

L'étude architecturale du goyavier.

II. Expérimentations

Jean-Yves Rey

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

Study of the guava tree architecture. II. Experiments.

Abstract — Introduction. Guava trees with a distinct architecture have been observed in situ to reveal any development sequences specific to this species growth. **Development of the aerial parts of the guava tree.** After reviewing the agreements to number the formed axes and to illustrate the observed processes, the growth and development of the guava trees representative of the mechanisms involved were fully described. For each case considered, the description of the phenomena observed was appropriately illustrated. **Root growth and study of stumps.** The development of the root system of the guava tree has been studied on young plants as well as on mature trees. By clearing the stumps of several 6-year-old trees, it was possible to analyze simultaneously the development of both aerial axes and roots. Some basic functions were then revealed. **Discussion and conclusion.** The information gathered during these experiments provided decisive elements for the description of the growth and branching of axes originated from seeds, the progress of the pruning, and the relative movements affecting axes (i.e., erecting, bending, and twisting). These results will be discussed in the third part of this document (to be published). (© Elsevier, Paris)

Psidium guajava / developmental stages / growth / root systems

L'étude architecturale du goyavier. II. Expérimentations.

Résumé — Introduction. L'observation in situ des goyaviers présentant une architecture caractéristique a permis de mettre en évidence des séquences de développement spécifiques à la croissance de l'espèce. **Développement des parties aériennes du goyavier.** Après une mise au point portant sur les conventions adoptées pour la numérotation des axes formés, et sur la représentation schématique des processus observés, la description de la croissance et du développement des goyaviers particulièrement démonstratifs des mécanismes mis en jeu a été présentée. Dans chacun des cas considérés, la description des phénomènes observés a été appuyée par une illustration appropriée. **Croissance racinaire et observations de souches.** L'étude de la formation du système racinaire de jeunes plants a été complétée par l'observation de celui d'un arbre plus âgé. La mise à nu de différentes souches d'arbres âgés de 6 ans a permis d'analyser en parallèle le développement des axes aériens et celui des racines. Certains fonctionnements de base ont pu ainsi être mis en évidence. **Discussion et conclusion.** Les informations collectées à l'issue de ces travaux ont apporté des éléments déterminants pour décrire la croissance et la ramification de l'axe issu de graine, la progression de l'élagage et les mouvements relatifs – érections, courbures et torsions – affectant les axes. Ces résultats seront discutés dans la troisième partie de ce document, à paraître. (© Elsevier, Paris)

Reçu le 16 septembre 1997

Accepté le 26 février 1998

Fruits, 1998, vol. 53, p. 241–255
© Elsevier, Paris

RESUMEN ESPAÑOL, p. 255

Psidium guajava / stade développement / croissance / système racinaire

1. introduction

La première partie de ce document, déjà publiée [1], a permis rappeler quelques définitions et concepts, considérés lors de l'étude architecturale d'un arbre, qui aideront à mieux comprendre les travaux plus spécifiques, présentés ici, appliqués à l'étude de la croissance du goyavier.

Les observations effectuées ont permis de suivre le développement d'un certain nombre d'arbres de la germination à la production ; ces arbres ont été choisis de façon à illustrer certains phénomènes communs à l'espèce, mais particulièrement nets chez les individus spécifiques considérés. Tous les arbres observés provenaient de semis. Nous avons cherché à mettre en évidence des séquences de développement à travers différents schémas de différenciation, chacun apportant un éclairage particulier, de façon à mettre en évidence certains fonctionnements de base.

Les analyses ont porté d'abord sur l'observation des parties aériennes des arbres sélectionnés, puis sur le développement de leur système racinaire et de la souche qui résulte de l'ensemble.

2. développement des parties aériennes du goyavier

2.1. expérimentation et conventions

2.1.1. matériel végétal observé

Compte tenu de la rapidité du cycle de développement morphogénétique du goyavier, nous avons pu observer les arbres dès la germination de graine ; les informations collectées ont été complétées ensuite, si nécessaire, par l'étude de phénomènes apparaissant sur des arbres plus âgés.

Lors de leur plantation, les arbres observés ont été placés dans des conditions de croissance les plus proches possibles des conditions optimales de croissance ; pour cela, ils ont été irrigués au

cours des premières années de leur développement et protégés des diverses agressions susceptibles d'entraver leur évolution séquentielle normale.

2.1.2. conventions relatives à la numérotation des axes

Les rameaux formés sur les arbres suivis au cours de l'expérimentation ont dû être identifiés avec précision afin de suivre leur évolution. Pour cela, chacun d'eux a été repéré par une étiquette placée, chaque mois, à son extrémité et mentionnant la date de cette opération et le numéro de code de l'axe.

Le code utilisé a été basé sur le principe suivant :

- en dépit de la tradition selon laquelle l'axe issu de la germination de la graine s'appelle l'axe 1 et afin d'alléger l'écriture du code de numérotation des rameaux, nous avons préféré nommer ce premier axe, l'« axe central » (AC) et convenir que l'axe « R1 » serait le premier axe d'ordre 2 qui apparaîtrait sur AC,

- sur cet axe AC, les rameaux d'ordre 2 ont été numérotés de 1 à n ; lorsque plusieurs rameaux sont apparus au cours du même mois, celui placé en position basale a été numéroté en premier et les suivants, en remontant vers l'extrémité du rameau porteur, se sont vus attribuer les numéros chronologiques suivants (*figure 1.a et .b*),

- sur ces rameaux en sont apparus d'autres qui ont été numérotés de la même façon, mais ceux-ci ont gardé, en préfixe, le numéro d'ordre de leur rameau porteur : ainsi, le troisième rameau formé sur l'axe 1 – premier rameau formé sur AC – a été nommé « axe 1-3 » ; si deux rameaux sont apparus en même temps à un même nœud, ils ont été nommés « n » et « n bis » : ainsi en est-il, sur la *figure 1.c*, pour les rameaux « 2-1 » et « 2-1 bis » ; si le bourgeon terminal d'un rameau numéroté « x » a avorté et que les deux axillaires placés immédiatement en dessous ont pris le relais, les rameaux qui en ont été issus ont été nommés x_a et x_b : c'est le cas des rameaux « 6_a » et « 6_b » de la *figure 1.c*.

Ce code a permis d'identifier avec précision le moment d'apparition de chaque

portion de rameau, et donc de mesurer sa croissance mensuelle ou d'établir le nombre d'entre-nœuds formés durant une période donnée. La méthode de numérotation peut également être utilisée pour reconstituer la croissance de l'arbre porteur de ces rameaux, connaître la durée de vie des feuilles et définir le type de développement – sylleptique ou proleptique – des axes.

2.1.3. conventions relatives aux schémas

Pour l'observateur qui regarde un arbre, les rameaux peuvent présenter trois orientations principales qui sont plus ou moins difficiles à schématiser :

- les rameaux en position latérale sont les plus faciles à représenter ; dans nos figures ils ont été dessinés en simples traits,

- les rameaux courbés vers l'observateur, qui, regardés de face dans le plan de courbure, apparaissent confondus avec un axe vertical, ont justifié d'une représentation particulière ; celle adoptée consiste à identifier ces rameaux par des hachures,

- enfin, les rameaux courbés dans le sens opposé à l'observateur ont mérité également d'être distingués des autres afin de donner une représentation réaliste de l'ensemble de l'arbre ; ils ont été dessinés en traits noirs épais.

Par ailleurs, sur un axe, les feuilles tombent dans l'ordre avec lequel elles sont apparues, en commençant, par les plus âgées, donc les plus basses. Pour distinguer les portions d'axes portant ou non des feuilles, le seul marquage de l'emplacement de la paire de feuille la plus basale du rameau suffit, car, à partir de celle-ci, il en porte tacitement jusqu'à son extrémité.

2.2. croissance et développement d'arbres caractéristiques

2.2.1. croissance de plantules et jeunes arbres

Le premier arbre choisi pour décrire le début du développement du goyavier,

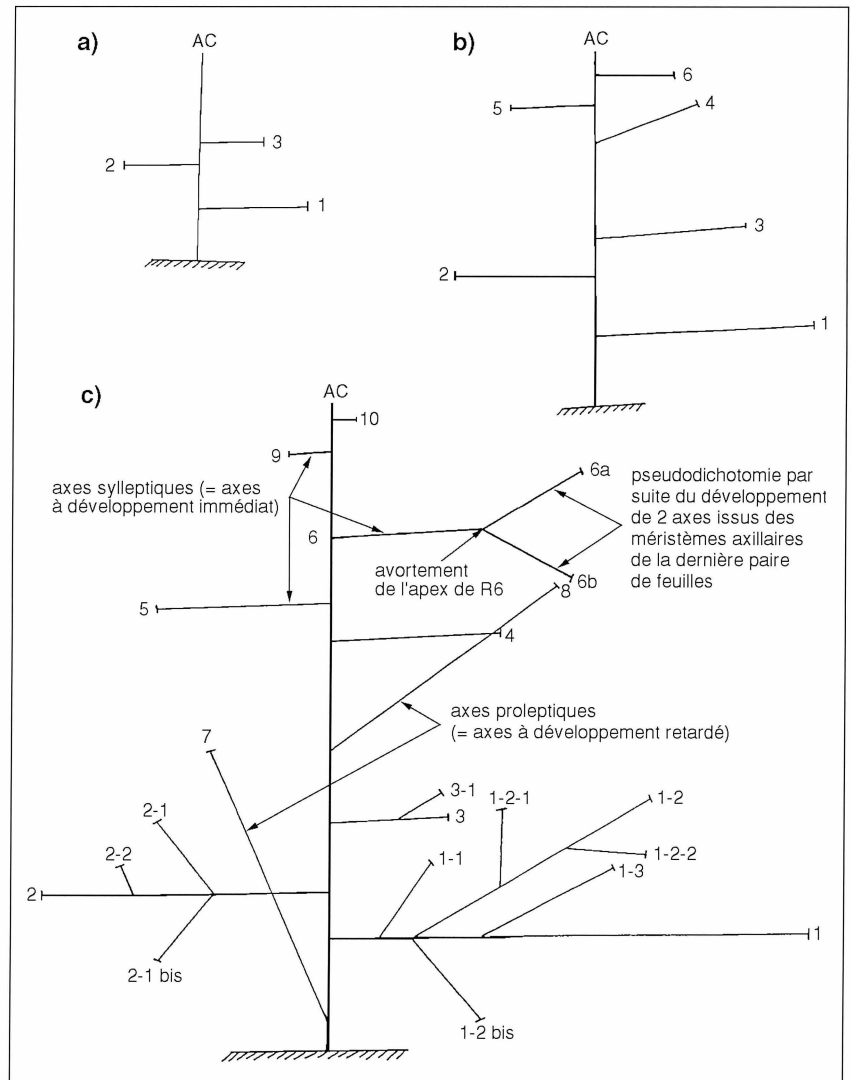


Figure 1.

Convention d'écriture permettant d'identifier les axes d'un goyavier au fur et à mesure de leur formation et de leur croissance.

appelé « arbre I » a eu une croissance apte à illustrer des phénomènes communs à tous les individus observés au cours de cette expérimentation :

La surface foliaire des limbes du premier nœud formé à la base de l'axe épicotylé a été très faible et l'entre-nœud court. Au fur et à mesure que le rang du nœud produit a augmenté, l'entre-nœud est devenu plus long et la surface foliaire plus importante, pour se stabiliser vers le quinzième nœud. L'axe AC a eu une croissance continue ; il était pourvu de feuilles opposées décussées et la croissance de son extrémité s'est faite dans la direction verticale.

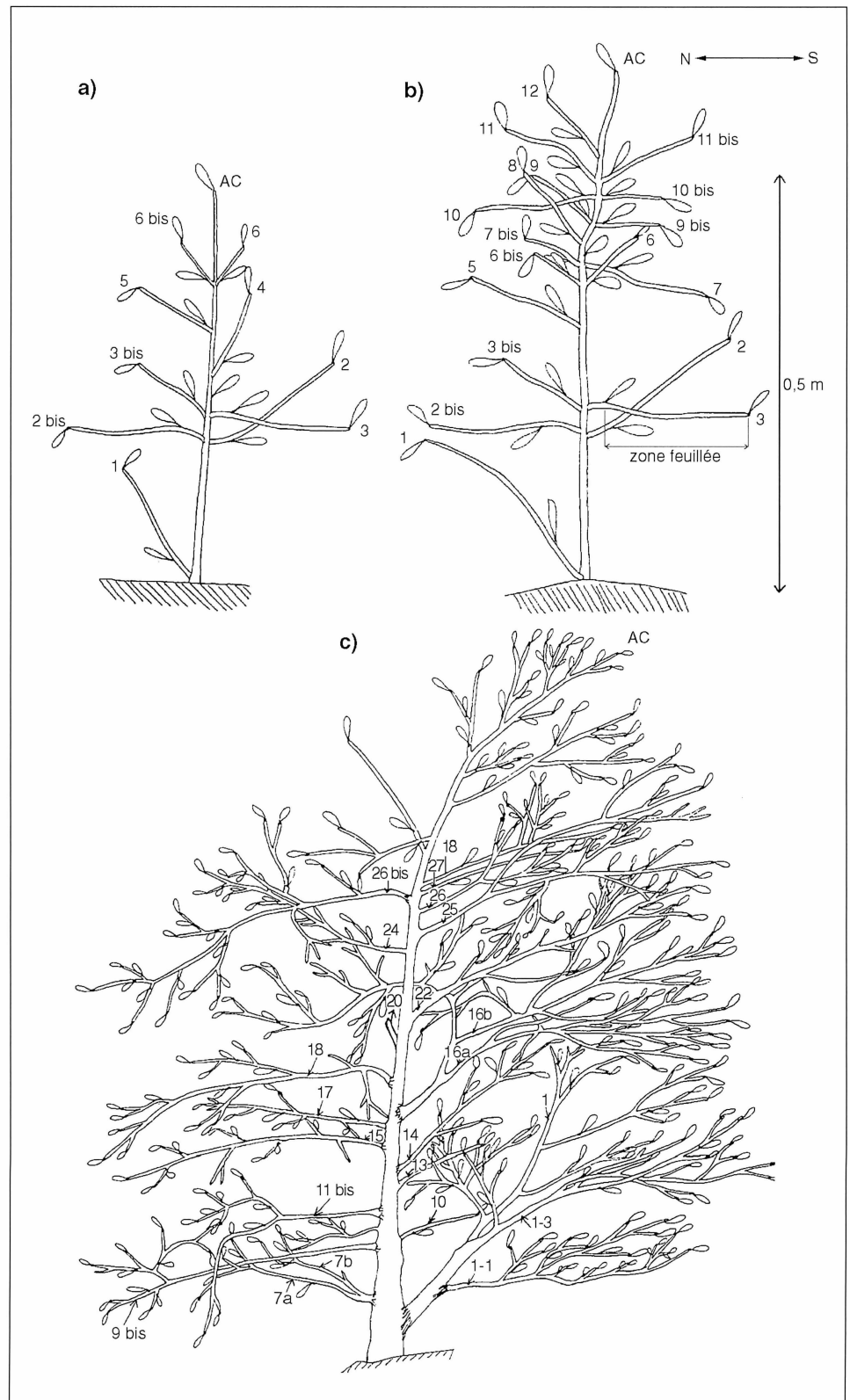


Figure 2.
 Croissance le l'arbre I observé de l'ouest.
 a) plant âgé de 12 mois.
 b) plant âgé de 16 mois.
 c) arbre âgé de 5 ans.

Ultérieurement des rameaux sylleptiques d'ordre 2 à tendance plagiotrope, disposés de façon diffuse le long de l'axe central, se sont développés (*figure 2.a*). Chez le goyavier, outre le port horizontal, la plagiotropie se manifeste par le développement des limbes dans un plan horizontal. Cela est obtenu par des torsions de l'entre-nœud qui se font en sens inverse d'un entre-nœud au suivant et par des torsions des pétioles ou des articulations entre le pétiole et le limbe. L'hypophylle des rameaux sylleptiques est, au plus, de la même longueur que celle des entre-nœuds suivants, mais, en général, il est plus court et les préfeuilles ont un limbe réduit et déformé.

Les rameaux d'ordre 2, plagiotropes, ont eu, comme l'axe central, une croissance continue. Au cours de leur développement, des inflorescences sylleptiques ont pu être observées à l'aisselle des feuilles.

Au fur et à mesure de l'allongement de l'axe central, de nouveaux axes d'ordre 2 sont ensuite apparus, tandis que les plus anciens se ramifiaient en donnant des axes plagiotropes sylleptiques. Certains rameaux ont poussé pendant un mois ou deux, puis leur croissance a cessé ; certains autres se sont élagués quelques mois après leur formation.

À plusieurs reprises, l'axe central s'est courbé, puis il s'est redressé (*figure 2.b*). Toutefois, à partir d'un stade de dévelop-

pement donné cette courbure est devenue irréversible et l'axe AC a adopté une croissance horizontale (*figure 2.c*).

Les inflorescences se sont développées de manière sylleptique à partir de méristèmes axillaires d'axes en croissance. Ces axes pouvaient être sylleptiques plagiotropes d'ordre 2 ou plus, mais, généralement, il s'agissait d'axes particuliers – les « brindilles » – qui sont apparues de manière proleptique sur la partie basale défoliée plagiotrope de leur axe porteur.

A la base de ces brindilles, une ou deux paires de cataphylles écailleuses correspondant à des entre-nœuds nuls ont été d'abord observées, puis une ou deux paires d'organes foliaires à limbe réduit et déformé, avec des entre-nœuds courts, identiques à ceux qui existent à la base des axes sylleptiques, ont été formés (*figure 3*). Enfin des feuilles à limbe maximal (FLM) sont apparues, portant, généralement, des inflorescences à leur aisselle. Après émission de trois à cinq paires de FLM, le bourgeon terminal s'est desséché et est tombé. L'abscission a eu lieu à la base du dernier entre-nœud, au niveau de la dernière paire de feuilles développées. Comme à la même période d'autres types d'axes continuaient leur croissance, l'avortement des bourgeons terminaux des brindilles n'est probablement pas à imputer aux conditions extérieures, mais à un phénomène physiologique endogène.

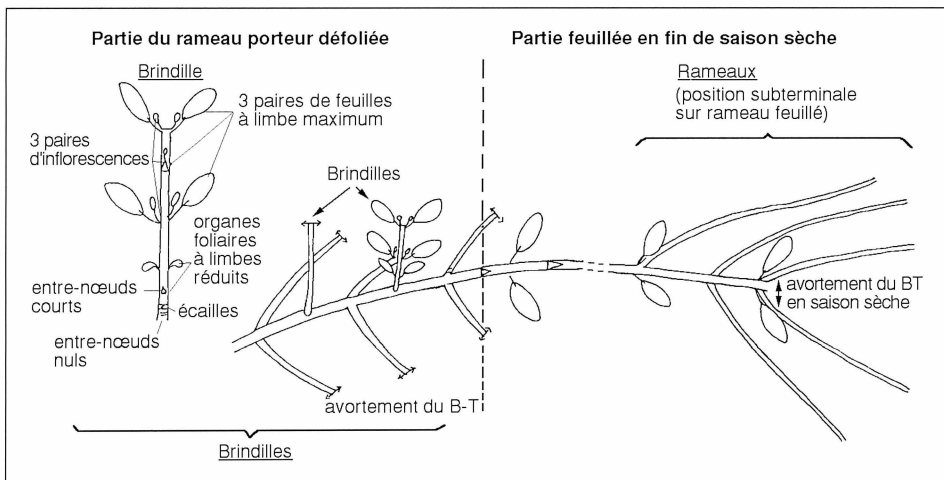
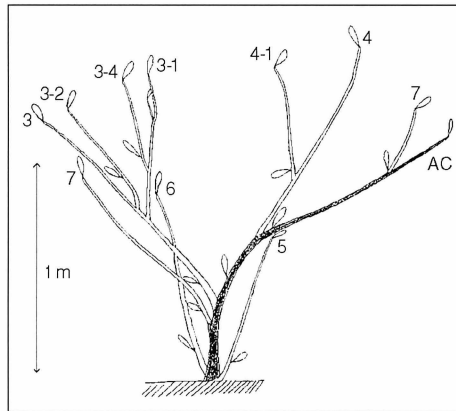


Figure 3. Croissance des rameaux de l'arbre I après la saison sèche (BT : bouton terminal).

Figure 4.
Architecture de l'arbre II âgé
de 16 mois, observé du sud-est.



Le développement des brindilles a été favorisé par un climat pluvieux succédant à un stress hydrique. Au cours des saisons sèches suivantes, les brindilles sont apparues sur la partie de l'axe porteur, récemment défeuillée, c'est-à-dire dans une zone plus éloignée de l'axe central qu'au

Figure 5.
Architecture de l'arbre II âgé
de 5,5 ans, observé du sud.
L'axe central est ombré.

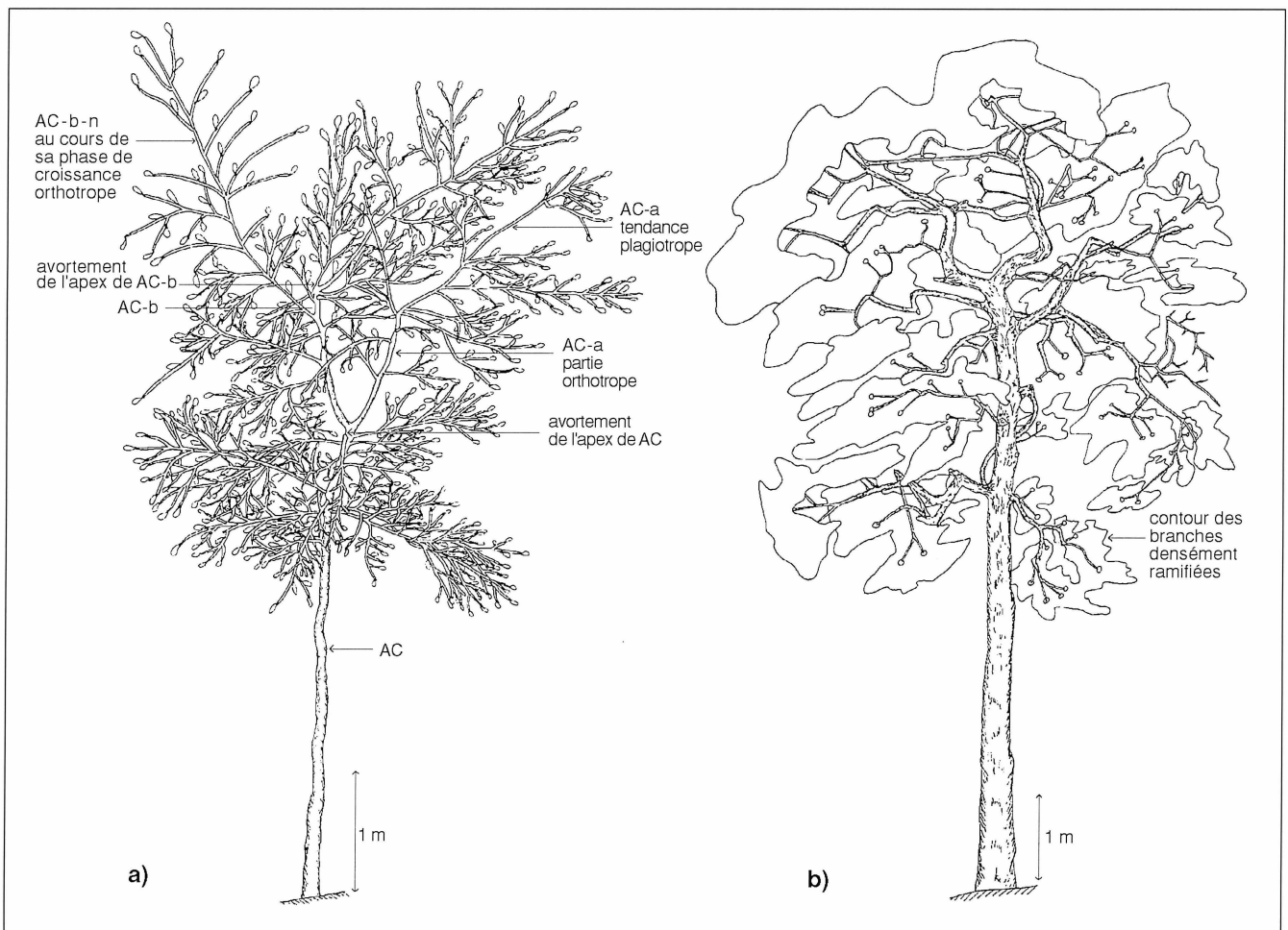


cours de la saison précédente. Elles ont envahi progressivement l'ensemble des rameaux, tandis qu'à proximité du tronc elles étaient éliminées par élagage naturel.

Certains apex d'axes proleptiques florifères, qui n'avaient pas avorté, ont donné un rameau horizontal ou vertical à la base, et plagiotrope ensuite. Des brindilles sont apparues ultérieurement sur de tels axes (*figure 2.c*).

Globalement, sur les axes horizontaux, il s'est donc produit, progressivement, un élagage des rameaux apparus sur la partie proximale, alors que la partie distale était envahie par les rameaux florifères.

Un rameau ombragé ne se développe plus et il est éliminé. L'élagage se poursuit progressivement et peut concerner des branches maîtresses de plus de 10 cm de diamètre. Ainsi, toute la partie centrale de l'arbre adulte se dégarnit progressivement.



Une branche âgée est un complexe ramifié formé d'axes plagiotropes ou mixtes, d'origine sylleptique ou proleptiques, entiers ou amputés de leur partie apicale par élagage naturel. Par suite, lorsque les observations faites sur cet « arbre I » ont cessé, son tronc était un axe mixte, vertical puis horizontal, portant des branches ramifiées à tendance plagiotropes (figure 2.c). Les inflorescences se développaient sur des axes horizontaux en croissance ou, majoritairement, sur les brindilles issues des zones récemment défoliées des complexes ramifiés plagiotropes.

2.2.2. observation de l'« arbre II »

Par rapport au développement de base illustré par l'« arbre I », l'« arbre II » a pré-

senté un type de croissance particulier qui a abouti à un port différent.

Neuf mois environ après le semis, des rameaux se sont développés sur l'axe central de cet « arbre II » ; le rameau R1 a été proleptique, issu de la base du tronc ; il présentait un port érigé. Les autres rameaux ont été plagiotropes, d'origine sylleptique. Simultanément l'axe central s'est courbé vers le nord-est.

Un mois plus tard, un rameau R4, sylleptique, s'est développé verticalement au niveau de la courbure de l'axe central dont la croissance horizontale a été alors accentuée. La croissance de tous les axes a été vigoureuse.

Deux mois plus tard, le rameau R4 s'est ramifié et s'est courbé à son tour

Figure 6.
Aspect des arbres
de la variété Nkolbisson.
a) arbre III.
b) arbre IV.

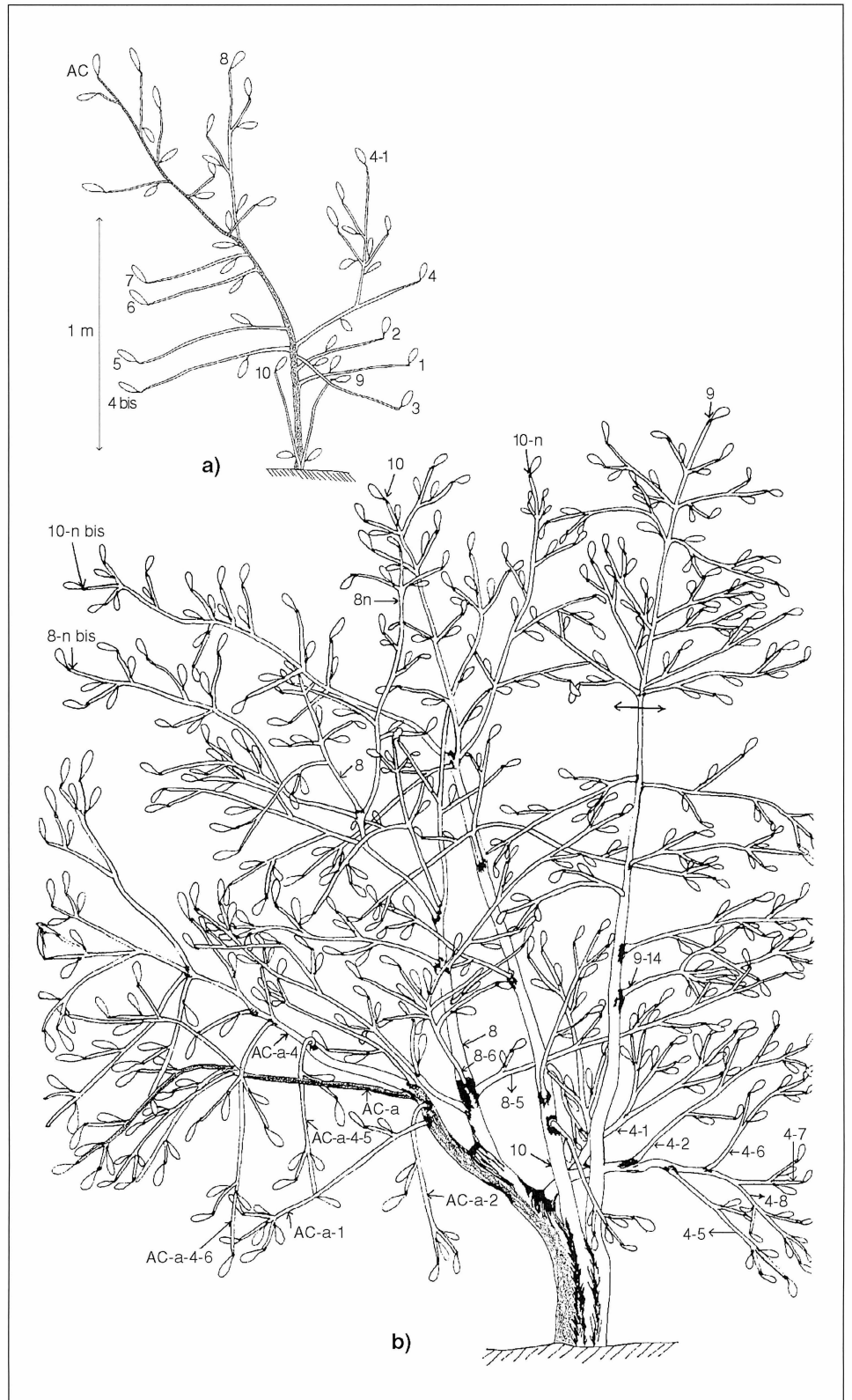


Figure 7.
 Architecture de l'arbre V vu du sud.
 L'axe central est ombré.
 a) plant âgé de 18 mois.
 b) arbre de 4 ans.

vers le nord, tandis que R4-1 se développait vers le sud. A la même période, deux axes proleptiques orthotropes, R5 et R6, apparaissaient au collet de l'axe central, de part et d'autre de R1 (*figure 4*).

Au cours des mois suivants, l'axe R7, sylleptique et érigé, s'est développé sur la partie distale plagiotrope de l'axe central et trois rameaux – R8, R9 et R10 B –, orthotropes et proleptiques ont pris naissance à la base de l'axe central.

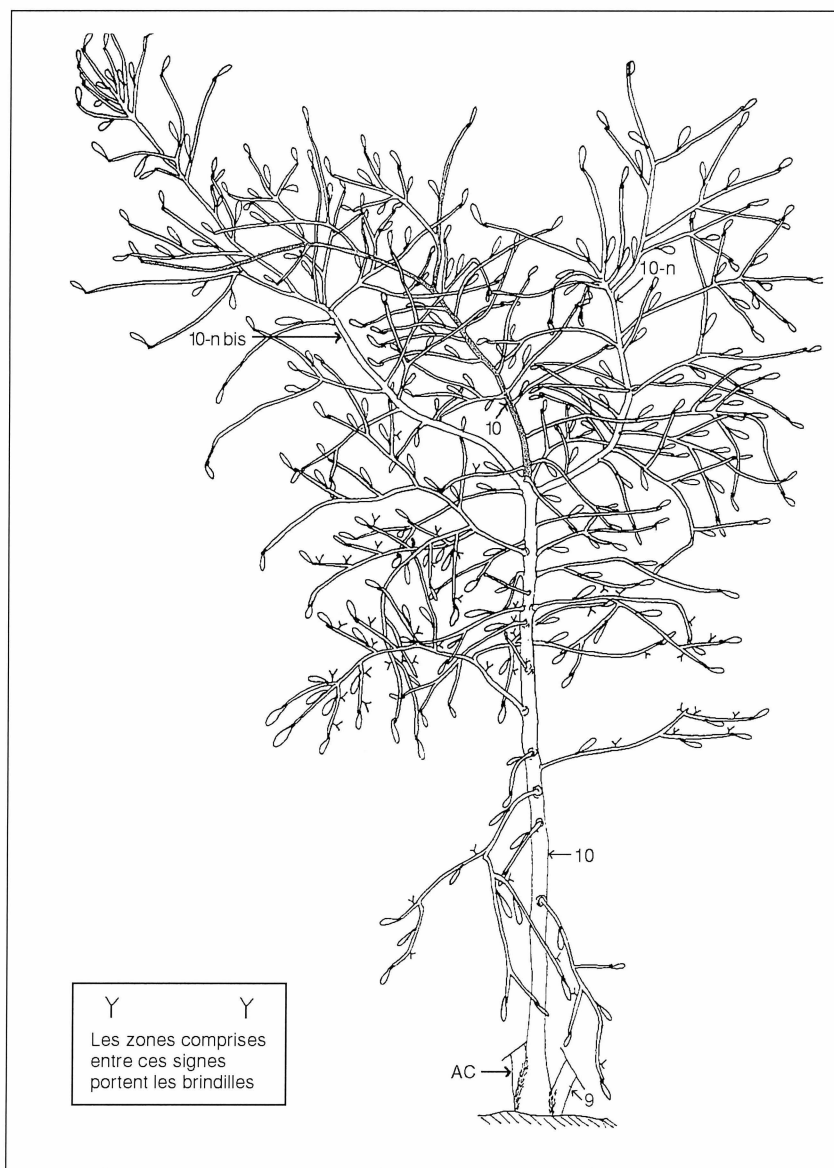
Tous les axes orthotropes ont poussé, émis des rameaux sylleptiques plagiotropes, puis se sont recourbés pour croître horizontalement, tandis que des rameaux sylleptiques se développaient au niveau de la courbure en donnant des axes mixtes, etc. (*figure 5*).

Sur les branches horizontales correspondant soit à des axes plagiotropes dès l'origine, soit à la partie distale d'axes mixtes, sont apparues des brindilles proleptiques, généralement florifères. Ces axes ont envahi progressivement le rameau qui les portait de manière acropète, tandis qu'ils étaient élagués sur la partie proximale. En raison du ralentissement, puis de l'arrêt de croissance terminale des branches, ils ont atteint l'extrémité ramifiée de l'axe porteur et servi, alors, de support à de nouvelles brindilles.

En conclusion, sur cet « arbre II », des axes mixtes sylleptiques se sont développés au niveau de la courbure des axes qui leur ont donné naissance et des axes proleptiques se sont formés à partir du collet. Ces axes proleptiques, orthotropes au début de leur développement, se sont ramifiés sylleptiquement avant de prendre une direction de croissance horizontale.

2.2.3. observation d'arbres de la lignée « Nkolbisson »

La variété locale du goyavier appelée « Nkolbisson » se caractérise par une croissance en hauteur tout à fait exceptionnelle. De tels arbres, d'âges divers, sont répartis dans le domaine agronomique de Nkolbisson au Cameroun ; certains ont plusieurs dizaines d'années. La



croissance de deux d'entre eux, que nous appellerons l'« arbre III » et « arbre IV », a été plus particulièrement suivie.

2.2.3.1. observation de l'« arbre III »

Dans un premier temps, la croissance de l'« arbre III » a été proche de celle de l'« arbre I » précédemment décrit. Elle s'en est distinguée toutefois par une croissance en hauteur beaucoup plus forte. L'axe central, très érigé, a émis de nombreux axes plagiotropes dont une grande majorité s'est élaguée.

Figure 8. Représentation du complexe formé à partir de l'axe R10 par l'arbre V, alors âgé de 4 ans et 10 mois.

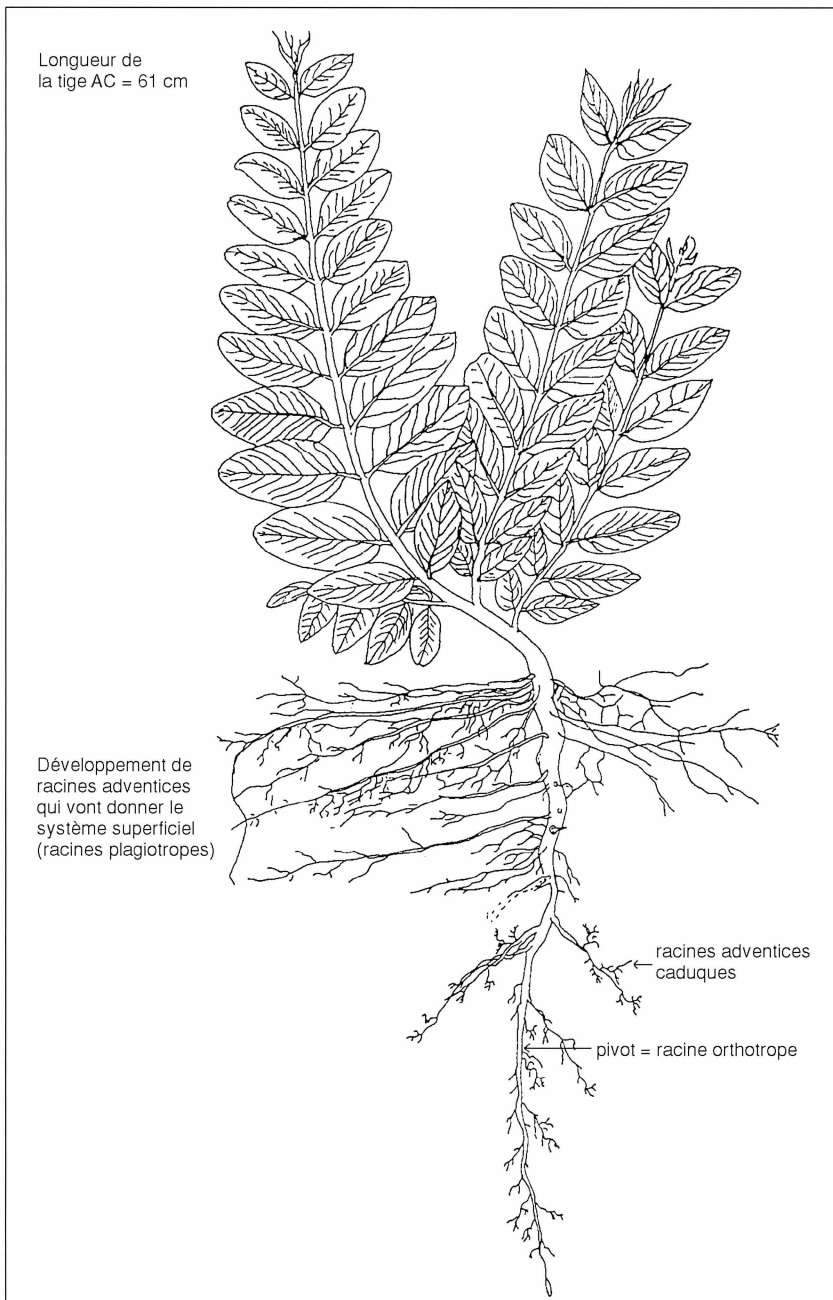


Figure 9.
Jeune plant de goyavier issu
de semis, âgé de 4,5 mois.

En 1990, la première série de rameaux vivants se trouvait à, environ, 3,5 m du sol. À plusieurs reprises, en saison sèche, l'extrémité de l'axe central s'est affaissée, mais, ensuite, après la pluie, elle s'est redressée et l'axe a repris une croissance verticale, alors que le tronc conservait la marque de ce phénomène (*figure 6.a*).

Les rameaux plagiotropes les plus vigoureux se sont ramifiés dans un plan horizontal et ont ensuite porté des brindilles proleptiques fructifères. Certaines d'entre elles, dont l'apex n'a pas avorté, se sont recourbées progressivement vers la direction horizontale.

Un mètre environ au-dessus de la première série de branches plagiotropes subsistant en 1990, l'apex de l'axe central a avorté accidentellement à la suite d'une attaque de punaises. Plus tard, les deux bourgeons du nœud épargné par les insectes, le plus proche de l'apex, ont donné naissance à deux axes : AC_a et AC_b . L'un a poussé sur environ 50 cm à 45° par rapport à la direction verticale, puis il s'est développé horizontalement en se ramifiant. L'autre a été totalement érigé et a émis des ramifications plagiotropes. Après une croissance de 2 m, son apex a été détruit accidentellement. Les bourgeons situés en dessous de la zone nécrosée se sont alors développés pour donner trois axes horizontaux issus des deux nœuds subterminaux. Ces axes se sont ramifiés également dans le plan horizontal, et, sur l'un deux, un axe sylleptique orthotrope s'est formé à 1,5 m de sa base.

La croissance en hauteur s'est poursuivie grâce au développement d'un axe AC_b-n , issu d'un bourgeon situé à 40 cm en dessous de l'extrémité de l'axe AC_b .

AC_b-n a atteint environ 2 m de hauteur et son extrémité s'est recourbée vers l'horizontale, tandis que des axes orthotropes se développaient à la face supérieure de sa zone recourbée.

Globalement, entre 6 et 8 m de hauteur, le tronc a perdu sa prédominance ; sa croissance est devenue sympodiale par destruction accidentelle des apex, au profit d'axes mixtes occupant des positions périphériques par rapport à ce tronc.

2.2.3.2. observation de l'« arbre VI »

Le second arbre de la variété Nkolbisson observé, « l'arbre IV », est apparu comme composé de deux parties distinctes (*figure 6.b*) :

– un tronc droit vertical, de 10 m de hauteur, portant de grosses branches hori-

zontales de plus en plus densément ramifiées vers leur extrémité distale,

– une partie supérieure constituée d'axes verticaux prenant naissance sur des branches plagiotropes.

Les axes verticaux étaient formés d'arcs de cercles successifs, orientés vers différentes directions. Les branches sur lesquelles ces axes avaient pris naissance étaient tantôt des axes plagiotropes, tantôt la partie plagiotrope de l'axe central prenant une direction de croissance horizontale à son extrémité.

Les axes verticaux portaient des rameaux mixtes ou plagiotropes ramifiés et fructifères à leur extrémité. L'observation de ces extrémités, ainsi que de la périphérie de l'arbre, montrait que les branches de la partie supérieure de ce goyavier étaient constituées par les parties basales d'axes mixtes ou horizontaux.

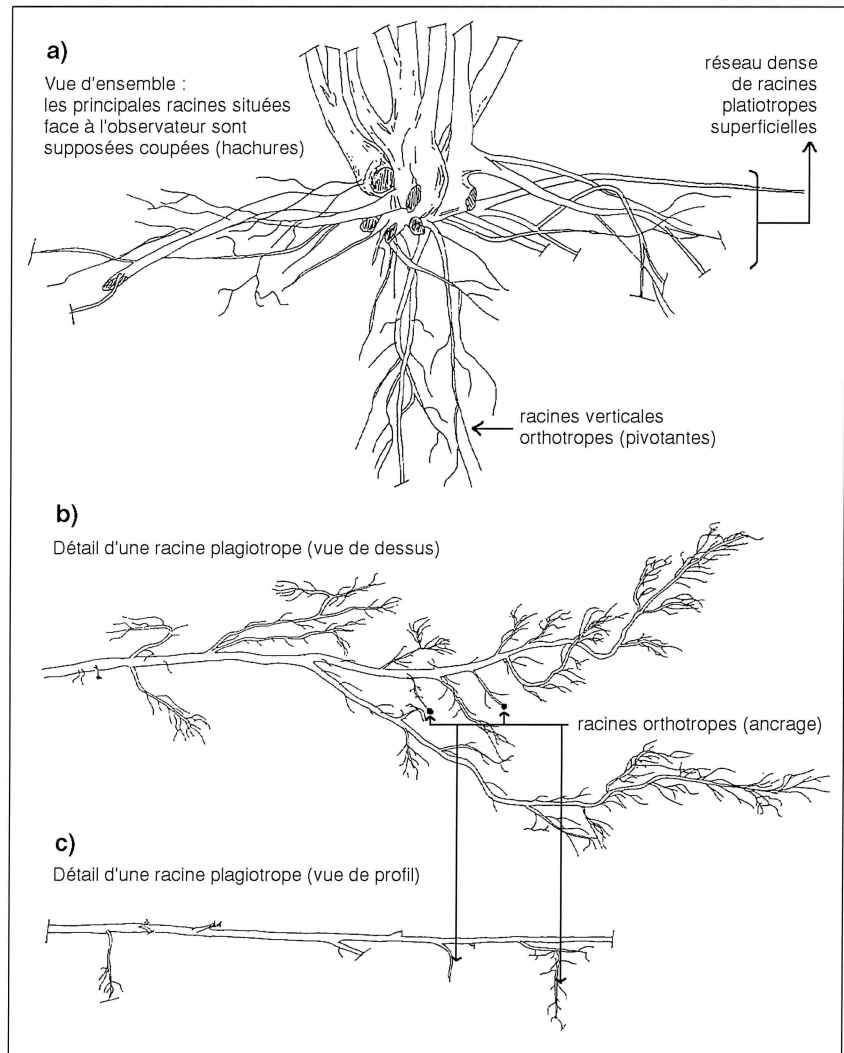
2.2.4. autre type de croissance observé sur l'« arbre V »

Lors de la phase de croissance orthotrope de « l'arbre V », le dernier de cette série d'arbres observés, l'axe AC issu de la graine a donné naissance à cinq rameaux sylleptiques plagiotropes : axes R1 à R5. Puis il s'est courbé et a continué d'émettre des pousses sylleptiques. L'une d'elles – correspondant à l'axe R8 –, apparue à la face supérieure de l'axe central recourbé, a été vigoureuse, orthotrope et a donné naissance, à son tour, à des rameaux sylleptiques (*figure 7.a*).

Simultanément, deux rameaux – R9 et R10 – se sont développés à la base de l'axe central.

Par la suite, ces axes R8, R9 et R10 ont eu une croissance vigoureuse, strictement orthotrope, tandis que l'axe central se courbait de plus en plus, en perdant de sa vigueur.

L'axe R4-1, primitivement orthotrope, a fait subir un mouvement de torsion à l'axe R4 de telle façon que cet axe R4 et l'ensemble de ses ramifications se sont retrouvées dans un plan horizontal (*figure 7.b*).



Les axes R8, R9 et R10, qui ont poussé verticalement, ont donné naissance à de nombreux rameaux sylleptiques plagiotropes qui, dans l'ensemble, ne se sont pas ramifiés, ont eu une croissance et une durée de vie souvent limitées et ont émis, en vieillissant, des brindilles proleptiques fructifères. Toutefois, au niveau du tiers supérieur de l'arbre, des rameaux axillaires, portés par ces axes R8, R9 et R10, se sont développés vigoureusement dans une direction oblique et se sont eux-mêmes ramifiés en donnant des axes sylleptiques plagiotropes : axes R8-n et R8-n bis et axes R10-n et R10-n bis. L'élagage naturel a alors été très intense à la partie inférieure de l'arbre (*figure 8*).

Figure 10. Système racinaire d'un goyavier âgé de 5 ans, observé à Korhogo en Côte-d'Ivoire.

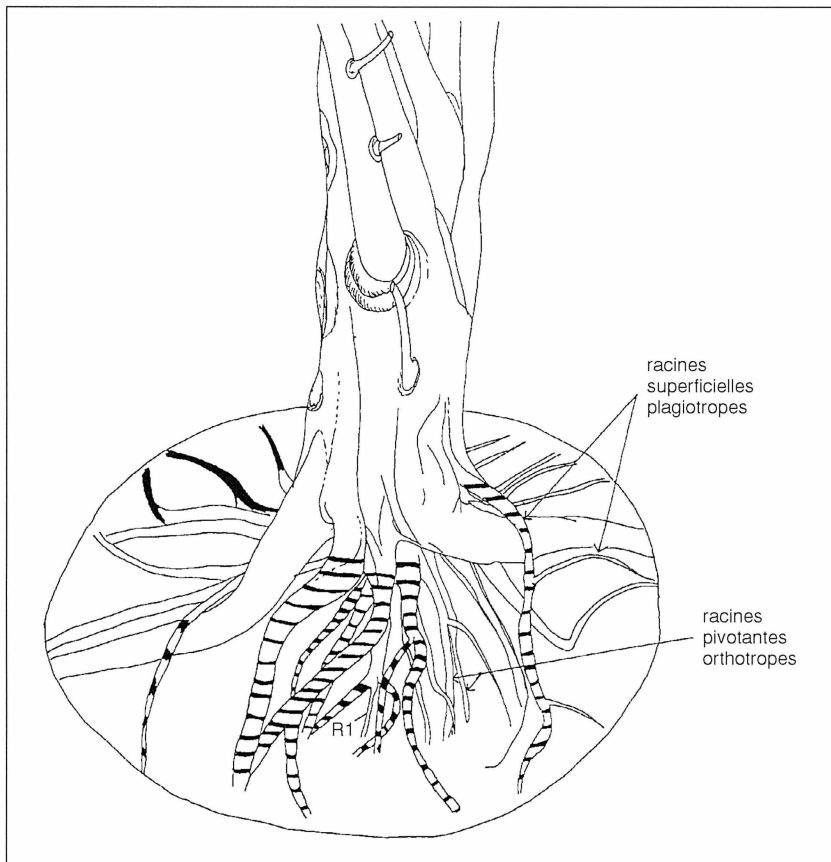


Figure 11. Aspect de la souche d'un goyavier de 8 ans, montrant la base du tronc et la naissance des racines principales.

Au cours de la saison sèche suivante, les extrémités des axes principaux – les axes R8, R9 et R10 – se sont recourbées vers le bas et, ensuite, ce sont les axes entiers, devenus troncs multiples, qui se sont inclinés, tandis que de nouveaux ensembles ramifiés orthotropes prenaient naissance à la partie inférieure de l'arbre.

Les caractéristiques de croissance des arbres du type de l'« arbre V » sont donc les suivantes :

- l'axe AC se courbe tôt et des axes proleptiques naissent à la partie supérieure de la courbure,
- des axes orthotropes proleptiques se développent près du collet,
- les branches orthotropes se ramifient abondamment, mais les axes plagiotropes issus de la partie inférieure sont élagués ; ceux qui naissent près de la partie terminale se développent et se ramifient lorsque la zone apicale de l'axe principal se recourbe,

– au cours de fortes pluies, des axes verticaux, même de fort diamètre, se recourbent et se couchent sous l'effet de la masse formée par les branches, feuilles et fruits.

3. croissance racinaire et observations de souches

3.1. observation des racines de jeunes plants

Au cours de la germination, quand l'axe hypocotylé sort de terre, le pivot mesure déjà plusieurs centimètres. En milieu non contraignant, sa croissance verticale va se poursuivre et il va former des radicules à tendance horizontale ou oblique, à durée de vie limitée.

Lorsque les conditions sont favorables, les axes issus de la graine mesurent entre 30 et 60 cm entre le quatrième et le cinquième mois après le semis ; des racines à croissance retardée apparaissent alors sur la portion proximale du pivot, à 1 ou 2 cm en dessous du niveau du sol ou du collet (figure 9). Ces racines se développent rapidement et d'autres vagues proleptiques apparaissent sur la partie proximale du pivot, tandis que, plus en profondeur, peuvent naître quelques racines à tendance verticale.

Le système racinaire obtenu est donc très contrasté ; il comprend une partie orthotrope formée du pivot et, éventuellement, quelques racines à tendance verticale ou oblique prenant naissance plus ou moins profondément, ainsi qu'un système plagiotrope superficiel dense.

3.2. observation des racines d'un arbre de 5 ans

Des observations de racines ont été réalisées, à Korhogo, sur un arbre âgé de 5 ans. Une tranchée de 1 m de profondeur a été aménagée, à partir de laquelle les racines ont été décapées à l'aide d'un jet d'eau.

Sur l'arbre adulte, comme sur le système racinaire des jeunes plants observés précédemment, il apparaît une opposition entre un système pivotant vertical, issu de la base du tronc, et un ensemble traçant dense horizontal situé à 40 cm de profondeur ; il n'y a pas de système intermédiaire (*figure 10.a*). En revanche, sur certaines racines horizontales, des racines verticales peuvent se former à des distances variables du tronc (*figure 10.b et c*).

Il existe donc un double système d'exploration du sol formé d'une part par le pivot et les racines verticales qui y prennent naissance en position distale et complété d'autre part par un système proleptique superficiel issu de la partie proximale du pivot.

3.2. observation de souches d'arbres de semis

Pour l'observation de souches issues de la croissance d'arbres de semis, les arbres n'ont pas été arrachés, mais la terre a été dégagée autour de la souche et de la base des racines à l'aide d'un petit pic. Les observations ont été faites sur des arbres âgés de 6 ans.

3.2.1. souche 1

La première souche observée a été celle d'un arbre possédant un tronc dont la branche verticale la plus basse était située à environ 30 cm de la surface du sol (*figure 11*).

Le système racinaire était constitué d'un ensemble plagiotrope superficiel très développé formé de racines de 10 à 15 cm de diamètre à leurs bases et de quelques racines orthotropes de diamètre plus modeste – 2 à 3 cm –, naissant à la partie inférieure du tronc. D'autres observations, effectuées à Yaoundé au Cameroun, sur des sols argileux mais homogènes sur plus de 10 m, ont montré qu'à 4 ans, ces racines pouvaient atteindre plus de 4 m de profondeur

3.2.2. souche 2

La deuxième souche a été observée à Garoua (Cameroun) sur un arbre à l'as-

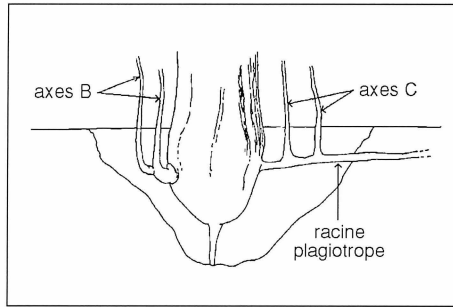
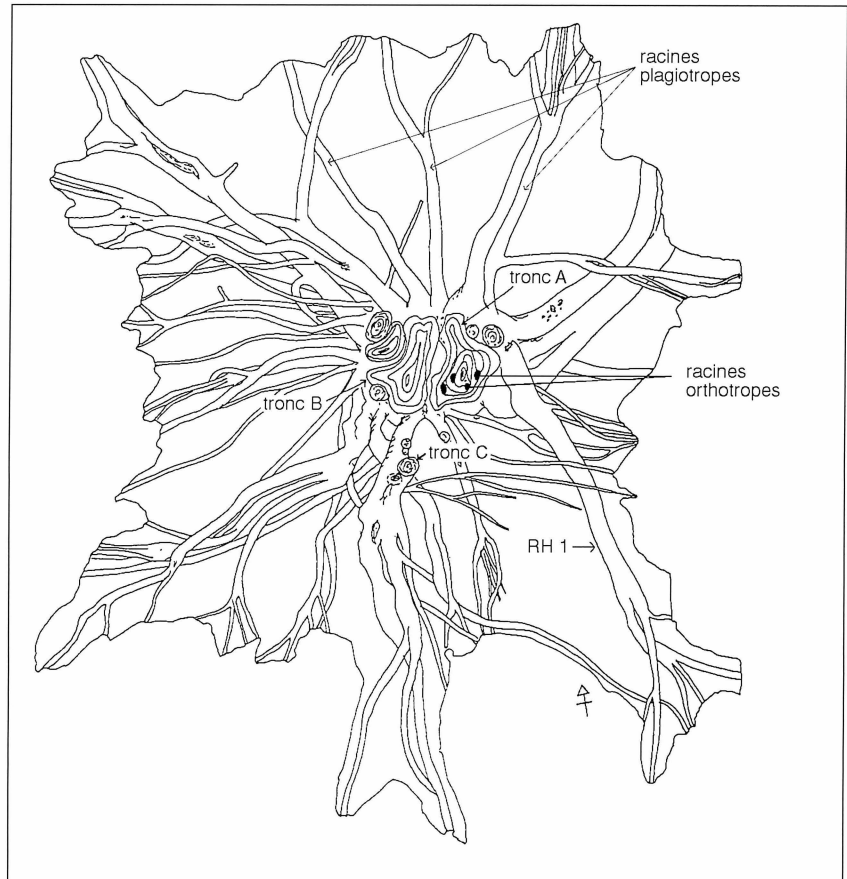


Figure 12. Développement d'axes orthotropes souterrains, observés par dégagement de la souche d'un goyavier à Garoua au nord du Cameroun.

pect buissonnant, formé d'un tronc B principal entouré d'axes verticaux de 3 à 5 cm de diamètre (*figure 12*). Après dégagement du sol sableux accumulé autour de la souche, il a été possible de constater que l'ensemble de ces axes verticaux avaient deux origines : les uns, notés axes B sur la *figure 12*, étaient issus de la partie du tronc proximale du pivot et montraient un renflement à leur base en forme de petit bulbe, tandis que les

Figure 13. Observation du système racinaire d'une souche du goyavier âgé de 8 ans, vue en coupe transversale, faisant apparaître la disposition relative des racines principales. RH ; racine horizontale.



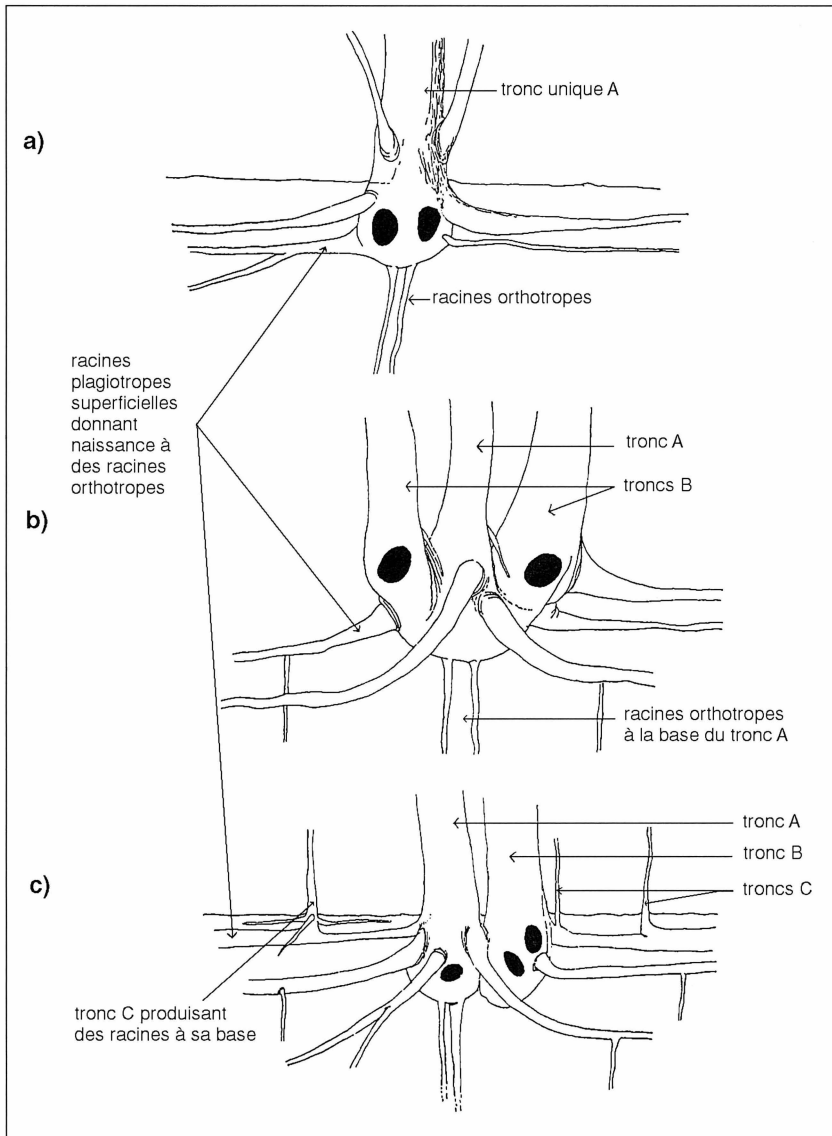


Figure 14. Présentation des différents types de souches rencontrés, illustrant la disposition relative des axes aériens et des racines plagiotropes et orthotropes, chez le goyavier.

autres, notés C, s'étaient développés sur une racine horizontale.

3.2.3. souche 3

La troisième souche étudiée a été celle d'un arbre présentant un port touffu, analogue à celui de la souche traitée précédemment. Cependant, cet individu possédait deux troncs principaux que nous avons identifiés tronc A et tronc B (figure 13). Le tronc originel, ou tronc A, avait un diamètre légèrement inférieur à celui du tronc B.

L'observation de la souche a permis de distinguer les bases de l'un et l'autre tronc, dont chacune est apparue entourée de racines superficielles vigoureuses. Cependant, seul le tronc A disposait de racines pivotantes en dessous de la souche. Par ailleurs, des drageons étaient développés et sur la souche et sur les racines.

3.2.4. synthèse des observations faites sur les souches

Les observations faites sur les souches 1, 2 et 3 permettent d'établir la chronologie de l'apparition des différents axes (figures 14.a, .b et .c).

Le premier tronc, ou tronc A, provient du développement de l'axe issu de la graine qui a également donné naissance à son pivot dans le système racinaire : le pivot (figure 14.a).

Sur la partie proximale du pivot se développent plusieurs séries de racines latérales, plagiotropes et proleptiques, tandis qu'à la base de l'axe central se forment d'autres tiges aériennes verticales. Ces tiges secondaires, ou tronc B, donnent naissance à des racines superficielles plagiotropes et leur diamètre peut devenir supérieur à celui de l'axe central ou tronc A (figure 14.b).

Sur les troncs B ou sur les racines superficielles vont se développer à nouveau des tiges verticales, ou troncs C, émettant des racines horizontales dans leurs parties basales, mais les arbres observés n'ont révélé que seul le tronc A émettait un (ou des) pivot(s). Les racines plagiotropes peuvent porter des racines orthotropes, mais elles ne sont pas situées à la verticale des tiges ayant pris naissance sur ces racines horizontales (figure 14.c).

4. discussion et conclusion

Les observations faites in situ sur la formation des rameaux et des racines du goyavier, et sur leur croissance, ont permis, par la diversité des arbres étudiés et

des stades de développement considérés, de mettre en évidence les particularités du fonctionnement de l'arbre. Les informations collectées à l'issue de ces travaux ont apporté des éléments déterminants pour décrire la croissance et la ramification de l'axe issu de graine, la progression de l'élagage et les mouvements relatifs – érections, courbures et torsions – affectant les axes. Ces résultats seront discutés dans la troisième partie de ce document [2].

L'ensemble de ces phénomènes aboutit à une configuration architecturale qui sera discutée au regard des modèles de développement connus [3]. Le fonctionnement de l'arbre, qui sera démontré comme étant basé sur un fort pouvoir de répétition, sera analysé afin d'expliquer la rusticité du goyavier et son potentiel élevé de multiplication et de conquête de nouveaux territoires.

Références

- [1] Rey J., L'étude architecturale du goyavier. I. Problématique, Fruits 53 (3) (1998) 191–197.
- [2] Rey J., L'étude architecturale du goyavier. III. Interprétations, Fruits 53 (6) (1998) (à paraître).
- [3] Oldeman R.A.A., L'architecture de la forêt guyanaise, mémoire Orstom nE 73, Paris, France, 1974.

Estudio arquitectónico del guayabo.

II. Experimentos.

Resumen — Introducción. La observación *in situ* de aguacates con una arquitectura característica, ha intentado evidenciar secuencias de desarrollo específicas del crecimiento de esta especie. **Desarrollo de las partes aéreas del guayabo.** Tras la puesta a punto de las convenciones adoptadas para la numeración de los ejes formados, y la representación esquemática de los procesos observados, se presentó la descripción del crecimiento y desarrollo de los aguacates, particularmente demostrativos de los mecanismos que están en juego. En cada uno de los casos considerados, se complementó la descripción de los fenómenos con una ilustración adecuada. **Crecimiento radical y observación de las cepas.** El estudio de la formación del sistema radical de plantas jóvenes se completó con el de la observación de un árbol más viejo. Se despejaron varias cepas de árboles de 6 años para poder analizar en paralelo el desarrollo de los ejes aéreos y el de las raíces. Se evidenciaron así ciertos funcionamientos básicos. **Discusión y conclusión.** La información recopilada durante estos trabajos suministró una serie de elementos determinantes para describir el crecimiento y la ramificación del eje procedente de una semilla, la progresión de la poda y los movimientos relativos – tensiones, curvaturas y torsiones – que afectan a los ejes. Estos resultados se discutirán en la tercera parte de este documento que aparecerá próximamente. (© Elsevier, Paris)

Psidium guajava / etapas de desarrollo / crecimiento / sistema radicular