

CROISSANCE RYTHMIQUE DE QUELQUES ARBRES TROPICAUX

par Francis SCARRONE,
Faculté des Sciences — 33, rue Saint-Leu
80 039, Amiens, France

Résumé

L'étude de la croissance rythmique des arbres tropicaux soulève des difficultés selon les méthodes d'étude utilisées.

Les types à croissance dite continue ou à rythme plurimestriels sont les plus nombreux, ce qui n'exclut pas l'existence d'espèces à rythmes annuels, bisannuels et même de durées plus longues.

De nombreux facteurs agissent pour compliquer ou simplifier les courbes de croissance, en particulier la vigueur et l'âge. La croissance des inflorescences est particulièrement intéressante car elle peut adopter, sur la même plante, comme c'est le cas pour beaucoup de variétés de Manguier, un rythme annuel différent du rythme plurimestriel des rameaux végétatifs.

Dans les contrées tropicales, où les facteurs de milieu restent sensiblement constants, les rythmes endogènes tendent à l'emporter faisant même parfois disparaître les composantes exogènes. L'irrégularité de certains rythmes pourrait être liée à des interactions entre facteurs internes et facteurs externes pouvant, parfois, s'annuler simultanément.

Abstracts

The study concerning the rhythmic growth of tropical trees undergo several difficulties according to the method of study being used.

The continuous growth or several month rhythm types are the most in number, which do not exclude species having annual, biennial or even longer rhythms. A number of factors can complicate or simplify the rate of growth, particularly strength and age. The inflorescence growth is very interesting as it can adopt on the same plant, as it is the case for many varieties of mango trees, an annual rhythm different from the several month rhythm of the small vegetative branches.

In tropical countries, where the elements of the environment remain more or less constant, the endogenous rhythms have a tendency to remove, and on occasions can even cause the disappearance of the exogenous components. The irregularity of certain rhythms can be related to reactions between internal factors and external factors which can sometimes cancel themselves simultaneously.

Sans remonter jusqu'aux spéculations des philosophes grecs, avec Platon et son idée de la « Grande Année » de 760 000 ans et de l'Eternel Retour, ou avec Aristote se posant la question de savoir si la guerre de Troie appartenait au passé ou à l'avenir, toute l'Antiquité jusqu'à la Renaissance, a été imprégnée

par cette notion de rythme. C'est à Léonard de Vinci que l'on doit une définition des « Ondulations » de la nature, sans doute une des premières formulées en biologie : »... Toute forme est serpentine et dans chaque manière de serpenter et d'ondoyer se révèle le caractère profond de chaque être. » (1)

Mais tout récemment, encore, certains auteurs ont tenté d'établir des relations parfois très audacieuses entre rythmes et vie collective (phénomènes sociaux, économiques et historiques) ou entre rythmes et la vie de l'esprit (musique, danse, littérature, arts plastiques, sans omettre la vie religieuse) (2).

Croissance continue et croissance rythmique

Certaines publications récentes de Botanique utilisent le terme de croissance continue qu'elles opposent à croissance rythmique. Mais, il n'est jamais fait mention du facteur durée du phénomène, c'est-à-dire de l'intervalle s'écoulant entre le temps initial et le temps final durant lequel il s'est produit. Pourtant, un arbre à croissance continue montre, à l'état adulte, les cicatrices foliaires des nœuds ou les bourrelets de croissance des vagues caractérisés par des entrenœuds ou des intervagues de longueurs différentes : on est en droit de penser qu'il existe une relation entre eux et des accélérations ou des ralentissements de croissance, donc qu'il s'agit d'une croissance rythmique à caractère peu accentué. C'est d'ailleurs ce que confirme une étude expérimentale de la croissance dite continue.

De plus, une croissance continue impliquerait une fonction linéaire du temps, donc une vitesse de croissance absolue constante, ce qui ne s'applique qu'à la phase intermédiaire d'une courbe de croissance, à son point d'inflexion (Formule de ROBERTSON).

D'autres font intervenir les notions de croissance définie ou indéfinie, dans lesquelles la durée intervient comme agent limitant ou non de la croissance. Mais tous les végétaux, quelle que soit la durée de leur existence, sont obligatoirement à croissance définie dans le temps.

Certains, enfin, mettent en lumière des définitions, plus imprécises encore, de croissance continue et de croissance subcontinue.

Il convient toutefois de tenir compte des méthodes de travail des botanistes. Dans leur esprit il s'agit d'étudier l'aspect visible des processus vitaux : une croissance sera donc continue si elle s'effectue sans arrêt. Le problème se situe donc à un niveau différent de celui d'un physiologiste pour qui comptent les phénomènes morphogénétiques (d'arrangements des stades visibles) ou dynamiques (règle que suit la morphogénèse) (3).

Toute croissance chez les végétaux ligneux est donc pour un physiologiste rythmique. ROMBERGER (4) avait déjà signalé que les alternances de croissance et de dormance constituaient un phénomène universel : elle confirme bien la notion de rythme.

Un rythme biologique sera donc constitué par la répétition régulière de phénomènes semblables (BAILLAUD). REINBERG et GHATA donnent une définition sensiblement identique (5).

C'est donc bien le cas de la croissance quel que soit le critère employé par l'expérimentateur pour en mesurer la durée.

Difficultés d'étude de la croissance des végétaux ligneux tropicaux

Nous avons déjà signalé les difficultés que soulèvent l'étude d'échantillons d'herbier et même l'observation des arbres, à divers stades de développement, dans la nature, en conditions de milieu différentes.

La seule technique valable en physiologie est d'utiliser des boutures prélevées sur le même arbre, en bon état sanitaire, afin d'éviter les influences d'ordre génétique ou pathologique (viroses), puis de suivre les étapes de leur croissance et de leur développement en plantations. Si le matériel végétal utilisé est constitué d'espèces utiles (arbres fruitiers, forestiers, ornementaux) ayant franchi depuis longtemps les épreuves du passage de l'état spontané à l'état cultivé, le problème se trouve très simplifié.

Cette technique a, contre elle, sa lenteur, des frais d'installation et d'entretien non négligeables et parfois une sensibilité accrue aux attaques des parasites du fait de la destruction des plantes hôtes spontanées. Mais on peut y remédier en installant la plantation au cœur même du milieu naturel. Signalons, aussi que cette « technique d'élevage » n'est vraiment intéressante qu'avec des arbres dont la mise à fleurs s'effectue au bout de quelques années, comme c'est le cas pour le Manguiier.

Les agronomes et les forestiers ont compris depuis longtemps cette nécessité ; toutefois leurs objectifs restent différents car dominés par le facteur impératif de la rentabilité.

Sur les plateaux, à Madagascar, le Pommier pousse en fuseau, forme peu propice à la fructification, qui est le but recherché ; par la taille, on est obligé d'imposer à l'arbre une forme en gobelet favorable à la floraison et à la formation des fruits (6). Chez le Peuplier d'Amérique, le forestier tentera d'obtenir un fût aussi cylindrique que possible de façon à produire le maximum de bois utilisable : les différents rameaux qui débourent, tous les ans, à divers niveaux du tronc, sont coupés, les ramifications terminales étant seules conservées (7).

Critique des critères employés pour la mesure de la durée de la croissance

BAILLAUD(8) cite le cas du Gui qui forme un entre-cœur par an (plastrochrone annuel). On peut admettre a priori un rythme de croissance annuel. En réalité cette plante héli-parasite a dû, comme nous avons pu le constater en Afrique avec des Loranthus, également héli-parasites, entrer en dormance en même temps que la plante parasitée. Selon toute vraisemblance, sa croissance a dû se modeler sur celle de la plante hôte, donc rythmique, mais aucun repère visible chez le Gui, ne permet de conclure a posteriori sur les modalités réelles de cette dernière. En modifiant expérimentalement l'espèce des mesures (mensuelles ou hebdomadaires) et en traçant à intervalles réguliers des traits à l'encre de Chine, il aurait été, peut-être, possible de définir un rythme différent.

Nous avons observé, nous-même, à Majunga, une des régions de Madagascar les plus propices à la fructification du Manguiier, sur un jeune sujet, âgé de trois ans, une croissance de type continu, absolument normale chez cette espèce particulièrement rythmée. Or, l'existence sur le tronc des bourrelets marquant les intervalles devait prouver qu'il s'était bien produit, durant

l'année, des arrêts mais plus courts que la normale (durées inférieures à deux mois) et des vagues de croissance de durée, par contre, plus longues (supérieures à cinq semaines).

Nos mesures ayant été effectuées mensuellement, l'échelle adoptée s'était donc révélée inopérante conduisant à l'établissement d'une courbe erronée bien que réalisée à partir de mesures précises.

Quelques types d'arbres tropicaux à croissance rythmique (9) (10) (11)

1. Croissance à rythmes peu accentués avec ralentissement et accélérations de croissance (croissance continue des botanistes)

Haronga madagascariensis. Famille des Guttifères. Espèce malgache devenue pantropicale (courbe n° 1).

On observe un ralentissement de croissance, sur les Plateaux, pendant l'hiver austral, influencé par un facteur exogène, le froid; les températures hivernales qui peuvent descendre jusqu'à + 4°, parfois plus, sont peu favorables à la croissance pour une espèce tropicale. Njoku (12) a observé un phénomène analogue au Nigéria mais à la suite d'une longue sécheresse.

Par contre, la sécheresse, pourtant très accusée, de l'hiver austral ne semble avoir qu'un effet limité à quelques espèces introduites (Poirier), car la presque totalité des arbres débourent bien avant les premières pluies de fin octobre-début novembre, avec le réchauffement printanier austral de fin septembre.

Cedrela sinensis. Famille des Méliacées. Espèce introduite d'Extrême-Orient. Sa croissance est extrêmement rapide avec une tendance à la monocaulie. L'apparition des ramifications n'a lieu que tardivement et reste localisée à un maigre houppier (terme forestier désignant l'ensemble des ramifications terminales).

L'étude des cicatrices foliaires sur le tronc, comparée aux mesures hebdomadaires, indique également des périodes de croissance rapide alternant avec d'autres à croissance ralentie durant la belle saison. L'arbre semble obéir à des influences endogènes dominantes, le froid hivernal n'ayant pas d'action vraiment sensible sur sa croissance.

Canarium madagascariensis. Famille des Burséracées. Espèce malgache endémique.

Sa croissance est lente sur les Plateaux car l'espèce n'y rencontre pas des conditions écologiques très favorables. Le froid hivernal se traduit par un très net ralentissement de la croissance que l'on peut suivre, indépendamment des mesures hebdomadaires, grâce à l'apparition de feuilles pennées de dimensions inférieures à celles des feuilles normales; on voit aussi débouurer au niveau des bourgeons axillaires situés sous le bourgeon terminal des rameaux très courts ne portant, en général, qu'une seule feuille. Le simple ralentissement de croissance du bourgeon terminal s'est donc révélé suffisant pour supprimer momentanément toute dominance apicale.

2. Croissance à rythmes plurimestriels

Ce type de croissance est fréquent dans les régions tropicales partout où les facteurs du milieu sont relativement constants. Les premières observations à ce sujet semblent remonter à KLEBS (1911-1912).

Nous ne ferons que mentionner dans cette catégorie certaines espèces cultivées (Hévéa, Cacaoyer, Théier, divers Citrus, Koltiers) ou forestières (*Terminalia superba*, *Sapium discolor*, etc.) ayant fait l'objet d'études de la part de nombreux auteurs (F. HALLE, MARTIN, OLDEMAN, GREENWOOD, etc.) au cours des deux dernières décennies (13) (14) (15).

Dans les régions tempérées, le Chêne adopte ce mode de croissance pendant la belle saison (LAVARENNE-ALLARY) (16). Lorsqu'on place en chambres climatisées, la plupart des arbres d'Europe (Châtaignier, Erable, Charme, etc.), leur croissance devient aussi rythmique.

Le Manguier (*Mangifera indica*) représente une espèce tropicale aux rythmes particulièrement nets. (Courbe n° 2). HOLDSWORTH (17) avait déjà signalé le fait mais sans le confirmer par des mesures précises. Toutefois, en serre, à Clermont-Ferrand, le Manguier conserve une croissance rythmique mais ralentie (nombre de rythmes réduits) et avec une tendance à un débourrement généralisé lors du réveil printanier en France.

Une autre espèce tropicale (*Anacardium occidentale*), de la région de Majunga, à Madagascar, que nous avons pu étudier, appartenant d'ailleurs à la Famille des Anacardiacees comme le Manguier, a révélé un rythme semestriel avec deux vagues de croissance pendant l'année contre 3 à 4 pour l'espèce précédente.

3. Croissance à rythmes annuels

Nos recherches ont porté principalement sur deux espèces introduites : le Lilas de Perse ou du Japon (*Melia azedarach*) originaire du Moyen-Orient et le Mimosa des fleuristes (*Acacia dealbata*) provenant d'Australie (Courbe n° 3).

La dormance est soit précoce et peu profonde, accompagnée de la chute de feuillage (Lilas de Perse), soit tardive et prononcée, sans aucune défoliation (Mimosa des fleuristes). La première espèce entre en dormance à la fin du printemps austral pour s'achever vers la fin de l'automne, poussant, contrairement à toute attente, durant l'hiver ; la seconde espèce ne le fait qu'en Janvier, au début de l'été, et ne se termine qu'au début du printemps suivant. Le Mimosa des fleuristes poussera pendant 4 mois, chaque année, alors que le Lilas de Perse croîtra durant 6 mois. La présence inhibitrice des feuilles adultes serait donc en apparence responsable de ce comportement différent de la dormance véritable. Elle confirmerait certaines hypothèses (CHAMPAGNAT, COURDUROUX, SCARRONE) selon lesquelles la dormance proviendrait d'une accumulation de facteurs d'inhibitions entraînant celle-ci à partir d'un certain seuil.

Complication et simplification des courbes de croissance

Elles ont fait l'objet d'études nombreuses de la part des chercheurs du laboratoire de Phytomorphogénèse de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand, depuis 1947 (CHAMPAGNAT, LAVARENNE-ALLARY, RANDIER, etc.) (18) (19) (20) (21).

De nombreux facteurs interviennent pour compliquer ou simplifier ces courbes :

a. La vigueur

Chez le Chêne pédonculé, les rejets de souche montrent une simplification de

leur courbe de croissance, qui devient de type dit continu, alors que les rameaux âgés de 3 ans sont du type plurimestriel.

La Bourdaine a une croissance normalement de type dit continu, mais les sujets plus vigoureux marquent une complication de leur courbe par rapport

aux moins vigoureux. On retrouve un comportement analogue chez le Lilas des pays tempérés, avec allongement de la courbe, c'est-à-dire de la durée de croissance, avec l'accentuation de la vigueur.

Le Chêne d'Amérique est caractérisé par une courbe avec arrêt de croissance en mai, entre la poussée d'avril et la poussée de la Saint-Jean, en juin ; mais, paradoxalement, le manque ou l'excès de vigueur conduisent, dans les deux cas, à une simplification de la courbe. Dans le premier cas, la courbe se simplifie avec un seul pic, à la Saint-Jean, et subit une réduction en durée. Dans le second cas, on observe les deux pics caractéristiques en avril et en juin mais non accompagnés de l'arrêt de croissance de mai ; de plus, la durée de la croissance et les allongements mesurés sont plus grands que chez les arbres normaux.

Parmi les arbres tropicaux, l'Haronga est particulièrement sensible au facteur vigueur. Les jeunes arbres de vigueur faible ont une croissance plus lente, avec des arrêts plus ou moins nombreux, indépendants, contrairement aux individus vigoureux, du froid hivernal. On assiste donc au passage de la croissance de type dit continu à la croissance de type plurimestriel. L'action des facteurs endogènes n'est plus masquée et l'emporte sur les facteurs exogènes (voir courbe n° 1).

b. L'âge

Un jeune Manguier, à une seule tige, âgé d'une année, montre durant les onze mois qui suivent, 6 mois d'activité et 5 de repos, soit sensiblement une vague de croissance mensuelle alternant avec une intervague également d'un mois. Le même arbre, une fois ramifié (134 rameaux terminaux), quatre ans et demi plus tard, ne présente plus que 3 mois de croissance contre 9 de repos. Les rythmes tendent donc à s'espacer au fur et à mesure que l'arbre vieillit et que sa frondaison s'accroît.

Le Pignon d'Inde (*Jatropha curcas*), à Tananarive, est caractérisé, à partir d'un certain âge, par une croissance annuelle de très courte durée (un à deux mois), pendant la belle saison tandis que les sujets plus jeunes poussent durant 3 mois (courbe n° 4).

Chez le Lilas de Perse, il est difficile de séparer les facteurs âge et vigueur. A l'état adulte, chez les arbres d'avenue, on constate un décalage très net par rapport aux jeunes plantes, dans les entrées et les sorties de dormance qui s'effectuent respectivement au début de l'hiver austral et au commencement du printemps : il n'y a donc pas de croissance hivernale contrairement à ce que l'on peut observer sur les jeunes individus.

c. Croissance des inflorescences

La croissance d'une inflorescence à partir d'un bourgeon induit et différencié floralement obéit aux mêmes règles que celles qui régissent la poussée des rameaux végétatifs. Il apparaît donc justifié d'en tenir compte.

Le Manguier (variété Diégo) présente une floraison une fois l'an. L'induction et la différenciation florales ont lieu sensiblement à la même époque, en juin et juillet, dans les différentes régions de Madagascar, mais la poussée des

inflorescences va s'échelonner jusqu'aux mois d'octobre et de novembre, les dates pouvant varier, dans une certaine mesure, d'une année à l'autre (courbe n° 5).

Cette étape du développement est donc très différente par son rythme annuel des phases de croissance végétative plurimestrielles.

Toutefois, il existe des variétés en Inde à floraison bisannuelle ou trisannuelle, certaines enfin à floraison irrégulière. Dans les régions tropicales trop favorables à la croissance végétative (Tamatave), souvent le phénomène n'apparaît pas ou seulement tardivement avec la sénescence de l'arbre. Chez les arbres sénescents de la région de Tananarive, on peut trouver dans la même variété, sur la même plantation, tous ces types de floraison réunis.

Le Papayer (*Carica papaya*), est une espèce néotone ; la floraison débute dès la germination et coïncide avec la poussée végétative marquée sur les Plateaux par un ralentissement hivernal. La floraison adopte dans ce cas ce type de croissance dite continue.

Quant à la production de fleurs chez *Canarium Madagascariensis*, elle est, non seulement des plus rares, mais son rythme devient très irrégulier, certains arbres présentant un rythme de 4 ans.

d. *Renouvellement foliaire*

Il nous a été possible de mettre en évidence que, chez le Manguier, le renouvellement foliaire s'effectuait en trois ans, la chute des vieilles feuilles coïncidant avec l'émission de feuilles juvéniles lors de chaque vague de croissance (22). Toutefois, cette chute s'effectue selon un gradient discontinu ; sur une vague déterminée, les feuilles de grande taille tombent les premières (23).

Nous nous trouvons donc en présence d'un rythme plurimestriel si l'on prend en considération les époques des chutes des feuilles ou d'un rythme trisannuel si l'on ne tient compte que du changement complet du feuillage. GACHET (24), à Madagascar, a noté, dans la forêt humide de la zone orientale de l'île, que ce renouvellement variait beaucoup selon les espèces forestières. Le cas le plus intéressant est celui de *Zantrophyllum thouvenotii* chez lequel on rencontre deux types d'arbres : le premier possède un rythme de deux ans avec défoliation totale en octobre de la deuxième année le second, un rythme annuel avec défoliation accusée, mais non complète, en janvier-février.

Le rythme de défoliation est donc bisannuel dans un cas et annuel dans l'autre.

Chez *Canarium madagascariensis*, selon les années, les arbres peuvent perdre ou non leurs feuilles ; les rythmes y sont irréguliers comme ceux déjà constatés à propos de sa floraison.

Pterocarpus angolensis possède un rythme plurimestriel du renouvellement du feuillage mais tributaire des variations d'un facteur exogène, la sécheresse (25).

e. *Les facteurs écologiques et phénologiques*

Les facteurs écologiques interviennent en agissant sur la vigueur, sur l'âge, sur la floraison et sur le renouvellement foliaire, mais ils sont incapables d'expliquer tous les comportements, parfois fort irréguliers, des arbres tropicaux.

Signalons simplement le cas de l'Hazomalanga malgache (*Hernandia*

voironii) caractérisé par un débourrement végétatif, très régulier, à *quelques jours près*, début avril. Par contre, la floraison est rarissime, comme si l'arbre n'arrivait plus à trouver dans l'environnement local, celui de la zone occidentale sèche de l'île, des conditions favorables à sa survie (GACHET, déjà cité).

Les facteurs phénologiques sont également mis à rude épreuve lorsqu'on étudie le comportement inexpliqué de *Faidherbia albida* (*Acacia albida*) dont le débourrement a lieu, à contre-saison sèche, alors que tous les autres arbres sont en repos (26) (27) (28) (29). Nous avons observé le même comportement dans les montagnes de l'Ouest Cameroun, à Nkongsamba, à 5^o latitude Nord, chez le Tulipier du Gabon (*Spathodea campanulata*). On peut rapprocher du cas précédent, celui d'*Azadiracta indica* (30), essence de reboisement introduite au Niger où elle conserve son feuillage durant la mauvaise saison. A Madagascar, le Flamboyant, arbre ornemental, d'origine malgache, devenu pantropical, perd ses feuilles pendant l'hiver austral, chaque année, aussi bien à Tananarive (climat tropical d'altitude frais et sec) qu'à Majunga (climat de type soudanais très chaud et sec) et qu'à Tamatave (climat de type congolais chaud et humide).

Dans ces derniers cas, sauf peut-être dans le cas du Flamboyant, nous devons nous trouver en présence de rythmes endogènes bien caractérisés, sans composantes exogènes.

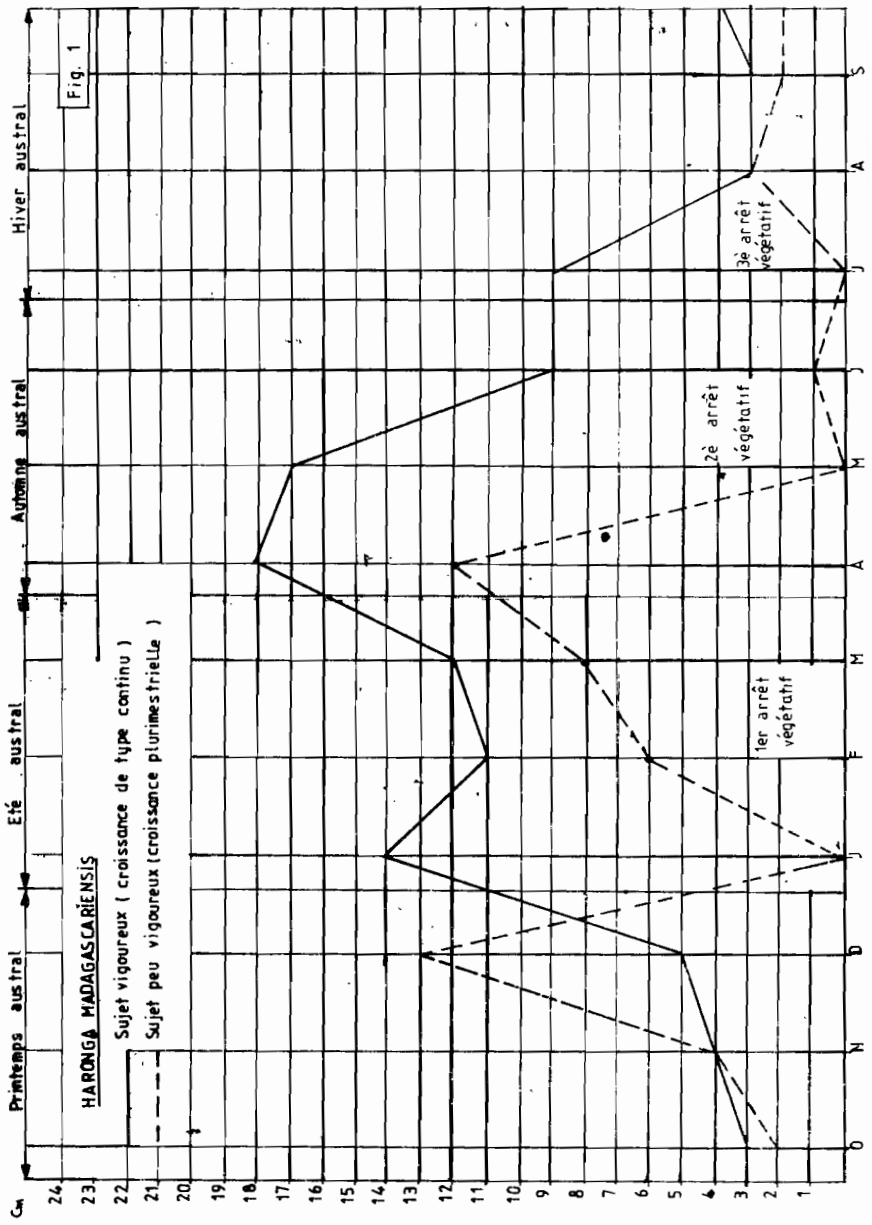
Conclusion

Ce tour d'horizon ne peut donner qu'un aperçu de la grande richesse des comportements des arbres tropicaux du point de vue des rythmes. Avec RICHARDS (31), nous pensons qu'avec la diversification des climats, n'ont pu subsister dans les pays tempérés et subtropicaux que les espèces ayant pu harmoniser leurs rythmes internes avec les facteurs du milieu. Au contraire, en milieu tropical, les conditions de milieu sensiblement constantes ont permis la conservation de plantes dont les comportements, souvent complexes, restent encore à étudier.

BIBLIOGRAPHIE

1. GUITTONJ. — *La signification des rythmes in* Les rythmes et la vie 1-18 p.
2. LAIGNEL, LAVASTINE et coll. — *Les rythmes et la vie*. Paris 1947, 1 vol. 345 p.
3. OLDEMAN R.-A.-A. — Communication écrite 1971.
4. ROMBERGER J.-A. — *Meristem, growth and development in woody plants*. USA. Dpt. Agr. Techn. Bull. 1963, 1 293, 214 p.
5. REINBERG A. et GHATA J. — *Rythmes et cycles biologiques*. Coll. Que sais-je ? PUF. Paris 1957. 128 p.
6. SIGONNEY M. et DUFOUR A. — Communications verbales 1971.
7. BONNET C. — Communication verbale 1971.
8. BAILLAUD L. — *Les rythmes dans la vie des plantes*. Biol. Méd. 1964, Vol. LIII n° 3, p. 237-265.
9. SCARRONE F. — *Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du Manguier (Mangifera indica)* C.R. Acad. Sci. 260, 1965, p. 3469-3472.
10. SCARRONE F. — *Recherches sur les rythmes de croissance du Manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy*. Thèse 1969. Clermont-Ferrand.
11. SCARRONE F. et RAKOTONDRAINIBEF. — Documents non publiés.
12. DJOKUE. — *Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria*. Jour. Ecology. 1963, 51, p. 617-624.
13. HALLEF. et MARTIN R. — *Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (Hévéa brasiliensis müll-Arg.) Euphorbiacées, Crotonoidées. Adansonia*. N.S. Tome VIII, Fasc. 4. 1968, p. 475 à 503.
14. HALLEG. et OLDEMAN R.-A.-A. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de la croissance des arbres tropicaux*. MASSON Paris 1970, 178 p.
15. GREENWOOD M. et POSNETTE A.-F. — *The growth flushes of Cacao*. J. Hort. Sci. 1950, 25, p. 164-174.
16. LAVARENNE-ALLARY S. — *Recherches sur la croissance des bourgeons de Chêne et de quelques autres espèces ligneuses*. Thèse 1964. Clermont-Ferrand.
17. HOLDSWORTH M. — *Intermittent growth of the Mango tree*. J. West. Afr. Sci. Assoc. 1963, 7 (2). Ghana.
18. CHAMPAGNAT P. — *Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux*. Rév. Hort. n.s. 1947, 30, p. 335-341.
19. CHAMPAGNAT P. — *Ramification à rythme et anisophyllie chez les végétaux supérieurs*. Lilloa 1949. 16, p. 161-191.
20. CHAMPAGNAT P. — *Quelques caractères de la ramification d'un an des végétaux ligneux*. 98^e cong. Sté. Pomol. France. Paris 1965. 33 p.
21. CHAMPAGNAT P., RANDIER A.-M. et ALLARY S. — *La ramification de la pousse herbacée du Charme*. Bull. Soc. Fr. Gort. France 1961, 108. p. 81-92.
22. SCARRONE F. — En préparation.
23. SCARRONE F. — *Pouvoir de croissance des bourgeons et influences foliaires sur les pousses de Manguier (Mangifera indica L.) en repos végétatif*. C.R. Acad. Sci. 262, 1966, p. 2344-2346.
24. GACHET C. — *Premiers résultats d'un cycle d'observations phénologi-*

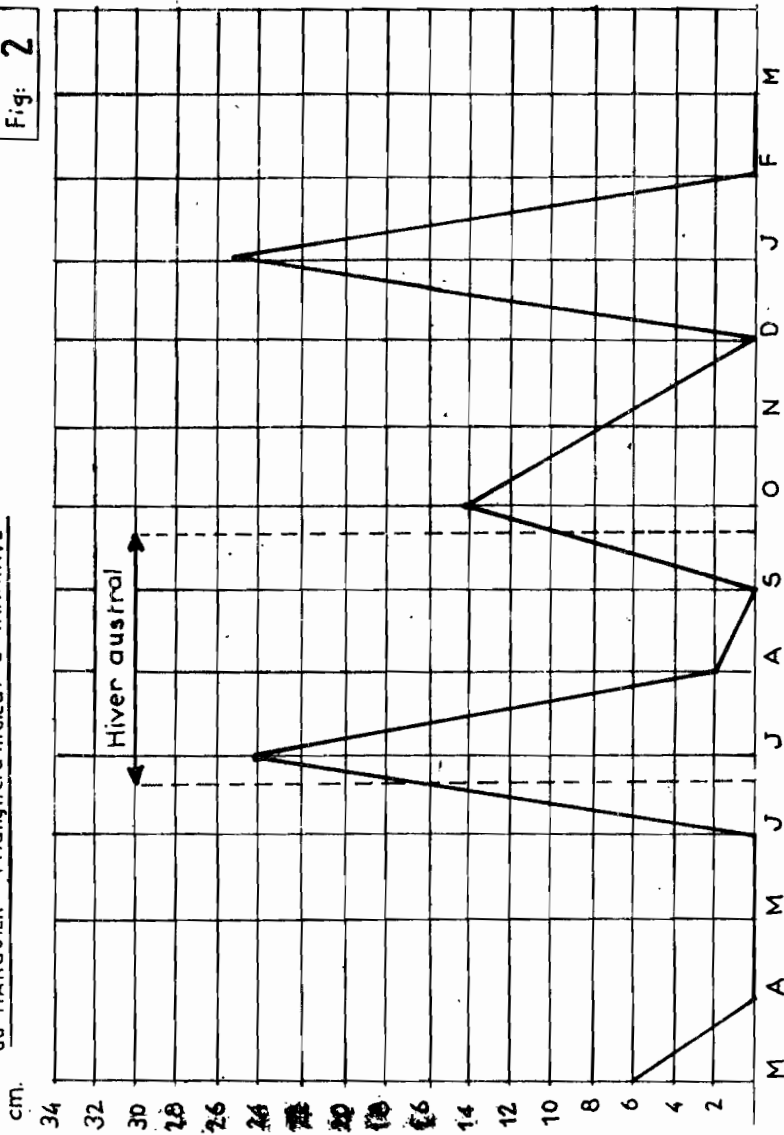
- ques. C.T.F.T. Madagascar 1965. 31 p.
25. GROMMET.-S., LEESM.-M. N. et WIGGL.-T. — *A summary of information on Ptero-carpus angolensis*. *Forestry Abstr.* 1957, **18**, 3-8, p. 153-162.
 26. CHOUARD P. — *Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage*. *Thermopériodisme*. C.D.U. Paris 1951, 157 p.
 27. PORTERES R. — *Un arbre vivant à contre saison en Afrique Soudano-zambézienne*. *Sci. et Nat.* 1957, n° 19, p. 19-24.
 28. LEBRUN J. — *A propos du rythme végétatif de l'Acacia albida Del.* *Coll. Bot.* Vol. VII. Fasc. II, n° 33, Barcelona. 1968. p. 625-636.
 29. TROCHAIN J.-L. — *Le rythme biologique aberrant de Faidherbia albida (Mimosacées)*. *Ann. Sci. Univ. Besançon*. 3^e série. Fasc. 6, **12**, 1969, p. 7-13.
 30. MARIAUXA. — *Etat actuel des connaissances sur la détermination de l'âge des arbres en Haute-Volta et au Niger*. C.T.F.T. 1964. 30 p.
 31. RICHARDS P.-W. — *The tropical rain forest*. An ecological study. Cambridge Univ. Press. 1957. 450 p.



CROISSANCE à RYTHMES PLURIMES TRIELS

du MANGUIER (*Mangifera indica*) à TAMATAVE

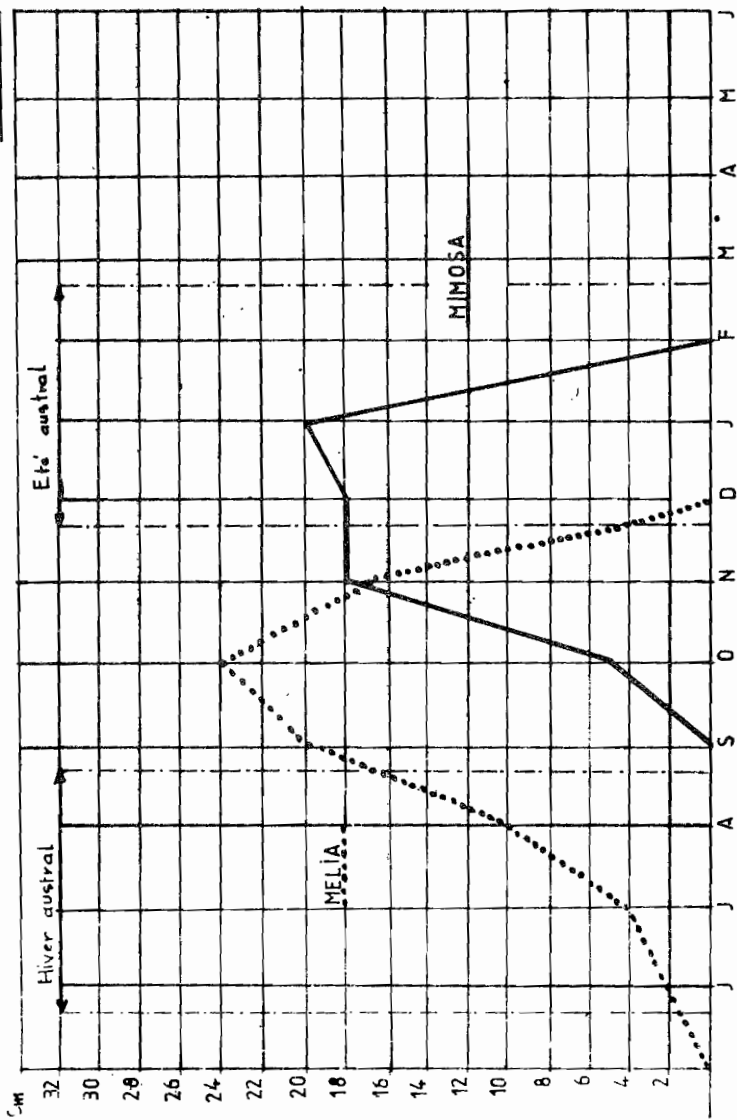
Fig: 2



CROISSANCES & RYTHME ANNUEL à TANANARIVE

de LILAS de PERSE (*Melia Azedarach*) et du MIMOSA des FLEURISTES (*Acacia dealbata*)

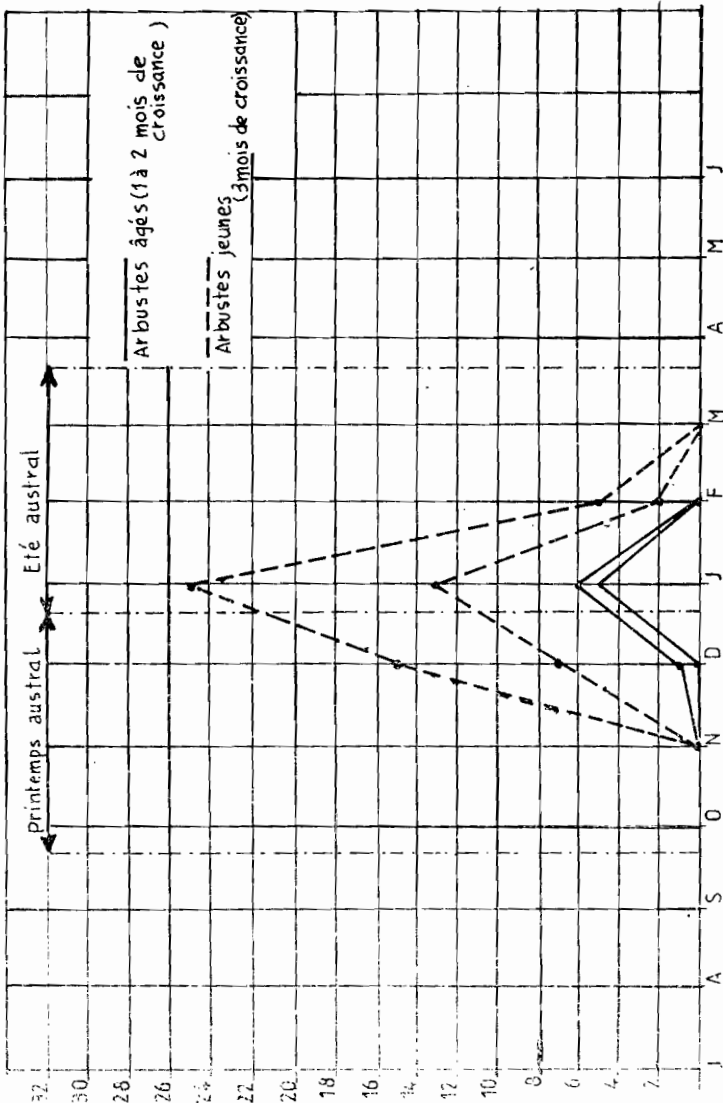
Fig. 3



CROISSANCE à RYTHME ANNUEL du PIGNON d'INDE (*Jatropha curcas*) à TANANARIVE

Influence de l'âge

Fig. 4



CROISSANCE des INFLORESCENCES

chez des MANGUIERS âgés de 4 ans à TANANARIVE
(rythme annuel)

Nombre
inflorescences

Fig 5

