

PROBLÈMES DE PHYTOMORPHOGENÈSE :

I Edification de la charpente d'un jeune Manguier ⁽¹⁾

(*Mangifera indica* L.)

PAR

F. SCARRONE

SOMMAIRE

	Pages
I. Résumé	105
II. Abstract	106
III. Généralités sur la croissance par vagues et l'erratisme.....	106
IV. Conditions d'expériences	107
V. Etude de la croissance de l'arbre I 6	109
Erratisme.	109
Comparaison entre les deux modes de notation (notation numérique et coefficient d'activité).....	111
VI. Histoire de la formation de la charpente de l'arbre I 6.	111
A. — Premières étapes de l'édification des ramifications.....	111
B. — Problèmes soulevés par l'augmentation progressive de la charpente	117
C. — Conclusions	125
VII. Bibliographie.....	126

I. RÉSUMÉ

La formation de la charpente chez le jeune Manguier est influencée par deux aspects de la croissance : poussées par vagues plurimestrielles (flushes) et erratisme constituant en un débourement anarchique des bourgeons terminaux.

Très prononcé au début, l'erratisme tend à s'estomper au fur et à mesure que l'arbre grandit. Dans les conditions naturelles, un bourgeon terminal

ne s'annule jamais (absence d'élagage naturel). Il peut ne point se ramifier, cesser de pousser pendant quelque temps pour reprendre par la suite une croissance normale.

On observe toujours la préséance d'un rameau ou d'un groupe de rameaux mais celle-ci est de nature provisoire. Lorsqu'un groupe de rameaux a acquis une certaine avance en se ramifiant abondamment, il est fréquent qu'il passe ensuite par un stade de repos relatif pendant lequel il est rattrapé, parfois même dépassé par un groupe voisin qui, jusque là, semblait inhibé.

En plus du facteur vigueur, des facteurs de différenciation doivent être vraisemblablement présents lors de l'émission de nouvelles ramifications.

Ce système de croissance par « balance », avec préséances fluctuantes et instabilité structurale, n'a jamais été observé dans les pays tempérés. Il serait intéressant d'étudier son degré de portée générale.

(1) Laboratoire de Phytomorphogénèse de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand et laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Tananarive. Nous exprimons nos plus vifs remerciements à M. le Professeur CHAMPAGNAT qui a bien voulu nous faire bénéficier de son aide au cours de ce travail qui correspond à une partie d'une Thèse de Doctorat ès sciences naturelles. Notre reconnaissance va également à M. le Professeur KOECHLIN qui nous en a facilité la mise au point sur le plan matériel.

II. ABSTRACT

The shaping of the trunk and boughs of young mango tree is influenced by two aspects of their growth : by flushes and erraticism consisting in a disorder by flossing of the terminal buds.

Well marked at the beginning, this erraticism tends to disappear in the trees grow. Under natural conditions, a terminal bud is never annihilated since there is no natural pruning. It may not ramify or it may stop growing for some time and resume a normal growth afterwards.

One can observe the precedence of one bough or a group of boughs but this precedence is temporary.

When a group of boughs has acquired an advance by ramifying abundantly, it often occurs that, this group goes through a period of relative rest during which it is caught up with and even sometimes overtaken by a neighbouring group, which appeared, up to then, stunted.

In addition to the vigour factor, some differentiation factors are likely to be present during the shooting of new ramifications.

This pattern of « balanced » growth with alternative precedences and structural instability has never been observed in temperate countries. It would be interesting to study its presence on a more general scale.

III. GÉNÉRALITÉS SUR LA CROISSANCE PAR VAGUES ET L'ERRATISME

Le Manguier (*Mangifera indica* L.), originaire des régions orientales de l'Inde, occupe, à l'heure actuelle, un immense domaine géographique, de part et d'autre de l'Équateur, limité par les isothermes 15°, selon les hémisphères, pour les mois de janvier et de juillet.

Toutefois, grâce à des soins appropriés, il peut s'élever en altitude (plantations des environs de Tananarive, à 1 375 mètres d'altitude) ou déborder dans certaines zones marginales (Floride, Iles Canaries, Israël, etc.). Sur la Côte d'Azur, ROBERTSON-PROCHOVSKY (1934) mentionne qu'à une certaine époque des Manguiers ont pu y vivre et y fructifier, tout au moins dans certains endroits particulièrement abrités ; des Manguies locales furent même vendues sur le marché de Nice.

La carte, jointe au texte, inspirée de MONTAGNAC (1960), montre que si le Manguier pousse pratiquement dans toute l'île, par contre, la production économique reste localisée à certaines zones.

Cet arbre présente deux caractéristiques que l'on retrouve fréquemment chez les espèces ligneuses des régions tropicales :

a. *La croissance par vagues* (« flushes » des auteurs anglophones) qui est caractérisée, tout au long d'une année, par des alternances de phases de poussée et de repos. Ce mécanisme est d'origine endogène.

On l'observe, en particulier, chez le Cacaoyer, l'Hévéa, le Théier. HOLDSWORTH (1963) en avait déjà fait mention à propos du Manguier.

Mais il existe aussi dans les régions tempérées, pendant la belle saison, par exemple chez le Chêne (LAVARENNE-ALLARY, 1964). D'après ROMBERGER (1963), ce type de croissance aurait un caractère universel.

D'ailleurs, nous pouvons poser, dès à présent, que, malgré les apparences, il n'y a pas d'opposition entre la croissance par vagues plurimestrielles et la croissance annuelle de type classique, car certains ralentissements de poussée très prononcés peuvent être assimilés à des amorces d'arrêts végétatifs. L'observation et l'expérimentation montrent que l'on peut passer d'un type à l'autre. Le fait est encore plus net pour les espèces ligneuses tropicales où l'on peut observer tous les termes de passage depuis la croissance continue à la croissance à vague annuelle unique ou à vagues plurimestrielles ; l'inverse est également vrai. Dans nos recherches sur les rythmes de croissance des végétaux ligneux malagasy, autres que le Manguier, nous avons souvent rencontré ces problèmes de simplification ou de complication de courbes déjà signalés sur les arbres d'Europe par les chercheurs du laboratoire de Phytomorphogénèse de Clermont-Ferrand (CHAMPAGNAT, LAVARENNE, LAVARENNE-ALLARY, RANDIER, etc. 1947-1965).

Il existe, d'autre part, dans les régions tropicales des types de croissance particuliers, encore mal connus, tel que celui de la croissance par articles (PREVOST, 1966), (G. THOMASSON, 1970), (HALLE et R. OLDEMAN, 1970).

D'après nos propres expériences sur *Plumeria alba* L. chaque article semble constituer une véritable unité morphogénétique distincte qui présente physiologiquement toutes les caractéristiques d'un individu isolé.

b. *L'erraticisme.*

Ce phénomène a souvent frappé, et depuis fort longtemps, les voyageurs dans les régions tropicales. En particulier, dans la forêt pluviale (« rain forest ») on peut trouver à tout moment de l'année, soit des espèces différentes, soit des arbres d'une espèce déterminée, soit également des rameaux d'un même arbre à des stades divers de croissance et de développement (RICHARD, 1957). On constate aussi cette désorganisation chez les arbres originaires des pays tempérés introduits dans les régions montagneuses des tropiques où ils trouvent pourtant des conditions climatiques compatibles avec leur existence (BUNNING, 1953).

Mais le phénomène a également été constaté en Europe en particulier pour certains arbres à forte dormance placée en serre avant les grands froids (COMBES, 1933, CHOUARD, 1951). En chambre climatisée, au laboratoire de Phytomorphogénèse de Clermont-Ferrand, dans des conditions rigoureuses de contrôle (température : 22° ou 25°, humidité relative : 75 p. 100, éclaircissement : 5000 lux), certains ligneux adoptent ce comportement erratique (Chêne, Hêtre, Charme).

L'erratisme apparaît donc, à première vue, comme un manque de synchronisation entre des mécanismes vraisemblablement endogènes commandant la croissance et le développement et les facteurs du milieu. Nous essaierons, dans une prochaine étude, d'en donner une explication à partir d'expériences réalisées sur le Manguier. (SCARRONE, 1969).

Mentionnons toutefois que certains arbres tropicaux possèdent des mécanismes de régulation apparemment endogènes comme c'est le cas pour le Flamboyant qui perd son feuillage, pendant la mauvaise saison australe, à Madagascar, aussi bien sur la côte orientale (Tamatave), que sur les Plateaux (Tananarive) et sur la côte occidentale (Majunga), où règnent pourtant des conditions climatiques très différentes les unes des autres, à cette époque de l'année.

On peut lui rapprocher le débourrement de certaines espèces tropicales à contre-saison au moment où les conditions climatiques sont les moins propices à la croissance.

Il est évident que ces deux phénomènes (croissance par vagues, erratisme) vont jouer un rôle important dans l'édification de la charpente du jeune Manguier.

IV. CONDITIONS D'EXPÉRIENCE

Les arbres ayant servi à nos études, au nombre de 18, faisaient partie d'une petite plantation expérimentale située à Tamatave, à l'Institut de Recherches agronomiques de Madagascar (Station de l'Ivoloïna).

Certains critères ont présidé au choix de Tamatave et à certaines techniques d'installation et d'entretien de cette plantation.

a. Le climat de Tamatave est particulièrement favorable à une étude de la croissance (température moyenne du mois le plus froid, juillet, ne descendant jamais au-dessous de 20°, pluviométrie abondante, plus de 3 mètres par an, échelonnée sur les douze mois de l'année, humidité relative constante de 85 p. 100). Cette zone est, au contraire, déconseillée par les agronomes, l'excès de vigueur dû aux conditions très favorables à la croissance végétative, empêchant toute production normale de fruits. Nous avons, en effet, constaté un retard de deux ans

sur l'acquisition de la maturité de floraison et, par la suite, des floraisons peu abondantes, sur quelques rameaux débiles, avortant très rapidement.

b. La plantation a été installée sur une *tanety* bordant la rivière de l'Ivoloïna, en sol argilo-silicieux à tendance latéritique, profond, de fertilité satisfaisante, bien caractéristique des terrains de cette région. Située au milieu de la végétation spontanée, elle a donc rencontré des conditions écologiques voisines de celles du milieu forestier. Ce microclimat et cet isolement se sont révélés favorables car, en 5 années d'observations et de mesures, aucune attaque parasitaire n'a été enregistrée, alors que les Manguiers en pépinière de l'Institut français de Recherches fruitières (IFAC), situés sur l'autre rive de l'Ivoloïna, en sols alluvionnaires, il est vrai, ont dû être arraché à la suite des ravages produits par des parasites variés ayant attaqué l'appareil foliaire et l'appareil radicaire.

c. Nous avons adopté l'écartement 4 mètres sur 4 mètres, alors que les agronomes conseillent 8 mètres au minimum, les Manguiers adultes atteignant facilement 30 mètres de hauteur. Notre plantation n'étant destinée qu'à des observations et à des mensurations de croissance, le problème ne se posait pas de la même manière.

La seule concession aux techniques agronomiques a été la trouaison effectuée avec des trous d'un mètre cube, accompagnée d'une abondante fumure organique et minérale de base. Par la suite, les seuls soins d'entretien ont consisté dans la fauchaison régulière du tapis herbacé de manière à permettre à la fois une circulation facile dans la plantation et à éviter l'envahissement des jeunes arbres par les plantes volubiles. Ni taille, ni fumures de complément, ni traitements antiparasitaires n'ont été pratiqués.

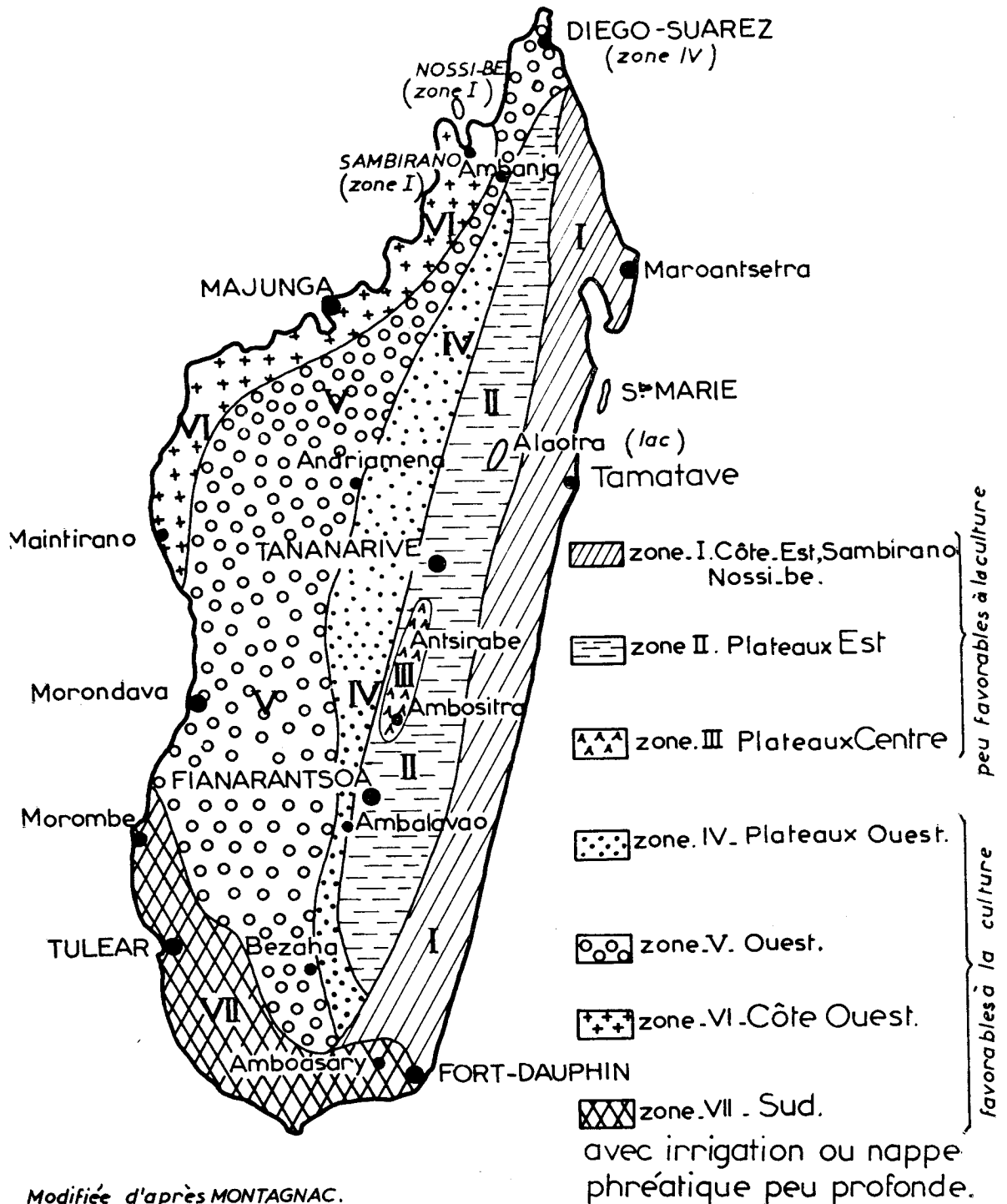
Nous disposions en définitive d'un matériel végétal dont le comportement se rapprochait le plus possible de celui des arbres dans leur milieu naturel.

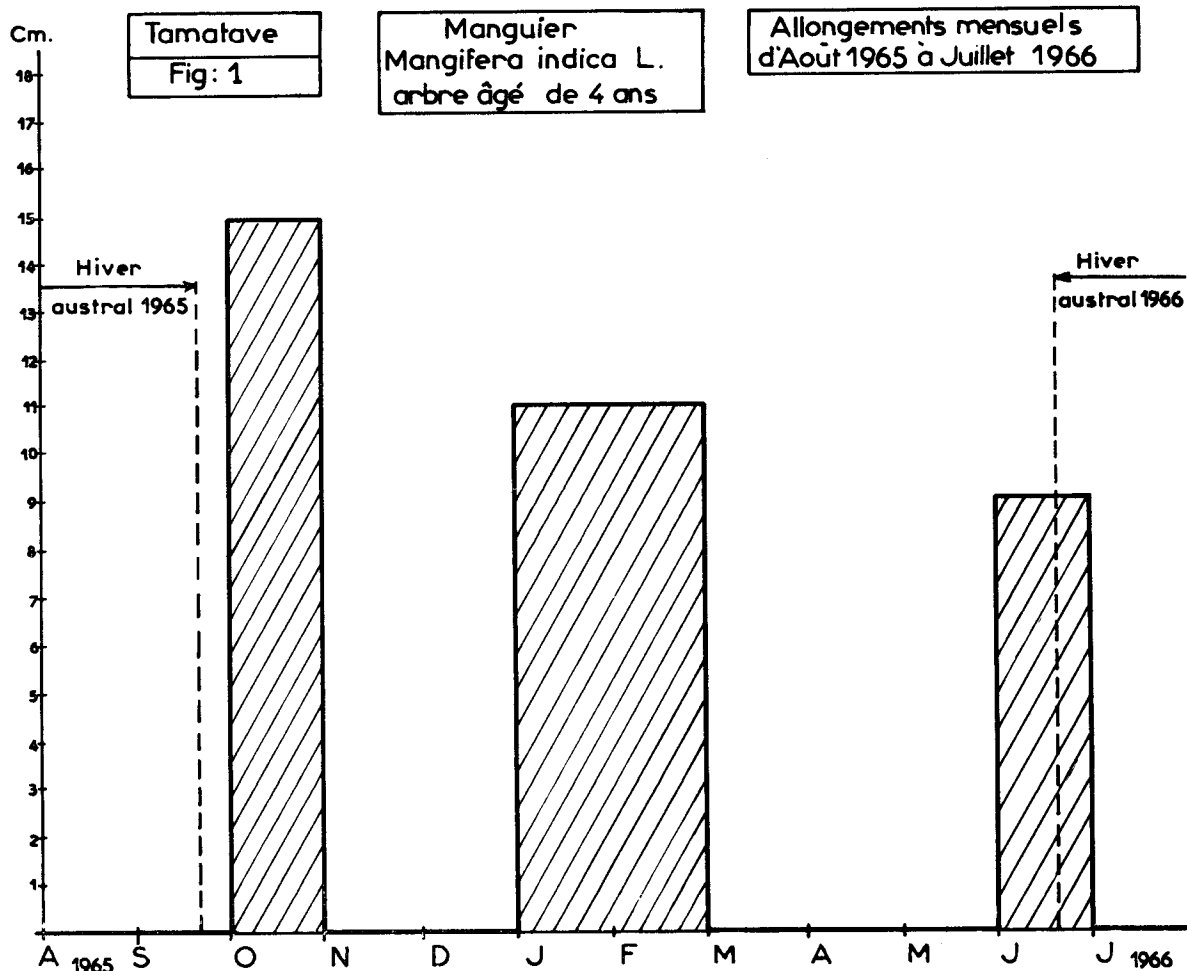
d. Nous avons dû, malgré tout, faire face à une difficulté importante. La variété Diégo, ayant servi à la création de notre plantation, s'étant révélée rebelle à tout bouturage, il nous a fallu partir de semis. Les inconvénients résultant de ce mode de propagation ont pu être néanmoins fortement amoindris étant donné le caractère polembryonnaire de la variété. Chaque graine donne en moyenne 4 à 5 plantules (SCARRONE, 1965). L'embryologie de la graine du Manguier est encore mal connue, tout au moins à notre connaissance : certains auteurs, comme BUELL (1954), estiment que la plantule d'origine sexuelle est rapidement supplantée par celles d'origine apomittique, tandis que d'autres (LEROY, 1947) pensent qu'il existe une compétition entre les deux types d'embryons. On peut, néanmoins, même en prenant en considération l'existence d'une plantule sexuelle parmi 3 ou 4 d'origine

végétative, conclure à une pureté clonale de 75 à 80 p. 100. Comme notre choix s'est, d'autre part, effectué parmi plusieurs centaines de plantules, ce

pourcentage a dû sans doute s'être trouvé amélioré. D'après certains agronomes, tels que Loisy (1961), les plantations à Madagascar établies à partir de

ZONES ECOLOGIQUES du MANGUIER, à MADAGASCAR.





graines polyembryonnaires, dites « plantations homogènes », présentent toujours une grande homogénéité dans leur rendement, ce qui semble confirmer l'opinion émise par BUELL.

Avant d'étudier la charpente de l'arbre I 6, que nous prendrons comme exemple, nous donnerons ses histogrammes de croissance et son comportement erratique, pendant une année, d'août 1965 à juillet 1966, mesures et observations ayant été effectuées tous les mois.

V. ÉTUDE DE LA CROISSANCE DE L'ARBRE I 6

Pour ce type de mesure, nous avons choisi le *rameau terminal le plus développé*.

La figure n° 1 situe les différents histogrammes durant la période d'étude. On y note 3 vagues de croissance d'une durée totale de 4 mois, la seule vague estivale s'étalant sur deux mois alors que les autres ne dépassent pas un mois. Les phases de repos végétatif sont plus nombreuses, au nombre de 4, d'une durée totale de 8 mois, mais d'importance inégale.

L'arbre I 6 possède donc un comportement normal pour un Manguier de cet âge (4 ans).

Observons une vague, un peu moins importante, en juin, au début de l'hiver austral, mais sans grande signification étant donné la douceur du climat de Tamatave, à cette époque de l'année.

ÉTUDE DE L'ERRATISME DE L'ARBRE I 6 (Fig. n° 2)

— Nous avons essayé de définir l'erratisme au niveau de l'arbre (population de rameaux) par un *coefficient d'activité* = $\frac{\text{nombre de rameaux en poussée}}{\text{nombre total de rameaux}}$

— Si l'on écarte le mois de mars 1966, avec un seul rameau poussant sur 76 (coefficient d'activité: 0,01), on note 4 phases de débourrement d'un mois chacune alternant avec 4 phases de repos de durée variable.

— On s'aperçoit que la notation numérique et la notation de l'erratisme (coefficient d'activité) ne concordent pas, alors qu'il s'agit bien dans les deux cas de l'expression du même phénomène, celui de la croissance.

Proportions de rameaux en croissance et en repos chez l'arbre 16 coefficient d'activité				Fig: 2
				Mangifera indica L.
Mois	Nbre total des rameaux	Nbre rameaux en croissance	Nbre rameaux en repos	Coefficients d'activité
Déc. 1962	1	1	0	1
Janv. 1963	1	1	0	1
Février	1	0	1	0
Mars	1	0	1	0
Avril	1	0	1	0
Mai	1	1	0	1
Juin	1	0	1	0
Juillet	1	1	0	1
Août	1	1	0	1
Septembre	1	1	0	1
Octobre	1	0	1	0
Novembre	4	4	0	1
Décembre	4	2	2	0,5
Janvier 1964	4	0	4	0
Février	4	0	4	0
Mars	4	0	4	0
Avril	9	7	2	0,77
Mai	9	0	9	0
Juin	9	0	9	0
<u>Juillet, Août et Septembre non mesurés</u>				
Octobre	9	0	9	0
Novembre	11	0	11	0
Décembre	11	1	10	0,09
Janvier 1965	11	9	2	0,81
<u>aucune mesure de Février à Août 1965</u>				
Août	26	4	22	0,15
Septembre	26	0	26	0
Octobre	26	12	14	0,46
Novembre	29	0	29	0
Décembre	29	0	29	0
Janvier 1966	37	14	23	0,37
Février	76	0	76	0
Mars	76	1	75	0,01
Avril	76	0	76	0
Mai	124	99	25	0,79
Juin	124	0	124	0
Juillet	124	0	124	0
Août	124	0	124	0
Septembre	124	0	124	0
Octobre	124	0	124	0
Novembre	134	122	12	0,91
Décembre	134	0	134	0
Janvier 1967	134	0	134	0
Février	134	0	134	0
Mars	134	0	134	0
Avril	134	0	134	0
Mai	134	0	134	0

COMPARAISON ENTRE LES DEUX MODES DE NOTATION

a. Notation numérique.

— Le rameau ayant servi aux mensurations ne montre une poussée qu'en octobre. Il fait donc partie des 12 rameaux ayant débouffé à cette époque.

— En janvier 1966, il appartient de nouveau au groupe de rameaux ayant poussé. Mais, fait nouveau, il a poursuivi sa croissance en février. Comme la durée d'une vague de croissance chez le Manguier peut varier entre 3 et 5 semaines, on s'est trouvé, soit en présence d'une vague « longue » ayant été, de ce fait, mesurée deux fois, soit peut être d'un rameau différent, appartenant au même ensemble, mais dont l'allongement aura été plus long.

— La notation numérique, du fait de la croissance par vagues, présente certaines incertitudes.

— Par contre, il n'a pas participé à l'explosion végétative de mai et a dû croître peu après, sous forme vraisemblablement d'une vague « courte ».

b. Coefficient d'activité.

— D'août à octobre 1965, l'arbre montre deux poussées en 3 mois, intéressant au total 16 bourgeons sur 26 ; dix sont restés en repos.

— Trois nouveaux rameaux ont fait leur apparition en novembre sans que la notation en fasse mention. Peut-être s'agit-il de quelques rameaux retardataires nés dans l'intervalle et appartenant au lot des 10 bourgeons n'ayant pas débouffé précédemment ?

— Janvier 1966 voit pousser 8 nouveaux rameaux et qui apparaissent dans la notation en même temps que six anciens, mais rien n'indique que l'on se trouve réellement en présence de rameaux néoformés.

Par contre, la première grande explosion végétative de février avec 39 nouveaux rameaux est passée inaperçue ; il s'agit, par conséquent, de vagues « courtes » de trois semaines environ.

— Mai est caractérisé par la seconde grande explosion végétative avec 48 rameaux supplémentaires et un total de 99 débouffements ; néanmoins, 25 rameaux demeurent en repos.

Pourtant la notation d'erratisme (coefficient d'activité) variant en un an de 0,15 en août, à 0,46 en octobre, à 0,37 en janvier et à 0,79 en mai *caractérise bien le comportement de l'arbre tel qu'il apparaît aux yeux du voyageur*. D'ailleurs, dans une prochaine étude concernant cette fois la population d'arbres de la plantation de Manguiers de la Station d'Ivoloina, on pourra en déduire certaines conclusions nouvelles que la simple mensuration en hauteur des arbres aurait laissé dans l'ombre.

Il est donc permis de conclure que ces deux notations, malgré leurs imperfections, ne s'opposent pas, mais, au contraire, se complètent.

La notation numérique traduit bien l'accroissement vertical de l'arbre, même si le rameau mesuré n'est plus le même au bout d'un certain temps, et la notation erratique exprime bien le mécanisme désordonné selon lequel l'arbre voit débouffé ses divers rameaux.

VI. HISTOIRE DE LA FORMATION DE LA CHARPENTE DE L'ARBRE I 6

A — *Première étape de l'édification des ramifications.*

B — *Problèmes soulevés par l'augmentation progressive de la charpente.*

A. PREMIÈRES ÉTAPES DE L'ÉDIFICATION DES RAMIFICATIONS

a. Jusqu'au 26 octobre 1963, le jeune arbre, mis en place en décembre 1962, est formé d'une seule tige. Durant toute cette période, il a présenté 3 vagues de croissance (durée 6 mois) alternant avec 3 phases de repos (durée 5 mois). Le coefficient d'activité a donc atteint ses valeurs extrêmes, soit 1 pour la phase de croissance, soit 0 pour celle de repos.

b. Le 26 novembre 1963 (*fig. 3*), s'établit le premier étage de ramifications constitué par un rameau principal issu du méristème terminal et de trois rameaux secondaires en provenance des trois bourgeons sub-terminaux, les plus près de l'apex.

La pousse terminale de Manguier se terminant par une rosette de feuilles de petites dimensions, tous les rameaux, d'égale vigueur apparemment, partent sensiblement du même niveau. Il se constitue une sorte de verticille d'axes végétatifs en position acrotone.

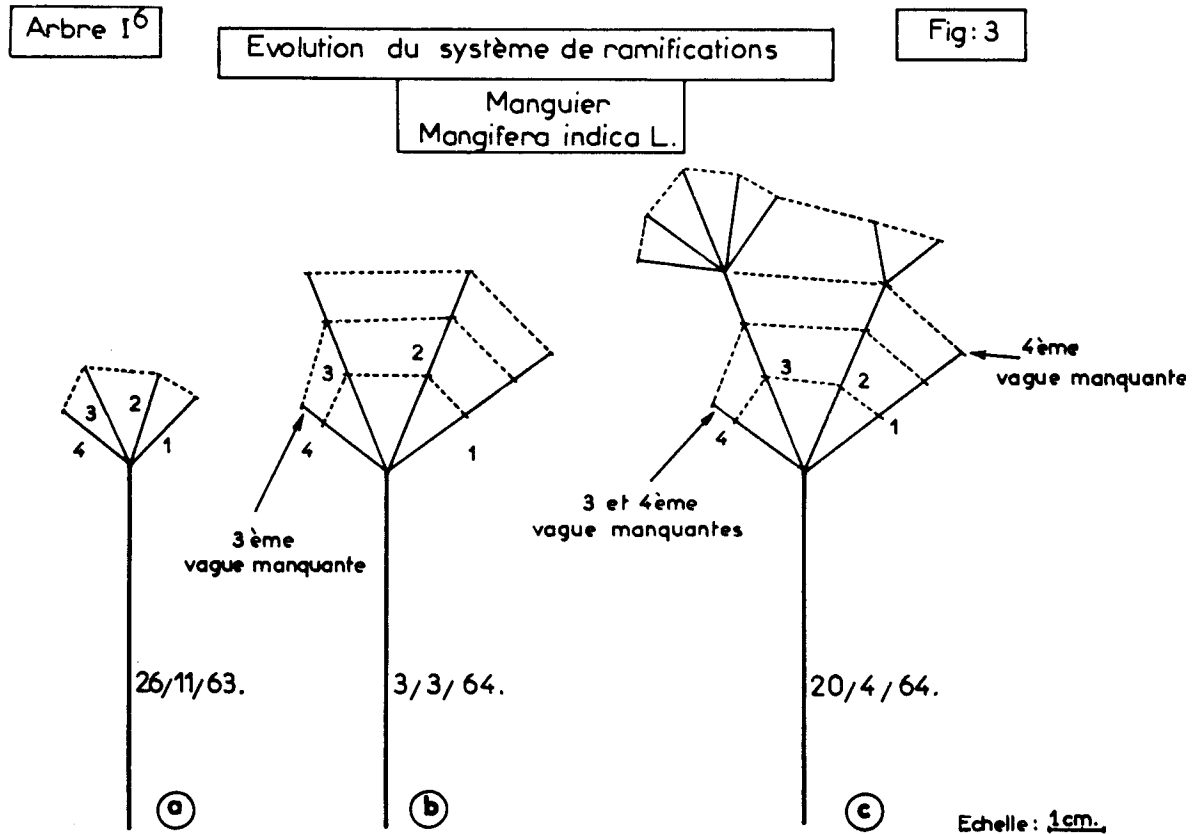
On note :

— *que la notion de flèche de certains arbres des pays tempérés a disparu.*

— *que chaque rameau semble posséder les mêmes potentialités évolutives.*

— *que le comportement ultérieur seul pourra nous dire s'ils vont évoluer en synchronisme pour former un gobelet au sens horticole du terme ou si, au contraire, compte tenu de ce que nous avons dit à propos de l'erratisme, ils vont se comporter en unités indépendantes.*

Si nous étudions les coefficients d'activité, nous notons qu'après avoir été maximum en novembre,



donc égal à 1, il tombe à 0,5 en décembre, pour devenir nul en janvier, février et mars 1964.

En décembre 1963, donc deux rameaux sur les quatre existants ont donné des pousses ce qui montre que l'apparition des pousses latérales n'a pas modifié l'erraticisme.

c. Le 3 mars 1964, soit environ 3 mois plus tard, on observe que ces rameaux ont eu dans l'intervalle un comportement différent. Trois d'entre eux montrent qu'il s'est produit pour chacun d'eux deux nouvelles vagues de croissance alors que le dernier n'en indique qu'une.

Il s'est produit par conséquent une vague de croissance en janvier qui a échappé à la notation erratique. Il est de même d'une nouvelle vague intervenant en février et n'intéressant que 3 bourgeons sur 4, ce que nous observons effectivement en mars.

On peut donc faire plusieurs observations :

1. L'étude de l'édification de la charpente va nous permettre d'avoir une idée plus nette de l'erraticisme que l'examen du seul coefficient d'activité.

2. Que des bourgeons d'âge chronologique identique présentent des comportements physiologiques différents.

Le bourgeon terminal d'un des rameaux apparemment le plus chétif, que nous nommerons le rameau n° 4, ne semble pas posséder la même aptitude à la croissance que les autres. Si l'on admet l'établissement de corrélations d'inhibition en cours de croissance, on peut penser qu'à un moment donné, *il a été le seul sensible à ces influences.*

Le problème existant entre inhibition corrélative et croissance par vagues se pose donc ; sur un arbre des pays tempérés, l'arrêt de croissance d'un rameau pendant une saison d'activité, *le condamne pratiquement à la disparition (élagage naturel).* Le rameau dominé *l'est irrémédiablement.* La taille de formation des arbres fruitiers a pour but essentiel de s'opposer à ces déséquilibres qui ne font que s'accroître avec le temps.

3. Aucune ramification nouvelle n'est apparue dans cet intervalle.

Tout se passe comme si les facteurs de ramification étaient différents de ceux qui permettent une reprise d'allongement.

Si on considère comme ayant une portée générale le fait que la *vigueur* est le facteur essentiel de la ramification, on peut penser que la formation d'un étage épuise en quelque sorte momentanément le jeune arbre. Il faut attendre que ses potentialités

soient reconstituées pour qu'un autre étage s'ébauche. Au contraire, le débourement du seul bourgeon terminal exigerait moins de vigueur (ou serait conditionné par des facteurs différents) et pourrait se produire à plusieurs reprises entre deux étages.

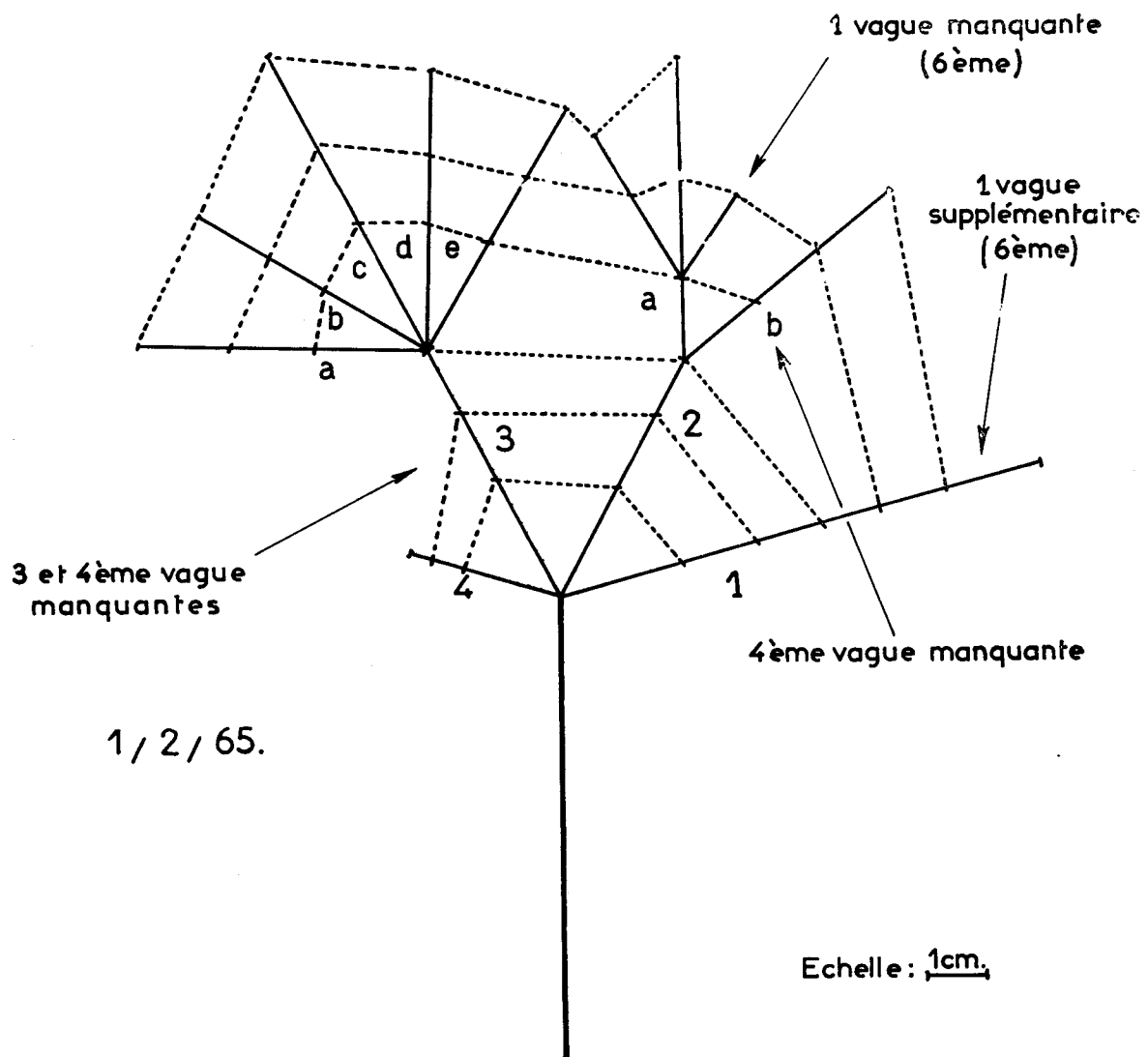
Le résultat morphologique est l'établissement de branches charpentières suffisamment longues pour que la couronne ne soit pas une juxtaposition de ramifications trop nombreuses, source de désordre et d'encombrement. Certes, on connaît de tels types de ramifications qui conduisent à un port d'abord en boule dense, dans lequel ensuite un élagage

naturel intense se produit par concurrence trophique et photosynthèse insuffisante des parties internes. Mais cet élagage secondaire n'est pas un avantage pour la plante, la matière qui a servi à construire les rameaux étant perdue pour l'individu.

C'est cette perte que le phénomène que nous venons de décrire évite.

d. Le 20 avril 1964, sensiblement 2 mois après la précédente observation, un second étage de ramifications s'établit, mais il n'intéresse que deux des quatre pousses du précédent étage, les rameaux n° 2 et n° 3.

Fig: 4



Le rameau n° 4 n'a pas poussé durant cette période : il est donc nettement plus faible que les autres et on peut se demander s'il est ou non condamné. Quant au rameau n° 1, malgré ses dimensions normales, il n'a pas non plus participé à cette nouvelle formation de rameaux.

Nous sommes en présence de 9 bourgeons terminaux portés par des axes très différents :

1. Le rameau n° 3 a pris une nette préséance et tend à prolonger le tronc. Avec ses pousses apicales, il rappelle, en plus vigoureux, le jeune arbre de novembre 1963 (4 pousses seulement).

2. Le rameau n° 2 pourrait devenir une branche charpentière viable si l'un des éléments de sa fourche (1) devenait dominant.

3. Les rameaux n° 1 et n° 4 ont laissé passer respectivement une et deux chances de croître ou de se ramifier. Répétons-le, on pourrait, sur une espèce européenne à croissance normale les considérer comme définitivement condamnés (élagage naturel).

Quatre bourgeons terminaux ont donc, en 5 mois environ, évolué très différemment, les uns des autres, aussi bien en ce qui concerne le nombre des étages de ramifications que celui des vagues produites par les pousses émises lors des débourrements.

e. Le 1^{er} février 1965 (fig. 4), soit 14 mois après l'apparition du premier étage de ramures, on note au total 11 ramifications :

1. Le rameau n° 4, loin de se dessécher, a repris sa croissance, un moment interrompue, fournissant une très courte pousse (3,5 cm). *Il ne s'est toujours pas ramifié.*

2. Le rameau n° 1 s'est comporté de façon encore plus inattendue. Certes, il ne s'est pas ramifié, mais en 9 mois, a manifesté 3 nouveaux « flushes », de longueur normale, alors que toutes les pousses en portent deux au plus. Il est donc composé d'un axe unique avec 6 vagues de croissance. C'est une preuve très claire de l'erratisme.

3. Le rameau n° 3 montre toujours 5 rameaux avec deux vagues de croissance supplémentaires chacune, soit 6 en tout depuis 1963, *exactement comme le rameau n° 1 qui ainsi a comblé son retard*, mais les évolutions n'ont pas été synchrones.

Insistons sur le fait que le phénomène décrit et discuté ci-dessus se reproduit ; il y a de nouveau croissance apicale mais sans ramification.

De plus, aucune des 5 nouvelles pousses n'est favorisée. On ignore encore si l'une d'elle jouera le

rôle du rameau initial n° 3 et tendra à continuer le tronc, alors que les autres évolueront moins vite.

4. Le rameau n° 2 présente un troisième étage de ramifications, le seul à se former à ce moment, constituant ainsi deux groupes de pousses, l'un avec un seul axe de 6 vagues comparables à celles des rameaux n° 1 et n° 3 (groupe b), l'autre constitué de 3 pousses, dont deux avec deux vagues supplémentaires et une avec vague seulement (groupe a).

Tout se passe comme si l'ensemble n° 2 avait comblé une partie de son retard, le fait d'avoir donné deux ramifications au lieu de 5 (rameau n° 3) en juin 1964 représentant une inégalité excessive. L'ensemble des bourgeons portés par le rameau n° 3, peut-être trop épuisé, n'a pas pu satisfaire aux exigences d'une ramification.

La branche supérieure (a) de l'ensemble 2 aurait donc conservé « quelques réserves » et les aurait utilisées dès le débourrement suivant : trois nouvelles pousses ont ainsi pris naissance.

Parmi elles, deux se sont comportées exactement comme les parties correspondantes de l'ensemble 3 (une vague supplémentaire après la ramification). La troisième reste inactive ce qui ne signifie pas qu'elle soit appelée à disparaître, mais ce qui est une nouvelle preuve de l'erratisme.

Insistons de nouveau sur les points suivants :

— Un groupe de bourgeons apicaux possède deux possibilités :

a. Ou se ramifier en donnant un nombre variable de nouvelles pousses (pas de dominance apicale stricte, naissance d'un étage).

b. Ou simplement s'allonger par le développement rythmique des bourgeons terminaux.

— La préséance d'un rameau ou d'un groupe de rameaux se manifeste beaucoup plus par son aptitude à la ramification que par le nombre total de « flushes » et surtout la longueur de l'article que représente chaque vague. Pour en donner une idée plus concrète, on peut compter le nombre total de vagues portées par les rameaux n° 1, n° 2, n° 3, n° 4.

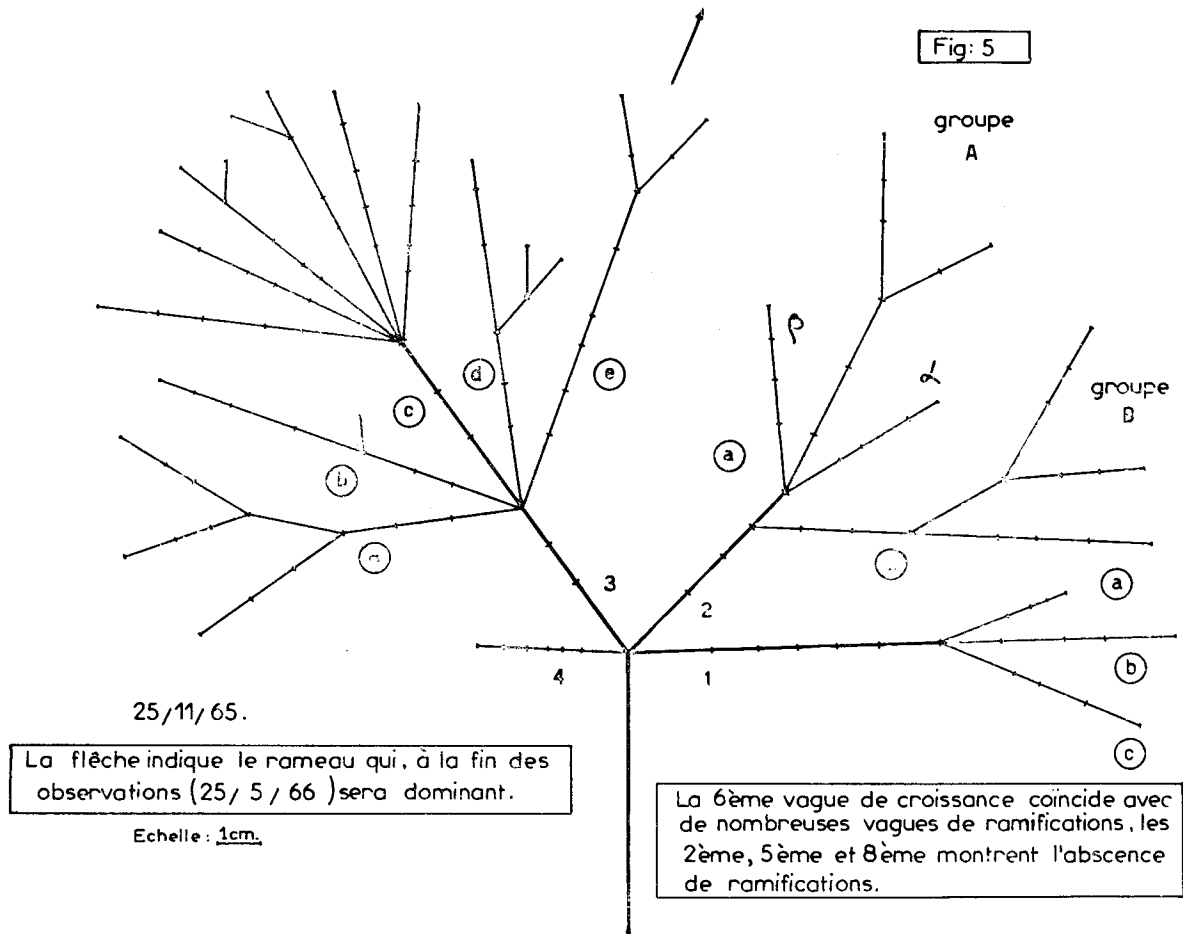
Au 1^{er} février 1965, nous trouvons :

— rameau n° 1	6 vagues
— rameau n° 2	12 vagues
— rameau n° 3	18 vagues
— rameau n° 4	3 vagues

Les rapports respectifs sont donc, 1, 2, 4 et 6 dans l'ordre croissant du nombre de vagues.

Mais la différence entre ces nombres est grande surtout parce que, dans certains cas, la ramification a eu lieu, plus ou moins intense, et dans d'autres, non.

(1) Une fourche ou bifurcation est formée de rameau principal (bourgeon terminal) et d'un rameau secondaire (axillaire subterminal).



Ce qui était vrai à l'échelle du rameau l'est également à l'échelle du groupe de rameaux (nous pourrions dire de la charpentière) : *un retard par rapport à un autre groupe ne semble jamais définitif*. On assiste plutôt à une *sorte d'oscillation entre divers points de préséance* : l'un s'exprime, puis s'efface devant l'autre. C'est l'image même de l'erraticisme et une preuve que les corrélations d'inhibition, si elles existent, n'interviennent pas continuellement mais s'estompent à la fin d'une vague de croissance.

f. Le 25 novembre 1965 (fig. 5), deux ans exactement après le début de nos observations sur la première ramification, l'arbre est constitué par 29 rameaux se distribuant de la manière suivante :

1. Le rameau n° 4 ne montre toujours aucun signe de ramification.

Il compte une seule pousse avec 6 vagues courtes, dont 3 nouvelles depuis février 1965, chacune étant de longueur inférieure à celle des autres rameaux. Le bourgeon terminal a donc conservé le même comportement. Il est certes inhibé, mais cette dominance ne se traduit pas comme elle le fait sur un arbre de pays tempéré : l'arrêt de la croissance n'est jamais définitif. Il existe toujours la possibilité de débourrement et de la formation d'un segment nouveau, muni de quelques feuilles. Certes, le

nombre de débournements est plus faible que partout ailleurs sur l'arbre mais dans l'ensemble ils réussissent à maintenir en vie une tige faible.

Peut-on s'attendre à une accentuation de cette tendance ou à l'apparition d'une vigueur nouvelle comme d'autres observations le laisseraient supposer ?

En effet, en étudiant le rythme de renouvellement foliaire sur ce rameau, on devait noter de nouvelles vagues :

— 24 février 1966	19 centimètres
— 25 mai 1966	12 centimètres
— 5 décembre 1966	12,5 centimètres

Il avait donc sensiblement retrouvé, fin décembre 1966, sa vigueur initiale sans s'être jamais ramifié.

On peut donc imaginer des relations complexes entre les propriétés fixées (indépendance relative des pousses), des corrélations d'inhibition et sans doute aussi une dormance très faible incapable de rendre durable et irréversible l'effet de l'inhibition corrélative.

2. Le rameau n° 1 possède maintenant un second étage de ramifications, apparu tardivement, avec

3 nouvelles pousses de 10 vagues chacune. Ce comportement confirme nos conclusions antérieures : loin de périliter, il a formé un étage de ramifications dès la première reprise d'allongement qui a suivi février 1965 : 3 pousses *a*, *b*, *c* en sont issues qui, toutes, ont évolué parallèlement (3 « flushes » se succédant sur chacune). La pousse terminale *b* qui prolonge directement l'ancienne branche est la plus développée. La pousse *a* semble moins vigoureuse que les deux autres.

3. *Le rameau n° 2 présente désormais deux nouveaux groupes de ramifications.*

— Sur le groupe B, qui est issu de la partie (*b*) non ramifiée du rameau n° 2, et en même temps que sur le rameau n° 1, c'est-à-dire dès le premier flush qui a suivi l'observation de 1^{er} février 1965, une bifurcation s'est produite. L'une des branches a été le siège de trois nouveaux débournements acrotones, toujours comme sur le rameau n° 1 ; l'autre s'est bifurqué une seconde fois lors de la première reprise de croissance et chaque pousse a ensuite débourré deux fois.

— Le groupe A, provenant de la partie (*a*) déjà ramifiée, a été proportionnellement moins modifié : seul l'axe central a formé une fourche mais qui est apparue plus tard que celle du groupe B et du rameau n° 1. Un débournement purement acrotonne s'est produit entre le 1^{er} février 1965 et la date de son apparition, constitué d'une pousse avec 2 vagues et d'une pousse à une seule vague. Cette évolution plus lente s'observe plus nettement encore sur les pousses latérales α et β non ramifiées : en 10 mois, elles n'ont eu que deux reprises de croissance contre trois et surtout 4 pour leurs voisines. La pousse α a rattrapé son retard d'une vague sur la pousse β . S'il en était besoin, se serait une preuve nouvelle de l'existence de l'erratisme.

On retrouve aussi un fait favorable à l'idée qu'il se produit une sorte d'alternance de préséances entre branches charpentières au cours des périodes de croissance successives. *Les parties d'abord quelque peu défavorisées comblent une partie de leur retard alors que celles qui dominaient semblent, pour un temps, affaiblies.*

4. *Quant au rameau n° 3, le plus fourni, on peut diviser sa descendance en 5 groupes :*

— *Le groupe C* : il est, pour l'instant, la réelle continuation du tronc. Il a engendré, immédiatement après février 1965, un nouvel étage, un peu plus fourni que le précédent puisqu'il est composé de 6 pousses (au lieu de 4, la première fois, et de 5, la seconde), de longueurs à peu près analogues.

On pourrait penser que l'ensemble de la partie favorisée se redressera pour donner un tronc assez rectiligne qui portera à sa base un étage dissymétrique de deux branches et un peu plus haut un second mieux équilibré.

Comme toujours, après la naissance de l'étage, plusieurs « flushes » se sont succédés avec débournement des seuls bourgeons terminaux : sur 4 des 6 axes, le phénomène s'est répété 4 fois ; sur les deux médians, la 4^e vague a vu le développement d'une bifurcation, véritable fausse dichotomie comme toujours.

— *Le groupe B* : c'est le rameau faible du groupe : il a débourré à 4 reprises, donc une fois de moins que tous les éléments de l'ensemble C, mais il a été surtout le siège d'une bifurcation (3^e étage) ne donnant qu'une pousse faible à une seule vague.

— *Le groupe A* : Il a été le siège de deux bifurcations. La première coïncide avec la naissance du 3^e étage (groupe C), la seconde la suit immédiatement. Elle est la seule à s'être produite à ce niveau et à ce moment là. Le nombre total de flushes est le même sur tous les articles mais l'un de ceux de la pousse la plus faible est très court. Ce nombre est le même que sur le rameau *b*, donc inférieur d'une unité à celui de l'ensemble du groupe C.

— *Le groupe D* : Son comportement est assez curieux ; la tige s'est ramifiée en même temps que sur les rameaux *a*, *b* et *c*, donnant une partie plus vigoureuse qui ne s'est pourtant allongée que 3 fois (au lieu de 4) et l'autre qui n'a subi qu'un flush supplémentaire mais en fournissant une fourche. De tous les rameaux des groupes, c'est lui qui s'est développé le moins, et pourtant, fait difficile à expliquer, il s'est ramifié à deux reprises. Peut-être des facteurs de différenciation interviennent-ils, plus ou moins masqués par la vigueur des arbres ?

— *Le groupe E* : Il a également évolué de façon particulière puisque après 3 flushes strictement acrotones, il a subi une bifurcation tardive, elle-même suivie d'une nouvelle vague acrotonne.

C'est donc une preuve nouvelle du comportement erratique des rameaux.

Deux figures 6 et 7 vont nous permettre de mieux préciser tous ces résultats.

La figure n° 6 indique que le rameau n° 3, dont la descendance est la plus abondante (nombre plus élevé de rameaux, d'étages de ramifications et de vagues) montre en réalité, un rapport du nombre des vagues à celui des rameaux inférieurs aux mêmes rapports chez les autres rameaux.

Ainsi, une réduction du nombre des étages de ramifications se traduit bien par une variation en sens inverse du nombre de vagues.

On constate après examen de la figure n° 7 :

a. Que les rameaux se comportent très différemment les uns des autres : le rameau 4 ne se ramifie pas, le rameau 1 ne le fait qu'une seule fois, à partir de la 6^e vague, ayant choisi la voie des allongements. Quant au rameau 2, il tend à se ramifier précocement mais en donnant surtout des bifurcations

Manguier
Mangifera indica L.Rapport entre le nombre de vagues
de croissance et le nombre de rameauxArbre I⁶

Fig: 6

Numéro du rameau initial	Nombre de ramifications	Nombre de rameaux	Nombre de vagues	Rapport nombre total vagues sur N ^o total rameaux
1	1	3	18	6
2	4	7	35	5
3	5	18	79	4.4
4	0	1	6	6

Manguier
Mangifera indica L.Comportement des divers
types de rameaux

Fig: 7

Numéro étages ramifications	Nombre de rameaux s' étant ramifiés	rameau 4	rameau 3	rameau 2	rameau 1	Niveau vagues croissance
1er	1					1ère
2ème	2	-	+	+	-	3ème
3ème	1	-	-	+	-	4ème
4ème	5	-	+	+	+	6ème
5ème	4	-	+	+	-	7ème
6ème	1	-	+	-	-	9ème
7ème	2	-	+	-	-	10ème

- absence d'étage de ramifications.
+ apparition d'un étage de ramifications.

donc des ramifications réduites à deux rameaux. Seul le rameau 3 montre une plus grande régularité dans le rythme des ramifications même si celui-ci ne concerne pas tous les rameaux en même temps.

b. La 6^e vague coïncide avec une phase de ramification importante peut être due à une période de vigueur plus forte pour l'arbre. Au contraire les vagues 2, 5 et 8 sont caractérisées par l'absence de ramification sur les rameaux sans doute en relation avec une moindre vigueur momentanée ou l'insuffisance de facteurs de différenciation.

B. PROBLÈMES SOULEVÉS PAR L'AUGMENTATION PROGRESSIVE DE LA CHARPENTE

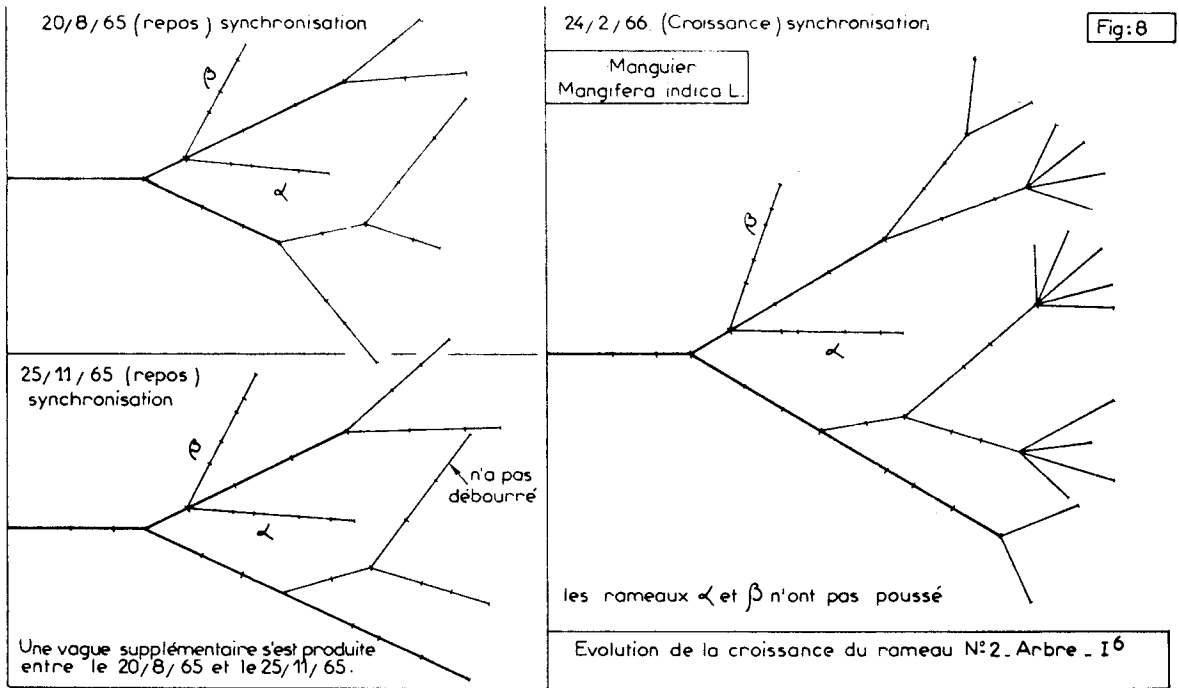
Pour étudier le comportement ultérieur de l'évolution, et du fait de la complication croissante

provoquée par l'augmentation du nombre des rameaux, nous n'envisagerons que quelques charpentières. Cette étude sera effectuée mensuellement de manière à obtenir si possible, une idée plus précise de l'erraticisme.

Dans les paragraphes précédents, nous avons voulu seulement schématiser les grandes étapes de la construction du jeune arbre. Nous avons souligné, à maintes reprises, l'absence de synchronisme de la croissance ou du développement (apparition d'un étage de ramifications) des diverses tiges.

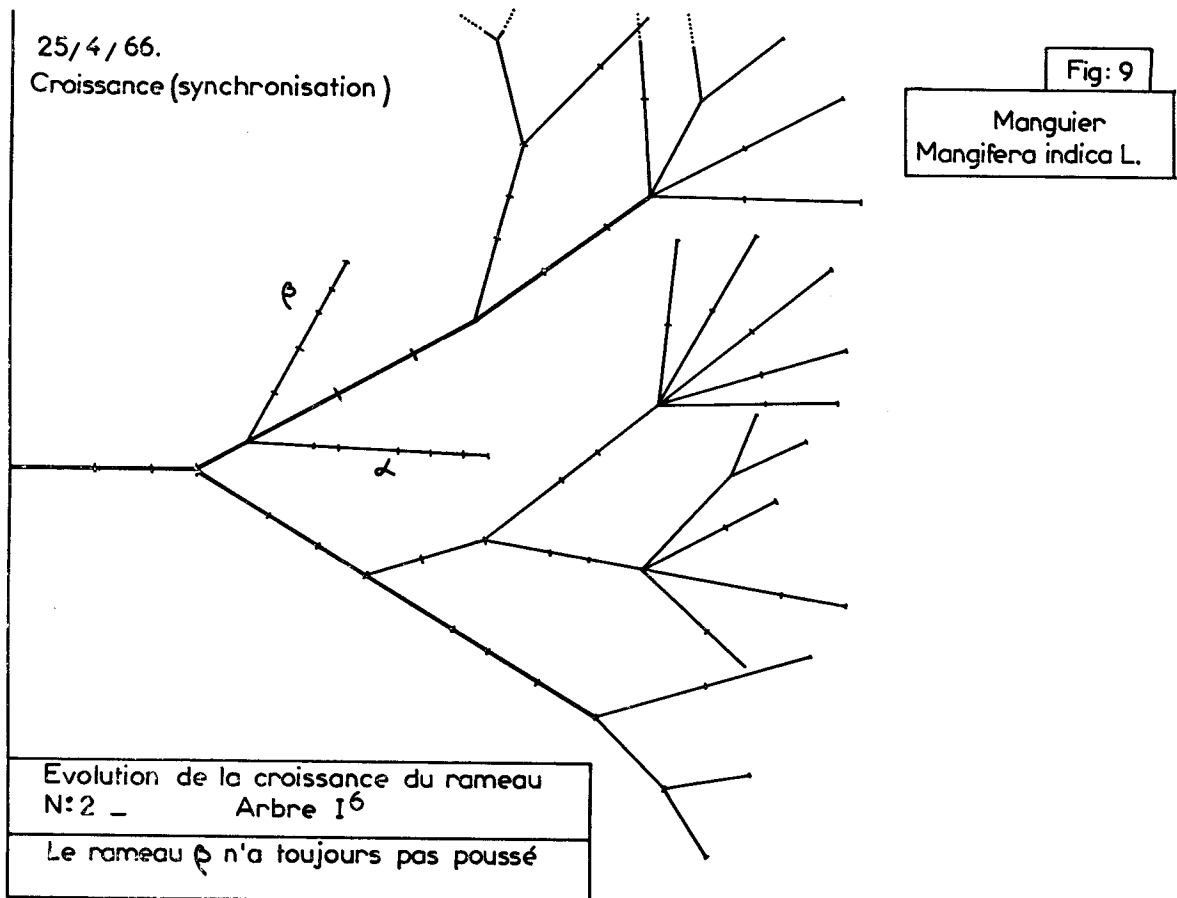
a. Rameau n^o 2 (fig. 8 et 9).

La série des observations débute par une période de repos de deux mois environ (du 20 août 1965 au 29 octobre 1965) caractéristique pour un arbre de cet âge. Puis, le 25 novembre 1965, une nouvelle



vague est observée ; un seul bourgeon a débourré mais il l'a fait sur tous les rameaux *sauf un*. Pour les bourgeons ayant débourré, s'il n'y a pas eu synchronisme, les différences entre les dates d'éclouaison n'ont pu être supérieures à un mois.

On assiste ensuite à une nouvelle entrée en repos de deux mois du 25 novembre 1965 au 26 janvier 1966. Puis, apparaissent de façon presque synchrone de nombreuses ramifications, certaines très fournies (4 à 5 nouvelles pousses), d'autres



réduites à des bifurcations (observation du 24 février 1966).

Seules les pousses α et β , non seulement ne se sont pas ramifiées, mais n'ont pas évoluées.

C'est la principale preuve d'erratisme que nous puissions mettre en évidence. Elle n'est pas différente de celles qui ont été signalées sur l'arbre plus jeune.

On retrouve ensuite, de nouveau, un repos de deux mois avant que le 25 avril 1966, une nouvelle vague de croissance augmente la charpente de l'individu. Comme après la naissance de nombreuses ramifications, il s'agit presque uniquement de vagues de bourgeons terminaux, à l'exception de 4 bifurcations. Dans ce cas, le synchronisme, à l'échelle d'observations mensuelles, est frappant. On peut ainsi remarquer que la pousse α a participé à l'allongement, bien que de façon modérée, mais non la pousse β : nouvelle preuve de la tendance des tiges un moment défavorisées de revenir au niveau de leurs voisines.

Cet exemplaire vigoureux, en prenant de l'âge, montre donc :

— Une aptitude croissante à produire des étages de rameaux (groupes apicaux homogènes, à un rythme rapide). Précédemment, il était normal d'observer deux ou trois fois de suite le débourrement du seul bourgeon terminal comme si une certaine carence résultant de la ramification précédente avait besoin d'être progressivement comblée. Ce caractère apparaît maintenant comme moins évident. Il en résulte un buissonnement d'ensemble qui ne saurait se poursuivre indéfiniment puisque l'arbre est encore loin d'avoir atteint sa taille adulte. De nouvelles préséances devraient donc apparaître sinon la branche ne pourrait qu'avoir une position latérale dans l'ensemble de la charpente et comporterait un très grand nombre de pousses faibles et presque semblables.

— Un erratisme moins marqué, bien que réel, malgré des observations mensuelles au niveau d'une charpentière : le nombre de bourgeons qui amorcent en même temps leur croissance est plus élevé que précédemment.

L'erratisme serait-il diminué lorsque la vigueur (mesurée par l'aptitude à former des groupes apicaux homogènes) augmente ? Le comportement des Manguiers dans la région de Majunga, lieu où l'arbre croît le mieux et fournit les plus belles récoltes, semble le confirmer. Nous en parlerons longuement dans notre prochaine étude. C'est aussi ce que montrent diverses espèces ligneuses lorsque nous comparons entre eux des individus plus ou moins vigoureux.

— Les arbres plus âgés montrent enfin des périodes de repos généralisées au niveau d'une charpentière plus longue. Il pose un problème en

relation avec ce qui vient d'être décrit : n'est-ce pas pendant ce repos que se reconstituent les réserves nécessaires à la naissance d'un étage ? On comprendrait alors qu'ils puissent se succéder. Le fait le plus important serait alors le synchronisme plus grand des débournements : il occasionnerait une dépense accrue d'énergie et de matière, puis imposerait un repos plus prolongé, ce qui rendrait possible l'apparition simultanée de nombreuses pousses. Signalons, dès à présent, que l'étude de la floraison et de la fructification chez le Manguiier apporte une confirmation à ce point de vue.

Le problème pour l'immédiat est donc de savoir :

— Si l'étude des autres charpentières nous montrera les mêmes tendances que celles que nous venons d'observer.

— Si leur évolution comparée sera synchronisée ou non, autrement dit si les principaux faits signalés ci-dessus sont caractéristiques d'une seule charpentière.

Le besoin également s'impose de comparer de nouveau l'erratisme observé à l'échelle de l'individu à celui d'une population d'arbres dont nous étudierons le mode d'établissement du premier étage et son évolution au cours de quelques mois (1).

b. Rameau n° 1 (fig. 10 et 11).

Il était le plus faible de toutes les charpentières n'ayant produit qu'un seul groupe de 3 ramifications après 6 vagues d'allongement acrotones le 30 janvier 1965, soit plus d'un an après que le premier étage se soit formé sur le scion (26 novembre 1963).

Comme dans le cas précédent, on assiste à une longue période de repos du 20 août 1965 au 29 octobre 1965.

A cette dernière date se produit un débourrement partiel sur le rameau α alors que les rameaux β et γ montrent, le premier, un bourgeon gonflant, le second, une absence d'évolution.

Pourtant, le 25 novembre 1965, comme dans le cas du rameau n° 2, tous ont poussé et sont entrés ensuite en repos. Les observations mensuelles montrent que la différence entre les dates de débournement est souvent bien inférieure à un mois.

De nouveau, une période de repos identique à la précédente (2 mois) est suivie d'un débournement apparemment synchrone de tous les bourgeons terminaux.

L'un, le moins vigoureux (β), donnant une bifurcation, les autres respectivement 5 et 7 pousses (observation du 24 février 1966).

(1) Fera l'objet d'une prochaine étude.

