

EXISTENCE D'UN GRADIENT MORPHOGÈNE AU NIVEAU DES BOURGEONS VÉGÉTATIFS SUPÉRIEURS DES AXES ORTHOTROPES CHEZ LE CACAOYER (*THEOBROMA CACAO* L., *STERCULIACEAE*)

APPARITION DE LA PLAGIOTROPIE *

M. VOGEL **

Docteur ès sciences, 3^e cycle
Chargé de recherches de l'ORSTOM

L'étude de la morphogenèse végétale et des corrélations internes (Nozeran R., Bancilhon L., Neville P., 1971) est particulièrement intéressante chez les plantes qui présentent individuellement un polymorphisme d'organes parfaitement net et strict (Bancilhon L., 1969). Les observations y sont aisées et les apparitions éventuelles de formes de

transition peuvent être repérées et notées. Cet avantage n'apparaît pas chez la plupart des végétaux ligneux des régions tempérées, hormis les conifères. La flore ligneuse des régions tropicales, au contraire, foisonne de tels exemples ; le cacaoyer en est un parmi d'autres.

STRUCTURE NORMALE

Les cacaoyers sauvages ont différents types de développement. Ceux qui sont cultivés appartiennent tous à l'espèce *Theobroma cacao* L. (*Sterculiaceae*) et suivent un développement conforme au « modèle de Nozeran » (Hallé F., Oldeman R. A. A., 1970). Le tronc, hétérogène, est en fait constitué d'une succession d'articles orthotropes à croissance limitée (ou définie). Quant à la frondaison, elle est surtout le fait d'étages de végétation (fig. 1B), constitués d'axes plagiotropes ramifiés émanant du sommet de chacun des articles orthotropes. A l'état spontané, les étages inférieurs se dessèchent et meurent et l'arbre progresse petit à petit jusqu'à 8 à 10 m de hauteur. En culture, on supprime généralement au moins une partie des rejets orthotropes et l'arbre ne dépasse alors guère 5 m.

* Cet article s'appuie sur une expérimentation réalisée par J. Séquier, au Cameroun.

** Adresse actuelle : Marc Vogel, CEPLAC-CEPEC-Fitologia, Caixa postal 7, 45600 Itabuna-Ba, Brésil.

Les deux types d'axes feuillés, orthotropes et plagiotropes, ont une croissance rythmique endogène (Vogel M., 1975) sensible aux fluctuations climatiques saisonnières. Celle-ci oppose des phases de forte croissance, appelées poussées foliaires, vagues de croissance ou « flushes » (caractérisées par des entre-nœuds longs et de grandes feuilles vivant environ un an), à des phases de croissance faible ou nulle, appelées périodes de repos ou diapauses (à entre-nœuds courts et petites feuilles caduques, vivant à peine quelques jours).

Le dimorphisme caulinaire est parfaitement net. Les axes feuillés orthotropes constituent le tronc, fait d'articles superposés. Ils apparaissent également sous forme de rejets dans certaines conditions. Ils ont un rythme de croissance endogène instable, très sensible aux conditions sanitaires. Celui-ci semble dépendre en outre du rapport pondéral « tiges/racines », puisque la croissance des rejets de souche est continue. Les feuilles ont des pétioles longs et sont disposées suivant une phyllotaxie

21 LXX. 1983

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

N° : 4291 ex 1

Cote : B

Café Cacao Thé, vol. XXII, n° 1, janv.-mars 1978

30 JUIN 1978

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

Collection de Référence

n° 929 B.F.P.U.

4291 ex 1
B

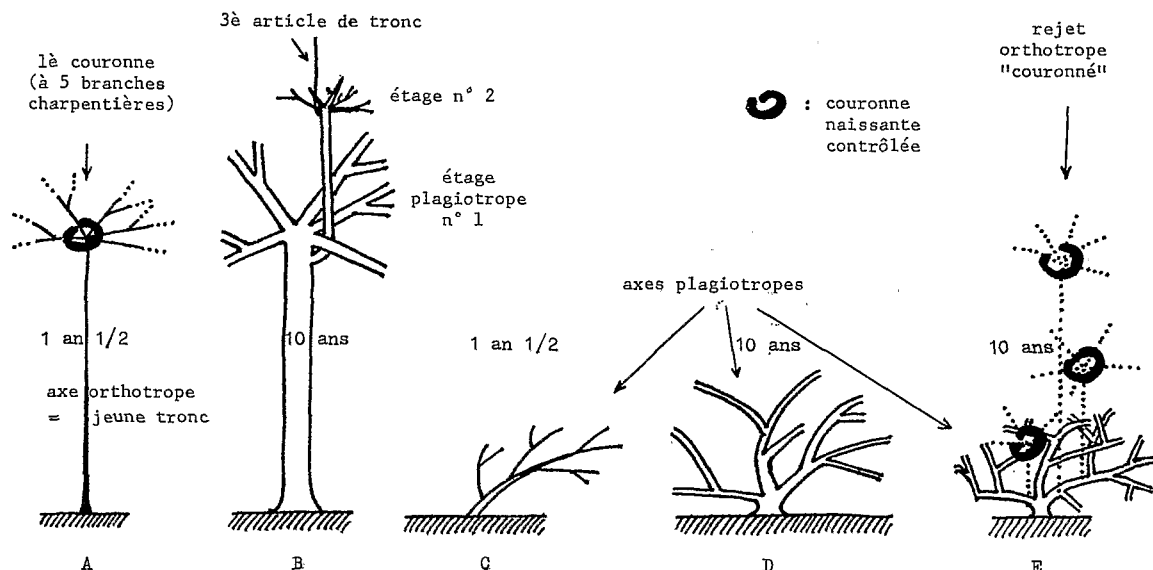


Fig. 1. — Types de plantes soumises à expérimentation (A, E) en comparaison avec d'autres types connus (B, C, D)
Semis : A et B (« modèle de Nozeran »)
Boutures plagiotropes : C et D
Boutures plagiotropes perturbées : E (taillés fréquents)
(Ces diverses formes d'architecture peuvent être obtenues à partir d'un même génotype de *Theobroma cacao* L.)

spiralee. Le port est dressé, vertical. Le développement est limité en longueur et en temps et se traduit par l'édification d'articles longs, appelés dans certains cas « rejets longs » (ils atteignent, après un an environ, une taille définitive de l'ordre d'un mètre). Non ramifiés sur toute leur longueur, à l'exception des trois à huit nœuds les plus élevés, ils participent activement à l'édification de l'arbre (fig. 1A, 1B, 2). Une possibilité de ramification (par rejets orthotropes) existe également à la base de l'arbre en cas de traumatisme physique ou de maladie. Le développement des axes orthotropes est quelquefois davantage limité. Certains « rejets » courts ne développent au total que deux à trois poussées foliaires en trois ou quatre mois (Séquier J.). Ils ne participent pas, semble-t-il, à l'édification de l'arbre. En plus, on peut observer des rejets de longueur moyenne.

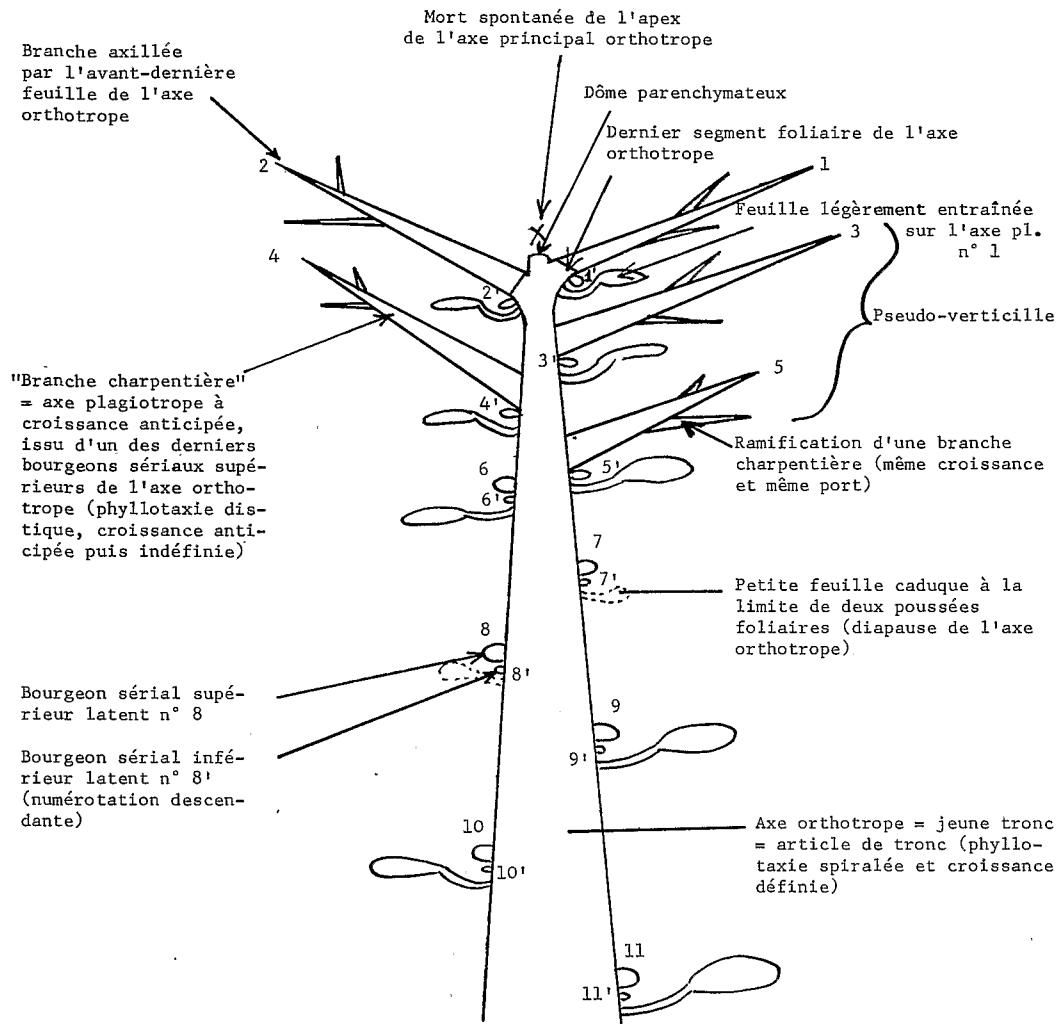
Les axes feuillés plagiotropes sont généralement appelés branches ou rameaux. Lors de l'apparition d'un étage de végétation, les premiers formés, au nombre de trois à cinq, portent le nom de « branches charpentières ». Tous ces axes plagiotropes ont un rythme de croissance relativement régulier. Leurs feuilles ont des pétioles courts et sont disposées suivant une phyllotaxie distique. Le port est horizontal ou oblique selon l'éclairage et l'origine génétique. Le développement semble illimité, tant que l'arbre vit, bien sûr, et tant qu'un étage de végétation supérieur ne porte pas préjudice au développement de l'étage observé. Des ramifications apparaissent en position axillaire tout au long de ces axes, suivant une disposition liée au rythme de croissance (Vogel M., 1975), comme cela existe aussi chez d'autres végétaux (Hallé F.,

Martin R., 1968). Ces axes secondaires sont identiques aux axes mères et se ramifient eux-mêmes. L'ensemble de tous ces axes plagiotropes primaires, secondaires, tertiaires, etc... constitue la couronne de l'arbre, formée d'un ou de plusieurs étages de végétation (fig. 1A, 1B, 3) (fig. 15, p. 29).

Ces deux types d'axes à structures et tropismes si différents sont raccordés en un organe spécial, qui marque l'apparition de la plagiotropie. On le nomme : **couronne naissante**, jorquette, fourche (Braudeau J., 1969), pseudo-verticille. Il apparaît au sommet de l'axe orthotrope et ressemble à un parapluie renversé (fig. 1A, 2, 3, 4). Ses trois à cinq branches plagiotropes charpentières, en se ramifiant, constituent un étage. La plupart des observations mentionnées dans cet article portent précisément sur cet organe. Son apparition est liée à l'arrêt naturel, spontané et définitif du développement du jeune axe orthotrope. Si l'apex de l'axe orthotrope meurt à la suite d'un traumatisme ou d'une maladie, cet organe spécial n'apparaît pas et on obtient l'émission d'un ou de plusieurs axes orthotropes de remplacement près du sommet de la portion restante.

La plupart des couronnes naissantes présentent une grande similitude morphologique. Cette « **structure normale** » sera décrite, pour plus de commodité, essentiellement à partir de la première jeune couronne émise (fig. 1A), observée sur de jeunes cacaoyers hybrides KHT₂^{*}, issus de graines Amelonado × Trinitario. Ils ont été cultivés soit en pots, soit

* Nomenclature IFCC, Paris



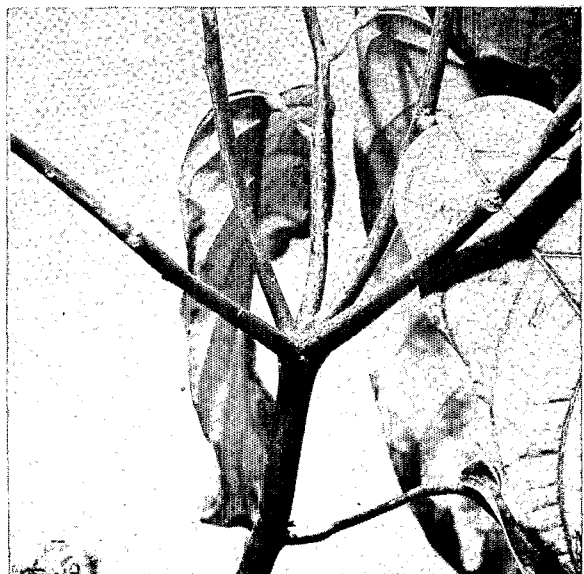
N.B. Feuilles et bourgeons non représentés sur les axes plagiotropes

Fig. 2. — Schéma d'une couronne naissante de cacaoyer, ou apparition de la plagiotropie. Structure normale. Plante saine, d'un an et demi, issue de graine

en pleine terre, dans le sud du Cameroun (station cacaoyère de Nkoemvone, par Ebolowa). Les couronnes apparaissent généralement à près d'un mètre du sol, environ un an et demi après le semis (Braudeau J., 1969). Mais habituellement, on n'assiste pas réellement à la naissance d'une jeune couronne. On observe initialement un axe orthotrope normal, avec son propre rythme de croissance. Puis, un beau jour, on se rend compte qu'il a émis, à son extrémité supérieure, trois à cinq branches plagiotropes (fig. 2) à croissance anticipée (Champagnat P., 1954) et que son apex propre semble avoir disparu.

Fig. 3. — Couronne type de *Theobroma cacao* L. L'axe orthotrope termine définitivement son développement, en émettant un pseudo-verticille de cinq ramifications plagiotropes, qui se ramifient elles-mêmes latéralement, pour former plus tard un véritable étage ou couronne

Cl. D. Froger



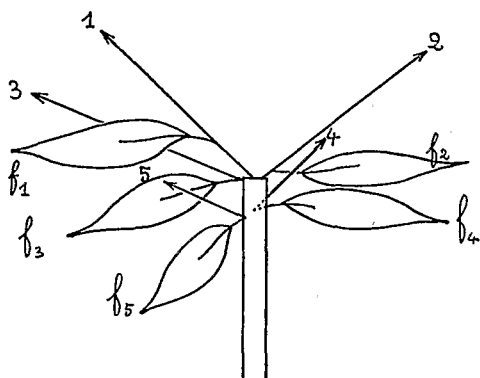
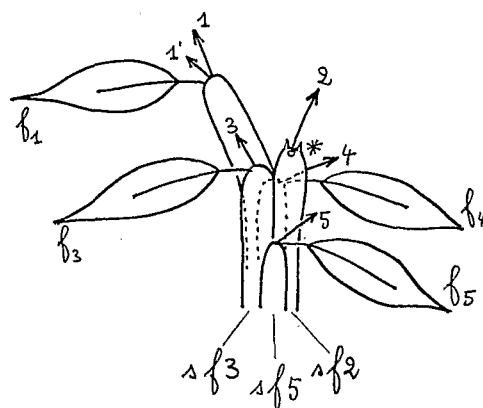


Fig. 4. — Schéma d'une couronne naissante chez le cacaoyer : un axe orthotrope (unicaule) à croissance rythmique définie ; cinq axes plagiotropes (ramifiés) à croissance rythmique indéfinie.

L'insertion des deux dernières feuilles supérieures de la tige est, en fait, déportée sur les branches axillées

Une observation attentive montre en fait, à sa place, un petit dôme parenchymateux. L'examen de la figure 2 montre la nature axillaire de la ramification, qui correspond au développement anticipé des bourgeons sériaux supérieurs des trois à cinq derniers nœuds de l'axe orthotrope. Ce développement est simultané avec la mort de l'apex et pose le problème suivant : « La mort spontanée de l'apex orthotrope est-elle la cause de cette ramification insolite ? Serait-ce l'inverse ? Ou encore ces deux phénomènes seraient-ils le résultat d'une cause antérieure ? » Il semble, à l'heure actuelle, impossible de répondre à ces questions. Tout au plus peut-on observer une évolution de certains caractères morphologiques le long de l'axe orthotrope avant la formation de la couronne : légère augmentation du nombre de feuilles des poussées foliaires, faibles variations en ce qui concerne l'aspect des bourgeons sériaux supérieurs, leur distance par rapport aux pétioles axillants, la longueur moyenne de l'entre-nœud le plus long de chaque poussée, enfin et surtout la forme des feuilles, évaluée à partir de la longueur du pétiole, de la longueur et de la largeur du limbe, de la forme de ses deux extrémités (Vogel M., 1967). Malheureusement, aucun de ces critères ne permet, semble-t-il, de prévoir avec précision la date d'apparition d'une



- f = feuille
- * = cicatrice foliaire
- Δf = segment foliaire
- ↗ = prochaine poussée

Fig. 5. — Coïncidence entre une diapause et la fin de croissance de l'axe orthotrope (sur plante perturbée). Base des branches 1 et 2 constituée manifestement par les segments foliaires des deux dernières feuilles du tronc

couronne. Tout au plus peut-on en prévoir le mois. Quoi qu'il en soit, l'apparition de la couronne est totalement indépendante du rythme des poussées foliaires. Elle se traduit par un resserrement des derniers entre-nœuds du tronc. L'émission des branches charpentières se fait en un pseudo-verticille, qui peut, ou non, coïncider avec le resserrement périodique des entre-nœuds le long du tronc, correspondant aux diapauses du rythme de croissance (jeunes feuilles caduques). Sur les deux branches charpentières supérieures, on observe fréquemment un allongement exagéré du segment foliaire (fig. 5), provoquant un déplacement notable de la feuille axillante sur son propre rameau axillaire. Cette concrescence du produit axillaire avec la feuille axillante a été parfois nommée « recaulescence » (Chadefaud M., Emberger L., 1960). Les deux préfeuilles de ces axes ont une disposition subdistique. Les feuilles suivantes, en position distique, sont parfaitement réparties sur deux lignes latérales.

STRUCTURES PERTURBÉES

Le schéma type, que nous venons de décrire sous la dénomination « structure normale », ne recouvre pas en fait 100 % des premières couronnes nais-

santes, non fleuries, observées sur jeunes cacaoyers issus de graines. D'autres types, assez rares, apparaissent à l'observation. Ils se distinguent générale-

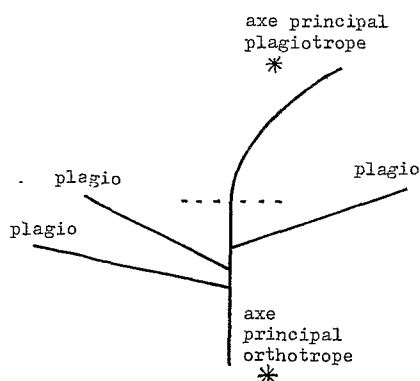


Fig. 6. — Apparition « anormale » de la couronne (plante perturbée). L'apex ne meurt pas, mais devient plagiotrope. L'émission des branches est espacée le long de l'axe ; pas de pseudo-verticille

* En fait, cet axe est un rejet
 - - - : passage direct à la plagiotropie
 plagio : branche plagiotrope

ment du type habituel par la branche charpentière la plus basse, dont la phyllotaxie et le tropisme sont hésitants et sont capables de reverser vers l'orthotropisme. Ce cas ne doit pas être confondu avec l'émission normale, mais beaucoup plus tardive, d'axes orthotropes de relais que nous avons signalés, et qui forcément apparaissent à des aisselles ayant déjà fleuri depuis longtemps.

Toutes ces plantes issues de semis avaient cependant un défaut. Elles n'avaient pas exactement le même patrimoine génétique. Et, de ce fait, à l'époque de ces travaux (Séquier J., 1966-70), aucun lot de graines génétiquement identiques entre elles n'était disponible sur place. La difficulté a été tournée en utilisant de vieux pieds issus d'anciennes boutures de branches plagiotropes (fig. 1C) du clone Amelonado SNK 37*. Ils avaient fait l'objet de tailles sévères et répétées, durant des années, pour le bouturage industriel (Braudeau J., 1969 ; Charrier A., 1969). Sur ces plantes perturbées, on a interrompu les traumatismes pendant quelques années. Cela nous a donné tout le loisir d'étudier les nombreuses ramifications obtenues, dont certaines étaient orthotropes et ont formé ultérieurement leurs propres couronnes (fig. 1E). L'obtention de ce deuxième type de couronne naissante peut paraître compliquée, mais présente l'énorme avantage de l'identité génétique entre plantes et rejets « couronnés », du fait de l'appartenance à un même clone.

* Nomenclature IFCC, Paris

L'utilisation de ces rejets « couronnés » sur ces plantes perturbées (fig. 1E) s'est avérée particulièrement intéressante du fait de la proportion relativement importante de structures axillaires non habituelles, beaucoup plus fréquentes que sur plantes issues de semis. Nous les avons appelées : **formes atypiques**, ou **modifiées**, ou **perturbées**. Certaines sautent aux yeux au cours de l'observation. D'autres, apparemment normales, révèlent expérimentalement une différence dans le devenir des bourgeons latents. Nous les étudierons plus loin.

Certaines différences morphologiques sont mineures. La plupart consiste en un léger espacement vertical du pseudo-verticille, en une légère diminution moyenne du nombre de branches charpentières, en une augmentation notable de la variabilité de ce nombre : zéro à six branches (fig. 7D), au lieu de trois, quatre ou cinq. Celle dont l'insertion est la plus basse (sur l'axe orthotrope) a parfois une phyllotaxie et un tropisme hésitants, capables de reverser vers l'orthotropie (comme pour les rares aberrations observées sur jeunes arbres issus de graines). D'autres différences morphologiques plus rares sont beaucoup plus spectaculaires et plus variées (fig. 7). La plupart d'entre elles présentent le point commun suivant : la plagiotropie apparaît (d'une manière ou d'une autre) sans que l'axe orthotrope cesse définitivement sa croissance. Dans ce cas, il s'avère qu'il devient lui-même plagiotrope (fig. 6). Ce phénomène peut présenter différentes variantes :

— Dans certains cas le passage de l'orthotropie à la plagiotropie se fait sur le même axe feuillé sans aucune ramification axillaire (fig. 7B). Deux feuilles insérées très près sur la tige marquent le changement de phyllotaxie et l'axe poursuit sa croissance de façon apparemment indéfinie.

— Ce processus peut également s'accompagner d'une ramification axillaire plagiotrope en pseudo-verticille, c'est-à-dire d'une couronne. Seul un examen attentif permet d'y repérer l'axe principal, devenu plagiotrope (fig. 7A, 7D).

— Des ramifications plagiotropes isolées peuvent apparaître sur l'axe orthotrope à une certaine distance au-dessous de son passage à la plagiotropie (fig. 7D, 7C).

— Ou encore, l'axe principal orthotrope devient plagiotrope, puis émet des ramifications elles-mêmes plagiotropes, très groupées comme dans une couronne. Le phénomène se passe donc dans un plan (fig. 7C).

Toutes ces structures ont été observées avant floraison. Leur devenir, longtemps après la floraison, n'a pas été étudié.



Fig. 7 (a). — Apparition « anormale » de la couronne (plantes A, B, C perturbées). Dans les cas représentés ci-dessus, l'apex ne meurt pas, mais devient plagiotrope (cf. fig. 6). Le nombre de ramifications plagiotropes, émises par l'axe orthotrope, est très variable. Il peut être nul (B)

Clichés J. Séquier

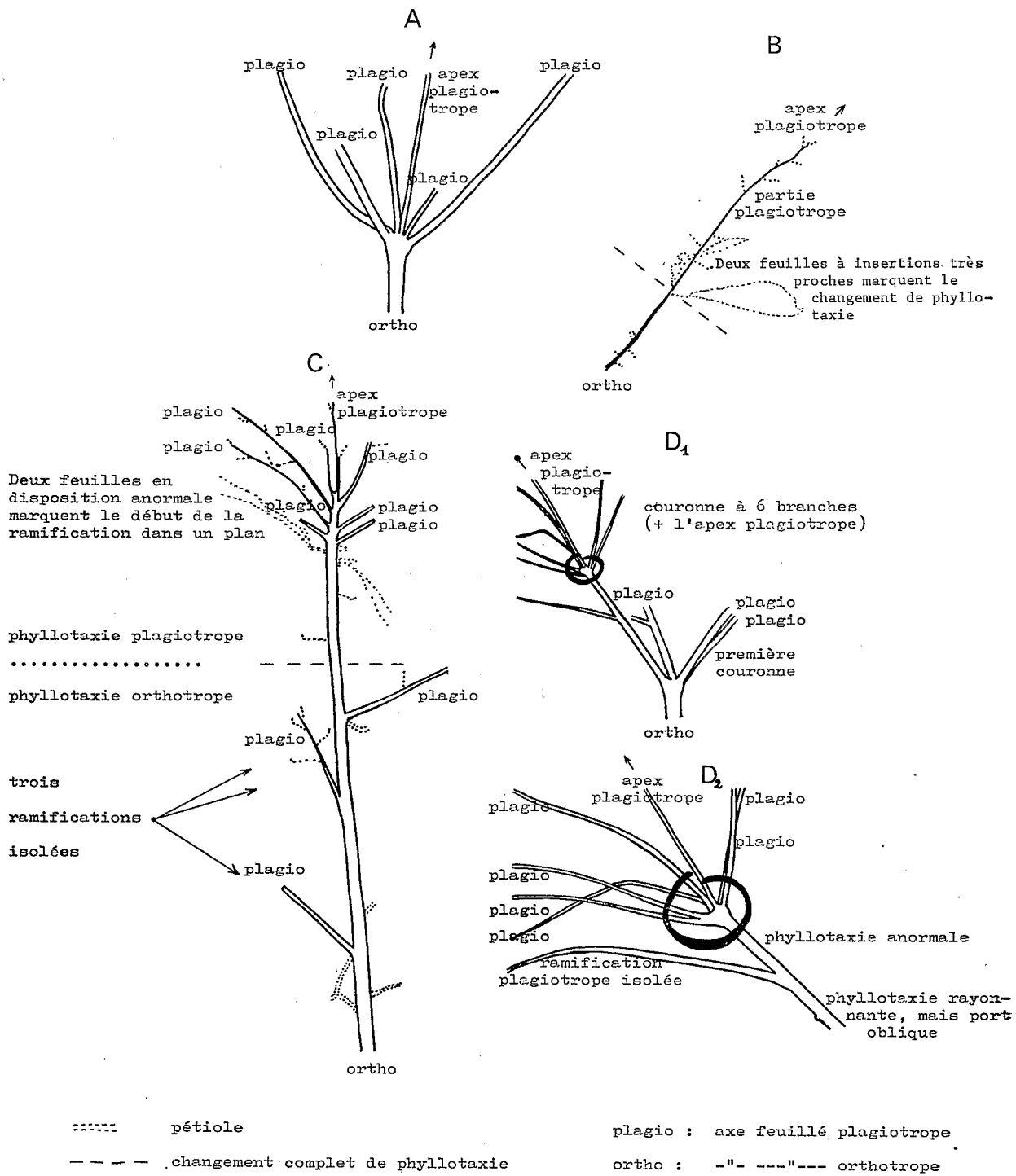


Fig. 7 (b)

DEVENIR DES DERNIERS BOURGEONS AXILLAIRES LATENTS DU JEUNE AXE ORTHOTROPE « NORMAL »

Des expériences ont été faites au niveau des derniers centimètres supérieurs d'axes orthotropes « normaux », récemment « couronnés ». Cette région de la plante correspond plus ou moins au niveau d'émission des branches charpentières, dont le développement, rappelons-le, est « anticipé » (Champagnat P., 1954). Il s'agit de couper les axes à certains niveaux (fig. 8, 9), de manière à supprimer certaines inhibitions et à faire croître les bourgeons latents proches de la section. On examine ensuite leurs caractéristiques morphologiques (tropisme, phyllotaxie, devenir ultérieur), afin de parfaire l'étude morphologique descriptive, commentée précédemment.

L'expérimentation porte sur de jeunes hybrides KHT₂ au niveau de leur première couronne naissante, c'est-à-dire forcément avant la floraison. Afin de limiter les effets néfastes de la variabilité, ces jeunes couronnes sont classées suivant leur nombre, trois à cinq, de branches charpentières et suivant leur âge, apprécié par leur nombre de feuilles. Dans chaque catégorie, les individus sont tirés au hasard et répartis dans les différents lots d'expérimentation. Pour simplifier la suite de l'exposé, les bourgeons sériaux supérieurs (fig. 2) du haut de l'axe orthotrope seront numérotés en ordre descendant : 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, etc..., sans égard pour leur type de développement : anticipé ou latent. Ces bourgeons sont les plus gros. Quant aux bourgeons sériaux inférieurs, généralement à peine visibles, ils suivront parallèlement la numérotation descendante 1', 2', 3', 4', 5', etc... En outre, pour plus de commodité, nous appellerons « tropisme potentiel » des bourgeons, le tropisme des axes issus de leur développement forcé.

Ces expériences sur morphologie « normale » n'ont malheureusement pas pu être menées complètement à terme pour des raisons administratives. Il nous est donc impossible de livrer ici des résultats définitifs et exploitables statistiquement. Néanmoins, nous en parlerons en tant que résultats hautement probables, du fait de l'état d'avancement de ces travaux et de la grande concordance des résultats obtenus.

Bourgeons sériaux supérieurs

L'axe orthotrope récemment couronné est étêté au ras de la fourche (fig. 8) avec suppression des nœuds axillants, mais sans léser les nœuds immédiatement sous-jacents. Ce procédé provoque une levée d'inhibition et une croissance des bourgeons sériaux supérieurs du jeune tronc sous la couronne et pas au-dessous du bourgeon n° 8 habituellement. On obtient presque exclusivement soit des axes orthotropes, soit des axes plagiotropes. En tenant compte du tropisme des trois à cinq jeunes branches charpentières supprimées, on obtient globalement la répartition des tropismes naturels ou potentiels suivants :

Bourgeons	Tropisme des axes obtenus
1	plagiotropes
2	
3	
4	généralement plagiotrope plagiotrope ou orthotrope
5	
6	orthotropes
7	
8	

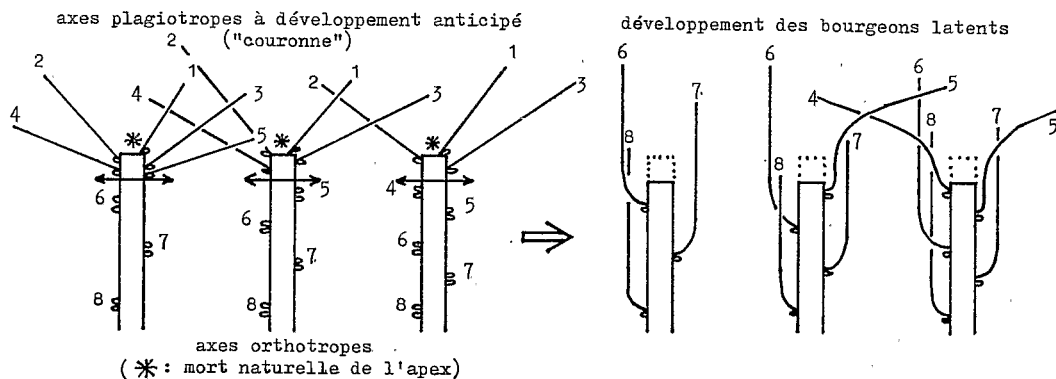


Fig. 8. — Expérience A. Valeur et devenir des derniers bourgeons sériaux supérieurs (n° 1, 2, 3 et surtout 4, 5, 6, 7, 8) de l'axe orthotrope. Schéma type (plantes perturbées)

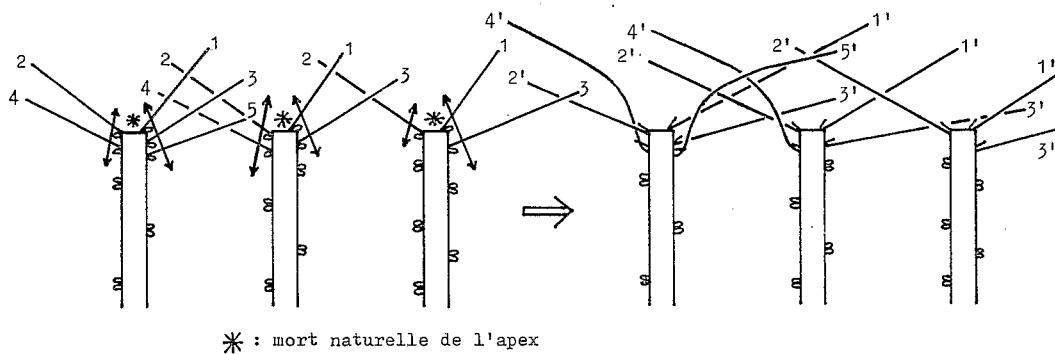


Fig. 9. — Expérience B. Valeur et devenir des cinq derniers bourgeons sériaux inférieurs (1' 2' 3' 4' 5') de l'axe orthotrope. Schéma type (plantes perturbées)

Ainsi l'apparition de la « plagiotropie axillaire potentielle » au niveau des bourgeons sériaux supérieurs du haut du jeune tronc est presque toujours un phénomène individuel en tout-ou-rien. Il s'agit du tropisme des axes obtenus en développement spontané (branches charpentières) ou forcé (bourgeons latents proches). On peut envisager l'existence d'un gradient vertical, à condition d'observer d'emblée la population des individus prise dans son ensemble et non chaque individu pris séparément. Notons en outre que l'induction plagiotrope a rarement lieu au-dessous des cinq derniers bourgeons du tronc.

Bourgeons sériaux inférieurs

La section des branches charpentières, pratiquée sans aucune lésion de l'axe orthotrope (fig. 9), provoque généralement le développement des trois

à cinq bourgeons sériaux inférieurs, situés les plus hauts sur le jeune tronc et axillés par les mêmes feuilles que les branches. Comme précédemment, on obtient presque exclusivement soit des axes orthotropes, soit des axes plagiotropes.

Bourgeons	Tropisme « potentiel »
—	—
1' } 2' }	plagiotropes
3' }	parfois orthotrope, souvent plagiotrope
4' } 5' }	plagiotropes ou orthotropes

Ici encore, l'apparition de la « plagiotropie axillaire potentielle » au niveau des bourgeons sériaux inférieurs du haut du jeune tronc est presque toujours un phénomène individuel en tout-ou-rien. Un gradient vertical peut être envisagé également, à condition d'observer la population des individus prise dans son ensemble et non les individus pris un à un. L'induction plagiotrope ne descend guère au-dessous du cinquième nœud du jeune tronc.

DEVENIR DES DERNIERS BOURGEONS AXILLAIRES LATENTS DU JEUNE AXE ORTHOTROPE « PERTURBÉ »

Les expériences ont été faites sur rejets orthotropes récemment « couronnés », obtenus sur les vieux pieds perturbés du clone SNK 37 (fig. 1E). On a procédé comme pour les plantes « normales », en classant préalablement les jeunes couronnes suivant leur âge et suivant leur nombre, zéro à six, de branches charpentières. Comme la grande majorité des jeunes couronnes avaient trois, quatre ou cinq branches, ce sont elles seules qui ont été, en fait, utilisées. Deux expériences, A et B, ont été réalisées de façon satisfaisante, ainsi qu'un essai C sur petit effectif.

Bourgeons sériaux supérieurs

Dans l'expérience A, les axes orthotropes « couronnés » de plantes perturbées sont étêtés au ras de la fourche (fig. 8). De ce fait, on supprime les trois à cinq derniers nœuds de l'axe orthotrope sans léser les nœuds sous-jacents. Et, comme sur les plantes normales, le traumatisme provoque la croissance des bourgeons sériaux supérieurs latents, situés les plus hauts et pas au-dessous du nœud n° 8

TABLEAU I

Expériences A et B. Développement des derniers bourgeons latents du tronc (plantes perturbées) : nature orthotrope, plagiotrope ou provisoirement intermédiaire des pousses obtenues (bourgeons primaires = b. sériaux supérieurs ; bourgeons secondaires = b. sériaux inférieurs)

Exp. A	Rejets orthotropes (N)	Sans résultat	Réponses des bourgeons primaires 4 à 8			
			Effectifs partiels n		Types réponses observés	
Couronnes à trois branches	19	2	6			P
			1	0		P
			1		OP	
			2	0	OP	
			7	0		
Couronnes à quatre branches	15	0	3			P
			1	0	OP	P
			1	0	OP	
			10	0		
Couronnes à cinq branches	22	0	3			P
			1	0	OP	P
			1		OP	
			2	0	OP	
			15	0		
Exp. B			Réponses des bourgeons secondaires 1' à 5'			
Couronnes à trois branches	17	4	11			P
			2		OP	
Couronnes à quatre branches	15	0	8			P
			1		OP	P
			1	0	OP	P
			4		OP	
			1	0	OP	
Couronnes à cinq branches	18	2	8			P
			2		OP	P
			4	0		P
			4	0		P
			2	0		

P = axe plagiotrope.

OP = axe intermédiaire : orthotrope à la base (phyllotaxie rayonnante), puis devenant plagiotrope.

O = axe orthotrope.

TABLEAU II

Expériences A et B. Types de réponses obtenues par individu en fonction des niveaux contrôlés. La proportion de réponses plagiotropes seules diminue au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la jeune couronne : 85 % pour 1' 2' 3', 50 % pour 1' 2' 3' 4' 5', 35 % pour 4 5 6 7 8, 14 % pour 6 7 8. Le pourcentage de réponses orthotropes seules varie en sens contraire : 0 %, 13 %, 41 %, 68 %.

habituellement. Les résultats de cette expérience sont consignés dans la partie supérieure des tableaux I et II. En règle générale, on obtient le développement de rameaux axillaires orthotropes, plagiotropes, ou encore intermédiaires instables. Orthotropes à leur base, ces derniers virent ensuite à la plagiotropie. Selon le nombre de branches charpentières des couronnes initiales, on contrôle en fait surtout trois groupes de bourgeons possibles : 4 5 6 7 8, 5 6 7 8, 6 7 8. Leurs caractéristiques sont d'autant plus plagiotropes qu'ils sont plus proches du sommet de l'axe orthotrope et d'autant plus orthotropes qu'ils s'en éloignent vers le bas (tableau IIA). En outre, lorsqu'un même individu produit

	Couronnes naissantes à :	Zone des bourgeons forcés	N'	O	OP +mél	P	O %	OP +mél %	P %
A	3 br.	4 5 6 7 8	17	7	4	6	41	24	35
	4 br.	5 6 7 8	15	10	2	3	67	13	20
	5 br.	6 7 8	22	15	4	3	68	18	14
B	3 br.	1' 2' 3'	13	0	2	11	0	15	85
	4 br.	1' 2' 3' 4'	15	0	7	8	0	47	53
	5 br.	1' 2' 3' 4' 5'	16	2	6	8	13	37	50

A : bourgeons sériaux supérieurs du haut de l'axe orthotrope.

B : bourgeons sériaux inférieurs du haut de l'axe orthotrope.

br. : jeunes branches charpentières.

4...8 : bourgeons sériaux supérieurs n° 4 à 8 (numérotation descendante).

1'...5' : bourgeons sériaux inférieurs n° 1' à 5' (numérotation descendante).

N' : individus ayant réagi au traitement.

P : réponses plagiotropes seules.

OP : réponses intermédiaires instables.

O : réponses orthotropes seules.

mél. : "mélange" de réponses différentes.

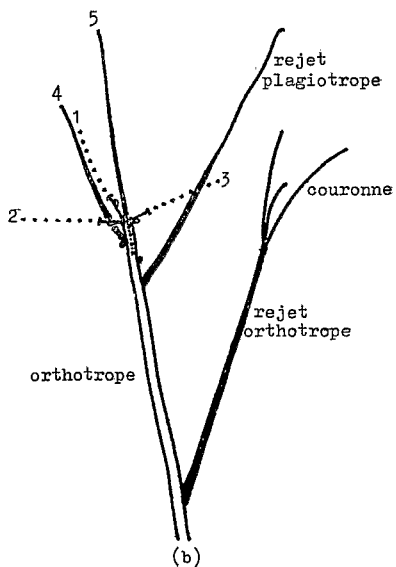
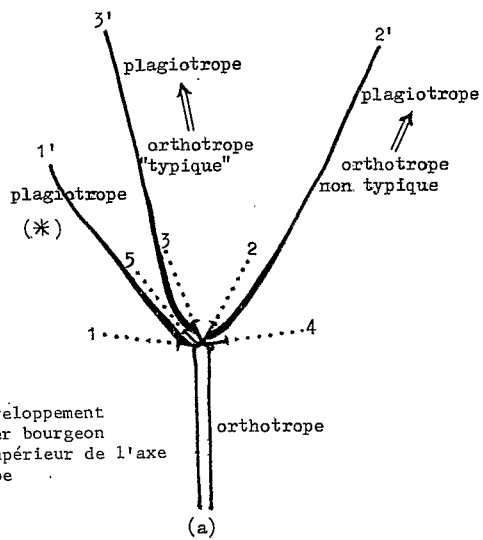


Fig. 10. — Essai C (plantes perturbées). Traumatisme sur couronne

(a) Exemple d'un gradient morphogénétique individuel au niveau des trois derniers bourgeons sériaux inférieurs (1', 2', 3') de l'axe orthotrope : plagiotope en haut (1'), orthotrope instable plus bas (3'), intermédiaire instable entre les deux (2')

(b) Exemple d'extension de l'induction plagiotope en dessous de la couronne (rejet plagiotope)

Cl. J. Séquier

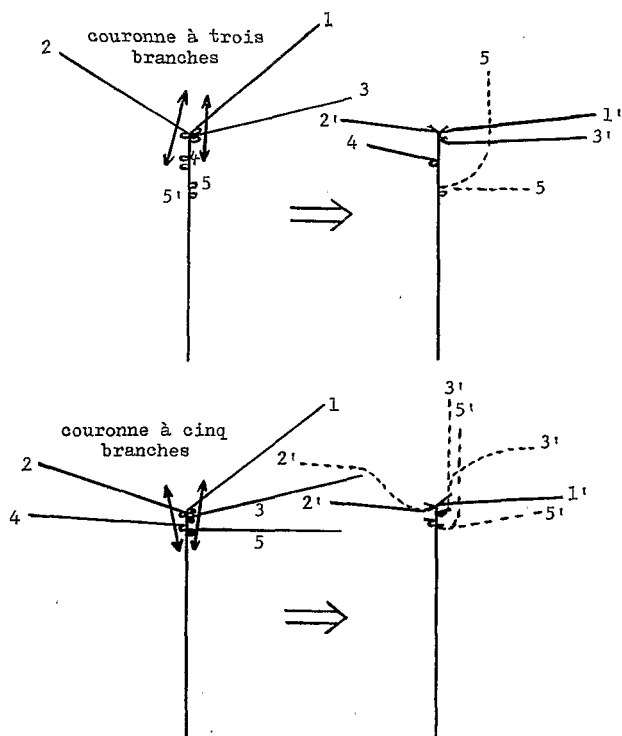
deux ou trois types différents de rameaux, il s'avère chaque fois que le plagiotrope est en dessus et l'orthotrope en dessous. Ainsi, l'apparition de la « plagiotropie axillaire potentielle » au niveau des bourgeons sériaux supérieurs du haut de l'axe orthotrope est, selon les individus, tantôt un phénomène en tout-ou-rien, comme sur « plantes normales », tantôt un véritable gradient morphogène vertical, visible grâce aux ramifications de type intermédiaire. En revanche, il est parfaitement possible d'imaginer un gradient théorique global, valable pour l'ensemble de la population, à condition de considérer exclusivement les moyennes des mesures. En tenant compte du tropisme des trois à cinq jeunes branches charpentières supprimées, on obtient globalement la répartition des tropismes naturels et potentiels suivants :

Bourgeons	Tropisme des axes obtenus
1	} plagiotropes
2	
3	
4	} plagiotropes, intermédiaires ou orthotropes
5	
6	
7	} généralement orthotropes
8	

La variabilité des réponses est donc nettement plus forte que sur la forme « normale ».

Bourgeons sériaux inférieurs

Dans l'expérience B, le sommet de l'axe orthotrope « perturbé » est laissé intact, mais les jeunes branches charpentières sont supprimées (fig. 9). Ce traumatisme provoque sur le jeune tronc une levée d'inhibition de certains bourgeons sériaux inférieurs appartenant aux mêmes nœuds que les branches. Selon le nombre initial de branches charpentières, il s'agit essentiellement de trois groupes de bourgeons possibles : 1' 2' 3', 1' 2' 3' 4', 1' 2' 3' 4' 5'. Une expérience à petit effectif a été réalisée de façon complémentaire : l'essai C (fig. 10, 11). Ses résultats sont légèrement différents, en ce sens que des réponses apparaissent également sur des bourgeons sériaux supérieurs situés plus bas, dans le cas de traumatismes de jeunes couronnes à trois branches (fig. 10B, 11). Mais dans l'ensemble, les résultats concordent. Et la plupart des remarques faites sur les bourgeons sériaux supérieurs valent égale-



.indivi-				(photo
. dus				12 b)
bour- N°	1	2	3	4
geons			
(haut) 1'	P	P	P	
2'	P		P	
3'				
4		P	P	P
5 (bas)	0	P	P	P

.indivi-					(photo
. dus					12 a)
bour- N°	5	6	7	8	9
geons				
(haut) 1'	P	P		P	P
2'	P	P	P	P	OPP
3'			P		OP
4'					
(bas) 5'	0			P	
	(*)				

Fig. 11. — Devenir des trois à cinq bourgeons sériaux inférieurs, situés les plus hauts sur l'axe orthotrope en morphologie « perturbée » (c'est-à-dire n° 1' 2' 3' 4' 5'). Petite expérience sur neuf individus (essai C). L'individu n° 6, par exemple, a émis des axes plagiotropes au niveau des deux derniers bourgeons sériaux inférieurs (n° 1' et 2'). D'autres individus ont réagi également au niveau des bourgeons sériaux supérieurs (n° 4 et 5) situés plus bas sur l'axe orthotrope.

P = axe plagiotrope
 OPP = orthotrope non typique, devenant plagiotrope
 OP = orthotrope « typique », devenant plagiotrope

* = cet axe orthotrope forme immédiatement sa couronne
 O = axe orthotrope

ment pour les bourgeons sériaux inférieurs (fig. 9, tableaux IB, IIB). On observe le développement de rameaux axillaires orthotropes, plagiotropes ou intermédiaires instables, davantage de réponses plagiotropes typiques vers le sommet du tronc (bourgeon sérial inférieur n° 1'), l'existence occasionnelle des gradients verticaux individuels, lorsqu'un même individu produit deux ou trois types différents de rameaux, l'existence d'un gradient vertical collectif au niveau de la moyenne des mesures sur l'ensemble de la population des individus.

Bourgeons	Tropisme « potentiel »
—	—
1' } 2' }	plagiotropes
3'	parfois orthotrope ou intermédiaire, souvent plagiotrope
4' } 5' }	plagiotropes, intermédiaires ou orthotropes

En définitive, l'induction plagiotrope semble un peu moins forte au niveau de ces bourgeons sériaux inférieurs qu'au niveau des bourgeons sériaux supérieurs.

QUELQUES INFORMATIONS SUR LE DEVENIR DES BOURGEONS DES BRANCHES PLAGIOTROPES

Une expérience a été entreprise sur la **structure normale**, c'est-à-dire en fait sur la première couronne naissante de jeunes hybrides KHT₂ issus de graines. Des sections ont été pratiquées sur les premiers nœuds des branches charpentières, après avoir vérifié qu'ils n'avaient pas encore fleuri. Des événements extérieurs ont empêché la réalisation complète de cette expérience. Et nous ne disposons de ce fait que de résultats fragmentaires. Il est clair cependant qu'avant la floraison les premiers bourgeons sériaux supérieurs et inférieurs des branches ne sont pas tous obligatoirement plagiotropes (fig. 12). Au-delà des bourgeons du cinquième nœud des branches, la plagiotropie semble pratiquement obligatoire. Il y a donc là aussi un gradient (tout au moins collectif), qui demanderait à être étudié de façon plus approfondie.

En règle générale, au niveau de la plante entière non fleurie, il semble que l'induction plagiotrope est d'abord la mieux installée à l'avant-dernier nœud du jeune tronc. Son influence vers le bas se fait sentir jusqu'au cinquième nœud « descendant » (forme normale). Vers le haut, elle s'estompe légèrement, semble-t-il, pour se renforcer ensuite. A partir du sixième nœud des branches charpentières, la plagiotropie axillaire « potentielle » paraît définitivement installée (plante non fleurie). Cette remarque est valable non seulement entre bourgeons sériaux supérieurs, mais aussi apparemment entre bourgeons sériaux inférieurs.

Aucune expérience n'a été pratiquée sur le « tropisme potentiel » des premiers bourgeons des jeunes branches charpentières non fleuries, pour les plantes « perturbées ».

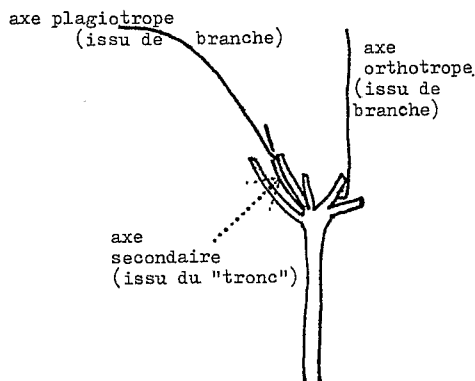
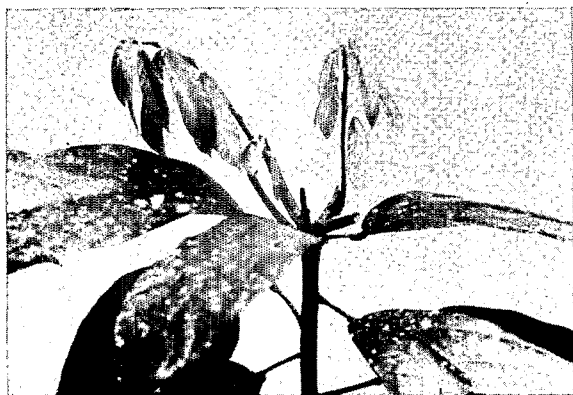


Fig. 12. — Un exemple montrant la « polyvalence axillaire » de la base des charpentières : un rejet orthotrope et un rejet plagiotrope, obtenus après traumatisme de la couronne

INTERPRÉTATION QUANTITATIVE

Les résultats précédents montrent en somme deux phénomènes : d'une part, un passage brutal de l'orthotropie à la plagiotropie au niveau d'un individu issu de graine ; d'autre part, une progression graduelle de nœud en nœud au niveau d'une population d'individus ou même, dans certains cas, au niveau d'un individu unique, lorsque ce dernier a subi préalablement certaines perturbations. Cela nous a incités à établir une échelle arbitraire de

développement des axes feuillés et portions d'axes feuillés chez le cacaoyer, en nous basant en priorité sur leur tropisme et leur phyllotaxie (tableau III).

Nous avons défini ainsi une variable ontogénique, qui varie de 0 à 100, de la graine aux axes plagiotropes typiques non fleuris, en escamotant plus ou moins la fourchette 40-70, relative aux formes intermédiaires.

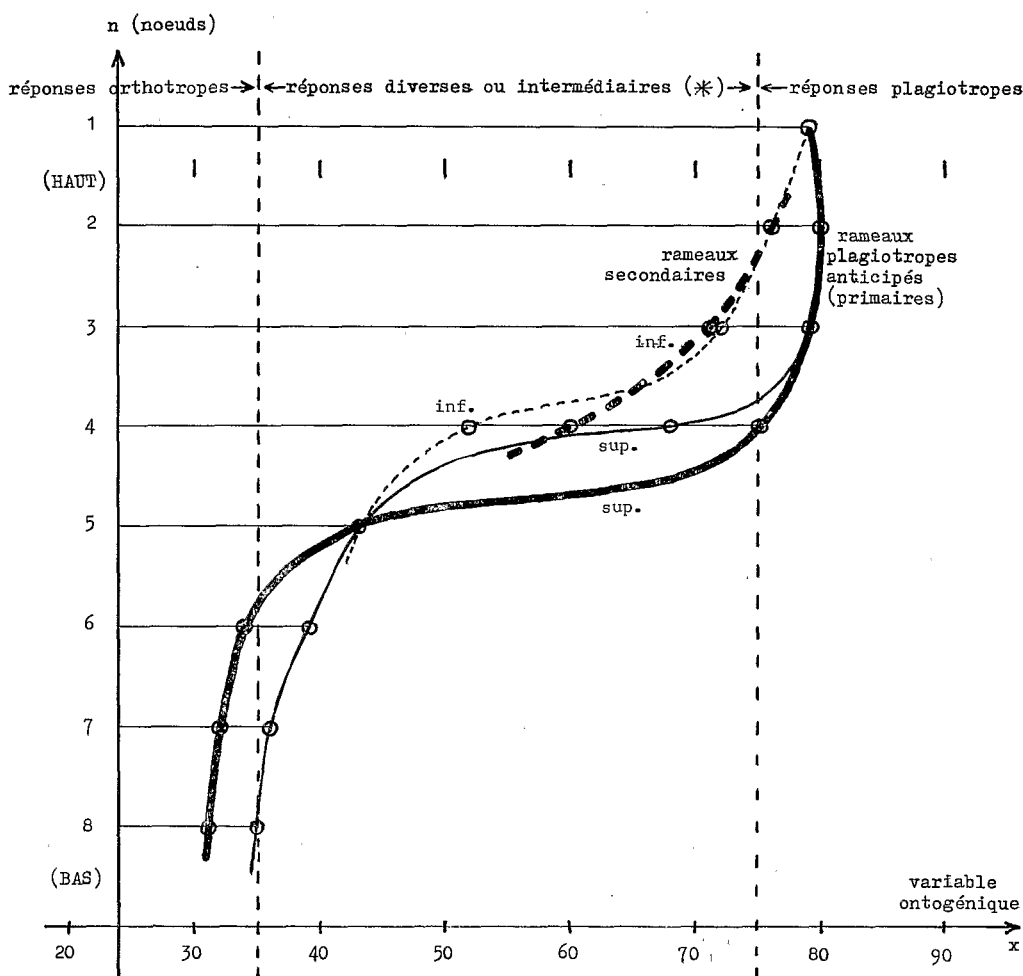


Fig. 13. — Gradients morphogénétiques globaux, mis en évidence sur deux populations d'axes orthotropes, au niveau de leurs dernières productions axillaires, à développement spontané ou provoqué. Pour les bourgeons sériaux supérieurs de plantes « normales » (de semis), la zone d'hésitation entre les structures orthotropes et plagiotropes n'affecte que les nœuds 4 et 5 (en numérotation descendante). Chez ceux de plantes perturbées, elle affecte les nœuds 4 à 8. La perturbation initiale a donc étalé le gradient. Au niveau individuel, les gradients tige par tige n'ont pas été figurés ci-dessus. Chez les plantes normales, ils sont extrêmement courts, voire inexistants. Chez les plantes perturbées, ils sont visibles ou non, selon les tiges. Seuls 14 % environ de l'ensemble de leurs productions axillaires (d'origines sériales supérieures et inférieures) ont des structures intermédiaires. Remarque : les bourgeons sériaux inférieurs (2', 3', 4') semblent moins différenciés que leurs homologues supérieurs (n° 2, 3, 4).

	Bourgeons sériaux	Morphologie
Productions axillaires	{ sup. supérieurs	normale
	{ sup. supérieurs	perturbée
	{ inf. inférieurs	normale
	{ inf. inférieurs	perturbée

* : intermédiaires ≠ 14 % des bourgeons observés sur plantes perturbées

100	Plagio III : plagiotrope stable typique	Phyllotaxie distique
90	Plagio II : plagiotrope "jeune" = 2 ou 3 premières poussées des branches charpentières	
80	Plagio I : 2 ou 3 premiers noeuds des branches charpentières (partie basale)	
70	Plagiotrope non typique	Phyllotaxie subdistique
60	Ortho-plagio: forme manifestement intermédiaire	
55	Mort spontanée de l'apex orthotrope	
50	Ortho-plagio: forme manifestement intermédiaire	
40	Orthotrope non typique	Phase de transition instable, généralement escamotée en grande partie
30	Ortho III : orthotrope, à 1 ou 2 poussées de sa propre couronne	
20	Ortho II : orthotrope typique "normal" (milieu du tronc)	
10	Ortho I : orthotrope "jeune"	
0	Plantule de la graine : première poussée de la plante	

TABLEAU III

Echelle arbitraire de développement végétatif des axes feuillés et portions d'axes feuillés chez le cacaoyer, en fonction de leur tropisme et de leur morphologie.

1. — Jeunes cacaoyers issus de graines : la variable ontogénique varie de 0 à 100, en escamotant plus ou moins les fourchettes facultatives 40-50 et 60-70.

2. — Rejets orthotropes « couronnés » sur plantes perturbées : la variable ontogénique varie de 20 à 100, avec tous les intermédiaires possibles, selon les axes et les individus.

Cette conception nous a permis de porter les potentialités des derniers bourgeons axillaires du tronc sur une courbe (fig. 13). On voit alors clairement certains phénomènes au niveau des populations d'individus. Pour les bourgeons primaires, le gradient est brutal chez les plantes « normales », plus progressif chez les plantes perturbées. Quant aux bourgeons sériaux inférieurs des quatre derniers nœuds, ils semblent moins touchés par l'induction plagiotropisante que leurs homologues primaires. Ce phénomène fait penser au comportement de certains *Phyllanthus* herbacés (Euphorbiacées), dont les rameaux axillaires primaires sont des plagiotropes anticipés et leurs homologues secondaires des orthotropes latents (Bancilhon L., 1969).

Il serait possible également d'établir une courbe analogue pour les potentialités des premiers bourgeons axillaires des branches charpentières de la couronne.

INTERPRÉTATION QUALITATIVE

La validité de notre échelle de développement végétatif suppose la succession régulière d'étapes de développement, ayant chacune des caractéristiques particulières. Certaines étapes peuvent disparaître, mais il est entendu que l'ordre et les caractéristiques des étapes restantes ne sont pas modifiées. Le tableau III tient compte du tropisme et de la phyllotaxie des axes, de leur caractère spontanément ramifié ou non, de la longévité des apex, de la longueur des pétioles, de la forme des limbes foliaires. Cet ensemble est sensé se modifier le long d'une voie de développement, de la graine à l'apex plagiotrope, typique, non fleuri, de la couronne.

En fait, cette vue n'est qu'une approximation de la réalité. Il existe certainement plusieurs voies de développement possibles, dont l'apparition est plus ou moins probable, selon les conditions internes et externes de la plante. Citons en quelques-unes :

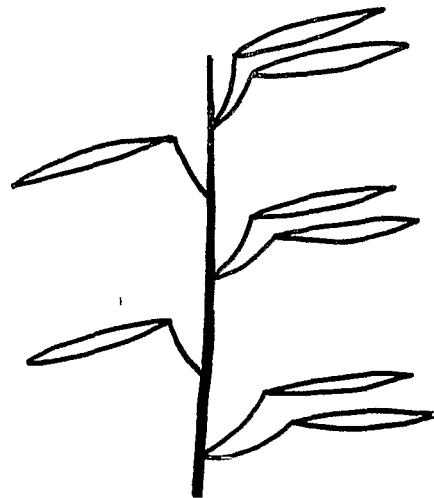


Fig. 14. — Rameau à phyllotaxie spéciale (ni distique, ni spiralée) observé sur plante perturbée. Ce cas est exceptionnel chez le cacaoyer

1) La mort spontanée de l'apex orthotrope fait-elle partie, ou non, de la même voie de morphogenèse que l'apparition de formes intermédiaires instables (tableau III) ?

2) Nous avons observé, sur plante perturbée, un rameau de *Theobroma cacao* L. à phyllotaxie spéciale, ni distique, ni spiralée (fig. 14). Il représente une voie de morphogenèse à manifestation rarissime, impossible à inclure dans notre échelle arbitraire.

3) En ce qui concerne les formes intermédiaires (tableau III), on peut se demander s'il n'existe pas toute une série de caractères, dont les variations se font ou non selon le programme connu. Il arrive par exemple qu'une branche charpentière ait des caractères intermédiaires entre une branche char-

pentière classique et un rejet orthotrope. Une telle « branche-rejet » (Séquier J., 1966-1970) a une structure orthotrope vraie ou intermédiaire, mais un port plagiotrope typique, qu'elle conserve jusqu'à sa propre couronne (fig. 7D).

D'une manière générale, il semble possible chez les plantes perturbées de dissocier plus ou moins les diverses voies de morphogenèse. Les caractères habituels d'orthotropie du cacaoyer (tropisme vertical, phyllotaxie spiralée, ramifications groupées en couronne) et de plagiotropie (tropisme sub-horizontale, phyllotaxie distique, ramifications isolées) peuvent être disjoints et recombines ; par exemple, pour une « branche-rejet » : tropisme sub-horizontale, phyllotaxie spiralée ou intermédiaire, ramifications isolées et groupées en couronne.

DISCUSSION

La méthode quantitative à voie ontogénique supposée unique est une approximation intéressante de la réalité et un bon outil de travail, mettant aisément en relief les gradients morphogénétiques. L'existence de ces derniers est indubitable, tout au moins au niveau de l'individu perturbé et au niveau des populations d'individus « normaux ». Il ne faut cependant pas perdre de vue que cette méthode ne permet pas de rendre compte de tous les phénomènes observés.

En fait, les résultats obtenus, pour intéressants qu'ils soient, posent davantage de questions qu'ils n'en résolvent. Nous allons en passer quelques-unes en revue.

Comme il existe un gradient de morphogenèse, il existe peut-être aussi un gradient de sensibilité à la dominance apicale (de la part des divers apex sur les bourgeons axillaires de la plante).

Ainsi (fig. 15), les bourgeons du milieu d'un article de tronc sont très sensibles à la dominance apicale,

car ils ne débourent qu'après section de l'axe. Ce double gradient rend compte, pour une part, de l'architecture de la plante. Il ne représente cependant qu'une hypothèse parmi d'autres, qui n'explique pas, de toute façon, la mort de l'apex orthotrope, lors de l'apparition de la couronne.

Une autre question est : « Quelle est l'origine de l'induction plagiotrope et pourquoi celle-ci affecte-t-elle moins les bourgeons secondaires que les bourgeons primaires ? » Chez certains *Phyllanthus* (Euphorbiacées), ces phénomènes ont été expliqués par le rôle organisateur de l'apex orthotrope qui agit sur les initiums ou primordiums des bourgeons les plus proches, donc surtout sur les bourgeons primaires (Bancilhon L., 1969). Les bourgeons secondaires apparaîtront plus tard, donc plus loin. Ces processus entrent donc vraisemblablement dans le cadre des corrélations internes mises en évidence dans le développement de certains végétaux supérieurs (Nozeran R., Bancilhon L., Neville P., 1971) ainsi qu'en embryologie animale.

CONCLUSION

Avant cette étude, l'apparition de la plagiotropie chez les axes feuillés du jeune cacaoyer nous semblait être un phénomène en tout-ou-rien, opposant un axe orthotrope (typique) unicaule et des axes plagiotropes (typiques) ramifiés. Force nous est de constater actuellement qu'il existe, entre ces deux expressions phénotypiques, une gradation possible, qui peut se matérialiser dans le développement

spontané ou forcé des derniers bourgeons axillaires du jeune tronc. On peut observer sur eux des formes intermédiaires instables, lorsque le développement de la plante a été préalablement perturbé. Ce passage brutal ou graduel à la plagiotropie est lui-même soumis, dans ses caractéristiques, à une variation plus ou moins aléatoire, comme tous les phénomènes biologiques.

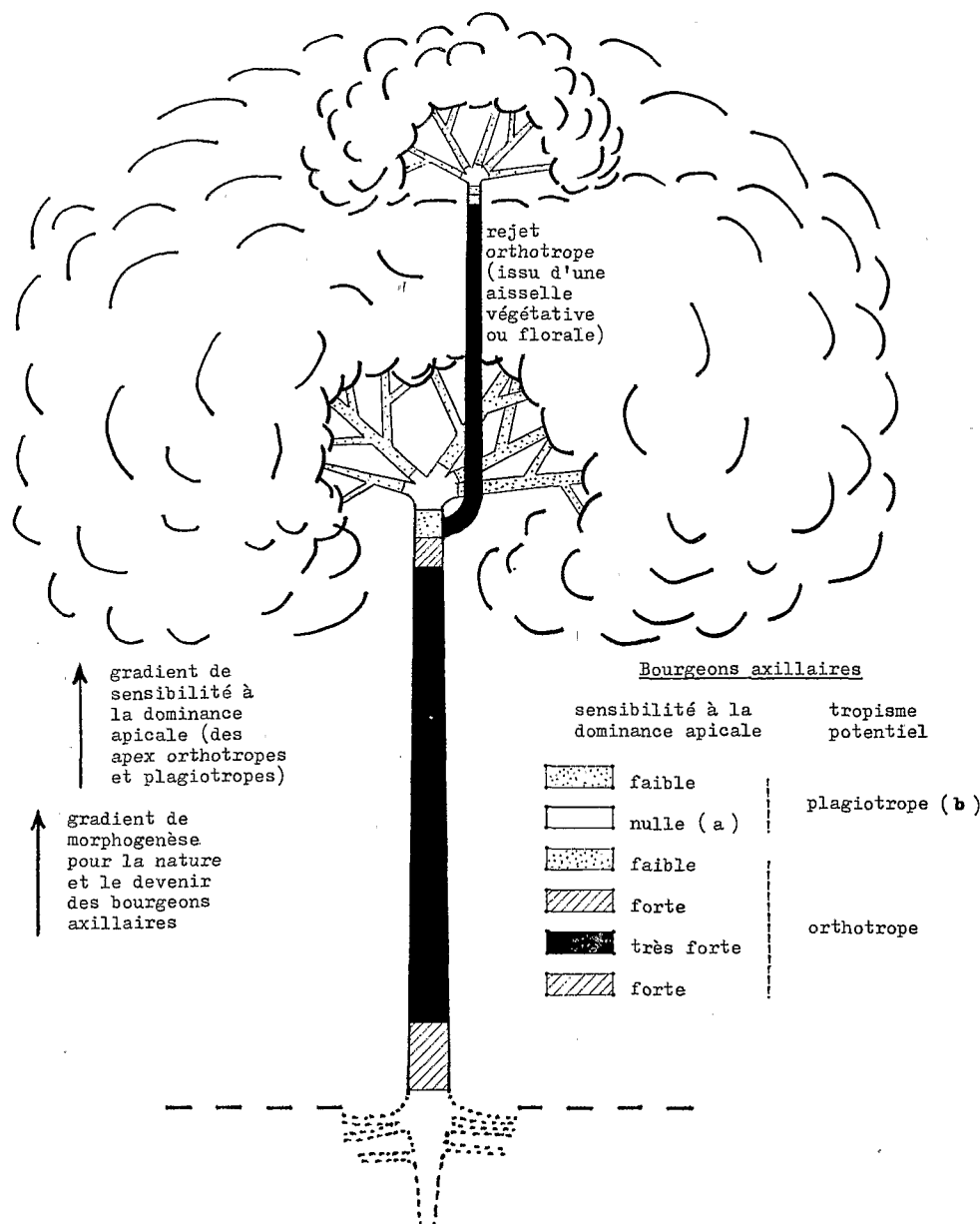


Fig. 15. — Morphogénèse schématique de *Theobroma cacao* L. (« modèle de Nozeran »). Hypothèse d'un double gradient (1) de sensibilité à la dominance apicale et (2) de tropisme potentiel, au niveau des bourgeons axillaires végétatifs.

a) Trois à cinq bourgeons insensibles à la dominance apicale (rameaux plagiotropes à développement anticipé), b) possibilités de reversion vers l'orthotropie après floraison, à proximité de la fourche.

BIBLIOGRAPHIE

- BANCILHON (L.), 1969. — Etude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. Naturelles* (Paris), Bot., 12, X, 129-131, 137-154, 217-220.
- BRAUDEAU (J.), 1969. — Le cacaoyer. Techniques agricoles et productions tropicales XVII, Maisonneuve et Larose (Paris), 31-34, 47-49.
- CHADEFAUD (M.), EMBERGER (L.), 1960. — Traité de botanique systématique. Masson (Paris), II, I, 293-294.
- CHAMPAGNAT (P.), 1954. — Recherches sur les « rameaux anticipés » des végétaux ligneux. *Revue de cytologie et de biologie végétales* (Paris), XV, I, 1-50.
- CHARRIER (A.), 1969. — Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao*). *Café Cacao Thé* (Paris), XIII, 2, 97-115.
- HALLÉ (F.), MARTIN (R.), 1968. — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia* (Paris), n. s., 8, 475-504.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monog. Bot. et Biol. Vég., Masson (Paris).
- LENT (R.), 1966. — The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*. *Turrialba* (Turrialba), 6, 4, 352-358.
- NOZERAN (R.), BANCILHON (L.), NEVILLE (P.), 1971. — Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis* (New York), 9, 3-8, 56-58, 60-62.
- SÉQUIER (J.), 1966-1970. — Travaux non publiés (rapports annuels d'activité et rapport de synthèse). ORSTOM (Paris).

URQUHART (D. H.), 1961. — Cocoa, 293 p., Longmans (Londres).

VOGEL (M.), 1967. — Travaux non publiés. Rapport annuel d'activité, ORSTOM et IFCC (Paris), p. 5.

VOGEL (M.). — Existence d'un gradient morphogène au niveau des bourgeons végétatifs supérieurs des axes orthotropes chez le cacaoyer (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*). Apparition de la plagiotropie. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXII, n° 1, janv.-mars 1978, p. 13-30, fig., tabl., réf.

Chez le cacaoyer, arbre à rameaux dimorphes (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*), l'apparition de la couronne au sommet du jeune tronc semble *a priori* un phénomène en tout-ou-rien, dans lequel s'opposent un axe orthotrope typique unicaule et des axes plagiotropes ramifiés. Une étude plus précise, sur jeunes troncs « couronnés » non fleuris, montre en fait une progression graduelle dans certaines caractéristiques telles que la phyllotaxie, la forme des feuilles, la possibilité et la nature de ramifications éventuelles. L'observation du développement spontané ou forcé des derniers bourgeons axillaires du jeune tronc met en évidence deux types possibles de passage à la plagiotropie. Brutal chez des plantes issues de graines, il est graduel chez certaines plantes à développement préalablement perturbé. L'observation, sur eux, de formes intermédiaires instables, mi-orthotropes, mi-plagiotropes, en témoigne. La localisation, la nature et l'importance de la zone de passage à la plagiotropie (au sommet du jeune tronc) sont elles-mêmes soumises aux fluctuations « aléatoires » communes à tous les phénomènes biologiques. A partir du moment où le jeune axe « couronné » a déjà fleuri, ce type de morphogenèse subit des perturbations notables, qui ne sont pas abordées ici.

VOGEL (M.). — Bestehen eines morphogenen Gradienten auf der Höhe der oberen vegetativen Knospen der orthotropen Achsen beim Kakaobaum (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*). Auftreten der Plagiotropie. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXII, n° 1, janv.-mars 1978, p. 13-30, fig., tabl., réf.

Beim Kakaobaum, einem Baum mit dimorphen Zweigen (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*) scheint das Erscheinen der Krone an der Spitze des jungen Stammes *a priori* ganz oder gar nicht eine Erscheinung in welcher eine typische orthotrope Einstielachse und verzweigte plagiotrope Achsen sich gegenüberstehen. Eine genauere Untersuchung an jungen « gekrönten » nicht blühenden Stämmen zeigt tatsächlich ein allmählicher Fortschritt bei gewissen Merkmalen wie die Phyllotaxie, die Blätterform, die Möglichkeit und die Natur eventueller Verzweigungen. Die Beobachtung der spontanen oder gezwungenen Entwicklung der letzten Axillarknospen des jungen Stammes lässt zwei mögliche Arten eines Übergangs zur Plagiotropie erkennen. Brutal bei aus Samen hervorgegangen Pflanzen erfolgt sie schrittweise bei gewissen Pflanzen mit zuvor gestörter Entwicklung. Die bei ihnen gemachte Beobachtung von unbeständigen halb orthotropen, halb plagiotropen Zwischenformen zeugt dafür. Die Lokalisierung, die Natur und die Bedeutung der Übergangszone zur Plagiotropie (an der Spitze des jungen Stammes) unterliegen selbst den unvorgesehenen Schwankungen die allen biologischen Erscheinungen gemeinsam sind. Vom Augenblick an wo die junge « gekrönte » Achse schon blühte erfährt diese Art von Morphogenese bedeutende Störungen, die hier nicht erörtert werden.

VOGEL (M.), 1975. — Croissance rythmique du cacaoyer. Thèse 3^e cycle, Université Paris XI, Centre d'Orsay.

VOGEL (M.), 1975. — Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* (Paris), XIX, 4, 265-290.

VOGEL (M.). — Existence of a morphogenous gradient in the upper vegetative buds in the orthotropic axes of the cocoa tree (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*). Occurrence of plagiotropie. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXII, n° 1, janv.-mars 1978, p. 13-30, fig., tabl., réf.

In the cocoa tree, a tree with dimorphous branches (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*), the appearance of the crown at the top of the young trunk seems *a priori* a phenomenon, which either occurs or does not occur, in which a typical single-stemmed orthotropic axis is opposite to ramified plagiotropic axes. A more precise study on young « crowned » trunks that have not flowered, shows in fact that a gradual progression occurs in certain characteristics such as the phyllotaxis, the shape of the leaves, the possibility of the occurrence and the nature of possible ramifications. The observation of spontaneous or forced development of the last axillary buds of the young trunk shows two possible types of passages to plagiotropie. Sudden in plants derived from seeds, it is gradual in certain plants whose development has previously been disturbed. The observation in these of unstable, semi-orthotropic and semi-plagiotropic intermediate forms bear witness to this. The localisation, nature and importance of the zone of the passage to plagiotropie (at the top of the young trunk) are themselves subject to « random » fluctuations, common to all biological phenomena. From the moment when the young « crowned » axis has already flowered, this type of morphogenesis is subjected to appreciable disturbances, which are not touched upon here.

VOGEL (M.). — Existencia de un gradiente morfógeno a nivel de los brotes vegetativos superiores de los ejes ortotropos del cacao (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*). Aparición de la plagiotropia. *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XXII, n° 1, janv.-mars 1978, p. 13-30, fig., tabl., réf.

En el cacao, árbol de ramos dimorfos (*Theobroma cacao* L., *Sterculiaceae*), la aparición de la copa en la parte superior del tronco joven parece constituir, *a priori*, un fenómeno por todo o por nada, en el cual se oponen un eje ortotrope típico unicaule y, asimismo, ejes plagiotropos ramificados. Un estudio más preciso, de troncos jóvenes no floridos, pero en los cuales la copa se encuentra ya formada, demuestra una progresión gradual de ciertas características, como, por ejemplo, la filotaxia, la forma de las hojas, la posibilidad y el género de las posibles ramificaciones. La observación del desarrollo espontáneo o forzado de los últimos brotes axilares del tronco joven evidencia dos tipos posibles de paso a la plagiotropia. Este fenómeno, que es repentino en el caso de las plantas procedentes de semillas, es gradual cuando se trata de ciertas plantas de desarrollo previamente perturbado. La observación, en estos casos, de formas intermedias inestables, semiorotropas o semiplagiotropas, constituye un buen testimonio. La localización, el género y la importancia de la zona de paso a la plagiotropia (en la parte superior del tronco joven) quedan a su vez sometidos a las fluctuaciones « aleatorias », que son comunes a todos los fenómenos biológicos. A partir del momento en que el joven eje con copa ya formada ha florecido, este tipo de morfogénesis sufre perturbaciones apreciables, que no son tratadas en el presente artículo.