

# L'étude architecturale du goyavier

## III. Interprétations

Jean-Yves Rey

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

### Study of the guava tree architecture. III. Interpretations.

**Abstract — Introduction.** The published description of the development observed in situ of both the aerial structure and the roots of guava trees showing a particular architecture is now being analyzed to explain the apparent capacity of the tree to adapt to new environments. **Life and death of the branches.** The adult tree consists of structural components called modules composed of a mixed axis, vertical then horizontal, developing plagiotropous axes with a couple to many branches on which grow proleptic flower-bearing twigs. The growth of these axes is defined. The natural pruning, particularly intensive for the twigs, may affect all different axes by eliminating parts or entire branches. **Guava tree growth strategy.** During a first phase, for an indefinite length of time, the tree grows according to the Roux model, then the central axis bends and grows horizontally while the plagiotropous axes at the top of the tree grow vigorously. The tree forms a table which develops modules consisting of a mixed axis with plagiotropous branches. Depending on the circumstances, this 'table' may develop directly above the ground or several meters above the ground. The axis originating from the seed is designated as the architectural unit and the other modules as copies of this unit or repeated complexes. Guava trees have numerous possibilities of reiteration. **Conclusion.** Because of their capacity for reiteration and pruning, guava trees evolve constantly in space and time. This plasticity benefits adaptation to different environments and difficult conditions. (© Elsevier, Paris)

*Psidium guajava* / plant developmental stages / growth / branching / plant models

---

### L'étude architecturale du goyavier. III. Interprétations.

**Résumé — Introduction.** La description, déjà publiée, du développement des parties aériennes de l'arbre et de la croissance des racines par observation in situ de goyaviers présentant une architecture caractéristique est maintenant analysée afin d'expliquer l'aptitude manifeste du goyavier à conquérir de nouveaux espaces. **Vie et mort des rameaux.** L'arbre adulte est formé d'ensembles appelés modules, composés d'un axe mixte, vertical puis horizontal, portant des axes plagiotropes plus ou moins ramifiés, donnant eux-mêmes naissance à des brindilles proleptiques florifères. La croissance de ces axes est définie. L'élagage naturel, très intense pour les brindilles, peut affecter tous les types d'axes par élimination de parties ou totalité des rameaux. **Stratégie de croissance du goyavier.** Au cours d'une première phase plus ou moins longue, la croissance de l'arbre est conforme au modèle de Roux, ensuite l'axe central se recourbe pour se développer horizontalement alors que les axes plagiotropes situés près du sommet croissent vigoureusement. L'arbre installe alors une « table » sur laquelle vont se développer des modules constitués par un axe mixte portant des plagiotropes. Selon les cas, cette « table » peut se former à plusieurs mètres de hauteur ou au ras du sol. L'axe issu de la graine est considéré comme l'unité architecturale et les autres modules comme des répétitions de l'unité architecturale, c'est-à-dire des complexes réitérés. Le goyavier utilise de très nombreuses possibilités de réitération. **Conclusion.** En utilisant ses grandes possibilités de réitération et l'élagage, le goyavier peut être en constante évolution dans l'espace et dans le temps. Cette plasticité permet une bonne adaptation à des conditions de milieu variées et difficiles. (© Elsevier, Paris)

Reçu le 16 septembre 1997  
Accepted 16 March 1998

Fruits, 1998, vol. 53, p. 409–420  
© Elsevier, Paris

RESUMEN ESPAÑOL, p. 419

*Psidium guajava* / stade de développement végétal / croissance / ramification / modèle végétal

## 1. introduction

Le goyavier, *Psidium guajava* L., étant cultivé essentiellement pour ses fruits, une meilleure connaissance de la biologie de l'arbre apparaissait 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. L'étude du développement architectural, l'une des voies d'approche de la biologie d'une telle espèce, a fait l'objet du travail présenté. Après avoir rappelé, dans une première partie, les données de base de l'analyse architecturale d'un arbre et les particularités de la culture du goyavier [1], nous avons cherché à décrire le développement des parties aériennes de l'arbre et la croissance des racines par observation in situ de goyaviers présentant une architecture caractéristique [2]. Certaines séquences de développement spécifiques à la croissance de l'espèce ont été ainsi mises en évidence. Elles sont ici rappelées puis analysées afin d'expliquer l'aptitude marquée du goyavier à se multiplier et à conquérir de nouveaux espaces, caractéristique qui pourrait être exploitée pour une meilleure gestion des vergers de production.

## 2. vie et mort des rameaux

### 2.1. croissance et ramification de l'axe issu de la graine

À partir des résultats exposés dans les parties précédentes, la croissance et la ramification de l'axe issu de la graine peuvent être synthétisées comme suit.

L'axe épicotylé a une croissance continue, orthotrope. Les premiers entrenœuds sont courts avec des feuilles à limbes réduits et des bourgeons axillaires renfermant un nombre réduit d'ébauches foliaires. À ce stade le bourgeon terminal lui-même contient peu d'ébauches et le nombre de feuilles en croissance est faible. Progressivement la longueur des entrenœuds augmente ainsi que la surface des limbes et le nombre d'ébauches

contenues dans les bourgeons. À partir d'un certain niveau, variable suivant les individus ou les conditions de milieu, les méristèmes axillaires donnent des rameaux d'ordre 2 dont le caractère plagiotrope se manifeste par une croissance horizontale et une disposition des limbes dans le plan horizontal.

Au cours de périodes favorables à la croissance, se développent simultanément une série d'axes sylleptiques plagiotropes et d'axes orthotropes proleptiques issus de la base de l'arbre. Dans certains cas, ces derniers apparaissent avant les rameaux plagiotropes. Si les conditions restent favorables à la croissance, tous ces axes croissent de manière continue jusqu'à ce qu'ils aient atteint leur longueur maximale. Dès lors la croissance cesse et l'extrémité apicale de l'axe se dessèche.

En période défavorable à la croissance, en saison sèche par exemple, la chute des feuilles s'intensifie. Quand les conditions redeviennent favorables, de nombreux axes proleptiques fructifères – les brindilles –, issus des bourgeons axillaires de la partie défeuillée, se développent.

Les rameaux plagiotropes donnent naissance à des axes plagiotropes sylleptiques et à des rameaux mixtes proleptiques qui, après une phase de croissance orthotrope, se courbent pour croître à l'horizontale. Chacun de ces axes pouvant se ramifier de manière identique, le rameau plagiotrope d'ordre 2 évolue en un ensemble ramifié à tendance horizontale. Les brindilles, qui naissent primitivement sur la base défeuillée, ou en train de l'être, vont ensuite gagner l'extrémité des axes et envahir totalement la branche.

Par rapport à ce comportement de base qui est conforme à celui décrit par le modèle de Roux [3], de nouveaux types d'axes se développent à partir d'un certain stade de développement de l'arbre : des axes d'ordre 2, sylleptiques, ont un port vertical ; des axes orthotropes se développent sur des plagiotropes ; d'autres prennent naissance sur la partie inférieure de l'axe central ou sur les racines. Si leur vigueur est suffisante, ces axes ortho-

tropes émettent des rameaux plagiotropes dont le comportement est identique à celui de leurs homologues issus de l'axe central : croissance continue se ramifiant pour donner des branches à port subhorizontal et envahis progressivement, de même que leurs ramifications, par les brindilles fructifères.

Un autre événement intervient au cours du développement de l'arbre : c'est la courbure de l'axe principal qui adopte alors une croissance horizontale. Désormais, cette partie terminale de l'axe central se comporte comme un axe plagiotrope d'ordre 2. Plus ou moins tard, le même phénomène aura lieu pour tous les axes primitivement orthotropes. Les parties horizontales de ces axes mixtes peuvent porter, à différents niveaux, des axes orthotropes ou mixtes.

L'éventualité et la chronologie de ces différents événements sont très variables en fonction de la variété, de l'individu, et des conditions de milieu.

L'arbre adulte est donc formé d'ensembles appelés modules, composés d'un axe mixte, vertical puis horizontal, portant des axes plagiotropes plus ou moins ramifiés. Toutes les parties horizontales, axes plagiotropes ou extrémités horizontales de l'axe mixte, donnent naissance à des brindilles proleptiques florifères qui les envahissent progressivement de manière centrifuge jusqu'à ce qu'elles atteignent la partie terminale de l'axe porteur.

Le premier module a pour axe central l'axe issu de la graine. Les autres peuvent prendre naissance sur l'axe central du module 1 ou sur des plagiotropes d'ordre 2, 3, ..., n, sur la base de l'axe issu de la graine ou sur les racines. Un axe plagiotrope sylleptique peut porter plusieurs axes mixtes se développant sur n'importe quelle portion de cet axe.

## 2.2. élagage

L'élagage consiste tout d'abord en l'élimination de rameaux entiers, par exemple les axes d'ordre 2. La croissance de ces

axes est définie : ils poussent, sont peu ramifiés, portent des brindilles et sont élagués. Même de grosses branches sont ainsi éliminées.

L'élagage est également très intense après recépage quand des centaines d'axes se développent et moins d'une dizaine vont reformer l'arbre tandis que les autres sont élagués.

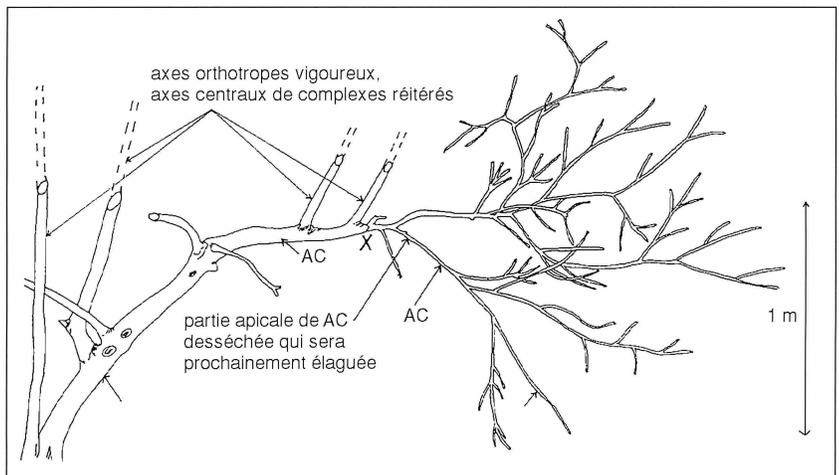
Mais l'élagage le plus intense concerne les brindilles qui sont des organes caducs. Seules celles qui naissent à l'extrémité de la branche mère, lorsque celle-ci est complètement envahie, ont des chances de survivre et de porter à leur tour des brindilles. Elles participent alors à l'allongement de la branche en substituant une croissance sympodiale à la croissance monopodiale qui était de règle jusqu'à l'avortement de l'axe porteur.

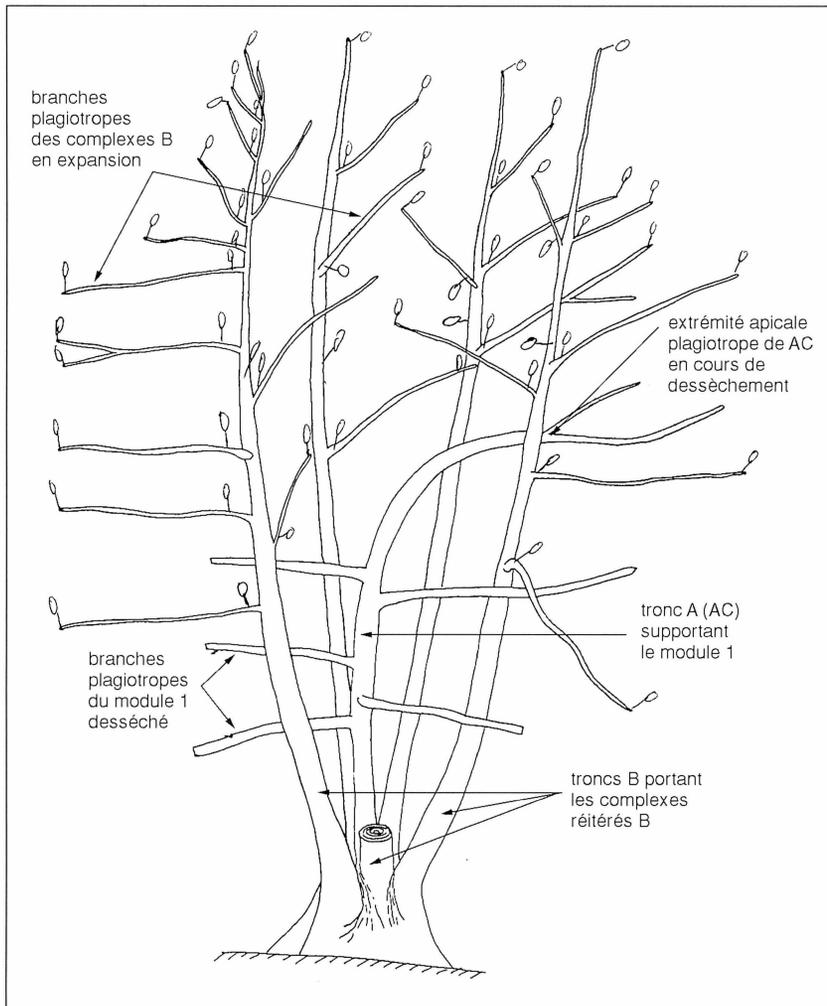
Outre les rameaux entiers, l'élagage peut intéresser une portion d'axe. Ainsi, chaque fois qu'un axe orthotrope vigoureux se développe sur un axe plagiotrope, l'extrémité distale du rameau porteur est mal alimentée car l'axe orthotrope absorbe la plus grande quantité de la sève disponible. La partie de l'axe porteur située au-delà de l'insertion du « gourmand » va donc être élaguée (figure 1).

Chez l'un des arbres plus spécialement étudiés, le module 1 est apparu surcimé par une couronne de modules issue de sa

**Figure 1.**

Exemple d'un élagage naturel observé sur goyavier : toute l'extrémité ramifiée de l'axe central (AC) de l'arbre s'est desséchée du fait du développement d'axes orthotropes vigoureux sur sa partie proximale ; elle sera prochainement élaguée à l'emplacement indiqué par le signe « X ».





**Figure 2.** Cas d'un élagage touchant l'axe central (AC ou tronc A) et l'ensemble de ses branches, sur un goyavier âgé de 7 ans : ce premier axe s'étant desséché, une couronne de troncs B en pleine expansion s'est développée à partir de sa base.

base (figure 2). Le tronc initial et l'ensemble des branches du module 1, perdaient leurs feuilles, se desséchaient, se cassaient, annonçant ainsi la fin de tout le module 1. Dans un tel cas, l'élagage a concerné le tronc primaire et toutes les branches qui en étaient issues.

Il apparaît impossible de lier l'élagage au seul ombrage. Quand un « gourmand » se développe sur un rameau plagiotrope, l'extrémité de ce dernier est plus ensoleillée que l'axe orthotrope qui prend naissance plus à l'intérieur de la frondaison. C'est pourtant ce dernier qui se développe vigoureusement aux dépens de l'extrémité de la branche qui le porte.

Plus qu'un phénomène d'adaptation au milieu, l'élagage peut être considéré comme un processus interne inscrit dans le développement séquentiel de l'arbre. À l'inverse de la ramification liée à un accroissement d'énergie, l'élagage, quand il survient avant la sénescence de l'arbre entier, intervient quand cette énergie est détournée vers d'autres axes.

Ainsi, dans le processus de développement de l'arbre, le couple ramification-élagage peut être considéré comme une conséquence d'une nouvelle répartition de l'énergie à l'intérieur de la plante.

### 2.3. les mouvements relatifs des axes : érections, courbures, torsions

Les changements de direction de croissance doivent être distingués des déplacements de portions d'axes déjà formés. Ces deux phénomènes coexistent fréquemment et agissent en synergie pour provoquer un déplacement d'axe. Leurs manifestations sont variées : torsions, courbures, érections, etc. (figures 3a, b).

Les mouvements des axes dans un plan vertical peuvent être liés à des variations de vigueur : quand les changements du milieu sont favorables, des axes s'érigent, leur apex prend une direction de croissance verticale et des axes orthotropes vigoureux se développent ; lorsque les changements du milieu sont défavorables, des phénomènes inverses se produisent : élagage, arcure, direction de croissance horizontale. Mais les variations de vigueur peuvent provenir également de phénomènes endogènes : une baisse de vigueur est liée soit à l'éloignement du méristème par rapport à sa base au cours de la croissance soit au vieillissement morphogénétique lors de l'augmentation de l'ordre de ramification. Les augmentations de vigueur correspondent à un rajeunissement morphogénétique qui a lieu après la phase sexuée ou par émission de complexes réitérés.

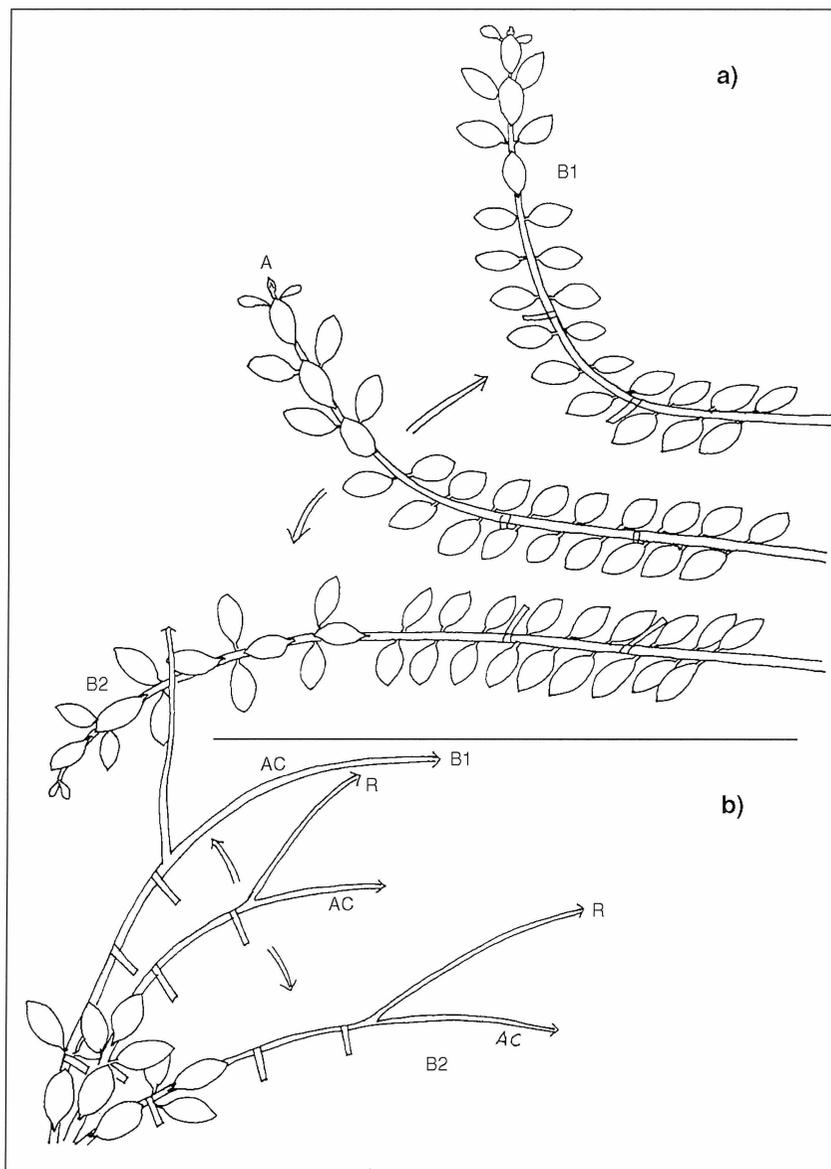
### 3. stratégie de croissance du goyavier

#### 3.1. croissance selon le modèle de Roux

Les arbres décrits au cours des études déjà publiées [2] avaient été retenus en raison de l'éclairage particulier qu'ils apportaient sur un aspect de la croissance. Une description des particularités de quelques-uns de ces exemples particulièrement caractéristiques permet de définir la stratégie de croissance du goyavier.

Rappelons que la variété locale de goyavier appelée « Nkolbisson » au Cameroun se caractérise par une croissance en hauteur tout à fait exceptionnelle. L'un de ces individus étudiés plus en détail a montré que, dans une première phase, l'arbre était constitué par un axe vertical portant de nombreux rameaux plagiotropes plus ou moins ramifiés (figures 4a, b). Cependant, la croissance de ces plagiotropes cesse rapidement, des brindilles fructifères gagnent progressivement leur extrémité, tandis que leur partie proximale se dénude ; les rameaux plagiotropes sont alors élagués. Au cours de cette phase, la croissance de l'arbre est conforme au modèle de Roux. Cependant, lorsqu'il atteint 3 à 4 m de hauteur, son comportement se modifie : l'axe central se recourbe pour se développer horizontalement alors que les axes plagiotropes situés près du sommet adoptent une forte croissance primaire et secondaire qui conduit à une ramification abondante (figure 4c).

Sur un plan architectural strict, seule l'arcure, qui du modèle de Roux fait passer la plante au modèle de Troll, est prise en considération. Et pourtant le changement de comportement des rameaux plagiotropes obéit au même processus : de rameaux caducs porteurs d'axes fructifères, ces rameaux deviennent des branches vigoureuses à croissance non limitée ; à la croissance en hauteur succède une phase de conquête de l'espace dans le sens horizontal.



**Figure 3.**

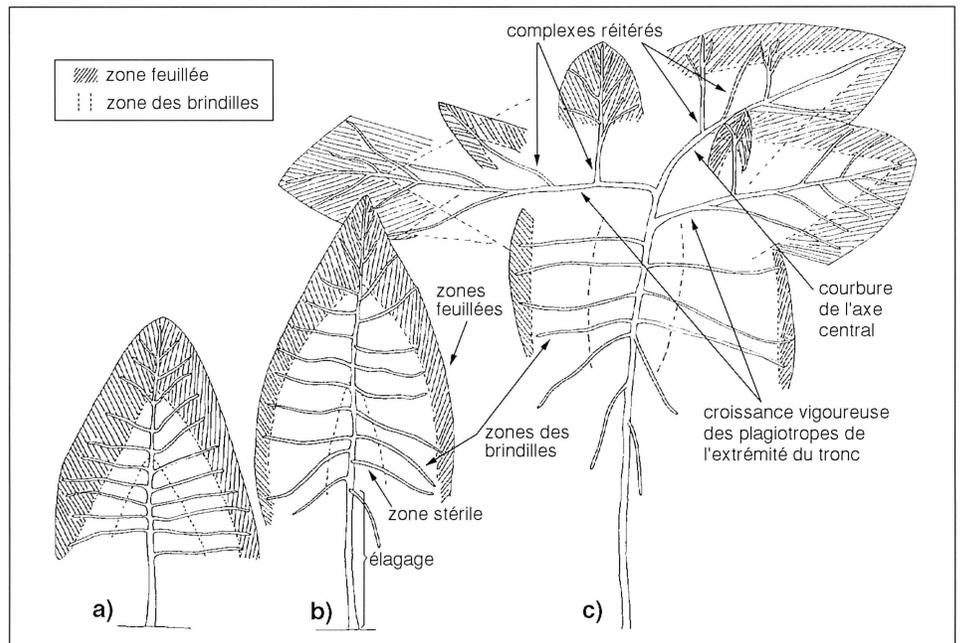
a) Sur la partie proximale de l'axe (A), qui a eu tout d'abord une croissance plagiotrope, les limbes des feuilles sont situées dans un plan horizontal par suite de torsions des entre-nœuds ou des pétioles.

Ensuite, l'apex s'étant redressé, les feuilles de la partie distale sont devenues opposées et décussées.

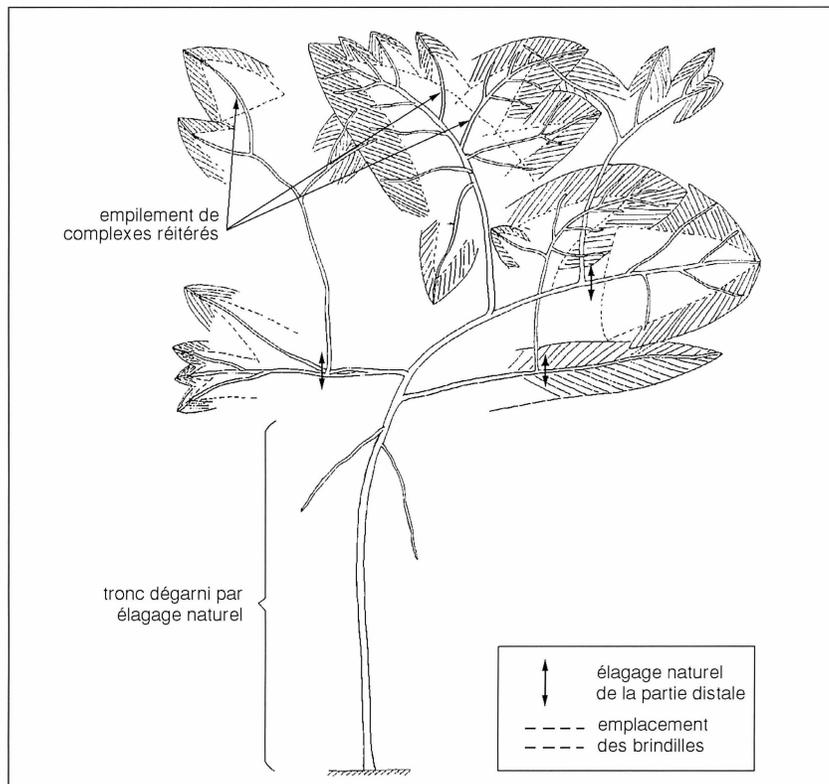
Tout en poursuivant sa croissance, l'axe peut se redresser (B1) ou s'affaisser et se tordre sous l'effet mécanique de la partie orthotrope (B2), mais les feuilles adultes ne peuvent plus modifier leur position par rapport à leur axe porteur car la redistribution n'est possible que lorsque les axes sont jeunes.

b) L'extrémité de l'axe central AC qui a adopté une croissance plagiotrope après sa phase orthotrope peut se redresser (B1) ou s'affaisser (B2) sous le poids du rameau R, tandis que la croissance terminale se poursuit (seules les feuilles de la partie inférieure du rameau sont représentées pour éviter les surcharges).

**Figure 4.**  
Schématisation de différents stades de développement d'un goyavier fictif de la variété Nkolbisson.  
a) et b) : croissance suivant le modèle de Roux.  
c) l'axe central se recourbe et les axes plagiotropes situés près du sommet se développent vigoureusement.



**Figure 5.**  
Après courbure de l'axe central, l'arbre représenté sur la *figure 4* installe une « table » sur laquelle vont se développer des modules constitués par un axe mixte portant des plagiotropes sur la partie verticale.



L'arbre installe alors une « table » sur laquelle vont se développer ensuite des modules constitués par un axe mixte portant des plagiotropes sur la partie verticale (*figures 4c et 5*), tels que ceux décrits précédemment. Au cours de cette troisième phase, les modules se développent sur tous les types d'axes : à l'extrémité verticale de l'axe central, sur toutes les branches plagiotropes incluant la partie horizontale de l'axe central, et sur les autres modules.

L'élagage élimine de nombreux axes plagiotropes, soit dans leur totalité soit sur une partie seulement, ce qui conduit à l'observation d'arbres de la variété Nkolbisson chez lesquels les branches principales sont des sympodes formés d'une succession de portions d'axes horizontaux ou verticaux qui leur donnent un aspect tortueux (*figure 6*)<sup>1</sup>.

Pour certains autres types d'arbres étudiés, l'arcure a été observée très près du sol et les axes mixtes se sont développés immédiatement sur l'axe central et sur les

<sup>1</sup> Pour des raisons de facilité de lecture, les *figures 6 à 9* qui correspondent à des représentations d'arbres existants, déjà publiées dans [2], sont reprises dans ce document. Puisqu'elles représentent une image du réel, elles auraient dû logiquement être placées avant les *figures 1 à 5* qui présentent des arbres synthétiques ; cependant, la chronologie de numérotation des figures n'aurait alors pas été respectées.

rameaux plagiotropes auxquels il a donné naissance. Dans de tels cas, la phase de croissance conforme au modèle de Roux se révèle réduite au strict minimum, c'est-à-dire au temps nécessaire pour émettre les plagiotropes qui serviront à l'établissement de la « table ».

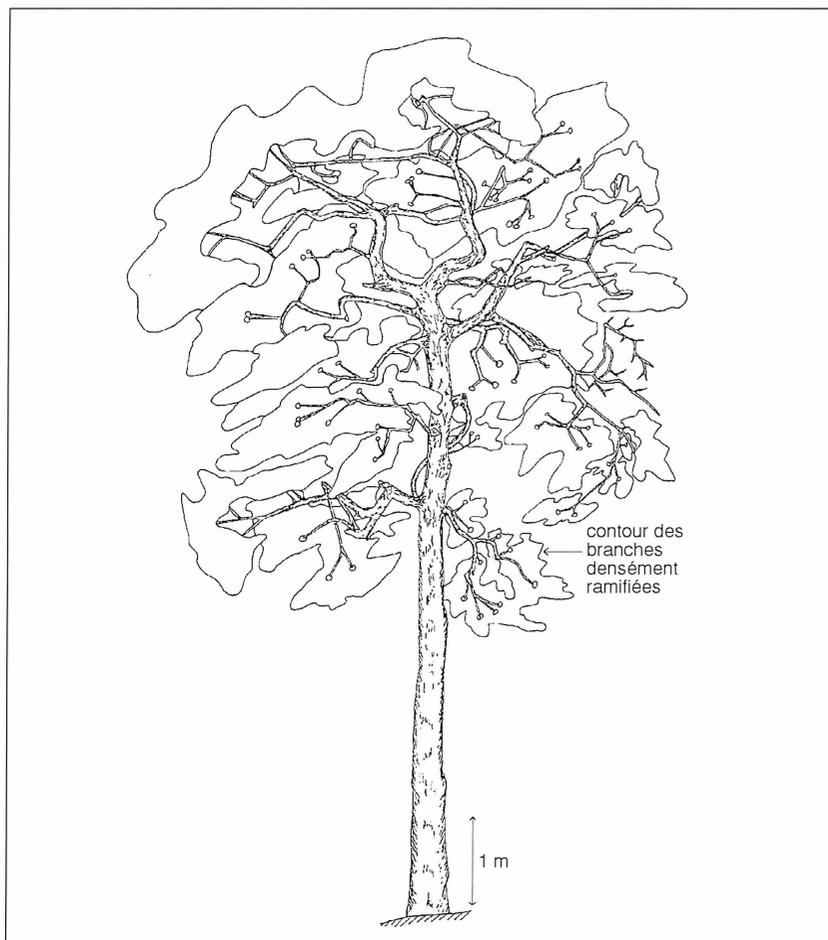
En bref, si nous ne considérons que l'ensemble formé à partir de l'axe issu de la graine, les différents arbres observés se sont distingués par la durée de la phase de croissance conforme au modèle de Roux, avec émission de rameaux plagiotropes à courte durée de vie. La constitution d'une « table » formée par un ensemble d'axes à port subhorizontal, qui vont supporter des axes mixtes, peut avoir lieu suivant les cas à plusieurs mètres de hauteur ou au ras du sol.

Si nous considérons d'autres axes que celui issu de la graine, d'autres comportements peuvent être observés. Ainsi, sur l'un des arbres décrits par Rey [2], les axes R9 et R10, primitivement orthotropes, ont pris naissance à la base de l'axe central (AC) (*figures 7a, b*). Puis, tandis que AC se recourbait, R9 et R10 poussaient verticalement et vigoureusement en émettant de nombreux rameaux plagiotropes à croissance définie. Dans de tels cas, une grande similitude de comportement peut apparaître entre un arbre de la variété Nkolbisson (*figure 8*) et les ensembles ramifiés formés à partir des axes R9 et R10 de l'arbre qui vient d'être décrit (*figure 9*).

Chez d'autres types d'arbres encore, les axes issus de la base de AC ont donné des axes mixtes.

### 3.2. modules et complexes réitérés

Si nous nommons « module » un ensemble formé par un axe mixte et les axes plagiotropes auxquels il donne naissance, le module dont l'axe mixte est l'axe issu de la graine est le module n° 1. Le module n° 1 est considéré comme l'unité architecturale et les autres modules comme des répétitions de l'unité architecturale, c'est-à-dire des complexes réitérés [4].



**Figure 6.** Aspect tortueux d'un arbre de la variété Nkolbisson (d'après [2]).

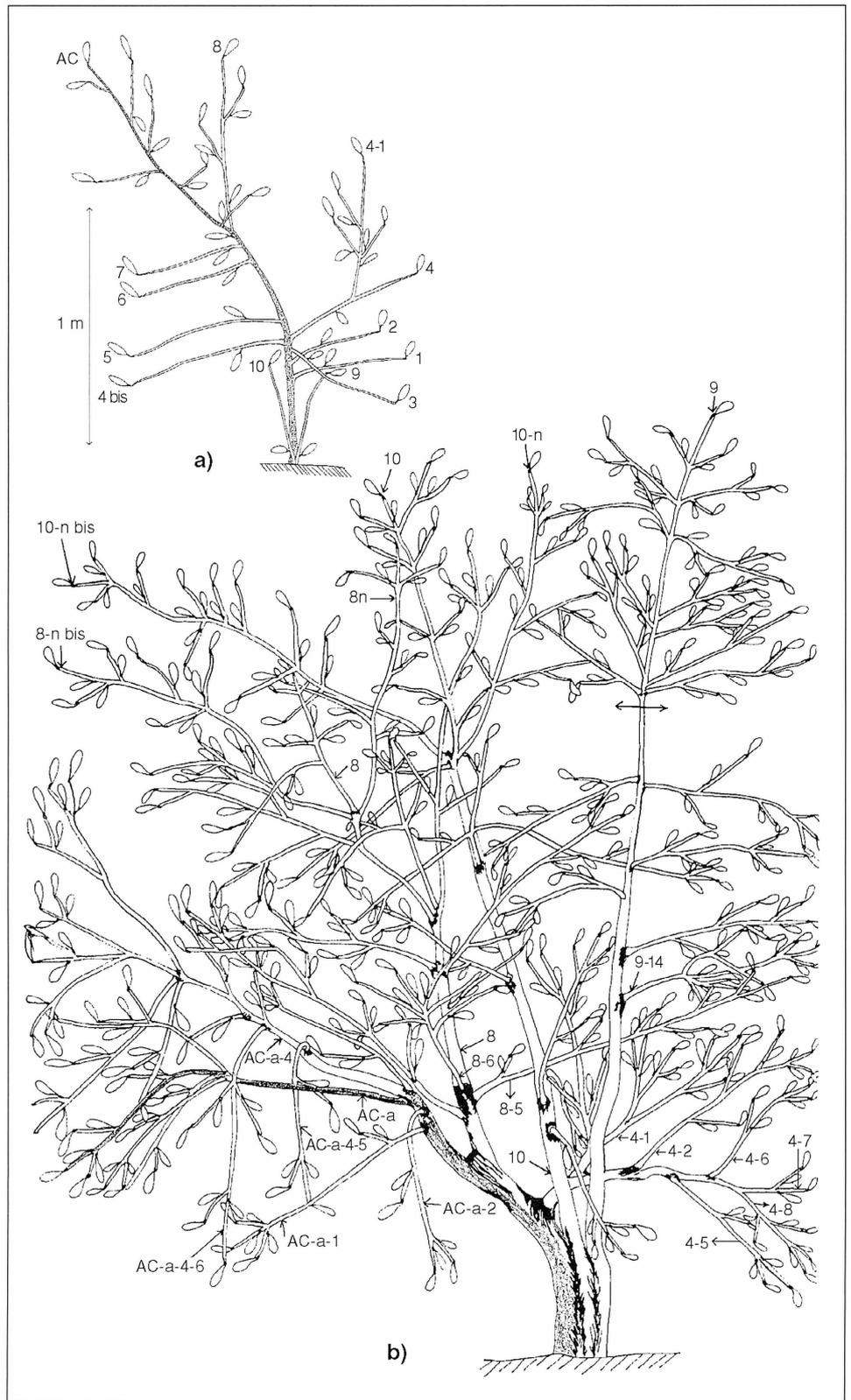
Débutant sa croissance selon un schéma défini par le modèle de Roux, le goyavier adopte ensuite un développement conforme au modèle de Troll par arcure de son axe central. Puis des axes mixtes portant des plagiotropes se développent sur différentes parties du modèle initial ; ces ensembles étant conformes au modèle initial sont des complexes réitérés totaux : l'arbre s'est métamorphosé et il est alors composé par l'empilement décentralisé de modèles de Troll.

Comme des ensembles identiques se développent à la base du tronc ou sur les racines, on peut considérer un goyavier comme la juxtaposition d'arbres métamorphosés.

En ne tenant compte que de l'ensemble arboré supporté par le tronc issu

**Figure 7.**

a) des axes de rangs 9 et 10, primitivement orthotropes, ont pris naissance à la base de l'axe central (AC).  
 b) tandis que AC se recourbait, les axes R9 et R10 ont poussé verticalement et vigoureusement en émettant de nombreux rameaux plagiotropes à croissance définie (d'après [2]).



de la graine, nous pouvons recenser différents cas possibles de réitération totale chez les arbres monopodiaux : syllep-tiques ou proleptiques, apparaissant sur les axes orthotropes, plagiotropes, courbes ou obliques, par redressement progressif d'axes plagiotropes, naissant sur la partie distale ou proximale des axes [5] (figure 10).

À cela, il faut ajouter les complexes réitérés totaux basitones et ceux issus de la souche et du système racinaire : rejets de souches, drageons, etc. Les réitérats dont la base est enterrée créent leur propre système racinaire superficiel.

Enfin, si pour des raisons de facilité, nous avons distingué superposition et juxtaposition, il existe entre les deux, tous les intermédiaires possibles dus au développement d'axes syllep-tiques ou prolep-tiques, verticaux ou obliques qui prennent naissance sur l'axe central, à des niveaux quelconques entre les entrenœuds courts et l'arcure.

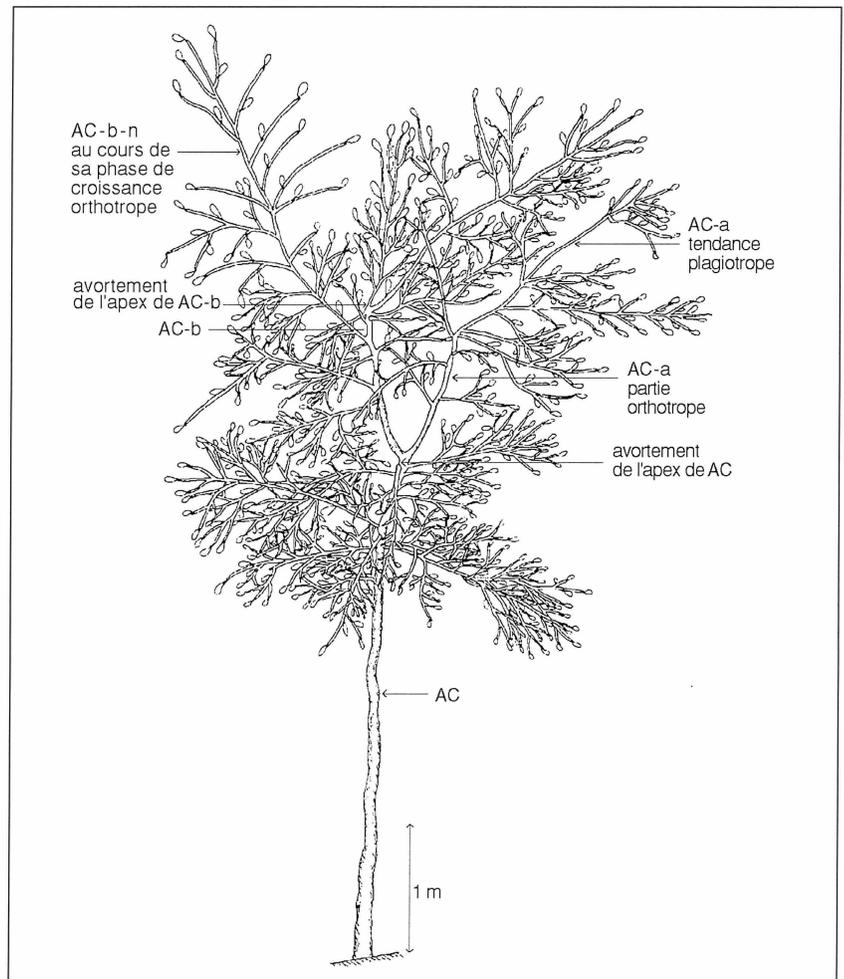
Le goyavier utilise donc différentes possibilités de réitération.

Donc, en plaçant des arbres appartenant à différentes variétés dans des conditions de milieu identiques, chacun développera un mode de réitération privilégié et la métamorphose [6] apparaîtra plus ou moins tôt. Mais le type de réitération ainsi que la durée des principales phases du cycle de développement peuvent varier en fonction de l'écologie. La réitération du goyavier est donc à la fois adaptative et séquentielle.

En dehors de la multiplicité de possibilités de réitération, une des caractéristiques de cette espèce réside dans la précocité d'apparition des premiers complexes réitérés, ceux-ci pouvant fréquemment être observés avant ou pendant la première vague de développement des axes séquentiels.

#### 4. conclusion

L'une des questions posées en préalable à cette étude était de savoir si l'ar-

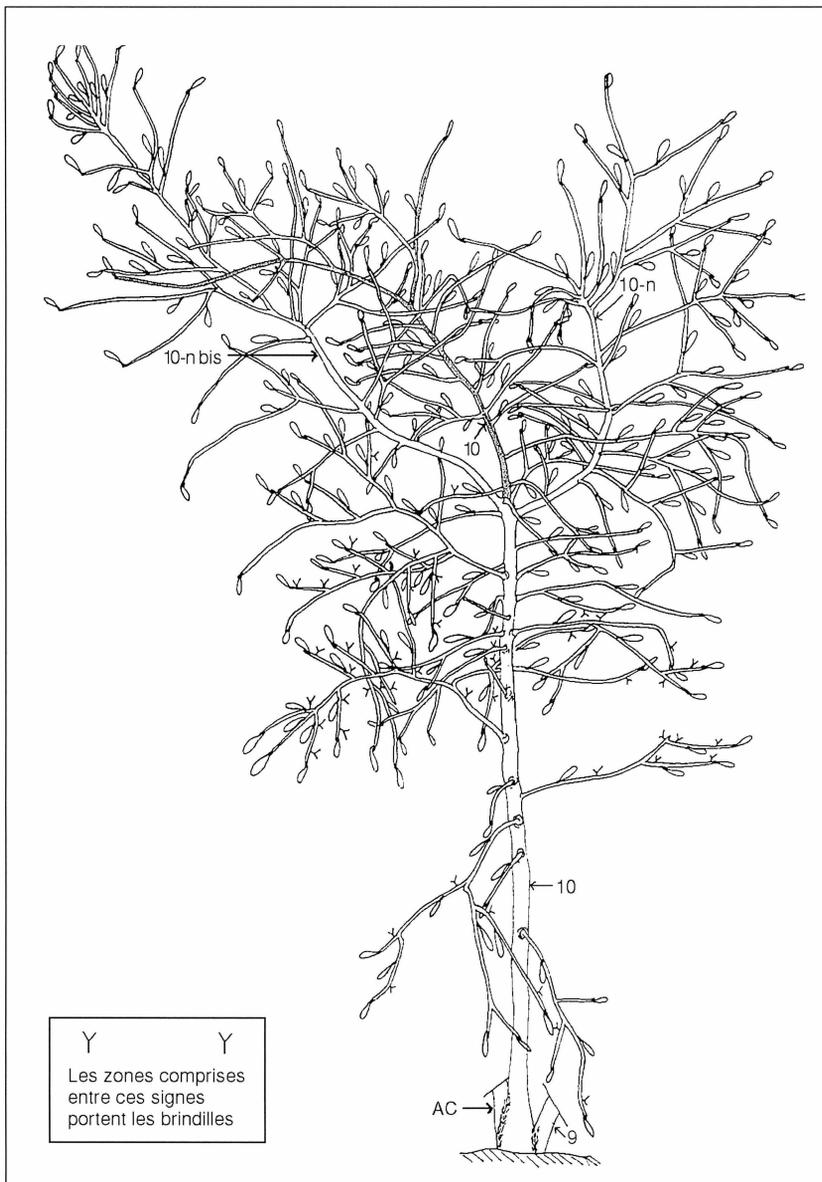


chitecture de l'arbre pouvait expliquer, au moins en partie, la rusticité de *Psidium guajava* [1].

Le goyavier peut être considéré comme un arbre modulaire. L'analyse architecturale montre que le module, constitué par un axe mixte et les plagiotropes auxquels il a donné naissance, correspond à l'unité architecturale ou à l'une de ses réitérations. Ces complexes réitérés, de taille, de forme ou d'origine variable, plus ou moins ramifiés, sont associés entre eux de différentes manières.

L'élagage – intense – concerne des axes entiers ou des parties de rameaux et de branches. Les différents complexes réitérés se livrent une forte concurrence

**Figure 8.** Aspect d'un goyavier de la variété Nkolbisson (d'après [2]).



**Figure 9.**  
Ensemble ramifié formé à partir  
de l'axe R10 du goyavier présenté  
sur la figure 7 (d'après [2]).

qui aboutit à l'élimination totale ou partielle de beaucoup d'entre eux.

Un module peut provoquer l'élimination de la partie de l'axe porteur, située au-delà de son insertion. On peut donc parler d'un véritable parasitisme réitératif dans la mesure où ces unités se développent aux dépens de l'axe qui leur a donné naissance. Toutefois, ce parasitisme s'exerce vis-à-vis d'axes ou de complexes ramifiés, car son action favorise l'arbre entier.

Du fait de ses grandes possibilités de réitération, l'arbre peut réagir à toute modification du milieu. En considérant en outre ses possibilités d'élagage, il apparaît que le goyavier peut être en constante évolution dans l'espace et dans le temps. Cette plasticité permet une bonne adaptation à des conditions de milieu variées et difficiles.

Ce pouvoir de réitération concernant aussi bien les parties aériennes que souterraines, le goyavier possède d'importantes facultés de multiplication végétative qui se manifestent même en l'absence d'intervention humaine. Drageons et rejets contribuent à la formation de touffes. Après la destruction de l'arbre initial, chaque réitérat devient indépendant et renforce son système racinaire qui, à son tour, peut donner naissance à des axes caulinaires. En l'absence de parasitisme ou de modification du milieu, la durée de vie d'un goyavier devient alors potentiellement indéfinie.

La multiplication sexuée de l'espèce peut être elle-même très active : lorsqu'un fruit tombe sur le sol, plusieurs centaines de graines peuvent germer au bout de quelques jours et lorsque la goyave est consommée par les animaux, les graines résistent à la digestion et sont disséminées dans les excréments.

Le goyavier possède donc un potentiel élevé de multiplication végétative ou sexuée. Son réseau racinaire très dense rend difficile l'installation d'autres espèces. Quand un tronc est détruit, toute une touffe peut se développer à partir de la souche et des racines. Il peut donc devenir envahissant dans des zones où la végétation naturelle est basse.

En revanche, la souplesse d'adaptation à des variations de conditions de milieu mise en évidence au cours de notre étude, c'est-à-dire la rusticité de l'arbre, a pour contrepartie la perte d'énergie liée à l'élaboration de troncs multiples ou d'axes élagués. Cela l'empêche, dans les zones forestières d'Afrique, d'être un grand arbre dominant.

## références

- [1] Rey J., L'étude architecturale du goyavier. I. Problématique, *Fruits* 53 (3) 191-197.
- [2] Rey J., L'étude architecturale du goyavier. II. Expérimentations, *Fruits* 53 (4) 239-253.
- [3] Halle F., Oldeman R.A.A., Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Masson, Paris, France, 1970.
- [4] Edelin C., Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *L'arbre. Biologie et développement*, Naturalia Monspelienis, 1991.
- [5] Oldeman R.A.A., L'architecture de la forêt guyanaise, mémoire Orstom n° 73, Paris, France, 1974.
- [6] Edelin C., L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale, thèse doctorat, université Montpellier-II, Montpellier, France, 1984.

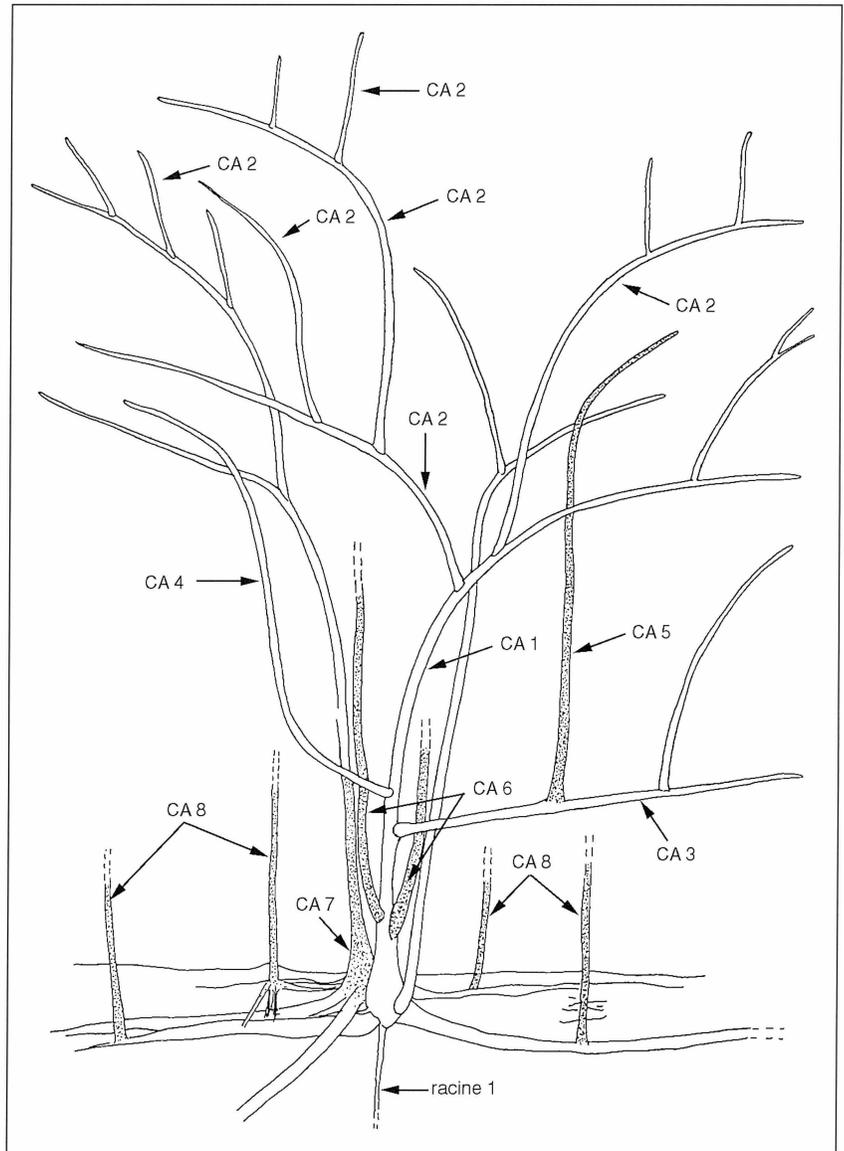


Figure 10.

Représentation schématique des complexes réitérés de différents axes (CA), pouvant être observés sur un goyavier.

CA 1 : axe mixte issu de la graine ; CA 2 à CA 4 : axes d'origine sylleptique : les axes CA 2, qui participent à la croissance en hauteur par empilement, sont mixtes, orthotropes puis plagiotropes, les axes CA 3 naissent et restent horizontaux, les axes CA 4 sont plagiotropes, puis orthotropes, et plagiotropes à nouveau ; CA 5 à CA 8 : axes d'origine proleptique développés sur différentes parties de l'arbre qui sont d'abord orthotropes puis plagiotropes.

## El estudio arquitectural del guayabo. III. Interpretaciones.

**Resumen — Introducción.** La descripción, ya publicada, del desarrollo de las partes aéreas del árbol y el crecimiento de las raíces mediante observación in situ de los guayabos presentando una arquitectura característica se analiza ahora para explicar la aptitud manifiesta del guayabo a conquistar nuevos espacios. **Vida y muerte de los ramos.** El árbol adulto está formado por conjuntos llamados módulos, compuestos de un eje mixto, vertical y luego horizontal, llevando ejes plagiotropos más o menos ramificados, dando ellos mismos nacimiento a ramillas prolepticas floríferas. Se define el crecimiento de estos ejes. La poda natural, muy intensa para las ramillas, puede afectar todos los tipos de ejes mediante la eliminación de partes o totalidad de las ramillas. **Estrategia de crecimiento del**

**guayabo.** Durante una primera fase más o menos larga, el crecimiento del árbol es conforme al modelo de Roux, luego el eje central se dobla para desarrollarse horizontalmente mientras que los ejes plagiotropos situados junto a la cima crecen vigorosamente. El árbol instala entonces una 'mesa' en la cual van a desarrollarse módulos constituidos por un eje mixto llevando plagiotropos. Según los casos, esta 'mesa' puede formarse a varios metros de altura o a raíz del suelo. El eje procedente de la semilla se considera como la unidad arquitectural y los demás módulos como repeticiones de la unidad arquitectural, a saber complejos reiterados. El guayabo utiliza muy numerosas posibilidades de reiteración. **Conclusión.** Al utilizar sus grandes posibilidades de reiteración y de poda, el guayabo puede hallarse en constante evolución en el espacio y el tiempo. Esta plasticidad permite una buena adaptación en condiciones de medios ambientales variados y difíciles. (© Elsevier, Paris)

***Psidium guajava* / etapas de desarrollo de la planta / crecimiento / ramificación / modelos vegetales**