

Analyse architecturale de quelques espèces d'arbres fruitiers tropicaux.

D. BUISSON*

ANALYSE ARCHITECTURALE DE QUELQUES ESPECES D'ARBRES FRUITIERS TROPICAUX.

D. BUISSON.

Fruits, Jul.-aug. 1986, vol. 41, n° 7-8, p. 477-498

RESUME - L'analyse architecturale des arbres est une idée relativement nouvelle en botanique. Très peu de travail a été réalisé jusqu'ici sur ce sujet pour les espèces d'arbres fruitiers tant tropicaux que tempérés. On analyse ici la croissance de huit espèces tropicales suivant certains critères architecturaux développés par HALL *et al.* Sept espèces ont été étudiées en Asie et une autre en Floride du Sud ; dans certains cas l'analyse complète n'a pas été possible. Des ouvertures sur les applications pratiques pouvant découler d'une compréhension architecturale de ces arbres sont présentées.

INTRODUCTION

Le but de cette étude est de mieux connaître les caractéristiques fondamentales de l'architecture de huit espèces d'arbres fruitiers tropicaux par un texte descriptif et des représentations graphiques. Ces efforts, il faut le souligner, se limitent à une étude botanique mais les applications pratiques que suggère une compréhension de l'architecture de ces arbres seront explorées dans un chapitre ultérieur.

Bien que des études de l'architecture des arbres existent depuis une quinzaine d'années, très peu de travail a été fait en ce qui concerne les arbres fruitiers. COSTES (1983) a fait une étude sur la taille des arbres fruitiers tropicaux, avec une légère référence à l'architecture ; un travail a été réalisé sur la classification des fruitiers tropicaux par rapport à leur stratégie de croissance (VERHEIJ, 1985).

On ne connaît rien, ou que très peu, de l'architecture des espèces choisies ; elles présentent, de plus, un bon éventail d'alternatives architecturales. Le choix de ces espèces a aussi été guidé par le fait qu'il était nécessaire

d'examiner un certain nombre d'individus à divers stades de croissance pour comprendre l'architecture d'un arbre ; les espèces choisies sont assez répandues pour fournir un échantillonnage suffisant. La profondeur de cette étude reste toutefois limitée dans le temps et l'espace : elle repose, en effet, sur deux mois d'observation et de documentation en Asie du Sud-est et deux semaines en Floride du sud (USA), quelques lacunes restent donc à combler pour certaines espèces.

DESCRIPTION DE L'ARCHITECTURE DES ARBRES

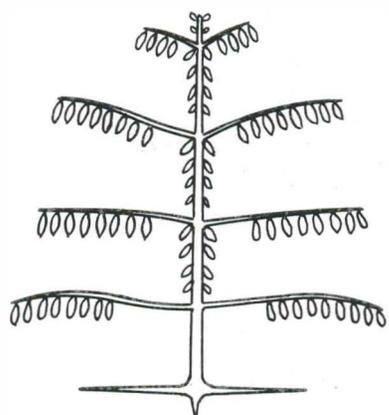
L'architecture des arbres est une discipline assez nouvelle qui a pris corps au sein de la botanique au cours des quinze dernières années. Elle a pour but de décrire d'une manière simplifiée la croissance et la stratégie de développement d'un arbre au cours de son existence en se référant à plusieurs critères importants.

Il existe deux types d'arbres :

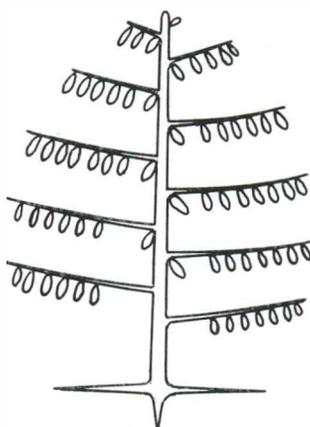
les arbres monocaules non ramifiés (ex. : cototier, palmier à huile) et polycalles ramifiés (ex. : manguier) ; des types

* - 6904 S.W. 96th St. - MIAMI, Florida 33156 - USA.

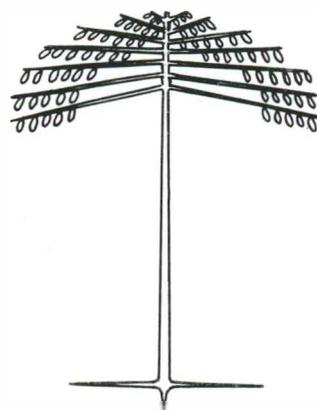




Modèle de Massart



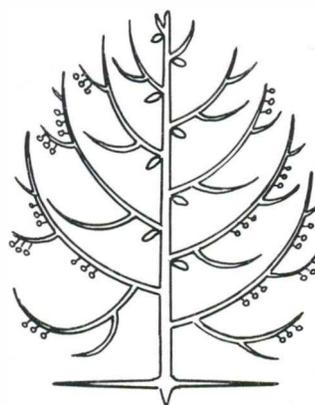
Modèle de Roux



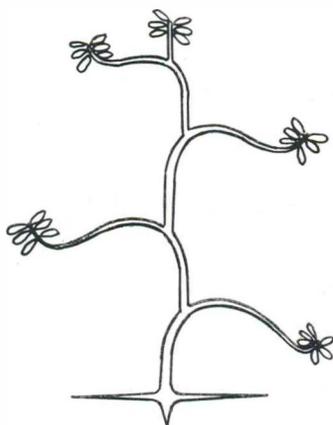
Modèle de Cook



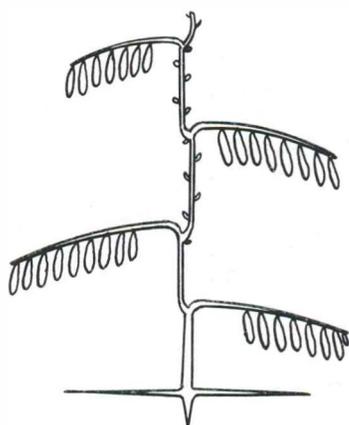
Modèle de Rauh



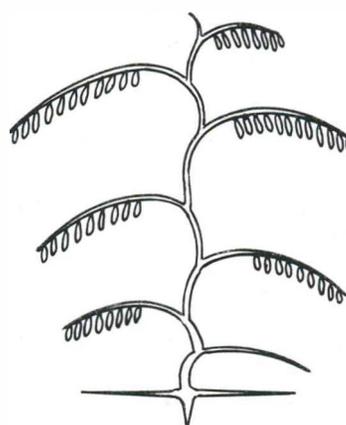
Modèle d'Attims



Modèle de Champagnat

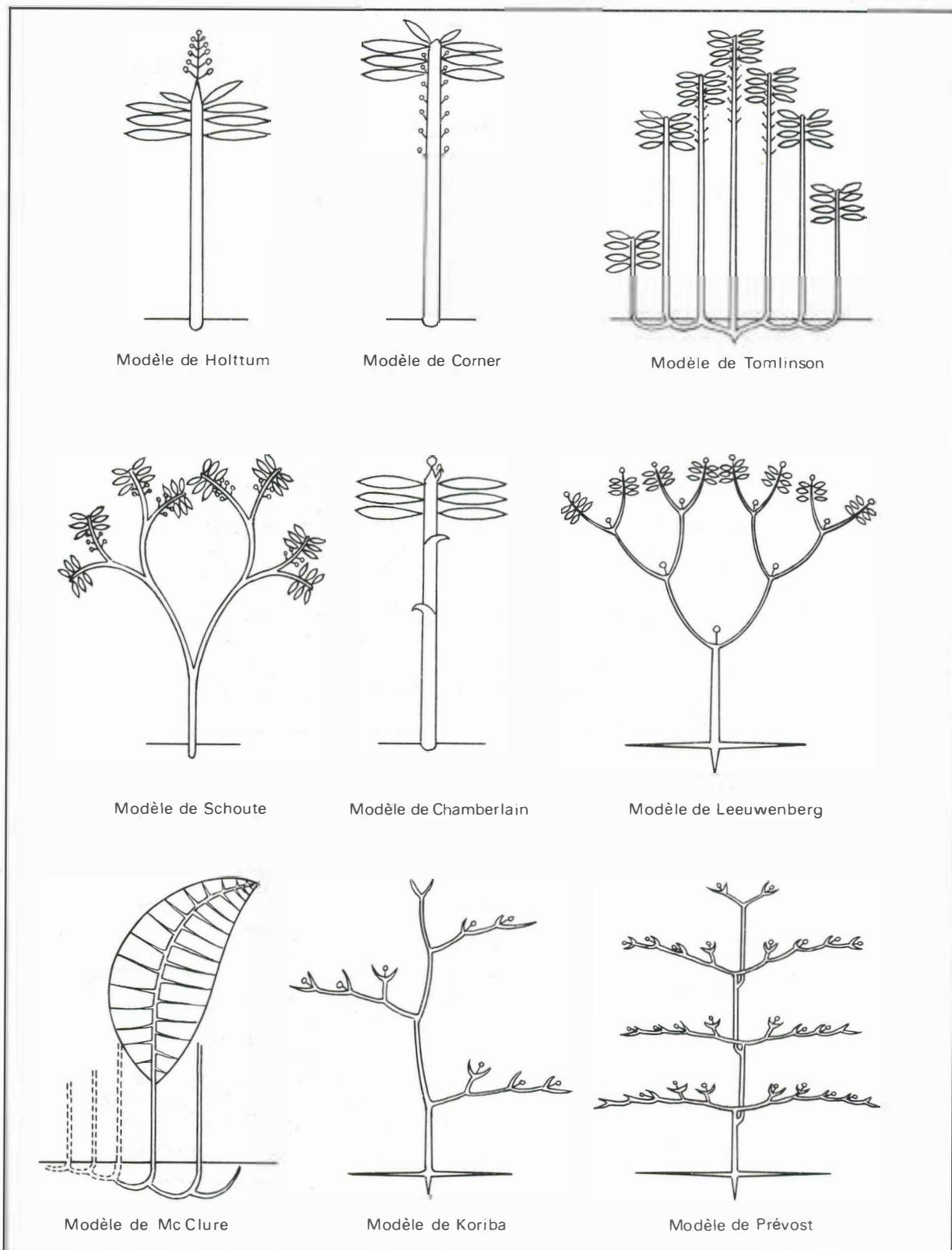


Modèle de Mangenot

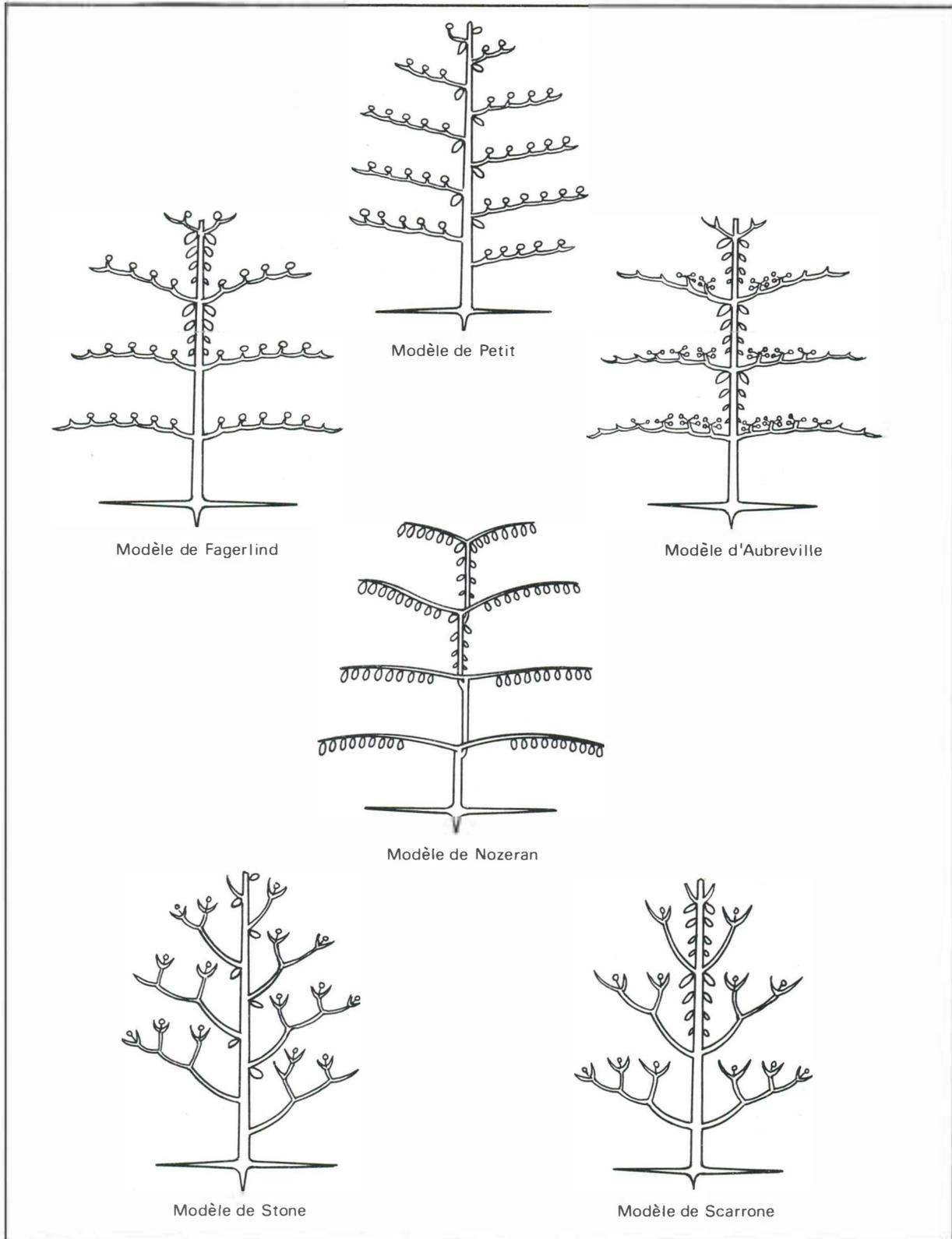


Modèle de Troll

Les modèles architecturaux, d'après HALLE et al.



Les modèles architecturaux, d'après HALLE et al.



Les modèles architecturaux, d'après HALLE et al.

d'arbres ont des ramifications souterraines, mais ce sont toujours des polycalles (ex. : bananier, bambou). On se reportera aux schémas décrivant les principaux modèles architecturaux.

Les critères suivants décrivent le tronc et, s'ils existent, les axes latéraux :

- la croissance est soit **rythmique** (ex. : manguiers), soit continue (ex. : papayer).

- S'il y a ramification, une ramification rythmique va généralement de pair avec une croissance rythmique (ex. : manguiers, avocatier) et une ramification continue, généralement, avec une croissance continue (ex. : durian, mangoustan).

- La construction des axes est soit monopodiale (axes qui résultent du fonctionnement d'un seul méristème), soit sympodiale (axes qui résultent de l'activité successive de plusieurs méristèmes).

- L'orientation des axes peut être soit horizontale ou plagiotrope, ce qui va généralement de pair avec une symétrie dorsi-ventrale et une phyllotaxie distique ou opposée (ex. : branches latérales de *Coffea* sp.), soit verticale, ou orthotrope, généralement associée à une symétrie radiale et une phyllotaxie spiralee ou opposée-décussée (ex. : tous les axes du manguiers). La plupart des troncs ou axes principaux des arbres sont orthotropes. Les arbres se conformant au modèle de TROLL sont des exceptions.

- L'orientation des fleurs peut être latérale (axillaire) (ex. : avocatier), cauliflore (ex. : durian, langsat.) ou terminale (ex. : manguiers, ramboutan).

Les vingt-trois modèles d'arbres répertoriés par HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON sont les résultats de diverses combinaisons de ces critères. Bien que beaucoup d'arbres se conforment à un seul modèle, il faut souligner que certains peuvent posséder à la fois les caractéristiques de plusieurs modèles. Un autre concept important, en architecture, est que la dimension d'un arbre n'est pas un critère pris en compte pour son rattachement à un modèle particulier : un arbre se conformant au modèle de RAUH peut ne pas dépasser un mètre de haut au stade adulte tandis qu'un autre peut atteindre une hauteur de quarante mètres tout en présentant la même stratégie de développement.

Il faut définir aussi quelques autres termes fréquemment employés en architecture d'arbres :

L'unité de croissance qui, dans le cas d'arbres à croissance rythmique, représente chaque épisode de la croissance d'un méristème, de l'ouverture du bourgeon à la période de repos suivante, les unités de croissance sont séparées par des entre-nœuds courts et des écailles ; de plus, dans certains cas, chaque unité a une couleur différente.

Une ramification sylleptique se trouve souvent, mais pas toujours, chez les arbres à croissance continue ; dans ce mode de ramification les méristèmes latéraux se développent immédiatement après leur formation, en synchronisme avec le méristème qui les a produits.

Une ramification proleptique s'observe en général chez les arbres à croissance rythmique. Dans ce cas le développement des méristèmes latéraux est retardé par rapport à celui du méristème qui les a produits.

La réitération est le phénomène par lequel un arbre produit des pousses vigoureuses qui reproduisent toutes les caractéristiques du modèle de l'arbre qui les a engendrées (OLDEMAN, 1974).

MATIERES ET METHODES

Sept espèces d'arbres fruitiers ont été étudiées pendant une période de deux mois en Thaïlande, en Malaisie et en Indonésie, et une autre a été observée en Floride du Sud (USA).

Nombre d'individus étudiés :

A* <i>Calocarpum sapota</i> (JACQ.) MERR	Sapotaceae	10
B <i>Durio zibethinus</i> MURR.	Bombacaceae	5
C <i>Garcinia mangostana</i> L.	Clusiaceae	5
D <i>Muntingia calabura</i> L.	Elaeocarpaceae	7
E <i>Anacardium occidentale</i> L.	Anacardiaceae	10
F <i>Nephelium lappaceum</i> L.	Sapindaceae	10
G <i>Lansium domesticum</i> JACK.	Meliaceae	8
H <i>Averrhoa bilimbi</i> L.	Oxalidaceae	4

L'ordre dans lequel les espèces sont présentées est l'ordre de complexité architecturale croissante. A et B représentent deux arbres avec des modèles bien nets. C, D et E représentent trois exemples qui sont des variations par rapport à leurs modèles associés. F et G sont à comparer de par la difficulté d'analyse de leur architecture. Finalement, H est un exemple très compliqué et mal connu.

On a essayé autant que possible de trouver des individus représentant chaque stade de croissance, de la plantule (moins d'un an) à l'arbre adulte ayant atteint le stade de maturité sexuelle. Toutes les espèces étudiées s'étaient développées directement à partir de la graine sans recevoir de greffe à l'exception de *C. sapota* dont une partie des individus avait été greffée.

Les observations qui ont été faites sur place se basent sur les théories et les critères concernant l'architecture des arbres développés par HALLE *et al.* Des croquis reflétant ces critères (décrits dans le chapitre précédent) ont été faits sur place. A partir de ces croquis, des dessins théoriques qui décrivent le schéma de croissance de chaque espèce

ce jusqu'à leur maturité sexuelle, ont été établis. Le ou les modèles qui correspondent le plus sont identifiés.

LES ESPECES ETUDIEES

La description de chaque espèce est accompagnée d'illustrations.

- A. «MAMEY» (ESP.).
«SAPOTE» (ESP.).
«GROSSE SAPOTE» (Antill.)

Calocarpum sapota (JACQ.) MERR. - Sapotaceae.

Le Mamey (ne pas confondre avec *Mammea americana*, Clusiaceae) est originaire des forêts humides des régions basses de l'Amérique centrale. Il est cultivé pour son fruit qui est très apprécié dans les îles et territoires limitrophes de la mer des Caraïbes, plus particulièrement à Cuba et récemment en Floride du Sud. Il s'apparente de très près au Sapotillier (*Achras sapota* L.) (AUBREVILLE, 1964), au caïnitier (*Chrysophyllum cainito* L.) et au canistel (*Lucuma nervosa* A. DC.). A noter que ce dernier offre des possibilités comme porte-greffe pour le mamey (CAMPBELL, 1980).

Le fruit du mamey est une baie de grande taille (1 livre à 2 kg) et sa peau est brune et coriace ; la chair rouge du péricarpe, de saveur douce, est très recherchée. Le fruit possède normalement une seule graine oblongue, de couleur foncée, mais il arrive qu'il en contienne plus d'une. A partir de la graine, l'état de maturité sexuelle est atteint après sept ans de croissance (POPENOE, 1920) ; la floraison est cauliflore. Il existe plusieurs cultivars de mamey et son amélioration horticole fait l'objet d'efforts de recherche considérables. L'arbre peut parfois atteindre une vingtaine de mètres ; son architecture se conforme parfaitement au modèle de RAUH.

La plantule du mamey, assez vigoureuse, reste non-ramifiée, jusqu'à ce qu'elle atteigne une hauteur de 1 à 2 mètres (fig. A-Ia), sa phyllotaxie est spiralee, les entrenœuds sont très courts, si bien que les feuilles semblent former une rosette au bout de l'axe. La croissance du jeune arbre est rythmique, et une fois que la ramification débute, des subverticilles apparaissent à des intervalles réguliers à la fin de chaque unité de croissance du tronc monopodial (fig. A-Ic). La ramification est proleptique, c'est-à-dire que les bourgeons qui se mettent en place à la fin de l'unité de croissance ne se développent que plus tard quand le méristème principal reprend sa croissance (fig. A-Ib).

Les 3 à 4 branches des subverticilles sont disposées en spirale et très proches l'une de l'autre (fig. A-III et A-IV a).

Les branches orthotropes et monopodiales de deuxième ordre supportent également une ramification rythmique à la fin des unités de croissance et la ramification continue

jusqu'au quatrième et parfois cinquième ordre.

La maturité sexuelle est atteinte après sept années ou plus de croissance. La floraison est latérale-cauliflore et les fruits se développent individuellement et directement sur la portion non feuillée des axes aux anciennes aisselles des feuilles. Ils demandent presque un an pour atteindre leur maturité et, à certaines périodes de l'année, on peut voir en même temps, sur le même arbre, des fleurs, des petits fruits en voie de développement et des fruits mûrs (fig. A-III et A-IV b).

Toutes ces caractéristiques combinées donnent au mamey une architecture très uniforme se conformant au modèle de RAUH.

Remarque : La Station de Recherches de l'Université de Floride (CREC) à Homestead consacre de nombreux travaux au greffage du mamey, à la nutrition et à l'amélioration des fruits de cette espèce.

B. DURIAN.

Durio zibethinus MURR. - Bombacaceae.

Le Durian est originaire de Malaisie et de l'Indonésie mais on le cultive dans toute l'Asie du Sud-est où il a plus de valeur que n'importe quel autre fruit. La partie comestible est l'arille (à consistance de flan) qui entoure les quatre ou cinq graines situées dans des compartiments.

Le durian, qui atteint 40 mètres de hauteur, domine tous les autres arbres fruitiers de l'agro-forêt ; son mode de développement est conforme au modèle de ROUX et sa stratégie de réitération est particulièrement intéressante bien qu'encore mal comprise. L'arbre atteint sa maturité sexuelle après dix ans de croissance et sa floraison est cauliflore. L'analyse architecturale qui suit est le résultat de mes observations, mais surtout de celles de C. EDELIN.

La croissance du durian est continue et le tronc est monopodial, orthotrope avec une phyllotaxie spiralee. La ramification latérale est diffuse, sylleptique et produit des branches qui sont plagiotropes monopodiales, avec une phyllotaxie distique. Au début de leur croissance, les branches sont presque verticales ; elles deviennent progressivement sub-horizontales à mesure que l'arbre et elles-mêmes se développent (fig. B-I). Chez quelques individus, une branche en cours de développement peut devenir verticale à phyllotaxie spiralee, ce qui traduit un changement dans le fonctionnement morphogénétique (fig. B-I a).

La ramification des branches plagiotropes est diffuse et hétérogène ; elle produit des branches asymétriques. La ramification continue jusqu'au quatrième et parfois cinquième ordre.

L'intérêt architectural du durian réside surtout dans sa stratégie de réitération. Parmi les individus d'un âge avancé,

CALOCARPUM SAPOTA (JACQ.) MERR. - SAPOTACEAE

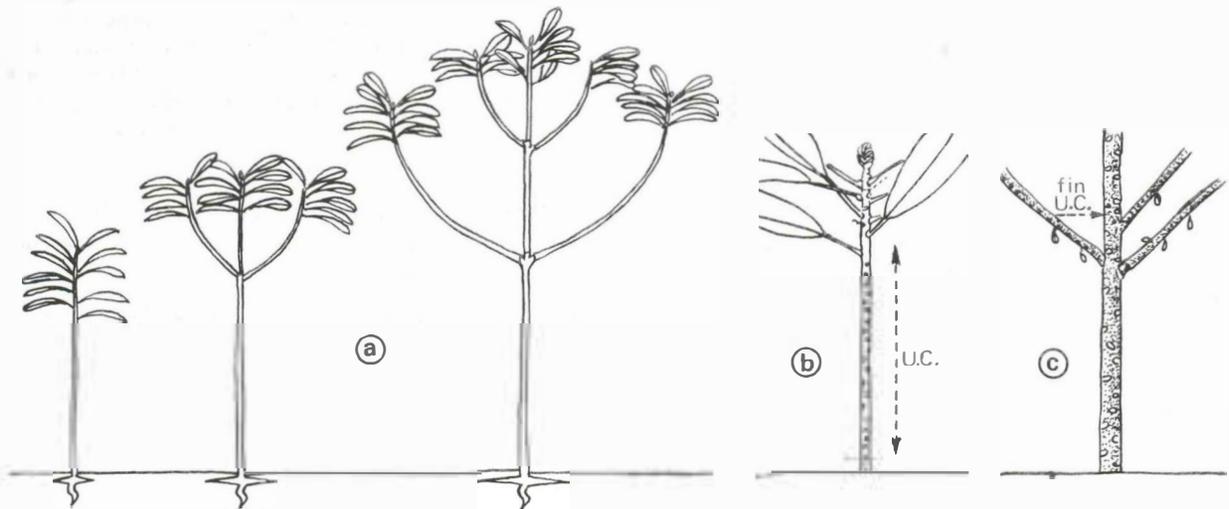


Figure A-I ▲

- (a) Jeune arbre et son développement rythmique.
- (b) Bourgeons axillaires qui apparaissent à la fin de l'unité de croissance.
- (c) Développement proleptique des branches.



Figure A-II ▲

Le même arbre plus développé (4 à 6 mètres).

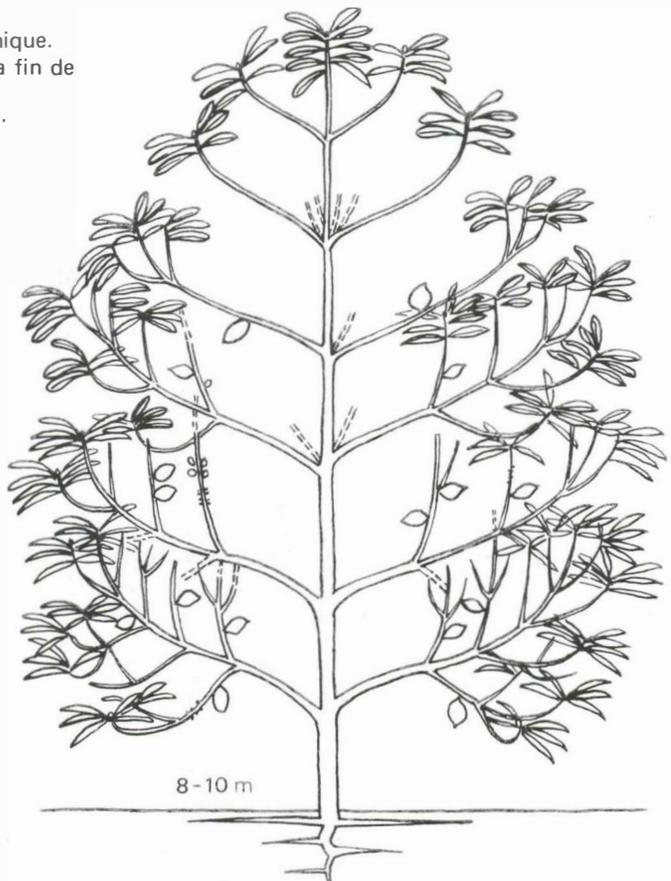


Figure A-III ▲

Arbre au stade de maturité sexuelle (8 à 10 mètres).



Figure A-IV (a) - Sommet d'un arbre montrant le rythme de ramification.

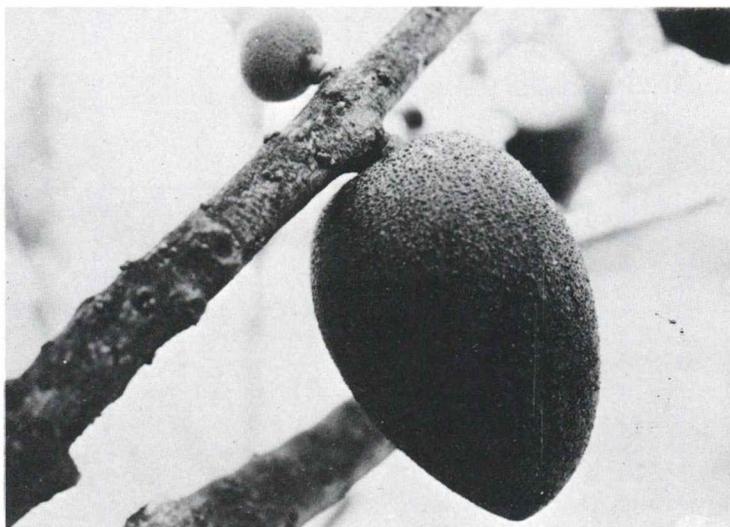
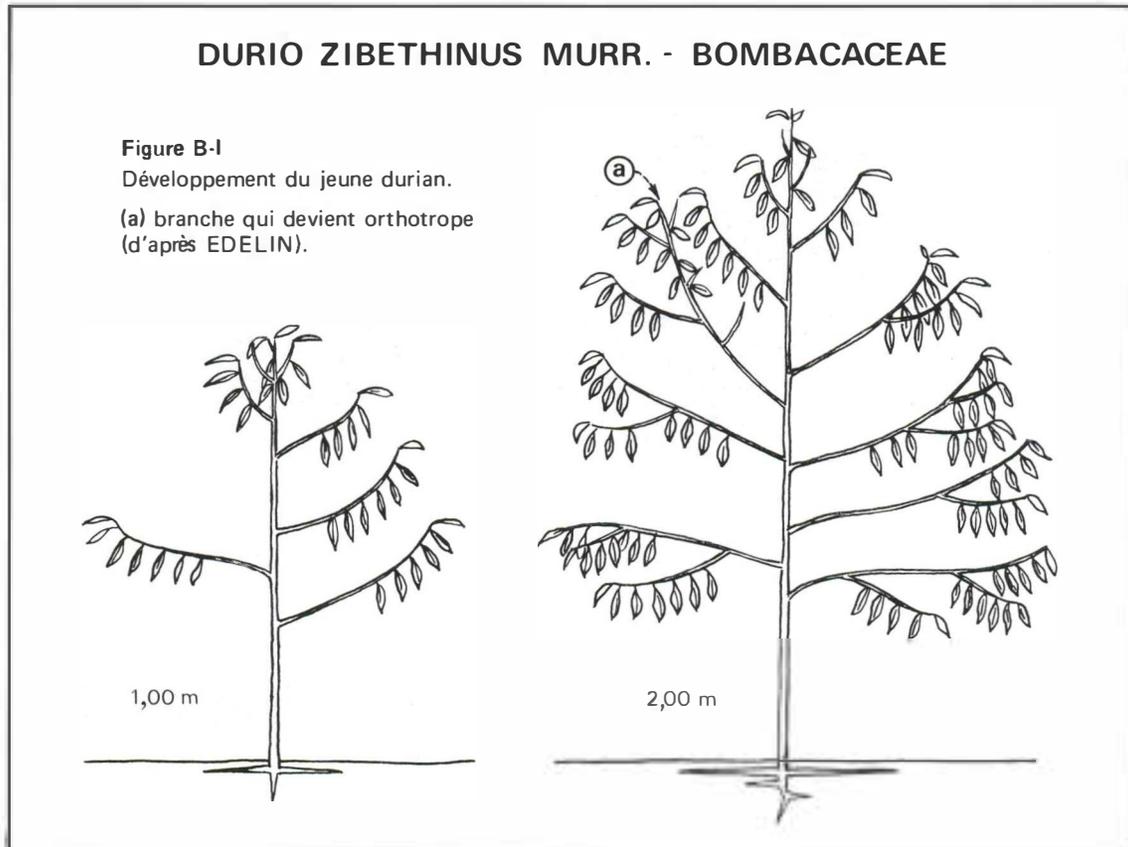


Figure A-IV (b) - Branche portant simultanément un jeune fruit en voie de développement et un fruit mûr.

le degré de réitération varie à un point tel, d'individu à individu, qu'il n'est pas possible dans les limites de cette étude, de donner une description complète de ce phénomène.

Le durian atteint le stade de maturité sexuelle après une

longue période végétative. La floraison est cauliflore sur les parties les plus anciennes des axes principaux. Le fruit à la peau dure et épineuse pesant jusqu'à deux kilogrammes, peut, lorsqu'il tombe des parties hautes de l'arbre, blesser grièvement les imprudents.



C. MANGOUSTAN (FR.).
MANGOSTEEN (ANGL.).
MANGGIS (IND.)

Garcinia mangostana L. - Clusiaceae.

Le Mangoustan, probablement originaire d'Indonésie est cultivé dans toute l'Asie du Sud-est. Il requiert, pour sa croissance, les conditions particulièrement humides que l'on rencontre dans certaines régions équatoriales. Parmi les espèces qui s'apparentent au mangoustan, on compte un autre *Garcinia*, le «Glugur», arbre fruitier originaire aussi d'Indonésie, et plusieurs espèces américaines : *Mammea americana* L., «L'abricot de Saint Domingue», *Platonia insignis* MART., le «Bakuri» et *Rheedia brazilensis* PLANCH et TRIANA, le «Bakupari». La partie comestible du mangoustan est l'arille charnu qui entoure les graines. L'arbre, de hauteur moyenne (10 à 12 m), a un mode de croissance continue et symétrique correspon-

dant au modèle d'ATTIMS. La maturité sexuelle est atteinte après douze ans de croissance (POPENOE, 1920) ; la floraison est terminale sur les branches d'un ordre élevé.

La reproduction du mangoustan présente un intérêt particulier : les fruits se développent parthénocarpiquement et des quatre à six ovules (un ovule par carpelle) que contient un fruit, un très bas pourcentage de graines nucellaires se développe ; on estime donc que tous les arbres existants sont des clones (CHIN et YONG, 1982).

La ramification se produit d'une manière continue à mesure que le tronc monopodial se développe. Une paire de branches latérales se déploie exactement en même temps que le méristème principal, fournissant ainsi un exemple parfait de ramification sylleptique (fig. C-II). La phyllotaxie est opposée-décussée et, comme les branches apparaissent à chaque noeud de l'axe principal, le développement de l'arbre a un caractère très uniforme (fig. C-I a).

GARCINIA MANGOSTANA L. - CLUSIACEAE

Figure C-I

- (a) Développement du jeune arbre. Vue en perspective.
- (b) Dessin du tronc montrant les branches disposées en spirale.

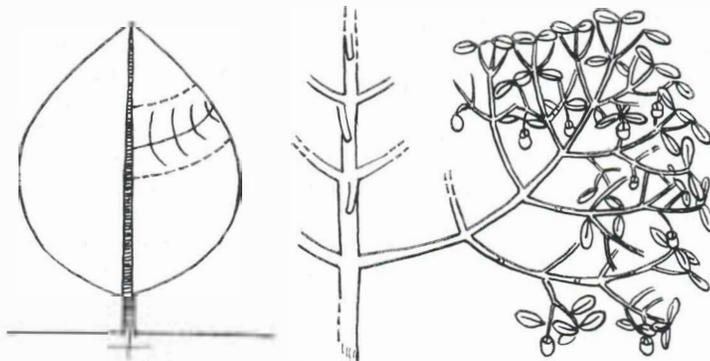
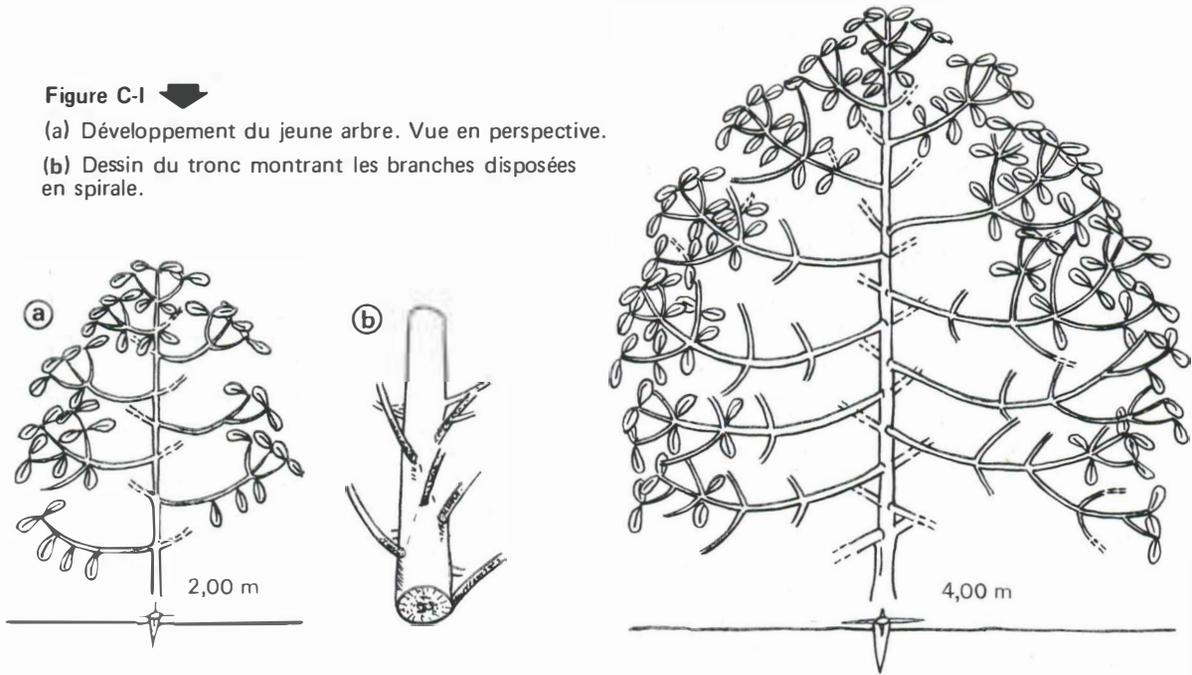
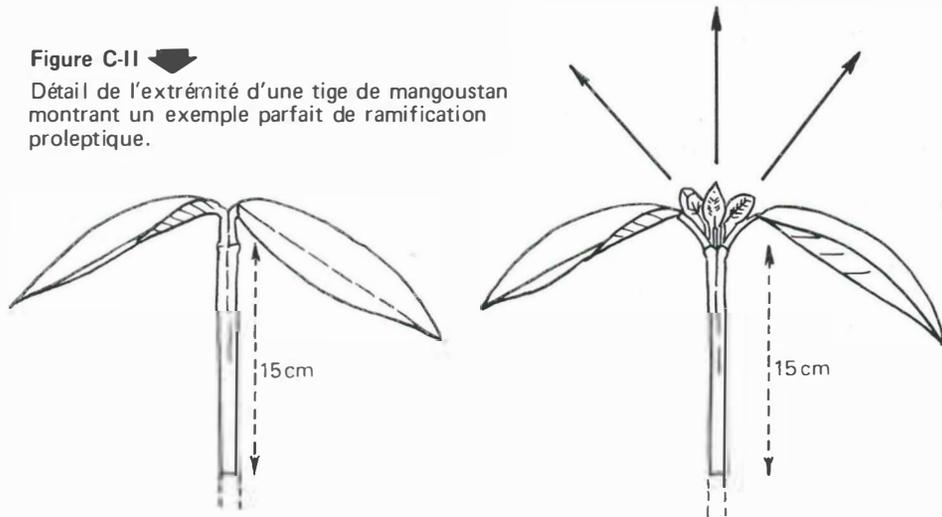


Figure C-III

Branche d'un mangoustan montrant la position de la sexualité.

Figure C-II

Détail de l'extrémité d'une tige de mangoustan montrant un exemple parfait de ramification proleptique.



Au cours de ce développement, une torsion du tronc produit un effet spiralé qui permet aux branches latérales de recevoir un maximum de lumière (fig. C-I b).

Durant les premiers stades de croissance de l'arbre, ses axes bas de deuxième ordre sont non-ramifiés ou ont une ramification diffuse mais, aux stades suivants, une ramification de même type que le tronc apparaît sur toutes les branches latérales de deuxième ordre. Les axes latéraux du deuxième ordre sont pour la plupart orthotropes ; toutefois, dans les branches basses, la partie de la branche située vers l'intérieur de l'arbre est plagiotrope. Sur cette partie des branches, à la suite d'un phénomène de réorientation secondaire, les feuilles et les branches latérales qui en sont issues, se situent dans un plan horizontal. Les branches du troisième ordre ont une ramification diffuse et explorent l'espace latéralement et horizontalement.

La maturité sexuelle est normalement atteinte après douze ans de croissance, mais des cas de maturité plus précoce (sept ans) ont été signalés (POPENOE, 1920). Les fleurs, solitaires, sont terminales et apparaissent sur les branches du quatrième ordre et ordres suivants (fig. C-III).

Remarque : Il s'agit d'un modèle d'ATTIMS, modifié, du fait que la floraison se trouve, dans le cas présent, terminale au lieu d'être latérale ; mais, comme chez le mangoustan, les fleurs terminales se trouvent sur les axes de quatrième ordre et au-delà ; le résultat architectural est le même.

D. WEST INDIAN CHERRY (ANGL.). BUAH CERi (IND.).

Muntingia calabura L. - Elaeocarpaceae.

M. calabura est originaire du Mexique mais on le trouve dans beaucoup de pays tropicaux, y compris l'Asie du Sud-est où on le plante pour ses qualités ornementales et son ombrage. Son fruit, de saveur douce, est comestible mais il n'est pas assez apprécié pour qu'on le cultive dans ce but. Sa très intéressante architecture résulte d'une stratégie de croissance régulière et prévisible correspondant, dans ses autres aspects, au modèle de TROLL. Tous les axes sont plagiotropes avec une phyllotaxie distique et une ramification alterne à intervalles réguliers.

L'analyse architecturale qui suit est le résultat de mes observations, mais surtout celles de C. EDELIN.

Etant plagiotrope, le tiers supérieur (approximativement) du jeune arbre devient tangent à l'horizontale. A mesure que l'arbre continue de se développer, la croissance secondaire du tronc le redresse progressivement si bien qu'il maintient une proportion relativement constante dans ses coordonnées horizontales et verticales. Toutefois, au cours du développement de l'arbre, la partie horizontale augmente légèrement jusqu'à ce que, à un stade de croissance

avancé, la moitié de l'axe principal ou davantage tende à l'horizontale et, finalement, se courbe vers le sol sous son propre poids. Des répétitions apparaissent alors à cette courbe (fig. D-V). Au cours de toute sa croissance, le tronc développe une ramification sylleptique alternée à des intervalles réguliers de 7, 9 ou parfois 11 entre-noeuds, l'essentiel étant que les chiffres soient toujours impairs afin de respecter l'alternance des branches. Bien qu'une ramification continue aille normalement de pair avec une croissance continue, dans le cas de *M. calabura* la croissance est continue mais la ramification alterne à des caractéristiques rythmiques. Une légère torsion de l'axe principal au cours de son développement place les branches sur une hélice peu prononcée augmentant ainsi la surface couverte par celles-ci. L'axe principal continue de croître suivant cette stratégie jusqu'à ce que, à un stade de croissance avancé, il devienne morphologiquement épuisé. A ce stade, il ressemble à une branche de quatrième ou cinquième ordre avec peu de ramifications pour être finalement envahi peu à peu par la sexualité (Fig. D-V).

Il existe plusieurs possibilités pour la ramification des axes de deuxième ordre. D'abord ils peuvent être très symétriques, c'est-à-dire qu'ils se ramifient de la même façon que l'axe un, une branche tous les 7 ou 9 entre-noeuds (toujours impairs). Ces branches, à cause de leur phyllotaxie et de leurs ramifications symétriques, ressemblent à d'énormes feuilles, et ont en fait la même fonction (fig. D-IV). Une autre possibilité est qu'une branche puisse couvrir une autre branche de son ombre et la branche en dessous pousse plus d'un côté que de l'autre ; elle devient non symétrique. Le résultat est une asymétrie du fait de l'occupation de l'espace d'une branche latérale provenant de l'axe de deuxième ordre. Dans ce cas, au début de la croissance de l'axe de deuxième ordre, la première branche latérale se développe aussi vigoureusement et parfois plus que l'axe qui la supporte. Cet axe de troisième ordre, en effet, devient réellement un axe de deuxième ordre. Cela équivaut à une forme de répétition sans traumatisme (fig. D-II a et D-IIIa). Les branches du troisième ordre sont particulièrement bien adaptées à la mission d'exploration de l'espace car elles se développent latéralement et horizontalement à partir des axes secondaires. Les axes du troisième ordre portent aussi des fleurs.

Les axes des quatrième et cinquième ordres sont relativement petits en comparaison aux axes décrits ci-dessus. Ce sont les principaux supports de feuilles et de fleurs. Leur ramification est diffuse, à des intervalles de 3, 5 et 7 entre-noeuds mais toujours impairs.

Il existe sur cet arbre, des branches du sixième et parfois du septième ordre qui ressemblent à des «rameaux courts» et portent toujours une grande quantité de fleurs.

Une fois la maturité sexuelle atteinte, l'arbre produit des fleurs toute l'année d'une manière continue, plus particulièrement latérales sur les branches du troisième ordre et au-delà (fig. D-IV a).

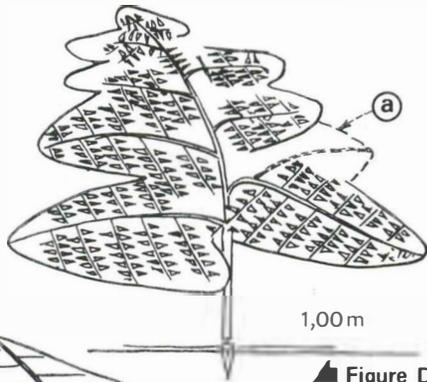


Figure D-I

Dessin d'un jeune «seedling» et de son développement. (d'après EDELIN), Kepong batu, Malaisie, 28/03/81.

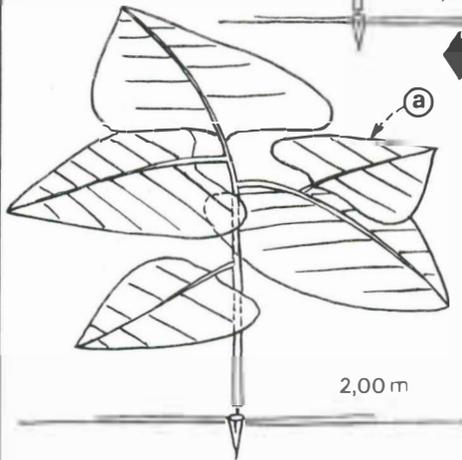


Figure D-II

Dessin en trois dimensions de *M. calabura*. Développement de grandes branches ressemblant à des feuilles. Noter la branche de 3e ordre (a) qui se développe vigoureusement.

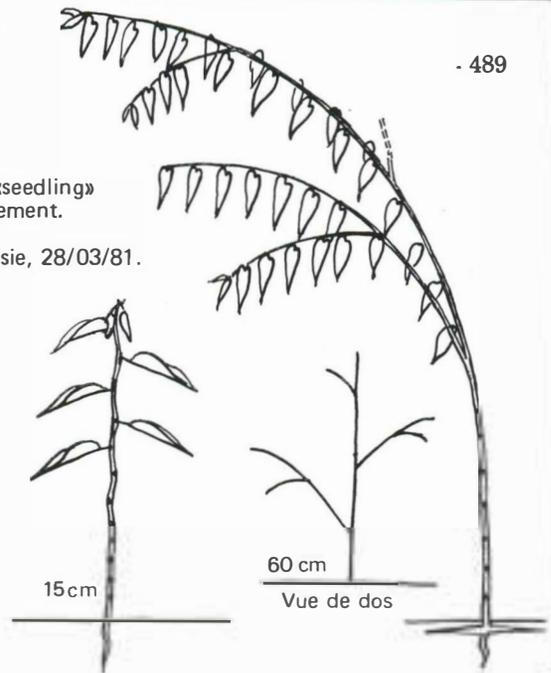


Figure D-III

Arbre bien développé de 4 à 6 ans.

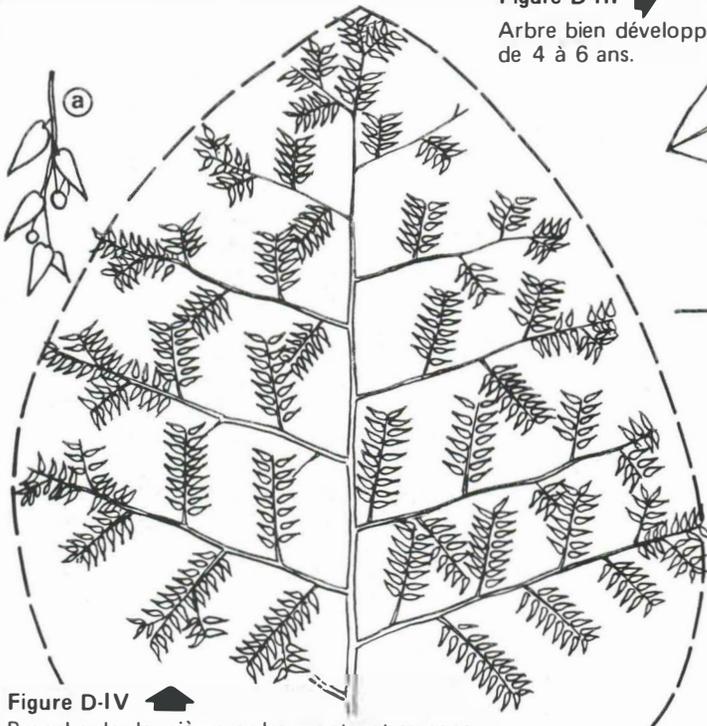


Figure D-IV

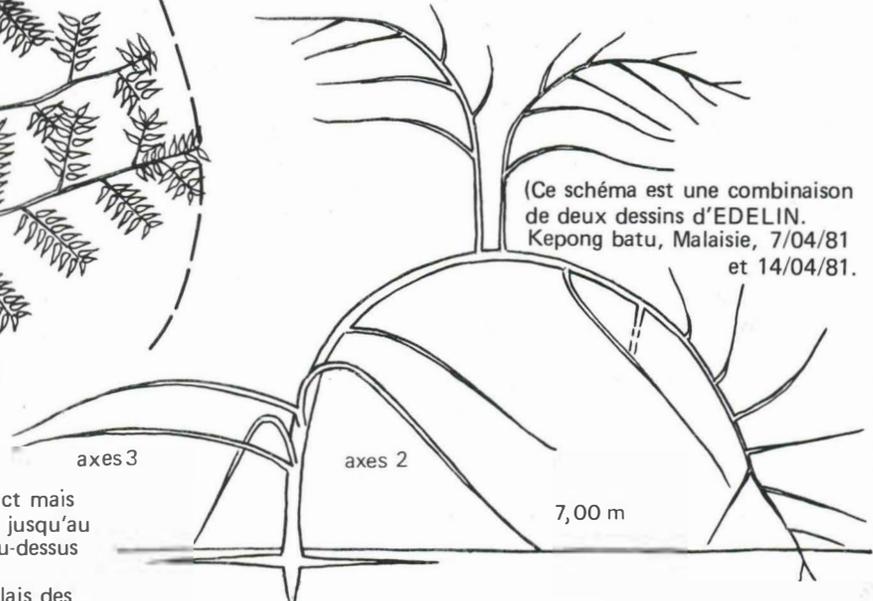
Branche de deuxième ordre montrant sa construction symétrique, ses branches d'ordre 5 et 6 et sa floraison/fructification latérale.

(a) floraison latérale.

Figure D-V

Vieil arbre avec son axe principal encore intact mais déjà morphologiquement épuisé, se courbant jusqu'au niveau du sol; des réitérations apparaissent au-dessus de la courbure.

Des axes de 2e et de 3e ordre prennent le relais des fonctions d'exploration de l'arbre. Les axes d'ordre 3 ont les mêmes caractéristiques que les axes d'ordre 2.



(Ce schéma est une combinaison de deux dessins d'EDELIN. Kepong batu, Malaisie, 7/04/81 et 14/04/81.)

Remarque : Etudes déjà publiées sur *M. calabura* :

- ASHTON (P.S.) 1978 - Crown characteristics of tropical trees. In tropical trees as living systems (e.d. P.B. TOMLINSON and M.H. ZIMMERMAN), pp. 591-615, Cambridge - London - New York - Melbourne. Cambridge University Press.

- HALLE, F. 1978 - Architectural variation at the specific level in tropical trees. pp. 209-222, même publication.

E. ANACARDIER (FR.).

CAJOU (FR.).

CASHEW (ANGL.).

Anacardium occidentale L. - Anacardiaceae.

Le Cajou est originaire des régions tropicales de l'Amérique. Apparemment, Jacques HUBER le considéra indigène des plaines et dunes de la région basse de l'Amazone et de la côte nord du Brésil (POPENOE, 1920). On le trouve maintenant en culture et naturalisé dans la plupart des régions tropicales du globe, plus particulièrement dans des zones littorales de climat mi-sec, mais en région humide. La forme et la hauteur du cajou varient beaucoup d'un individu à l'autre. Il est généralement de taille petite ou moyenne (7-12 mètres) à cime étalée souvent plus large que haute (ALEXANDER, SCHOLEFIELD, FRODSHAM, 1982).

On cultive le cajou surtout pour sa graine ou noix située à l'extrémité d'un pédoncule renflé. Ce pédoncule appelé «Pomme cajou» se consomme frais ou sert de base à diverses boissons. L'arbre atteint le stade de maturité sexuelle après cinq années de croissance à partir de la graine (POPENOE, 1920).

Le degré de variation que l'on peut constater d'un individu à un autre est dû à des facteurs traumatiques exogènes mais, aussi, à des facteurs endogènes. C'est toujours après un développement donné (trois unités de croissance) que le méristème devient sensible aux traumatismes. Ce phénomène de décroissance de vigueur de façon aléatoire existe chez de nombreux arbres fruitiers (ramboutan, langsat, manguiers, *Citrus* sp.) et mérite une étude complémentaire.

Le cajou a fondamentalement un tronc monopodial à phyllotaxie distique, la majorité des feuilles étant disposée en rosette au bout de chaque unité de croissance (fig. E-I a). La croissance est rythmique et des subverticilles composés de branches très rapprochées se développent d'une façon proleptique, à la fin de chaque unité de croissance (fig. E-I b).

Chez la plupart des individus, la phase monopodiale ne dure pas longtemps à cause des facteurs exogènes et endogènes déjà évoqués plus haut (fig. E-II).

Lorsqu'elles émergent, les branches poussent presque verticalement pour devenir de plus en plus horizontales à mesure qu'elles croissent vers l'extérieur de l'arbre. Ce phénomène est dû à la pesanteur et à son mode de construction sympodiale.

La première unité de croissance du premier méristème de chaque branche consiste en une extension avec quelques écailles se terminant par une partie feuillue à entre-noeuds courts (rosette) et courbée vers le haut. Sur ce même méristème, la deuxième unité de croissance et celles qui la suivent se développent dans une direction verticale, avec des extensions qui deviennent de moins en moins grandes. Cette partie verticale de la branche ressemble à un rameau court. Le relais horizontal est alors pris par une ou plusieurs branches latérales issues de la fin de la première unité de croissance ; elles se développent de la même manière que le premier méristème. Ce procédé se répétant en chaîne produit une branche sympodiale (fig. E-IV a).

Lorsque l'arbre atteint la maturité sexuelle, la floraison se manifeste sous forme d'une panicule terminale (fig. E-IV b). La construction qui suit montre des caractéristiques de modèle de SCARONNE (fig. E-III), mais du fait de la construction sympodiale pendant la période végétative, le modèle est modifié.

Remarque : Modèles rencontrés chez les Anacardiées : SCARONNE, CHAMBERLAIN, CORNER, ATTIMS, TROLL et RAUH.

F. RAMBOUTAN (ANGL., IND.).

RAMBOUTAN (FR.).

Nephelium lappaceum L. - Sapindaceae.

Le Ramboutan s'apparente de près au litchi et au longanier. Bien qu'il soit cultivé dans toutes les régions humides de l'Asie du Sud-est, son habitat d'origine se situe dans la zone indo-malaise. Comme pour le litchi, c'est la partie charnue de l'arille entourant la graine que l'on consomme. L'arbre est sympodial et tous les axes sont orthotropes, avec une phyllotaxie spiralée. A sa maturité, l'arbre, de hauteur moyenne, atteint une hauteur de 10 à 15 mètres et sa cime est de forme arrondie. L'état de maturité sexuelle est atteint après six à huit ans de croissance à partir de la graine (CHIN et YONG, 1982) et les fleurs se développent en panicules terminales.

Après germination, la croissance d'une plantule de ramboutan est monopodiale sans ramification jusqu'à une hauteur de deux mètres (fig. F-I a). Durant cette phase, des rythmes de croissance peuvent être observés. Ces unités de croissance sont toutefois délimitées par une période de ralentissement de la croissance plutôt que par une période d'arrêt proprement dite. Les zones de croissance ralentie se distinguent par des entre-noeuds courts et des rachis de moindre taille (fig. F-I b).

ANACARDIUM OCCIDENTALE L. - ANACARDIACEAE

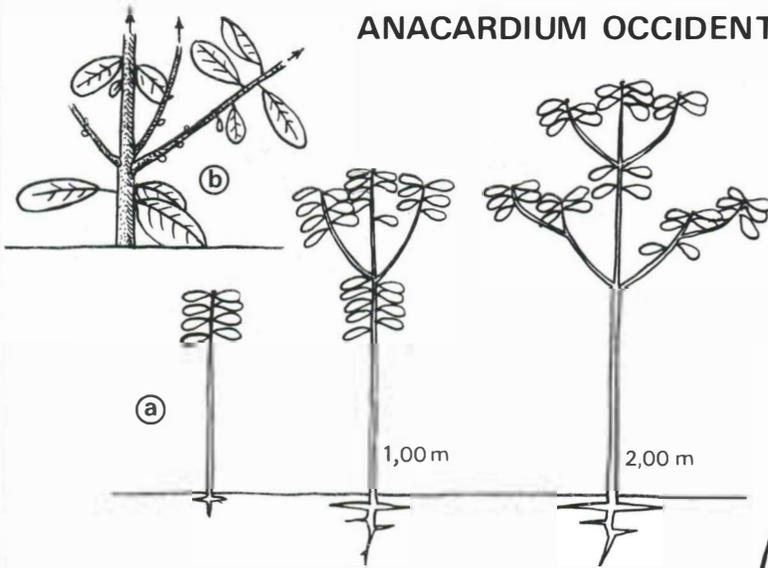


Figure E-I
 (a) Développement du jeune cajou.
 (b) Ramification proleptique.

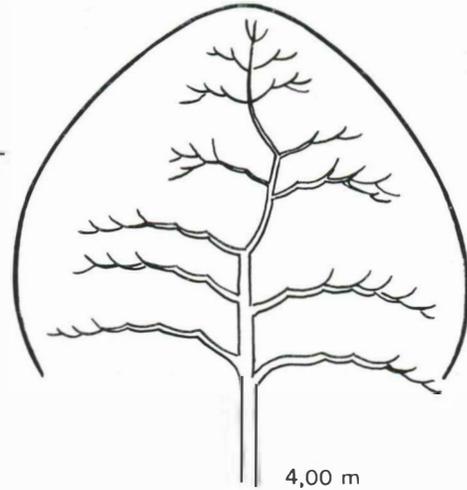


Figure E-II
 Arbre traumatisé et réitéré.

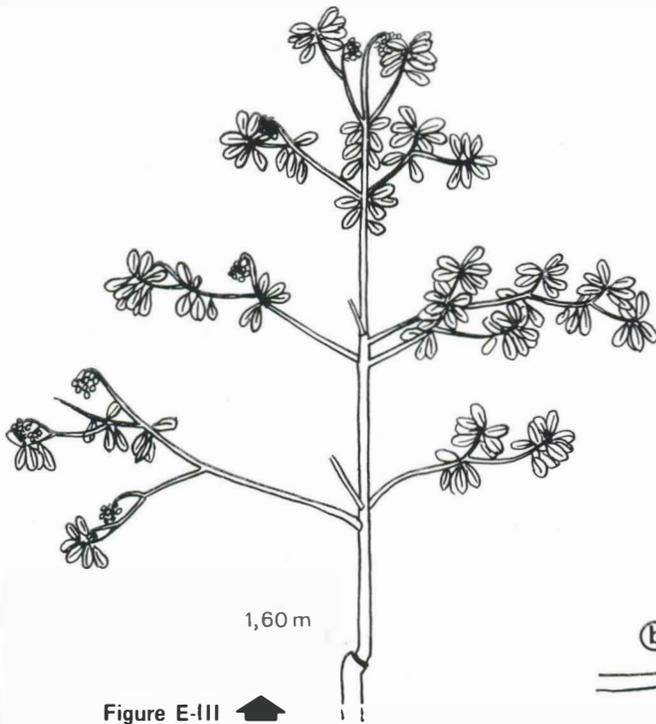


Figure E-III
 Réitération au sommet de l'arbre montrant la floraison terminale et la construction sympodiale des branches. (dessiné à Phuket en Thaïlande, le 4/04/85).

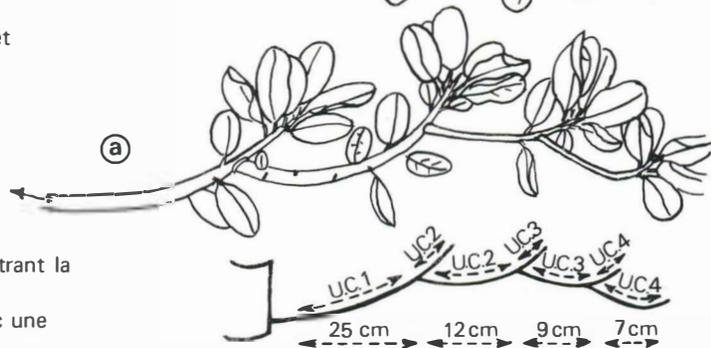
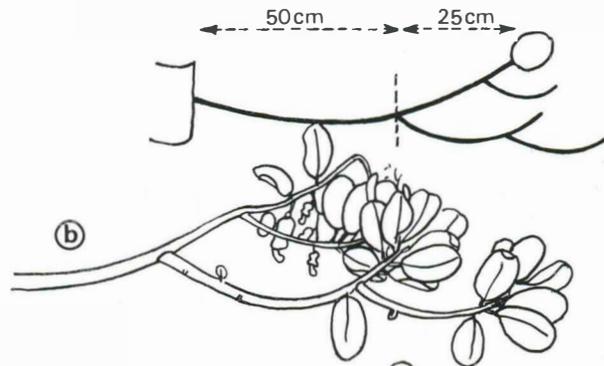
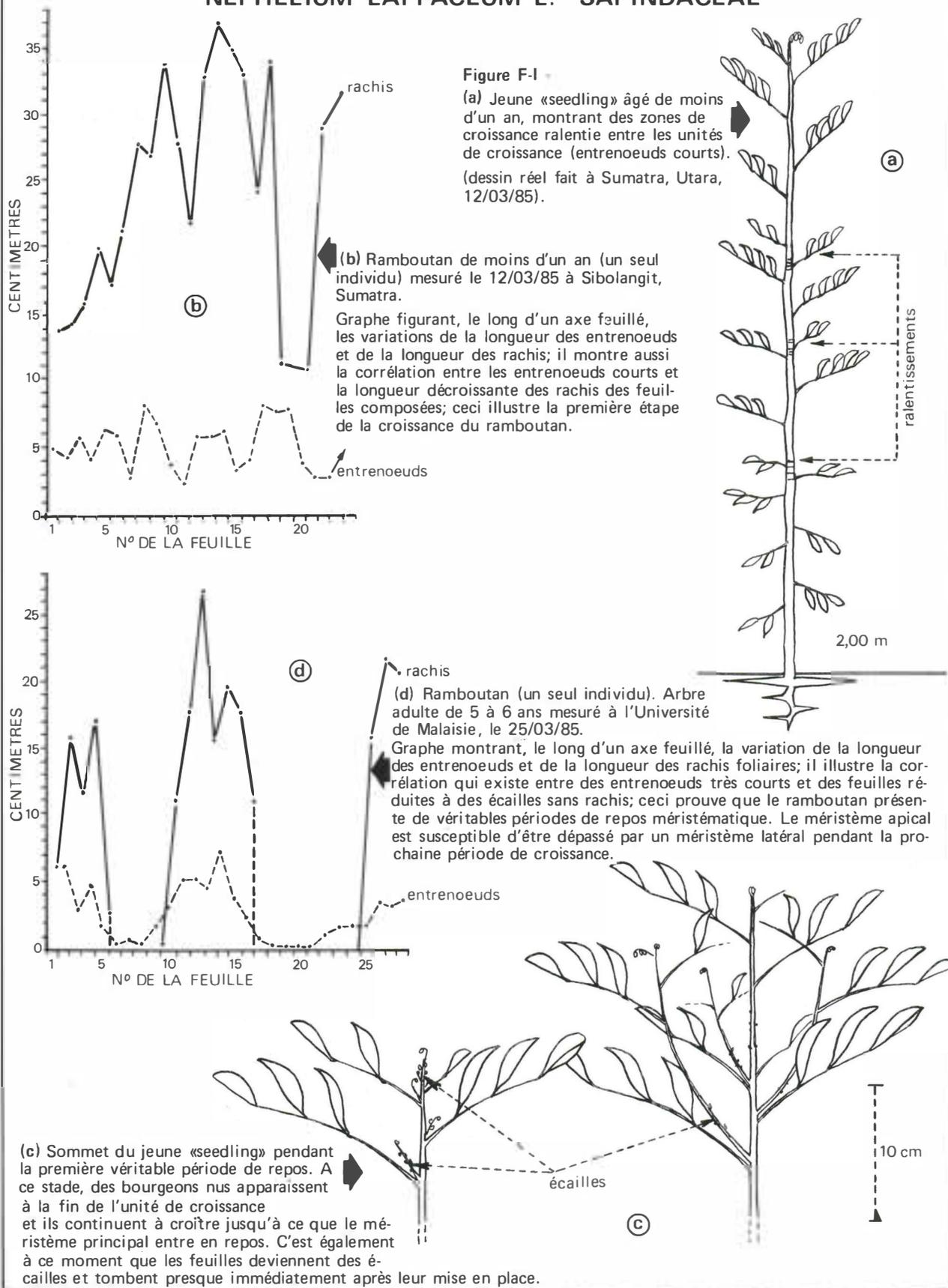


Figure E-IV
 (a) Détail d'une branche montrant la construction sympodiale.
 (b) Dessin d'une branche avec une inflorescence terminale.

NEPHELIUM LAPPACEUM L. - SAPINDACEAE



NEPHELIUM LAPPACEUM L. - SAPINDACEAE (suite)

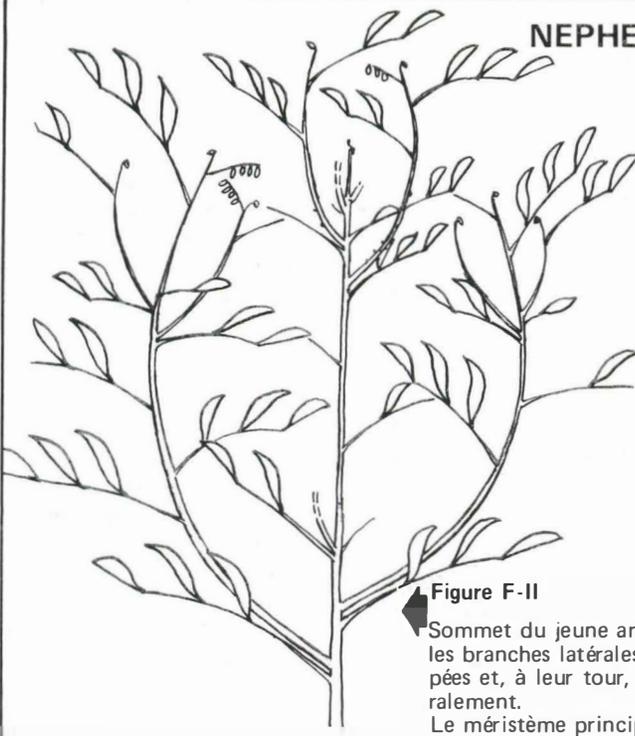


Figure F-II
 Sommet du jeune arbre montrant les branches latérales bien développées et, à leur tour, ramifiées latéralement. Le méristème principal a été remplacé par celui des branches latérales.

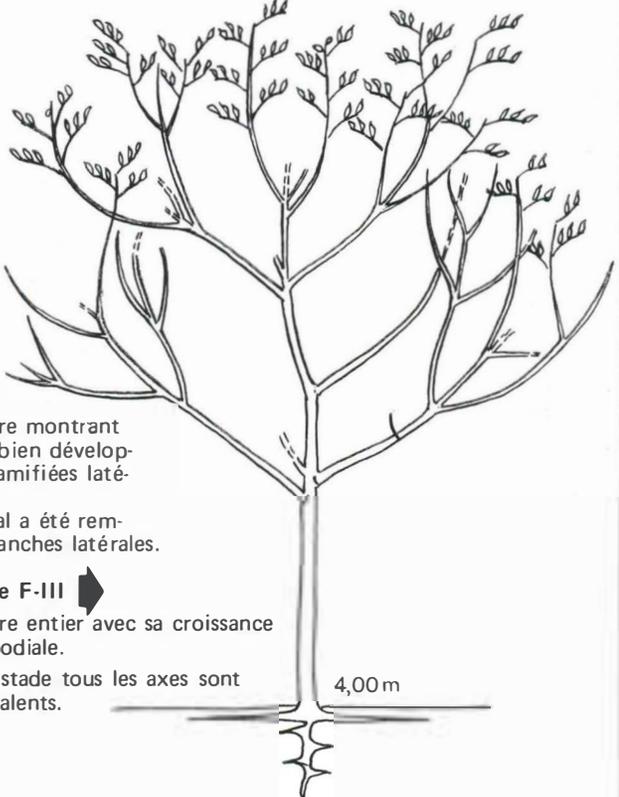


Figure F-III
 L'arbre entier avec sa croissance sympodiale. A ce stade tous les axes sont équivalents.



Figure F-IV
 Arbre arrivé à maturité sexuelle montrant les inflorescences terminales.

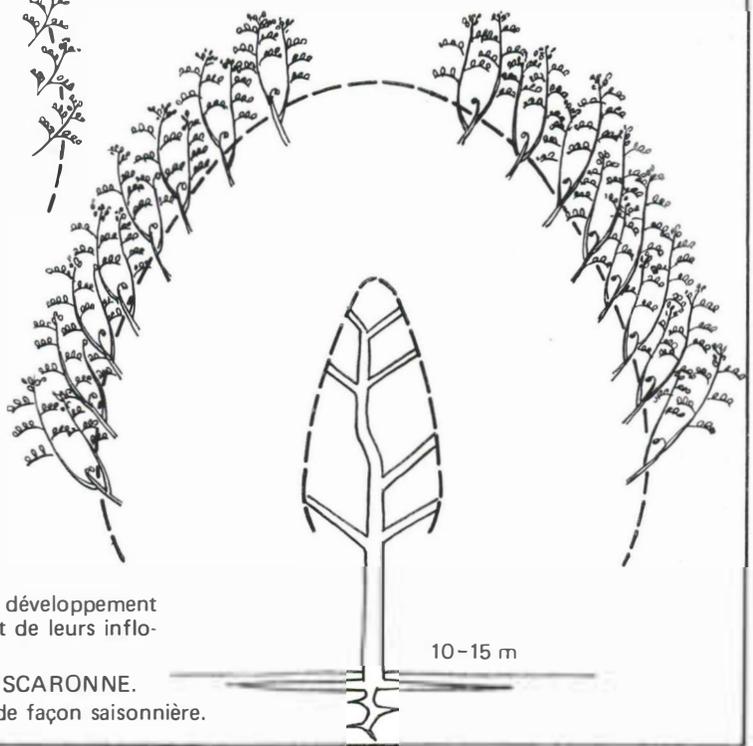


Figure F-V
 Croissance résultant du développement des branches latérales et de leurs inflorescences. Stratégie de modèle de SCARONNE. Ce processus se répète de façon saisonnière.

De six à douze mois, la croissance du jeune arbre devient rythmique avec des périodes d'arrêt marquées par des entrenœuds très courts (0,3 - 0,5 cm) et des feuilles réduites à l'état d'écaillés (fig. F-I d). A ce stade se produit une sorte de ramification proleptique présentant aussi quelques caractéristiques sylleptiques. Des bourgeons nus axillaires apparaissent à la fin de l'unité de croissance, en grande quantité épuisant parfois le méristème principal. Ces bourgeons nus se développent jusqu'à ce que l'unité de croissance sur laquelle ils se trouvent cesse de croître et entre en repos. Ils entrent alors d'eux-mêmes en repos (fig. F-I c).

Les bourgeons latéraux attendent, pour commencer leur croissance, que l'axe principal reprenne la sienne. Les branches les plus basses, issues des bourgeons formés les premiers et donc les plus développés, tendent à être les plus vigoureuses (fig. F-I c). Souvent, lorsque la croissance reprend, l'une des branches surpasse en activité le méristème principal, se substitue alors à lui et devient dominante (fig. F-II). Le méristème qui a été ainsi remplacé meurt peu après l'événement. Les autres branches, également orthotropes, explorent l'espace horizontal. Le tronc devient alors un sympode dont tous les axes, à ce stade, sont égaux, présentant les mêmes caractéristiques de croissance orthotrope, la seule différence étant leur orientation (fig. F-III).

Après six ans de croissance le ramboutan peut atteindre sa maturité sexuelle. L'inflorescence est une panicule terminale. Puisque le ramboutan fleurit d'une manière saisonnière, la majorité des méristèmes arrive à terme chaque année à la floraison et leur fonction est assumée par les branches latérales. Quand la maturité sexuelle est atteinte, le ramboutan montre quelques caractéristiques du modèle de SCARONNE (fig. F-IV).

En résumé, on peut émettre l'hypothèse selon laquelle trois stades distincts existent en ce qui concerne le développement des méristèmes du ramboutan. Lors du premier stade, le méristème de la plantule affiche un mode de croissance rythmique avec une alternance de périodes lentes et de périodes rapides de croissance.

Lors du deuxième stade, se produisent de véritables périodes d'arrêt durant lesquelles le méristème est susceptible d'être dépassé et remplacé par un axe latéral.

Finalement, lors du troisième stade, une fois la maturité sexuelle atteinte, tous les méristèmes deviennent susceptibles de se terminer par une inflorescence.

Remarque : E. COSTES fait une étude architecturale sur le litchi à l'île de la Réunion.

G. LANGSAT.

Lansium domesticum JACK. - Meliaceae.

L'origine du Langsat se situe dans la région indo-malai-

se. Il est cultivé toutefois dans toute l'Asie du Sud-est. Comme dans le cas du ramboutan et du litchi, auxquels il s'apparente, c'est la partie charnue de l'arille entourant la graine qui est consommée. Tous les axes de l'arbre sont verticaux, orthotropes et l'arbre peut atteindre une hauteur de 12 à 17 mètres. L'état de maturité sexuelle se manifeste approximativement après 12 à 15 ans de croissance (CHIN et YONG, 1982) ; la floraison est cauliflore.

Durant le premier stade de sa croissance le langsat est monopodial avec une ramification rythmique, correspondant au modèle de RAUH. Il est par contre difficile d'identifier les unités de croissance car il n'existe d'indices visibles qu'aux extrémités mêmes des branches. A ces extrémités, les unités de croissance en cours de formation sont de couleur différente et l'on peut observer un léger renflement à leurs bases. Il n'est pas possible de distinguer ces unités sur les autres parties des axes. La ramification semble se produire à la fin des unités de croissance et se développe de la même manière que chez le ramboutan. Les branches du langsat, comme indiqué ci-dessus, sont fortement orthotropes ; l'angle qu'elles font avec le tronc, excédant rarement 30° est fréquemment plus aigu (fig. G-I). C'est très probablement parce que tous les axes sont également verticaux que les axes latéraux entrent fortement en compétition avec l'axe principal.

A un moment donné, mal défini, l'activité des axes latéraux surpasse celle de l'axe principal qui cesse de croître comme cela se produit dans le cas du ramboutan. Toutefois, au lieu qu'une seule branche prenne le relais de la croissance verticale, plusieurs des branches les plus vigoureuses se substituent à l'axe principal (fig. G-II et G-III).

Ce phénomène se répète de façon continue pendant le développement du langsat et produit une série de fourches (fig. G-III). Il est impossible que celle-ci puisse être considérée comme un complexe réitéré, mais, à ce point de l'étude, ce n'est qu'une hypothèse. Quoi qu'il en soit la cime de l'arbre adulte est constituée de nombreuses branches orthotropes (fig. G-IV).

L'état de maturité sexuelle se manifeste lorsque la réitération est déjà avancée, après 12 à 17 années de croissance. Les réitérations apparaissent spontanément (sans traumatisme) sur les parties basses des axes principaux et l'inflorescence est latérale, cauliflore.

En résumé, chez le langsat, on peut émettre l'hypothèse selon laquelle trois stades de croissance existent :

- au cours d'un premier stade, la croissance du jeune arbre est monopodiale avec une ramification rythmique, tous les axes étant orthotropes.

- au cours du second stade de croissance, certains axes sont remplacés, au hasard, par des axes latéraux qui ont pour effet de multiplier les axes principaux.

- enfin, au cours du troisième stade, l'arbre atteint sa ma-

LANSIUM DOMESTICUM JACK.- MELIACEAE

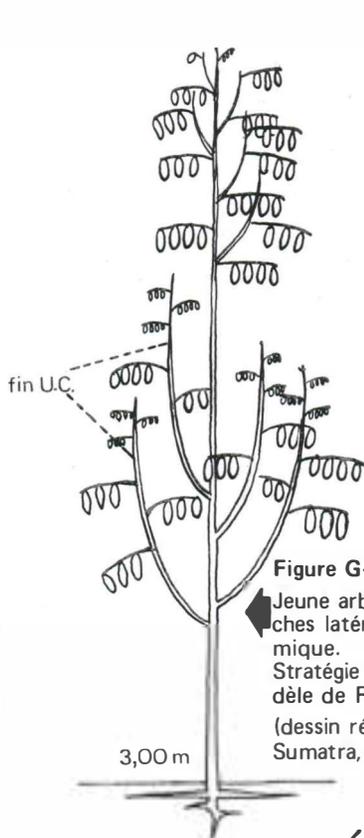


Figure G-I
 Jeune arbre montrant les branches latérales à apparition rythmique.
 Stratégie caractéristique du modèle de RAUH.
 (dessin réel fait à Tambouanan, Sumatra, 17/03/85).

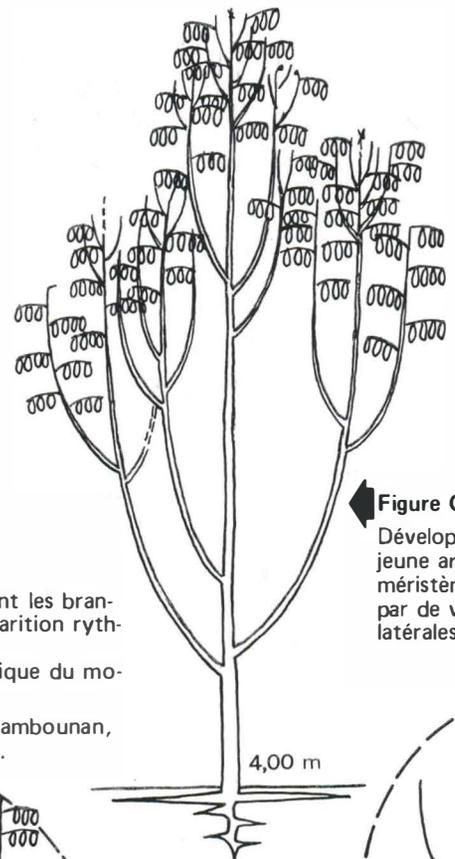


Figure G-II
 Développement ultérieur du jeune arbre et substitution du méristème des axes principaux par de vigoureuses branches latérales.

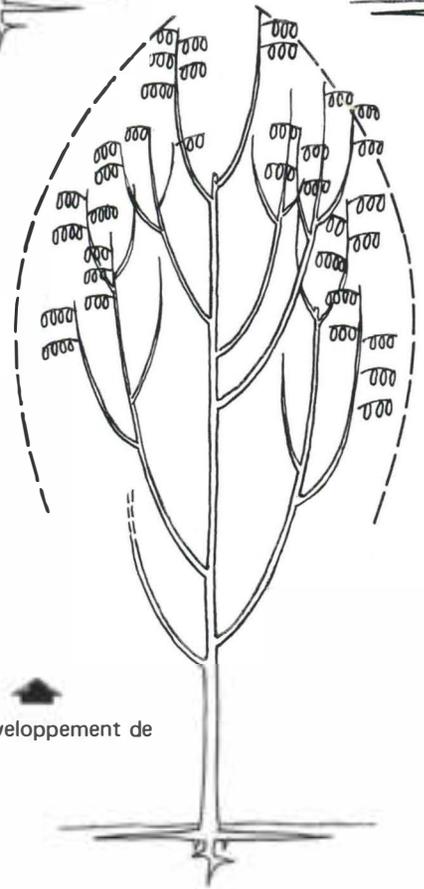


Figure G-III
 Suite du développement de l'arbre.

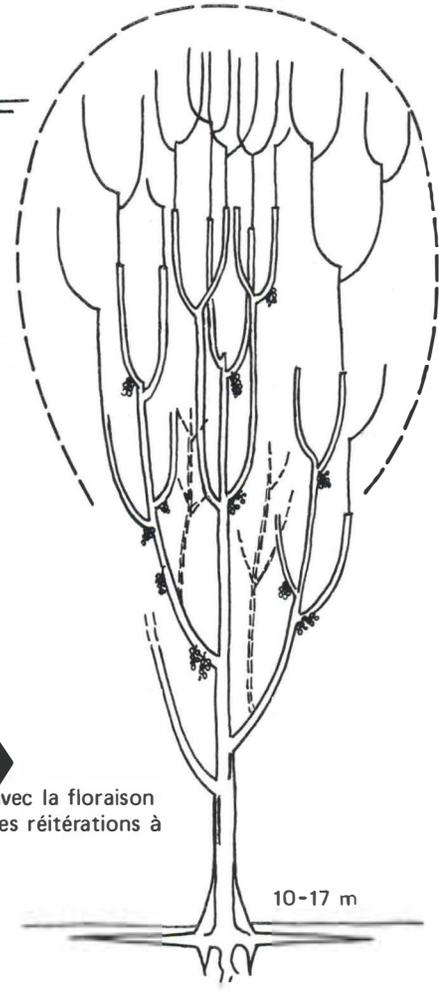


Figure G-IV
 Arbre adulte avec la floraison cauliflore et des réitérations à la base.

AVERRHOA BILIMBI L. - OXALIDACEAE

Figure H-I

(a) Arbre adulte arrivé à maturité sexuelle, montrant les diverses positions possibles de la sexualité.

(b) Détail d'une branche courte terminée par une panicule.

(c) Détail des panicules terminales sur l'axe principal.

(dessiné à l'Université de Malaisie, le 24/03/85).

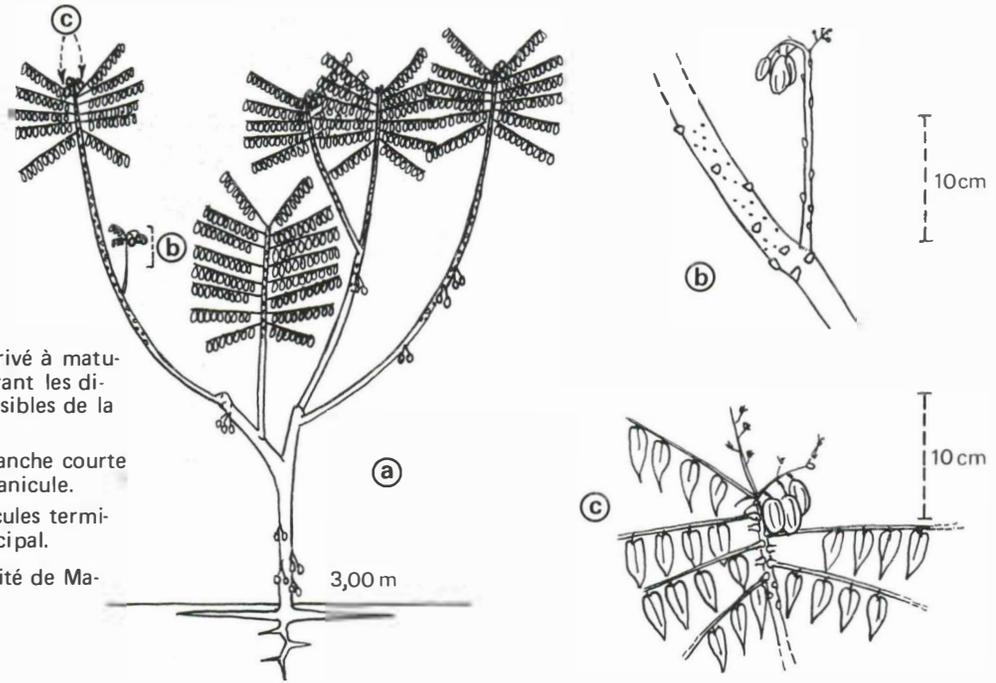


Figure H-II

Branches latérales prenant le relais de la croissance verticale après floraison terminale de l'axe précédent.

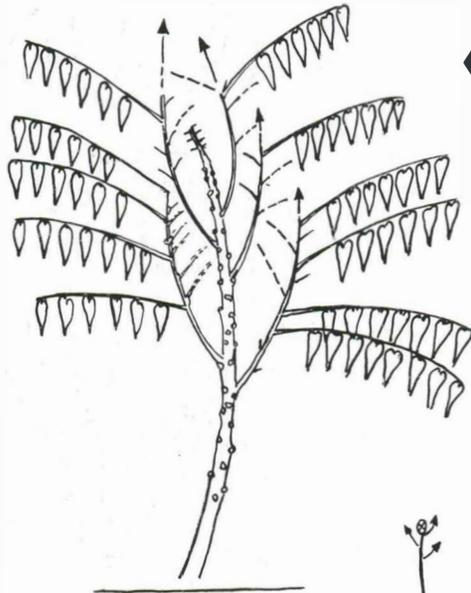
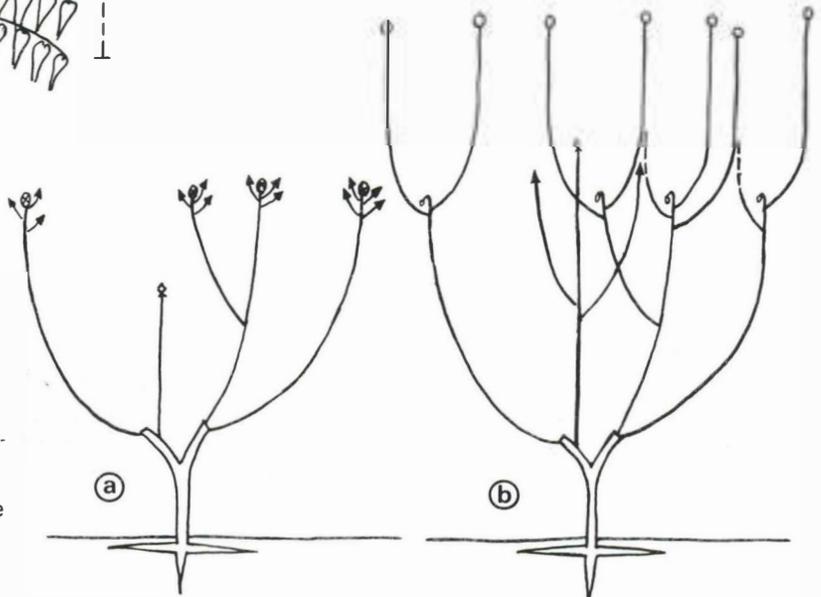


Figure H-III

Diagrammes montrant une interprétation de la stratégie de croissance de *A. bilimbi* à maturité sexuelle : cette plante pourrait être conforme au modèle de LEEUWENBERG.



turité sexuelle et des réitérations apparaissent spontanément.

Remarque : Meliaceae et Sapindaceae (ramboutan et litchi) se trouvent proches dans l'ordre des Sapindales.

H. CORNICHONIER (FR.).
BILIMBI (IND.).

Averrhoa bilimbi L. - Oxalidaceae.

On pense que le Bilimbi est originaire de la région malaisienne bien qu'aucun arbre n'y ait été observé à l'état sauvage. A l'opposé de son proche parent, *Averrhoa carambola* L., le bilimbi n'est pas cultivé commercialement ; on le rencontre éparpillé dans les agro-forêts et les petits villages de toute l'Asie du Sud-est. Son fruit est une baie beaucoup plus petite que la carambole ; de goût très acide, il est normalement confit dans du vinaigre ou du sirop. L'arbre est petit et sa hauteur ne dépasse pas huit mètres. On connaît mal son architecture ; elle comporte cependant quelques aspects intéressants. Puisqu'il n'existe pas encore de description de jeunes bilimbi, les documents ci-joints décrivent des arbres adultes.

A première vue, l'arbre semble composé d'une série de réitérations correspondant au modèle de CORNER. Tous les axes sont équivalents, orthotropes, verticaux et portent des fleurs latérales. Au bout d'axes longs et élancés, les feuilles composées sont disposées en spirale (fig. H-I a). A des intervalles assez irréguliers apparaissent des entrenœuds plus courts qui donnent aux axes une apparence rythmique. Il est toutefois possible qu'elle soit simplement due à un ralentissement de la croissance durant une période sèche.

Comme toutes les observations ont été faites sur des arbres réitérés, il n'est pas certain que les axes latéraux soient le résultat d'une sorte de ramification ou de réitération.

Le système de floraison de cette espèce est intéressant ; d'une part, des inflorescences se développent latéralement, et directement à la base des axes principaux (cauliflore) (fig. H-I) ; d'autre part, des rameaux courts également issus des axes principaux, produisent aussi des inflorescences (fig. H-I b). Et, finalement, les axes principaux eux-mêmes produisent des inflorescences terminales (fig. H-I c).

A cause de cette dernière stratégie de floraison, les méristèmes des axes principaux sont limités dans le temps et l'espace et sont remplacés par des branches latérales (fig. H-II). On peut donc conclure qu'après avoir atteint le stade de maturité sexuelle, le bilimbi présente certaines caractéristiques du modèle de LEEUWENBERG (fig. H-III).

CONCLUSION

Cette étude a permis d'aborder de nombreux aspects intéressants. Un diagramme de croissance existe maintenant pour les espèces étudiées et peut servir de point de départ pour l'étude d'autres espèces en climat tempéré comme en climat tropical. Bien qu'il existe quelques solutions de continuité dans le présent travail, il pourra toutefois servir de base pour des recherches ultérieures.

Au cours de l'étude de ces espèces, des caractéristiques morphologiques pouvant être utiles pour certaines pratiques horticoles ont été observées.

Comme indiqué antérieurement, quelques espèces produisent plus d'un bourgeon axillaire par aisselle de feuille (durian) ; chacun de ces bourgeons a une fonction morphologique et morphogénétique différente. Une meilleure connaissance de ces bourgeons pourrait être utile à la mise au point de méthodes de propagation végétative, en particulier dans le cas de greffe et de micro-greffe.

La position des subverticilles dans l'unité de croissance est souvent ignorée lors de la taille des arbres fruitiers. Des études comparatives concernant l'endroit auquel une branche est sectionnée pourraient fournir de précieuses indications pratiques.

Les marcottes sont généralement prises sur les branches latérales de l'arbre. Il pourrait être intéressant de comparer ce type habituel de marcottes à des marcottes obtenues de réitérations résultant de la courbure d'un axe vertical. Etant donné qu'une réitération est une représentation exacte et complète de l'arbre lui-même, les marcottes faites à partir d'une réitération devraient donner des résultats supérieurs à ceux de marcottes ordinaires. C'est d'ailleurs une pratique courante dans le cas des espèces de *Coffea*. Dans le cas des arbres à plusieurs types d'axes (ex. : caféier, cèdre et kapokier), une bouture ou une marcotte prise à partir d'une branche plagiotrope donne un arbre définitivement plagiotrope et même parfois rampant.

Une connaissance architecturale des arbres permet de prévoir l'espace qu'ils occuperont à divers stades de leur développement. Cette connaissance peut sans aucun doute influencer ce que l'on appelle aujourd'hui l'architecture de verger, laquelle vise à organiser les plantations d'une manière plus efficace.

A cause de l'intérêt récent que suscite l'agro-foresterie, une bonne compréhension de l'architecture des arbres est indispensable. Ce type de culture consiste en un groupement assez dense d'espèces différentes ayant leurs caractéristiques propres de croissance. L'organisation demande une bonne connaissance de certains facteurs comme l'ombrage et la compétition entre les systèmes racinaires pour définir l'emplacement optimum de l'espèce.

La question, peut-être la plus importante de cette étude, est l'application pratique de l'architecture elle-même à la culture des arbres fruitiers : existe-t-il un rapport direct (ou indirect) entre une méthode particulière de taille et un modèle particulier d'architecture ? Une fois ce rapport

établi, et quel qu'il soit, une série d'expériences intéressantes mérite d'être tentée. Ces expériences nécessiteront une connaissance approfondie et aussi complète que possible du procédé de réitération d'une espèce donnée qui permettra de prévoir comment l'arbre réagira à un «traumatisme contrôlé» (taille, arcure) (COSTES, 1983).

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER (D. Mc. E.), SCHOLEFIELD (P.B.) et FRODSHAM (A.). 1982.
Some tree fruits for tropical Australia,
Australia, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, 56 p.
- AUBREVILLE (A.). 1964.
Sapotacées, Adansonia.
Mem. I. Paris, Museum National d'Histoire Naturelle, 157 p.
- CAMPBELL (C.). 1980.
Canistel as a roostock.
Homestead, I.F.A.S. Publishers, 6 p.
- CHIN (H.F.) et YONG (H.S.). 1982.
Malaysian fruits in color.
Kuala Lumpur, Malaysia, Tropical Press SON. BHD, 126 p.
- COSTES (E.). 1983.
Traumatismes destinés à améliorer la production des arbres fruitiers tropicaux : traditions et avenir des techniques de taille.
D.E.A. USTL, Montpellier, 81 p.
- EDELIN (C.). 1981.
Communication personnelle.
- HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A.) et TOMLINSON (P.B.). 1978.
Tropical trees and forests : an architectural analysis.
New-York, Heidelberg, Berlin, Springer Verlag, 441 p.
- OLDEMAN (R.A.A.). 1974.
L'architecture de la forêt guyanaise.
Mem. 73, Paris, ORSTOM, 204 p., 113 fig.
- POPENOE (W.). 1920.
Manual of tropical and subtropical fruits.
London, Colier MacMillan Publishers, 474 p., 62 fig.
- WERHEIJ (E.W.M.). 1985.
A classification of tropical tree fruits.
Wageningen, The Netherlands, Dept. of Tropical Crop Science Agricultural Univ., 16 p.

