

# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA MORPHOGENÈSE ET DE LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DU CACAOYER (*Theobroma cacao* L.)

A. CHARRIER

Assistant de recherches I. N. R. A. O. R. S. T. O. M.  
Détaché à l' I. F. C. C., Ilaka-Est, Madagascar

## INTRODUCTION

L'importance de la culture du cacaoyer en Afrique intertropicale a conduit à des recherches dans des centres spécialisés pour l'amélioration de sa production. Ainsi, à la Station de Nkoemvone (1), le premier effort de sélection a été la détection d'arbres productifs adaptés aux conditions climatiques locales, parmi les populations du type Trinitario cultivées dans le pays depuis l'introduction du cacaoyer, d'une part, et des sélections du type Trinitario, introduites récemment de Trinidad, d'autre part. Pour utiliser immédiatement les potentialités des arbres retenus, la multiplication végétative est la technique la plus appropriée. Outre que les boutures forment un clone génétiquement homogène, elles ont une précocité de floraison qui permet de gagner un à deux ans sur les arbres issus de semis. Mais la technique de bouturage n'est applicable qu'en station, sur un nombre limité de « têtes de clones », et le prix de revient des plants obtenus est élevé (environ 50 F CFA).

Dans un deuxième cycle de sélection, actuellement en cours de réalisation, l'utilisation de semences

sélectionnées pour la création des plantations apparaît moins onéreuse et plus intéressante que l'emploi des boutures, dans la mesure où les arbres issus de semis présentent un fort rendement et une

Cacaoyer hybride de deux ans et demi



Cl. I. F. C. C.

(1) Station du Cacaoyer de Nkoemvone, Institut Français du Café et du Cacao (I. F. C. C.), B. P. 65, Ebolowa, République Fédérale du Cameroun.

Café Cacao Thé, vol. XIII, n° 2, avril-juin 1969  
O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N°

1591

Cote

B ex unique

meilleure précocité de floraison que les arbres cultivés localement (LIABEUF J., 1959). Des populations de cacaoyers haut-amazoniens, de type Forastero, issus de prospections au centre d'origine de l'espèce, répondent à ce double objectif. Ils sont utilisés essentiellement en croisement avec des arbres issus de sélections locales ou étrangères remarquables par leur adaptation climatique et la qualité de leurs fèves. Les semences hybrides obtenues constituent des populations hétérogènes.

Ultérieurement, on pourra utiliser, grâce au bouturage, cette nouvelle source de variabilité et tirer ainsi le meilleur parti des arbres les plus productifs présentant une bonne précocité de floraison. Même si l'on préfère, dans certains pays, l'emploi de semences à celui de boutures, la multiplication végétative reste néanmoins nécessaire pour la conduite de la sélection, de l'expérimentation agronomique et la création de champs semenciers entre clones intercompatibles.

L'étude de la multiplication végétative du cacaoyer et du comportement des boutures a donc un intérêt pratique et scientifique tout particulier.

Les résultats obtenus sur d'autres plantes, qui ont fait l'objet d'études de morphogenèse, nous fournissent des renseignements plus précis sur la façon d'aborder ce sujet (BANCILHON L., NOZERAN R. et ROUX J., 1963 ; ROUX J., 1968, NOZERAN R., 1968). Il apparaît qu'une connaissance la plus approfondie possible de la morphologie causale du cacaoyer est nécessaire pour entreprendre des recherches sur le devenir des boutures.

Dans la présente étude, nous avons rapporté les traits morphologiques généraux du cacaoyer issu de semis d'après les données de la bibliographie et de nos observations personnelles, avant d'ébaucher une première approche de la morphogenèse de cette plante en liaison avec sa multiplication végétative.

## MORPHOLOGIE DESCRIPTIVE

### LE SYSTÈME RACINAIRE

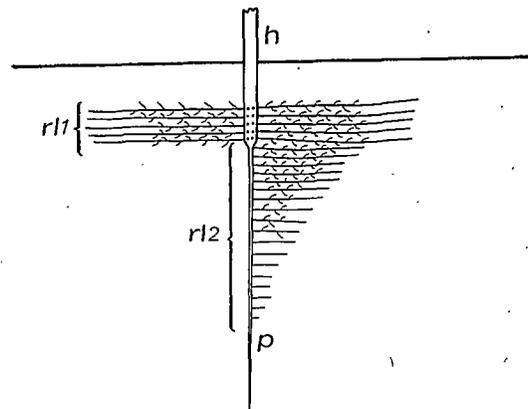
La « fève » du cacaoyer est une graine sans albumen à deux cotylédons. Sa germination est épigée. Il se forme une racine primaire orthotrope, à géotropisme positif et à croissance rapide. Dans sa zone hypocotylaïre « prégerminative », cette racine porte le plus souvent, suivant six génératrices verticales, en moyenne cinq ébauches racinaires très rapprochées et initiées dans le sens basipète par rapport à son apex. Ces dernières se développent horizontalement. Dans quelques cas, le nombre de séries verticales est de cinq ou sept par plantule. La partie « post-germinative » du pivot porte aussi des racines secondaires plagiotropes plus tardives qui apparaissent en ordre épars et acropète (DYANAT-NEJAD H., 1968). Ce jeune système racinaire, abondamment pourvu en radicules sur les racines secondaires horizontales, présente donc un dimorphisme typique : le pivot vertical porte des racines latérales plagiotropes (fig. 1).

L'architecture acquise à la germination persiste au cours du temps. La croissance des racines, qui est continue chez la jeune plantule, deviendrait rythmique ensuite (Mc KELVIE A. D., 1953, 1954). Il serait certainement intéressant, malgré les difficultés que cela présente, d'étudier ce rythme de croissance et sa synchronisation éventuelle avec celui des axes aériens.

Chez l'arbre adulte issu de semis (fig. 2), le pivot vertical atteint en moyenne 40 à 80 cm de longueur. Il est prolongé par plusieurs racines

Fig. 1. — Architecture du système racinaire d'une jeune plante âgée de trois semaines

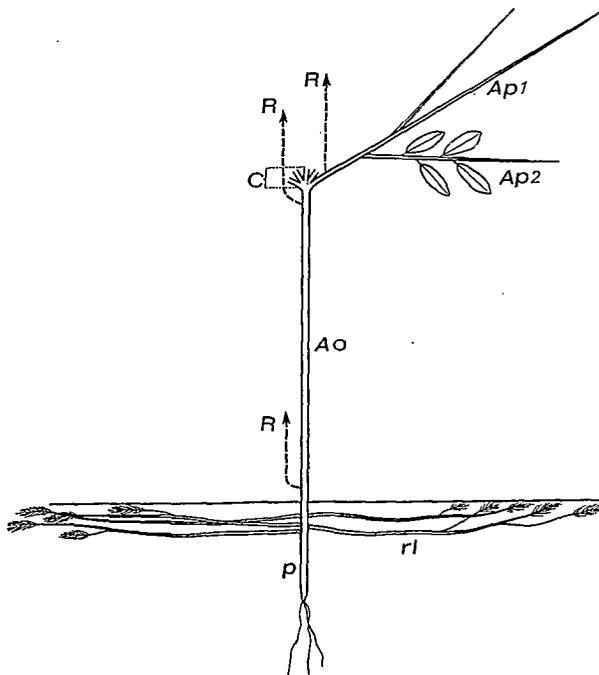
(h : hypocotyle ; p : pivot ; r11 : racines latérales plagiotropes portées par la zone « prégerminative » du pivot ; r12 : racines latérales plagiotropes portées par la zone « postgerminative » du pivot)



orthotropes qui peuvent plonger dans le sol jusqu'à 1,20-1,50 m (VAN HIMME M., 1959). Cet ensemble racinaire pivotant a une croissance « finie ». Il assure l'ancrage de l'arbre au sol. Outre ce rôle purement mécanique, le pivot intervient dans l'absorption de l'eau des couches profondes du sol. Il confère au cacaoyer une meilleure résistance à la saison sèche. Les racines latérales horizontales de 2 à 4 m de longueur (croissance plus ou moins « indéfinie ») forment une couronne répartie dans

Fig. 2. — Schéma de l'architecture des systèmes aérien et souterrain d'un cacaoyer adulte issu de semis

(p : pivot ; rl : racines latérales horizontales terminées par un abondant chevelu dans la couche superficielle du sol. Ao : tronc (axe orthotrope) ; R : rejet orthotrope ; Ap1 : branche plagiotrope primaire ; Ap2 : branche plagiotrope secondaire ; C : couronne de cinq branches charpentières Ap1)



la couche superficielle du sol (20 à 30 cm de profondeur). Elles s'y ramifient secondairement et sont toutes terminées par un abondant chevelu réparti dans l'horizon humifère du sol, juste sous le couvert végétal. Ce chevelu racinaire, constitué de jeunes radicelles nombreuses, assure la nutrition hydrique et minérale de la plante quand le sol est suffisamment humide en surface, c'est-à-dire pendant les périodes pluvieuses.

Anatomiquement, le polymorphisme des racines se manifeste dans leur structure primaire. D'après BROOKS E. et GUARD A. (1952), il y a six faisceaux du bois dans le pivot et quatre dans les racines latérales. Mais une étude récente de la structure anatomique des racines de jeunes plantes (DYANAT-NEJAD H., 1968) nous prouve qu'elle n'est pas aussi simple. Cet auteur a mis en évidence une fluctuation du nombre des faisceaux ligneux primaires du pivot (cinq à douze) et des racines secondaires horizontales (trois à cinq). La racine orthotrope a un plus grand nombre de faisceaux que les racines plagiotropes, les valeurs moyennes étant supérieures à six pour le pivot et voisines de quatre pour les racines latérales.

Il n'en reste pas moins vrai, cependant, que la

structure anatomique des racines, jointe à l'observation des tropismes peut servir à aborder l'analyse du polymorphisme racinaire.

## LE SYSTÈME AÉRIEN

De même que dans sa partie souterraine, le cacaoyer présente un dimorphisme caulinaire de sa partie végétative aérienne (fig. 2). Les caractéristiques morphologiques comparées de ses axes sont les suivantes :

### Caractères différentiels

#### Disposition des axes

Ce sont la disposition et l'orientation des axes aériens qui nous révèlent de façon immédiate leur dimorphisme (URQUHART D. H., 1961). Le tronc vertical (axe orthotrope) et non ramifié porte un pseudo-verticille (la « couronne ») de branches charpentières ramifiées, sub-horizontales (axes plagiotropes). Celles-ci forment un « gobelet » dont l'angle d'ouverture est une caractéristique de la population observée. Ainsi, les types haut-amazoniens introduits au Cameroun ont des branches pratiquement horizontales, alors que les populations « locales » ont un port plus érigé.

#### Phyllotaxie

La disposition des feuilles sur les deux axes considérés est différente. Elle est distique sur les

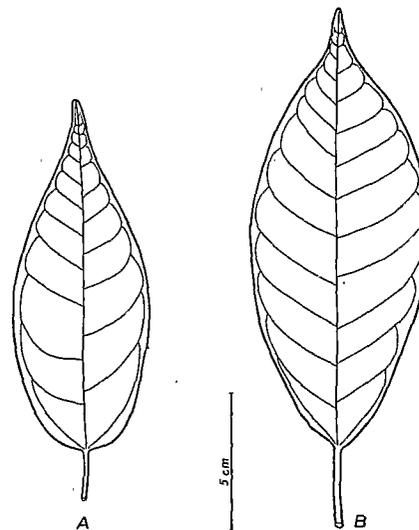


Fig. 3. — Polymorphisme foliaire de l'axe orthotrope

A : feuille ovale elliptique (phase « postgerminale ») ;  
B : feuille obovale elliptique

axes plagiotropes et rayonnante sur l'axe orthotrope. La détermination d'un indice phyllotaxique précis n'est pas toujours très aisée comme l'a montré PLANTEFOL L. (1948, 1951) chez d'autres plantes. On comprend que les valeurs proposées pour l'axe orthotrope du cacaoyer varient avec les auteurs (BROOKS E. et GUARD A., 1952; BURLE L., 1961; NAUDORF G. et BUSSLER W., 1962; URQUHART D. H., 1961). L'indice phyllotaxique le plus communément admis est  $3/8$ , plus rarement  $2/5$  ou  $5/13$ .

Remarquons que le jeune axe orthotrope présente à sa base une phase particulière, repérable par la production de feuilles à limbe ovale elliptique. Celui-ci devient progressivement obovale en montant le long de l'axe (fig. 3). Nous pouvons donc caractériser ce gradient foliaire par la forme et les dimensions des feuilles successives portées par l'axe orthotrope.

### Mode de ramification et de croissance

Une étude récente a montré qu'à chaque aisselle foliaire des axes orthotrope et plagiotrope se trouvent des bourgeons sériés (LENT R., 1966). Peu après la formation du bourgeon axillaire principal, un petit méristème apparaît sur son flanc, face au pétiole. Ce bourgeon axillaire, « subordonné », est suivi par la formation d'un ou deux autres bourgeons de même nature, suivant deux génératrices plus ou moins nettes, quand le bois qui les porte est aoûté et vigoureux. L'arrangement des bourgeons de l'aisselle cotylédonnaire est particulier (trois à six bourgeons « subordonnés » en demi-cercle formant une masse compacte).

La nature de ces ébauches axillaires et de leurs productions dépend de l'axe qui les porte, de leur position sur celui-ci et de leur âge propre. La forme caractéristique de l'arbre adulte (fig. 2) est liée au développement immédiat des bourgeons axillaires de l'extrémité de l'axe orthotrope (formation de la « couronne » de branches charpentières plagiotropes), d'une part, et au développement quelque peu retardé de bourgeons axillaires portés par la partie jeune des branches plagiotropes (ramifications de deuxième ordre et plus), d'autre part. Enfin, on observe parfois, sur les portions âgées, la croissance d'axes végétatifs appelés rejets qui perturbent quelque peu l'architecture typique du cacaoyer. Nous examinerons successivement le mode de ramification et de croissance de ces trois types d'axes.

#### Axe orthotrope

Les bourgeons axillaires de l'axe orthotrope restent latents par le jeu de corrélations d'inhibition. Celles-ci peuvent être levées par suppres-

sion du bourgeon terminal de l'axe. Dans ce cas, un bourgeon axillaire d'une ou plusieurs feuilles proches de la section donnent des axes de relais de nature orthotrope.

Lorsque l'arbuste est âgé de douze à dix-huit mois, sa tige unique dressée cesse de croître par mort de son apex. Généralement, le bourgeon premier initié de la série axillaire des cinq dernières feuilles formées au sommet de l'axe orthotrope se développe immédiatement, ou presque, en cinq branches charpentières plagiotropes. La croissance de l'axe orthotrope est finie et celui-ci atteint une hauteur moyenne qui varie avec la famille observée et les conditions de milieu dans lesquelles la plante est placée. Elle peut être estimée par une mesure directe ou par comptage du nombre de feuilles initiées.

#### Axe plagiotrope

Les ébauches des branches charpentières ont une disposition spatiale correspondant à la phyllotaxie de l'axe orthotrope. Du fait que la région subapicale de l'axe orthotrope où elles naissent est caractérisée par des entre-nœuds réduits, dus au ralentissement de la croissance du bourgeon principal, les jeunes tiges plagiotropes primaires constituent finalement un pseudo-verticille ou « gobelet ».

Les branches plagiotropes ont une croissance plus ou moins « indéfinie ». En même temps, elles se ramifient monopodiquement à partir de bourgeons axillaires, apparemment quelconques, de la zone de tige récemment aoûtée. Les branches secondaires ont les mêmes caractéristiques que les axes plagiotropes primaires. Elles peuvent se ramifier à leur tour et ainsi de suite.

Le nombre de ramifications des axes plagiotropes augmente avec le degré d'éclaircissement (VAN HEMME M. et PETIT J., 1958). La lumière jouerait en fait par le biais d'une perte de dominance du bourgeon terminal aux températures élevées (MURRAY D. B., 1964).

#### Rejets

De façon moins constante, il se développe sur les individus âgés des rejets dont la position et la fréquence d'apparition sont très variables (fig. 2).

On observe des rejets orthotropes typiques qui forment leur couronne de branches plagiotropes plus ou moins vite :

- à la base du tronc ;
- en haut du tronc, juste sous la couronne ;
- à la base des branches charpentières plagiotropes.

À la base de ces dernières se développent aussi des rejets plagiotropes.

Parmi les rejets observés, quelques-uns ont un

aspect particulier qui se traduit par une phyllotaxie inhabituelle. C'est ainsi que nous avons vu un rejet poussant sur le tronc, juste sous la couronne, et dont l'apex fonctionnait d'abord sur le mode orthotrope et continuait sur le type plagiotrope. D'autres exemples de rejets non typiques ont été décrits (URQUHART D. H., 1961 ; SEQUIER J., 1966).

Sur le bois âgé qui porte ces axes végétatifs, il est difficile de repérer leur origine. Toutefois, dans un certain nombre de cas, la feuille ou les traces foliaires subsistent et permettent de conclure à une origine axillaire du rejet. LENT R. (1966) arrive à la même conclusion à la suite d'une étude anatomique.

## Caractères communs

Bien que les différents rameaux du cacaoyer puissent se distinguer, comme il vient d'être dit, par leur orientation, leur phyllotaxie, leur mode végétatif de croissance et de ramification, ils ont en commun certains caractères comme la croissance rythmique et l'aptitude à fleurir.

### Croissance rythmique

L'allongement des axes orthotrope et plagiotrope se fait par poussées successives de l'axe (« flushes »). Ces unités de croissance présentent, à leur base, une zone à entre-nœuds courts et petites feuilles, puis une zone à entre-nœuds longs et grandes feuilles. Les petites feuilles ont un limbe rapidement caduc et des stipules persistantes. L'importance relative des deux zones est variable. Elles correspondent à deux périodes différentes de croissance du bourgeon terminal de l'axe. La zone à entre-nœuds longs est édifiée pendant une phase de croissance rapide. Ensuite, il semble qu'il se produise un arrêt, précédant une nouvelle phase de croissance active. Ce repos apparent correspond à une phase de croissance lente que l'on retrouve à la base de la poussée suivante sous forme d'une zone à entre-nœuds courts et à feuilles réduites sans limbe foliaire. Ainsi, il paraît y avoir une correspondance entre la vitesse de croissance du bourgeon terminal et la nature des feuilles formées.

Les jeunes feuilles, plus ou moins riches en anthocyanes et molles, de la zone de croissance rapide évoluent en feuilles adultes vertes et rigides. Pendant ce temps, la portion verte de la jeune poussée s'aôte progressivement à partir de sa base. Comparativement, l'aôte des axes orthotropes est moins rapide que celui des axes plagiotropes. Chez ces derniers, le stade semi-aôte qui a été reconnu comme étant le plus propice pour

le bouturage se définit par la coloration. L'axe est vert à sa face inférieure et brun à sa face supérieure.

Sur l'axe aôte et âgé, les grandes feuilles adultes tombent et leur bourgeon axillaire principal meurt peu de temps après (LENT R., 1966).

### Floraison et fructification

Sur le tronc et les branches aôtés, qui ont, le plus souvent, perdu leurs feuilles, un ou plusieurs bourgeons « subordonnés » latents donnent naissance aux inflorescences. La disposition de ces dernières est donc liée à la phyllotaxie des axes. LENT R. (1966) a reconnu l'origine axillaire du coussinet floral. Celui-ci porte régulièrement des fleurs quand les conditions sont favorables et fonctionne comme un rameau court. Chaque fleur est construite sur le type pentamère caractéristique de la famille des sterculiacées. L'inflorescence est une cyme bipare.

Sur les axes aôtés dont les méristèmes axillaires sont induits dans le sens floral, la périodicité de floraison est liée aux conditions climatiques. La floraison se produit aux deux saisons des pluies dans les régions équatoriales. D'après ALVIM P. de T. (1957, 1965), elle est favorisée par une température moyenne mensuelle supérieure à 23° C et une pluviosité moyenne excédentaire par rapport à l'évapotranspiration potentielle de la plante.

La pollinisation du cacaoyer est entomophile (BURLE L., 1961 ; URQUHART D. H., 1961). La fécondation est généralement croisée. Ce facteur d'allogamie est souvent renforcé par des phénomènes d'incompatibilité à déterminisme sporophytique (COPE F. W., 1959).

Dé la fécondation à la maturité du fruit, il s'écoule six à huit mois. Le fruit appelé « cabosse » est une baie qui contient les graines (« fèves »), disposées suivant cinq rangées autour du placenta axial. La fève, en germant, redonne toujours un axe aérien orthotrope. Il s'est donc produit, lors du processus aboutissant à la formation de la graine, une différenciation qui permet le retour aux caractères juvéniles de la plantule de cacaoyer.

## CONCLUSION

Les caractéristiques morphologiques essentielles du cacaoyer issu de semis sont les suivantes (tabl. I et fig. 2) :

- un polymorphisme des axes végétatifs (axes orthotrope et plagiotrope) et des racines (pivot et racines latérales horizontales) ;
- une croissance rythmique des axes aériens et peut-être souterrains ;

TABLEAU I

Caractéristiques comparées des organes dimorphes souterrains et aériens

1) *Partie souterraine*

|                                        | Pivot                                            | Racines latérales                                |
|----------------------------------------|--------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| Orientation .....                      | verticale                                        | horizontale                                      |
| Formations vasculaires primaires ..... | le plus souvent hexarches                        | le plus souvent tétrarches                       |
| Présence de radicelles                 | +                                                | +                                                |
| Rôle .....                             | ancrage au sol absorption de l'eau en profondeur | essentiel de l'alimentation minérale et hydrique |

2) *Partie aérienne*

|                   | Axe orthotrope (tronc, rejets) | Axe plagiotrope (branches charpentières) |
|-------------------|--------------------------------|------------------------------------------|
| Orientation ..... | verticale                      | sub-horizontale                          |
| Phyllotaxie ..... | 3/8                            | ½                                        |
| Symétrie .....    | axiale                         | bilatérale                               |
| Croissance .....  | finie                          | indéfinie ?                              |
| Floraison .....   | +                              | +                                        |

— des coussinets floraux axillaires sur les tiges âgées (cauliflorie sur tronc orthotrope et branches charpentières plagiotropes).

A côté de ces constantes morphologiques du cacaoyer, il existe d'autres caractéristiques beaucoup plus variables dans leur manifestation ; il en est ainsi des rejets végétatifs qui peuvent même présenter des types inhabituels de dévelop-

pement par rapport aux axes de la plante normale.

Le cacaoyer issu de semis présente un polymorphisme des systèmes aérien et souterrain favorable à une investigation expérimentale sur le déterminisme d'un agencement aussi précis des axes. Peu de travaux concernent la morphogenèse de cette plante ; aussi, allons-nous nous intéresser à son approche expérimentale.

## MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Un certain nombre de faits d'observation ont retenu, dès l'abord, notre attention :

— le devenir d'une bouture est différent de celui d'une plante issue de semis ;

— le comportement des boutures n'est pas homogène. L'action du génotype et des conditions écologiques est certaine. Mais il est beaucoup plus surprenant de constater cette hétérogénéité lorsque les boutures proviennent du même arbre, alors que les seuls facteurs en cause sont l'emplacement du fragment prélevé sur la plante entière et son stade de développement.

Des investigations sérieuses sur le devenir des boutures nécessitent donc un prélèvement rationnel de celles-ci sur la plante. Ce type de prélèvement n'est concevable qu'en fonction d'une connaissance approfondie de la croissance et de la morphogenèse du végétal. Il nous est apparu, au cours de l'étude de la morphologie de l'arbre issu de semis, que les données actuellement disponibles à ce propos sont insuffisantes. Il est donc nécessaire d'orienter d'abord les recherches vers l'étude du déterminisme de l'architecture d'un arbre de génotype connu, placé dans des conditions de milieu

écologique déterminées, ce qui revient, en définitive, à l'analyse du déterminisme interne de la formation d'un organe donné du cacaoyer.

Nous nous référerons plus particulièrement aux études de morphogenèse réalisées chez d'autres végétaux, comme certains *Phyllanthus* (BANCELHON L., NOZERAN R., ROUX J., 1963 ; ROUX J., 1968 ; NOZERAN R., 1968) qui présentent, eux aussi, un dimorphisme des axes aériens. Les protocoles expérimentaux retenus pour analyser les influences réciproques existant entre les différentes parties de ces plantes nous ont servi de modèle.

Nous allons, dans cette deuxième partie, après avoir précisé les techniques d'étude de la morphogenèse du cacaoyer, rapporter les premiers résultats obtenus à la Station de Nkoemvone (CHARRIER A., 1966). Chez cette plante, certaines expériences demandent beaucoup de temps (un an ou plus), tout particulièrement celles qui concernent le développement du système aérien. C'est là un des défauts des arbustes cultivés, pluriannuels, qui rendent l'expérimentation longue et coûteuse. Néanmoins, elle est justifiée par l'intérêt théorique, agronomique et économique de cette espèce pour les pays producteurs. Nous ne présenterons donc

que des résultats partiels qui permettent déjà de montrer l'intérêt de l'étude approfondie de la morphogenèse du cacaoyer pour la conduite rationnelle de sa multiplication végétative.

Ces travaux sont poursuivis actuellement, à la Station de Nkoemvone au Cameroun (SEQUIER J. et VOGEL M.) et en serre, au laboratoire de morphologie végétale expérimentale de la Faculté des sciences d'Orsay (DYANAT-NEJAD H.).

## TECHNIQUES UTILISÉES

Pour que l'expérimentation soit valable, elle doit être conduite dans des conditions écologiques les plus précises possible. En effet, nous aurons l'occasion de signaler plus loin les observations réalisées par divers auteurs qui tendent à prouver que le milieu extérieur peut jouer un rôle dans la morphogenèse des organes du cacaoyer.

Les expériences ont été réalisées suivant les deux méthodes complémentaires que nous allons décrire.

### L'ablation d'organes ou de méristèmes

Par cette intervention, on essaie de préciser le rôle des organes ou des méristèmes supprimés aux divers stades de l'évolution de la plante en place. L'expérience est réalisée sur des plantes que l'on met avec leurs témoins dans des conditions de milieu contrôlées. La comparaison avec un témoin de même génotype pose quelques difficultés chez le cacaoyer, plante à fécondation croisée dont on ne possède que des populations. L'utilisation de plantes jumelles obtenues par bipartition d'une jeune plantule semble la solution pour obtenir des témoins morphologiques valables.

A la Station de Nkoemvone, les manipulations ont été réalisées dans l'ombrière des semis, dont les conditions écologiques sont les suivantes :

- température moyenne journalière :  $25^{\circ} \pm 3^{\circ}$  ;
- éclaircissement : 25 % de la lumière incidente ;
- humidité relative : supérieure à 70 %.

### Le bouturage

L'étude du comportement d'organes ou de portions d'organes détachés du végétal (boutures) permet de mettre en évidence certaines inter-actions se manifestant entre les diverses parties du végétal. Le bouturage, utilisé couramment pour la multi-

plication végétative du cacaoyer, est donc aussi un outil d'approche de sa morphogenèse.

### Technique de bouturage

De nombreuses études sur la technique de bouturage ont été publiées (PYKE E. E., 1932, CHEESMAN E. E. et SPENCER G. B. L., 1936, EVANS H., 1951, cités par VAN HIMME M. (1960) et URQUHART D. H. (1961); ARCHIBALD J. F. et Mc KELVIE A. D., 1955; BRAUDEAU J., 1957-1960; BURLE L., 1962; Mc KELVIE A. D., 1962; COURAUD A., 1960; DEUSS J., 1962; HARDY F., 1961; GRIMALDI J. et DIVARET F., 1960; HALL T. H. R., 1963; ROUSSEL M. et COURAUD A., 1968). Ces différents auteurs ont analysé la combinaison d'un certain nombre de facteurs assurant un pourcentage maximum d'enracinement dans les conditions de milieu de leur station de recherches. Les principaux facteurs retenus sont :

- l'origine génétique du clone ;
- l'aoutement de l'axe ;
- le nombre de feuilles portées par la bouture ;
- les facteurs externes intervenant sur l'enracinement (substances rhizogènes, substrat, éclaircissement, température, humidité) ;
- les différents systèmes de bouturage (en propagateur, sous polyéthylène).

Nous avons, à titre d'exemple, résumé dans le tableau II la technique industrielle de bouturage de la Station de Nkoemvone (Cameroun). L'obtention de boutures enracinées, utilisables en plantation est une opération de longue durée (dix à douze mois) qui nécessite beaucoup de main-d'œuvre spécialisée.



Bouture de cacaoyer à planter

Cl. I. F. C. C.

TABLEAU II

Technique de bouturage de la Station de Nkoemvone, I. F. C. C. (Cameroun)

1) Caractéristiques des boutures

a) *Prélèvement du fragment à bouturer* sur des arbres issus de boutures d'axes plagiotropes rassemblés en parc à bois.

- âge : la dernière poussée semi-aoûtée ;
- nature : généralement plagiotrope (plus quelques rejets orthotropes).

b) *Préparation des boutures* :

- par poussée : deux à trois boutures de deux à quatre feuilles ;
- habillage : réduction de la surface foliaire et suppression du bourgeon terminal lorsqu'il est en croissance rapide ;
- trempage de la base de l'axe dans une substance rhizogène.

2) Conditions d'enracinement des boutures

- milieu d'enracinement : sciure de bois grossière et décomposée ;
- mise en propagateur : à 100 % d'humidité ;
- température moyenne : 25°C à faible amplitude de variation ;
- lumière : 15 % de la lumière incidente (action indirecte sur la température) ;
- durée : six semaines.

3) Endurcissement des jeunes boutures au milieu naturel

a) *A l'humidité ambiante*, par ouverture progressive des propagateurs sur deux semaines. Les boutures enracinées sont alors repiquées dans de la terre végétale.

b) *A la lumière ensuite*, en stockant les boutures dans des ombrières admettant 25 % de la lumière incidente pendant les deux premiers mois et 40 % pendant les six mois suivants.

Action du génotype et de l'aoûtement sur la rhizogénèse

A Nkoemvone, le pourcentage de boutures d'axes plagiotropes semi-aoûtés enracinées à six semaines varie de façon importante avec le clone considéré :

| Clone        | Pourcentage d'enracinement | Pourcentage des boutures porteuses d'un cal |
|--------------|----------------------------|---------------------------------------------|
| ICS 40 ..... | 80-90 %                    | 20 %                                        |
| SNK 109..... | 80-90                      | 80                                          |
| SNK 10.....  | 50-80                      | 60                                          |
| SNK 30.....  | 50-80                      | 60                                          |

C'est un critère de choix des arbres retenus par sélection massale pour leur multiplication végétative (réussite d'au moins 80 %). Sur les boutures non enracinées, les feuilles jaunissent et tombent. A la base des boutures peut se former un cal plus ou moins important. A titre d'exemple, nous avons donné dans le tableau précédent le pourcentage de boutures âgées de six semaines porteuses d'un cal. Sur ce dernier, des ébauches racinaires peuvent ou non se différencier.

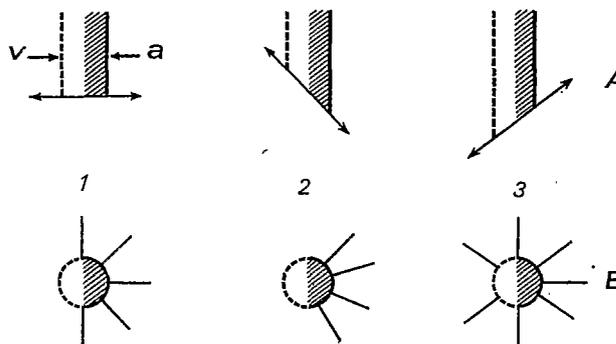
Fig. 4. — Action de l'aoûtement et de l'orientation du biseau de la bouture sur son enracinement (à six semaines).

Sur les boutures de rameaux plagiotropes semi-aoûtés, nous avons les zones suivantes :

- v : tissus « verts » (trait discontinu et partie blanche)
- a : tissus aoûtés (trait continu et partie hachurée)

A : orientation de coupe de la base de l'axe bouturé (A1 droite ; A2 oblique, l'extrémité du biseau étant formée de tissus aoûtés ; A3 oblique, l'extrémité du biseau étant formée de tissus « verts »)

B : répartition spatiale de l'enracinement autour de l'axe bouturé (B1 = unilatéral, B2 = très unilatéral, B3 = assez bien réparti)



Nous avons observé la répartition des racines latérales horizontales se formant sur les boutures de rameaux plagiotropes semi-aoûtés du clone SNK 37, après six semaines de bouturage. Dans l'ensemble, l'enracinement de ces boutures a tendance à être unilatéral, les racines se formant préférentiellement sur la face la plus aoûtée. Cette particularité est encore mieux mise en évidence si on coupe la base de la bouture en un biseau, formé principalement, soit de tissus aoûtés, soit de tissus « verts » (fig. 4). Ainsi, l'enracinement est franchement unilatéral quand l'extrémité du biseau est aoûtée. Par contre, il est plus régulier quand l'extrémité de la bouture est verte. D'autre part, pour une même « poussée » semi-aoûtée, coupée en deux portions, les boutures du sommet présentent un enracinement unilatéral plus fréquemment que celles de la base ; ceci peut être considéré comme lié au gradient d'aoûtement décroissant de la poussée de sa base au sommet. Enfin, la formation du cal à la base de la bouture n'est pas influencée par l'orientation du biseau. Il ressort de cette manipulation que, dans les conditions de bouturage retenues et pour le clone SNK 37, les ébauches racinaires ont tendance à naître préférentiellement sur la face aoûtée du fragment semi-aoûté, ce qui donne au système racinaire de six semaines une architecture dissymétrique.

Il n'en reste pas moins vrai que nous savons seulement faire enraciner des fragments semi-aoûtés. C'est un handicap pour l'étude du compor-

tement des boutures de diverses parties de l'arbre. Pour notre propos, il apparaît nécessaire d'acquiescer des techniques permettant le bouturage de fragments aussi bien « verts » qu'aoûtés.

## MORPHOGENÈSE DU SYSTÈME SOUTERRAIN

L'étude du déterminisme du dimorphisme racinaire a fait l'objet récemment de travaux intéressants. Nous l'aborderons successivement chez les plantules et les boutures.

### Etude du déterminisme de l'architecture du système radical des plantules

Nous avons vu dans la première partie que les racines latérales horizontales les plus précoces se forment dans une situation précise (racine « prégerminative ») et en nombre assez constant. Cette disposition se prête à l'analyse des corrélations qui peuvent lier la racine principale verticale aux racines latérales horizontales.

#### Rôle organisateur de l'apex racinaire orthotrope

Sachant que les organes formés les premiers influent surtout par leur zone méristématique sur ceux qui se développent ensuite, des décapitations du pivot ont été pratiquées, à divers stades du développement de la plantule, pour observer l'action du méristème orthotrope sur les ébauches plagiotropes.

La traumatisation du pivot provoque la formation, sur celui-ci, de racines de remplacement orthotropes au voisinage de la coupure, sur des jeunes plantes âgées de dix à dix-neuf semaines (SEQUIER J., 1966) et de une à trois semaines (CHARRIER A., 1966), croissant dans les conditions de milieu de l'ombrière des semis de la station. La direction de croissance des racines latérales ne semble pas affectée. Une étude plus approfondie (DYANAT-NEJAD H., 1968) sur de jeunes plantes élevées en serre à la Faculté des sciences d'Orsay (1) et âgées de dix-sept jours montre que la formation des racines orthotropes de remplacement est plus rapide dans les tissus jeunes du sommet que

dans les tissus plus âgés du milieu ou de la base de la racine postgerminative. L'étude ontogénique prouve que, dans tous les cas, les ébauches des racines de remplacement sont néoformées.

Le nombre de racines orthotropes régénérées sur des jeunes plantes âgées de trois semaines est très variable et sans liaison apparente et précise avec les racines latérales. Par contre, pour les jeunes plantes de deux semaines d'âge, il est limité par les jeunes racines plagiotropes en croissance active (zéro à cinq rejets quand les racines latérales sont présentes et de quatre à neuf quand elles sont supprimées). Sur les jeunes plantes âgées d'une semaine dont les racines latérales précoces ne sont pas développées, il apparaît cinq à huit régénérations orthotropes. Leur nombre est du même ordre de grandeur lorsque les racines plagiotropes sont supprimées à quatorze jours. La présence des jeunes racines secondaires horizontales qui manifestent une croissance rapide au moment de leur apparition, limite donc, pendant la deuxième semaine suivant le semis, le nombre des racines orthotropes de remplacement.

Il semble bien qu'aucune des ébauches pré-existantes, normalement destinées à donner les racines plagiotropes, n'a été transformée par l'amputation de l'apex orthotrope des jeunes plantes âgées de plus de sept jours et élevées à Nkoemvone (CHARRIER A., 1966).

Par contre, le traumatisme entraîne des modifications dans l'orientation des racines latérales précoces sur des graines, au moment de leur mise en germination et sur des individus âgés de quelques jours (DYANAT-NEJAD H., 1968). Les ébauches de racines plagiotropes évoluent, dans le voisinage du traumatisme, en racines orthotropes ou intermédiaires. Pour chacune des six séries verticales de racines plagiotropes existe un gradient dans l'orientation, la longueur et le nombre des faisceaux libéro-ligneux, depuis la racine orthotrope proche de la blessure jusqu'aux racines plagiotropes typiques qui en sont les plus éloignées, en passant par tous les intermédiaires.

Cette expérience met en évidence le rôle organisateur joué par le méristème racinaire orthotrope sur la différenciation des ébauches plagiotropes. Sa suppression libère de cette influence les ébauches latérales qui en sont les plus proches alors qu'elles ont peu ou pas subi l'action organisatrice. Elles se développent en orthotropes. Le passage vers la plagiotropie des racines latérales se fait par une série d'intermédiaires qui montre que l'information organisatrice responsable de la plagiotropie s'exprime suivant un gradient. Ce dernier indique l'aspect quantitatif du déterminant. Ce rôle organisateur de l'apex principal sur les ébauches secondaires n'est pas sans rappeler l'induction de la plagiotropie des rameaux végétatifs de certains

(1) Les conditions de culture des jeunes plantes, en serre ombragée et tropicalisée, à Orsay, sont résumées dans le tableau suivant :

|            | Température en °C | Humidités relatives % |
|------------|-------------------|-----------------------|
| Jour ..... | 24-30             | 50-65                 |
| Nuit ..... | 23-26             | 55-75                 |

*Phyllanthus* (BANCILHON L., 1965) par le méristème apical. Nous reviendrons, plus loin, sur ces faits, lors de l'étude de la morphogenèse des axes aériens du cacaoyer.

### Stabilité de la différenciation des racines plagiotropes

Ainsi les expériences sur les graines du cacaoyer au moment de leur mise en germination prouvent qu'il est possible de modifier le devenir d'un initium racinaire latéral au début de son organogenèse (DYANAT-NEJAD H., 1968). Par contre, nous avons vu que, pour les plantules âgées de plus de sept jours et dans les conditions de milieu de Nkoemvone, l'amputation de l'apex orthotrope ne modifie pas l'orientation de croissance des ébauches plagiotropes. Elles ont donc acquis cette stabilité de différenciation progressivement au cours du temps.

En outre, nous avons pratiqué l'amputation des jeunes racines latérales du système racinaire de jeunes plantes âgées de une à trois semaines. Nous avons observé, dans ce cas, la régénération d'une ou deux racines plagiotropes de remplacement au niveau des blessures, que le pivot soit présent ou non. C'est donc que la stabilité de la différenciation plagiotrope de la racine se traduit aussi au niveau de ses productions latérales.

Dans cette manipulation encore, le nombre de racines régénérées sur les racines plagiotropes de jeunes plantes de deux semaines est une fonction inverse du nombre de racines en activité (pivot et racines latérales). Il est donc limité par un système de corrélations à effet cumulatif.

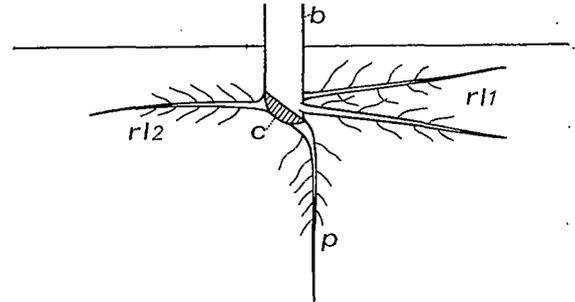
Soulignons que les résultats acquis à la Station de Nkoemvone ne seront comparés qu'avec prudence à ceux obtenus sur de jeunes plantes cultivées en serre à la Faculté des sciences d'Orsay, les conditions de milieu n'étant pas les mêmes.

### Morphologie expérimentale du système racinaire des boutures

Voyons ce qu'apporte l'étude de la morphogenèse du système racinaire des boutures par rapport à celle des jeunes plantes que nous venons d'aborder. Comme nous l'avons déjà signalé, nous savons que cet apport sera limité compte tenu du fait que l'on ne sait réaliser qu'un type de bouture bien précis (fragment semi-aotûté) à l'exclusion de tous les autres. Pourtant, le comportement du système racinaire des boutures de fragments aotûtés ou verts, prélevés en divers points de l'arbre, serait nécessaire à une étude complète de la morphogenèse de ce dernier.

Fig. 5. — Architecture du système racinaire d'une jeune bouture

(b : base de l'axe bouturé ; c : cal ; p : pivot issu du cal ; r11 : racines latérales plagiotropes issues du bois de bouture ; r12 : racine latérale horizontale issue du cal)



### Etude descriptive de l'enracinement des boutures

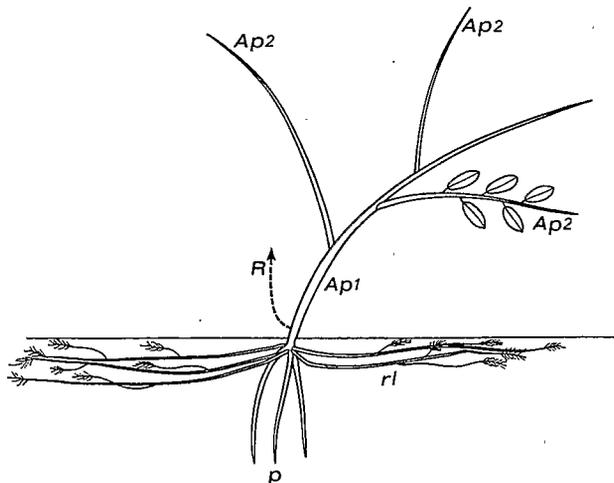
Dans les conditions de bouturage de la station (tabl. II), des ébauches racinaires néoformées se développent sur le fragment plagiotrope et orthotrope bouturé, deux à trois semaines après sa mise en propagateur. A six semaines, le système racinaire se compose de racines horizontales à la base du fragment bouturé et d'un cal d'importance variable sur la section. Ce dernier porte souvent des racines plagiotropes et, quelquefois, un ou plusieurs pivots (fig. 5). En étudiant la rhizogenèse du fragment bouturé, nous avons précisé la répartition dans l'espace des racines latérales horizontales formées.

Le système racinaire des boutures de fragments orthotropes et plagiotropes élevées sous ombrière et âgées de huit à dix-huit mois est constitué, en général, de quelques racines horizontales, souvent issues du cal et plus ou moins bien réparties dans l'espace, qui ont pris un développement important par rapport aux autres. Le pourcentage de boutures de cet âge porteuses de pivots, quoique variable, est beaucoup plus important qu'à six semaines. Nous voyons que la formation des racines orthotropes se réaliserait progressivement au cours du temps à partir des tissus du cal racinaire. Pour VAN HIMME M. (1959), la jeune bouture enracinée n'a pas de pivot et c'est seulement après le huitième mois que certaines racines latérales prennent brusquement une orientation verticale à une faible distance du tronc. Nous avons nous aussi noté, parmi les boutures observées, la présence de quelques pivots atypiques et déformés en « baïonnette ».

Le système racinaire de boutures adultes en plantation (fig. 6), provenant presque exclusivement de fragments plagiotropes, présente le même dimorphisme que celui des arbres issus de semis (VAN HIMME M., 1959). Cependant, dans le détail,

Fig. 6. — Architecture des systèmes aérien et souterrain d'un cacaoyer issu de bouture plagiotrope

(p : pivots ; rl : racines latérales horizontales ; R : rejet orthotrope ; Ap1 : tronc au port déjeté (axe plagiotrope) ; Ap2 : ramifications secondaires plagiotropes)



L'architecture du système souterrain des boutures montre une grande variabilité par :

- le nombre et la forme des racines orthotropes,
- le nombre et la répartition des racines latérales horizontales,
- l'origine des ébauches racinaires plagiotropes (directement sur le fragment bouturé ou sur le cal qu'il a formé).

Nous avons cherché à mettre en évidence quelques facteurs de variation de la morphogenèse du système racinaire des boutures de fragments semi-aoûtés et, tout spécialement, l'influence de l'orientation de croissance de l'axe aérien bouturé.

#### Quelques facteurs de variation de la morphogenèse du système racinaire des boutures

Nous avons constaté, dans les conditions réalisées à la Station de Nkoemvone, que les racines les premières formées naissent, à la base de la bouture, préférentiellement sur la face aoûtée du fragment semi-aoûté. Ces organes néoformés ont toujours une orientation de croissance plagiotrope, que la bouture soit prélevée sur un axe orthotrope ou plagiotrope.

La formation de pivots, à partir du cal développé sur la section du fragment bouturé, peut débuter en même temps que celle des racines latérales plagiotropes et se poursuit, comme nous l'avons déjà dit, jusqu'à l'âge adulte. Nous avons observé que le pourcentage de boutures porteuses d'un pivot est influencé par :

— la nature du fragment : 20 à 25 % des boutures de fragments plagiotropes, âgées de douze mois ont un pivot contre 50 % des boutures du même âge issues de fragments orthotropes ;

— le temps écoulé depuis le bouturage : la proportion de boutures orthotropes porteuses d'un pivot est de 1/3 après huit mois, 1/2 après douze mois et de 2/3 après dix-huit mois. Les résultats rapportés par VAN HIMME M. (1959) sont en accord avec l'influence de ce facteur.

L'initiation de méristèmes racinaires, à partir du cal, dans le sens orthotrope est donc fonction du temps. Elle semble être plus rapide dans le cas où la bouture est orthotrope, comme s'il y avait une relation entre ce type de différenciation pour l'axe et l'évolution, dans le sens orthotrope, des initiums racinaires qu'il peut produire.

A propos du cas particulier des pivots « en baïonnette », nous avons pensé, d'après les résultats expérimentaux sur le déterminisme du tropisme des racines des jeunes plantules, que leur formation pourrait avoir pour origine l'évolution dans le sens orthotrope d'ébauches racinaires à devenir normalement plagiotrope, mais insuffisamment induites dans ce sens de différenciation.

En définitive, la description et l'étude des facteurs de variation du système racinaire des boutures du cacaoyer nous permettent de juger de la complexité de sa morphogenèse.

En particulier, le fragment bouturé porte souvent un cal dont la formation est plus ou moins rapide (action du génotype et du milieu). Sur ce dernier, des méristèmes de racines peuvent se différencier. Ils donnent naissance à des racines plagiotropes et orthotropes. Nous avons vu aussi que les pivots se forment progressivement au cours du temps et d'autant plus rapidement que le fragment bouturé est orthotrope.

Nous ne savons pratiquement rien du déterminisme de l'initiation des ébauches racinaires néoformées.

#### Conclusion à la morphogenèse du système racinaire des plantules et des boutures

La variabilité observée dans l'architecture du système racinaire des plantules et des boutures (nombre de pivots, répartition des racines latérales) nous permet de penser qu'il sera possible d'obtenir un type d'enracinement défini lorsque l'on connaîtra bien sa morphogenèse. Cette étude théorique peut avoir, sur le plan pratique, de grosses répercussions, liées aux rôles physiologiques respectifs des deux types de racines composant le système racinaire. Ainsi, la présence de plusieurs pivots, dont on peut provoquer la formation par

décapitation d'une racine orthotrope, n'est-elle pas avantageuse pour l'ancrage au sol de l'arbre, la résistance à la sécheresse et l'installation rapide d'un système racinaire fasciculé ? Nous comprenons aussi l'intérêt d'une répartition régulière de la couronne de racines horizontales d'une bouture pour la stabilité et l'alimentation de la plante.

## MORPHOGENÈSE DE L'APPAREIL CAULINAIRE DU CACAOYER

Dès le premier examen, on remarque, en plantation, les différences d'architecture du système aérien des cacaoyers issus de semis et de boutures (fig. 2 et 6). Nous nous sommes donc intéressés au déterminisme de leurs morphogenèses respectives, à partir de la graine ou de la jeune bouture jusqu'à l'âge adulte. Les données acquises à ce sujet, bien qu'insuffisantes, nous permettent de poser un certain nombre de problèmes intéressants.

### La germination de la graine

Le pouvoir germinatif des fèves est affecté par la maturité du fruit, le temps et les conditions de conservation des semences. Nos résultats confirment les études déjà réalisées à ce sujet par ПУКЕ E. E. (1934), par HUNTER J. R. (1959) et à la Station d'Abengourou en Côte d'Ivoire (BURLE L., 1961).

Dans les conditions de Nkoemvone (CHARRIER A., 1966), nous avons observé que le pouvoir germinatif des fèves du clone SNK 37 est supérieur à 90 % pendant les trois semaines précédant la maturité de la cabosse. Il garde cette valeur pendant trois à quatre semaines après la maturité du fruit, s'il est conservé entier, dans les conditions de température et d'humidité ambiantes du milieu intertropical. Par contre, le pouvoir germinatif des fèves diminue dès la deuxième semaine après la maturité, lorsqu'elles sont sorties de la cabosse et laissées à l'air, dans les mêmes conditions de milieu. Enfin, le pouvoir germinatif des graines est détruit en 72 h par la fermentation qui conduit au cacao, alors que la température atteint 50° en moyenne.

En outre, la germination et la croissance des jeunes plantes sont modifiées par les conditions du milieu. On en a une illustration par la comparaison de la croissance de jeunes pieds, issus de graines d'une même famille génétique, élevés dans l'ombrière de Nkoemvone et en serre ombragée à la Faculté des sciences d'Orsay. Les conditions réalisées dans cette dernière sont plus favorables à certains aspects de la morphogenèse. Ainsi, l'apparition des jeunes racines a lieu, à Orsay, le septième jour après la plantation de la graine, alors qu'il faut attendre le dixième à Nkoemvone.

## Les gradients de différenciation sur l'arbre issu de semis

Lors de l'étude morphologique du cacaoyer, nous avons observé la présence d'un polymorphisme foliaire et caulinaire de son système végétatif aérien. L'objectif fixé est l'étude du déterminisme de ces modifications de forme et de nature des organes formés au cours de l'édification de la plante. Comme nous l'avons déjà signalé, des travaux du même type ont déjà été réalisés chez des *Phyllanthus*, euphorbiacées tropicales à rameaux dimorphes ; nous nous en sommes inspiré, tout en tenant compte évidemment des originalités de structure du cacaoyer.

### Différenciation foliaire

Chez *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn., l'axe orthotrope de la jeune plante obtenue à partir d'un semis porte à sa base, en général, quatre feuilles assimilatrices. Plus haut, l'apex de cet axe primaire produit des feuilles en écaille.

Nous avons, de même, observé sur l'axe orthotrope du cacaoyer la présence d'une phase particulière « post-germinale », mais beaucoup moins nette. Comme nous l'avons vu, elle se traduit par une modification de la forme des feuilles le long de l'axe. La jeune plante porte d'abord quelques feuilles à limbe ovale elliptique (souvent quatre), puis des feuilles à limbe obovale elliptique (fig. 3). Contrairement à ce qui se passe pour le *P. amarus*, où le passage d'une forme de limbe à l'autre est brusque, celui-ci est progressif chez le cacaoyer. Seule une étude des caractéristiques linéaires des feuilles permettrait la confirmation de ces observations qualitatives.

Mais, chez le cacaoyer, ce polymorphisme foliaire est compliqué par une croissance rythmique des axes, aussi bien orthotrope que plagiotope, entraînant la formation de séquences foliaires à l'intérieur desquelles existe un autre type de variation morphologique des feuilles.

### Déterminisme du rythme de croissance des axes végétatifs

La croissance rythmée des axes est un phénomène général qui a été mis en évidence très souvent, tant chez les végétaux supérieurs que chez les végétaux inférieurs. Des éléments d'approche de son déterminisme sont fournis par un certain nombre de travaux.

Ainsi, les rameaux de *Cephalotaxus* (gymnosperme) ont généralement une croissance unimodale dans le Midi de la France. Bouturés et placés dans une serre à humidité et température tropicales, ou bien cultivés *in vitro* à 22 °C, ils ont une croissance

multimodale (NOZERAN R. et BOMPAR J. L., 1965). De même des expériences réalisées en chambres climatisées, sous lumière artificielle et à température constante (27° C), révèlent une croissance rythmique des axes végétatifs de diverses espèces de *Quercus* (LAVARENNE-ALLARY S., 1965). Ces travaux amènent à conclure à l'existence, chez ces végétaux, d'un rythme à déterminisme interne.

Un rythme endogène existe aussi chez les champignons. Par exemple, la croissance en « vagues » d'*Ascobolus immersus* (CHEVAUGEON J., 1959) n'est pas modifiée par le rythme photopériodique appliqué à la souche. En lumière continue, le nombre de « vagues » d'une souche donnée est le même que sous l'influence d'un éclairage rythmique. Chez *Podospora anserina* (NGUYEN VAN HUONG, 1967), toutes les cultures ont potentiellement la possibilité de présenter une croissance en « vagues », mais elles ne l'expriment que dans certaines conditions de milieu. Il a été établi que le rythme interne de cette espèce est déclenché par un facteur chimique agissant par voie cytoplasmique.

Nous voyons que l'étude du déterminisme de la croissance rythmique a fait l'objet d'analyses qui pourront, sous certains aspects, servir de modèles pour aborder celle des axes du cacaoyer. Pour le moment, nous savons que leur rythme de croissance est affecté par un ensemble de facteurs internes (génotype et âge de l'arbre) et externes (conditions écologiques). Les différences entre familles génétiques se traduisent, d'une part, par des décalages dans la date d'entrée en croissance rapide du bourgeon terminal, souvent estompés par une alternance bien tranchée des saisons et, d'autre part, par une variation du nombre de rythmes annuels. L'intervalle de temps entre le début de la croissance rapide de deux poussées successives de l'axe a été analysée en fonction :

— de l'âge de l'arbre : le bourgeon terminal entre en poussée toutes les quatre semaines sur l'axe orthotrope des jeunes plants issus de semis et toutes les huit semaines pour les rameaux plagiotropes d'un arbre adulte (GREENWOOD M. et POSNETTE A. P., 1950). De même, l'axe issu des boutures présente, dans son jeune âge, de nombreuses phases de croissance rapide toutes les trois ou quatre semaines. Elles sont plus espacées chez le même axe adulte et leur périodicité est similaire à celle des branches des arbres issus de semis.

— de l'intensité de l'ombrage : l'intervalle de temps entre deux poussées décroît de huit à cinq semaines quand l'éclairage passe de 5 à 100 % de la lumière incidente (VAN HIMME M. et PETIT J., 1958).

— de la moyenne de la température maximale journalière de l'air : elle inhibe la croissance du bourgeon terminal lorsqu'elle est inférieure à 28° C (Mc KELVIE A. D., 1962).



Cl. I. F. C. C.

Champ semencier

— du thermopériodisme : il induit la formation d'une nouvelle poussée quand l'écart moyen entre les températures maximale et minimale journalières est supérieur à 9° C (ALVIM P. de T., 1957, 1965). Cependant, cette influence a été contredite par des travaux effectués plus récemment à Trinidad (SALE P. J. M., 1966).

Remarquons enfin que la longueur des poussées et le nombre de feuilles émises sont aussi influencés par l'intensité de l'éclairage (VAN HIMME M. et PETIT J., 1958).

#### Différenciation caulinaire

Chez le *Phyllanthus amarus*, le polymorphisme foliaire de l'axe orthotrope s'accompagne d'un polymorphisme des bourgeons axillaires qu'il produit. Ainsi, à l'aisselle des premières feuilles formées après la germination, il n'y a qu'un seul bourgeon, à devenir orthotrope. Plus haut, les aisselles foliaires abritent deux bourgeons, l'un à développement immédiat, de nature plagiotrope, l'autre, latent, orthotrope. Ainsi, pendant une première phase, les méristèmes axillaires portés par l'axe orthotrope ne sont pas orientés vers la plagiotropie.

Il en est de même chez le cacaoyer. Son axe orthotrope primaire porte, sur la presque totalité de sa hauteur, des bourgeons axillaires latents orthotropes. C'est seulement à l'extrémité de cet axe, lorsqu'il a atteint sa taille définitive et que

son apex meurt, que nous trouvons des bourgeons axillaires (habituellement cinq), à développement immédiat et de nature plagiotrope.

Chez ces deux plantes, *Phyllanthus* et cacaoyer, orthotropie et plagiotropie sont les traits qui caractérisent le mieux le polymorphisme caulinaire. Mais ils ne recouvrent pas l'ensemble de celui-ci. Ainsi, des différences peuvent-elles être mises en évidence chez les bourgeons orthotropes latents (BANCILHON L., 1966).

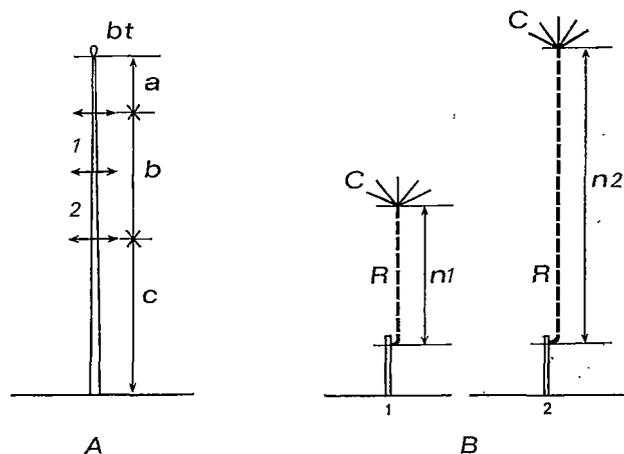
On les fait démarrer, chez le *Phyllanthus amarus*, à un moment déterminé de la vie de la plante (lot de plantes avec un ou deux rameaux plagiotropes étalés). La latence des bourgeons axillaires de l'axe primaire est levée par décapitation de l'axe au-dessus de chaque étage foliaire. La comparaison de la structure des orthotropes développés à l'aisselle des cotylédons et des quatre premières feuilles assimilatrices montre que ceux-ci présentent, de plus en plus tôt, des rameaux plagiotropes au fur et à mesure que l'on monte sur l'axe. Tout se passe comme si les méristèmes axillaires formés dans une zone à degré de différenciation défini se maintenaient, au moins pour un temps, à ce stade de différenciation.

Nous avons cherché à mettre en évidence l'existence d'un même type de gradient de différenciation sur l'axe orthotrope chez le cacaoyer. Nous l'avons étudié par bouturage de rejets typiquement orthotropes. Seule la partie semi-aoûtée de chacun d'eux, divisée en deux ou trois boutures, s'est enracinée (fig. 7 A). Elles portent des axes végétatifs orthotropes qui traduisent, ainsi que nous l'avons constaté, l'état de différenciation des méristèmes axillaires d'origine. En effet, pour un même rejet orthotrope bouturé, les axes aériens orthotropes qui se développent sur les différentes boutures forment leurs ébauches plagiotropes d'autant plus vite que le bois de bouture a été prélevé plus près de la zone apicale du rejet (fig. 7 B). Le nombre de poussées des axes aériens des boutures avant la formation de la couronne est en moyenne de une ou deux pour celles du sommet du rejet bouturé, contre deux ou trois pour celles de sa base. Tous les méristèmes axillaires édifiés par un apex orthotrope n'ont donc pas la même valeur.

Cette constatation nous donne une idée du gradient de différenciation des productions caulinaires le long d'un axe orthotrope. Et pourtant les bourgeons mis en expérience appartiennent à la même poussée semi-aoûtée qui semble être une unité de croissance relativement homogène. *A fortiori*, les différences entre les productions végétales des bourgeons axillaires portés par des poussées successives du même axe doivent être encore plus importantes. Quoi qu'il en soit, nous avons là une première indication montrant la variation de l'architecture des individus issus de bouture,

Fig. 7. — Mise en évidence d'un gradient de différenciation le long de l'axe orthotrope

A : axe orthotrope de départ (a : partie verte, b : partie semi-aoûtée bouturée, c : partie aoûtée, bt : bourgeon terminal) — B : boutures 1 et 2 prélevées sur l'axe orthotrope portant des rejets orthotropes (R). Ces axes aériens forment leur couronne (C) d'ébauches plagiotropes après un nombre n de poussées foliaires tel que  $n_1 < n_2$ .



en fonction de la place de prélèvement du fragment sur la plante clonée.

Les différences s'accroissent encore si on compare ces comportements des bourgeons latents des axes orthotropes avec ceux des boutures de rameaux plagiotropes.

Aussi bien chez certains *Phyllanthus* (*P. niruri* L., *P. niruroides* Müll. Arg., *P. amarus* Schum. et Thonn.) (BANCILHON L., NOZERAN R., ROUX J., 1963) que chez le cacaoyer, le sommet d'un rameau plagiotrope bouturé continue sa croissance sur le même mode plagiotrope. Tout se passe donc, à son niveau, comme si la différenciation plagiotrope était automaintenue. Chez le cacaoyer, le port déjeté des axes primaires plagiotropes de ces boutures est d'autant plus rampant que l'arbre sur lequel a été prélevé le fragment appartient à une famille génétique dont les branches charpentières de la couronne présentent une direction de croissance proche de l'horizontale.

De même, chez le cacaoyer, le comportement des bourgeons axillaires des boutures de fragments plagiotropes sous apicaux est identique à celui décrit pour le bourgeon apical. Néanmoins et apparemment, quel que soit le point de prélèvement du fragment bouturé, celui-ci, souvent, après un temps de croissance plus ou moins important, peut produire vers sa base un rejet de nature orthotrope, plus rarement plusieurs.

Ces indications concernant la variabilité du devenir des boutures en fonction du point de leur prélèvement sur la plante peuvent être utilement

complétées par l'étude du déterminisme du polymorphisme caulinnaire.

Certains *Phyllanthus* sont un matériel végétal intéressant pour cette analyse parce que, en même temps, ils présentent une différenciation stable de leurs rameaux plagiotropes, et la situation des bourgeons sur la plante est bien déterminée. De ce fait, ils peuvent être repérés à des stades très précoces de leur ontogenèse. En effet, nous l'avons déjà signalé, à l'aisselle des feuilles écailleuses de l'axe orthotrope, il y a un couple de bourgeons, l'un orthotrope latent, l'autre plagiotrope à développement immédiat. L'analyse ontogénique révèle l'antériorité du plagiotrope sur l'orthotrope. Ainsi, lorsque la jeune ébauche plagiotrope commence son édification, elle se trouve très près du méristème terminal. Par contre, la deuxième ébauche gemmaire, à devenir orthotrope, apparaît plus tard alors que la distance de l'aisselle au méristème apical s'est accrue. Les corrélations morphogènes existant entre ce dernier et les ébauches axillaires ont été démontrées, chez divers *Phyllanthus* (BANCILHON L., 1965), en détruisant par piqure le méristème terminal au-dessus d'un très jeune initium à devenir normalement plagiotrope. Ce dernier donne alors naissance à un rameau orthotrope. Ainsi, le rôle directeur de l'apex orthotrope se traduit par la différenciation d'un rameau dont la structure morphologique est très différente de la sienne propre.

Une information complémentaire a été apportée (BANCILHON L., 1965) chez *Phyllanthus distichus* Müll. Arg., par l'ablation du méristème terminal au-dessus des ébauches à vocation plagiotrope parvenues à divers stades de leur ontogenèse. Quand elles ont atteint une taille supérieure à 5 mm, elles donnent toujours naissance à des rameaux plagiotropes stables. Par contre, il n'en est pas de même si l'expérience est réalisée à des stades ontogéniques compris entre l'initium et une ébauche de 4,5 mm ; les rameaux obtenus sont orthotropes pour les plus jeunes stades, puis d'autant plus plagiotropes que l'ébauche est plus grande. Tout se passe comme si l'induction relevait d'un phénomène quantitatif, avec seuil à partir duquel le mécanisme de différenciation devient autonome et automaintenu.

Ces expériences montrent le rôle organisateur de l'apex de rameau orthotrope de ces *Phyllanthus* vis-à-vis des ébauches d'axes qui lui sont sous-jacentes, orientant celles-ci dans le sens de la différenciation plagiotrope. Nous attirons l'attention sur le parallélisme de ces résultats avec ceux obtenus par DYANAT-NEJAD H. (1968), et que nous avons déjà signalés, concernant le déterminisme du polymorphisme racinaire du cacaoyer.

Par contre, chez cette dernière plante, des études comparables n'ont pas pu, encore, être abordées

sur la portion aérienne vu le temps trop long nécessaire à la formation des ébauches plagiotropes (douze à dix-huit mois après le semis) et le manque de connaissances précises sur la structure des méristèmes axillaires en fonction de leur place sur l'axe orthotrope. En effet, pour faire de la morphologie expérimentale sur les axes végétatifs de cette plante, il serait nécessaire de savoir déterminer, à l'avance, l'étage de formation des bourgeons plagiotropes et de pouvoir intervenir sur leur méristème aux divers stades de leur ontogenèse. On pourrait alors entreprendre des expériences similaires à celles qui ont été réalisées sur le système aérien des *Phyllanthus*.

Néanmoins, un certain nombre de faits tendent à montrer que le déterminisme de la plagiotropie des axes aériens du cacaoyer est comparable à celui des *Phyllanthus* analysés par L. BANCILHON. Par exemple, l'existence, dont nous avons déjà parlé, d'un rejet anormal situé juste sous la couronne, et démarrant sur le mode orthotrope avant de passer au mode plagiotrope n'est pas sans rappeler certains rameaux intermédiaires obtenus chez des *Phyllanthus* à la suite de la suppression plus ou moins précoce de l'apex organisateur.

De même, l'existence, aussi bien chez les *Phyllanthus* déjà mentionnés que chez le cacaoyer, d'une phase de développement après la germination de la graine sans rameaux plagiotropes, laisse penser que, durant cette période de la vie de ces plantes, l'apex de l'axe orthotrope n'est pas capable d'induire la différenciation vers la plagiotropie des méristèmes caulinaires sous-jacents. Il ne jouerait un rôle organisateur que plus tard, après avoir

Cacaoyer hybride de trois ans et demi



Cl. I. F. C. C.

subi lui-même une différenciation. Il est possible de suivre celle-ci, quantitativement, en observant le devenir des productions axillaires orthotropes. C'est, sans doute, l'interprétation qu'il faut donner au gradient de différenciation dont nous avons déjà parlé antérieurement, lorsque nous avons étudié le comportement comparé des productions caulinaires le long de l'axe orthotrope.

## Les phénomènes de floraison

En plus des corrélations existant entre les organes végétatifs du cacaoyer, un large champ d'investigation est offert aussi par les phénomènes de floraison.

Sur un arbre adulte issu de semis, les fleurs apparaissent sur des portions âgées des axes orthotrope et plagiotrope (cauliflorie). La précocité de floraison d'un cacaoyer, caractère d'une grande importance agronomique, est l'expression même d'un gradient de différenciation des méristèmes conduisant jusqu'à l'état floral. Elle est affectée par :

— l'origine génétique de l'arbre : à la Station de Nkoemvone, la première floraison se produit

à trois ou quatre ans pour un cacaoyer d'origine « locale » issu de semis et à deux ans seulement pour les géniteurs haut-amazoniens ;

— les conditions du milieu : la précocité de floraison croît avec l'éclairement.

L'apparition des premières fleurs sur la partie caulinaire aoûtée, la plus âgée, de jeunes boutures est rapide. Parfois, l'inflorescence est à l'aisselle d'une feuille encore présente. Suivant le clone considéré, nous avons observé les premières fleurs :

— dix mois après le bouturage pour les clones amazoniens ;

— douze à dix-huit mois après le bouturage pour les clones d'origine « locale ».

La précocité de floraison des plantes issues de boutures est donc en corrélation étroite avec celle des arbres issus de semis appartenant à la même famille génétique.

Le déterminisme des corrélations aboutissant à la reproduction est certainement difficile à aborder chez le cacaoyer. Il en est de même chez beaucoup de végétaux supérieurs. De ce fait, nous nous limiterons à ces quelques données élémentaires sur la question.

## CONCLUSIONS

Nous avons essentiellement présenté le cadre général dans lequel s'inscrit l'étude de la morphogenèse du cacaoyer.

L'importance du rôle du milieu extérieur sur les divers phénomènes de morphogenèse des végétaux est bien connue. L'expression des potentialités génétiques de ces organismes est souvent dépendante du milieu extérieur. En particulier, certaines d'entre elles peuvent même ne pas être révélées dans le milieu extérieur où vit habituellement la plante (NOZERAN R., 1968). Les indications actuellement disponibles montrent que le cacaoyer n'échappe pas à la règle générale.

Mais, quelle que soit l'importance de l'action du milieu extérieur sur la morphogenèse de cette plante, il convient d'analyser aussi le rôle des corrélations internes sur le déterminisme de la nature et de la forme des organes qui la constituent.

Un certain nombre de résultats acquis à ce sujet chez cette plante ou chez d'autres espèces végétales présentant des caractéristiques morphologiques similaires prouvent la fécondité de cette voie.

Ainsi, chez le cacaoyer, DYANAT-NEJAD H. (1968) a mis en évidence le rôle organisateur joué par l'apex racinaire du pivot sur les ébauches latérales horizontales. Ce résultat fondamental présente une application immédiate : on peut modifier l'architecture de l'enracinement d'une plante issue de graine, voire même d'une bouture, par le jeu de traumatismes supprimant au moment opportun les fragments d'organes inducteurs.

De même, la compréhension du devenir des boutures a un intérêt certain pour une meilleure utilisation des arbres sélectionnés, multipliés par voie végétative. Elle ne peut être éclairée que par une bonne connaissance préalable de la morphogenèse d'un arbre issu de semis. En effet, pour d'autres espèces, il a été montré que le développement d'une bouture dépend en partie de la place où celle-ci a été prélevée sur le végétal, c'est-à-dire de la nature et de l'état de différenciation du fragment bouturé. Nous-même avons pu montrer, chez le cacaoyer, l'existence d'un gradient de différenciation des ébauches axillaires orthotropes le long des axes orthotropes. C'est un premier argument

étayant l'idée selon laquelle les productions et l'architecture des boutures sont différents selon le lieu de prélèvement du fragment sur la plante.

De même, aussi, nous avons constaté que les boutures de rameaux orthotropes de cette espèce

produisent un ou des pivots plus rapidement que les boutures prélevées sur les axes plagiotropes.

Nous sommes persuadé que l'intérêt scientifique, rejoignant les préoccupations agronomiques, ressortira de la prolongation des recherches dans cette voie.

#### REMERCIEMENTS

Ces recherches ont été réalisées pendant la durée du service militaire effectué au titre de la coopération technique (juin 1965-mai 1966) à la Station du cacaoyer de Nkoemvone (I. F. C. C., Cameroun). Ce travail est le point de départ d'un programme général d'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer, en cours de réalisation, qui fait l'objet d'une convention entre l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (O. R. S. T. O. M.) et l'Institut Français du Café et du Cacao (I. F. C. C.).

Je tiens à témoigner ma plus profonde reconnaissance à M. le Professeur NOZERAN — Laboratoire de morphologie

végétale expérimentale, associé au C. N. R. S. — Faculté des sciences de Paris, centre d'Orsay — qui fut mon directeur scientifique, qui m'a conseillé et m'a consacré beaucoup de temps au cours de la rédaction de cet article.

Je présente aux directeurs des organismes intéressés (O. R. S. T. O. M. et I. F. C. C.) et à leurs collaborateurs, avec lesquels j'ai été en relation du fait de ce travail, mes plus vifs remerciements.

Enfin, il m'est agréable de remercier, Mesdames NÈVEU et DUFROU, respectivement secrétaire et dessinatrice à l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences d'Orsay, qui ont réalisé les dactylographies et l'illustration de ce texte.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALVIM (P. de T.), 1957. — Factores que controlam os lançamentos do Cacaueiro. 6<sup>e</sup> conférence inter-américaine du cacao, 20-27 mai 1956, Bahia (Brésil), p. 117-126.
- ALVIM (P. de T.), 1965. — Eco-physiology of the cacao tree. Conférence internationale sur les recherches agronomiques cacaoyères, 15-20 novembre 1965, Abidjan (Côte d'Ivoire), p. 23-35.
- ARCHIBALD (J. F.), MCKELVIE (A. D.), 1955. — The propagation of cacao by cuttings. W. A. C. R. I. Tech. Bull. 3, W. A. C. R. I., Tafo.
- BANCILHON (L.), NOZERAN (R.), ROUX (J.), 1963. — Observations sur la morphogénèse de l'appareil végétatif de *Phyllanthus* herbacés. *Naturalia Montpellierensis*, Série botanique, 15, p. 5-12.
- BANCILHON (L.), 1965. — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème de l'axe orthotrope de *Phyllanthus*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 260, p. 5327-5329.
- BANCILHON (L.), 1966. — Mise en évidence de gradients de différenciation lors du développement végétatif de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn. (Euphorbiacée). *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 262, p. 1228-1231.
- BRAUDEAU (J.), 1957. — Travaux effectués par la Station du cacaoyer de Nkoemvone pour la sélection et la multiplication de plants sélectionnés. Inst. émission A. E. F. — Cameroun, déc. 1957, n° 19, p. 10-13.
- BRAUDEAU (J.), 1960. — 8<sup>e</sup> conférence interaméricaine du cacao, Trinidad, 15-25 juin 1960. *Café, Cacao, Thé*, 4, 3, p. 115-132.
- BROOKS (E.), GUARD (A.), 1952. — Vegetative anatomy of *Theobroma cacao*. *Bot. Gazette*, 115, 4, p. 444-454.
- BURLE (L.), 1961-1962. — Le cacaoyer (2 tomes). Ed. par G. F. Maissonneuve et Larose (Paris).
- CHARRIER (A.), 1966. — Rapport d'activité à la Station du Cacaoyer de Nkoemvone (Cameroun) déposé à l'O. R. S. T. O. M. (24, rue Bayard, Paris 8<sup>e</sup>) et à l'I. F. C. C. (34, rue des Renaudes, Paris 17<sup>e</sup>).
- CHEVAUGEON (J.), 1959. — La zonation du thalle, phénomène périodique autonome chez l'*Ascobolus immersus*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 248, p. 1381.
- CHEVAUGEON (J.), 1959. — Sur le déterminisme interne du rythme de croissance chez un mutant vague de l'*Ascobolus immersus*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 248, p. 1841.
- COPE (F. W.), 1959. — Incompatibility in *Theobroma cacao*. A report on cacao research 1957-58 (Ste Augustine), p. 7-17.
- COURAUD (A.), 1960. — La multiplication végétative du cacaoyer. Rapport de mission effectuée au Cameroun, juin 1960. *Ambanja*, I. R. A. M., 29 p.
- DEUSS (J.), 1962. — Rapport de mission d'information sur la culture du cacaoyer au Cameroun, 24 avril-7 mai 1962. I. F. C. C., Boukoko (R. C. A.), 15 p.
- DYANAT-NEJAD (H.), 1968. — Etude expérimentale du polymorphisme des racines de la jeune plante de cacaoyer. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle présentée à la Faculté des Sciences d'Orsay - 91 - France. 80 p. dactylographiées, 40 fig.
- GREENWOOD (M.), POSNETTE (A. P.), 1950. — The growth flushes of cacao. *J. Hort. Sc.*, 25, 164-174.
- GRIMALDI (J.), DIVARET (F.), 1960. — Contribution à l'étude du bouturage du cacaoyer. *Café, Cacao, Thé*, 4, 1, p. 3-15.
- HALL (T. H. R.), 1963. — The cutting production and rooting potential of some W. A. C. R. I. cocoa clones. *Trop. agric.*, 40, 3, 223-228.
- HARDY (F.), 1961. — Manual de cacao. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica, 439 p.
- HUNTER (J. R.), 1959. — Germination in *Theobroma cacao*. *Cacao* (Turrialba), 4, 4, 1-7.
- Mc KELVIE (A. D.). — Root studies. Annual reports of the W. A. C. R. I., Tafo. 1953-54, p. 24-25; 1954-55, p. 76.
- Mc KELVIE (A. D.). 1962. — Physiology of Cocoa in Agriculture and Land use in Ghana; J. B. Wills Ed., Oxford University Press publ., p. 256-260.
- Mc KELVIE (A. D.), 1962. — Vegetative Propagation in Agriculture and Land use in Ghana; J. B. Wills Ed., Oxford University Press publ., p. 263-266.
- LAVARENNE-ALLARY (S.), 1966. — Croissance rythmique de quelques espèces de chênes cultivées en chambres climatisées. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 262, p. 358-361.

- LENT (R.), 1966. — The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*. *Turrialba*, 6, 4, p. 352-358.
- LIABEUF (J.), 1959. — Sur les travaux de recherche effectués en 1959 à la Station du cacaoyer de Nkoemvone, pour la production de semences sélectionnées de cacaoyers (Cameroun). 8<sup>e</sup> conférence interaméricaine du cacao, Trinidad et Tobago, 15-25 juin 1960.
- MURRAY (D. B.), 1964. — Environmental factors and the growth of cocoa. *Cocoa grower's bulletin*, 3, p. 8-11.
- NAUDORF (G.), BUSSLER (W.). — Zur Botanik des Kakaos: Systematik Anatomic und Morphologic. *Gordian*, 61, 1457, 13-17, 1961; 62, 1467, 12-16, 1962; 62, 1468, 22-23, 1962; 62, 1469, 10-11, 1962.
- NGUYEN VAN HUONG, 1967. — Etude de rythmes internes de croissance chez le *Podospora anserina*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, Paris, 12<sup>e</sup> série, IX, p. 257-360.
- NOZERAN (R.), BOMPAR (J. L.), 1965. — Croissance rythmique chez le *Cephalotaxus*; l'influence du milieu extérieur sur ce phénomène. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 260, p. 6184-6187.
- NOZERAN (R.), 1968. — Intérêt de la connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Revue Horticole Suisse*, vol. 41, n<sup>o</sup> 10, p. 247-258.
- PLANTEFOL (L.), 1948. — La théorie des hélices foliaires multiples. Masson et Cie, Paris.
- PLANTEFOL (L.), 1951. — La phyllotaxie. Colloque international sur la morphogénèse, Strasbourg, Ed. C. N. R. S., p. 447-529.
- PYKE (E. E.), 1934. — On the germination of cacao beans with special reference to storage and transport problems. Fourth annual Report on Cacao Research, Trinidad.
- ROUSSEL (M.), COURAUD (A.), 1968. — Notes sur le bouturage du cacaoyer à la station d'Ambanja (République Malagasy). *Café, Cacao, Thé*, 12, 3, p. 215-222.
- ROUX (J.), 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. nat. Bot.*, Paris, 12<sup>e</sup> série, IX, 109-256.
- SALE (P. J. M.), 1967. — Effect of temperature on growth. Annual Report on Cocoa Research 1966. Trinidad.
- SEQUIER (J.), 1966. — Rapport d'activité 1966 à la station de Nkoemvone (Cameroun) déposé à l'O. R. S. T. O. M. (24, rue Bayard, Paris 8<sup>e</sup>), et à l'I. F. C. C. (34, rue des Renaudes, Paris 17<sup>e</sup>).
- URQUHART (D. H.), 1961. — *Cocoa*, 293 p. Longmans, Londres.
- VAN HIMME (M.), 1959. — Etude du système racinaire du Cacaoyer. *Bull. Agric. Congo belge* (Bruxelles), 50, 6, p. 1541-1600.
- VAN HIMME (M.), 1960. — Le bouturage du cacaoyer, technique d'avenir. *Bull. inf. I. N. E. A. C.*, 9, 5, p. 273-296.
- VAN HIMME (M.), PETIT (J.), 1958. — Premiers résultats d'une expérience d'ombrage artificiel sur cacaoyer à Yangambi. *Cocoa Conference*, 10-12 septembre 1957 (Londres), 1958, p. 242-256.

CHARRIER (A.). — **Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.).** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIII, n<sup>o</sup> 2, avril-juin 1969, p. 97-115, fig., tabl., réf.

Un effort particulier est fait dans les centres spécialisés pour la sélection du cacaoyer. La multiplication végétative est nécessaire pour la conduite de cette sélection, l'expérimentation agronomique et la création de champs semenciers entre clones intercompatibles. L'étude de la multiplication végétative du cacaoyer et du comportement des boutures a donc un intérêt pratique et scientifique et il apparaît qu'une connaissance approfondie de la morphologie causale du cacaoyer est nécessaire pour entreprendre des recherches sur le devenir des boutures.

Dans le présent article, l'auteur rapporte d'abord les traits morphologiques généraux du cacaoyer issu de semis, d'après la littérature et ses observations personnelles, puis il ébauche une première approche de la morphologie causale de cette plante en liaison avec sa multiplication végétative.

Le milieu extérieur joue un rôle important sur les divers phénomènes de morphogénèse du cacaoyer, comme sur ceux de tous les autres végétaux. Mais les corrélations internes interviennent aussi sur le déterminisme de la nature et de la forme des organes qui constituent le cacaoyer.

L'auteur montre l'existence chez le cacaoyer d'un gradient de différenciation des ébauches axillaires orthotropes le long des axes orthotropes. Ceci constitue un premier argument étayant l'idée selon laquelle les productions et l'architecture des boutures sont différentes selon le lieu de prélèvement du fragment sur la plante.

L'auteur a également constaté que les boutures de rameaux orthotropes du cacaoyer produisent un ou deux pivots plus rapidement que les boutures prélevées sur les axes plagiotropes.

CHARRIER (A.). — **A contribution to the study of the morphogenesis and vegetative propagation of cacao (*Theobroma cacao* L.).** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIII, n<sup>o</sup> 2, avr.-juin 1969, p. 97-115, fig., tabl., réf.

A great deal of research has been done on the selection of cacao by the centres specialized in this work. This

CHARRIER (A.). — **Beitrag zur Untersuchung der Formbildung und vegetativen Vermehrung des Kakaobaums (*Theobroma cacao* L.).** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIII, n<sup>o</sup> 2, avr.-juin 1969, p. 97-115, fig., tabl., réf.,

In den spezialisierten Zuchtstationen werden grosse Anstrengungen zur Züchtung des Kakaobaums unternom-

CHARRIER (A.). — **Contribución al estudio de la morfogénesis y de la multiplicación vegetativa del cacao (*Theobroma cacao* L.).** *Café Cacao Thé* (Paris), vol. XIII, n<sup>o</sup> 2, avr.-juin 1969, p. 97-115, fig., tabl., réf.

En los centros especializados se hacen muchos esfuerzos para la selección del cacao. La multiplicación vegetativa

includes vegetative propagation, agronomic experimentation and the creation of fields of seed-bearing trees from intercompatible clones. While it is of practical and scientific importance to study the vegetative multiplication of cacao and the behaviour of its cuttings, a detailed knowledge concerning the reasons underlying the morphology of the tree is required before undertaking any research on the growth of these cuttings.

In this article the author begins with an account of the general morphological characteristics of the cacao tree produced from seeds, as described in the literature and revealed by his personal observations. He outlines an initial approach to the causal morphology of the plant in relation to its vegetative propagation.

As with all plants, the external environment exercises an important influence upon the various morphogenetical phenomena which occur in cacao; while the relationships between the internal phenomena also play their part in the determination of the nature and form of the organs of this tree.

The author demonstrates the existence of a differentiation gradient in the orthotropic axillary primordia of cacao along the orthotropic axes. This is the first evidence offered in support of the hypothesis that the production and architecture of cuttings vary according to the positions on the plant from which they were removed.

He also claims that cuttings of orthotropic branches produce one or two taproots more rapidly than those removed from plagiotropic axes.

men. Zur Leitung dieser Zucht, Durchführung der landwirtschaftlichen Versuche und Bereitstellung von Samen-trägerfeldern zwischen gegenseitig vereinbarten Klonen ist die vegetative Vermehrung unerlässlich. Die Prüfung dieser Vermehrung beim Kakaobaum und des Verhaltens der Stecklinge erhält daher ein praktisches und wissenschaftliches Interesse und es ist öffentlich, dass es einer genauen Kenntnis der Kausalmorphologie des Kakaobaums bedarf, um Forschungen über das Werden der Stecklinge zu unternehmen.

Im vorliegenden Artikel schildert der Autor aufgrund der Literatur und seiner persönlichen Beobachtungen zuerst die allgemeinen morphologischen Züge des aus den Sämlingen hervorgegangenen Kakaobaums und entwickelt sodann eine erste Skizze der Kausalmorphologie dieser Pflanze in Verbindung mit ihrer vegetativen Vermehrung.

Die Umwelt spielt eine wichtige Rolle bei den verschiedenen Vorgängen der Formbildung des Kakaobaums genau wie bei allen anderen Pflanzen. Die inneren Wechselbeziehungen haben ebenfalls einen Einfluss auf den Determinismus der Beschaffenheit und der Form der den Kakaobaum bildenden Organe.

Der Autor weist auf das Bestehen beim Kakaobaum eines Differenziergradienten der orthotropen Axillarumrisse längst der orthotropen Achsen hin. Dies stellt das erste Argument zur Untermauerung des Gedankens dar, wonach die Erzeugung und die Gestaltung der Stecklinge je nach der Probenentnahmestelle auf der Pflanze verschieden sind.

Der Autor stellt weiter fest dass die orthotropen Zweigstecklinge des Kakaobaums schneller eine oder zwei Pfahlwurzeln hervorbringen als die auf den plagiotropen Achsen entnommenen Stecklinge.

se necesita para la conducción de dicha selección, la experimentación agronómica y la creación de campos para semillas entre clones intercompatibles. El estudio de la multiplicación vegetativa del cacao y del comportamiento de las estacas presenta pues un interés práctico y científico. Además un conocimiento profundo de la morfología causal del cacao se revela necesario para empezar las investigaciones acerca del crecimiento de las estacas.

En este artículo el autor señala primero los rasgos morfológicos generales del cacao procedente de una semilla, según la literatura y sus observaciones propias; después hace un primer esbozo de la morfología causal de dicha planta en relación con su multiplicación vegetativa.

El ambiente exterior desempeña un papel importante en lo tocante a los varios fenómenos de morfogénesis del cacao como también de los demás vegetales. Pero las correlaciones internas desempeñan también un papel en lo relativo al determinismo de la naturaleza y de la forma de los órganos que constituyen el cacao.

El autor muestra la existencia en el cacao de un gradiente de diferenciación de los esbozos axilares ortotropos a lo largo de los ejes ortotropos. Esto constituye un primer argumento para apoyar la idea según la cual las producciones y la arquitectura de las estacas difieren según el lugar donde se tomó el fragmento en la planta.

También observó el autor que las estacas de ramos ortotropos del cacao producen uno o dos nabos más rápidamente que las estacas que se tomaron en los ejes plagiotropos.