apex principal ainsi que le nombre de feuilles formées par chacun des axillaires, en distinguant feuilles vertes et feuilles nécrosées. Le dernier relevé est réalisé le 12 janvier 1993.

Effet de l'ablation de l'apex et de la floraison terminale (suivi de croissance n° 2) : On compare le développement des axillaires basaux d'un lot témoin à celui des axillaires de même rang d'un rameau décapité. La floraison terminale du rameau

Fig. 3. Production foliaire des 13 rameaux axillaires basaux de géranium rosat (numérotation acropète) pendant 3 mois de croissance au champ. Les barres verticales représentent plus ou moins l'écart-type de la moyenne.



témoin permet en outre de comparer l'effet du virage floral à celui d'une ablation de l'apex.

Le 23 février 1993 (été austral) une plantation en pot (90 plantes) est mise en place en altitude (800 m). Les mesures débutent le 12 mai 1993, l'axe I a alors environ 20 noeuds. On sélectionne un rameau basal par plante, comptant environ huit feuilles, la moitié d'entre eux est décapitée au-dessus du 6^{ème} noeud. À compter de cette date, on enregistre, toutes les 2 semaines, le nombre de feuilles et d'inflorescences de chacun de ces axes et de tous leurs axillaires jusqu'au 7 octobre 1993.

Résultats

Expression du gradient acrotone en plantations de plein champ

Extension du gradient d'acrotonie

La figure 3 retrace la production des axillaires 1–13 obtenue en 3 mois. Pendant cette même période l'axe porteur a produit 12,8 feuilles en moyenne. La floraison des axes porteurs qui comptent environ 27 noeuds, débute alors à peine.

On observe que la vitesse de développement des axillaires est très inférieure à celle du rameau porteur (moins de la moitié pour les plus rapides). D'autre part on note que le gradient d'acrotonie s'étend sans limite apparente sur toute la portion échantillonnée.

La production foliaire de la période est une mesure de la vitesse moyenne mais ne renseigne pas sur d'éventuelles variations de la vitesse instantanée. Or, à moins de supposer que la vitesse croît indéfiniment avec le rang d'insertion, il faut supposer que la vitesse instantanée n'est pas constante. C'est vraisemblablement l'évolution de la vitesse instantanée (avec par exemple un ralentissement progressif plus ou moins précoce de la croissance selon le rang d'insertion) qui peut expliquer les différences de vitesses moyennes observées. C'est notamment pour tester cette hypothèse que les suivis de croissance présentés plus bas ont été entrepris.

Effet de l'ablation d'une fraction basale d'une série acrotone de rameaux

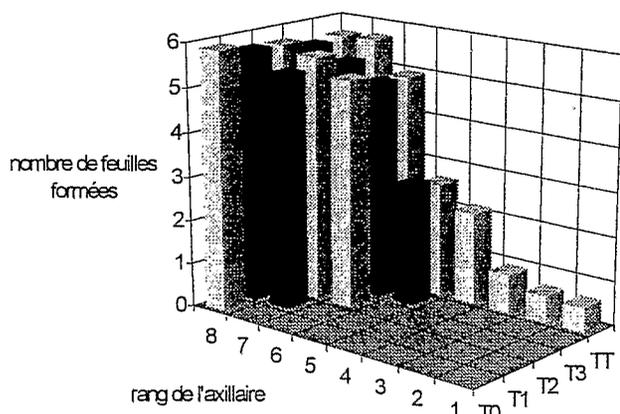
Les résultats sont consignés dans le tableau 1. Pour chaque traitement et chaque position de rameau figurent la moyenne

Tableau 1. Accroissement moyen des rameaux axillaires résiduels de géranium rosat après amputation d'une fraction plus ou moins importante d'entre eux.

Traitement	Rameaux axillaires							
	1	2	3	4	5	6	7	8
TT	0,56(0,15)	0,61(0,14)	0,88(0,24)	2,11(0,39)	2,61(0,27)	4,94(0,26)	5,67(0,18)	5,64(0,15)
T3	—	—	—	—	2,79(0,44)	4,95(0,39)	5,28(0,35)	5,56(0,29)
T2	—	—	—	—	—	5,17(0,32)	5,56(0,24)	5,72(0,27)
T1	—	—	—	—	—	—	5,32(0,33)	5,74(0,25)
T0	—	—	—	—	—	—	—	5,88(0,27)

Nota : L'axe porteur est décapité au dessus du huitième noeud. La numérotation des rameaux axillaires est acropète. La valeur entre parenthèses est l'écart-type de la moyenne ($n = 18$).

Fig. 4. Effet de l'amputation d'une fraction plus ou moins importante des rameaux axillaires de géranium rosat en position basale, sur la croissance ultérieure des rameaux non amputés (les rameaux non représentés correspondent aux rameaux supprimés). La période de croissance s'étend sur 3 mois.



des accroissements et l'écart-type de la moyenne.

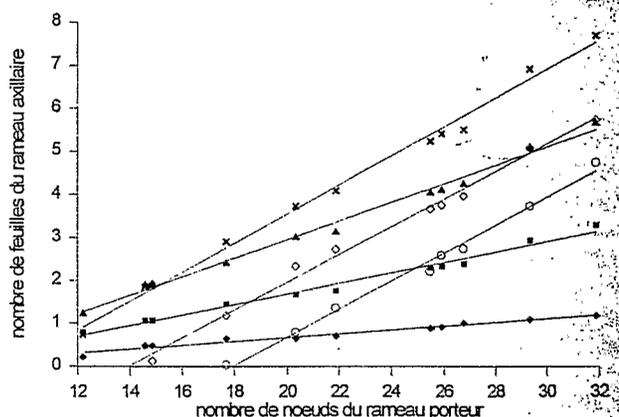
On observe que le développement d'un rameau quelconque est peu ou pas influencé par la présence ou l'absence de rameaux axillaires en position basale. Cela suggère que les relations de compétition entre rameaux sont faibles ou inexistantes. L'ablation des rameaux inférieurs n'entraîne aucune croissance compensatoire perceptible et induit donc un déficit de production important à l'échelle du rameau porteur.

La figure 4 reprend les données du tableau 1 et permet de visualiser les accroissements moyens par niveau d'insertion pour les différents traitements.

Expression du gradient acrotone en l'absence de floraison

La figure 5 représente l'évolution du nombre moyen de feuilles formées par rameau axillaire, en fonction du nombre de noeuds que compte l'axe II porteur. Pendant la période d'étude (3,5 mois, environ) le rameau porteur produit environ 20 feuilles. Seuls quelques rameaux axillaires de l'hélice foliaire paire sont représentés. La figure 6 retrace pour les axillaires 1–19 les vitesses de développement relativement à l'axe porteur. L'examen de ces graphiques appelle trois remarques. (i) Les vitesses de croissance des axes III, relativement aux axes II (pentes des droites de régression) sont stables, considérées sur l'ensemble de la période, malgré de faibles variations autour de la moyenne (fig. 5). En particu-

Fig. 5. Ajustement linéaire de la relation entre la longueur du rameau axillaire et la longueur du rameau porteur; 3 mois de croissance en pot de plants de géranium rosat, chaque point correspond à la moyenne de 34 couples (axillaire n° 2 (◆), n° 4 (■), n° 6 (▲), n° 8 (×), n° 12 (◇), n° 16 (○)).



lier, on ne décèle pas de tendance à un ralentissement des axillaires de la base. (ii) D'autre part, on note l'existence d'un fort gradient des vitesses entre les premiers axillaires puis celui-ci s'annule (fig. 6). (iii) Enfin, la vitesse des axillaires les plus rapides est de l'ordre du tiers de celle du porteur (fig. 6).

Le gradient acrotone apparaît donc limité à une fraction basale du rameau en croissance (contrairement à ce qui est observé en plein champ) et la vitesse de développement des axillaires relativement à celle du rameau porteur est constante. Cette vitesse est notamment indépendante de la distance actuelle à l'apex du rameau porteur, ce qui rend improbable un quelconque contrôle apical de cette ramification. Ce gradient de vitesse reflète plus vraisemblablement un gradient fixé de potentiel de développement entre les axillaires successifs.

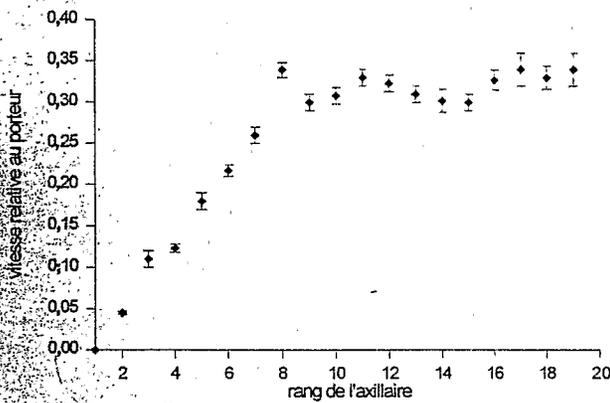
Pour tenter de mettre en relation l'extension de gradient et la séquence morphogénétique d'initiation des feuilles axillaires, des dissections de bourgeons provenant de plantes cultivées sur le même site expérimental ont été réalisées l'année suivante à la même saison. Environ 12 rameaux vigoureux sont prélevés en décembre. Le comptage des organes présents dans le bourgeon axillaire juste avant débourrement donne une estimation assez stable de l'ordre de cinq ou six (voir tableau 2, fig. 7).

Tableau 2. Nombre d'organes préformés dans un bourgeon axillaire de géranium rosat, juste avant débourrement.

Rang d'insertion du bourgeon axillaire sous le bourgeon terminal (noeuds)	4	4	5	4	4	4	4	4	3	5	4	3
Nombre d'entre-noeuds de longueur nulle sous le bourgeon terminal	3	3	4	3	3	3	4	4	2	4	3	2
Nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon axillaire	4	4	4	4	5	4	5	5	5	5	5	5
Nombre de primordiums* dans le bourgeon axillaire	1	?	1	2	?	1	1	1	1	1	1	1

*Les primordiums regroupent ici les simples surrections (pas toujours repérables avec une bonne sécurité) et le stade-stipules différenciées mais de taille inférieure à la crête foliaire (voir figure 7 pour la description des stades repères).

Fig. 6. Vitesses de développement des rameaux axillaires d'ordre III de plants de géranium rosat selon leur rang d'insertion. La barre verticale correspond à plus ou moins l'écart-type de la vitesse moyenne.



Ces cinq ou six organes initiés avant débourrement, correspondent aux cinq ou six axillaires au potentiel manifestement réduit (fig. 5). On note que l'axillaire n° 7, dont la feuille axillante est invisible au moment du débourrement est néanmoins doté d'un potentiel de croissance limité par rapport aux axillaires suivants. L'extension du gradient acrotone ne correspond donc pas exactement au nombre d'organes observables dans le bourgeon axillaire au moment du débourrement. Cette différence est peut-être en partie liée à la difficulté de repérer les premiers signes de l'initiation foliaire. D'autre part le délai au débourrement des rameaux axillaires et l'inhibition de l'élongation internodale du rameau porteur, ne coïncident pas, bien qu'ils paraissent corrélés (tableau 2).

Effet de la décapitation d'un apex d'axe II

L'opération d'ablation réalisée au-dessus du sixième noeud, interrompt un gradient d'acrotonie préexistant (bien que non exprimé au moment de l'opération puisque la ramification tertiaire commence alors tout juste). L'effet propre de l'ablation est donc apprécié par la différence de développement avec les six axillaires basaux du traitement témoin (non décapité) qui est représentée sur la figure 8.

On note que la différence de développement est d'autant plus grande que les axillaires sont en position plus distale, quelle que soit la date considérée. On observe néanmoins un comportement voisin des axillaires de même rang sur cha-

Fig. 7. Représentation schématique de quelques stades repères au cours du développement d'une ébauche foliaire de géranium rosat. Par convention, on appelle primordium les stades 1 et 2, et ébauches les stades 3 et ultérieurs, c'est-à-dire jusqu'à ce que la feuille dépasse des stipules (feuille dite visible). Observation sous loupe binoculaire (×40).

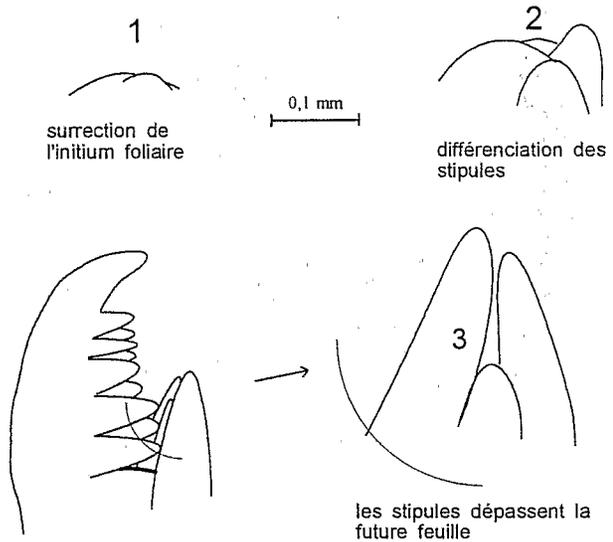


Fig. 8. Évolution de l'écart du nombre de feuilles formées entre les six rameaux tertiaires basaux d'un rameau porteur décapité au dessus du sixième noeud et les mêmes six axillaires basaux du rameau témoin intact de géranium rosat. Les axillaires sont numérotés dans le sens acropète : n° 1 (◆), n° 2 (■), n° 3 (▲), n° 4 (×), n° 5 (◇), n° 6 (○).

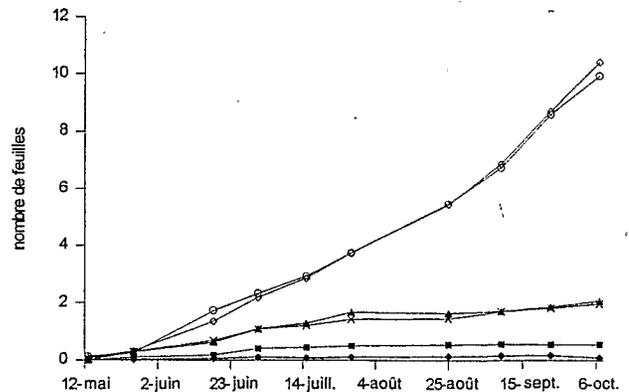
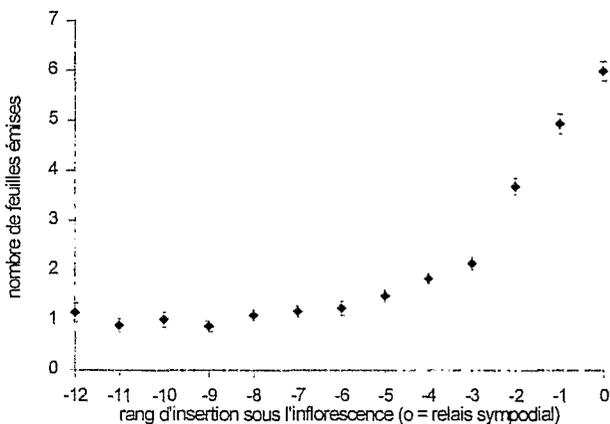


Tableau 3. Nombre de feuilles formées par les six axillaires basaux d'un rameau secondaire de géranium rosat, 11 et 15 semaines, après ablation ou non de l'apex au dessus de 6^{ème} noeud. Chaque lot compte environ 40 individus.

	Nombre de l'axillaire											
	1		2		3		4		5		6	
Date du relevé	28/07	26/08	28/07	26/08	28/07	26/08	28/07	26/08	28/07	26/08	28/07	26/08
Lot témoin	0,45	0,49	1,40	1,56	1,8	2,18	1,30	1,54	2,91	3,43	1,95	2,14
Lot décapité	0,56	0,63	1,90	2,11	3,48	3,83	2,74	3,00	6,65	8,88	5,7	7,62
Accélération	1,2	1,3	1,4	1,4	1,9	1,8	2,1	2,0	2,3	2,6	2,9	3,6

Fig. 9. Émission foliaire des rameaux axillaires de géranium rosat au cours de 6 semaines suivant la floraison de l'article porteur, en fonction de leur rang d'insertion par rapport à l'inflorescence terminale. La barre verticale correspond à plus ou moins l'écart-type de la moyenne.



cune des deux hélices foliaires. On peut noter que l'écart de développement des axillaires cinq et six s'accélère à compter du 26 août (15^{ème} semaine post ablation). À cette date, 30% des axillaires cinq et six du lot décapité ont fleuri, contrairement au témoin qui ne compte aucun axillaire de rang cinq ou six fleuri jusqu'en fin d'expérimentation. L'initiation florale qui entraîne une accélération passagère de l'émission foliaire vraisemblablement du fait de la suppression de la dominance apicale (Vincent 1994) a un effet spécifique important sur l'accroissement du différentiel de croissance des axillaires cinq et six à compter du 26 août.

En se restreignant aux 11 ou 15 semaines qui suivent l'ablation, on peut estimer l'effet propre de celle-ci en calculant le taux de multiplication de la vitesse moyenne de développement pour les différents axillaires (cf. tableau 3).

On peut noter que le gradient de vitesse entre axillaires successifs n'est pas aussi régulier que dans l'exemple précédent, notamment du fait d'un sur-développement sensible des rameaux axillaires de l'hélice foliaire impaire. Cette anisocladie hélicoïdale est d'ailleurs assez fréquente et peut également se manifester par une teneur en essence plus élevée des feuilles de l'une des deux hélices (données de Yoshida 1961). On constate néanmoins que l'accélération du développement respecte précisément l'ordre d'insertion sous la plaie de taille. La décapitation n'a pas simplement amplifié les écarts de développement mais accentué le gradient acrotone initial.

L'ablation de l'apex entraîne donc une accélération sensible et durable du développement des quatre axillaires les plus

proches de la plaie de taille : le potentiel de croissance de ces derniers a été modifié, les plus apicaux étant les plus nettement accélérés.

Effet de la floraison

La quasi-totalité des individus témoins (soit 41 sur 45) présente une floraison de l'axe II sélectionné entre le 28 juillet et le 26 août. Le rang moyen de la première inflorescence est de 21,38 et l'écart-type de 1,53. Pour analyser l'effet spécifique de la floraison terminale et pour s'affranchir de la dispersion des rangs de floraison, les rameaux axillaires sont regroupés en fonction non plus de leur rang d'insertion mais de leur distance à l'inflorescence du porteur.

Les productions axillaires des 6 dernières semaines de suivi (du 26 juillet au 7 octobre) sont représentées sur la figure 9 pour le relais sympodial et les 12 axillaires sous-jacents.

On observe un net gradient acropète des vitesses de développement sous l'inflorescence. Le virage floral entraîne comme un pincement de l'apex, une réaction acrotone qui semble cependant plus vigoureuse et qui concerne les cinq ou six derniers rameaux axillaires initiés avant virage floral. L'effet accélérateur est particulièrement net pour les trois derniers axillaires.

Discussion et conclusion

Selon les conditions expérimentales l'expression du gradient d'acrotone varie considérablement. En pot (c'est-à-dire en condition de faible vigueur et en l'absence de toute gêne inter-individuelle) on peut dissocier deux composantes de ce gradient acropète des vitesses d'émission foliaire, chacune étant d'extension limitée : une composante basale et une composante apicale. En plein champ dans des conditions de vigoureux développement végétatif le gradient acrotone semble au contraire s'étendre sans limite apparente à toute la fraction non florifère du rameau.

La première composante concerne la fraction basale, c'est-à-dire les sept premiers axillaires qui présentent un développement plus lent que les suivants. Ce gradient de vitesse d'émission foliaire est stable. Le fait que son extension soit limitée aux premiers axillaires incite à y voir l'expression d'une contrainte subie par ces méristèmes axillaires lors de leur développement initial. En effet, les axillaires basaux d'ordre i sont sous la double dominance de l'apex d'ordre $i-1$ et de l'apex d'ordre $i-2$, les plus basaux étant soumis le plus longtemps à cette double contrainte puisqu'ils sont initiés les premiers. Sous l'hypothèse que l'importance (durée et (ou) intensité) des contraintes subies

lors des premiers stades de développement détermine le potentiel de développement du rameau, il est naturel que les axillaires basaux présentent un potentiel de développement réduit et d'autant plus réduit qu'ils sont en position plus basale. A l'appui de cette interprétation, on peut également signaler que l'axe principal de plantes issues de boutures de fraction apicale de rameaux ne présente pas de zone basale à rameaux sous-développés, contrairement à l'axe principal des plantes issues de boutures de fraction médiane dont le développement s'opère à partir d'une structure axillaire intacte. Enfin, on peut rappeler que le nombre d'organes préformés dans le bourgeon avant émission de la première feuille semble compatible avec l'ampleur observée de la composante basale du gradient d'acrotonie.

Il ne fait donc guère de doute que ce gradient d'acrotonie est lié à la séquence morphogénétique d'initiation des axillaires successifs, mais quelle est l'origine de cette contrainte subie par les méristèmes axillaires ?

Il pourrait s'agir simplement de contraintes physiques. En effet, puisque le fonctionnement méristématique axillaire commence bien avant qu'une quelconque élongation ne soit perceptible les tissus subissent vraisemblablement à ce stade des contraintes de pression, dont il a été montré qu'elles peuvent avoir des conséquences morphogènes importantes (Lantilhac 1984). Le déterminisme de ce gradient de potentiel pourrait également être de nature chimique et résulter directement de l'action de la dominance apicale dont il est admis qu'elle repose sur une médiation chimique même si son mécanisme d'action vraisemblablement complexe reste obscur (Hilman 1984). La responsabilité directe du méristème apical sur la morphogénèse des axillaires qu'il engendre a d'ailleurs pu être mise en évidence dans des cas bien plus spectaculaires qu'une simple modification quantitative du potentiel de croissance, comme l'induction plagiotope des rameaux secondaires par l'axe principal orthotope de certains *Phyllanthus* (Bancilhon 1965).

La seconde composante du gradient d'acrotonie est associée à la floraison terminale et concerne la fraction apicale du module. Ces deux composantes coexistent normalement et leur confluence peut fort bien masquer leur dualité. C'est le cas notamment si l'initiation florale a lieu après que le méristème terminal a initié moins de 15 feuilles. Cette seconde composante pourrait avoir la même origine que la première et témoigner du raccourcissement progressif de la période de développement sous dominance apicale. Les nœuds axillaires formés avant virage floral subissent moins longtemps la dominance apicale et d'autant moins longtemps qu'ils sont initiés tardivement, il en résulterait donc un gradient croissant des potentialités des axillaires sous l'influence.

L'acrotonie associée à une ablation d'apex est sans doute encore (au moins partiellement) de même nature : les méristèmes axillaires les plus apicaux qui sont libérés de la dominance apicale à un stade ontogénique moins avancé, présentent un potentiel de développement en partie préservé du fait qu'ils ont subi moins longtemps la contrainte d'un développement sous dominance apicale. À l'appui de cette interprétation on peut signaler que l'amputation d'une fraction importante d'un rameau d'ordre I ou II (alors que les rameaux axillaires sous la plaie de taille sont largement développés) ne se traduit pas par une réaction acrotone : tous les rameaux axillaires sont également accélérés (Vincent 1994).

Ces deux composantes du gradient d'acrotonie semblent être la manifestation de gradients de potentiels de croissance fixés dont la détermination a lieu à un stade ontogénique jeune. Il est peu vraisemblable que des inhibitions corrélatives interviennent pour entretenir ce gradient de potentiel après que celui-ci a été fixé. En particulier on ne décèle pas de croissance compensatoire par les rameaux axillaires supérieurs en cas d'ablation des rameaux axillaires inférieurs, suggérant un faible niveau d'interdépendance entre rameaux voisins. Il n'est cependant pas exclu que ces gradients soient ultérieurement modifiés ou amplifiés sous l'effet de nouvelles corrélations morphogénétiques et (ou) par des phénomènes de type compétitif au sens large du terme. On sait par exemple que l'organogénèse florale qui représente un certain coût (métabolique, énergétique ...) obère le développement ultérieur des rameaux les moins vigoureux et peut donc accentuer un gradient initial en ralentissant encore les axillaires les plus lents (Vincent 1994).

Le gradient acrotone en situation de plantation de plein champ se distingue de celui observé en culture en pots par une extension plus importante. Selon toute vraisemblance ce comportement particulier a une origine toute différente de celle des deux premières composantes précédemment examinées. L'explication la plus plausible est que l'importance du développement végétatif ajoutée à la faible extension du "tronc" dont l'allongement est interrompu par la floraison, entraînerait une gêne mutuelle entre rameaux, liée à leur foisonnement et à une compétition pour la lumière. Un éclaircissement suffisant ne serait plus assuré pour tous les rameaux, ce qui entraînerait chez cette plante héliophile un sous-développement des rameaux les plus défavorisés. Les axillaires d'ordre III, dont le développement est significativement plus lent que leur porteur (même en condition de forte vigueur), se voient inéluctablement dépassés par des axillaires de même ordre et de rang d'insertion plus élevé et ne conservent que temporairement une position périphérique favorable du point de vue de l'éclaircissement. Cette extension du gradient acrotone résulterait donc essentiellement de contraintes géométriques et ne serait pas liée strictement à l'ontogénie, c'est-à-dire la topologie du système ramifié. Un suivi de croissance en conditions de plein champ permettrait sans doute de confirmer le ralentissement progressif des axillaires basaux d'ordre III et plus. La nécrose et l'élagage naturel de ces mêmes rameaux, que l'on observe dans des plantations abandonnées qui ne sont donc plus récoltées constituent également une confirmation indirecte de l'effet défavorisant de leur localisation au sein de l'architecture de la plante.

Finalement, l'acrotonie du géranium rosat aurait au moins deux causes distinctes. D'une part elle est liée à l'existence d'un double gradient acropète croissant des potentiels de développement, l'un dans la région basale et l'autre dans la région apicale. Ces gradients de potentialités stables des rameaux peuvent être mis en relation avec les conditions d'initiation des méristèmes axillaires dont ils dérivent, suggérant fortement l'implication d'un effet, direct ou indirect, de la dominance exercée par le méristème apical. Cependant ces gradients sont par nature même d'extension limitée et ne suffisent pas à expliquer l'ampleur observée du gradient acrotone en condition de fort développement végétatif. L'explication proposée est que le différentiel de vitesse, défavorable aux rameaux axillaires, entraîne une détérioration progressive des conditions d'éclaircissement dont bénéfici-

cient les apex de ces rameaux qui ne parviennent pas à se maintenir en position périphérique, leur développement étant alors ralenti.

Il paraît difficile de généraliser ces causes aux autres cas d'acrotonie décrits précédemment. Il est possible que l'avantage conféré aux fractions apicales du fait de leur position périphérique joue un rôle dans certaines situations de fort développement végétatif chez d'autres espèces. Il ne peut être que secondaire et ne peut expliquer l'acrotonie de débourrement par exemple... Il nous semble en revanche que l'on peut tirer parti du cas du géranium pour proposer un nouveau point de vue dans l'étude du déterminisme de l'acrotonie. Puisque ce gradient acrotonie semble être essentiellement un gradient préfixé de potentialités (et n'exprime donc pas un équilibre compétitif) il faut étudier la phase d'établissement de ce dernier. Comme il a été souligné en introduction et comme nos résultats relatifs à la précocité de l'établissement des potentialités d'un rameau le confirment, c'est vraisemblablement au cours de la saison de végétation qui voit l'initiation du méristème axillaire, qu'il faut porter les efforts d'investigation et non pas lors du débourrement printanier de l'année suivante. Il ne faut pas écarter cependant de façon trop catégorique toute possibilité d'intervention de la dormance dans la modification des potentiels de croissance. La période hivernale de repos apparent est en effet associée à des changements physiologiques majeurs comme la modification des sensibilités des bourgeons aux températures et substances de croissance (Arias et Crabbé 1975; Maugé 1987). Le rôle morphogène de la dormance dans certains cas de basitonie paraît d'ailleurs bien établi (Barnola et Crabbé 1991).

Bibliographie

- Arias, O., et Crabbé, J. 1975. Les gradients morphogénétiques du rameau d'un an des végétaux ligneux, en repos apparent. *Physiol. Veg.* **13** : 69-81.
- Bancilhon, L. 1965. Sur la mise en évidence du rôle "organisateur" du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*, C.R. Seances Acad. Sci. Ser. III, Sci. Vie, **260** : 5327-5329.
- Barnola, P. 1970. Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg.* **12(XI)** : 129-152.
- Barnola, P. 1972. Étude expérimentale de la ramification basitonie du sureau noir (*Sambucus nigra* L.). *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg.* **12(XIII)** : 369-400.
- Barnola, P., et Crabbé, J.J. 1991. La basitonie chez les végétaux ligneux. *Dans Déterminisme et variabilité d'expression. L'arbre, biologie et développement. Éditeur : C. Edelin. Nat. Monspel. n° hs. pp. 381-396.*
- Champagnat, P. 1965. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Dans Encyclopedia of plant physiology. Allemande. Vol. 15. pp. 1106-1164.*
- Champagnat, P., Barnola, P., et Lavarenne, S. 1971. Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. *Ann. Sci. For.* **28** : 5-22.
- Crabbé, J.J. 1980. Intervention de la dormance des bourgeons dans le développement de la ramification des végétaux ligneux. *Bull. Soc. Bot. Fr. Actual. Bot.* **127** : 71-78.
- Crabbé, J.J. 1985. Aspects of the apical control of branching in one-year-old caulinary axes of woody plants. *Acta Univ. Agric. Fac. Agron. (Brno)*, **33** : 555-560.
- Crabbé, J.J. 1987. Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative. Centre d'étude de la reproduction végétale (I.R.S.I.A.). Gembloux.
- Demarne, F., et van der Valt, J.J.A. 1989. Origin of the rose-scented *Pelargonium* cultivar grown on Reunion Island. *S. Afr. J. Bot.* **55** : 184-191.
- Hallé, F., et Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Collection de Monographies de Botanique et de Biologie Végétale. Masson, Paris.*
- Harmer, R. 1991. The effect of bud position on branch growth and bud abscission in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Ann. Bot. (London)*, **67** : 463-468.
- Hilman, J.R. 1984. Apical dominance. *Dans Advanced plant physiology. Éditeur : M.B. Wilkins. Pitman, Londres. pp. 127-148.*
- Lintilhac, P.M. 1984. Positional control in meristem development: a caveat and an alternative. *Dans Positional controls in plant development. Éditeurs : P.W. Barlow et D.J. Carr. pp. 83-105.*
- Maugé, J.C. 1987. Dormance des bourgeons chez les arbres fruitiers de climat tempéré. *Dans Le développement des végétaux. aspects théoriques et synthétiques. Éditeur : H. Le Guyader. pp. 133-150.*
- Maugé, J.C., Guinard, J., et Favier, J.-F. 1980. Étude expérimentale de la ramification de la pousse de l'année du noyer (*Juglans regia* L.). *Bull. Soc. Bot. Fr. Actual. Bot.* **1980** : 97-101.
- Meng Horn, C., Champagnat, P., Barnola, P., et Lavarenne, S. 1975. L'axe caulinaire, facteur de préséances entre bourgeons sur le rameau de l'année de *Rhamnus frangula* L. *Physiol. Veg.* **13** : 335-348.
- Rauh, W. 1939. Über Gezetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitt. Dtsch. Deutr. Ges.*, **52** : 86-111.
- Raunet, M. 1991. Le milieu physique et les sols de l'île de la Réunion. CIRAD, Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Montpellier, France.
- Skirvin, R.M., et Janick, J. 1977. Phyllotaxy variability in *Pelargonium*. *HortScience*, **12** : 50.
- Suzuki, T., et Kitano, M. 1989. Dormancy and spring development of lateral buds in mulberry (*Morus alba*). *Physiol. Plant.* **75** : 188-194.
- Suzuki, T., and Kohno, K. 1987. Effects of pruning on branching habit of *Morus alba* L. and the abscission of the apices of the short shoots. *New Phytol.* **106** : 753-758.
- Tomlinson, P.B. 1978. Branching and axis differentiation in tropical trees. *Dans Tropical trees as living systems. Éditeurs : P.B. Tomlinson et M.H. Zimmermann. Cambridge University Press, Cambridge, Angleterre. pp. 187-207.*
- Tomlinson, P.B., et Gill, A.M. 1973. Growth habits of tropical trees : some guiding principles. *Dans Tropical forest ecosystems in Africa and South America. Éditeurs : B.J. Meggers, E.S. Ayensu et W.D. Duckworth. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 129-143.*
- Troll, W. 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd.1, Teil 1, Berlin 1937 et Bd. 1, Teil 2, Berlin 1939.
- van der Valt, J.J.A., et Demarne, F. 1988. *Pelargonium graveolens* and *P. radens*: a comparison of their morphology and essential oils. *S. Afr. J. Bot.* **54** : 617-622.
- Vincent, G. 1994. Analyse et modélisation du développement du "géranium rosat" (*Pelargonium* sp.) en vue de la rationalisation de l'opération de récolte. Thèse de doctorat n° 17094, Université Claude Bernard Lyon I, Lyon, France.
- Vincent, G. 1995. Effet de la limitation du potentiel de croissance global sur l'architecture de "géranium rosat" (*Pelargonium* sp.). *Acta Bot. Gallica. Sous presse.*
- Yoshida, T. 1961. Physiological and ecological studies on the secretory function of essential oil in *Pelargonium* species. Laboratory of Agronomy and Plant Genetics, College of Agriculture, Ehime University Matsuyama, Japan. *Bulletin spécial n° 2.*