

RENOUVELLEMENT FOLIAIRE CHEZ LE MANGUIER (MANGIFERA INDICA L.)

par Francis SCARRONE

Faculté des Sciences — 33, rue Saint-Leu
80 039, Amiens, France

Résumé :

La chute des feuilles chez le Manguier s'effectue en trois ans selon un gradient morphogénétique qui affecte d'abord les feuilles basales de grande taille. Les feuilles, les plus anciennes, restant sur l'arbre sont celles de petite taille, les plus actives physiologiquement, et qui se trouvent au voisinage du bourgeon apical. Ce sont les débourrements successifs du bourgeon apical et éventuellement des bourgeons subapicaux sous-jacents qui, en diminuant la vigueur des rameaux, sont responsables du renouvellement foliaire.

Abstracts :

The leaf fall of the mango tree lasts for three years according to a morphogenic gradient which firstly affects the basal leaves, the largest in size. The eldest leaves remaining on the tree are small in size, the most active physiologically, and situated near to the apical bud. It is the successive clearance of the apical bud and eventually of the subapical buds underneath which in decreasing the strength of the small branches, are responsible for renewing the foliar.

A. Généralités

Des observations sur le renouvellement foliaire des arbres tropicaux soit dans leur milieu naturel, soit dans divers jardins botaniques ont été réalisées depuis longtemps; les premières remontent à SCHIMPER, en 1903. Depuis, des documents ont été accumulés grâce à de nombreux botanistes et à quelques expérimentateurs.

RICHARD (1957), à qui nous devons une intéressante documentation sur la question, déclare que chez le Manguier les différentes branches d'un même arbre produisent de nouvelles pousses à des intervalles notables de sorte que le remplacement de tout le feuillage peut s'étaler sur plusieurs semaines. HOLDSWORTH (1963), qui s'est livré à diverses expériences sur la croissance par vagues du Manguier, au Ghana, indique une durée de trois ans pour le renouvellement complet de la totalité des feuilles, mais sans donner de documents précis.

Ces opinions divergentes montrent la complexité du changement foliaire chez les arbres tropicaux, en particulier ceux à croissance par vagues (« flushes » des auteurs anglophones), tels que le Manguier.

Il est intéressant de comparer les diverses hypothèses émises sur le comportement anarchique de l'abscission foliaire dans les régions tropicales chaudes et humides où n'existent pas de facteurs externes de synchronisation, comme le froid hivernal dans les pays tempérés. D'après KLEBS (1912, 1915 et 1926), la chute des feuilles dans ces contrées reste commandée par les facteurs de l'environnement, et cela même dans les régions équatoriales où règne toute l'année un climat uniformément chaud et humide. Il suffirait, selon cet auteur, qu'un seul des facteurs conditionnant l'activité de la plante tombe au-dessous d'un certain seuil pour déclencher l'abscission foliaire. Si aucun facteur climatique n'est décelable, il peut s'agir alors d'un épuisement momentané des éléments nutritifs du sol. Ce dernier argument est particulièrement intéressant : dès 1938, nous avons émis l'hypothèse que la forêt pluviale tropicale (« rain forest » des auteurs anglophones) vivait en équilibre instable sur un sol très pauvre en réutilisant une grande partie de sa propre biomasse (feuilles et branches en décomposition). Cela a été confirmé depuis expérimentalement par divers auteurs dont H. JENNY, en Colombie, et LAUDELOIT et MEYER, au Congo (in LEMEE, 1967). La très grande mobilité de certains éléments minéraux tels que K, Ca et Mg, sous l'action du lessivage exercé par les pluies, une fois la minéralisation des déchets achevée, très rapide sous les tropiques, peut parfaitement expliquer un blocage de certaines réactions métaboliques.

Toutefois, dès le début, le point de vue de KLEBS a paru excessif à de nombreux observateurs qui, tout en admettant une influence souvent déterminante du milieu naturel sur la défoliation spontanée, n'en conclurent pas moins à l'existence de facteurs endogènes (SCHIMPER 1903, VOLKENS 1912, SIMON 1914, COSTER 1923).

Pour certains expérimentateurs, les facteurs endogènes seraient dans de nombreux cas prépondérants, les espèces se révélant plus ou moins plastiques à l'influence de l'environnement. Les progrès de la physiologie moderne permettent d'en confirmer l'existence. COSTER, en 1923, a pu faire débourrer des rameaux dénudés de Teck en les plongeant simplement dans l'eau ; nous avons pu obtenir le même résultat avec le Lilas de Perse. DINGLER, en 1911, a provoqué, de son côté, l'émission de rameaux feuillés sur des arbres à feuilles caduques pendant la période de défoliation naturelle sans observer de modifications dans le comportement des feuilles ainsi produites. Par des recépages, nous avons obtenu, quant à nous, le débourrement à contre - saison du Lilas de Perse, défolié, en repos végétatif. D'ailleurs, en choisissant soigneusement l'époque de recépage, on peut même provoquer l'apparition d'un nouveau feuillage, sans chute de l'ancien, le rythme de croissance devenant ainsi momentanément de type continu (SCARRONE, 1968).

Il s'agit en fait de dormances labiles (dormances endonomes de CHOUARD, 1951), provenant d'inhibitions endogènes.

Intéressante aussi est l'expérience de SCHWEIZER, en 1932, avec l'Hévéa, au cours de laquelle les boutures conservent la même périodicité de

renouvellement foliaire que la plante-mère. L'Hévée étant un arbre à croissance par vagues, son comportement devrait être le même que celui du Manguier. En plaçant des rameaux feuillés de Manguier, en pleine terre, sous cage de plastique, on obtient le débourrement des bourgeons terminaux, une fois les feuilles tombées (*). Dans la nature, c'est la diminution du pouvoir inhibiteur des feuilles adultes qui permet un nouveau débourrement. Il doit donc s'agir chez les deux arbres d'inhibitions foliaires.

Beaucoup d'observations plaident en faveur de facteurs endogènes, parfois influencés par les facteurs exogènes, parfois absolument étrangers à eux. A Madagascar, GACHET (1966), étudiant les essences forestières de la forêt pluviale de la côte orientale de l'île, constate que sur 17 espèces étudiées, onze sont à feuillage persistant, deux à feuillage caduc et quatre montrent un comportement irrégulier, selon les années, perdant parfois toutes leurs feuilles, parfois seulement une partie d'entre elles. L'un de ces arbres (*Zanthophyllum thouvenotii*) est caractérisé par deux sortes de comportement : le premier possède un cycle s'étendant sur deux années avec défoliation totale en octobre au cours de la seconde année, le second, un cycle normal d'un an avec défoliation accusée, chaque année, en janvier-février.

Sur les Plateaux, à Antananarivo, nous avons pu nous-même observer que, pendant l'hiver austral, de juin à septembre, comparable du point de vue thermique à un printemps du Centre de la France, il existe tous les modes de comportement foliaire. On y trouve des espèces à feuillage persistant (*Eugenia jambos*, *Ipomea arborea*, *Phyllarthron bojarensis*, etc...). Au voisinage immédiat des arbres précédents, on rencontre des espèces à feuilles caduques mais dont la disparition de celles-ci se produit à des époques très différentes les unes des autres et pour des durées également très variables (*Diospyros kaki*, *Sapindus saponaria*, *Aleurites Fordii*, *Lagerstroemia indica*, etc...). Chez *Cinchona succirubra*, on peut facilement suivre, durant toute l'année, le changement foliaire, les feuilles âgées devenant rouges avant de tomber. Le Kaki possède aussi des limbes qui virent au rouge dès juillet ; il les perd ensuite rapidement, reste dénudé d'août à septembre, pour débourrer de nouveau en octobre. Certains arbres sont encore feuillés en septembre (*Jacaranda mimosaeifolia*). Quelques espèces enfin n'ont plus qu'un feuillage clairsemé durant cette période (*Dyonicha indica*, *Bixa orellana*). Toutefois, ces changements foliaires peuvent varier plus ou moins profondément d'une année à l'autre, ainsi qu'en fonction de l'âge des arbres et des microclimats (jardins ou rase campagne).

Quant aux arbres introduits des régions tempérées, ils perdent leurs feuilles souvent très lentement, et d'une manière fort différente selon les individus et selon les rameaux du même individu, rappelant ainsi les observations de BUNNING (1953) sur la croissance du Hêtre dans les régions montagneuses de Java. On peut citer, parmi ces espèces, le Peuplier, le Chêne, le Pêcher, le Lilas de Perse, le Pommier, le Platane, etc. Chez certaines variétés de Poirier, arbre à feuilles caduques

(*) Mais il n'y a pas formation de racines.

caractéristique des pays tempérés, on peut trouver parfois deux générations de feuilles sur les rameaux.

Au Cameroun, dans les montagnes de l'Ouest, à Nkongsamba, à 1 000 mètres d'altitude, sensiblement la même que celle d'Antananarivo, mais à 5° seulement de latitude Nord (au lieu de 18° de latitude Sud pour Antananarivo), des phénomènes identiques peuvent être observés à la fin de la saison hivernale boréale chaude et sèche (décembre à mars), au cours de laquelle souffle l'harmattan, vent chaud et desséchant venant du Nord. On observe, côte à côte, et cela d'une manière variable selon les années, l'âge des arbres et les microclimats, des espèces entièrement dénudées (*Erythrina senegalensis*, divers *Albizzia*), des espèces à feuillage clairsemé (arbre à pain, avocatier) et de nombreuses plantes montrant un début de flétrissement mais sans chute apparente des feuilles (*Cananga odorata*, *Markhamia lutea*, *Quisqualis indica*, *Dature arborea*, *Mussaenda elegans*, etc...).

La sécheresse possède donc un effet comparable à celui du froid. Pourtant, sur les Plateaux, à Antananarivo, les arbres débourent avec le réchauffement du printemps austral alors que les pluies n'ont pas encore fait leur apparition. Selon les régions, les facteurs de synchronisation de l'environnement n'ont donc pas la même valeur.

Mais il existe aussi les cas plus complexes des arbres tropicaux à comportement aberrant (PORTERES 1957, LEBRUN 1968, TROCHAIN 1969). Le cas le plus typique est celui de *Faidherbia albida* (= *Acacia albida*) qui, dans la zone sahélienne, conserve ses feuilles pendant la période sèche, mais les perd ensuite progressivement durant la saison des pluies. Nous avons retrouvé le même comportement, dans les montagnes de l'Ouest Cameroun, avec le Tulipier du Gabon (*Spathodea campanulata*). MARIAUX (1964) a constaté de son côté qu'une essence de reboisement (*Azadirachta indica*), introduite au Niger, conservait son feuillage toute l'année et cela malgré des conditions extérieures particulièrement défavorables. RICHARDS (déjà cité) a pu observer des arbres débourent à contre-saison en plein harmattan, en Afrique Occidentale, alors que les pousses juvéniles, à cette époque de l'année, sont particulièrement fragiles et sensibles à l'influence des agents extérieurs. Peut-être, pourrions-nous suggérer de reprendre, en l'inversant, l'hypothèse de KLEBS concernant l'influence du sol ? Un élément en excès, durant la belle saison, favorable à l'ensemble des arbres, deviendrait au contraire responsable de la chute foliaire chez les espèces à comportement aberrant, alors que tout rentrerait dans l'ordre pendant la saison suivante du fait de l'élimination de son effet nocif.

Enfin, à Madagascar, durant l'hiver austral, nous avons pu noter que certains arbres comme le Flamboyant, *Albizzia lebeck* et le Kapokier (*) perdaient presque toutes leurs feuilles à la fois à Antananarivo, caractérisée par un climat tropical d'altitude frais et sec, à Tamatave au climat de type congolais chaud et humide et à Majunga, au climat de type soudanais avec longue saison sèche très chaude. A priori, on peut penser à l'existence de facteurs endogènes. On ne peut toutefois exclure un autre

(*) Peu nombreux sur les Plateaux (Antananarivo).

facteur du milieu, la lumière. Dans une étude de BOITEAU (1939), ce dernier note que pendant l'hiver austral, à Antananarivo, il existe une augmentation marquée des radiations UV et des radiations IR. Peut-être jouent-elles un rôle? Malheureusement, l'absence de documents, en dehors des observations d'Antananarivo, ne permet pas d'exploiter cette intéressante documentation.

CHAMPAGNAT (1969) insiste sur la complexité de l'abscission foliaire. Par exemple, chez le Manguier, on se trouve en présence de corrélations entre feuilles âgées inhibitrices et feuilles juvéniles stimulatrices; toutefois, ces pouvoirs inhibiteur et stimulateur varient dans le temps permettant soit l'arrêt de croissance d'une vague, soit au contraire son débourrement et son allongement. Des substances nombreuses interviennent soit de nature hormonale (auxine, cytokinines, acide abscissique) soit de nature trophique (éléments minéraux et substances organiques). Ce phénomène est particulièrement net chez les espèces à feuilles caduques où l'on assiste à une migration de ces substances avant leur chute.

Etant donné son caractère non général, localisé à un certain nombre d'espèces seulement, la chute foliaire peut apparaître comme un phénomène secondaire dans la vie de la plante, alors que paradoxalement la feuille chlorophyllienne est l'organe assimilateur par excellence de celle-ci. En réalité, il ne s'agit que d'une question de degré car chez les arbres à feuilles persistantes, l'activité assimilatrice de ces dernières est réduite à un minimum métabolique quand existent des facteurs exogènes défavorables (froid, sécheresse, jours courts, etc...).

La luxuriance de la forêt équatoriale pluviale peut s'expliquer par la prédominance d'arbres à feuillage persistant et à une activité métabolique sensiblement continue durant toute l'année.

B. Observations

Un Manguier adulte se présente sous la forme d'un arbre puissamment ramifié, souvent en forme de boule, à feuilles persistantes, offrant un ombrage sous lequel le tapis herbacé est des plus réduits.

Cet aspect semble dû à la fois à la rareté de l'éclairement et à l'existence de facteurs inhibiteurs dans les feuilles en voie de décomposition (KONIS, 1942, in CHOUARD). Peut-être, s'agit-il d'une xanthonoside, la mangiférine, dont nous avons commencé l'étude à propos de la physiologie de l'arbre (SCARRONE et VILLA, 1968) ?

Un examen attentif montre que ce feuillage se renouvelle. En effet, toutes les parties dénudées (tronc et branches charpentières) ont été, au cours des années antérieures, des rameaux feuillés. La base de certains vieux rameaux porte encore quelques rares feuilles.

Par contre, on ne remarque pratiquement jamais, sur un arbre de bonne vigueur, de feuilles jaunissantes avant leur chute; peu de feuilles jonchent le sol sauf en cas de sécheresse de longue durée dans les régions, comme Majunga, où celle-ci est particulièrement sévère.

On peut donc imaginer que le renouvellement du feuillage chez le Manguier s'effectue progressivement et très lentement.

Si l'on considère les liens étroits existant entre les feuilles, qui sont des

appendices caulinaires, et leur rameau porteur, on est en droit de se demander si le mode de renouvellement foliaire chez le Manguier n'est pas en relation avec l'erraticisme et la croissance par vagues étudiés au cours de nos précédentes recherches (SCARRONE, 1969).

C. Recherches

Le but de ces recherches a été multiplié. Il s'est agi de définir le renouvellement foliaire en fonction de l'édification de la charpente de l'arbre au fur et à mesure de l'apparition de ramifications nouvelles et de la production de vagues de croissance successives.

1. Etude de l'apparition des ramifications

Les observations ont été effectuées entre 1963 et 1966, sur l'arbre I 6 de la plantation de Manguiers (variété Diégo), que nous avons créé à la Station de l'Ivoina, à Tamatave, en République Démocratique Malgache. Cet arbre, de vigueur normale, était âgé, en fin d'expérience, de 4 ans.

a. En 1963, le jeune plant de pépinière est mis en place. On n'observe, en cours d'année, ni vague de croissance, ni ramification.

b. En 1964, le 22 septembre 1964, une première ramification apparaît donnant deux rameaux, par fausse dichotomie, ces deux pousses étant respectivement produits par le bourgeon apical (rameau A) et par le bourgeon subapical, situé immédiatement au-dessous (rameau B). On assiste ainsi à la formation du premier étage de la charpente.

Le rameau A ne présentera aucune ramification nouvelle durant toute l'année 1964. Le rameau B, au contraire, se ramifiera le 12 décembre 1964 en fournissant un second étage de ramification, constitué de 3 rameaux d'ordre 2 (a, b, c), issus du bourgeon apical (b) et de deux bourgeons subapicaux placés au-dessous (a et c).

c. En 1965, on peut faire les observations suivantes :

1. Dans le groupe B, provenant du rameau initial B, les 3 rameaux d'ordre 2 ne se ramifient pas.

2. Dans le groupe A, formé par le rameau initial A, on obtiendra une ramification, donc le second étage de la charpente, avec deux rameaux d'ordre 2, le 24 avril 1965. L'un d'eux se ramifiera une nouvelle fois (3^e étage de ramification), en fournissant deux rameaux d'ordre 3.

Ainsi le groupe A, momentanément désavantagé, du point de vue nombre de ramifications, a rattrapé, un peu moins d'un an après le retard initial, et possède même un étage de ramification en plus.

3. Mais, en fin d'année 1965, le 25 novembre 1965, aucune apparition de ramifications n'est observée dans le groupe A, alors que naissent dans le groupe B (sur le rameau d'ordre 2), deux rameaux d'ordre 3 formant le 3^e étage de la charpente. Le groupe B a donc rejoint de nouveau le groupe A.

On assiste en quelque sorte à une sorte de balancement dans le nombre de ramifications produites, l'un des groupes prenant provisoirement l'avantage pour le céder ensuite à l'autre groupe.

d. En 1966, l'évolution se poursuit avec la naissance de nombreuses ramifications.

1. Le 28 février 1966, dans le groupe B, deux rameaux d'ordre 4 sont produits sur l'un des rameaux d'ordre 3 et quatre rameaux d'ordre 4 sur l'autre rameau d'ordre 3, soit 7 ramifications au total.

Dans le groupe A, apparaissent respectivement 4 rameaux d'ordre 4, 5 autres rameaux d'ordre 4 et deux rameaux d'ordre 4, sur les pousses précédentes, soit 11 ramifications à partir de l'ensemble des rameaux d'ordre 3.

Le 4^e étage de la charpente est donc marqué par une formation plus abondante de ramifications dans le groupe A (11 ramifications) que dans le groupe B (7 ramifications).

2. Le 25 mai 1966, le phénomène s'accroît légèrement en faveur du groupe A avec production de 5 ramifications d'ordre 5 contre 4 ramifications d'ordre 5 dans le groupe B.

3. Mais, le 23 août 1966, le balancement rythmique réapparaît avec 8 ramifications nouvelles (groupe B), *formant le 6^e étage de la charpente* alors que rien ne se produit dans le groupe A.

4. A la fin de nos observations, le 15 décembre 1966, le décompte était le suivant :

Groupe A

5^e étage de la charpente formé par 5 rameaux ;

4^e étage de la charpente formé par 11 rameaux ;

3^e étage de la charpente formé par un seul rameau.

Groupe B

6^e étage de la charpente formé par 8 rameaux ;

5^e étage de la charpente formé par 9 rameaux ;

Aucune ramification sur 2 rameaux.

Le groupe B présente donc, à cette date, un étage de charpente supplémentaire.

II. Etude de la production des vagues de croissance

Le 15 décembre 1966, dans le groupe A, on note 15 rameaux terminaux présentant, à partir du premier étage de la charpente, 10 vagues de croissance chacune.

Dans le groupe B, existent 15 rameaux terminaux montrant un nombre variable de vagues :

13 rameaux : 10 vagues de croissance.

1 rameau : 9 vagues de croissance.

1 rameau : 8 vagues de croissance.

Ainsi, le groupe A, dispose de 3 vagues de croissance supplémentaires compensant l'étage de charpente de plus du groupe B.

On peut donc faire les observations suivantes :

— alors que dans les deux groupes étudiés, on constate que 28 rameaux sur 30 ont eu une croissance rythmique régulière avec le même nombre de vagues (10), deux rameaux du groupe B ont pris du retard. Il s'agit de rameaux apparus le 22 septembre 1964. *Ils ont été écartés définitivement de la construction de la charpente sans disparaître pour autant.* Leur

manque de vigueur les empêchera de se ramifier et même leur fera prendre du retard dans le nombre de vagues de croissance produites, mais ils n'en continuent pas moins à vivre sans donner le moindre signe de dégénérescence, si ce n'est des poussées de longueur inférieure à celle des rameaux normaux. C'est le grand débourement du 28 février 1966 avec la production de 18 ramifications qui a déclenché le phénomène du fait de corrélations d'inhibition de nature trophique. Sans doute sont-ils appelés à disparaître par la suite par élagage naturel, mais le mécanisme doit en être extrêmement lent du fait même de l'absence des facteurs de synchronisation comme le froid dans les régions à climat tempéré ? Cette survie est sans doute en liaison avec une activité foliaire continue durant toute l'année, les périodes de repos n'excluant pas la croissance diamétrale. Un apport même réduit d'éléments nutritifs suffit à leur conserver une certaine activité ;

— *il existe un balancement rythmique entre les rameaux en fonction de la vigueur.* Lorsque celle-ci est très forte, comme ce fut le cas le 28 février 1966, on observe non seulement de nombreuses ramifications, mais les rameaux ainsi produits sont aussi plus longs que la normale. Quand la vigueur est simplement forte, la tendance se porte uniquement sur le nombre de ramifications formées. Quand elle devient normale, seules se produisent des vagues de croissance.

La production de rameaux nouveaux lors de la formation d'un étage de la charpente entraîne une certaine diminution de la vigueur du rameau porteur au profit des rameaux qui ne se sont pas ramifiés leur permettant de récupérer le terrain perdu et même de prendre l'avantage.

III. Etude des relations existant entre les vagues de croissance et le nombre de feuilles.

— dans le groupe A, on remarque 52 vagues de croissance portant un total de 734 feuilles, alors qu'il n'y a dans le groupe B que 49 vagues de croissance avec 667 feuilles.

— Si l'on compare seulement les vagues terminales, la différence s'atténue avec 254 feuilles (groupe A) contre 250 feuilles (groupe B). Cela nous donne une moyenne de 16,93 pour le groupe A alors que celle du groupe B est de 16,66.

En prenant comme base de référence la poussée terminale, la dernière produite, pendant laquelle aucune feuille n'est tombée, on peut avoir une première approximation du nombre total de feuilles ayant été émis par l'ensemble des rameaux. On trouve pour le groupe A, 880 feuilles, et dans le groupe B, 816 feuilles.

Ce mode de calcul est justifié si l'on considère l'ensemble de la vague de croissance (rameau porteur + appendices foliaires). Il n'existe aucune corrélation entre la longueur d'un rameau et le nombre de feuilles qu'il porte, les entre-nœuds pouvant être plus ou moins rapprochés les uns des autres. Ce phénomène de « compensatory growth » est particulièrement net chez le Manguier.

On peut donc tenter de déterminer en fonction du nombre des feuilles restantes sur les rameaux le pourcentage de chute foliaire au cours des quatre années (voir les figures et les tableaux en annexe).

I. Conclusions

a. La chute du feuillage chez le Manguier suit un mécanisme particulier, peut-être commun à tous les arbres à croissance par vagues.

b. Au-delà de 3 ans, sauf rares exceptions, toutes les feuilles sont tombées confirmant les observations de HOLDSWORTH, au Ghana.

c. Au cours de la troisième année, la chute est importante et se situe, selon les groupes étudiés, à 97-p. 100 et à 99 p. 100. Pendant la seconde année, elle demeure forte de l'ordre de 86 p. 100 et de 90 p. 100. Lors de la première année, elle existe encore mais est nettement plus faible soit 28 p. 100 et 35 p. 100.

d. Sur les quatre vagues de croissance de 1966, le comportement foliaire est le suivant :

- quatrième et dernière vague : aucune chute de feuilles ;
- Troisième vague : 21 et 30 p. 100 ;
- Deuxième vague : 49 et 68 p. 100 ;
- Première vague apparue : 80 et 90 p. 100.

e. Le renouvellement foliaire chez le Manguier est erratique et s'effectue selon un gradient morphogénétique. Ce sont les feuilles de grande taille de la base qui tombent les premières, puis les feuilles médianes du rameau qui sont de dimension moyenne. Les feuilles qui restent en place sont uniquement celles de petite taille, plus actives physiologiquement, comme nous l'avions démontré en 1966, et qui axillent les bourgeons subapicaux qui débourent en même temps que les bourgeons terminaux. Les vieilles feuilles dont on observe la présence sont toujours situées à proximité du bourrelet marquant l'arrêt de croissance.

f. Ce sont les débouremments successifs des bourgeons apicaux et subapicaux qui, en entraînant une diminution de la vigueur dans les anciens rameaux, sont à l'origine de cette chute foliaire.

g. Si l'on considère les rythmes chez le Manguier, on voit qu'ils sont de deux types :

- trisannuels si l'on tient compte du renouvellement foliaire complet de l'arbre ;
- plurimestriels si l'on observe les vagues de croissance et la formation des rameaux édifiant la charpente de l'arbre.

TABLEAU 1

	Nombre total rameaux	Nombre total feuilles	% feuilles (1)	% chute foliaire (2)
<i>Groupe A</i>				
1963	1	0	0	100
1964	2	9	1	99
1965	6	92	10	90
1966	21	633	72	28
<i>Groupe B</i>				
1963	1	0	0	100
1964	5	21	3	97
1965	7	117	14	76
1966	22	529	65	35

(1) (2) chiffres arrondis.

TABLEAU 2

	Nombre total rameaux	Nombre total feuilles	% feuilles (1)	% chute foliaire (2)
<i>Groupe A</i>				
Quatrième vague	15	254	100	0
Troisième vague	13	200	79	21
Deuxième vague	11	129	51	49
Première vague	4	50	20	80
<i>Groupe B</i>				
Quatrième vague	15	250	100	0
Troisième vague	10	174	70	30
Deuxième vague	7	81	32	68
Première vague	2	24	10	90

(1) (2) chiffres arrondis.

BIBLIOGRAPHIE

1. BOITEAU (P.). — *Contribution à l'étude du rôle de la lumière dans l'écologie végétale à Madagascar*. Thèse INAFOM, 1939, 138 p.
2. BUNNING (E.). — *Entwicklung und Bewegungsphysiologie der Pflanzen*. 1953. Berlin.
3. CHAMPAGNAT (P.), OZENDA (P.) et BAILLAUD (L.). — *Précis de Biologie végétale*. T. III. Croissance, Morphogenèse, Reproduction 1969. Masson. Paris. 510 p.
4. COSTER (C.). — *Lauberneuerung und andere periodische Lebensprozesse in dem trockenen Monsun-gebiet Ost-Javas*. Ann. Jard. Bot., Buitenzorg, 1923, 33, 117-189.
5. CHOUARD (P.). — *Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage*. Thermopériodisme. CDU Paris, 1951, 157 p.
6. DINGLER (H.). — *Versuche über die Periodizität einiger Holzwächse in den Tropen*. SB. Bay. Akad. Wiss., München, math-nature, K1, 1911, 127-143.
7. GACHET (C.). — *Premiers résultats d'un cycle d'observations phénologiques*. CTFT, Antananarivo, 1965, 31 p.
8. HOLDSWORTH (M.). — *Intermittent growth of the Mango tree*. J. West. Afr. Ass., 1963, 7 (2), 163-171, Ghana.
9. KLEBS (C.). — *Ueber die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen*. Biol. Zbl., 1912, 32, 257-285.
10. KLEBS (C.). — *Ueber Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten*. Jb. Wiss. Bot., 1915, 56, 734-772.
11. KLEBS (C.). — *Ueber periodisch wachsende tropischer Baumarten*. SB. Heidelberg. Akad. Wiss. math-nature. K1, 1926, Abhandl. 2.
12. KONIS (E.). — *On germination inhibitors*. Palest. J. Bot., 1942, 2, 6-27.
13. LEMEE (G.). — *Précis de biogéographie*. Masson, Paris, 1967, 358 p.
14. LEBRUN (J.). — *A propos du rythme végétatif de l'Acacia albida Del.* Coll. Bot. Vol. VII., fasc. II, n° 33. Barcelona. 1968, 625-636.
15. MARIAUX (A.). — *Etat actuel des connaissances sur la détermination de l'âge des arbres en Haute-Volta et au Niger*. CTFT., 1964, 64 p.
16. PORTERES (R.). — *Un arbre vivant à contre-saison en Afrique Soudano-Zambézienne*. Sci. et Nat., 1957, n° 19, 19-24.
17. RICHARDS (P.-W.). — *The tropical rain forest*. 1957, Cambridge Univ. Press. 450 p.
18. SCARRONE (F.). — *La végétation, force d'équilibre des sols tropicaux. Les cahiers d'agriculture tropicale*. 1938. Nogent-sur-Marne. 12 p.

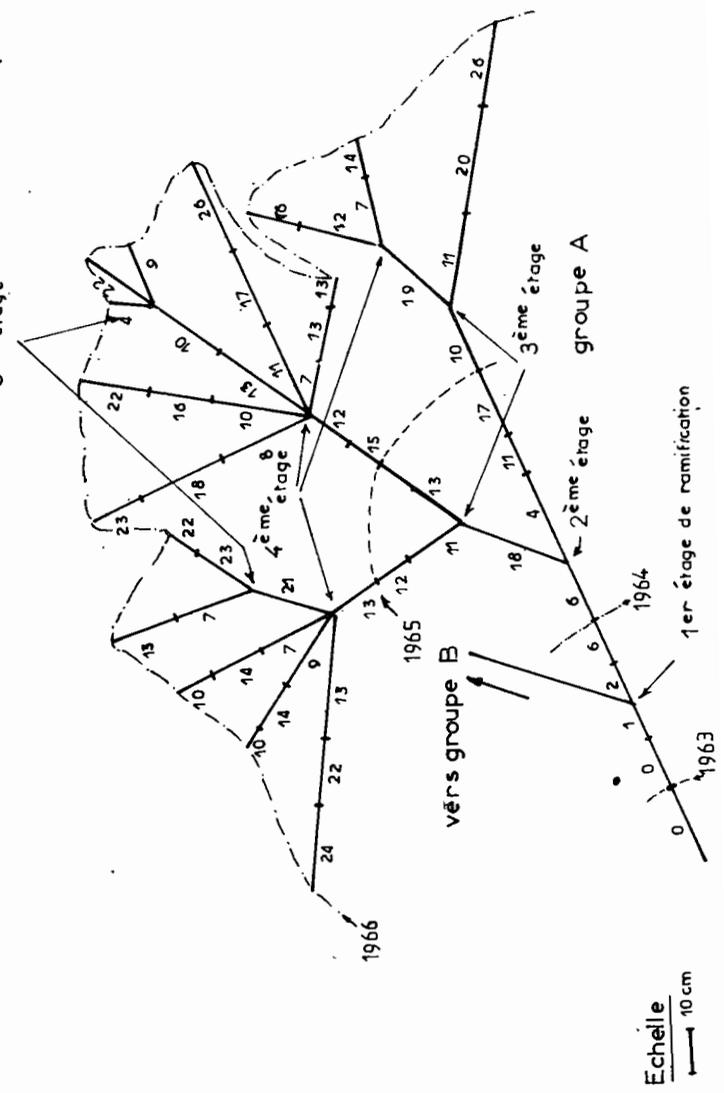
19. SCARRONE (F.). — *Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du Manguier*. C.R. Acad. Sci., 260, 1965, 3469-3472.
20. SCARRONE (F.). — *Pouvoir de croissance des bourgeons et influence foliaire sur la pousse de Manguier en repos végétatif*. C.R. Acad. Sci., Paris, 262, 1966, 2344-2346.
21. SCARRONE (F.). — *Rythmes de croissance et saisons chez le Lilas de Perse (Melia azedarach L.) à Madagascar*. C.R. Acad. Sci., Paris, 267, 1968, 70-73.
22. SCARRONE (F.). — *Recherches sur les rythmes de croissance du Manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy*. Thèse. Clermont-Ferrand. 1969.
23. SCARRONE (F.). — *Problèmes de Phytomorphogénèse : I Edification de la charpente d'un jeune Manguier (Mangifera indica l)*. Annales Univ. Madagascar, Antananarivo, 1971, 38 p.
24. SCHIMPER (A.-F.-V.). — *Plant-geography upon a physiological basis*. Traduit par W.-R. Fisher. Groom P. et IB Balfour. Oxford. 1903.
25. SCHWEIZER (R.-J.). — *Ueber die periodizität des Blattwechsels bei tropischen Bäume*. Mitt. Naturf. Ges. Bern., 1932, 41-46.
26. SIMON (S.-V.). — *Studien über die periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropen gebieten heimeschen Bäume*. Jb. Wiss. Bot., 1914, 54, 71-187.
27. TROCHAIN (J.-L.). — *Le rythme biologique aberrant de Faidherbia albida (Mimosacées)*. Ann. Sci. Univ. Besançon, 3^e série, fasc. 6, 12, 1969, 7-13.
28. WOLKENS (G.). — *Laubfall und Lauberneuerung in den tropen*. 1912, Berlin.
29. SCARRONE (F.) et VILLA (P.). — *La mangiférine, xanthonoside du Manguier (Mangifera indica L.)*. Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar, FS, 1967, pp 53-56.

Rameau N°2
 Arbre I⁶
 Tamatave

Nombre de feuilles sur chaque vague 5/12/66

Manguier
 Mangifera indica L.

Fig. 1

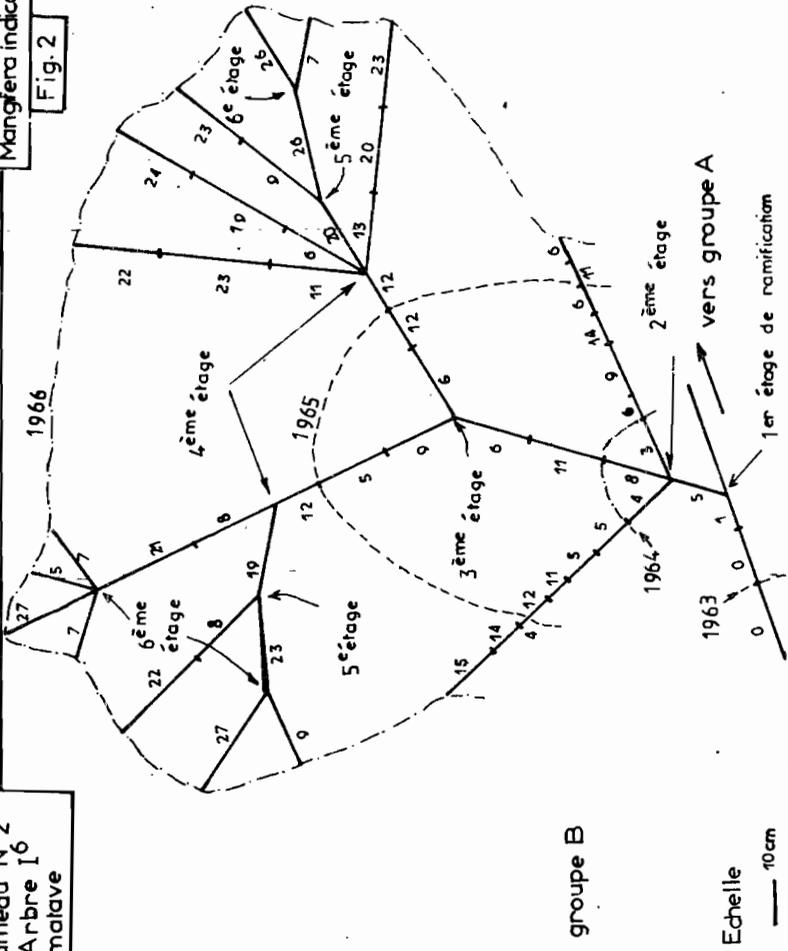


Rameau N°2
Arbre I 6
Tamalave

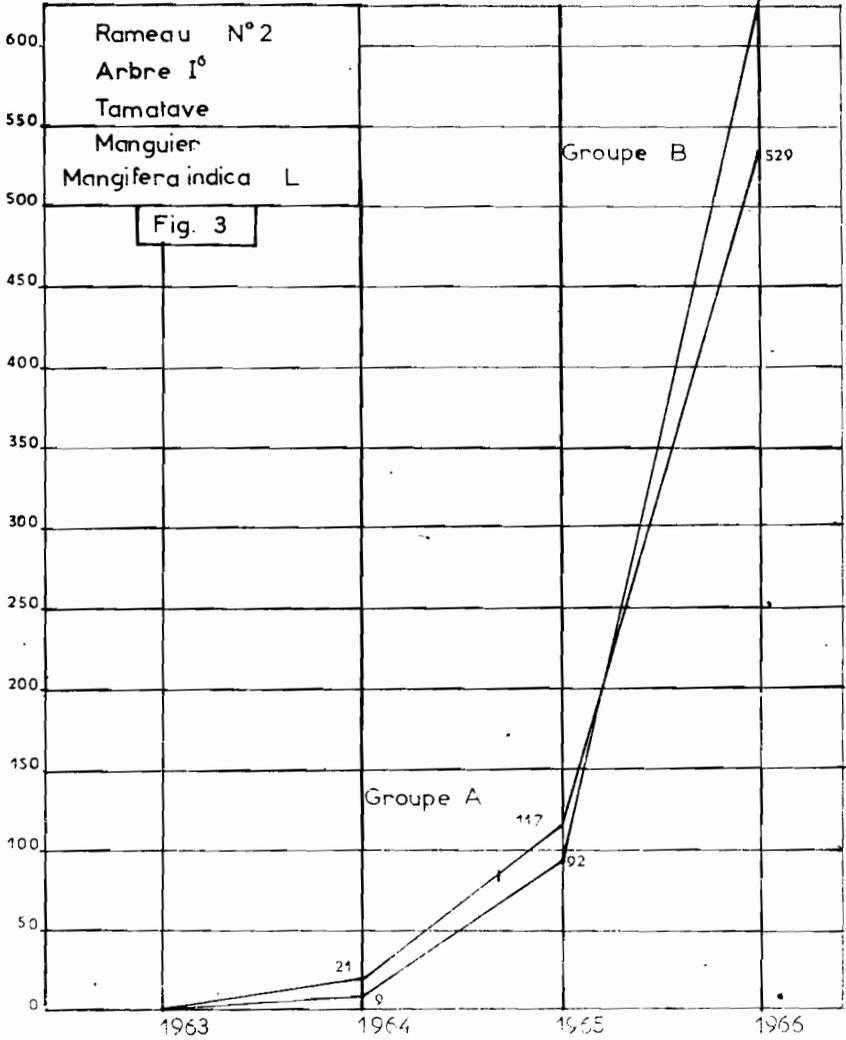
Nombre de feuilles sur chaque vague 5/12/66

Manguier
Mangifera indica L

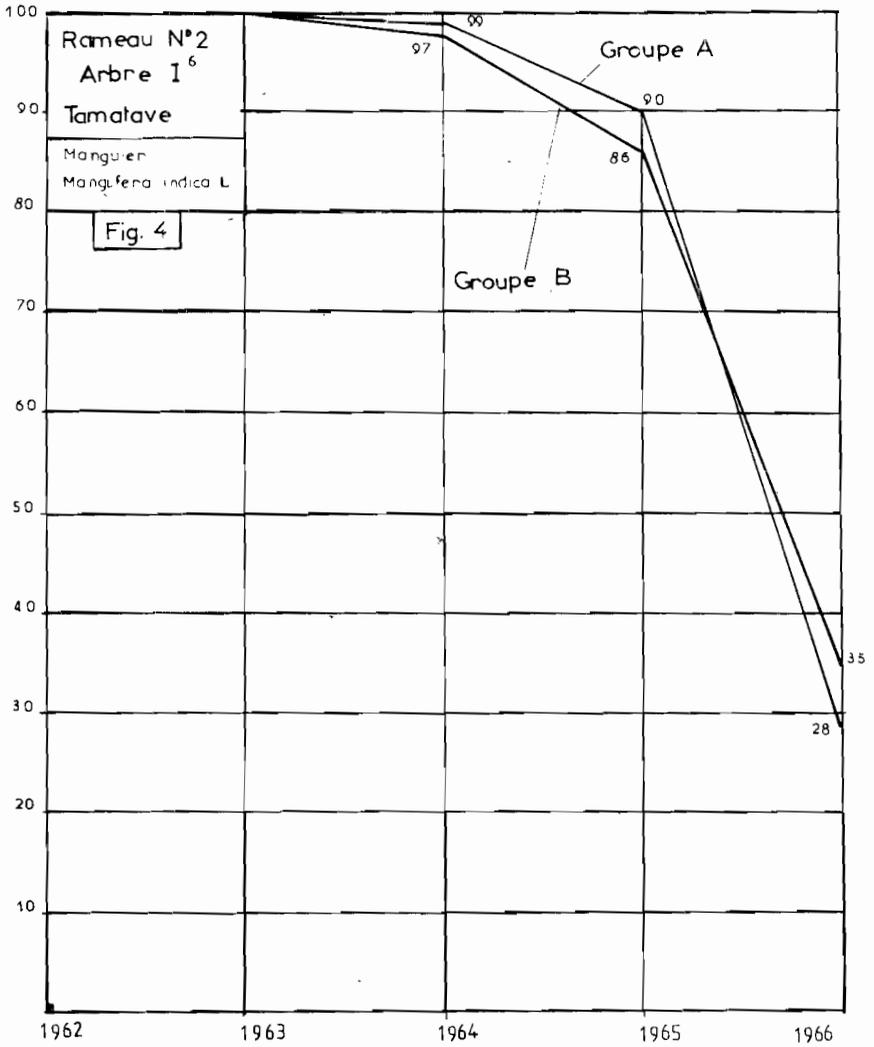
Fig. 2



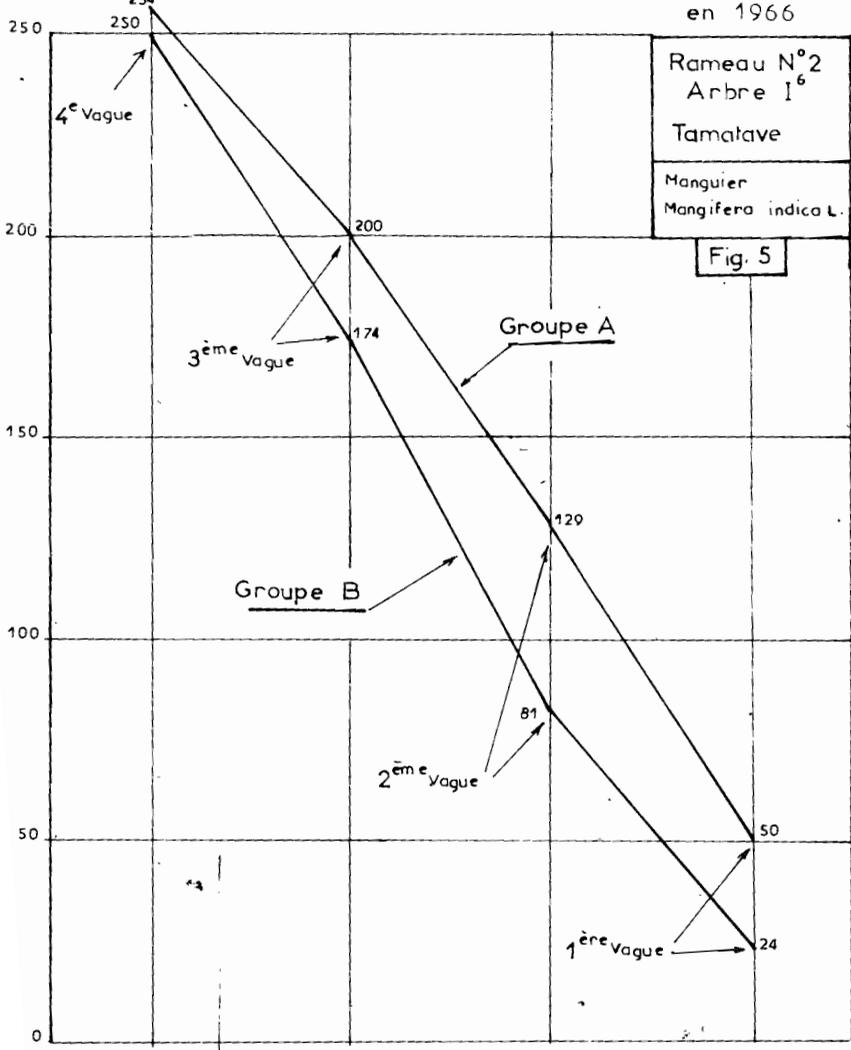
Nombre de feuilles restantes entre 1963 et 1966



Pourcentage chute de feuilles entre 1963 et 1966



Nombre de feuilles au cours des vagues de croissance en 1966



Rameau N°2
 Arbre I⁶
 Tamatave

Mangrier
 Mangifera indica L.

Fig. 5

Pourcentage chute des feuilles au cours des vagues de croissance en 1966

