

Description de l'architecture et de la floraison du litchi

Considérations sur la maîtrise de l'alternance de sa production

E COSTES
Laboratoire d'arboriculture
fruitière
INRA-ENSAM,
2, place Viala
34069 Montpellier
France

Reçu : mars 1994
Accepté : juin 1995

Description de l'architecture et de la floraison du litchi. Considérations sur la maîtrise de l'alternance de sa production.

RÉSUMÉ

L'origine de l'alternance de production du litchi a été recherchée à partir de l'étude des modalités de mise en place de son architecture. L'arbre se construit à partir d'ensembles ramifiés monopodiaux, appelés « cimettes », qui se succèdent par ramification sympodiale. Les processus de croissance et de ramification de ces structures élémentaires sont étudiés ; des modèles reposant sur des hypothèses simples sont proposés. La différenciation florale intervient dans certaines conditions qui ont été précisées. Elle marque la fin du fonctionnement du méristème édificateur d'une cimette. Par ailleurs, la probabilité de fleurir d'une cimette augmente avec le nombre d'unités de croissance ou de nœuds réalisés sur son axe principal. L'étude permet de proposer des critères pour établir un diagnostic du risque d'alternance d'un arbre ou d'un verger. Quelques principes d'organisation du calendrier cultural et des propositions pour la gestion agronomique du litchi sont également présentés.

MOTS CLÉS

Litchi chinensis, arbre, architecture végétale, ramification, croissance, floraison, modèle.

Litchi tree architecture and flowering : considerations on controlling biennial bearing.

ABSTRACT

The origin of biennial bearing in litchi was assessed by investigating mechanisms involved in its architectural development. The tree is constructed from monopodial branched systems, called 'cimettes', followed by sympodial ramification. Processes involved in the growth and ramification of these basic structures were studied and models based on simple hypotheses are proposed. Floral differentiation occurs in certain conditions which are described. This differentiation marks the functional end of the cimette-constructing meristem. Moreover, the cimette flowering probability increases with the number of growth units or nodes established along the main axis. In conclusion, recommendations are proposed on diagnosing biennial bearing risk on a per tree or per orchard basis. A few principles concerning organization of the litchi cropping calendar and proposals for the agronomic management are also presented.

KEYWORDS

Litchi chinensis, trees, plant architecture, branching, growth, flowering, models.

Descripción de la arquitectura y de la floración del litchi. Consideraciones sobre la alternancia dirigida de su producción.

RESUMEN

Se buscó en el estudio de su arquitectura el origen de la alternancia de producción del litchi. El árbol se construye a partir de sistemas ramificados monopodiales llamados « cimettes », que se suceden por ramificación sympodial. Los procesos de crecimiento y de ramificación de estas estructuras elementarias son estudiados ; se proponen modelos que se fundamentan en hipótesis sencillas. La diferenciación floral ocurre en ciertas condiciones que han sido especificadas. Esta marca el fin del funcionamiento del meristema edificador de una « cimette ». Por otro lado, la probabilidad de florecer de una « cimette » aumenta con el número de unidades de crecimiento o de nudos realizados sobre su eje principal. El estudio permite proponer criterios para establecer un diagnóstico del riesgo de alternancia de un árbol o de un huerto. También son presentadas algunas normas de organización del calendario cultural y proposiciones para la gestión agronómica del litchi.

PALABRAS CLAVES

Litchi chinensis, árboles, arquitectura de la planta, ramificación, crecimiento, floración, modelos.

● introduction

Le litchi, fruit connu et apprécié des Chinois depuis plus de 2000 ans, prend une place grandissante parmi les fruits « exotiques » commercialisés en Europe (LOEILLET, 1994). Pourtant, son expansion a été jusqu'à présent limitée par une alternance de production, observée dans toutes les zones de culture (MENZEL et SIMPSON, 1987 ; JOUBERT, 1983 ; YOUNG, 1970).

Les facteurs climatiques sont généralement invoqués dans la littérature comme causes premières de l'alternance observée. Bien qu'importants dans le déterminisme de la floraison du litchi, ils ne semblent cependant pas pouvoir expliquer à eux seuls ce phénomène. Par ailleurs, la compétition entre les fruits en développement et les boutons floraux en cours de formation, mise en évidence chez des espèces fruitières cultivées en zones tempérées (COURANJOU, 1982), ne peut être envisagée ici. En effet, les fruits d'une année ne coexistent jamais avec les boutons floraux de l'année suivante.

L'objectif des travaux présentés a été de rechercher l'origine de l'alternance de production du litchi à partir de l'étude des modalités de mise en place de son architecture. Dans ce document, chaque événement intervenant dans la construction de l'arbre a donc été décrit. Les phénomènes liés à la croissance ont été présentés avant ceux qui accompagnent la ramification. L'élagage de certains axes et la réitération ont ensuite été examinés. La floraison a été traitée séparément afin de déduire de son apparition un certain nombre de considérations d'ordre agronomique.

● matériel et méthode

L'étude a duré 3 ans. Elle a été menée dans le verger expérimental du CIRAD-FLHOR sur le site de Bassin-Martin (Saint-Pierre de la Réunion), dans le cadre d'une thèse de doctorat (COSTES, 1988). Les observations ont été effectuées sur la variété Kwai Mi, originaire du sud de la Chine et qui constitue la quasi-totalité du verger réunionnais.

Trois parcelles expérimentales ont servi à l'étude phénologique et aux suivis de la croissance et de la floraison : l'une comprenait des arbres de 5 à 8 ans ; les deux autres étaient constituées d'arbres plus jeunes, respectivement de 2 à 5 ans et de 4 à

7 ans. Par ailleurs, des arbres plus âgés (de 30 à 100 ans) ont été observés dans des vergers privés, de façon à compléter l'étude architecturale. Tous ces arbres sont issus de marcottage aérien.

La description de la morphologie et de l'architecture aérienne des arbres observés a été faite à partir des concepts de base définis par HALLÉ *et al* (1978). Cette méthode consiste à observer un grand nombre d'arbres de façon à mettre en évidence les caractéristiques de la croissance et de la ramification qui, indépendamment des conditions climatiques, peuvent être considérées comme spécifiques.

Ces observations architecturales ont été complétées par des expérimentations ayant pour but de faire réagir le matériel végétal à diverses manipulations. Ainsi, des semis ont été conduits sous serre, à température constante (25°C) et sous irrigation automatique par brumisation. Les plantules issues de cinq d'entre eux ont subi l'ablation de leur feuilles à un stade très jeune de façon à obtenir une émission régulière de nouvelles feuilles. Un suivi hebdomadaire de ces émissions de feuilles a été effectué.

D'autre part, l'approche descriptive a été complétée par une étude quantitative. Pour cela, plusieurs niveaux d'organisation dans l'arbre ont été décrits, depuis la construction des axes en métamères successifs, jusqu'à celle de systèmes ramifiés. Sur dix arbres de 8 ans, situés à Bassin-Martin, les variables « nombre d'écaillés » et « nombre de feuilles » par unité de croissance (UC), « nombre d'UC » par axe, positions des mortalités et des inflorescences ont été notées sur des échantillons de cimettes périphériques. Par ailleurs, un arbre a été entièrement décrit à partir de ces mêmes variables.

Enfin, des suivis de croissance ont été effectués, d'une part sur 250 cimettes appartenant à l'arbre entièrement décrit et d'autre part sur 410 cimettes repérées après récolte sur les dix arbres précédemment cités. Ces suivis ont permis l'étude du processus de croissance et des phénomènes de désynchronisation.

L'analyse des données quantitatives a été faite en collaboration avec P DE REFFYE (1), à l'aide de modèles probabilistes simples, reposant sur des hypothèses de fonctionnement des méristèmes (DE REFFYE, 1981 a et b ; DE REFFYE *et al*, 1991 ; DE REFFYE *et al*, 1993).

Note :

(1) Philippe de Reffye, responsable du laboratoire de modélisation des plantes (AMAP), CIRAD-GERDAT, BP 5035, 34032 Montpellier cedex 01, France.

● résultats

architecture aérienne du litchi

L'axe issu d'un semis de litchi a une croissance rythmique, une direction de croissance orthotrope et une phyllotaxie spiralee, d'indice 2/5. Il se ramifie de façon monopodiale et rythmique. L'ensemble de l'axe issu de la graine et des axes fils engendrés par ramification monopodiale constitue un système ramifié élémentaire qui est conforme au modèle de Rauh (HALLÉ *et al.*, 1978).

Le méristème édificateur a une croissance définie et meurt après avoir établi un nombre variable d'unités de croissance (UC). Cette mort est due soit à la parenchymatisation de la zone apicale, soit à sa transformation en inflorescence terminale.

Après la mort du méristème édificateur, la ramification sympodiale apparaît. Les bourgeons situés sous le point de mortalité entrent en croissance et donnent naissance à des axes « relais ». Chaque axe relais se ramifie à son tour de façon monopodiale, et forme ainsi avec ses axes fils un nouveau système ramifié élémentaire. L'arbre se construit par empilement de telles structures à ramification monopodiale, issues les unes des autres par ramification sympodiale (fig 1). Ces structures ramifiées élémentaires sont donc les unités morphologiques de base de la construction de l'arbre. Dans ce qui suit, elles ont été appelées « cimettes ».

La charpente d'un litchi se construit par le maintien des axes relais dominants. Dans cette structure qui se développe par sa périphérie, le centre se dégarnit progressivement (fig 1 c, d, e, f). Des ensembles réitérés apparaissent par la reprise de croissance de nouveaux axes relais après la récolte, et quelquefois durant les périodes de fructification.

Un litchi, dans les conditions habituelles de culture, est issu d'une multiplication par marcottage. Il est donc organisé, dès sa plantation, en un ensemble de cimettes (fig 1a). Après 4 à 5 ans de croissance, les arbres ont un port sphérique. Leur périphérie est constituée de cimettes jugées, lors de ces travaux, comme comparables entre elles du point de vue de leur morphologie (fig 1f). Ces cimettes ont été choisies comme unités de base de l'étude présentant leurs modalités de mise en

place et de floraison pour des litchis de 5 à 8 ans, adultes et productifs.

construction des cimettes

édification des axes

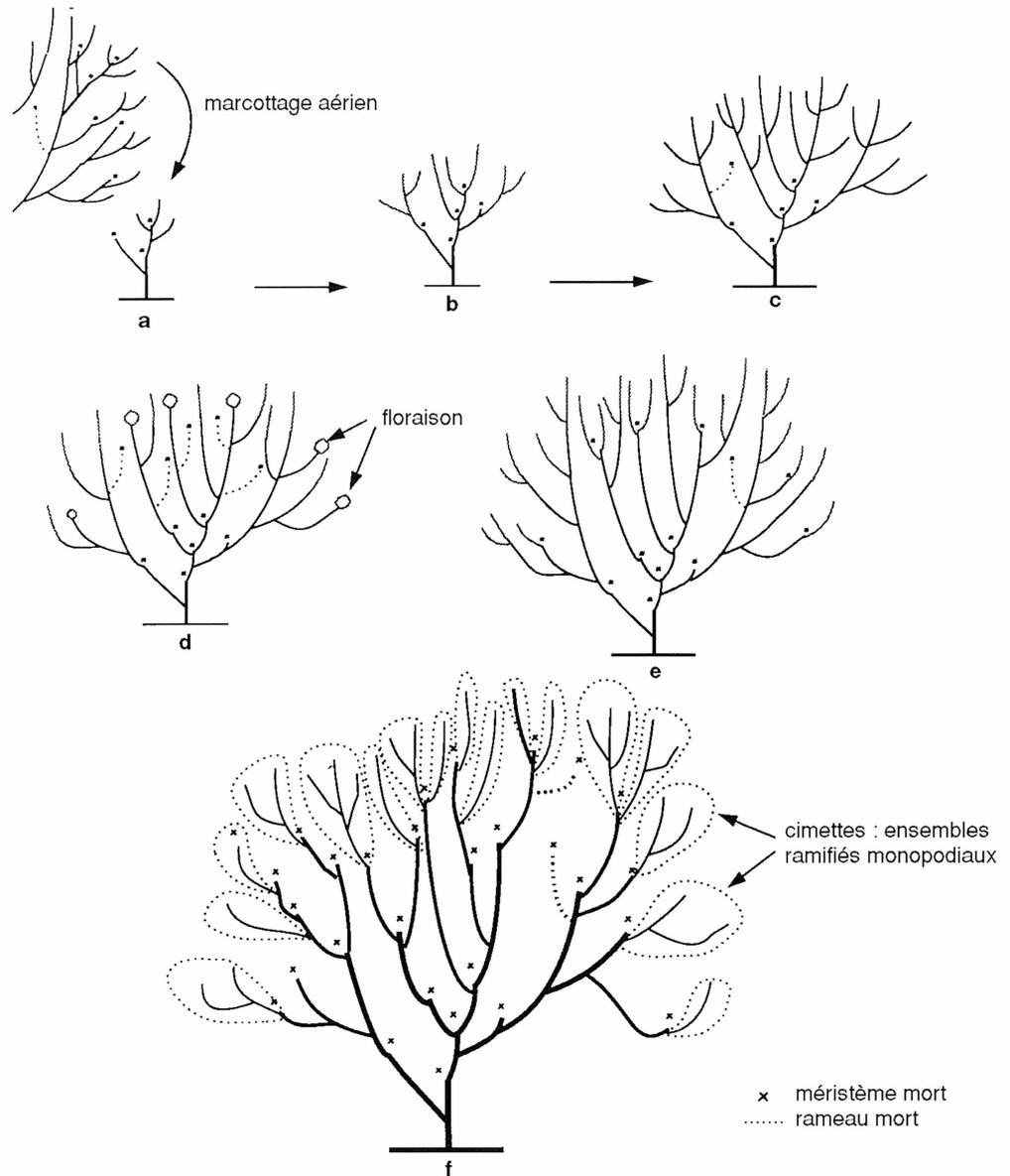
relation entre unité de morphogenèse et unité de croissance

L'axe d'ordre 1 d'une cimette est par définition un axe relais. Il provient de l'entrée en fonctionnement d'un méristème axillaire, sous le point de mortalité d'un axe relais précédent. Le méristème entrant en fonctionnement présente alternativement des phases d'allongement et de repos. Quatre stades phénologiques recouvrant le développement des UC ont été décrits, en faisant référence aux travaux antérieurs effectués sur hévéa (HALLÉ et MARTIN, 1968). La durée d'une phase d'allongement est relativement stable et brève, de 21 j en moyenne, d'où le terme anglosaxon de « flush » parfois utilisé à la place d'UC.

Des dissections, sous loupe binoculaire, du contenu des bourgeons apicaux aux différents stades ont mis en évidence un stock très régulier de 10 à 11 ébauches. Sans qu'il soit possible de faire des hypothèses sur le rythme d'organogenèse du méristème, certaines règles existant entre l'UC et l'unité de morphogenèse (UM ou ensemble d'organes issus d'une même phase d'organogenèse, HALLÉ et MARTIN, 1968) ont pu être précisées. En effet, le maintien d'un stock constant implique que toute organogenèse végétative est accompagnée, ou suivie, d'allongement. Elle compense à tout moment les organes nouvellement dégagés. En d'autres termes, chaque UM contient le nombre d'organes déployés lors de l'UC qui l'accompagne ($UM_i = UC_i$, fig 2). À l'inverse, l'UC peut ne pas concerner toutes les pièces du stock. Dans ce cas l'UC suivante comprend des organes appartenant à plusieurs unités de morphogenèse successives (UC2 et UC3, fig 2).

Le nombre de nœuds réalisés par UC ne dépasse que rarement le nombre d'ébauches contenues dans le bourgeon au repos. Les unités de croissance sont donc essentiellement constituées d'organes préformés. Quelques UC comprennent cependant un nombre de métamères supérieur à 10 ou 11 et ont donc une partie néoformée, généralement réduite (voir UC3, fig 2).

Figure 1
Développement d'un litchi
issu de marcotte aérienne.



nombre de nœuds réalisés par unité de croissance

Les axes principaux des cimettes échantillonnées sur dix arbres ont été regroupés en différentes catégories, en fonction du devenir de leur méristème édificateur. Puis, pour chaque catégorie, les histogrammes de distribution du nombre de nœuds par UC ont été analysés. Les effectifs des histogrammes ainsi constitués varient de 50 à plus de 300 (fig 3). La grande majorité de ces histogrammes présente une variance identique ou proche de la moyenne, ce qui a conduit à les

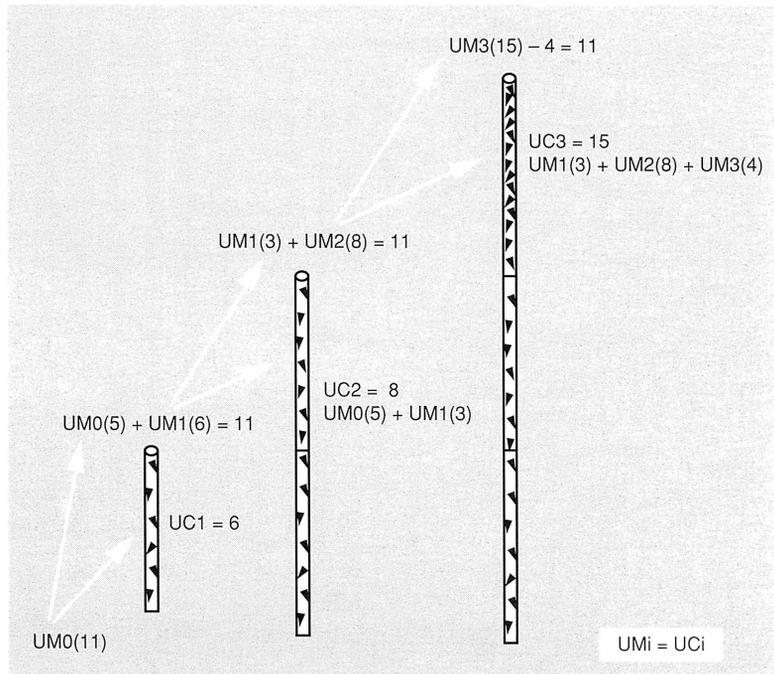
ajuster par des lois de Poisson (fig 4). De telles distributions ont été interprétées comme le résultat d'un processus de croissance dont le nombre d'accroissements suit une loi élémentaire (ici de type binomial) et dont le temps de réalisation varie peu (DE REFFYE *et al.*, 1991 ; GUÉDON et COSTES, 1994). Des distributions de même type ont été mises en évidence chez d'autres plantes ayant également une croissance rythmique et une période d'allongement relativement fixe, notamment chez l'hévéa (COSTES et DE REFFYE, 1990).

La loi de Poisson a pour particularité d'être définie par un seul paramètre qui est à la fois sa moyenne et sa variance. La comparaison des moyennes observées sur les différents échantillons par des tests statistiques classiques (ici tests de Student) permet de tester si ces distributions peuvent être issues d'un même processus. Ainsi, les UC qui composent les axes restés végétatifs ont toutes des moyennes non significativement différentes entre elles (fig 3b). De même les UC florales, ainsi que les UC des rameaux morts avec ramifications, ont des moyennes généralement non significativement différentes des UC végétatives (fig 3a). En revanche, les UC, dont le méristème terminal est mort sans qu'il y ait eu ramification, ont un nombre moyen de nœuds généralement significativement inférieur (fig 3c). Ainsi, mis à part le cas d'axes dont le méristème terminal est mort et non ramifié, la croissance des UC constitutives des axes principaux de cimettes peut être considérée comme issue d'un même processus.

suivi de la croissance des axes

Sur l'arbre entièrement décrit, la dynamique de mise en place des UC successives de 253 axes apparus après récolte a été suivie pendant 17 mois (photo 1). Pour chaque date d'observation, une population de rameaux vivants, dont le nombre moyen d'UC réalisées ainsi que la variance associée sont connues, est ainsi disponible. Or, il existe une relation linéaire entre la moyenne et la variance du nombre d'UC réalisées en fonction du temps ($r^2 = 0,98$). Ce résultat conduit à faire l'hypothèse simple que la probabilité de faire une nouvelle UC est constante au cours de la croissance. Dans ce cas, il est possible de rendre compte de façon simple du processus de croissance, en supposant qu'il suit une loi binomiale, dont la probabilité correspond à l'opposé la pente de la droite de régression. La valeur estimée de p est ici 0,55.

Par ailleurs, la rythmicité du dégageement des feuilles (BANCILHON et NEVILLE, 1966) peut être supprimée expérimentalement, en supprimant les jeunes feuilles, au fur et à mesure de leur dégageement, lorsqu'elles atteignent 4 à 5 mm. Cinq semis en serre ont été conduits ainsi pendant 2 mois et le nombre de nouvelles feuilles émises a été relevé tous les 2 jours. Le processus de croissance observé a été également stable durant les 2 mois de croissance « continue ». En effet, la moyenne et la variance des histogrammes de distribution du nombre de feuilles émises entre



deux dates d'observation restent proportionnelles, avec un coefficient de corrélation r^2 égal à 0,94. En faisant les mêmes hypothèses que précédemment, la probabilité du processus de croissance a été estimée à 0,54. Cette expérience

Figure 2 Exemple d'évolution du nombre de pièces contenues dans les unités de morphogenèse (UM_i) et unités de croissance correspondantes (UC_i), dans le cas d'un litchi. Le nombre de pièces constituant le bourgeon terminal est 11 à chaque moment.



Photo 1 Suivi de la croissance de cimettes (ensembles ramifiés monopodiaux), dans le cas d'un litchi.

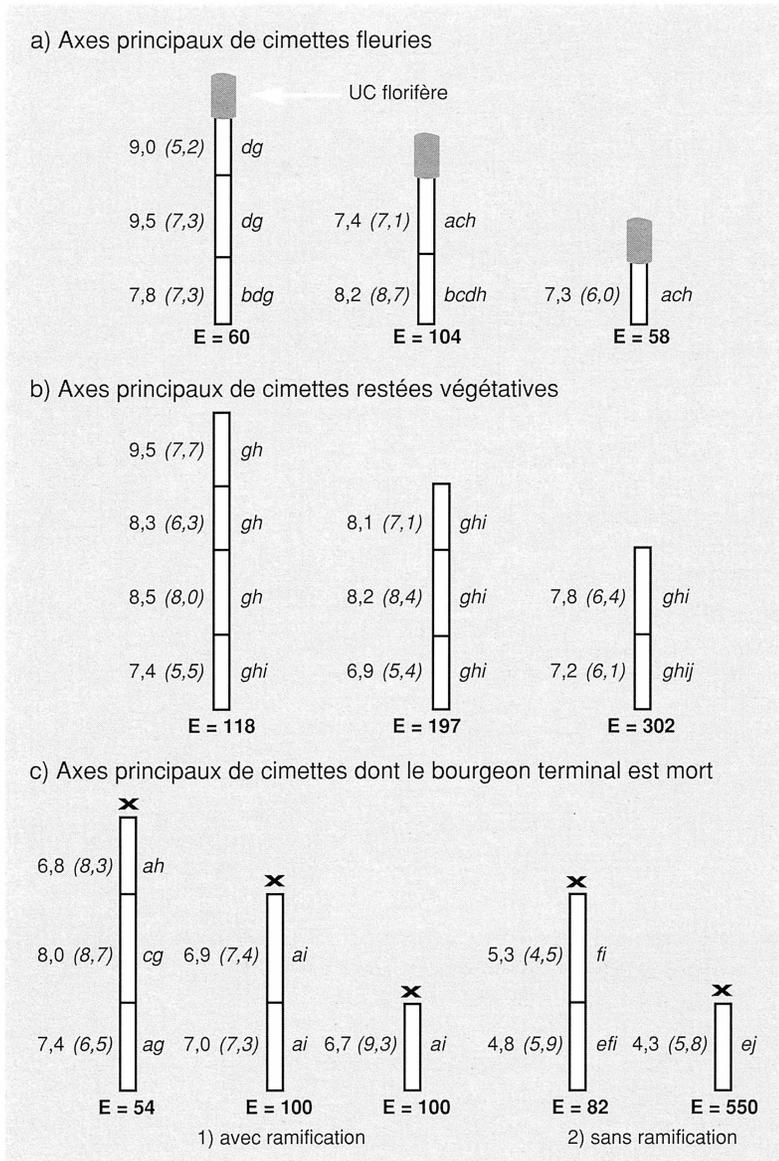


Figure 3
 Comparaison des nombres moyens de nœuds par UC de différentes catégories d'axes principaux de cimettes, dans le cas d'un litchi.
 x : variances des distributions ;
 a, b, c, d, e, f, g, h, i, j : moyennes comparables entre elles, selon le test de Student ;
 E : effectif observé.

tation s'est achevée avec la mort des méristèmes terminaux, après réalisation d'une cinquantaine de nœuds.

En conclusion, que la croissance se fasse « feuille à feuille » ou par UC successives, le processus qui engendre la distribution des nombres d'éléments formés apparaît constant au cours du temps et peut être représenté en faisant l'hypothèse simple d'un processus binomial. Les valeurs estimées des probabilités sont très proches dans les deux modes de fonctionnement.

ramification monopodiale

Lorsque, après une phase de repos, l'axe principal d'une cimette reprend sa croissance, des rameaux latéraux peuvent se développer sur l'UC précédente. Ces rameaux ont donc un développement retardé d'un cycle de croissance. Ils se disposent depuis le sommet de l'UC porteuse vers sa base, avec une probabilité de présence décroissante (fig 5), ce qui illustre l'existence d'un gradient acrotone.

La proportion d'UC ramifiées (ayant au moins une ramification) en fonction du nombre d'UC de l'axe principal de la cimette peut être considérée comme constante et égale à la moyenne, 27 % (tableau I). Ces UC ramifiées portent en moyenne 1,57 rameaux latéraux. Le nombre de ces rameaux latéraux est lié au nombre de nœuds de l'UC porteuse : les UC trop peu développées ne se ramifient pas et le nombre de nœuds de l'UC porteuse augmente avec le nombre de rameaux latéraux (tableau II).

La croissance des rameaux latéraux ne se produit que lors d'une croissance de l'axe principal. Cependant, lorsqu'un axe principal de cimette reprend sa croissance, celle des rameaux latéraux n'est pas automatique. En considérant que la probabilité de réaliser une UC est de 1 pour l'axe principal, les rameaux latéraux réalisent une nouvelle UC simultanée avec une probabilité de 0,64 seulement. Cette relation entre les croissances de l'axe principal et de ses axes fils montre la cohésion et confirme l'existence d'une organisation forte à l'intérieur des cimettes.

viabilité des méristèmes terminaux

Au cours de la croissance, la proportion d'axes principaux de cimettes, dont le méristème terminal est mort ou fleuri, augmente. En faisant l'hypothèse simple que la viabilité des méristèmes édificateurs (notée C), c'est-à-dire leur probabilité de rester vivants au fur et à mesure des croissances successives, est constante, à chaque nouvelle UC la probabilité de mourir d'un méristème est de $1-C^N$, où N est le rapport entre le nombre d'UC réalisées et leur probabilité de réalisation. L'ajustement, par une telle loi exponentielle croissante, de la courbe cumulée des effectifs de rameaux dont le méristème terminal est mort est accepté par un test du Khi-deux, au

Tableau I
Proportion d'UC ramifiées en fonction du rang
et du nombre d'UC de l'axe.

Nb UC	Effectif	UC1	UC2	UC3	UC4
2	37	0,13	—	—	—
3	79	0,25	0,28	—	—
4	72	0,28	0,16	0,38	—
5	18	0,29	0,29	0,29	0,23
Moyenne		0,24	0,24	0,34	0,23
Variance		0,004	0,007	0,004	0

seuil de 5 %, pour une valeur estimée de C égale à 0,52 (fig 6).

Le même raisonnement est conduit pour les axes en croissance « continue ». La courbe cumulée du nombre d'entre-nœuds effectués avant la mort des méristèmes terminaux présente un décalage de 6 unités. Cela signifie que la mort ne peut intervenir avant la réalisation de six nœuds. Par la suite l'hypothèse d'une viabilité constante permet l'ajustement de la courbe observée par la même loi exponentielle croissante que précédemment. La valeur estimée de la viabilité est égale à 0,95.

L'hypothèse d'une viabilité constante des méristèmes au cours de la croissance permet donc de rendre compte correctement de la répartition des mortalités. En revanche, les valeurs estimées diffèrent selon qu'elles concernent une croissance « feuille à feuille » (0,95) ou une croissance rythmique (0,52).

désynchronisation des croissances

Bien que comparables entre elles d'un point de vue morphologique, les cimettes qui constituent la périphérie des arbres peuvent avoir des rythmes de croissance désynchronisés. Ce phénomène a été appelé par SCARONNE (1969) « erratisme ». Il se traduit par une indépendance apparente des cimettes d'un même arbre et des arbres entre eux dans la succession des phases de croissance et de repos. En effet, si la durée d'une croissance rythmique est quasiment stable (21 j environ), la période de repos entre deux UC varie fortement. À partir de suivis de croissance effectués sur 410 cimettes repérées après récolte sur les dix arbres de 5 à 8 ans observés, cette période a été estimée à 89 jours en moyenne, avec un minimum de 14 jours et un maximum de 150 jours.

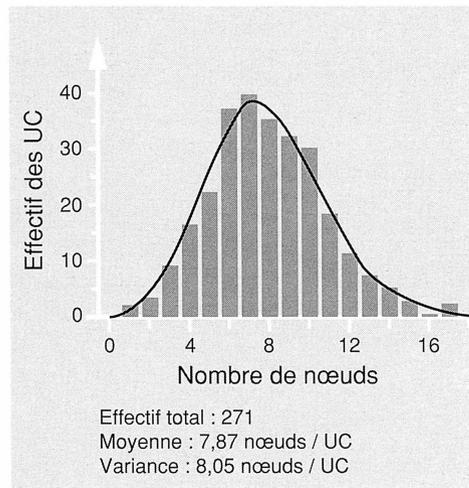


Figure 4
Exemple d'ajustement par une loi de Poisson d'une distribution du nombre de nœuds par unité de croissance (UC), dans le cas d'un litchi.

Une seconde source de désynchronisation vient de la floraison terminale. En effet, les cimettes, dont le (ou les) méristème(s) terminaux ont fleuri, ne peuvent plus croître, depuis la différenciation florale jusqu'à la récolte, soit pendant plus de 6 mois. Par ailleurs, la charge en fruits concurrence la croissance des cimettes non fleuries. Si celle-ci est peu importante, les cimettes non fleuries peuvent pendant ce laps de temps poursuivre leur croissance. Dans ce cas, il existe une grande disparité dans l'état des cimettes au moment de la récolte.

Cette disparité perdure après la récolte qui constitue la troisième source de désynchronisation des cimettes d'une couronne. En effet, la récolte consiste à casser les rameaux fructifères au niveau des UC terminales, ce qui les ramènent sur une UC datant de plus de 6 mois en arrière. Au

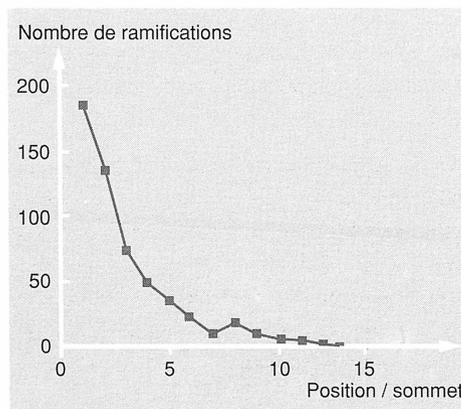


Figure 5
Décroissance du nombre de ramifications formées depuis le sommet des unités de croissance vers leur base, dans le cas d'un litchi.

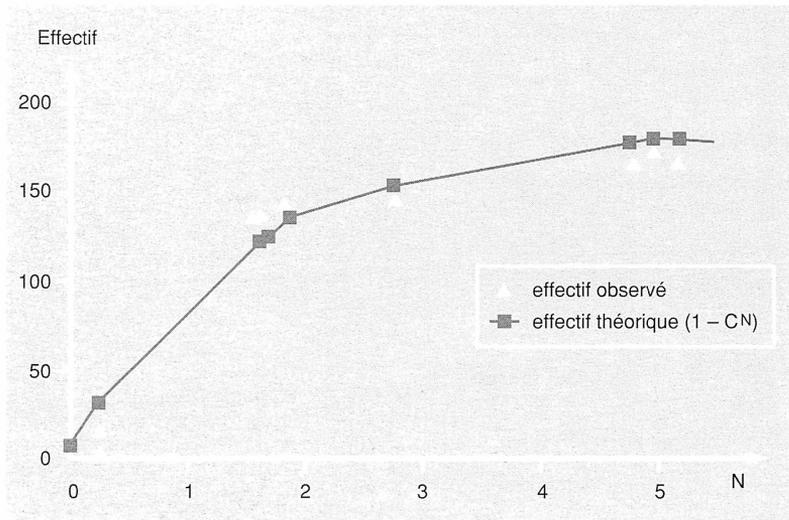


Figure 6
Ajustement par une loi exponentielle croissante, du nombre cumulé de rameaux dont le méristème est mort au cours de la croissance, dans le cas d'un litchi.
C : probabilité du méristème édificateur de rester vivant, ici supposée constante ; N : rapport entre le nombre d'unités de croissance réalisées et leur probabilité de réalisation.

contraire, les cimettes n'ayant pas fructifié ont parfois développé des nouvelles UC et restent intactes. Il faut ajouter à cela le fait que le délai nécessaire à la reprise de la croissance après récolte est aussi très variable : de 14 jours au minimum à 147 jours au maximum, avec une moyenne de 60 jours.

Finalement, l'erraticisme provient à la fois de l'indépendance des cimettes les unes par rapport aux autres pour leur rythmicité de croissance, des relations de concurrence entre celles qui fleurissent et celles qui ne fleurissent pas et de la récolte qui accentue leurs différences.

Tableau II
Nombre de nœuds des UC en relation avec leur nombre de rameaux axillaires.

UC	Nb rameaux axil	Effectif	Nb nœuds/UC	Variance
1	0	547	6,73	5,47
	1	68	8,40	5,42
	2	42	8,76	2,94
	3	12	9,33	3,39
	4	5	10,40	2,24
Total		677	7,14	5,83
2	0	258	7,72	7,64
	1	70	8,74	8,19
	2	32	9,50	6,75
	3	12	11,33	5,72
	4	2	7,50	0,50
Total		375	8,19	8,29

ramification sympodiale et réitération

La ramification sympodiale apparaît à la suite de la mort du méristème édificateur de l'axe principal d'une cimette. Les rameaux apparaissent alors sur les nœuds situés juste en dessous du point de mortalité ou de taille, avec une probabilité décroissante du sommet vers la base. Leur développement ultérieur dépend de leur position, ceux du haut ayant un nombre supérieur de nœuds.

Les rameaux qui apparaissent par ramification sympodiale constituent généralement les axes relais, bien que quelques rameaux latéraux mis en place durant la phase de ramification monopodiale puissent également assurer ce rôle. Le nombre moyen d'axes relais par cimette est de 2,21. Parmi eux, le premier type de relais est de loin le plus fréquent, avec deux relais en moyenne par cimette, alors que le second type ne représente que 0,21 relais en moyenne par cimette. Rapidement, un certain nombre de relais périclite et leur nombre moyen chute à 1,4 par cimette (fig 7).

La charpente d'un litchi se construit par le maintien des relais dominants successifs : les axes latéraux des cimettes, ainsi que les relais en position dominée s'élaguent peu à peu (figs 1 et 7). Les ensembles réitérés apparaissent essentiellement après la récolte. Ils contribuent au développement de l'arbre par sa périphérie. Quelquefois d'autres complexes peuvent apparaître durant les périodes de fructification, plus en amont dans l'arbre. En effet, le poids des fruits fait ployer les branches et de nouveaux axes à développement retardé peuvent apparaître sur ces zones courbées. Dans tous les cas, le développement des complexes réitérés reprend celui des axes relais décrits précédemment.

floraison

La différenciation florale se déroule une fois par an dans les bourgeons terminaux des cimettes en cours d'édification et situées à la périphérie des arbres (photo 2). Le contenu des bourgeons peut se transformer complètement en inflorescence, celle-ci est alors appelée « inflorescence simple ». Lorsque la transformation est partielle, l'UC correspondante comprend une partie végétative sous la partie inflorescentielle. L'ensemble de l'UC est alors appelée « inflorescence mixte ». Parfois les bourgeons axillaires subterminaux sont eux aussi

atteints par la différenciation florale. L'ensemble des axes florifères est alors appelé « bouquet ».

facteurs de l'induction

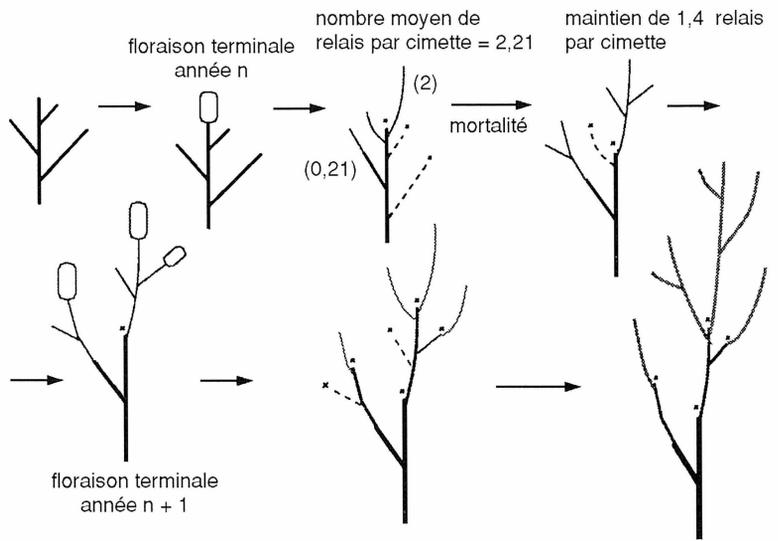
âge du méristème

Dans la couronne d'un litchi, au moment de la différenciation florale, c'est-à-dire au mois d'avril à l'île de la Réunion, les cimettes périphériques ont des âges et des stades de développement divers. Certaines font suite à une floraison de l'année précédente. Leur développement a donc débuté après la récolte, au mois de janvier précédent. D'autres, au contraire, fonctionnent depuis 2 années, parfois plus, sans qu'une floraison ne soit intervenue. La floraison a donc lieu, une fois par an, sur un ensemble de cimettes d'âge ou de nombre d'UC différents. Pourtant, toutes sont susceptibles de fleurir.

Des travaux conduits sur diverses espèces ont montré qu'il existe une « maturité » de floraison (MARESQUELLE, 1976 ; LANG, 1965 ; CHOUARD et LOURTIUX, 1959), en relation avec le développement de la plante en nombre de feuilles ou en longueur. Afin de montrer qu'une relation entre état de développement et aptitude à fleurir existe chez le litchi, et pour préciser cette relation d'un point de vue quantitatif, un caractère morphologique simple et quantifiable a été choisi pour représenter l'état de la structure végétative : il s'agit du nombre d'éléments mis en place par un même méristème avant sa floraison.

Les résultats montrent que, lorsque la différenciation florale se produit, un méristème a une probabilité de se transformer d'autant plus élevée que son nombre d'UC, et donc le nombre de nœuds réalisés jusque là, est important (tableau III). Cela se traduit également par l'augmentation de la probabilité de floraison, en fonction du mois d'émission du rameau (tableau IV).

D'un point de vue agronomique, cela signifie que, selon le nombre d'UC des cimettes composant la couronne d'un arbre, celui-ci sera plus ou moins complètement fleuri. Par là même, la composition de la couronne en cimettes de différents stades est prédéterminée pour l'année suivante, ainsi que son risque d'alternance. La prise en compte d'un état global de la couronne, par identification du nombre d'UC des cimettes, permettrait donc de faire un diagnostic du risque



d'alternance pour chaque arbre, et de là pour un verger.

relation entre stade phénologique et conditions climatiques

Sur une population de rameaux d'âges divers, les conditions externes, notamment climatiques, révèlent l'aptitude acquise à la floraison. Pourtant, la période de différenciation florale ne correspond pas aux valeurs minimales ni de température, ni

Figure 7 Empilement de cimettes à la périphérie d'un litchi, mise en place d'axes relais, maintien des seuls axes dominants.

Tableau III Pourcentage de floraison en fonction du nombre d'UC réalisé.

Nombre d'UC	Nombre total de rameaux	Nombre de rameaux florifères	Pourcentage
1	159	0	0
2	192	62	32,3
3	52	39	75

Tableau IV Pourcentage de floraison en fonction du mois d'émission de l'axe.

Mois d'émission	Nombre total d'axe relais	Nombre d'axes relais fleuris	Pourcentage
Janvier	30	17	57
Février	145	46	32
Mars	181	34	19
Avril	47	4	9

de pluviométrie (qui ont lieu au mois d'août, dans les conditions de l'île de la Réunion), mais plutôt aux périodes de transition et de changement climatique où la température et la pluviométrie diminuent. Parallèlement, les périodes de température et de pluviométrie minimales ne provoquent pas le virage floral des méristèmes terminaux restés végétatifs jusque là. Il apparaît donc nécessaire de rechercher les raisons du virage floral dans le fonctionnement interne de la plante.

Du point de vue phénologique, de nombreux auteurs soulignent la nécessité d'une période de repos avant la floraison, qui se traduit par une interruption prolongée des vagues de croissance (COBIN, 1961 ; JOUBERT, 1983 ; PANDEY et BAJPAI, 1969). Des observations histologiques de parties apicales ont montré que ce repos n'était qu'apparent : l'organogenèse florale se déroule durant cette période. Ce phénomène se manifeste, habituellement, par l'entrée en activité de la partie centrale du dôme méristématique, appelé « méristème d'attente ». Parallèlement, les ébauches foliaires, présentes autour du méristème ne se développent pas alors que les zones méristématiques axillaires sont le siège d'une activité mitotique importante.

La comparaison de l'organogenèse dans le cas végétatif et dans le cas floral montre une modification à la fois de la nature des organes produits et des zones méristématiques concernées. Par ailleurs, l'allongement, qui accompagne l'organoge-

nèse végétative et qui permet le maintien d'un nombre constant d'ébauches dans le bourgeon, est absent dans le cas de l'organogenèse florale. Il semble donc qu'il y ait une modification du rapport existant entre les processus d'allongement et d'organogenèse. Ces observations conduisent à émettre l'hypothèse selon laquelle la différenciation florale se produirait chez le litchi lorsque les conditions climatiques deviendraient défavorables au déploiement des ébauches préformées, tout en permettant une activité mitotique. Cette hypothèse semble aller dans le même sens que celle apportée par certains travaux conduits sur le pommier (ABBOTT, 1970 et 1978 ; FULFORD, 1965 et 1966 a, b, c ; CRABBÉ *et al.*, 1991), espèce également à floraison terminale ; ceux-ci ont montré l'existence d'un lien entre le plastochrone et la nature des organes issus du méristème terminal. La différenciation florale correspond, dans ce cas, à des valeurs moyennes du plastochrone.

La différenciation florale apparaît être, chez le litchi, le résultat d'une adéquation précise entre stade phénologique et conditions climatiques. Ainsi, seuls les axes, dont les méristèmes édificateurs entrent en activité lorsque les conditions climatiques requises se réalisent, pourront devenir florifères. La réalisation d'inflorescences plus ou moins complètes, qui comprennent une partie végétative plus ou moins développée, s'interprète comme le résultat d'une modulation des conditions d'organogenèse par les conditions extérieures au cours d'un cycle organogénétique. Dans ce cas, la modification provoquée par les conditions climatiques ne concerne qu'une partie de l'unité de morphogenèse.

A défaut d'une maîtrise simple, ces résultats permettent de proposer un second élément à prendre en compte pour établir un diagnostic de l'état de l'arbre et de son risque d'alternance. En effet, les stades phénologiques représentés au sein de la couronne au moment de la différenciation florale, ou plus simplement le pourcentage de cimettes au repos, indiquent les cimettes qui ne seront pas, ou seront, correctement synchronisées pour fleurir.

conséquences agronomiques

La succession des événements dans le cycle biologique du litchi impose de donner un cadre précis aux interventions agronomiques (fig 8). Bien que l'hétérogénéité des stades de développe-



Photo 2
Mise en place d'unités de croissance florifères à la périphérie d'un litchi.

ment et des états phénologiques des cimettes périphériques rende difficile une réelle maîtrise de la croissance et de la floraison, il semble possible d'organiser le calendrier cultural de façon à améliorer la régularité de la production. Par ailleurs, des interventions sont envisageables pour contrôler la concurrence entre cimettes fleuries et cimettes non fleuries à l'intérieur d'un même arbre.

facteurs influençant la croissance

Il a été montré que l'aptitude à la floraison est liée au passé des méristèmes, traduit par la croissance effectuée (nombre d'unités de croissance ou de nœuds). Du fait de l'empilement des UC successives, une cimette n'ayant pas fleuri une année aura une probabilité élevée de fleurir l'année suivante, contrairement à une cimette ayant fleuri. En effet, chez cette dernière, un nouveau méristème entrera en fonctionnement et produira par ramification sympodiale un nouvel axe relais : le nombre d'éléments édifiés est donc « remis à zéro » par la floraison-fructification. Il convient donc d'aider les cimettes ayant fleuri et fructifié une année à refleurir l'année suivante, par l'utilisation de techniques culturales appropriées. Pour cela il faut favoriser une reprise de croissance rapide après la récolte, et maintenir cette croissance jusqu'à l'époque de différenciation florale. Les différentes techniques agronomiques appliquées classiquement telles que l'irrigation, l'apport d'engrais (NPK) et la conduite des arbres doivent donc se combiner pour atteindre ce but.

Dans ce contexte, si les précipitations naturelles ne sont pas suffisantes, il faut veiller à un approvisionnement en eau suffisant, non seulement pendant la période de fructification, mais aussi au-delà.

De même, la fertilisation doit permettre d'apporter une compensation à la perte de matière provoquée par la récolte ; les arbres perdent alors, en effet, une quantité importante non seulement de fruits mais aussi de feuilles les plus récentes, et probablement les plus actives du point de vue du fonctionnement photosynthétique. Traditionnellement apportée à la fin du mois de décembre à l'île de la Réunion (ANONYME, 1981), la fertilisation est suivie d'une augmentation des teneurs des feuilles en éléments minéraux principaux (N, P, K), avec un maximum atteint en avril (COSTES, 1988). Un tel apport apparaît trop tardif. Par ailleurs, il serait intéressant de vérifier le niveau



de réserves dont les arbres disposent après récolte pour reprendre leur croissance, de façon à mieux adapter la fertilisation.

Photo 3
Simulation 3D d'un arbre réaliste (litchi).

Par ailleurs, la taille des arbres doit être effectuée en même temps que la récolte, de façon à ne pas risquer de « remettre à zéro » une seconde fois dans l'année le nombre d'éléments édifiés par les méristèmes. Cette opération devrait reposer sur une reconnaissance et une sélection des cimettes, ce qui demande bien sûr un certain niveau technique des arboriculteurs : les cimettes n'ayant pas fleuri doivent impérativement être laissées intactes, celles ayant fleuri doivent être taillées, y compris celles qui n'ont pas fructifié, de façon à réactiver les méristèmes sous-jacents. En effet, il a été remarqué que le maintien d'inflorescences sèches retarde la reprise de croissance. La sévérité de la taille est fonction de l'objectif visé par l'arboriculteur : si celui-ci vise le seul maintien d'une production moyenne, le niveau de taille sous l'infrutescence n'excédera pas deux unités de croissance. On pourra, lorsque cela est possible, tailler sous le point de départ d'un complexe réitéré ou d'une cimette non fleurie. Une taille plus sévère, visant à réduire l'envergure des arbres, sera effectuée régulièrement, en sachant que la production de l'année est fortement compromise.

facteurs influençant la différenciation florale

Il a été montré que la différenciation florale nécessitait une adéquation précise entre stade

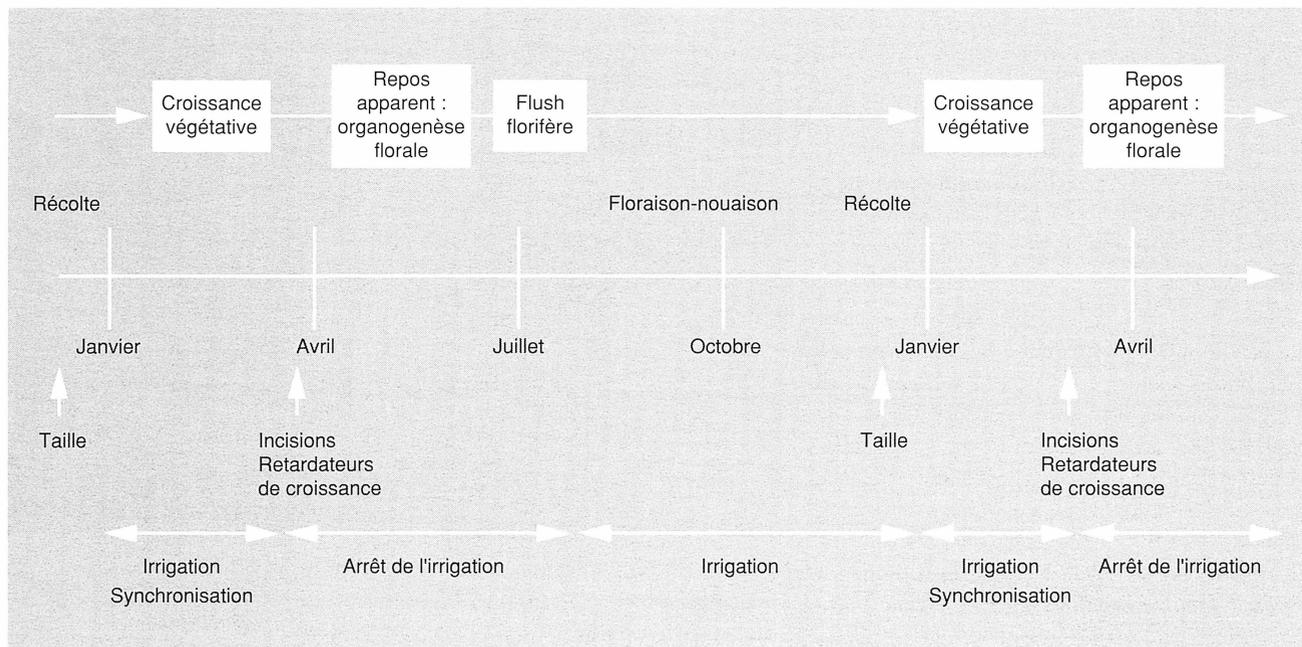


Figure 8
Relation entre cycle
biologique et soins culturaux
d'un litchi à l'île de la
Réunion.

phénologique et conditions, notamment climatiques, d'expression de la croissance. Pour que la différenciation florale puisse se dérouler, un arrêt des cycles de croissance végétative doit être recherché dans les 2 mois qui précèdent l'UC florifère. Ainsi, l'utilisation de techniques visant à synchroniser les croissances des cimettes serait une aide dans la maîtrise de l'alternance de production. Cela conduirait à éviter que certains méristèmes soient totalement déphasés, au moment où les conditions extérieures permettraient d'amorcer une organogenèse florale. Par ailleurs, l'utilisation de telles techniques devrait améliorer la qualité des inflorescences, en évitant la formation d'inflorescences trop partiellement réalisées.

NAKATA et SUEHISA (1969) ont souligné l'effet favorable sur l'initiation florale d'une période sèche, suivie d'une période plus humide durant la différenciation florale, puis durant la fructification. Dans les conditions réunionnaises, les pluies sont abondantes de décembre à mars et parfois au-delà, jusqu'au mois d'avril. La floraison étant initiée durant la période des mois de mars et avril, il est difficile de contrôler complètement les conditions d'humidité. Néanmoins, il est impératif d'arrêter (ou de ne pas reprendre) l'irrigation avant que la différenciation florale ne

soit manifeste, c'est-à-dire jusqu'en juin. La plantation de litchi en zones sèches est en ce sens souhaitable, à condition de pouvoir irriguer le verger convenablement durant les autres périodes du cycle biologique.

Le calendrier traditionnel d'apport de fumure apparaît à nouveau ici inadéquat puisque l'augmentation de la teneur des feuilles en éléments minéraux, notamment en azote, observée au mois d'avril, aurait tendance à relancer la croissance alors même qu'une phase de repos est recherchée.

Diverses méthodes, comme les incisions annulaires relativement classiques, consistent à « stresser » les arbres au moment où les conditions climatiques permettent naturellement le virage floral, de façon à renforcer les effets de ces facteurs (NAKATA and SUEHISA, 1969). Mais les conséquences du stress effectué sont particulièrement difficiles à juger du fait de la sévérité parfois excessive du traumatisme provoqué et des conséquences secondaires qui peuvent perdurer. En particulier, le cambium peut être endommagé et la cicatrisation mauvaise, ce qui compromet la reprise de croissance après récolte. Aussi, il semble préférable de n'utiliser les techniques d'incisions annulaires que prudemment, et seulement les années où l'on craint une induction particulièrement insuffisante.

Par ailleurs, l'application de réducteurs de croissance, surtout si elle est associée aux autres techniques précédemment citées, pourrait être une opération permettant de compléter les interventions envisageables pour synchroniser les croisances (ROWLEY, 1990 a et b ; MENZEL et SIMPSON, 1988). Néanmoins, il semble que la désynchronisation préexistante des cimettes rende leur effet incertain.

Enfin, lorsque la charge semble trop importante, un éclaircissage du nombre d'inflorescences présentes sur l'arbre pourrait être envisagé. En effet, il a été précédemment montré que les cimettes fleuries peuvent, si elles sont trop nombreuses, inhiber la croissance des cimettes restées végétatives, et compromettre ainsi la production de l'année suivante. Une telle intervention est à coupler avec un diagnostic du risque d'alternance déjà évoqué. La détermination de la proportion adéquate de cimettes fleuries à conserver en fonction de l'âge de l'arbre serait intéressante à obtenir.

● conclusion

L'approche morphologique et architecturale de la croissance du litchi a permis de mettre en évidence un niveau d'organisation privilégié de l'arbre nommé « cimette », ou ensemble ramifié élémentaire. Cette structure s'avère importante aussi bien pour l'étude de l'arbre, que pour la gestion agronomique du verger.

L'édification des cimettes est gérée par des processus de croissance et de ramification simples. L'hypothèse d'un processus de croissance suivant une loi élémentaire simple et identique au cours de l'édification des axes principaux permet de rendre compte de la croissance observée. Par ailleurs, la ramification monopodiale suit deux principes fondamentaux : la diminution acrotonne de la ramification sur chaque unité de croissance et la dépendance des axes fils vis-à-vis de l'axe principal pour les croisances successives.

La différenciation florale se fait, une fois par an, dans les méristèmes terminaux de tous les axes vivants, marquant ainsi la fin de leur fonctionnement. Il a été supposé que cette modification de l'organogenèse se produit lorsqu'il y a adéquation entre la reprise d'activité organogénétique et la manifestation de conditions climatiques défavorables à l'allongement. Ce point de vue, bien que

cohérent avec les phénomènes observés, demande cependant à être clairement démontré par la mesure et l'expérimentation.

Les temps de repos entre UC, très variables, engendrent une désynchronisation des cimettes d'un même arbre. Ce phénomène est renforcé à la fois :

- par la floraison terminale qui bloque la croissance des cimettes fleuries alors que celles non fleuries peuvent la poursuivre si la charge n'est pas trop forte,
- par la récolte qui « remet à zéro » les cimettes fleuries alors que celles qui ne le sont pas restent intactes.

L'ensemble des résultats recueillis sur la croissance, la ramification et la floraison du litchi a permis la simulation 3D d'arbres réalistes (photo 3).

L'irrégularité de production du litchi provient essentiellement de l'erratisme de la croissance et du risque d'inhibition de la croissance par la floraison-fructification. Des critères d'évaluation de l'état de l'arbre ou du verger, ainsi que du risque d'alternance, ont pu être proposés pour chaque étape importante du cycle biologique allant de la phase de croissance jusqu'à celle de la différenciation florale. Au moment de la floraison, la charge potentielle de l'arbre peut également être estimée et réduite si elle est trop forte. Enfin, l'application de quelques principes simples d'organisation du calendrier permettrait de mieux prendre en compte les particularités de cet arbre fruitier et ainsi d'améliorer sa gestion agronomique.

● références

- Abbott DL (1970) The role of bud scales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. *In: Physiology of tree crops*. London (UK), Academic Press, 65-82
- Abbott DL (1978) Fruit-bud formation in Cox's Orange Pippin. *Ann Rep Long Ashton Res Stat*, 1976-77, 167-176
- Bancilhon L, Neville P (1966) Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale du *Phyllanthus distichus* Mull Arg et *Gleditsia triacanthos* L. *C R Acad Sci* 263, 1830-1833
- Chouard P, Lourtoux A (1959) Corrélations et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique *Scrophularia arguta* Solander. *Acad Sci*, août 1959, 889-891

- Anonyme (1981) *La culture du litchi à la Réunion*. Île de la Réunion, CIRAD-FLHOR, service développement, fiche technique, 6 p
- Cobin M (1961) *The lychee in Florida*. Gainesville (USA), Univ of Florida, Agr Ext Serv, 176, revised juin 1961, 5-34
- Costes E (1988) *Analyse architecturale et modélisation du litchi (Litchi chinensis Sonn)*. Contribution à l'étude de son alternance de production à l'île de la Réunion. Montpellier (France), USTL, thèse, 210 p
- Costes E, de Reffye P (1990) *Modélisation de l'architecture de trois clones d'hévéa*. Montpellier (France), Rapport de convention IRCA-GERDAT, nov 1990, 44 p
- Couranjou J (1982) Les résultats de quinze années de recherche sur les aspects génétiques de l'alternance posent de nombreux problèmes sur la physiologie de l'arbre. In: *2^e colloque des recherches fruitières*, Bordeaux (France), 192, 107-123
- Crabbé J, Escobedo J (1991) Activités méristématiques et cadre temporel assurant la transformation florale des bourgeons chez le pommier (*Malus x domestica* Borkh, cv Golden delicious). L'arbre, biologie et développement. C Edelin Ed, *Naturalia Monspeliensis*, n° hs, 369-379
- De Reffye P (1981a) Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 1^{re} partie. Étude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé* 25 (2), 83-104
- De Reffye P (1981b) Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 2^e partie. Étude de la ramification sylleptique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires. *Café Cacao Thé* 26 (2), 77-96
- De Reffye P, Blaise F, Guédon Y (1993) Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes. *Revue du Palais de la Découverte* 209, 23-48
- De Reffye P, Elguero E, Costes E (1991) Growth units construction in trees: a stochastic approach. *Acta Biotheoretica* 39, 326-342
- Fulford RM (1965) The morphogenesis of apple buds. I. The activity of the apical meristem. *Ann Bot* 29 (113), 167-180
- Fulford RM (1966a) The morphogenesis of apple buds. II. The development of the bud. *Ann Bot* 30 (117), 27-38
- Fulford RM (1966b) The morphogenesis of apple buds. III - The inception of flowers. *Ann Bot* 30 (118), 207-219
- Fulford RM (1966c) The morphogenesis of apple buds. IV. The effect of fruit. *Ann Bot* 30 (120), 597-606
- Guédon Y, Costes E (1994) Modélisation du processus de croissance d'un axe. In: *Modélisation et simulation de l'architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Colloque INRA-CIRAD, 23-25 nov 1993, Montpellier (France)
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Berlin (Germany), Springer Verlag, 441 p
- Hallé F, Martin R (1968) Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll-Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia Ser* 2 (8), 475-503
- Joubert AJ (1983) Climatic requirements of the litchi. *Farming in South Africa, Litchis*, B1, 2 p
- Lang A (1965) Physiology of flower initiation. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, XV (1), 1380-1520
- Loeillet D (1994) Le litchi, un fruit exotique en pleine expansion dans le marché européen. *Fruits* 49 (3), 235-237
- Maresquelle HJ (1976) La notion de programme morphogénétique dans le cas de la floraison. Institut Botanique de Strasbourg, 277-285
- Menzel CM, Paxton BF (1985) The effect of temperature on growth and dry matter production on of lychee seedlings. *Scientia Horticulturae* 26, 17-23
- Menzel CM, Simpson DR (1987) Lychee nutrition: a review. *Scientia Horticulturae* 31, 195-224
- Menzel CM, Simpson DR (1988) Maroochy Horticultural research station. In: *Report n°5 1986-1987*, 66-68
- Nakata S, Suehisa R (1969) Growth and development of *Litchi chinensis* as affected by soil moisture stress. *Am J Bot* 56 (10), 1121-1126
- Pandey VS, Bajpai PN (1969) Studies on blossom bud differentiation in litchi (*Litchi chinensis* Sonn) Var Kalkuttia and rose-scented. *India J Sci Indus* 3 (2), 99-102
- Rowley AJ (1990a) The effect of Cultar applied as a soil drench on Zill mango trees. *Acta Horticulturae* 275, *Tropical and Subtropical fruits*, 217-221
- Rowley AJ (1990b) The effect of Cultar applied as a soil drench on Mauritius litchi trees. *Acta Horticulturae* 275, *Tropical and Subtropical fruits*, 211-215
- Scaronne F (1969) *Recherches sur les rythmes de croissance du manguiier et de quelques végétaux ligneux Malagasy*. Clermont-Ferrand (France), Univ de Clermont-Ferrand, Thèse de doctorat d'État
- Young TW (1970) Some climatic effects on flowering and fruiting of Brewster lychees in Florida. *Florida State Hort Soc*