

OBSERVATION  
ET RECHERCHE DU DÉTERMINISME  
DU RYTHME DE CROISSANCE  
DES PARTIES AÉRIENNES  
ET SOUTERRAINES DU CACAOYER  
(THEOBROMA CACAO L. / STERCULIACÉES).  
ROLE DES JEUNES FEUILLES

par Marc VOGEL

*Ingénieur Agronome de l'O.R.S.T.O.M. (Paris)*

RESUME

Dans la nature le cacaoyer (*Theobroma cacao* L./sterculiacées) croît de manière discontinue, par à-coups successifs, appelés "poussées foliaires". Chaque poussée représente pour un axe feuillé un groupe de feuilles qui se développent ensemble. Des arrêts de croissance, affectant l'allongement caulinaire, l'émission et l'expansion foliaire, apparaissent tout au long de l'année de façon irrégulière, en liaison avec les variations climatiques saisonnières. En culture contrôlée, en l'absence de facteur limitant, la croissance reste discontinue, mais prend l'allure d'un véritable rythme régulier, autonome et particulier à chaque plante. L'ablation expérimentale et répétée de jeunes feuilles supprime les phases de repos. La croissance devient continue. Les expériences montrent que le rythme des témoins est lié à la présence de feuilles à demi développées. Celles-ci entravent le développement des ébauches foliaires proches et provoquent des arrêts périodiques de croissance. Les racines ont des types de croissance très divers - défini, indéfini, rythmique, continu - mais l'allongement global est rythmique, équipériodique et déphasé par rapport au rythme aérien. Ces études qui attestent l'importance des corrélations internes,

*Actes du 99<sup>e</sup> Congrès national des sociétés savantes, Besançon, 1974, Sciences, fasc. II, p. 35-46.*

montrent qu'en règle générale chaque arrêt de croissance est d'origine endogène, alors que chaque reprise est d'origine tant endogène qu'exogène.

#### LE CACAOYER. DESCRIPTION

Petit arbre de 3 à 10 mètres de haut, originaire des forêts amazoniennes, *Theobroma cacao* L. (sterculiacées) est la principale espèce de cacaoyer cultivée au monde. Bâti suivant le "modèle de Nozeran" (9), il se développe en étages superposés grâce à un polymorphisme caulinaire très marqué (9), qui oppose des axes orthotropes peu ramifiés à des axes plagiotropes très ramifiés (3,4). Toute la partie aérienne de la plante croît par à-coups successifs, appelés "flushes" ou "poussées foliaires" (3,4,13, 15), à la cadence de 4 à 8 par an. Ce phénomène existe également chez l'oranger, le manguier, le théier, l'hévéa (8); le lilas de Perse, chez *Ficus*, *Heritiera*, *Camelia*, ainsi que chez de nombreux arbres et arbustes d'Europe, lorsqu'on les cultive artificiellement sous climat tropical humide (10). En ce qui concerne le cacaoyer, les mesures faites dans de nombreux pays montrent que la répartition de ses poussées foliaires suit un rythme grossièrement annuel, parfois semestriel, à l'intérieur duquel la répartition des phases de croissance n'est pas régulière. Une relation avec le climat a été mise en évidence par SALE (P.J.M.), MURRAY (D.B.) et BOYER (J.). L'humidité de l'air et la température agissent quantitativement, la première en diminuant la dimension des feuilles, la seconde en la diminuant, en affaiblissant la dominance apicale et en accélérant la cadence des poussées. D'autres éléments interviennent comme facteurs limitants, qui agissent essentiellement en allongeant les phases de repos ou diapauses, existant entre les poussées. C'est par exemple la sécheresse excessive (2) du sol (déficit hydrique dépassant 40% de l'eau utilisable dans le sol), l'insuffisance (2) de radiations solaires (moins de 2 à 3 heures d'ensoleillement par jour) ou encore l'excès

d'eau dans le sol, qui entraîne la pourriture des racines profondes et perturbe par là la croissance de la plante. Des poussées racinaires existeraient également (11).

Il est clair que le climat agit sur la cadence des poussées foliaires. Mais le rythme de croissance n'est pas, pour autant, exogène, tout au moins sur les axes plagiotropes. En effet le rythme persiste en conditions contrôlées, favorables et constantes (7). Au contraire, d'autres plantes à rythme purement exogène, telles que l'algue *Chlorella fusca* et le champignon *Asochyta rabiei*, acquièrent alors une croissance continue. Or personne, à notre connaissance, n'a réussi à faire croître les axes feuillés du cacaoyer de manière continue et constante par simple uniformisation des conditions extérieures. De toute façon il est net que toute poussée foliaire commencée s'arrête d'elle-même, que les conditions extérieures soient favorables ou non. Le rythme est donc endogène, tant pour les axes feuillés, que pour leurs apex, tout au moins ceux des branches plagiotropes (7).

Forts de cette conviction, nous sommes cependant en droit de nous demander quels mécanismes déclenchent et arrêtent les poussées foliaires. Pour cela, commençons par étudier un peu plus en détail le processus de la poussée foliaire ainsi que le mode de croissance des racines.

#### OBSERVATIONS SUR LA CROISSANCE RYTHMIQUE DE PLANTES SAINES ET INTACTES.

Dans le but de détecter d'abord la partie purement endogène du rythme il nous a paru préférable de cultiver des cacaoyers dans des conditions aussi favorables et constantes que possibles. Nos observations ont porté essentiellement sur de jeunes plantes, obtenues soit par graines KHT<sub>2</sub> soit par boutures plagiotropes SNK 37 et ICS 43, cultivées au sud Cameroun à 600 mètres d'altitude et à près de 3° de latitude nord; soit dans des pots de

2dm<sup>3</sup> de terre noire arrosés régulièrement sous ombrage de 50%, soit dans des caisses vitrées pour l'étude des racines, soit <sup>enfin</sup> en pleine terre sous léger ombrage de cassia spectabilis. Par des éliminations de plantes et <sup>par</sup> des traitements insecticides et anticryptogamiques hebdomadaires, les jeunes cacaoyers ont pu être maintenus en conditions sanitaires satisfaisantes.

Il s'avère alors qu'en régime hydrique uniforme un véritable rythme régulier individuel apparaît ~~sur~~ <sup>sur</sup> chaque plante, de sorte que les jeunes cacaoyers d'un même lot sont tous déphasés les uns par rapport aux autres. Une remise en phase se produit cependant deux fois par an lors des premières pluies de saison (15). Un à deux mois après, les plantes sont à nouveau déphasées. Le rythme se maintiendra alors en ce cas d'arrosages réguliers. Au contraire, en plein champ, il deviendra très irrégulier pendant la saison sèche, par le biais de facteurs externes limitants.

Nos observations ont été essentiellement effectuées sous régime hydrique uniforme par le biais de notations régulières des stades de développement foliaire, le long et aux extrémités des tiges (15). Ces stades correspondent grossièrement à l'émergence (stade B), à une croissance foliaire moyenne (stade C), à une croissance foliaire très rapide (stade D<sub>1</sub> et D<sub>2</sub>)<sup>\*</sup>, à l'apparition de la chlorophylle (stade DE vert bronzé), à la disparition complète des pigments anthocyaniques (stade adulte, vert: E), enfin à la sénescence (stade F). Un stade A de pré-émergence a été également défini. Toute cette évolution est marquée par d'importantes modifications de formes, couleur, angles, dimensions, consistance. Certains auteurs, WESSEL (M.), NICHOLS (R.), signalent même des modifications de fonction, de constitution chimique et même de teneur en auxine des feuilles, au cours de leur dé-

\* Bibliographie. Dans (15) : D<sub>1</sub> = D<sub>3</sub> ; D<sub>2</sub> = D<sub>4</sub>

veloppements respectifs, tandis que d'autres comme RODRIGUEZ (R.M.), CARJAVAL (J.F.), MACHICADO (M.), JIMENEZ (E.) parlent de rythmes d'absorption et d'excrétion au niveau des racines, au cours des poussées foliaires

Ces dernières procèdent de la manière suivante :

1/ émission rythmique d'ébauches foliaires aux stades A et B, liée au rythme d'apparition des débourrements successifs ; 2/ allongement des feuilles apparues et émission de nouvelles feuilles, jusqu'à ce qu'une d'entre elles atteigne le stade "D" d'allongement rapide. L'émission de nouvelles ébauches est alors ralentie. Leur croissance individuelle est bloquée au stade sensible A. Certaines ébauches arrêtent provisoirement leur développement, d'autres définitivement : elles tombent. Lorsque toutes les feuilles viables auront atteint le stade adulte E, la croissance des ébauches non tombées pourra éventuellement reprendre, tandis que la cadence d'émission foliaire s'accélèrera. Ultérieurement ces rythmes laisseront sur la tige des traces tangibles, matérialisées par de grands tronçons à feuilles assimilatrices et entre-noeuds longs et de petits tronçons à ébauches foliaires caduques et entre-noeuds courts (13, 15, 3, 4). A titre d'exemple, voici les caractéristiques de deux rythmes de croissance orthotropes et plagiotropes de jeunes cacaoyers en régime hydrique uniforme et en conditions sanitaires satisfaisantes :

TABLEAU I : Rythmes de croissance des axes feuillés.

	: Poussée foliaire : orthotrope	: Poussée foliaire : plagiotrope
"période" du rythme	: 5 à 9 semaines	: 6 à 10 semaines
"longueur d'onde"	: 2 à 8 noeuds	: 5 à 16 noeuds
importance d'une poussée foliaire (entre-noeuds longs)	: 1 à 6 feuilles assimilatrices (limbe = 8 à 35 cm)	: 4 à 10 feuilles assimilatrices (limbe = 10 à 40cm)
importance d'une zone à entre-noeuds courts	: 0 à 3 ébauches foliaires caduques	: 1 à 8 ébauches foliaires caduques

Les poussées plagiotropes se particularisent aussi par un rythme stable, jouant un rôle important dans la ramification plagiotrope (15).

Les racines, observées tous les quatre jours au travers d'une vitre, montrent des types de croissance très divers : continu pour les jeunes pivots, défini ou rythmique pour les racines latérales. Le type défini est le plus répandu, mais il se manifeste périodiquement. A certains moments, de nombreuses racines s'allongent fortement. Il est curieux de constater qu'au plus fort de leur croissance, d'autres racines s'arrêtent. Exactement comme les ébauches foliaires en présence de feuilles à demi développées ! Globalement la croissance du système racinaire est rythmique, homopériodique et déphasé par rapport au rythme "aérien". Notons cependant un rythme moins marqué et légèrement en retard en ce qui concerne les racines à plus de 50 cm de la surface. D'une façon générale il existe cependant un rythme global pour la plante au moins dans sa jeunesse. En conditions favorables et constantes, la croissance affecte successivement les organes suivants :

TABLEAU II : Organes successivement en croissance au cours d'un cycle.

1/	RA		
2/	RA	EB	FE
3/	RA		FE
4/	*		
5/	*		
1/	RA		
	etc...		

RA = racines ; EB = ébauches foliaires ;  
FE = feuilles ; \* = rien, sauf pivots

La poussée foliaire est donc chaque fois précédée d'une poussée racinaire. A côté de ce schéma général, il existe, malgré tout, quelques exceptions.

#### PARTICULARITES DANS LA CROISSANCE. PLANTES MALADES.

La croissance est notablement différente dans deux cas principaux : d'une part sous l'influence de maladies ou accidents divers, d'autre part en présence de conditions externes variables.

Des détériorations importantes de feuilles par champignons ou insectes perturbent complètement la croissance des axes orthotropes, au point qu'il n'est souvent plus possible de parler de rythme de croissance chez de telles plantes malades. Les feuilles tombent à tous les stades ontogéniques possibles et la croissance est anarchique. Si l'apex n'est pas atteint, une poussée saine réapparaît tôt ou tard, beaucoup plus fournie et plus longue que **celles** des témoins indemnes. En cas de chute de l'arbre par maladie grave, des rejets basaux apparaissent, qui présentent une vigueur encore plus grande. Leur croissance est alors très rapide et continue ; elle se concrétise par une très longue poussée foliaire, comme celles que SCARRONE (F.) a observées sur le lilas de Perse. Les poussées plagiotropes sont généralement moins perturbées par ces accidents. Des attaques mycéliennes souterraines parviennent également à stopper la croissance continue des jeunes pivots à moins d'un mètre de profondeur. Notons cependant qu'il n'est pas nécessaire d'avoir des attaques parasitaires importantes pour perturber la croissance du cacaoyer. De très légers dégâts, à peine visibles et sans aucune incidence agronomique, modifient le rythme de croissance, dès l'instant que les limbes foliaires sont atteints.

Le climat perturbe aussi le rythme, ainsi que nous l'avons signalé ! Seul l'arrêt d'une poussée en cours

paraît entièrement endogène. Le débourrement, au contraire, ainsi que la durée des diapauses, semble dépendre à la fois de stimulus internes et externes.

Il existe encore d'autres particularités dans la croissance rythmique des axes feuillés du cacaoyer. Par exemple, au sommet du tronc et des rejets on trouve fréquemment une poussée à cheval sur l'orthotrope finissant et les plagiotropes nouvellement apparus. Dans ce cas la poussée englobe successivement des apex différents.

Il existe aussi des "poussées doubles" (15), en ce sens que leur nombre de feuilles est grossièrement le double des poussées contigües précédentes. Sur des tableaux de corrélations, on voit apparaître trois images de points, concernant les effectifs foliaires comparés de poussées plagiotropes contigües. Ils correspondent aux rapports moyens d'effectifs foliaires :  $1/2$  ;  $1/1$  ;  $2/1$  . Le rapport  $1/1$  est cependant plus fréquent. Dans le cas des poussées doubles, il semble qu'une tendance interne à l'arrêt de croissance n'ait pu se manifester!

Signalons enfin les observations intéressantes de Séquier (J.) sur plantes génétiquement jumelles (13), obtenues (au taux de 4%) par bipartition sagittale de graines lors du semis. Les poussées foliaires N°1 et 2 sont généralement identiques. Les poussées N° 3 diffèrent habituellement d'une feuille. Quant aux suivantes, elles sont totalement différentes, tant par les effectifs foliaires de chaque poussée, que par la période ou la régularité du rythme. Il est curieux de constater que cette forte différence a débuté par une petite différence d'une seule feuille. Les feuilles auraient-elles un rôle dans la croissance rythmique ? Cela est vraisemblable. En effet les ébauches foliaires "A" ont leur croissance bloquée en présence de feuilles à demi développées "D". D'autre part des détériorations foliaires accidentelles perturbent le rythme. Pour y voir plus clair, nous devons expérimenter.

ETUDE EXPERIMENTALE DU ROLE DES FEUILLES DANS LA CROISSANCE RYTHMIQUE.

Pour tester l'éventuelle influence des feuilles sur la croissance rythmique, l'idéal aurait été, bien sûr, de rajouter des feuilles à une plante. Ne le pouvant, nous avons préféré faire le contraire, c'est-à-dire en supprimer. En interprétant correctement, nous devrions pouvoir détecter leur rôle, s'il existe. Certains auteurs ont supprimé d'un coup les feuilles adultes de cacaoyers âgés, provoquant ainsi l'émission immédiate d'une nouvelle poussée, initialement non prévue (1). Pour notre part (15), nous avons préféré supprimer régulièrement, durant des mois, des jeunes feuilles à un stade ontogénique déterminé, de manière à empêcher la plante d'avoir des feuilles à certains stades fixés au début. Les pétioles ont été coupés tous les 3 à 4 jours sur plantes jeunes en régime hydrique uniforme. Les résultats ont été les suivants :

TABLEAU III: Abolition du rythme de croissance des axes feuillés par effeuillage continuel.

stades d'effeuillage (2 fois par semaine)	longueur approximative des limbes foliaires supprimés	stades ontogéniques foliaires complètement absents	Assimilation chlorophyllienne basale par stades foliaires :	Fonctionnement apical et émission d'axes foliaires	
				type	tax. moyen
O R T H O	A <sub>2</sub>	B C D <sub>1</sub> D <sub>2</sub> DE	E F	con-	très rapide
	C	D <sub>1</sub> D <sub>2</sub> DE	E F	tinu	rapide
	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub> DE	E F	int.	moyen
	D <sub>2</sub>	DE	E F		
	E	(feuilles "adultes") E	(DE) F	ryth-	lent
	F	(feuilles "vieilles") F	(DE) E	mique	
-	-	témoins	(DE) E F		
P L A G I O	A <sub>2</sub>	B C D <sub>1</sub> D <sub>2</sub> DE	E F	*con-	*très rapide
	C	D <sub>1</sub> D <sub>2</sub> DE	E F	*tinu	*rapide
	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub> DE	E F	int.	moyen
	DE		E F		
	E	(feuilles "adultes") E	(DE) F	ryth-	lent
	F	(feuilles "vieilles") F	E	mique	
-	-	témoins	(DE) E F		

\* - croissance de tous les bourgeons axillaires.

int. = intermédiaire

ORTHO = axes orthotropes

PLAGIO = axes plagiotropes

Ce tableau nous montre qu'en empêchant les limbes foliaires d'atteindre 4 cm de longueur, nous obtenons un fonctionnement continu des zones apicales, donc une croissance caulinaire continue. Ce nouveau fonctionnement s'installe après 1 à 6 traumatismes foliaires sur orthotrope ou après 1 à 13 sur plagiotrope, en fonction de l'état physiologiquement initial. Les feuilles à demi développées (stades  $D_1$  et  $D_2$ ) sont indispensables au rythme. Leur action est forte sur orthotropes, plus faibles sur plagiotropes. Les traumatismes foliaires provoquent également une forte réduction de la taille des entre-noeuds ainsi qu'une très forte accélération de la cadence d'émission, qui passe de 2,9 à 11,4 ébauches par mois en cas d'effeuillage " $A_2$ " (limbe ~~de~~ 6mm).

#### HYPOTHESES EXPLICATIVES. CONCLUSION

Des corrélations internes existent manifestement comme chez beaucoup de végétaux (12, 14) et même comme chez beaucoup d'animaux, au cours de leur vie embryonnaire. Les apex des axes feuillés du cacaoyer ont une tendance intrinsèque à croître et fonctionner de façon continue. Seule la présence de feuilles à demi développées (stade D), en pleine expansion, les obligent à croître de façon rythmique, par le biais de l'instabilité du très jeune stade foliaire A, ou stade sensible. Un phénomène analogue existe apparemment dans le système racinaire. Cette corrélation entre organes jeunes, actifs et organes très jeunes, sensibles existe également chez l'hévéa (8), *Cephalotaxus drupacea*, *Phyllanthus distichus*, ainsi que chez les champignons *Podospora*, *Sphaerobolus*, *Coprinus*. Sur le cacaoyer, ces phénomènes internes sont responsables de l'arrêt de croissance qui clôt chaque poussée foliaire. Au contraire chaque débourrement semble dépendre autant de conditions internes qu'externes. Quoi qu'il en soit

la croissance rythmique embrasse le végétal tout entier. Et il convient d'en tenir compte en expérimentation agromonomique. Car ce rythme conditionne les réactions du végétal face aux aléas externes, tels que des attaques parasitaires, des coups de soleil ou encore des transplantations. Dans ce dernier cas, la plantation au champ de jeunes cacaoyers à feuilles provisoirement vert bronzé est à déconseiller (16). Leur reprise peut être mauvaise, du fait de l'absence de croissance racinaire durant cette partie du cycle global.

L'interprétation de ces corrélations est délicate. S'agit-il d'inhibition, d'activation, de compétition ? Bien qu'il nous manque des preuves, la troisième solution nous paraît plus plausible, par comparaison aux travaux réalisés sur *Populus* (5), *Lolium* (6) et *Hévéa* (8). La croissance rythmique du cacaoyer serait peut-être due à une compétition pour l'utilisation de l'eau et des sucres par des feuilles et des racines en forte croissance au détriment des ébauches foliaires et des autres racines qui se trouvent alors à des stades physiologiques sensibles et dont la morphogénèse est encore instable. Cependant des messages membranaires, de cellule à cellule, sont également possibles.

#### BIBLIOGRAPHIE

- (1) ALVIM (P.de T.), MACHADO (A.D.), GRANGIER (A.) jr. - 1970.- Memórias. 2ième conf. intern. rech. cacaoyères, Nov.-déc., Bahia, 316-18, 320-24.
- (2) BOYER (J.) - 1970.- Influence des régimes hydrique, radiatif et thermique du climat sur l'activité végétative et la floraison de cacaoyers cultivés au Cameroun, Café Cacao Thé, XIV, 3, 189-194, 197-200.
- (3) BRAUDEAU (J.) - 1969.- Le cacaoyer, Techniques et Productions Tropicales, XVII, 31-34, 47-49.
- (4) CHARRIER (A.) - 1969.- Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao*), Café Cacao

- Thé, 2, 97.
- (5) ELIASSON (L.) - 1971.- Adverse effect of shoot growth on root growth in rooted cuttings of Aspen, Phys. Plant., XXV, 1, 268-272.
- (6) EVANS (P.S.) - 1972.- Root growth of *Lolium perenne* L., III, Investigation of the mechanism of defoliation induced suppression of elongation, New Z. Journal of Agr. res., XV, 2, 347-355.
- (7) GREATHOUSE (D.C.), LAETSCH (W.M.), PHINNEY (B.O.).- 1971.- The shoot growth rhythm of a tropical tree, *Theobroma cacao*, Am. J. Bot., LVIII, 4, 281-286.
- (8) HALLE (F.), MARTIN (R.) - 1968.- Etude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées crotonoïdées), Adansonia, n.s., 8, 475-504.
- (9) HALLE (F.), OLDEMAN (B.A.A.) - 1970.- Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Monog. Bot. et Biol. Vég., Masson Editeur, Paris.
- (10) LAVARENNE (S.), CHAMPAGNAT (P.), BARNOLA (P.) - 1971.- Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivées en chambres climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes, Bull Sc. Bot., Fr. 118, 131-162.
- (11) MAC KELVIE (A.D.) - 1953-1954.- Root studies, Ann. Rep. of the W.A.C.R.I., 2, 24-25.
- (12) NOZERAN (R.), BANCILHON (L.), NEVILLE (P.) - 1971.- Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants, Adv. in morphogenesis, vol. 9.
- (13) SEQUIER (J.) - 1966 à 1969.- (Rapports annuels d'activité O.R.S.T.O.M., Paris).
- (14, 15, 16) VOGEL (M.) - 1966, 1967, 1973. - (Rapport de stage et rapports annuels d'activité, Paris)

MINISTÈRE DE L'ÉDUCATION NATIONALE  
COMITÉ DES TRAVAUX HISTORIQUES ET SCIENTIFIQUES

COMPTES RENDUS DU 99<sup>e</sup> CONGRÈS NATIONAL  
DES SOCIÉTÉS SAVANTES

(Besançon, 1974)

FASCICULE II

(EXTRAIT)

Marc VOGEL  
OBSERVATION  
ET RECHERCHE DU DÉTERMINISME  
DU RYTHME DE CROISSANCE  
DES PARTIES AÉRIENNES  
ET SOUTERRAINES DU CACAOYER  
(THEOBROMA CACAO L. / STERCULIACÉES).  
ROLE DES JEUNES FEUILLES

4289 ex 4  
B

PARIS  
BIBLIOTHÈQUE NATIONALE

21 DEC. 1983

1975

23 AVR. 1976

S. I. U. M. Fonds documentaire

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

N° :

4289 ex 4

Cote :

B

Collection de Référence

n°

8086 Bio. et Méd.