ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT MORPHOLOGIQUE DE LA COURONNE DE *HÉVÉA BRASILIENSIS* (MÜLL. ARG. EUPHORBIACÉES-CROTONOÏDÉES)

J.-Cl. COMBE et C.-J. du PLESSIX

*Service d'Expérimentation agronomique
Institut des Recherches sur le Caoutchouc en Afrique
B.P. 1536 Abidjan (R.C.I.)*

*Directeur des Affaires Scientifiques,
Ministère de la Recherche Scientifique
B.P. 2599 Abidjan (R.C.I.)*

RÉSUMÉ

L'approche du développement morphogénétique de l'hévéa, permet de mieux saisir le processus d'installation et de localisation de la ramification en relation avec la croissance rythmique de cet arbre. Ce type de croissance facilite, par ailleurs, le repérage de toute portion de l'arbre.

Comme cela a été constaté chez de nombreuses autres plantes, le développement de l'hévéa est accompagné de phénomènes de différenciation à caractère progressif. Selon que les arbres sont issus de graines ou multipliés par greffage, la précocité de ramification et la spécialisation des axes formés diffèrent. Dans tous les cas, cependant, les unités de croissance successives ne sont pas équivalentes.

De la même manière, quelle que soit l'origine de multiplication de l'arbre, on assiste à une localisation manifestement organisée des premières ramifications et floraisons. Il est remarquable de constater qu'au sein de l'Unité de Morphogénèse les bourgeons les premiers formés ont une vocation préférentiellement végétative, alors que les bourgeons les derniers formés, donc les plus différenciés, ont une vocation strictement reproductrice. Mais la répartition des bourgeons du tronçon néoformé aptes à reproduire des ramifications est un caractère clonal, détectable précocement et facilement utilisable comme critère d'appréciation de l'architecture de la couronne d'hévéa.

INTRODUCTION

La recherche de l'efficacité optimum dans tout travail de sélection demande la définition préalable des objectifs à atteindre, ce qui suppose la création d'un modèle synthétisant au mieux l'ensemble des objectifs. C.-M. DONALD (1967) introduit le terme d'*idéotype* pour caractériser ce nouveau modèle de végétal, que le sélectionneur va tenter de réaliser par approches successives. Cet idéotype fait appel aux connaissances, aussi bien physiologiques, que morphologiques, du végétal étudié.

Il semblerait que jusqu'à présent, à une exception près (sélection malaise du centre privé de Prang Besar), de tels idéotypes n'aient été qu'imparfaitement réalisés en hévéa-culture, la sélection se bornant généralement à ne prendre en compte que le critère productivité. Si l'on a pu obtenir des clones hauts producteurs, ces derniers possédaient bien souvent des caractères secondaires rédhibitoires, comme, par exemple, une sensibilité excessive aux coups de vent tropicaux. Cela explique le relatif échec d'une plus grande partie de la sélection généalogique pratiquée en Extrême-Orient.

Se penchant sur ce problème, certains auteurs (SHEPHERD 1973, données non publiées; WYCHERLEY, 1969), à partir d'observations empiriques effectuées en champ, ont remarqué l'importance de la forme de la couronne d'hévéa vis-à-vis de la résistance au vent, et défini le type de couronne le mieux adapté aux intempéries. La conclusion de Wycherley est la suivante :

« The existing evidence support preference for wide angles of branch insertion and cone shaped crowns among progeny and in choice of parents, because branching habit seems to be heritable ». On peut essayer d'asseoir sur des bases plus précises la définition morphologique de notre idéotype. Il est alors indispensable d'avoir une meilleure connaissance du développement morphogénétique de l'hévéa, car l'idéotype recherché sera, bien sûr, dépendant du modèle initial de la plante.

HALLÉ et OLDEMANN (1970), les premiers, ont tenté de définir des *modèles architecturaux* permettant d'ordonner les espèces arborescentes tropicales les unes par rapport aux autres, tout en admettant des variations mineures pour un même modèle. Les bases architecturales de ces modèles reposent sur l'étude de la ramification et des différenciations morphologiques des axes végétatifs. Afin d'entrer plus avant dans l'analyse des formes, ces auteurs prennent en considération la structure, le fonctionnement, le rythme d'activité, la durée de vie des méristèmes. Ils définissent ainsi 21 modèles.

L'*Hévéa brasiliensis*, se conforme au modèle de RAUH dont les caractéristiques sont les suivantes :

- tronc monopode à croissance rythmique conférant aux branches une disposition verticillée ou subverticillée,
- branches orthotropes, identiques au tronc, et à même croissance rythmique,
- floraison toujours latérale sur branches ou sur tronc et sans influence sur la croissance de l'appareil végétatif aérien.

D'après HALLÉ et OLDEMANN (*loc. cit.*) le modèle de Rauh doit son originalité à l'acquisition par les méristèmes latéraux, d'un fonctionnement indéfini, ce qui a pour conséquence l'édification de branches monopodes. Une telle architecture, se rencontre chez un très grand nombre d'arbres, aussi bien tropicaux (*Pinus caribea*, *Musanga*, etc.), que de hautes latitudes (*Fraxinus*, *Acer*, *Quercus*, etc.).

OLDEMANN (1972) complète cette notion de modèle, par un concept nouveau : la *réitération du modèle*. Pour ce dernier, la ramification au sens large (apparition d'un axe latéral, sur un autre axe) comprend d'une part la ramification séquentielle c'est-à-dire l'apparition *successive* et *ordonnée* d'axes latéraux qui élaborent le modèle de base, et d'autre part la réitération de ce modèle c'est-à-dire la formation sur l'arbre de troncs surnuméraires qui se développent suivant les structures conformes au modèle de base.

Cette dernière notion permet de mieux comprendre la différence d'aspect, entre l'arbre défini par son modèle et l'arbre adulte, qui est en définitive, la résultante de n modèles initiaux identiques par le jeu des réitérations.

Le phénomène de croissance rythmique de l'hévéa, quant à lui, a été étudié par DUBOIS (1962), PEKEL (1962) et, d'une manière beaucoup plus complète par HALLÉ et MARTIN (1968). Plusieurs faits se dégagent de leur analyse :

a) Le fonctionnement des méristèmes épicotyles d'hévéa est réglé par un rythme endogène. Des phases de latence et de poussée se succèdent alternativement. La croissance en étages qui en découle permet de distinguer (fig. 1) le long de l'axe aérien :

FIG. 1. — Localisation schématique des zones noéformées et préformées sur un axe aérien d'hévéa

Légende : FA — Feuille assimilatrice

EC — *Feuille non assimilatrice*

BF — *Bourgeon axillaire de feuille assimilatrice* « *Bourgeon de feuille* »

BEC — *Bourgeon axillaire d'une feuille non assimilatrice* « *Bourgeon d'écaille* »

FIG. 1. — *Schematic representation of neoformed and preformend parts on an aerial axe of Hevea*

— Une zone composée de feuilles bloquées à un stade précoce de leur ontogénèse; qui jouent le rôle d'écaillés protectrices du méristème et de feuilles, également réduites, qualifiées par FREY-WYSSLING (1933) de nectaires extrafloraux. Cette zone édifiée avant la phase de latence, ne se développe qu'à la poussée suivante. Aussi, on l'appelle tronçon préformé.

— Une zone portant des feuilles assimilatrices, de taille variable. Faisant suite à la zone précédente, elle est initiée au moment de la poussée, on la définit comme étant le tronçon néoformé.

Cet ensemble « préformé et néoformé » tel que l'a défini RIVALS (1965-67) constitue une unité de croissance, qui se caractérise par un même moment d'apparition, mais une initiation décalée dans le temps.

Par contre, on peut appeler unité de morphogénèse, l'ensemble ayant le même âge physiologique, mais qui s'allonge en deux temps séparés par la phase de latence.

b) Ce rythme de fonctionnement du méristème commande la localisation topographique de la ramification et de la floraison.

On connaît mal pour l'instant, le déterminisme de cette croissance rythmique; HALLÉ et MARTIN l'expliquent par une compétition hydrique entre le bourgeon terminal et les feuilles néoformées. A l'appui de cette hypothèse ils signalent la possibilité d'abolir le rythme chez de jeunes plants issus de graines par réduction de la surface foliaire. On obtient alors des hévéas « chandelles » identiques à ceux que l'on peut rencontrer dans les plantations normales où ce phénomène reste très marginal (fréquence 1 p. 1000). On peut rapprocher cette anomalie de croissance aux « queues de renard » observées chez certains arbres forestiers (*Pinus caribae* var. *hondurensis* — KOZŁOWSKI et GREATHOUSE, 1970).

Grâce à ces premiers travaux, qui définissent le modèle *a priori* de l'hévéa, et son fonctionnement, il nous a été possible de déceler suivant quel rythme se met en place la couronne, puis avec quelle intensité elle se développe et, donc, comment l'hévéa acquiert une certaine physionomie.

A partir des données obtenues nous avons pu dégager des paramètres directeurs qui déterminent l'aspect général de l'hévéa à travers son évolution morphologique et voir lesquels peuvent servir de critères de sélection.

L'exposé des premiers résultats de ces travaux fait l'objet de cet article.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Matériel

Le matériel végétal étudié est issu des parcelles expérimentales de l'IRCA ⁽¹⁾. Il comprend :

— des plants issus de graines, dont on connaît seulement le parent maternel. Les semenceaux ainsi obtenus sont dits « illégitimes » et leur ensemble forme une famille. Nos observations ont porté essentiellement sur les familles TJIR 1 ill. et GT 1 ill. Les conditions de milieu, le type de plantation etc. seront précisées selon le cas. Ajoutons que ces deux familles sont couramment utilisées comme porte-greffe en plantation industrielle.

— des plants obtenus par greffage, selon la méthode suivante :

Parmi les individus issus de semences, obtenues par fécondation libre ou contrôlée, on repère les arbres les meilleurs du point de vue production. Sur les arbres ainsi triés, appelés « arbres mère », on prélève des bourgeons sur des ramifications d'ordre indéterminé par rapport à l'axe principal dressé. On les greffe en écusson sur des porte-greffes issus de graines. Plusieurs multiplications successives par greffage permettent la création des « jardins à bois de greffes », véritable réservoirs de bois de greffe pour la propagation à grande échelle du matériel sélectionné. On a créé, alors, ce qu'en hévéaculture on appelle « un clone de greffe », ou, plus communément, « clone », dont seule la partie aérienne est clonale, les porte-greffes étant toujours issus de graines.

(1) Institut de Recherches sur le Caoutchouc en Afrique.

TABLEAU 1 — TABLE 1

Matériel clonal utilisé
Clonal material used

Clone	Origine	Caractéristiques
GT 1	Indonésie	Sélection massale — Largement multiplié en tout pays
PB 86	Malaisie	Sélection massale — Recommandé en Côte d'Ivoire (C.I.)
PB 5/51	»	Sélection généalogique (F 1). Recommandé en C.I.
RRIM 600	»	Sélection généalogique (F 1). Recommandé en C.I.
AV. 2037	Indonésie	Sélection généalogique (F 2). A l'essai réputé prometteur

2. — Méthode

Si l'on prend comme unité de base l'unité de croissance, chaque hévée peut être considéré comme un ensemble de P unités de croissance; elles se répartissent en N sous ensembles si l'on numérote d'un à N, les différents axes suivant leur ordre d'apparition.

Les P unités de croissance d'un même axe sont notées de 1 à p en fonction de leur âge. Dans chaque unité de croissance ainsi définie, on affecte les bourgeons de feuille d'un nombre de 1 à i dans le sens acropète. Les bourgeons d'écaïlle, eux, sont repérés de 1 à i dans le sens basipète; pour les différencier des précédents on les écrit avec le signe —. Chaque rameau qui se développe est donc parfaitement repérable :

- par son axe d'origine,
- par l'unité de croissance de cet axe,
- par le numéro de bourgeon qui a fonctionné dans cette unité de croissance.

On peut alors dresser des schémas identiques à ceux de la figure 2 et qui se prêtent à l'analyse quantitative des résultats.

Dans un premier temps, les observations n'ont porté que sur la ramification du tronc. Un travail ultérieur rendra compte des résultats obtenus sur les axes suivants.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous allons respectivement étudier le développement de la branche par rapport au temps, puis à l'espace.

— L'influence du temps se détermine par la comparaison des aptitudes, des unités de croissance *successives*, à produire des ramifications. Leur fonctionnement, différentiel ou non, nous renseigne sur les modalités de l'installation de la ramification, précoce ou retardée, progressive ou brutale, ainsi que sur sa nature : rameaux végétatifs ou florifères.

— Le deuxième élément, l'espace, se définit par l'analyse de l'aptitude à produire des ramifications au sein de *chaque* unité de croissance, et on en déduit alors, pour une unité de croissance :

- a) l'intensité de la ramification : c'est-à-dire le nombre de branches formées.
- b) la localisation de la ramification : c'est-à-dire la répartition de ces mêmes branches le long de l'unité de croissance.

FIG. 2. — Schéma partiel de l'architecture d'un hêvea greffé (3 ans) du clone GT 1

Légende :

- --- : axe végétatif
- $\text{---} \circ \text{---}$: axe reproducteur
- 9, 10, 11... N° des UC (Unité de croissance) de l'axe I
- 3. 1 : 1^{re} UC d'un axe développé par un bourgeon de feuille 3
- 1, 0, -1 : N° des bourgeons ayant émis une inflorescence.

FIG. 2. — Partiel diagram of the architecture of a GT 1 (three years old)

A priori, nous pouvons penser que les résultats vont être différents selon que l'on considère des semenceaux ou des greffés, l'origine de l'axe principal n'étant pas comparable. Dans le premier cas on a à faire à un axe primaire vrai issu d'une graine (tronc), alors que le plant greffé est issu d'un bourgeon provenant d'un axe latéral d'ordre n (branches). La simple observation en champ permet de différencier les deux origines : le semenceau possède un tronc cône bien marqué, alors que le plant greffé est quasiment cylindrique. De telles différences morphologiques ont d'ailleurs été observées chez d'autres espèces (FIELDING, 1968). De ce fait, il nous faut comparer en premier lieu, une population de semenceaux et de plants greffés. On étendra ensuite les observations à un groupe de clones.

Avant d'aborder l'étude de la ramification proprement dite, nous indiquons quelques données biométriques relatives au développement de l'axe principal ou axe primaire.

1. — Développement de l'axe principal

Les longueurs d'unités de croissance successives chez les semenceaux ont été mesurées par HALLÉ et MARTIN; jusqu'à la chute de la graine la plantule reste limitée dans son développement, puis acquiert son autonomie et croît jusque vers la 9^e - 10^e - Unité de croissance où peuvent apparaître les premières ramifications, pour ensuite se stabiliser. Des mensurations plus récentes, comparant plants issus de graines et greffés, sont résumées dans le tableau 2.

TABLEAU 2 — TABLE 2

*Variation de caractères morphologiques chez semenceaux et greffés
(familles TJ 1 ill. — Clone GT 1 — 350 individus)*

Variations in morphological characters among seedling and buddings population

TJ 1 ill.				GT 1		
Unité Croissance	Hauteur/ U.C.	Hauteur cumulée	Nombre feuilles/UC	Hauteur U.C.	Hauteur cumulée	Nombre feuilles/UC
1	20,4	20,4	2,9	32,3	32,3	13
2	14,1	34,5	3,0	41,8	74,1	
3	14,1	48,6	3,3	50,9	125,0	
4	18,6	67,2	5,3	53,0	178,0	20
5	28,6	95,8	9,3	57,0	235,0	
6	39,1	134,9	11,4	56,5	291,5	
7	44,2	179,0	12,4	51,9	343,4	21
8	49,1	228,2	13,2	40,2	383,6	
9	40,0	268,2	15,0	28,2	411,8	

Chez la famille TJ 1 ill. le développement reste limité jusqu'à la cinquième unité de croissance, puis à partir de ce niveau on constate un accroissement important de l'unité de croissance à la fois en hauteur et nombre de feuilles. Notons au passage, que cette zone 4^e - 5^e U.C.* où l'on observe des changements quantitatifs importants, occupe une place

* On adoptera dans le texte cette abréviation pour Unité de Croissance.

particulière selon Mac INDOE (1958); c'est en effet à la hauteur de 90-95 cm que celui-ci situe le passage chez l'hévéa de la phase juvénile à la phase adulte, défini par la capacité d'enracinement de boutures prélevées de part et d'autre de cette zone. Les valeurs obtenues avec le clone GT 1 sont bien différentes. Au bout de cinq étages le plant mesure déjà plus de 2 m, son élongation est donc bien plus rapide.

La longueur des U.C. successives augmente progressivement jusque vers la septième environ. Il semble que, par la suite, comme pour le semenceau, les étages successifs deviennent à peu près équivalents. Il en va de même pour le nombre de feuilles, bien plus important dès la première unité de croissance. Il se stabilise ensuite très rapidement.

Pour expliquer ces différences, on peut mettre en avant deux causes :

— l'influence du porte-greffe : composé d'un pivot d'au moins 60 cm, à l'époque du plantage en champ, il apporte des potentialités trophiques plus importantes.

— l'influence de l'apex organisateur, qui, dans le cas du clone, est un bourgeon greffé, organe préformé, et n'a pas à passer par une phase juvénile comme le semenceau.

Les résultats qui suivent révèlent que ce développement dissemblable des unités de croissance correspond à un comportement différent de ces dernières selon leur place le long de l'axe principal.

2. — *Ramification comparée des U.C. successives*

Nous analysons dans ce chapitre le paramètre *temps*, c'est-à-dire l'importance que vont prendre les phénomènes de vieillissement des méristèmes organisateurs, comme l'a montré SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL (1959) sur quelques essences forestières. Ceci nous conduit à définir les relations entre les phases de développement de l'arbre et l'installation ou la nature des ramifications.

2.1. *Résultats.*

2.11. *Précocité de la ramification.*

Les premières observations portent sur 390 semenceaux (GT 1 ill.) et 330 greffés issus du clone GT 1, plantés dans le même champ et âgés de 17 mois. Les greffés ont tous le même porte-greffe TJIR 1 ill. Si, dans le premier cas, 189 individus ont émis des ramifications secondaires (47 p. 100), on trouve 259 plants ramifiés chez les greffés (78 p. 100), qui manifestent ainsi une aptitude à la ramification beaucoup plus précoce que le semenceau.

Parallèlement, on a calculé les pourcentages d'axes latéraux émis dans un essai comparatif de clones, âgés de 20 mois, disposés selon un bloc complet et tous multipliés sur le même porte-greffe TJIR ill. Le tableau 3 illustre les différences de précocité de ramification selon les clones.

Ces données, globales, doivent être complétées par l'étude des différents niveaux de fonctionnement. HALLÉ et MARTIN signalent que l'apparition des branches n'intervient chez

le plant issu de graines qu'aux environ de la 9^e Unité de Croissance, ce que confirme l'étude de notre population.

TABLEAU 3 — TABLE 3

Pourcentage d'arbres ramifiés selon les clones âgés de 20 mois
Percentage of branched trees according to twenty months old clones

Clones	GT 1	PB 86	AV. 2037	PB 5/51	RRIM 600	ppds 0,05
N. arb. Observés	652	657	629	621	617	NS
% ramifiés.....	42,5	47,2	51,7	56,7	60,5	9,5

Le comportement du clone GT 1 dans ce même champ est totalement différent (tableau 4), l'émission d'axes latéraux se manifeste dès le premier étage mais sa fréquence par étage foliaire varie en fonction de la position de l'U.C. Jusqu'à la cinquième U.C., l'aptitude au débourrement des méristèmes latéraux reste faible.

TABLEAU 4 — TABLE 4

Précocité de la ramification sur GT 1
Earliness of the GT 1 ramification

Nombre de greffés ayant émis les premiers axes latéraux	Au niveau de l'U.C.
En % du total de greffés (259)	
10,4	1
8,9	2
5,0	3
2,3	4
4,6	5
13,9	6
34,5	7
15,8	8
4,6	9
68,8	
100,0	

Elle ne se déclenche vraiment, qu'à partir du sixième étage. Dans le champ de clones (tableau 5) on remarque, qu'à 20 mois, tous ont émis des branches et que les maxima se situent au niveau des U.C. 6 ou 7.

Remarquons que ce maximum pour un clone dépend du nombre moyen d'U.C. formées en un temps donné (tableau 6).

TABLEAU 5 — TABLE 5

Pourcentage de ramification par unité de croissance successive et en fonction des clones
Percentage of ramification by successive growth units and by clones

N° ordre de U.C.	4	5	6	7	8	9	10	11	12
GT 1	3,3 %	20,3	41,4	22,1	9,8	3,1			
PB 86	0,2	7,7	26,9	30,4	18,9	12,2	3,1	0,6	
RR 600	2,2	13,8	32,3	30,3	16,8	3,8	0,4	0,2	
PB 5/51	9,3	40,4	36,5	12,8	0,8	0,2			
AV. 2037	»	4,3	25,9	37,1	23,7	8,0	1,0		

TABLEAU 6 — TABLE 6

Relation entre le nombre d'unité de croissance total formée
au bout de 20 mois et l'unité de croissance à ramification maximale
Relation Between the total number of growth units formed after twenty
months and the growth unit presenting the maximal ramification

	Nbre U.C.	N° U.C. à fct max.
PB 5/51	6,7	5
GT 1	7,3	6
RR 600	8,0	6
AV. 2037	8,7	7
PB 86	8,6	7

Il semblerait qu'un développement relativement lent les deux premières années après le plantage, s'accompagne d'une entrée en fonctionnement plus précoce des méristèmes latéraux.

2.12. *Nature des ramifications.*

Qu'il s'agisse de la famille (GT 1 ill.), ou des cinq clones étudiés, à moins de deux ans, les seuls rameaux apparus sont d'origine végétative, aussi bien sur l'axe principal que sur les axes secondaires. On sait que la floraison n'intervient chez l'hévéa qu'à partir de trois ans et demi ou quatre ans, avec des variations imputables aux conditions écologiques, ou au matériel végétal observé (BOUYCHOU, 1963). Mais on connaît mal sur quels axes apparaissent les rameaux florifères. Une première approche a été effectuée sur 10 arbres du clone GT 1 et 10 arbres issus de semis de graines de ce même clone, ces deux groupes étant âgés de trois ans 10 mois. Le tableau 7 compare les fréquences d'apparition des U.C. portant des rameaux reproducteurs en fonction des axes d'ordre 1 à n sur les semenceaux et les greffés.

Il appelle plusieurs remarques.

Le nombre total d'inflorescences est encore relativement faible, étant donné la jeunesse

des arbres, mais bien supérieur chez les plants greffés par rapport aux semenceaux, bien que ceux-ci soient plus développés.

TABLEAU 7 — TABLE 7

Nombre d'unités de croissance sexualisées en fonction de son axe d'origine
Number of growth units presenting flowers according to its original axe

	Fréquence d'apparition des U.C. portant des fleurs selon les axes								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total
Semenceau	0	0	59	58	31	6	4	1	159
Greffé	0	37	149	102	6	0	0	0	288

Les premiers axes portant des inflorescences apparaissent sur l'axe II chez les greffés, donc sur des axes d'ordre moins élevé que chez les arbres issus de graines (axe III). Les maxima de fonctionnement sont décalés de la même manière. A l'image de ce que l'on a trouvé pour les axes végétatifs, la floraison intervient à un stade de développement plus précoce chez les greffés que chez les semenceaux, mais il faut attendre un certain stade de développement de l'arbre pour que se déclenche le phénomène.

2.2. Discussion.

En premier lieu, le processus de ramification apparaît sous la dépendance étroite des conditions extrinsèques. Le clone GT 1 a un pourcentage de ramification global qui passe de 78 à 42 p. 100 (p. 214 et tableau 3) pour un même âge, mais dans des sites et après des dates de plantage différents. Dans le champ comparatif, où apparaît un effet bloc significatif l'évolution de ce même pourcentage global calculé par répétition tout clone confondu met bien en évidence la relation positive entre la croissance et l'aptitude générale au « branchement » qui peut varier de 36,4 p. 100 à 67,9 p. 100 selon la fertilité du bloc. On ne peut donc tirer de conclusions quantitatives que pour des individus, même clonaux, qui végètent dans les mêmes conditions.

Mais, toutes choses égales par ailleurs, on a vu que l'apparition de la ramification et la différenciation des axes, soit végétatifs, soit florifères, obéissaient à des déterminismes bien précis, reliés au vieillissement différent des bourgeons terminaux, ce qui permet de considérer plusieurs phases de développement et des schémas d'organisation divergents selon le mode de multiplication de l'arbre.

— Chez la population issue de graines, la neuvième unité de croissance peut être considérée comme le terme de passage entre une phase dite *juvénile* et une phase dite *adulte* marquée par l'apparition de la ramification au sens large du terme (OLDEMAN, 1972).

Avec l'apparition des premières axes florifères, à la phase adulte va se superposer une dernière phase que l'on pourrait appeler de *maturité*.

Un travail ultérieur sur un plus grand nombre d'arbres, dégagera mieux l'importance relative des différents axes pour la précocité d'installation de la floraison et la relation éventuelle à faire avec la fertilité des inflorescences (évolution du rapport $\frac{\text{fleur mâle}}{\text{fleur femelle}}$ avec l'âge, etc.)

— Chez le plant greffé, le fait d'obliger un bourgeon latéral, dont la vocation est de donner une branche, à jouer le rôle de bourgeon terminal amène d'importantes modifications dans le processus de développement de l'arbre. Déjà différencié, ce bourgeon est moins apte à soutenir un contrôle apical fort, d'où l'apparition dès la première unité de croissance d'axes latéraux; il n'y a plus de phase juvénile. La phase adulte apparaît immédiatement, suivie de la phase de maturité, elle aussi à manifestation plus précoce, par rapport au semenceau. Mais, plus encore que chez le semenceau, apparaît une hétérogénéité importante entre les U.C. successives; quantitativement la ramification ne devient vraiment un phénomène important que vers la sixième U.C.

Tous ces faits nous amènent à conclure que cette unité élémentaire de développement, que constitue l'U.C., joue des rôles bien différents selon son degré de différenciation. Il apparaît ainsi que chez l'hévéa il n'y a pas d'équivalence morphogénétique entre les U.C. successives.

3. — *Ramification au sein des U.C. successives*

Dans ce chapitre est analysé maintenant, le paramètre *espace*. Les zones préformées et néoformées de l'U.C. ayant un comportement différent dans leur aptitude à fournir les ramifications, il est intéressant d'évaluer l'intensité du phénomène, quantifié par le nombre de branches émises globalement et par U.C. puis de définir la répartition de ces dernières le long de l'axe, répartition totalement au hasard, ou obéissant à un déterminisme. Nous examinerons à nouveau les populations semenceaux et greffés.

3.1. *Résultats.*

3.11. *Comparaison semenceaux/greffés.*

La figure 3 a et b indique le nombre d'axes émis par U.C. et la fréquence de fonctionnement des bourgeons le long de chaque axe. On peut en déduire les faits suivants :

— Les bourgeons capables de donner naissance à une branche ne se répartissent pas au hasard le long de l'axe, et cela aussi bien chez les greffés que les seedlings.

La ramification végétative se situe exclusivement au niveau du tronçon néoformé; c'est donc dans la zone la moins différenciée de l'U.C. que se manifeste la meilleure aptitude des bourgeons pour un fonctionnement typiquement végétatif : tous les bourgeons ne sont donc pas aptes à un fonctionnement végétatif spontané.

D'autre part à la ségrégation initiale bourgeon de feuille/bourgeon d'échelle se superpose, dans l'ensemble constitué par les bourgeons de feuille, un deuxième niveau de fonctionnement sélectif : rigoureux pour GT 1 ill. où le pic du fonctionnement se situe quelque soit l'étage au bourgeon n° 6, plus étalée chez GT 1 où est plus marquée l'influence de l'étage.

L'un de nous (1968) a montré que chez une autre famille illégitime (Djasinga ill.) le pic de fonctionnement maximum se situait au niveau du bourgeon n° 4. On peut donc concevoir la manifestation d'un déterminisme génétique quant à la localisation des bourgeons qui produiront des axes latéraux. L'étude comparée de quelques clones nous permet de vérifier cette hypothèse.

FIG. 3. — Localisation de la ramification des axes primaires de 189 arbres issus de graines du clone GT 1 (A) et 259 greffes (GT 1) (B)

FIG. 3. — Localisation of the primary axes ramification of 189 seedlings of the clone GT 1 family

— Le nombre de branches, ainsi initiées, varie considérablement entre clones et entre unités de croissance pour un même clone.

— Il en va de même pour la localisation de la ramification. En ce qui concerne GT 1 et PB 5/51, le nombre de bourgeons impliqués dans la ramification augmente avec l'étage. Par contre, la localisation des bourgeons est beaucoup plus étroite chez PB 86, surtout au niveau de la troisième U.C. On ne peut rien dire sur les deux derniers clones, la ramification n'étant pas encore ou pas du tout déclenchée.

b) La ramification des U.C. supérieures dans le champ de clones nous apporte de nouvelles informations. Les figures (4) et (5) indiquent successivement : les fréquences de fonctionnement de bourgeons le long de l'axe principal, toutes U.C. confondues, puis, selon les U.C. qui ont formé au moins 80 p. 100 de la ramification totale.

Tous les clones ont maintenant émis des axes secondaires. Les clones capables de se ramifier de façon importante dès les premières U.C. gardent par la suite cette potentialité. Par contre AV. 2037, peu ramifié dans son jeune âge, se situe maintenant au niveau de PB 5/51. L'évolution par U.C. (tableau 9) nous montre que les différences clonales persistent mais que le branchement se stabilise chez un même clone.

TABLEAU 9 — TABLE 9

Nombre d'axes II par U.C. représentant + de 80 % des ramifications
Number of axes II by growth unit corresponding to more then 80 per cent of the ramifications

Clones	U.C.				
	5	6	7	8	9
GT 1	3,5	3,4	3,4		
PB 5/51	5,8	6,1	5,4	4,5	4,2
AV. 2037	0,0	6,1	4,5	1,9	
RR. 600	1,6	2,0	1,9	1,9	
PB 86	2,1	1,8	2,2		

Chaque Unité de Croissance possède maintenant des capacités à peu près identiques en vue de la formation de branches.

L'étude de la localisation de bourgeons donnant des branches appelle également quelques commentaires. On a confirmation, quelque soit le clone, du fonctionnement exclusif de la zone néoformée. D'autre part, l'analyse statistique ne décèle aucun effet dû aux répétitions, à l'encontre de ce que l'on avait trouvé au sujet de la précocité de ramification. Ainsi, l'aptitude d'un bourgeon quelconque à émettre un axe latéral est placée sous influence endogène, comme le rythme de croissance. Elle sera susceptible de variations selon les clones.

Pour chacun d'eux en effet, une partie seulement du tronçon néoformé est en mesure de se ramifier, l'amplitude de la gamme des bourgeons ainsi concernés par ce processus variant selon les clones. La comparaison statistique des moyennes de fréquence de fonction-

FIG. 4. — Fréquence de fonctionnement des bourgeons de l'axe primaire en fonction des clones

Légende :

————— RRIM 600
 - - - - - AV. 2037
 PB 86
 GT 1
 + + + + + PB 5/51

FIG. 4. — Frequency curve of functioning of primary axes buds by clones

nement des bourgeons nous le montre bien; si on classe les bourgeons selon leur aptitude croissante à émettre des branches il se dégage deux groupes :

— Les clones PB 86 et RRIM 600 à ramification très localisée : le bourgeon n° 6 diffère significativement de tous les autres.

— Les clones GT 1, AV. 2037, PB 5/51 à ramification plus étalée. Elle se situe des bourgeons n° 5 à 9 qui ne diffèrent pas significativement entre eux. Enfin l'étude de la variation des bourgeons, non plus globalement, mais au niveau de chaque étage (fig. 5), montre la similitude apparente des courbes de fréquence de fonctionnement des bourgeons, d'un étage à l'autre et pour un même clone.

FIG. 5. — Fréquence de fonctionnement des bourgeons en fonction des étages et selon les clones
FIG. 5. — Frequency curve of functioning of buds by growth units and by clones

U. C. n° + + + + + 5
 • — — — 6
 - - - - - 8
 — — — — 7
 o - - - - o 9

De ce fait, les courbes de fonctionnement global établies par clone ne sont pas la synthèse de fonctionnement différent pour chaque étage, mais au contraire elles reflètent bien ce qui passe au niveau des U.C. successives.

Mais, si les courbes de fréquence de fonctionnement ont des allures identiques, on retrouve sur quatre clones (GT 1 - AV. 2037 - PB 5/51 et PB 86) la fluctuation du maximum précédemment décrite sur une autre population de GT 1 selon l'unité de croissance étudiée. Par contre, la dominance du bourgeon n° 6 s'affirme quelque soit l'étage pour RRIM 600. Ce dernier clone représente sans doute le maximum de localisation des bourgeons impliqués dans le processus ramification.

Inaptes à participer à la formation d'axes secondaires végétatifs, on peut se demander quel est le devenir des bourgeons portés par le tronçon préformé.

3.13. *Devenir des bourgeons d'écaïlle.*

Après en avoir étudié l'établissement, si l'on représente la localisation des inflorescences au sein des Unités de Croissance florifères, on remarque (fig. 6) que la majorité des bourgeons ayant émis des axes inflorentiels se situe dans la zone préformée et cela aussi bien chez les greffés que les semenceaux (77 p. 100 dans un cas, 70 p. 100 dans l'autre).

Les bourgeons des tronçons respectivement préformés et néoformés des U.C. ne présentent pas le même type de fonctionnement : les uns (bourgeons d'écaïlles) ne fonctionnent qu'à l'apparition de la phase de maturité pour donner des fleurs et jamais d'axes végétatifs, les autres (bourgeons de feuilles) présentent deux types de fonctionnement : dans la période précédant la floraison ils manifestent un fonctionnement exclusivement végétatif, puis à partir de la phase de maturité, si la plupart ont un devenir végétatif, certains d'entre eux peuvent donner naissance à des inflorescences, cette tendance s'accroissant avec le vieillissement de l'arbre.

3.2. *Discussion.*

L'installation de la ramification le long de l'axe principal obéit à des modalités précises aussi bien chez le greffé que le semenceau. Le même déterminisme se rencontre au niveau des bourgeons de feuilles, seuls capables d'émettre des ramifications.

Le premier point à considérer est la variabilité importante dans les relations entre l'apex et les bourgeons axillaires, selon les clones. Chez un clone comme le PB 5/51, la dominance apicale semble faible : très tôt apparaissent des ramifications en assez grand nombre au niveau de chaque unité de croissance. On obtient alors un port plutôt conique, avec des branches de taille réduite par rapport à l'axe principal et formant des angles très ouverts avec ce dernier. Tout au contraire chez le RRIM 600, la ramification, plus longue à s'installer, se manifeste seulement à partir de quelques bourgeons, toujours les mêmes, qui d'ailleurs par la suite peuvent entrer en compétition avec le bourgeon terminal. On obtient alors ce port typique fait de fourches successives, avec des branches beaucoup plus volumineuses que dans le cas précédent et formant des angles très aigus. Dans ce cas, on se trouverait alors en présence d'une dominance apicale forte.

Au premier groupe se rattachent, avec des nuances quant à la précocité ou l'angle d'insertion, AV. 2037 et GT 1, alors que PB 86 s'apparente franchement au clone RRIM 600. Mais, en plus de l'influence de l'apex organisateur, il nous faut considérer le rôle éventuel

FIG. 6. — Comparaison de la localisation des bourgeons à fonctionnement respectivement végétatif et reproducteur

FIG. 6. — Comparison of the localisation of vegetative and reproducing buds

que pourrait jouer la pièce axillante. Afin de disposer d'une mesure rapide et simple de la surface de la feuille, du PLESSIX (1969) définit un Indice de surface foliaire (ISF)* qui donne une bonne approche de la surface réelle. On a calculé l'évolution de l'ISF pour le clone GT 1 dans le champ comparatif, pour les feuilles n^{os} 1 à 14 et des étages 3 à 8. Il est apparu alors chez ce clone, quelque soit l'U.C., une étroite relation entre le gradient d'ISF et l'aptitude du bourgeon à émettre des ramifications. Il y a même pour les étages 5-6-7 identité entre la plus grande feuille et le pic de fonctionnement maximum.

D'autre part, l'ISF moyen par unité de croissance, diminue significativement à la 5^e U.C. Or, cette poussée foliaire, avait eu lieu, dans notre exemple, en période très favorable à la vie végétative (fin de saison de pluies) et des facteurs extrinsèques peuvent difficilement expliquer cette variation morphologique. Des phénomènes à déterminisme interne sont sans doute impliqués, tel le déclenchement à une fréquence relativement importante des premières ramifications. De nouvelles mesures, en cours, permettront d'apprécier sur d'autres clones, la réalité des relations feuille-bourgeon en vue de la ramification.

Un dernier point, enfin, mériterait d'être pris en considération, quant au déterminisme de la ramification : le phénomène de réitération, préalablement défini. Un prochain travail en rendra compte.

Si l'on considère, maintenant, la sensibilité clonale par rapport à la casse au vent, l'expérience a montré que les plus résistants sont PB 5/51, GT 1, AV. 2037 alors que RRIM 600 et PB 86 ont subi des dommages dans plusieurs sites.

On peut alors remarquer que les clones sensibles sont ceux qui présentent la localisation des branches la plus étroite au sein d'une même U.C., et ceci en association avec un nombre plus faible de branches et la plus grande profondeur d'insertion des branches dans l'axe primaire, tout au moins pour le clone RRIM 600. Dans cette optique, l'étude de la dispersion du fonctionnement des bourgeons, en vue de la ramification le long de l'axe primaire pourrait servir de critère de sélection en vue de l'appréciation précoce du type de couronne obtenu à l'âge adulte, les mesures pouvant être exécutées valablement dès l'âge de 17 mois.

Il est bien évident, que ce seul critère n'expliquera pas totalement le phénomène casse au vent, la résistance du bois doit également être mise en cause et quelques résultats préliminaires sont prometteurs (POLGE et KELLER, 1972).

Il serait intéressant par la suite de relier forme de la couronne et dureté des fibres de bois pour déterminer le meilleur équilibre entre ces deux critères.

Enfin dernier point à signaler, la connaissance précoce du port ultérieur de l'arbre peut apporter d'utiles renseignements sur les techniques culturales à lui appliquer, tels le choix du dispositif et la densité de plantation. Il est par exemple dangereux de planter PB 5/51 ou RRIM 600 selon le même dispositif, comme cela se pratique actuellement. Dans le premier cas les couronnes s'entremêleront rapidement, ce qui va provoquer l'élagage précoce des branches sous-jacentes et la diminution de l'assimilation chlorophyllienne par réduction de la surface foliaire utile, avec tous les inconvénients (TUPY, 1972) qu'une telle réduction peut avoir sur la synthèse et la régénération du caoutchouc dans les vaisseaux laticifères, donc la productivité finale.

* ISF = Longueur $\times$ largeur et la foliole centrale $r = 0,9$ avec surface totale de la feuille.

CONCLUSION

A partir de la séquence de différenciation propre au modèle de RAUH, qui permet la réalisation architecturale de l'hévéa, la présente étude nous a permis de dégager les grandes étapes du développement de l'arbre et de montrer qu'à partir d'un modèle de base initial pouvaient se construire des clones à physionomie très différente.

— Chez le semenceau, la réalisation du modèle se déroule en trois étapes successives : phase juvénile (aucun axe secondaire), phase adulte (émission d'axes secondaires) phase de maturité (émissions d'axes secondaires dont certains sont sexualisés). La pratique du greffage, qui permet l'obtention de populations clonales, conduit à une modification importante : la suppression de la phase juvénile. Dès la première unité de croissance formée, il peut apparaître des axes latéraux. De la même manière, le déclenchement des premières floraisons se manifeste avec un certain décalage entre le greffé et l'arbre issu de graine.

— Par contre quelque soit l'origine de l'arbre, la ramification et la floraison, manifestement organisées, permettent de conclure à la non équivalence morphogénétique des unités de croissance successives.

D'autre part, au sein même de l'unité de croissance, la présence d'une zone préformée et néoformée détermine la localisation topographique de la ramification au sens large. A la vocation préférentiellement végétative des bourgeons de feuille, s'oppose la vocation strictement inflorescentielle des bourgeons d'écaïlle.

De ce fait, les potentialités différentes des méristèmes axillaires présents le long d'une même unité de croissance font que celle-ci offre les caractères d'un raccourci de la différenciation considérée au niveau de l'arbre tout entier.

— Ces mécanismes étant établis, il devient possible de déterminer quelles sont les composantes qui induisent la formation de la couronne que nous désirons obtenir. Le choix se portera vers les arbres dont le plus grand nombre de bourgeons de feuille de la zone néoformée émettent le plus facilement des axes latéraux.

Une telle détection peut s'effectuer dès la deuxième année suivant le plantage en champ, d'où la possibilité de mener, bien avant que l'arbre ait atteint sa forme définitive, une sélection sur la résistance aux intempéries.

Sans mésestimer l'importance des problèmes qui restent à résoudre (relation entre couronne et qualité du bois; évolution de la forme en fonction de l'élagage naturel, relation plus précise entre angle d'insertion et ramification etc.) pour définir l'idéotype d'hévéa à construire, de nouvelles bases apparaissent pour caractériser la morphologie aérienne de l'hévéa.

Reçu pour publication en octobre 1974.

SUMMARY

STUDY OF THE MORPHOLOGICAL DEVELOPMENT OF THE HEVEA BRASILIENSIS CROWN

The approach of morphogenetic hevea development permits a better knowledge in the process of the branching establishment and localization in connexion with the rhythmic growth of the tree. That type of growth makes easier the working of any part of the tree.

As shown on numerous other plants, hevea development is connected with differentiation phenomena, the characteristics of which are progressive. According to the origin of the trees, seedling tree or budded tree, precocity of branching and specialization of axis are different.

Nevertheless, in any case, the successive growth units are not equivalent.

In the same way, in the case of seedling trees as well as budded trees, the first branching and flowering are really organised. It is remarkable to observe that inside a morphogenesis unit, the vocation of the first initiated buds is vegetative by preference and the vocation of last formed buds is strictly reproductive. But, on the neoformed part of the unity of growth, the distribution of buds which are able to produce new ramifications is a clonal characteristic; that characteristic can be early detected and easily usable as a test to appreciate the architecture of the hevea canopy.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOUYCHOU J.-G., 1963. — La biologie de l'hévéa, p. 10-15. SETCO
- BROWN C.-L., MCALPINE R.-G., KORMANIK P.-P., 1967. — Apical dominance and form in woody plants : a reappraisal. *Amer. Journ. Bot.* 54, 153-162.
- DUBOIS P., 1962. — Contribution à l'étude de la croissance par poussée successive chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg., *Agricultura*, Louvain; 125-149.
- DONALD C.-M., 1968. — The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*; 385-403.
- FIELDING J.-M. — *Trees grown from cutting compared with trees grown from seed (Pinus radiata D. Don)*.
- FREY-WISSLING A., 1933. — Über die physiologische bedeutung der extra florem nektarien van *Hevea brasiliensis* Müll Arg., *Ber. Schweiz. Bot. ges.* 42.
- HALLE F., OLDEMANN R.A.A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Masson éd., Paris, 170 p.
- HALLE F., MARTIN R., 1968. — Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa, *Adansonia*, *Ser 2*, 8 475-503.
- KOZLOWSKY T.-T., GREATHOUSE T.-E., 1971. — *Shoot growth characteristics of tropical pines in growth and development of trees*. Vol. 1., Acad. Press ed., 442 g.
- PEKEL A., 1962. — Fonctionnement du bourgeon et résistance à la sécheresse chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg., *Acad. Roy. Sc. Outre-Mer*, 476-501.
- MC INDOE, K.G., 1962. — The development of clonal rootstock in Hevea, *quart. J. Rubb. Res. Inst. Ceylon* 34, 3-4, 39-59.
- OLDEMANN R.A.A., 1972. — *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse Univ. des Sciences du Langedoc, Acad. Montpellier, 245 p.
- PLESSIX (du) C.-J., 1969. — *Essai de mise en évidence de l'intérêt d'une étude de développement pour l'amélioration de l'hévéa. Rapport de Recherches IRCA-SA 1/68*.
- PLESSIX (du) C.-J., 1969. — *Contribution à l'étude du déterminisme de la variabilité intraclonale des hévéas greffés. Rapport de Recherches IRCA-SA 1/68*.
- PLESSIX (du) C.-J., 1970. — *Recherche sur les aspects morphogénétiques du problème du greffage de l'Hévéa*, D.E.S., fac. des Sciences. Abidjan.
- POLGE H., KELLER R. — *Essais de détection précoce de la sensibilité au vent des hévéas à l'aide de critères densitométriques*.
- CNRF, 1972. — Doc. 1972/6.
- RIVALS P., 1965-1966-1967. — Essai sur la croissance des arbres et sur leur système de floraison (applications aux espèces fruitières), *J.A.T.B.A.*, 12, 655-686; 13, 91-122; 14, 67-102.
- SCHAFFALITSKY de MUCKADELL, M., 1954. — Juvenile stage in woody plants. *Physiol. plantarum.*, Copenhague, 782-796.
- TUPY, J., 1973. — The regulation of invertase activity in the latex *Hevea Brasiliensis* Müll. Arg., *J. Exp. Bot.* 24, 80, 516-524.