

L'étude architecturale du goyavier.

I. Problématique

Jean-Yves Rey

Cirad-Flhor
BP 856, Korhogo,
Côte-d'Ivoire

Study of the guava architecture. I. Problems formulated.

Abstract — Introduction. The guava tree, *Psidium guajava* L., native to a region located between the south of Mexico and the north of Peru, is currently found in the entire tropical zone. It especially thrives in regions with a hot and humid climate, and two short dry seasons. **Problems related to guava growing.** Since the guava tree is essentially grown to harvest its fruit, a better knowledge of the biology of the tree is therefore necessary to define methods aimed at increasing and keeping a high yield while extending its life duration. The understanding of the plant architectural development is one aspect of the biological analysis carried out on such a species, and is the subject of this paper. This publication, which mentions here the basic data of an architectural analysis, will soon be followed by two other articles dealing more specifically with the various experiments carried out and their development. **The plant architecture.** The definition of the terms and criteria used for the study are specified; the growing of the plant and the branching of the plant aerial parts are also described. Finally, after presenting the general plant architectural pattern, both the process of reiteration and metamorphosis, and the notion of automatic flowering are mentioned. **The guava morphological characteristics.** Some characteristics related to the seed germination, the growing of branches and their leaves, and the inflorescence precede the presentation of the experiments carried out which will be covered in the second part of the document to be published. (© Elsevier, Paris)

Côte-d'Ivoire / *Psidium guajava* / trees / plant anatomy / growth

L'étude architecturale du goyavier. I. Problématique.

Résumé — Introduction. Le goyavier, *Psidium guajava* L., originaire d'une zone située entre le sud du Mexique et le nord du Pérou, est actuellement présent dans l'ensemble de la zone tropicale. Il se plaît particulièrement en régions à climat chaud et humide, entrecoupées de deux courtes saisons sèches. **Problématique de la culture du goyavier.** Le goyavier étant cultivé essentiellement pour ses fruits, une meilleure connaissance de la biologie de l'arbre est nécessaire pour définir des méthodes visant à intensifier sa production et à la maintenir à un niveau élevé tout en augmentant sa durée de vie. La connaissance du développement architectural est l'un des aspects de l'étude biologique d'une telle espèce ; elle a fait l'objet du travail présenté. Dans cette publication qui sera suivie par deux autres articles traitant plus spécifiquement des expérimentations réalisées et de leur exploitation, les données de base de l'analyse architecturale d'un arbre sont rappelées. **L'architecture du végétal.** La définition des termes et des critères utilisés pour une telle étude est précisée ; les modes de croissance de l'arbre et de ramification de l'appareil végétatif aérien sont décrits. Après une présentation du concept de modèle architectural, les processus de réitération et de métamorphose, ainsi que la notion de floraison automatique, sont évoqués. **Caractéristiques morphologiques des goyaviers.** Certaines caractéristiques de la germination de la graine, de l'apparition des rameaux et de leurs feuilles, et de l'inflorescence sont proposées finalement, en préalable à la présentation des expérimentations menées qui feront l'objet de la deuxième partie du document à paraître. (© Elsevier, Paris)

Reçu 16 septembre 1997
Accepté le 26 février 1998

Fruits, 1998, vol. 53, p. 191–197
© Elsevier, Paris

RESUMEN ESPAÑOL, p. 197

Côte-d'Ivoire / *Psidium guajava* / arbre / anatomie végétale / croissance

1. introduction

Le goyavier, *Psidium guajava* L. est un arbuste appartenant à la famille des Myrtaceae, tribu des Myrtoideae, sous-tribu des Myrtinae ; il est cultivé pour ses fruits consommés frais ou après transformation.

D'après de Candolle [1], l'aire d'origine des goyaviers se situerait entre le sud du Mexique et le nord du Pérou. Toutefois, cet arbre, disséminé par le biais des oiseaux qui s'en nourrissent, aurait largement été diffusé hors de cette région bien avant l'arrivée des Espagnols. Il aurait été introduit ensuite dans les îles des Antilles, le Sud californien et la Floride. Très tôt après la découverte de l'Amérique par les Espagnols et les Portugais, le goyavier a été introduit aux Indes et en Égypte où cet arbre est anciennement cultivé. En Afrique tropicale, son introduction, qui aurait eu lieu au XVIII^e siècle, est plus tardive [2].

Le goyavier est actuellement présent dans l'ensemble de la zone tropicale où il est cultivé en vergers ou en arbre isolé. En zone tropicale sèche, en l'absence d'irrigation, il pousse sur des sols argileux où la nappe phréatique est peu profonde. Il perd la grande majorité de ses feuilles en saison sèche pour reverdir et fleurir en saison des pluies. Toutefois, ses zones de prédilection sont les régions à climat chaud et humide, entrecoupé de deux courtes saisons sèches.

2. problématique de la culture du goyavier

Le goyavier étant cultivé essentiellement pour ses fruits, une meilleure connaissance de la biologie de l'arbre est nécessaire pour améliorer sa production. En particulier, les étapes du développement de la jeune plante, l'identification des types d'axes qui vont porter les inflorescences ou les symptômes du vieillissement devront être

connus pour définir des méthodes visant à intensifier la production de l'arbre et à la maintenir à un niveau élevé tout en augmentant sa durée de vie. La connaissance du développement architectural est l'un des aspects de l'étude biologique d'une telle espèce, mais elle doit être complétée par l'apport d'autres disciplines telles que la physiologie ou la phénologie, pour permettre la mise au point de pratiques culturales.

Le goyavier est une plante rustique ; il se maintient sur des sols très pauvres, survit en milieu forestier au milieu de grands arbres ; il devient envahissant lorsque les conditions de milieu lui sont favorables. Est-il possible de lier cette rusticité et cette faculté d'adaptation, à son architecture ?

L'observation de différents cultivars de goyaviers adultes montre une grande diversité de port, d'aspect, de forme ou de taille parmi les individus. Une espèce se développant habituellement suivant un seul modèle architectural, l'explication de la manifestation d'une telle diversité a été recherchée au travers de l'analyse de l'architecture d'un certain nombre de goyaviers suivis pendant plusieurs cycles de production. En préalable à la présentation de cette étude, il est apparu cependant utile de rappeler et de redéfinir les différents volets considérés par l'analyse architecturale d'un arbre. Cette présentation générale précède celle de la partie expérimentale de l'étude qui sera discutée dans une troisième partie du document.

3. l'architecture du végétal

3.1. définitions

L'architecture est « l'ensemble des formes structurales que l'on peut observer à un moment donné chez le végétal, et celle du modèle de croissance comme la série d'architectures se succédant chez cette même plante au cours du temps » [3].

« L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties ; elle est, à tout moment, l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu.

« L'objet de l'analyse architecturale est de mettre en évidence ces processus endogènes, au moyen de l'observation. Elle décrit la série d'architectures prises par l'organisme depuis le stade plantule jusqu'à sa mort et, de leur comparaison, en déduit la loi de croissance qui a guidé cette succession dans l'espèce considérée. » [4]

3.2. critères de l'analyse architecturale

Ces critères « choisis à l'origine d'une manière intuitive et empirique se sont révélés très efficaces à l'usage... » [4]. Ce sont le mode de croissance et le mode de ramification de l'appareil végétatif aérien.

3.2.1. mode de croissance

La croissance est rythmique lorsqu'elle présente une alternance régulière de phases d'élongation et de repos ; elle est continue en l'absence complète de période de repos apparent, ce qui implique un synchronisme parfait entre organogenèse et élongation.

Dans le cas d'une croissance rythmique, l'unité de croissance est la portion d'axe qui se développe lors d'une phase d'élongation et l'unité de morphogenèse correspond à la série d'organes mis en place à l'état d'ébauches par le méristème au cours d'une phase ininterrompue d'organogenèse.

La croissance d'un axe est indéfinie quand son méristème apical garde la possibilité de fonctionner indéfiniment. Les axes obtenus sont des monopodes.

Lorsque les méristèmes ont un fonctionnement défini, la plante est formée d'une succession d'axes appelés modules ; la croissance est dite alors sympodiale.

3.2.2. mode de ramification de l'appareil végétatif aérien

« La ramification, dans son sens le plus large est l'apparition d'un axe latéral sur un autre axe. » [3]

La ramification est continue lorsque toutes les aisselles foliaires développent un rameau ; elle est rythmique lorsqu'elle met en place des étages de rameaux régulièrement espacés sur l'axe qui les porte. Lorsque les axes latéraux sont irrégulièrement espacés et apparaissent çà et là sur l'axe porteur, la ramification est diffuse. Ce pourrait être une forme appauvrie de la ramification continue.

Si un méristème latéral fonctionne immédiatement après sa formation, le rameau est dit anticipé ou sylleptique (nomenclature de Späth, reprise par Tomlinson et Gill [5]). En revanche, si le méristème commence à fonctionner après une phase de latence, le rameau obtenu est dit retardé ou proleptique.

« Définies à l'origine par la seule direction des axes, la plagiotropie et l'orthotropie sont en fait des syndromes de caractères [6, 7]. Pratiquement, je considère orthotrope un axe dont la direction de croissance est verticale et dont la disposition des organes latéraux, feuilles et ramifications, lui confère une symétrie radiale. Un axe plagiotrope, en revanche, se développe dans un plan horizontal ou oblique et présente une nette dorsiventralité. L'axe orthotrope a généralement une phyllotaxie spiralée, tandis qu'elle est surtout distique sur l'axe plagiotrope. » [4]. En dehors des axes orthotropes et plagiotropes, il existe des axes mixtes dont les parties proximales et distales ne possèdent pas la même orientation.

3.3. modèles architecturaux

3.3.1. définitions

« Chaque espèce pousse selon une séquence bien définie de différenciation morphogénétique, la manifestation visible de cette séquence étant par définition un modèle architectural. Le nombre de

modèles est réduit par rapport à celui des espèces : d'après nos connaissances actuelles, il en existe 23, presque tous tropicaux. Le modèle initial débute avec la germination et se manifeste ensuite par la formation successive et ordonnée d'organes ; si, parmi ces organes, se trouvent des branches, nous parlons de ramification séquentielle. » [8]

« La ramification séquentielle est l'apparition successive et ordonnée d'axes latéraux matérialisant, à partir d'une graine normale, dans le biotope normal, la séquence de différenciations initiales, à mesure qu'elle se déroule. » [3]

3.3.2. les différents modèles

Parmi les clés de détermination des modèles existants, nous n'avons retenu

que ceux qui pourraient concerner le goyavier (*tableau I*).

3.4. réitération et métamorphose

« La réitération est un processus morphogénétique par lequel l'organisme duplique totalement ou partiellement sa propre architecture. » [3]

Selon Edelin [4], « l'ordre maximum d'un monopode est fini et par conséquent le nombre de catégories d'axe l'est également. Tout dépassement provoque inéluctablement la réitération de l'ensemble du système ramifié. »

La structure élémentaire est appelée « unité architecturale ». La duplication de cette structure donne naissance aux « complexes réitérés. »

Tableau I.

Clés de détermination de certains modèles architecturaux susceptibles de concerner l'architecture du goyavier.

Type de modèle	Mode de croissance	Morphologie des axes	Mode de ramification	Type de modèle
A - à axes non ramifiés				
B - à axes ramifiés	Entièrement sympodiale	Troncs et branches orthotropes	Croissance et ramification rythmique	Modèle de Roux
	Entièrement monopodiale			
Sympodiale et monopodiale	Axes végétatifs mixtes : – par croissance primaire	Tronc orthotrope et branches plagiotropes	Croissance et ramification continue	Modèle de Mangenot
			Relais apparaissant au niveau de la zone de courbure	
		– par modifications secondaires	Axes orthotropes affaiblis dans leur partie distale	Modèle de Champagnat
		Axes plagiotropes, formation du tronc par redressement de la partie proximale ou (et) superposition des axes		Modèle de Troll

Après avoir étudié la croissance de différents arbres, Edelin observe que ces espèces subissent de très profondes transformations de leur architecture et de leur fonctionnement au cours de leur développement. Cette métamorphose « traduit un processus extrêmement simple : en grandissant l'arbre émet des branches de plus en plus ramifiées et orthotropes... Cette lente modification des processus endogènes de croissance est l'expression même du mouvement morphogénétique ». L'apparition de vagues de réitération d'origine sylleptique ou proleptique traduit « la lente diminution du pouvoir organisateur de l'axe 1 ».

« Le développement de l'arbre peut donc être considéré comme l'expression d'une série de cycles morphogénétiques de plus en plus brefs. » [4]

3.5. notion de floraison automatique

La notion de floraison induite a été approfondie par Barthélémy [9] : « Annoncé dès les tous premiers stades de la croissance par l'expression d'une séquence précise et ordonnée de différenciation végétative, l'apparition de la sexualité n'est possible qu'à partir d'un certain seuil de différenciation quantitativement et qualitativement défini... Au-dessous de ce seuil la plante est inapte à fleurir ; au-dessus, la floraison paraît inéluctable et correspond à une étape obligatoire de la morphogenèse dans les conditions normales de croissance de la plante.

« De la même façon que celle-ci était caractérisée par une phase juvénile stérile, la floraison d'un complexe réitéré n'intervient automatiquement qu'après un certain seuil acquis au terme d'une phase végétative. »

Mais la séquence de différenciation de ces complexes réitérés est parcourue de plus en plus vite. À son terme, elle se traduit par une stabilisation des structures qui portent la sexualité, appelées « unités minimales » par Barthélémy.

4. quelques caractéristiques morphologiques des goyaviers

Au cours de la germination épigée d'une graine de goyavier, la croissance de la racicule est beaucoup plus importante que celle de l'axe hypocotylé surmonté de deux cotylédons minuscules. La surface foliaire du premier nœud formé à la base de l'axe épicotylé est très faible et l'entre-nœud est court. À mesure que le rang augmente, l'entre-nœud devient plus long et la surface foliaire plus importante pour se stabiliser aux alentours du quinzième nœud.

Les feuilles du goyavier sont opposées, décussées, simples et légèrement crénelées (*figure 1*). Il existe des bourgeons à l'aisselle de chacune d'elles, à l'exception de celles des feuilles cotylédonnaires. À la base de chaque bourgeon se trouve un bourgeon moins développé situé entre celui-ci et la base du pétiole. Dans certains cas, deux ou trois bourgeons sériaux sont visibles à l'œil nu ; ils sont alignés dans le sens longitudinal et leur taille décroît de haut en bas de la tige. Ils apparaissent sur les parties vigoureuses des axes verticaux. Si, accidentellement, le bourgeon terminal d'une de ces tiges est détruit après avoir donné naissance à une telle série,

Figure 1. Extrémités de rameaux orthotropes de jeunes goyaviers, montrant les feuilles opposées, décussées, simples et légèrement crénelées.



deux ou trois rameaux peuvent se développer à chaque aisselle.

Il n'y a pas, généralement, de bourgeon végétatif à la base des inflorescences. Toutefois, des méristèmes néoformés peuvent donner naissance à un axe après la chute de l'inflorescence.

Cette inflorescence est une cyme bipare à deux niveaux ; cependant, fréquemment, le deuxième niveau ne s'exprime pas et l'inflorescence se réduit alors à une fleur solitaire en position terminale, sur un axe pourvu de deux bractéoles. Les axes des fleurs de deuxième niveau apparaissent à l'aisselle de ces bractéoles. Ces fleurs sont aptes à produire des fruits. Exceptionnellement, nous avons pu observer, à Brazzaville au Congo, des inflorescences de goyaviers à trois niveaux.

5. expérimentations

En nous appuyant sur ces connaissances de base de l'architecture de l'arbre et sur les caractéristiques morphologiques du goyavier, nous avons suivi la croissance de différents individus obtenus par semis. Nous avons cherché à étudier les séquences de développement de façon à mettre en évidence les caractéristiques communes de l'espèce. Le choix des arbres observés a donc été fait de manière à illustrer des mécanismes de base, particulièrement nets chez les individus considérés.

note

Cet article sera suivi de deux publications :

– L'étude architecturale du goyavier. II. Expérimentations, à paraître dans *Fruits* 53 (4).

– L'étude architecturale du goyavier. III. Interprétations, à paraître dans *Fruits* 53 (6).

références

- [1] de Candolle A., Origine des plantes cultivées, Librairie Germer Baillière et Cie, Paris, France, 1883.
- [2] Mauny R., Notes historiques autour des principales plantes cultivées d'Afrique Occidentale, Bulletin de l'Ifan XV (2) (1953) 684–730.
- [3] Oldeman R.A.A., L'architecture de la forêt guyanaise, Mémoire Orstom n° 73, Paris, France, 1974.
- [4] Edelin C., L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale, thèse doctorat d'État, univ. Montpellier-II, Montpellier, France, 1984.
- [5] Tomlinson P.B., Gill A.M., Growth habit of tropical trees: some guiding principles, in: Meggers J.B., Ayensu E.S., Duckworth W.D. (éds.), Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review, Smithsonian Inst. Press, Washington, DC, USA, 1973, pp. 129–143.
- [6] Roux J., Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux polymorphes ; le concept de rameau plagiotrope, thèse, univ. de Paris-Orsay, Paris, France, 1966.
- [7] Edelin C., Images de l'architecture des conifères, thèse, Montpellier, univ. Montpellier-II, France, 1977.
- [8] Oldeman R.A.A., L'architecture de la forêt guyanaise, thèse, univ. Montpellier-II, Montpellier, France, 1972.
- [9] Barthélémy D., Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de la floraison automatique, thèse, université des sciences et techniques du Languedoc (USTL), Montpellier, France, 1988.

Estudio estructural del guayabo. I. Problemática.

Resumen — Introducción. El guayabo, *Psidium guajava* L., originario de una zona situada entre el sur de México y el norte del Perú, hoy en día se halla presente en toda la zona tropical. Se da bien sobre todo en las regiones de clima cálido y húmedo con dos breves estaciones secas. **Problemática del cultivo del guayabo.** Al ser el guayabo un árbol que se cultiva sobre todo por sus frutos, se ha de tener un mejor conocimiento de su biología para poder definir los métodos destinados a intensificar su producción y mantenerla a un alto nivel al tiempo que se aumenta su esperanza de vida. El conocimiento del desarrollo estructural es uno de los aspectos del estudio biológico de esta especie y constituye el objeto del presente estudio. En esta publicación, a la que seguirán dos artículos más que tratarán, de forma más específica, los experimentos realizados y sus aplicaciones, se evocan los datos básicos del análisis estructural de un árbol. **La estructura del vegetal.** Se determina la definición de los criterios y términos empleados en un estudio de estas características y se describen los modos de crecimiento del árbol y de la ramificación del aparato vegetativo aéreo. Una vez presentado el concepto de modelo estructural se evocan los procesos de reiteración y metamorfosis así como la noción de floración automática. **Características morfológicas del guayabo.** En último lugar, se proponen algunas de las características de la germinación de la semilla, de la aparición de las ramas y de sus hojas y de la inflorescencia, como paso previo a la exposición de los experimentos llevados a cabo que constituirán la segunda parte de un próximo documento. (© Elsevier, Paris)

Côte-d'Ivoire / *Psidium guajava* / arboles / anatomía de la planta / crecimiento