

# QUELQUES PROBLÈMES DE MORPHOGENÈSE POSÉS PAR UNE ÉTUDE DYNAMIQUE DE LA CROISSANCE DU ZIZIPHUS *Jujuba*

(F. des RHAMNACÉES)

par RAKOTONDRAINIBE F.  
JEANNODA V.H.

Etablissement d'Enseignement Supérieur des Sciences,  
Laboratoire de Botanique  
BP 906, ANTANANARIVO

## Résumé :

L'observation de pied adulte de *Ziziphus Jujuba*, les mesures de croissance de jeunes plants, nous ont permis de placer cette espèce à mi-chemin entre le type arbre et le type buisson.

Cette étude pose le problème des croissances rythmiques, de l'expression de la basitonie et de l'acrotonie en pays tropical, des corrélations multiples s'exerçant entre les différentes parties de la plante.

## Summary :

Observation of adult plants of *Ziziphus Jujuba* and the growth measures of seedlings allowed us to place this species half way between the tree and the shrub type.

This study raises the problem of rhythmic growths, the expression of basitony and acrotony in tropical countries and the multiple correlations that lie between the different parts of the plant.

## INTRODUCTION

Le genre *Ziziphus* (RHAMNACÉES) comprend une centaine d'espèces tropicales américaines, africaines, indomalaises et australiennes.

Il est représenté à Madagascar par quatre espèces (Flore de Madagascar et des Comores - HUMBERT, 1950). *Z. Jujuba*, *Z. Spina-christi*, *Z. Madecassus*, *Z. Sinuatus*. Nos observations n'ont porté que sur l'espèce *Z. Jujuba* (le jujubier) qui pousse abondamment dans les savanes arborées du nord-ouest malgache. De nombreux pieds spontanés ont été trouvés sur les hauts plateaux, autour d'Antananarivo.

Les *Ziziphus* sont des plantes ligneuses, épineuses, à petites feuilles luisantes et caduques, produisant des fruits charnus comestibles et appréciés localement (Mokonazo).



## A. MORPHOLOGIE ET CROISSANCE DES ZIZIPHUS ADULTES

### 1. Morphologie

Le jujubier est une plante ligneuse de 2 à 5 mètres de haut. Il semble appartenir à un type intermédiaire entre le buisson et l'arbre. En effet, comme le buisson, il ne présente généralement pas un tronc unique à la base mais un ensemble de 2 à 4 rameaux vigoureux, ramifiés sur toute leur longueur, régulièrement tous les huit nœuds (photos n<sup>os</sup> 1 et 2). Nous pouvons citer encore d'autres caractères de buisson correspondant à la description et aux critères de RAUH (1939) repris par BARNOLA (1977) :

- la vitesse de croissance en longueur est rapide à l'état jeune, beaucoup plus lente sur la plante adulte ;
- les rameaux sont longs, effilés et se courbent facilement. On note souvent, surtout sur des pieds âgés, la destruction de l'extrémité des rameaux pendant la saison sèche, destruction due, sans doute, à la mauvaise lignification ;
- les feuilles des rameaux adultes sont étalées dans un seul plan et les ramifications sont nettement plagiotropes.

Cependant :

— le nombre de rejets à la base est très variable et réduit, il n'est pas rare de trouver des exemplaires à tronc unique à la base, la plante se présentant alors comme un petit arbre, très ramifié au sommet. Ces cas ont été observés sur les hauts plateaux. S'agit-il d'une forme naturelle, conséquence d'un hiver particulièrement froid ou d'un élagage artificiel sur la plante jeune ? Il faut attendre que nos plants aient atteint une taille adulte pour répondre à cette question :

- dans le cas le plus fréquent, présence de plusieurs rejets à la base, la taille de ces derniers est inégale ; l'un d'eux est beaucoup plus vigoureux que les autres et forme un véritable tronc ;
- il est reconnu que les buissons ont une longévité limitée par rapport à celle des arbres. La taille importante et surtout la forme tortueuse des « troncs » de certains jujubiers nous font penser qu'ils peuvent vivre aussi longtemps que certains arbres.

### 2. Caractéristiques de la croissance des rameaux

- Période de croissance : octobre à mai ;
- Période de repos : juin - juillet - août.

Sur les hauts-plateaux, le repos est imposé par le froid, dans les savanes de l'ouest il est imposé par la sécheresse.

Ces périodes sont très variables suivant l'âge et le traitement des plantes.

de jeunes plants poussant au bord des routes dans la région de Maevatanàna, ont été observés en croissance au mois de juillet et août (saison sèche) : ils ne présentent sans doute aucune phase de repos ;

- chez des plants de 3 ans environ, à Antananarivo, l'arrêt de croissance ne se produit qu'à la fin juillet ;

- chez ceux de 4-5 ans, taillés chaque année, la reprise de la croissance a lieu dès septembre sous forme de pousses vigoureuses apparaissant au niveau des zones taillées ;
- les arbres âgés de la région de Maevatanàna observés en juillet et août étaient au repos (la reprise de croissance doit probablement se manifester avec l'apparition des premières pluies en novembre-décembre, puisqu'il n'y a jamais de froid).-

A Antananarivo, chez les mêmes arbres, le repos est également long de mai jusqu' à octobre environ.

- des expériences de taille et d'éfoliation (fin juin - mi-juillet) ont montré que le repos total, lorsqu'il a lieu, n'est pas dû à une inhibition foliaire ou à une inhibition apicale. S'agit-il d'une vraie dormance ou simplement d'un phénomène de corrélation à courte distance ?
- la croissance des rameaux est monopodiale, au moins chez des sujets jeunes.

## **B. LA GERMINATION**

### **1. Récolte des fruits**

Les fruits mûrissent sur pied entre la mi-juillet et la mi-août. Ce sont des drupes plus ou moins sphériques de couleur verte, virant au jaune puis brun à maturité. Le noyau renferme deux graines séparées par une cloison ligneuse (noyau à deux loges). Les deux cotylédons de la graine sont légèrement chargés de réserve (graine exalbuminée).

Les graines utilisées provenaient de la région de Maevatanàna.

### **2. Mise en germination des graines**

Après plusieurs essais, nous avons pu mettre au point une méthode satisfaisante de mise en germination des graines.

- enlever la pulpe du fruit et laisser sécher les noyaux ;
- casser les noyaux et extraire les graines ;
- laisser imbiber les graines 15 heures environ dans un courant d'eau ;
- placer les graines sur du papier filtre dans des boîtes de pétri, à l'étuve 25 - 28° C obscurité, changer les papiers filtre tous les jours ;
- dès que la radicule est visible (2 à 4 jours- mettre les graines dans le sable humide au germeoir (22 - 25° C - lumière naturelle) ;
- transplanter en terre ou en gobelet fertilisant au stade « deux cotylédons verts, bien étalés et épicotyle visible ».

### **3. Résultats obtenus**

- expérience du 5 janvier 1979 : 31 graines germées/82 au bout de 6 jours soit 37,9 pour cent ;
- expérience du 9 janvier 1979 : 138 germinations / 190 graines au bout de 13 jours soit 72,6 pour cent ;

— expérience du 11 janvier 1979. 117 germinations / 174 graines au bout de 9 jours soit 67,2 pour cent.

#### **4. Conclusion**

En tenant compte de nos échecs et de nos réussites dans la mise en germination nous pouvons dire :

- le pouvoir germinatif des graines de jujubier se maintient de façon correcte au moins pendant trois mois et demi ;
- la germination est difficile, voire impossible si l'embryon reste enfermé dans l'endocarpe et la pulpe du fruit ;
- la germination est meilleure à l'obscurité.

#### **C. CROISSANCE ET RAMIFICATION DE JEUNES PLANTULES DE JUJUBIER.**

La croissance de 40 germinations cultivées dans une serre non chauffée et à éclairage naturel, a été suivie du 9 février 1979 (germination de un mois) au 6 août 1979 soit durant six mois. Les mesures de l'épicotyle et des ramifications sont faites un ou deux fois par semaine ; à chaque mesure, nous notons le nombre de feuilles nouvellement dégagées du bourgeon terminal. La serre n'est pas chauffée mais les portes et fenêtres sont fermées la nuit durant les mois les plus froids, ce qui a pour effet d'élever de 2 à 3° C les températures minimales nocturnes des mois de juin-juillet et août.

Les histogrammes de croissance (Figure 1) nous permettent de diviser la période de croissance en deux phases : la première allant de la mi-février à la mi-juin et correspondant à l'été austral. La deuxième de la mi-juin à la mi-août correspondant à l'hiver austral.

##### **1. Première phase de croissance : de la mi-février à la mi-juin**

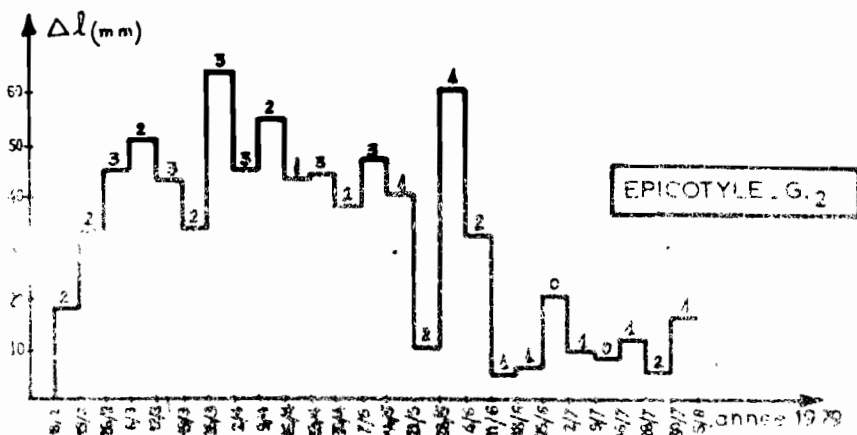
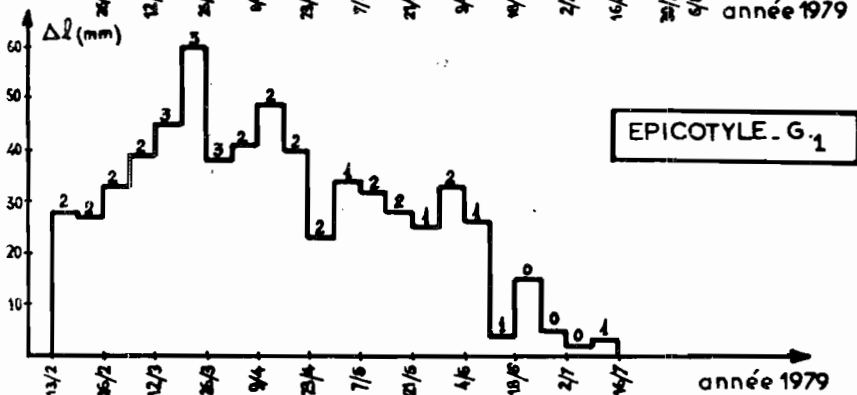
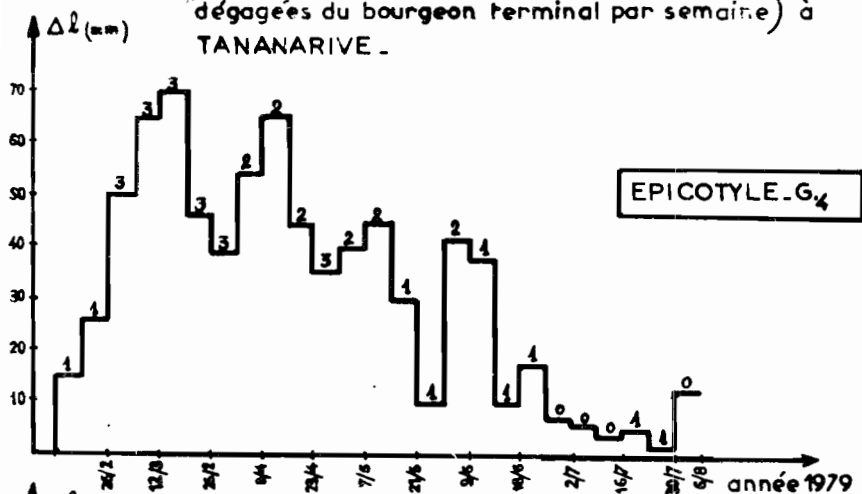
- température maximale (diurne) : 24 à 29° C ;
- température minimale (nocturne) : 17 à 20° C ;
- longueur des jours : 13 à 14 heures.

##### **a Croissance de l'épicotyle**

La croissance est continue durant les quatre mois d'observations, la plante pousse constamment de jeunes feuilles au niveau du bourgeon terminal de l'épicotyle qui ne devient jamais écailléux. Il n'y a aucun arrêt de croissance de l'apex mais on assiste à des ralentissements fréquents de la vitesse d'allongement, ralentissements imprévisibles, à intervalles irréguliers, différents pour chaque plante. Les tracés des différentes courbes de croissance ne sont absolument pas superposables (Figure 1). Le rythme de croissance semble endogène. La vitesse d'allongement de la pousse varie de 30 à 70 mm/semaine, le nombre de feuilles dégagées du bourgeon terminal varie de 0 à 3/semaine.

Fig. 1 DIAGRAMME DE CROISSANCE DE L'EPICOTYLE DE JEUNES JUJUBIERS.

(allongement hebdomadaire et nombre de feuilles dégageés du bourgeon terminal par semaine) à TANANARIVE.



Notons tout de suite que le rythme d'organogénèse ou du moins celui du dégagement des feuilles est différent de celui de l'allongement des entre-nœuds: le nombre maximal de feuilles formées (3) ne correspond pas toujours à un allongement important de l'épicotyle.

### **b. Ramification de l'épicotyle**

— les premières ramifications apparaissent très tôt, à des dates variables, sur les plantules âgées de un mois à deux mois. Le départ des bourgeons axillaires ne semble pas toujours correspondre à une accélération de la vitesse d'allongement de l'épicotyle. Le niveau et le nombre des débourrements est également variable (Figures 2 et 3). Tous les bourgeons débourrés ne sont pas capables de s'allonger, nombreux sont ceux qui forment simplement des rameaux courts (1 à 3 feuilles en rosette). Lorsqu'ils s'allongent, la pousse est plus ou moins plagiotrope.

— entre le 19 et le 26 février (donc sur des plantules âgées de deux mois et demi environ), d'autres ramifications se forment localisées cette fois-ci dans le tiers supérieur de l'épicotyle. Leur apparition est successive et régulière, tous les trois entre-nœuds, quelque soit les variations de la vitesse de croissance de l'épicotyle. Tout bourgeon débourré évolue en pousse longue et contribue à la formation de l'architecture typique du jubier adulte. Fait assez curieux: les vitesses d'allongement des ramifications semblent indépendantes les unes des autres; on ne note pas non plus de corrélations évidentes entre l'apex de l'épicotyle et les ramifications. Les tracés des diagrammes sont parallèles avec simplement un décalage dans le temps en rapport avec la naissance successive des ramifications.

Nous pouvons ainsi distinguer chez la jeune plantule âgée de deux à trois mois, deux systèmes de ramifications bien différents.

— le premier mal localisé dans la zone médio-basale où tous les bourgeons semblent posséder la même aptitude au débourrement, mais pour des raisons inexplicables un nombre réduit d'entre eux débourent et seuls un à quatre bourgeons sont capables de s'allonger.

— le deuxième, plus apical, bien localisé, intéresse un bourgeon sur trois qui débourent au fur et à mesure de l'éloignement de l'apex de l'épicotyle. On a ainsi en moyenne naissance d'une ramification par semaine présentant les caractères d'anticipés.

## **2. Deuxième phase de croissance de la mi-juin à la mi-août**

- température maximale (diurne): 16 à 25 °C
- température minimale (nocturne): 12 à 15 °C
- longueur des jours: 12 heures environ.

### **a. Croissance de l'épicotyle (Fig. 1)**

Rappelons ici que durant cette période, les portes et fenêtres de la serre sont fermées toutes les nuits. La température minimale nocturne à l'extérieur est légèrement plus basse, 8 à 12 °C.

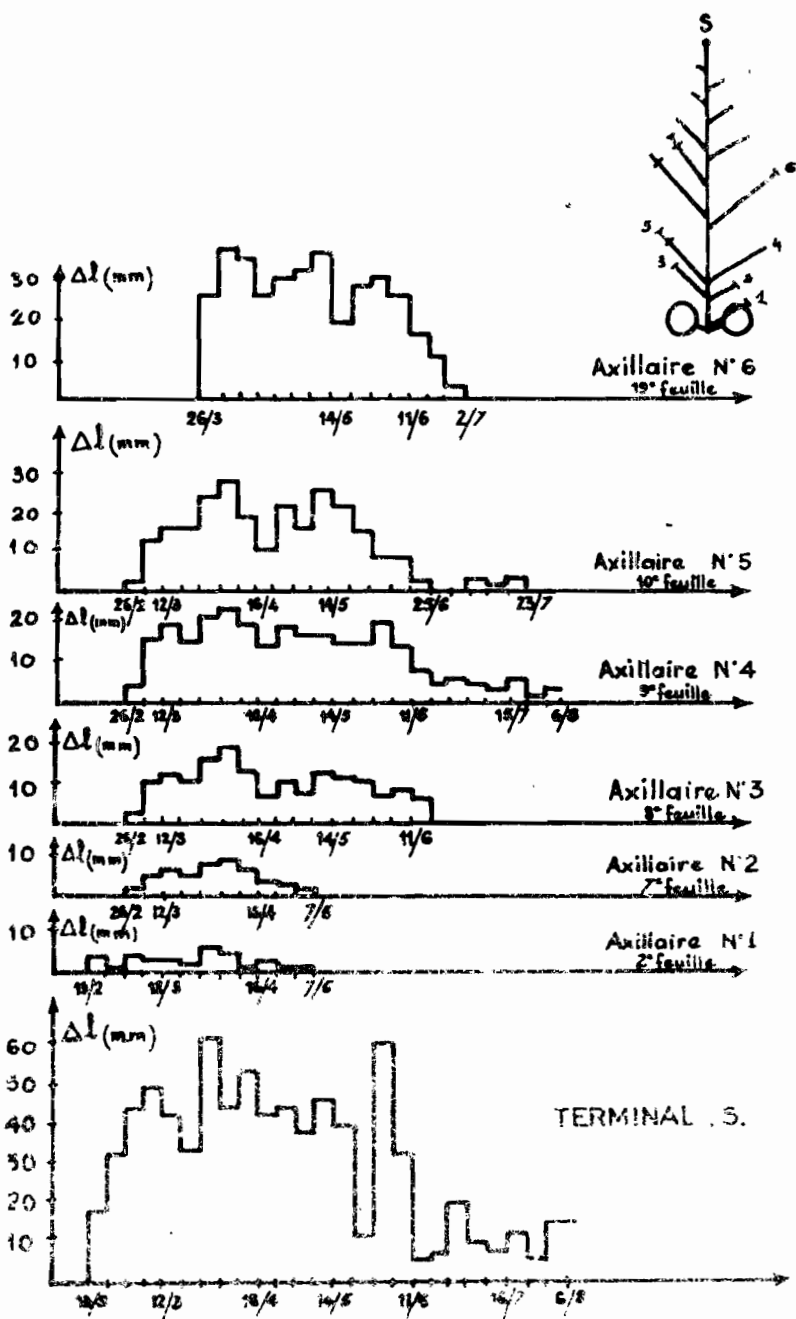


Fig. 2. — JUUBIER n°2 CROISSANCE et RAMIFICATION DURANT LA 1<sup>re</sup> année (histogramme de croissance de l'apex erde de chacune des ramifications)



On note toujours le même rythme de croissance avec des vitesses d'allongement et des vitesses d'organogénèse très variable et non superposables mais à un niveau moyen beaucoup plus bas que précédemment (vitesses d'allongement variant entre 2 à 20 millimètres seulement par semaine. Vitesse de dégagement des entre-nœuds: 0 à 1 feuille par semaine).

L'histogramme de croissance ne présente cependant aucun arrêt total de croissance durant les deux mois d'observation. Les températures fraîches nocturnes influencent le rythme endogène de croissance sans le supprimer totalement.

*Aux environs de 7 août cependant, les jujubiers les moins vigoureux entrent en repos tandis que les autres continuent leur croissance lente.*

#### **b. Ramification de l'épicotyle (Figs 2, et 3)**

La ramification typique du jujubier intéressant un bourgeon sur trois sur l'axe de l'épicotyle se retrouve ici mais une fois encore à un rythme plus lent: une ramification apparaissant tous les quinze jours à trois semaines.

On note également sur de nombreuses plantes des gonflements de bourgeons à un niveau inférieur, en position le plus souvent médiane, non suivie d'allongement, donc qui ne modifient pas l'architecture primitive.

### **D. DISCUSSION GÉNÉRALE: PROBLÈME DE MORPHOGÉNÈSE CHEZ LE JUJUBIER**

#### **1. COMPARAISON DE LA CROISSANCE DES PLANTULES DE JUJUBIER AVEC CELLES D'AUTRES ESPÈCES DE PAYS TEMPÉRÉS CULTIVÉES EN CHAMBRES CLIMATISÉES. (LAVARENNE, CHAMPAGNAT et BARNOLA, 1971).**

Des espèces de pays tempérés ont été cultivées durant plusieurs années dans les chambres climatisées du laboratoire de phytomorphogénèse de Clermont-Ferrand, d'une part à températures élevées et constantes, conditions que nous retrouvons l'été à Antananarivo d'autre part, à température variable 25° le jour, 12° la nuit comparables à celles observées dans nos serres l'hiver.

Les résultats obtenus sur toutes les espèces, qu'il s'agisse d'arbres (*g. Quercus*, *g. Fagus*, *g. Salix*, *g. Castanea*) de buissons (*g. Sambucus*, *g. Rhamnus*) ou d'espèces intermédiaires entre les deux (*g. Carpinus*) sont tout à fait comparables à ceux obtenus avec le jujubier (*g. ziziphus*). Dans tous les cas, nous retrouvons une croissance rythmique, de nature endogène se caractérisant par des histogrammes très tourmentés, très irréguliers, non superposables, marqués d'accélération et de ralentissements de la vitesse de croissance imprévisibles et indépendants de la vitesse du dégagement des entre-nœuds. La température fraîche imposée

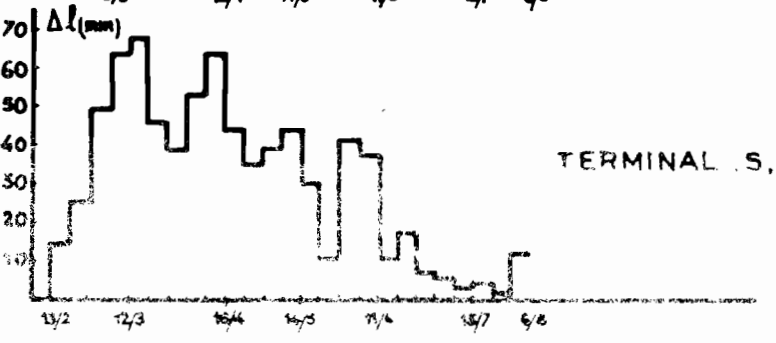
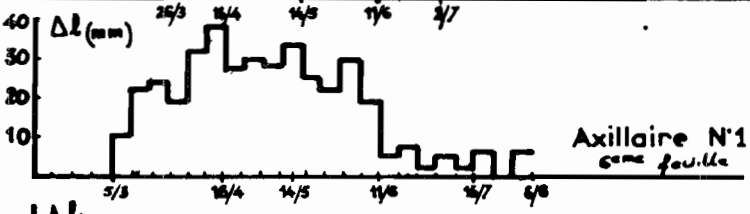
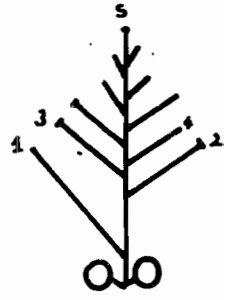


Fig. 3. JUBUBIER n° 34. CROISSANCE ET RAMIFICATION DURANT LA 1<sup>ère</sup> année (histogramme de croissance de l'apex et de chacune des ramifications)

aux végétaux la nuit n'annule pas ce rythme, mais provoque simplement un abaissement général des vitesses d'allongement et une diminution du nombre de feuilles formées dans le bourgeon terminal.

Toutefois, des arrêts brefs de la croissance, ou des repos de longue durée, fréquemment observés avec les espèces de pays tempérés sont plus rares chez le jujubier et ne se rencontrent que chez les plants les moins vigoureux.

Nous envisageons de faire des études parallèles sur d'autres genres tropicaux (*g. Psidium guajava*, *g. Aphloia*) mais d'ores et déjà, nous pouvons considérer avec LAVARENNE, CHAMPAGNAT, BARNOLA que *l'aptitude à la croissance rythmique est générale chez la plupart des végétaux ligneux quelque soit leur origine.*

## 2. ACROTONIE ET BASITONIE CHEZ LE JUJUBIER

### a. La notion d'arbre et de buisson

Pour préciser cette notion d'arbre et de buisson, nous adopterons les critères retenus par TROLL et RAUH (1937-1939), repris par BARNOLA (1977) à savoir que l'« Acrotonie » (c'est-à-dire le développement prépondérant des bourgeons situés à l'apex ou près de l'apex d'un rameau, par rapport à ceux insérés au niveau moyen ou inférieur) caractérise l'arbre; tandis que la basitonie (ou « développement prépondérant des bourgeons les plus bas sur la plante ») caractérise le type buisson.

A ces deux critères fondamentaux s'en ajoute d'autres, d'ailleurs tous liés :

- chez l'arbre: l'orthotropie des rameaux et la croissance en épaisseur qui contribuent, avec l'acrotonie, à former un tronc; la spécialisation morphologique des rameaux;
- chez le buisson: le plagiotropisme ou la tendance à l'arcure des rameaux, la perte rapide de l'aptitude à la croissance en épaisseur, l'absence de spécialisation morphologique des branches.

### b. Le cas du jujubier

Nous avons vu que le jujubier présentait un ou plusieurs rameaux vigoureux à la base dont l'un, au moins, par son orientation orthotrope et son épaisseur avait valeur de tronc. Cependant la spécialisation morphologique des rameaux (en tronc et branche) est moins nette que chez l'arbre typique (photo n° 1 et 2); les axes principaux s'arquent très rapidement, les ramifications secondaires sont d'emblée plagiotropes et surtout le nombre de rameaux à la base est très limité ce qui traduit une basitonie faible. C'est en s'appuyant sur ces quelques faits que nous avons reconnu chez le jujubier un type à mi-chemin entre l'arbre et le buisson.

Un problème qui se pose à nous et qui n'a pas été traité jusqu'à présent est de savoir pourquoi, chez le jujubier ni la basitonie ni l'acrotonie n'arrivent à s'exprimer pleinement. Rappelons, qu'en règle générale, sous climat tropical, la forme buissonnée est plus fréquente.

### 3. LES CAUSES POSSIBLES DU BUISSONNEMENT CHEZ LE JUJUBIER

Les causes possibles du buissonnement chez les espèces des pays tempérés ont été étudiées par BARNOLA et coll. Dans le cadre qui nous intéresse, quatre points peuvent être retenus:

#### a. Le buissonnement se manifeste après une longue période de repos

— cas du *Sambucus* et du *Rubus* (BARNOLA, 1969-1972).

Le facteur déterminant est une différence dans l'intensité de la dormance des bourgeons qui s'exprime à température fraîche. En effet à 8"-12" C, température de l'automne des régions tempérées, sauls les bourgeons de base sont capables de croître. Ils vont grossir durant tout l'hiver ce qui leur donne une préséance peu à peu irréversible sur les bourgeons apicaux. La basitonie s'exprimera au printemps suivant.

Ce cas là n'intéresse pas notre jujubier, qui, même dans les régions constamment chaudes (ouest malgache), présente un port plus ou moins buissonnant.

#### b. Le buissonnement se manifeste après un repos bref ou un ralentissement de croissance de l'apex: cas du noisetier:

— sous climat tempéré (BARNOLA 1976): les rejets de base naissent à la fin de l'été (entre la mi-août et septembre) lorsque la croissance des rameaux d'un an a cessé ou s'est fortement ralentie. L'auteur montre que c'est un affaiblissement de la dominance apicale associée à une diminution de l'action inhibitrice de l'axe sur les bourgeons de base (facteur rameau entier) qui permet l'expression de la basitonie. Cette basitonie serait encore favorisée par des facteurs racinaires.

— sous climat tropical d'altitude (RAKOTONDRAINIBE, 1974- NOUS AVONS NOTÉ DEUX VAGUES DE NAISSANCE DES REJETS la première en décembre lorsque l'épicolyte de la plantule ou les rameaux d'un an des arbres adultes ralentissent leur croissance. la deuxième plus tardive (fin mars) lorsque toute la plante est au repos depuis un mois environ.

La déterminisme de la basitonie dans ce cas pourrait être de même nature que celui observé sous climat tempéré. Nous savons que le facteur rameau entier existe chez cette espèce sous les deux climats.

#### c. Le buissonnement se manifeste en présence d'un apex en pleine croissance

C'est le cas chez la jeune plantule 1D de jujubier (Figure 4): les bourgeons cotylédonaire se sont développés très tôt, en pleine croissance orthotrope de l'apex. L'un d'eux est devenu rapidement autonome et a presque atteint la taille de l'épicotyle. Le cas n'est pas fréquent mais il est à noter car il a conduit à la formation d'un jeune plant buissonnant dès la première année. Il est à noter également que ce jeune

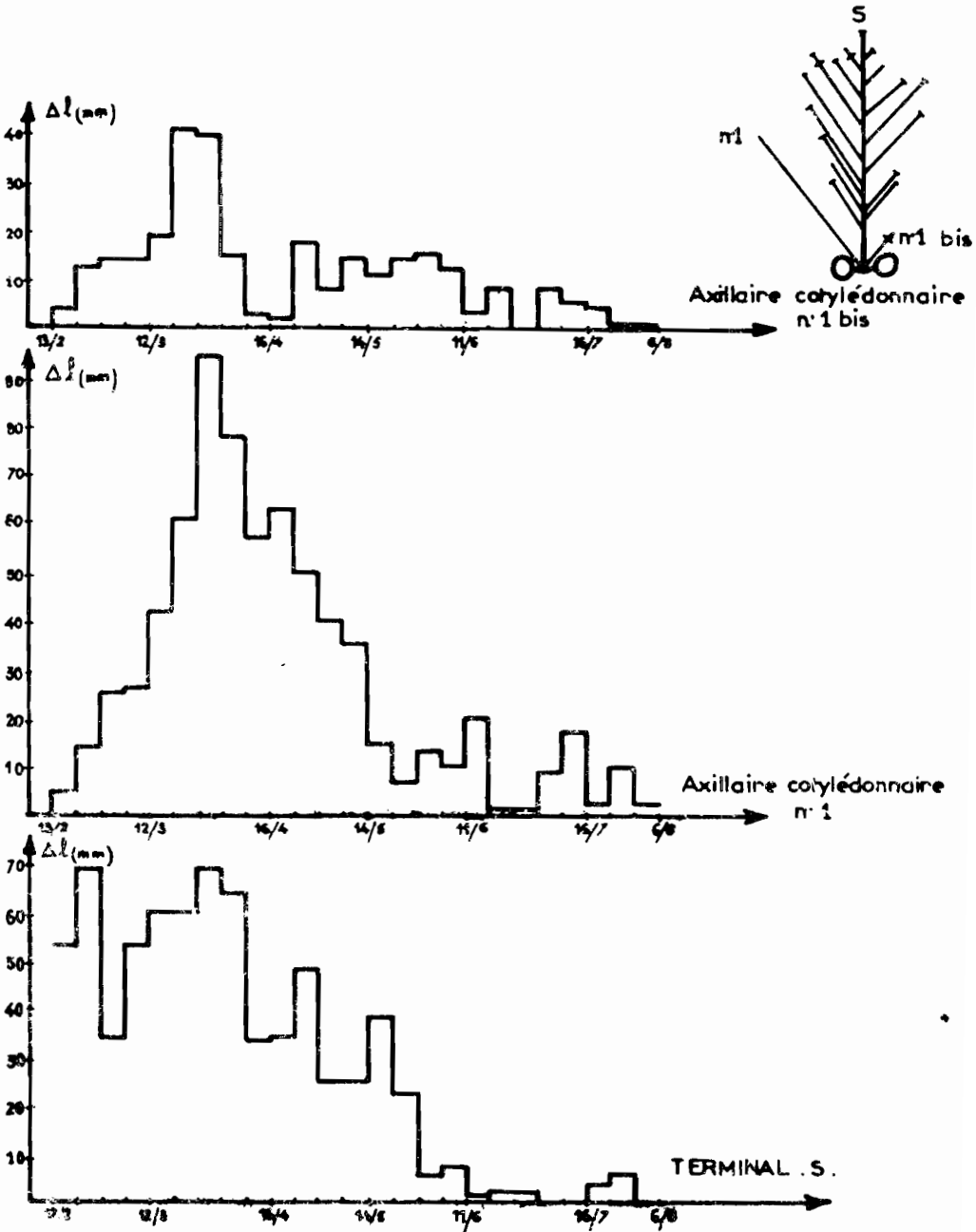
plant 1D a germé un mois plus tôt que la majorité des autres. On peut émettre l'hypothèse, pour le jujubier comme pour le noisetier, d'une limitation dans le temps de l'émission des rejets (le rejet ne pouvant démarrer que vers la fin décembre), ce qui expliquerait l'absence de rejets cotylédonaire vigoureux chez les autres plants. Nous nous proposons cette année d'étaler la date des semis afin de pouvoir apporter une réponse précise sur ce point.

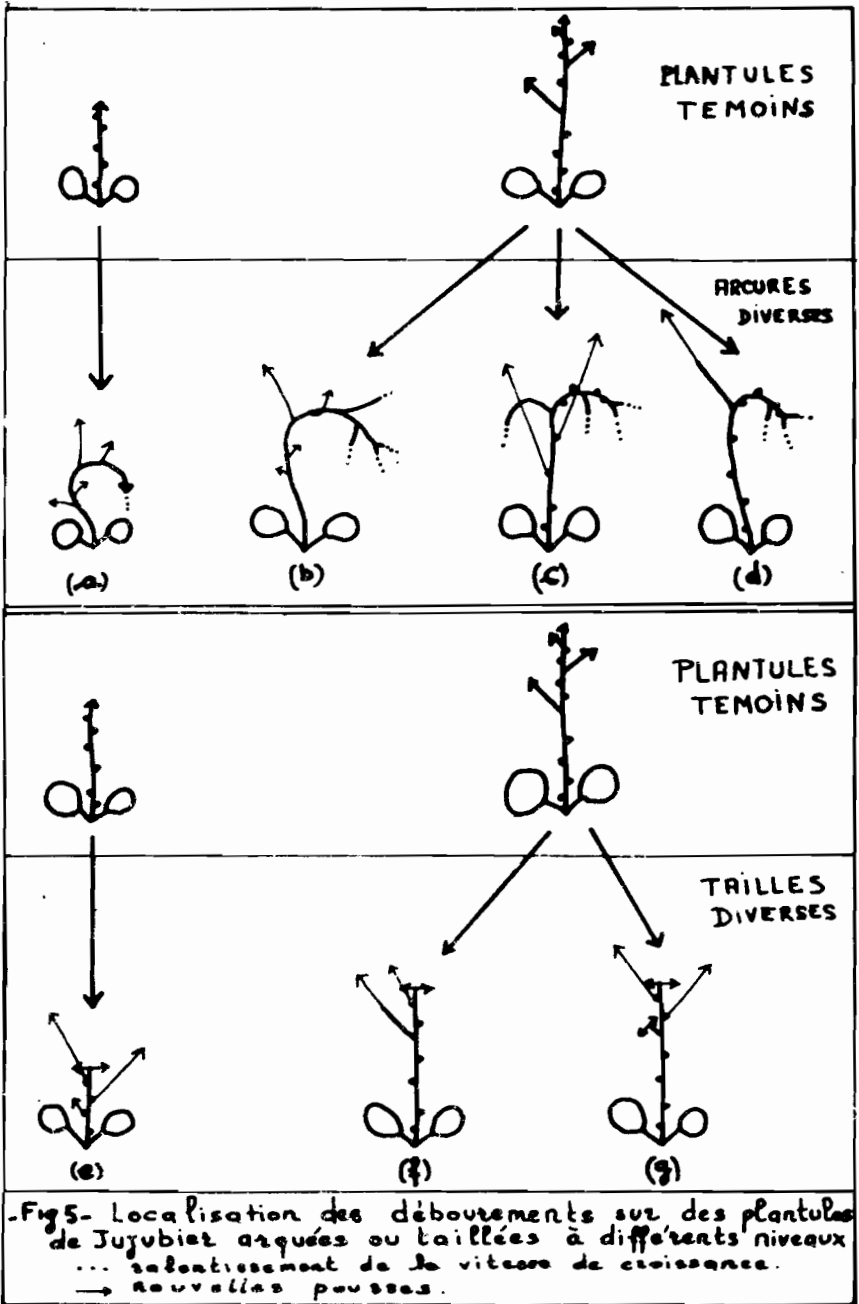
**d. Le buissonnement lié à un phénomène d'arcure ou de plagiotropisme :**

De nombreux végétaux ligneux des régions tropicales décrits par HALLE et OLDEMAN (1970) présentent à la fois des phénomènes d'arcures naturelles et des rejets vigoureux au niveau de la souche, (*g. Thumbergia erecta*, *g. Psidium guajava*, *g. Ziziphus Jujuba*, etc...).

Les relations entre le phénomène d'arcure et l'émission des rejets n'ont pas été étudiées. Dans de nombreux cas, il est probable que le ralentissement de croissance de l'apex placé à l'horizontale ou la tête en bas suffisant à induire le démarrage des bourgeons de base. Pour le Ziziphus, les deux phénomènes ne semblent pas directement liés; en effet, l'arcure des rameaux est obligatoire du fait d'une mauvaise lignification alors que la naissance des rejets est peu fréquente, chaque pied ne comportant que deux à quatre ramifications basales. D'autre part, chez la jeune plantule des arcures expérimentales (voir plus loin) n'ont jamais favorisé les bourgeons en souche. Une étude plus approfondie menée sur des plants de différents âges doit être cependant poursuivie.

Fig.4. JUJUBIER n° 1D CROISSANCE ET RAMIFICATION  
 DURANT LA 1<sup>re</sup> année (histogramme de croissance  
 de l'apex et des deux axillaires cotylédonnaires)





-Fig5- Localisation des débouvements sur des plantules de Jujubier arcuées ou taillées à différents niveaux  
 ... arrêtissement de la vitère de croissance.  
 → nouvelles pousses.

## e. Conclusion

Pour essayer de comprendre le déterminisme de la basitonie chez le jujubier, dans la suite de notre travail nous retiendrons les hypothèses suivantes :

1. Effet d'un affaiblissement de la dominance apicale ;
2. Effet éventuel de l'arcure naturelle ;
3. Effet des variations de l'action inhibitrice ou stimulatrice de l'axe sur les bourgeons ;
4. Limitation dans le temps de l'émission de rejet, ce qui permettrait d'expliquer leur nombre réduit.

### 4. IMPORTANCE DE L'EFFET AXE OU « FACTEUR RAMEAU ENTIER » CHEZ LE JUJUBIER

Les travaux de MENG HORN et coll. (1975) ont montré que chez de nombreuses espèces ligneuses, l'axe pouvait avoir une double action sur les bourgeons qu'il porte : une action stimulatrice s'exerçant dans le sens ascendant et une action inhibitrice plus intense s'exerçant dans le sens descendant. L'effet de ce facteur rameau entier pourrait varier dans le temps, c'est-à-dire s'accroître ou s'affaiblir. Il permettrait également de mieux comprendre les réactions à l'arcure des végétaux ligneux. BARNOLA a montré que dans les pays tempérés, ce facteur était absent chez certains buissons (*g. Sambucus*, *g. Rubus*) mais présent chez d'autres (*g. Corylus*).

Quelques observations, dont une au moins précise, nous permettent de penser que chez le jujubier ce facteur existe ; des expériences d'arcures et de tailles à deux niveaux différents sur de jeunes plantules âgées de 3 à 4 mois, nous ont donné les résultats suivants (Figure 5) :

— si l'arcure est réalisée au niveau de la moitié inférieure de l'épicotyle (*a* et *b*), elle est toujours efficace. L'apex ralentit progressivement sa croissance et des ramifications vigoureuses naissent dans la zone proximale de la courbure ;

— si l'arcure est réalisée dans la moitié supérieure entre deux ramifications, c'est-à-dire au niveau de deux bourgeons latents (*c* et *d*), l'apex entre progressivement en repos ; des ramifications vigoureuses naissent en dehors de la zone d'arcure, en position très proximale mais, ce qui est ici important, *les deux bourgeons latents pourtant bien situés sur le sommet de l'arc restent au repos* ;

— une taille qui supprime toute la moitié supérieure de l'épicotyle provoque le démarrage de nombreux bourgeons inférieurs (*e*) ;

— si la taille se situe dans la zone supérieure, entre deux ramifications, juste au-dessus des deux bourgeons normalement latents, *elle provoque rapidement le démarrage de ces deux bourgeons* (*f* et *g*).

L'interprétation des faits est délicate, car dans le cas d'une taille, le traumatisme est important. Il est toutefois intéressant de noter que



lorsque l'arcure met en bonne position des bourgeons latents, ceux-ci ne démarrent pas malgré l'arrêt de croissance de l'apex ; par contre si on supprime l'axe qui les surmonte, ils deviennent capables de s'allonger.

On peut raisonnablement émettre l'hypothèse d'une action inhibitrice de l'axe à cette époque de pleine croissance.

## 5. PRÉSÉANCES ET CORRÉLATIONS ENTRE BOURGEONS CHEZ LA PLANTULE DE JUJUBIER

Des observations et mesures précises de l'épicotyle de jeunes plantules, de la germination jusqu'à l'âge de 6 mois, ont permis de mettre en évidence l'existence des trois pôles de ramifications correspondant à trois centres de préséances :

### a. Premier centre de préséance : les bourgeons cotylédonaire

Ces bourgeons sont capables de débourrer et de s'allonger en présence de l'épicotyle en croissance. L'un d'eux donnera alors un rejet très vigoureux orthotrope qui devient, dès sa naissance, tout à fait indépendant de l'épicotyle (Fig. 4). L'apparition de ce rejet a eu lieu à la mi-février, l'épicotyle mesurait alors 25 à 30 centimètres. Sur la majorité des autres plants (plus petits à la même époque), ce rejet ne s'est pas formé ou du moins n'a pas évolué en pousse longue. Le problème reste posé : Pourquoi ce centre de préséance reste-t-il le plus souvent bloqué ?

### b. Deuxième centre de préséance : les bourgeons de la moitié inférieure d'un épicotyle mesurant 15 à 20 centimètres.

De nombreux gonflements mal localisés ont lieu dans cette zone *avant toute ramification apicale*. Certains ne donneront que des rameaux courts, d'autres s'allongeront à un rythme assez lent ; les rameaux issus de ces bourgeons seront plus ou moins plagiotropes et ne dépasseront pas 30 à 40 centimètres pour un épicotyle de 70 à 100 centimètres. Il est probable que plus tard, ces rameaux se dessècheront et tomberont car ils n'apparaissent pas pour la plupart dans l'architecture d'arbres plus âgés. Les diagrammes de croissance (Fig. 2 et 3) ne permettent pas de mettre en évidence des corrélations directes entre des rameaux, ni entre l'un d'eux et l'apex de l'épicotyle. Ils semblent pourtant subir une inhibition (???)

### c. Troisième centre de préséance : la région apicale de la jeune plantule

Lorsque l'épicotyle atteint une longueur de 20 à 35 centimètres (ce qui correspond à la mi-fin mars pour des germinations du mois de janvier), la ramification typique de l'arbre se met en place dans la zone apicale : un bourgeon sur trois débourre et s'allonge. Cette ramification est obligatoire, quelque soit la vigueur du plant. Pourquoi deux bourgeons sur trois restent-ils au repos ? Nous ne sommes pas en mesure de répondre, il ne

s'agit pourtant pas d'une dormance puisque nous avons vu qu'une taille au-dessus d'eux était capable de les faire débourrer ; leur état latent semble donc de nature corrélative.

### REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements :

— à M. BARNOLA P, chercheur au Laboratoire de phytomorphogénèse de Clermont-Ferrand qui nous a très utilement conseillé lors de notre passage en France ;

— à M. RAKOTO L.L. pour l'aide apportée à l'illustration de ce travail ;

— à M. RAKOTOARIVONY J. qui sans relâche et avec beaucoup de dévouement a entretenu nos plantations.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARNOLA (P.), 1969. — Recherches sur le déterminisme de la basitonie dans le genre *Rubus*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, UER Sciences exactes et naturelles, Université de Clermont-Ferrand.
- BARNOLA (P.), 1972. — Etude expérimentale de la ramification basitone du Sureau noir (*Sambucus nigra*). *Ann. Sci. Nat. Bot.*, Paris, 12<sup>e</sup> s., **18**, 369-400.
- BARNOLA (P.), 1976. — Recherches sur la croissance et la ramification du noisetier (*Corylus avellana* L.). *Ann. Sci. Nat. Bot.*, Paris, 12<sup>e</sup> s., **17**, 223-257.
- BARNOLA (P.)N 1977. — Recherches sur la dormance et la morphogénèse de quelques espèces ligneuses buissonnantes. Thèse UER, *Sciences exactes et naturelles*, Clermont-Ferrand, 1 vol., 140 p.
- HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Monog. Bot. et Biol. Vég.*, Masson édit., Paris, 178 p.
- LAVARENNE (S.), CHAMPAGNAT (P.) et BARNOLA (P.), 1971. — Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivés en chambres climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **118**, 131-162.
- MENG HORN (Ch.), CHAMPAGNAT (P.), BARNOLA (P.), et LAVARENNE (S.), 1975. — L'axe caulinaire facteur de préséance entre bourgeons sur le rameau de l'année du *Rhamnus franguia* L., *Physiol. Vég.*, **13** (3), 335-348.
- RAKOTONDRAINIBE (F.), 1974. — Contribution à l'étude du déterminisme de la ramification du noisetier (*Corylus avellana* L.). Thèse 3<sup>e</sup> cycle. UER Sciences exactes et naturelles, Clermont-Ferrand, 87 p.
- RAUH (W.), 1939. — Über Gesetzmässigkeit der verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchformen der Pflanzen. *Mitt. Dent. Dendr. Ges.*, **52**, 86-111.