



HAL
open science

**Variabilite du niveau de dormance des bourgeons
vegetatifs suivant les types de rameau d'une couronne de
noyer (*Juglans regia* L.); comparaison des cultivars
Franquette et Pedro**

Erwin Dreyer, Jean-Claude Mauget

► **To cite this version:**

Erwin Dreyer, Jean-Claude Mauget. Variabilite du niveau de dormance des bourgeons vegetatifs suivant les types de rameau d'une couronne de noyer (*Juglans regia* L.); comparaison des cultivars Franquette et Pedro. *Agronomie*, 1986, 6 (5), pp.427-435. hal-02717258

HAL Id: hal-02717258

<https://hal.inrae.fr/hal-02717258v1>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Variabilité du niveau de dormance des bourgeons végétatifs suivant les types de rameau d'une couronne de noyer (*Juglans regia* L.) ; comparaison des cultivars « Franquette » et « Pedro »

Erwin DREYER & Jean-Claude MAUGET (*)

avec la collaboration technique de Jack GUINARD (*)

I.N.R.A., Centre de Recherches de Nancy, Station de Sylviculture et de Production, Champenoux, F 54280 Seichamps.

() I.N.R.A., Laboratoire de Bioclimatologie, Domaine de Crouelle, F 63039 Clermont-Ferrand Cedex*

RÉSUMÉ

Une description détaillée de la dormance automno-hivernale des bourgeons de 2 cultivars de noyer, « Pedro » et « Franquette », a été réalisée au moyen de la technique des boutures de nœuds isolés. Cette étude a permis de montrer que chez ces 2 cultivars l'intensité de la dormance est très variable entre bourgeons d'un même arbre. Outre l'existence déjà connue de gradients de dormance le long des rameaux, le caractère fructifère ou végétatif de la pousse mais surtout son rythme d'allongement pendant l'été peuvent expliquer cette variabilité : ainsi les rameaux à allongement prolongé dans le temps portent des bourgeons moins dormants que les pousses à croissance brève. Ces différences disparaissent à la levée de dormance en décembre et n'ont aucune incidence sur la précocité de débourrement des bourgeons ; leurs conséquences pourraient être plutôt d'ordre morphogénétique et apparaître au niveau de la ramification des rameaux d'un an.

Mots clés additionnels : *Rythme de croissance, corrélations physiologiques, fruit.*

SUMMARY

*Variability of leaf bud dormancy according to shoot type in the crown of walnut (*Juglans regia* L.) ; comparison between two cultivars « Franquette » and « Pedro ».*

One-node cuttings have been used to make a detailed description of bud dormancy in two walnut cultivars, « Pedro » and « Franquette » during autumn and winter. Our study showed that, for both cultivars, deepness of dormancy was very different between buds in a given crown. In addition to the well known existence of dormancy gradients along the shoot, the presence or absence of fruits at the apex of the shoots, and above all shoot elongation rhythms during summer could explain this variability : shoots with a longer elongation period during the previous summer bore less dormant axillary buds than short shoots. These differences disappeared after dormancy breaking during December and had no further incidence on the date of spring bud burst. However, they could have effects on later morphogenesis e.g. the branching pattern of one-year old shoots.

Additional key words : *Rhythm of growth, physiological correlations, fruit.*

I. INTRODUCTION

La période de repos végétatif automno-hivernal tient une place importante dans le cycle annuel de développement des plantes pérennes ligneuses des régions tempérées. Elle est caractérisée entre autre par l'existence d'une phase de dormance des bourgeons,

définie au plan phénoménologique comme une « incapacité à la croissance même lorsque toutes les conditions de l'environnement (température, éclaircissement en qualité, intensité et périodicité, nutrition hydrique et minérale) sont favorables et lorsque toutes les inhibitions par corrélations physiologiques sont supprimées » (CHOUARD, 1951).

Une évaluation quantitative de cette inaptitude à la croissance peut être réalisée grâce à la technique des boutures de nœuds isolés (POUGET, 1963) dont les avantages et les limites ont été plusieurs fois soulignés (RAGEAU, 1975 ; CHAMPAGNAT, 1983).

Cette méthode permet en particulier de mettre en évidence des variations du niveau de dormance de nature diverse :

— *Des variations dans le temps*

Des prélèvements successifs de boutures de nœuds permettent de suivre l'évolution automno-hivernale de l'intensité de dormance (POUGET, 1963 ; NIGOND, 1967) ; on peut, avec POUGET (1963) pour la vigne, puis MAUGET (1982) pour le noyer, distinguer plusieurs phases successives ; dans le cas du cultivar de noyer « Franquette » sous le climat de Clermont-Ferrand, la succession est la suivante :

- entrée en dormance (septembre, les pousses étant encore feuillées),
- dormance *sensu stricto* (octobre-novembre),
- levée de dormance (jusqu'au débourrement printanier en avril).

Ces variations de l'état de dormance sont liées à un rythme endogène (BARNOLA *et al.*, 1977 ; CHAMPAGNAT, 1983) et à l'action des facteurs climatiques exogènes comme le froid nécessaire à la levée de dormance, puis les températures élevées favorables à l'évolution des bourgeons jusqu'au stade de débournement.

— *Des variations liées au génotype*

L'évolution automno-hivernale de la dormance varie en fonction des génotypes ; ainsi, entre cépages de vigne (POUGET, 1966, 1972 ; NIGOND, 1967) ou cultivars de noyer (MAUGET & GERMAIN, 1980), intensité de dormance et, dans le second cas, dates de passage d'une phase à la suivante, diffèrent significativement.

— *Des variations liées au climat estival*

Pour un même cultivar, des variations d'intensité de dormance apparaissent d'une année sur l'autre ou encore la même année pour des arbres cultivés dans des conditions climatiques différentes : dans le cas du framboisier et du noyer on peut mettre en évidence une corrélation positive entre l'intensité de dormance mesurée en novembre et les moyennes thermiques estivales (MAGE, 1975 ; MAUGET, 1977, 1982).

— *Des variations à l'échelle de la couronne de l'arbre*

L'état dormant est marqué par une importante variabilité des aptitudes au débournement en conditions contrôlées entre bourgeons prélevés au même moment sur un même arbre.

• Une partie de cette variabilité est connue et liée aux niveaux d'insertion des bourgeons sur le rameau. Des gradients d'aptitude au débournement sont en effet observés le long des axes ; basitones en début de période de dormance, ils deviennent ensuite acrotones chez les espèces arborescentes (CHAMPAGNAT *et al.*, 1971 ; ARIAS & CRABBÉ, 1975 ; MAUGET, 1976a) alors que la basitonie se maintient chez les espèces buissonnantes (BARNOLA, 1976).

• Il existe également une importante variabilité

entre rameaux d'un même arbre ; moins fréquemment décrite, elle a été mise en évidence par RAGEAU (Comm. pers., 1984) sur le pêcher. Nous nous proposons ici d'en aborder l'étude du déterminisme dans le cas du noyer, espèce dont nous connaissons de mieux en mieux l'écophysiologie.

Une hypothèse vraisemblable est que ces différences d'intensité de dormance entre rameaux voisins prennent leur origine dans la variabilité de leur comportement de croissance estivale.

On sait en effet que des perturbations dans les conditions de croissance peuvent modifier l'intensité de dormance ultérieure. C'est le cas, en particulier, de tailles en vert (ARIAS & CRABBÉ, 1975, sur cerisier ; BARNOLA *et al.*, 1976, sur noisetier), d'ablations foliaires (MAUGET, 1978, sur noyer) ou de contraintes hydriques sévères (DREYER, 1984, sur noyer).

En l'absence d'interventions extérieures, des différences de comportement estival s'établissent spontanément entre pousses d'un même arbre. Dans le cas du noyer coexistent ainsi des rameaux courts, dont l'élongation s'est achevée dès la 1^{re} quinzaine de juin, et des rameaux longs, dont la croissance en 2 vagues s'est poursuivie plus tardivement (MAUGET *et al.*, 1980 ; PERRET, 1982) (fig. 1). La 1^{re} vague consiste en l'allongement d'un segment préformé, dont les ébauches préexistent à l'intérieur du bourgeon avant débournement (ASSAF, 1966) ; elle se termine début

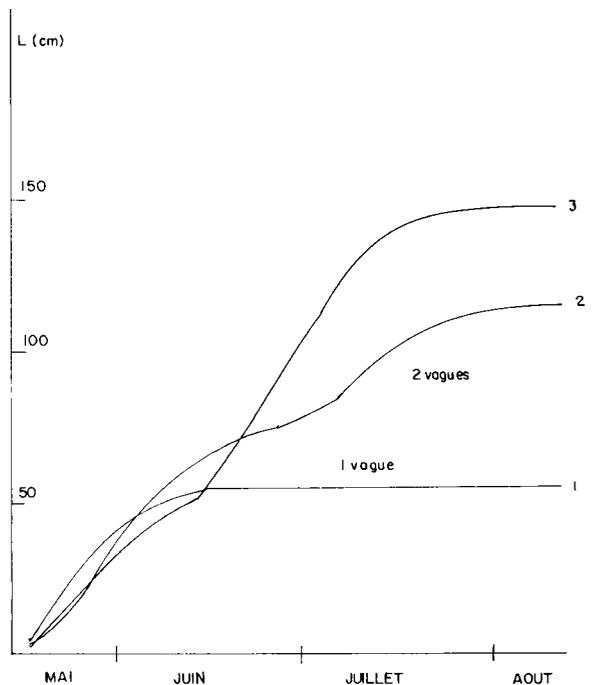


Figure 1

Exemples de cinétiques d'allongement des pousses feuillées chez le noyer (cultivar « Pedro ») (d'après PERRET, 1982).

1. 1 seule vague de croissance.
2. 2 vagues de croissance, l'allongement du segment préformé est plus forte que celle du néoformé.
3. 2 vagues de croissance, l'allongement du segment préformé est plus faible que celle du néoformé.

Examples of leafy shoot elongation kinetics on walnut (cv. "Pedro") (after PERRET, 1982).

1. 1 growth flush.
2. 2 growth flushes, elongation of preformed part longer than that of second flush.
3. 2 growth flushes, elongation of preformed part shorter than that of second flush.

juin. La 2^e est due à une reprise d'activité du bourgeon terminal des pousses végétatives et d'1 ou 2 bourgeons subapicaux des pousses fructifères ; elle conduit à la mise en place d'un segment néoformé dont l'élongation peut se poursuivre jusqu'au début du mois d'août (MAUGET *et al.*, 1980 ; DREYER, 1984).

Peut-on associer à ces différences morphologiques des différences dans les caractéristiques de la dormance automno-hivernale ? En d'autres termes, existe-t-il une relation générale entre la dynamique de croissance estivale et le niveau de dormance des bourgeons axillaires, relation explicative, au moins partiellement, de la variabilité observée en dehors de tout traitement appliqué à l'arbre ?

Cet article a pour objet d'apporter quelques éléments de réponses à ces questions. L'étude a été menée au cours de l'hiver 1983-1984 conjointement sur 2 cultivars de noyers (*Juglans regia* L., cv. « Franquette » et « Pedro »), dont les caractères phénologiques sont bien différenciés.

Cette démarche comparative visait à montrer la portée générale des relations mises en évidence.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Matériel végétal

Les arbres étudiés appartiennent au verger expérimental du Domaine de Crouelle (I.N.R.A., Clermont-Ferrand). Il s'agit de 2 cultivars dont les principales caractéristiques sont les suivantes :

1. « *Franquette* » (cultivar le plus fréquemment planté en France) :

— acrotonie très marquée se traduisant par un faible potentiel de ramification ;

— relative tardiveté du débourrement printanier (1^{re} semaine de mai à Clermont-Ferrand (MAUGET, 1982), entre le 18 avril et le 2 mai à Bordeaux (GERMAIN *et al.*, 1983)) ;

— induction florale femelle strictement limitée au bourgeon terminal du rameau de l'année.

2. « *Pedro* » (cultivar d'origine californienne) :

— vigueur végétative réduite accompagnée d'une abondante fructification ;

— acrotonie limitée accompagnée d'une forte capacité de ramification ;

— précocité de débourrement importante (17 j avant « *Franquette* » à Bordeaux (GERMAIN *et al.*, 1983)) ;

— induction florale femelle localisée aussi bien au niveau du bourgeon terminal que des bourgeons axillaires du rameau de l'année.

B. Méthodes

L'estimation de l'intensité de la dormance des bourgeons est réalisée à l'aide de la technique des boutures de nœuds isolés, adaptée au noyer par MAUGET (1976a). Les boutures de 8 cm de longueur, portant chacune un bourgeon en position distale, sont cultivées sur de l'eau ordinaire en conditions contrôlées

(25 °C, jours longs). On considère un bourgeon comme débourré lorsque ses écailles externes s'écartent en laissant apparaître les écailles les plus internes et l'extrémité des 1^{res} folioles (stade C₂ de GERMAIN *et al.*, 1973). A partir de l'observation régulière des débourrements survenant dans ces conditions, on peut apprécier l'inertie d'une population de bourgeons au moyen des paramètres suivants (RAGEAU, 1975 ; REGNARD, 1984) :

— nombre de bourgeons ne débourrant pas : la dormance est d'autant plus profonde que l'effectif de cette sous-population est plus grand ;

— vitesse moyenne de débourrement plus faible quand l'inertie est plus grande ;

— dispersion des délais de débourrement : la population de bourgeons est d'autant plus dormante que son comportement est plus hétérogène (POUGET, 1963).

Il n'existe actuellement aucun critère synthétique capable de rendre parfaitement compte de cet ensemble de caractéristiques. Nous avons donc choisi d'exprimer les résultats au moyen de plusieurs indices de signification complémentaire : *le taux final de débourrement* (TF), indiquant la part de la population de bourgeons ayant débourré, et *le délai moyen de débourrement* (DMD), moyenne arithmétique des délais nécessaires au débourrement de chacun de ces bourgeons. Par ailleurs, nous avons associé au DMD un *paramètre de dispersion* (erreur type sur la moyenne) renseignant sur l'hétérogénéité de la population.

Les boutures sont prélevées à intervalles réguliers : toutes les 2 semaines de septembre 1983 à janvier 1984, puis toutes les 3 semaines jusqu'au moment du débourrement printanier *in situ*. Ces prélèvements intéressent 10 arbres par cultivar.

On distingue 4 catégories de rameaux (fig. 2) en fonction :

• de l'absence ou la présence de fruits : rameaux végétatifs ou fructifères,

• du type d'allongement : rameaux courts à croissance en une seule vague ou longs à croissance en 2 vagues.

Les échantillons prélevés dans les populations de bourgeons à l'intérieur de chaque classe de rameaux sont généralement limités à 15 individus pour des raisons de disponibilité en matériel végétal. Du fait de l'existence probable de gradients de dormance en fonction de la position des bourgeons le long des axes, on veille à constituer des échantillons de compositions identiques du point de vue du niveau d'insertion des bourgeons.

Nous ne nous sommes intéressés qu'aux bourgeons axillaires.

III. RÉSULTATS

A. Comparaison des niveaux moyens de dormance des 2 cultivars « *Pedro* » et « *Franquette* »

Cette comparaison est réalisée sur l'ensemble des boutures prélevées aux différentes dates.

L'évolution au cours de la saison automno-hivernale du délai moyen de débourrement (DMD) des bour-

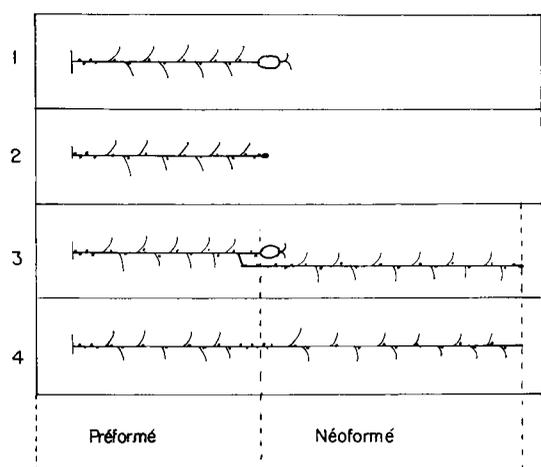


Figure 2

Représentation schématique de la morphologie des différents types de rameaux rencontrés chez le noyer.

1. Rameau fructifère à 1 vague d'allongement.
2. Rameau végétatif à 1 vague d'allongement.
3. Rameau fructifère à 2 vagues d'allongement.
4. Rameau végétatif à 2 vagues d'allongement.

Dans le cas où les bourgeons sont axillaires par une feuille, on n'en a représenté que la pétiole.

Diagram of morphology of different kinds of shoots encountered on walnut trees.

1. 1 growth flush on fruit-bearing shoot.
2. 1 growth flush on leafy shoot.
3. 2 growth flushes on fruit-bearing shoot.
4. 2 growth flushes on leafy shoot.

Leaves bearing axillary buds have been sketched, when present, by their petiole only.

geons de « Franquette » (fig. 3) correspond à ce qui avait été décrit par MAUGET (1976a) ; on retrouve en particulier les 4 phases caractéristiques : entrée en dormance, dormance, levée de dormance et post-dormance. La levée de dormance se produit au cours du mois de décembre et, dès le début de janvier, les DMD qui avaient atteint antérieurement 1 400 h, retrouvent des niveaux proches de ceux de l'entrée en dormance (500 h). La phase de dormance est caractérisée par 2 pics de DMD nettement individualisés, déjà observés les années précédentes (MAUGET, 1982) mais dont la signification reste obscure. Le taux final de débourrement (TF) présente lui aussi une évolution caractéristique : faible au début de l'automne, il augmente fortement par la suite, en se maintenant au-dessus de 80 p. 100 après la levée de dormance. Ce comportement est analogue à celui observé par MAUGET (1976a), à la différence près que, dans ce dernier cas, les taux de débourrement connaissent un minimum en novembre avant d'augmenter par la suite : on peut expliquer cette évolution par la fragilité du matériel végétal mal lignifié à cette époque, affectant de la sorte la survie des boutures.

L'évolution de la dormance des bourgeons de « Pedro » est parallèle à celle de « Franquette » ; deux différences apparaissent cependant : le 2^e pic du DMD est beaucoup moins marqué, et surtout, les valeurs du DMD sont systématiquement et significativement plus faibles que chez « Franquette », si l'on excepte la 1^{re} valeur automnale. Par ailleurs, l'évolution des taux de débourrement étant très voisine, à de faibles fluctuations près, on peut conclure que ces dif-

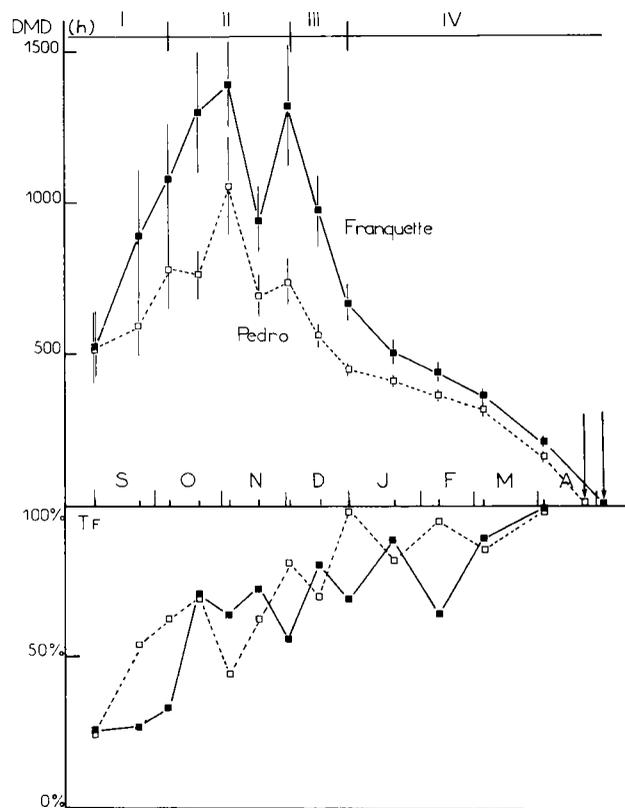


Figure 3

Dynamique comparée de la dormance moyenne des bourgeons des 2 cultivars de noyer « Franquette » et « Pedro » ; le délai moyen de débourrement (DMD) est exprimé en heures, le taux de débourrement final (TF) en p. 100.

I : entrée en dormance ; II : dormance ; III : levée de dormance ; IV : post-dormance. Les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance à 5 p. 100 du DMD. Les flèches signalent les dates de débourrement au verger.

■ — ■ : Franquette ; □ - - - □ : Pedro.

Over winter comparison of mean bud dormancy on the two walnut cultivars "Franquette" and "Pedro"; mean time for bud break (DMD) is expressed in hours, final bud burst rate (TF) in percent. I : dormancy onset ; II : dormancy ; III : dormancy breaking ; IV : post-dormancy. Bars indicate standard error of mean (5%). Arrows indicate bud burst time in the orchard.

férences observées sur les DMD reflètent bien des différences d'intensité de dormance.

Malgré l'absence du 2^e pic du DMD chez « Pedro », il semble logique d'admettre que la levée de dormance se produit au moment où l'on observe la rupture de pente dans la courbe d'évolution du DMD aux alentours du 10 décembre et qu'elle est approximativement synchronisée dans les 2 cultivars.

Les valeurs maximales du DMD atteintes par les bourgeons de « Pedro » sont de l'ordre de 1 050 h (1 400 pour Franquette) ; après la levée de dormance, des différences sensibles se maintiennent, les DMD étant toujours plus faibles chez « Pedro ». In fine, le débourrement des bourgeons au verger est plus précoce d'environ 13 j par rapport à « Franquette ».

B. Analyse de la variabilité de la dormance pour un même cultivar

L'étendue des intervalles de confiance des DMD révèle l'importante variabilité des aptitudes au

débourrement à l'intérieur des populations de bourgeons de chaque cultivar. Cette variabilité peut s'analyser en étudiant le comportement des bourgeons des différentes catégories de rameaux.

1. Effets de la présence des fruits sur la dormance des bourgeons

Si l'on compare les DMD des bourgeons provenant de rameaux fructifères à ceux des bourgeons provenant de rameaux végétatifs, tant sur « Franquette » (fig. 4) que sur « Pedro », on constate que la capacité

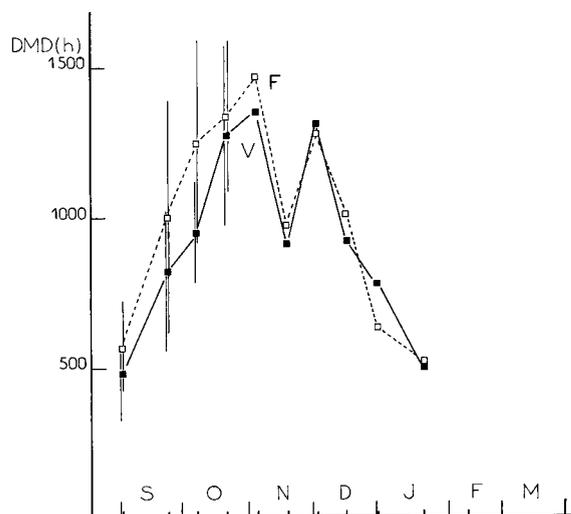


Figure 4

Influence du caractère végétatif ou fructifère du rameau sur la dormance de ses bourgeons. Cultivar « Franquette ».

V : rameaux végétatifs ■——■ ;
F : rameaux fructifères, □-----□.

Influence of presence or absence of fruits on the shoot upon dormancy of its axillary buds. Cv. « Franquette ».

V. leafy shoot ; F : fruit-bearing shoot.

de débourrement des premiers est plus faible que celle des seconds pendant les périodes d'entrée en dormance et de dormance ; cette différence disparaît définitivement après la levée de dormance. Cet écart n'apparaît pas statistiquement significatif pour un prélèvement donné, mais son caractère systématique incite à lui conférer un certain degré de signification si l'on considère l'ensemble de la période au cours de laquelle il se manifeste. On peut le vérifier au moyen d'un test t de Student concernant les écarts à la moyenne calculés sur les 5 premiers prélèvements :

« Franquette » : $t = 1,85$ (122 degrés de liberté) :
significatif à 10 p. 100.

« Pedro » : $t = 2,92$ (129 degrés de liberté) :
significatif à 1 p. 100.

A ce niveau d'analyse, on peut constater que la présence de fruits est associée à une dormance ultérieure des bourgeons axillaires plus profonde. Cette différence s'atténue cependant rapidement et reste faible, ce qui nous permettra de ne plus distinguer par la suite les boutures provenant de rameaux végétatifs de celles provenant de rameaux fructifères.

2. Comparaison de la dormance des bourgeons du segment préformé et du segment néoformé des rameaux de l'année

L'analyse porte sur les rameaux à 2 vagues de croissance : on compare la dormance des bourgeons du tronçon préformé, c'est-à-dire différenciés tôt dans la saison de végétation, à celle des bourgeons du segment néoformé.

Dans le cas de « Franquette » (fig. 5), les bourgeons du tronçon néoformé présentent des DMD légèrement moins élevés que les autres. Cependant ces différences ne sont jamais statistiquement significatives. De plus, le taux de débourrement est faible, ce qui incite à estimer la dormance plus profonde que ne le suggère le seul examen de la valeur du DMD. En post-dormance, le comportement des 2 catégories de bourgeons est identique.

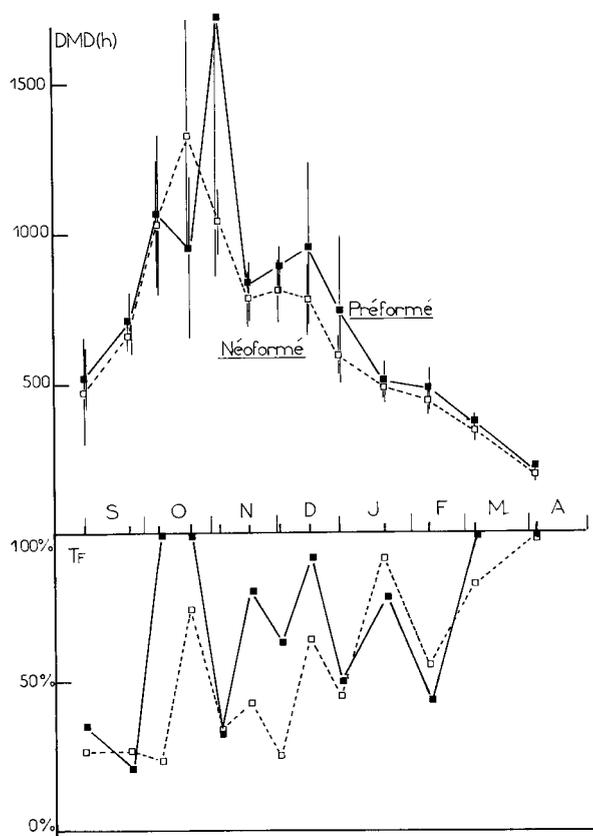


Figure 5

Comparaison des niveaux moyens de dormance des bourgeons selon leur position sur les rameaux à deux vagues d'allongement. Cultivar « Franquette ».

■——■ : Préformé ; □-----□ : Néoformé.

Mean dormancy of axillary buds according to their position on two flush shoots. Cv. « Franquette ».

On peut décrire des résultats analogues chez « Pedro ».

Ainsi chez les 2 cultivars étudiés, les bourgeons des rameaux longs ont des comportements de dormance voisins qu'ils appartiennent au segment préformé ou au segment néoformé du rameau et, en conséquence, quelle que soit la période de leur apparition.

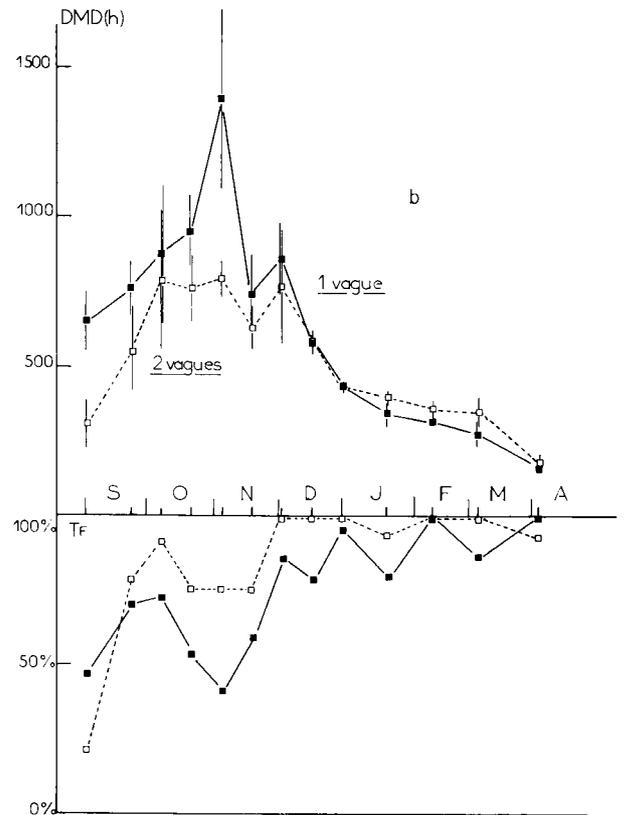
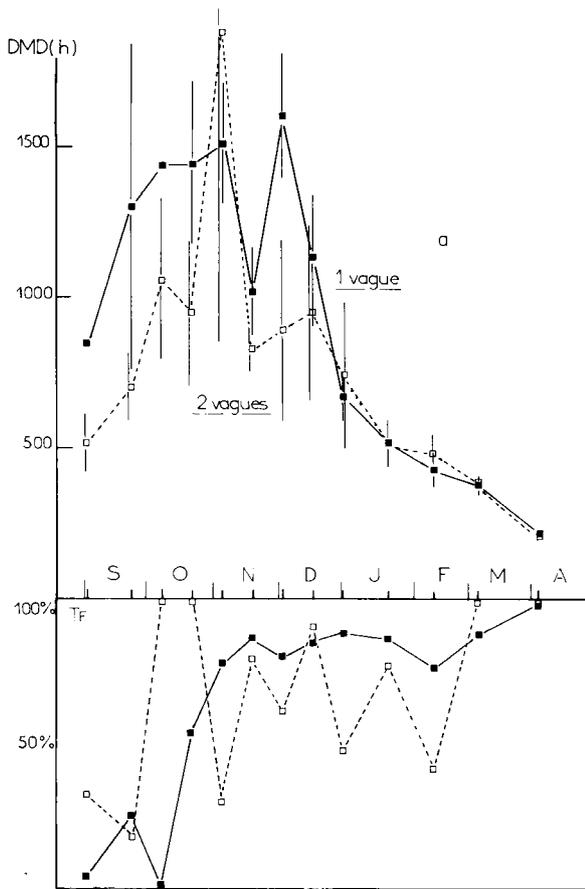


Figure 6

Dormance des bourgeons du tronçon préformé en fonction de la dynamique d'allongement du rameau. ■—■ : 1 vague ; □-□ : 2 vagues.

Dormancy of axillary buds on preformed part depending on late growth dynamics of bearing shoot (presence or absence of second flush).

6a : cultivar "Franquette".

6b : cultivar "Pedro".

3. Influence du rythme d'allongement sur la dormance des bourgeons du segment préformé

On compare des bourgeons provenant du segment préformé de rameaux longs à 2 vagues de croissance, à ceux provenant du segment préformé de rameaux courts à une seule vague d'allongement.

Dans le cas de « Franquette » (fig. 6a), de nettes différences apparaissent entre les 2 catégories de bourgeons. En effet, les bourgeons du segment préformé de rameaux longs présentent à la fois :

- des valeurs de DMD plus faibles (différences souvent significatives à 5 p. 100) jusqu'au début de la post-dormance, et ne présentant pas, en particulier, de 2^e pic ;
- des taux de débourrement plus élevés pendant la phase d'installation de la dormance.

Il semble bien que, dans l'ensemble, ces bourgeons soient le siège d'une dormance plus faible que ceux prélevés sur des rameaux courts. Il est à noter que, là encore, ces différences disparaissent totalement à la levée de dormance.

Les résultats obtenus sur « Pedro » (fig. 6b) nous permettent de tirer les mêmes enseignements ; on notera toutefois que, chez cette variété, les valeurs de TF pour les rameaux longs sont supérieures sur pratiquement la totalité des prélèvements.

Du comportement de ces 2 variétés, on peut déduire

que la dormance des bourgeons mis en place sur le tronçon préformé des pousses dépend très fortement du comportement ultérieur de ces dernières. Si l'allongement s'arrête aussitôt après la 1^{re} vague de croissance, la dormance des bourgeons sera profonde ; si au contraire il se prolonge en une 2^e vague, la dormance des bourgeons axillaires sera plus faible.

IV. DISCUSSION

A. Les résultats que nous venons d'exposer indiquent qu'une grande part de la variabilité des états de dormance relevée au sein de la couronne d'un arbre n'est pas purement aléatoire : des niveaux de dormance différents sont le reflet de comportements différents manifestés par les pousses au cours de leur mise en place.

1) *La présence d'un fruit sur le rameau* s'accompagne d'une augmentation faiblement perceptible de l'inertie des bourgeons pendant l'entrée en dormance. Ce résultat contredit apparemment celui que NIGOND (1967) avait obtenu sur la vigne : chez cette espèce, c'est au contraire l'ablation de la grappe qui renforce l'inertie ultérieure des bourgeons du sarment, l'effet étant d'autant plus marqué que l'ablation est réalisée plus tôt dans la saison. Cependant la comparaison s'avère délicate : il s'agit d'espèces différentes et sur-

tout, en ce qui concerne nos travaux, les observations portent sur des rameaux fructifères et sur des rameaux végétatifs vrais : une telle distinction n'est pas possible chez la vigne. En toute rigueur, il faudrait maintenant envisager des expériences d'ablation de noix échelonnées dans le temps afin de retrouver les conditions expérimentales mises en œuvre par NIGOND.

2) *Plus marquées sont les différences de niveau de dormance liées à la dynamique de l'allongement des pousses* : la dormance des bourgeons est plus faible sur les pousses dont la croissance s'est poursuivie tardivement que sur celle dont l'allongement a pris fin tôt en saison. Ce résultat est important ; il recoupe les conclusions de NIGOND (1967) sur les relations entre arrêt d'élongation du sarment de vigne et entrée en dormance des bourgeons. Il reste à le généraliser à d'autres espèces.

Dans l'état actuel de nos connaissances l'interprétation d'une telle relation n'est pas aisée ; nous manquons en effet d'informations sur la nature des structures et supports biochimiques capables d'assurer la mémorisation pendant plusieurs semaines de signaux enregistrés à un instant donné.

On peut toutefois prendre comme cadre de réflexion l'hypothèse de CHAMPAGNAT (1973) selon laquelle la dormance des bourgeons serait la conséquence d'inhibitions corrélatives maintenues longtemps ; par la suite, de nombreuses observations ont permis de conférer un caractère « quantitatif » à cette conception : le niveau de dormance serait fonction de l'intensité des inhibitions subies pendant la belle saison. Ainsi, tout traitement conduisant à une diminution des inhibitions corrélatives aurait pour conséquence un affaiblissement de la dormance ultérieure. La difficulté réside dans le fait que nous ne disposons pas de moyen de quantification direct et objectif du niveau des inhibitions : nous sommes contraints pour l'instant de nous en tenir à une approche indirecte, par exemple détermination du nombre de bourgeons entrant en activité et du délai nécessaire au débourrement de ces bourgeons après élimination des causes de l'inhibition (bourgeon terminal et feuillage) (MAUGET, 1976b ; PERRET, 1982). Cela suppose qu'il subsiste un effet résiduel de l'inhibition proportionnel à l'intensité de cette dernière. Aussi imparfait que soit cet outil, il permet d'esquisser l'ébauche d'une relation entre dynamique d'allongement et degré d'inhibition des bourgeons axillaires. Ainsi CHAMPAGNAT (1954) montre, chez le bouleau et l'aulne, que la probabilité de développement des axillaires en rameaux anticipés est d'autant plus grande que l'allongement de la pousse qui les porte est plus rapide ; la perte de cette potentialité de développement des axillaires intervient d'autant plus tard que la croissance de l'axe principal se prolonge davantage dans le temps. De même PERRET (1982) trouve que le nombre de bourgeons susceptibles de débourrer après décapitation tardive de pousses de noyer est directement fonction de la vitesse d'allongement de ces dernières.

B. Il est intéressant de constater que, chez les rameaux vigoureux, l'abaissement du niveau moyen de dormance par rapport à celui des rameaux courts s'accompagne d'une homogénéisation des états de dormance le long de l'axe : à l'échelle où nous avons

travaillé, on n'observe pas les classiques gradients basitones d'aptitude au débourrement, du moins si l'on compare la dormance moyenne des bourgeons du segment préformé et du néoformé. Cependant la quantité limitée de matériel végétal dont nous disposions ne nous a pas permis d'explorer les variations possibles à l'intérieur de chaque sous-ensemble (préformé et néoformé) : on ne peut donc exclure *a priori* l'existence de gradients à l'échelle de chaque segment.

Toutefois, il faut rappeler que :

— chez le noyer, les gradients de dormance ont toujours été mis en évidence de façon indubitable sur des rameaux de longueur moyenne à une seule vague de croissance et dont la dormance des bourgeons est toujours élevée (MAUGET, 1976a, 1984) ;

— chez le prunier d'Ente, espèce à faible dormance, l'état des bourgeons est uniforme le long du rameau (CHAMPAGNAT, comm. pers., 1982).

Il serait intéressant de vérifier la portée générale de cette relation entre niveau de dormance et présence ou absence de gradients le long de l'axe et, dans une étape ultérieure, d'en rechercher le déterminisme physiologique.

C. La levée de dormance se traduit par une homogénéisation du comportement des bourgeons quelle qu'ait été la variabilité des niveaux de dormance enregistrée auparavant et, en particulier, quelle que soit la morphologie du rameau auquel les bourgeons appartiennent. Toutes les fluctuations spatiales induites par les conditions estivales sont effacées à la fin de l'automne. Des travaux antérieurs (MAUGET, 1977, 1984) ont montré que peuvent éventuellement subsister en post-dormance des différences d'aptitude au débourrement *le long des axes*, différences d'autant plus accusées que le niveau moyen de la dormance aura été plus élevé.

Cet ensemble d'observations peut s'analyser plus finement si l'on transpose au noyer ce que RAGEAU (1978) a mis en évidence à propos des phénomènes associés au débourrement des bourgeons végétatifs du pêcher : chez cette espèce, l'évolution des bourgeons conduisant à leur débourrement se décompose en une phase de latence de plus ou moins longue durée, suivie d'une phase d'allongement rapide des ébauches foliaires se réalisant toujours à la même vitesse moyenne dans les conditions du test de dormance.

Pendant la dormance proprement dite, la variation du délai de débourrement est déterminée par la variation de la durée de la latence qui, de ce fait, constitue, selon RAGEAU, un critère valable de l'intensité de la dormance. Ainsi l'hétérogénéité observée des DMD peut s'interpréter comme due à l'hétérogénéité des durées de latence, cette dernière jouant alors le rôle de révélateur des inhibitions accumulées pendant l'été.

Au cours de la levée de dormance, la latence décroît puis disparaît : la diminution ultérieure des délais de débourrement est simplement causée par la diminution du parcours de croissance que les jeunes feuilles ont à achever pour atteindre le stade « débourrement », du fait de l'allongement déjà réalisé sur l'arbre avant prélèvement. Au tout début de la post-dormance, alors qu'aucune croissance notable n'a encore pu avoir lieu en raison des conditions climatiques de l'époque (en particulier températures basses), on comprend que le

comportement de la population des bourgeons révélé par le test dormance soit bien homogénéisé : la phase de latence a disparu et l'allongement des ébauches foliaires se réalise à la même vitesse moyenne pour tous les bourgeons.

Il reste cependant difficile d'expliquer pourquoi plus le niveau de dormance atteint a été élevé plus est marquée la prise de préséance des bourgeons conduisant au gradient acrotone que l'on relève alors ; en d'autres termes, on aimerait comprendre pourquoi une dormance forte sensibilise davantage les bourgeons aux influences corrélatives dont l'origine est à rechercher au niveau de l'axe lui-même qu'une dormance faible.

V. CONCLUSION

Les résultats présentés dans cet article illustrent la richesse de l'approche de la dormance par la mesure de l'aptitude à la croissance des bourgeons sur boutures de nœuds isolés. Ils confirment des informations antérieurement recueillies sur le noyer : allure générale de la dynamique de dormance, influence du génotype. Ils les complètent de précisions intéressantes sur la variabilité des états de dormance au sein de la couronne de l'arbre, plus particulièrement les différences apparaissant entre rameaux voisins : à ce niveau ils établissent un lien incontestable entre la dynamique de croissance estivale du rameau feuillé et la dormance moyenne de ses bourgeons. Cette relation semble

avoir une valeur assez générale au sein de l'espèce noyer.

Les conséquences sont multiples :

- l'estimation de la dormance moyenne d'un arbre entier à partir du comportement de bourgeons isolés nécessite un échantillonnage rigoureux avec prise en compte de la structure de la population des rameaux ;
- tout traitement ayant pour conséquence première la perturbation de la dynamique de développement de certaines pousses aura également comme effet plus lointain une modification du niveau de dormance des bourgeons portés par ces pousses ;
- on conçoit l'intérêt d'étudier le déterminisme de la variabilité de comportement des pousses pendant leur allongement, autrement dit la physiologie des relations de croissance à l'intérieur de la couronne de l'arbre : c'est important pour apprécier le rôle de la croissance estivale dans la structuration de la charpente de l'arbre mais également pour prévoir la qualité du repos des bourgeons dans ses relations avec la ramification qui se met en place au printemps suivant. En effet les différences d'intensité de dormance mises en évidence s'effacent à la levée de dormance et sont, de ce fait, sans conséquence sur la précocité de débourrement, mais elles peuvent avoir des répercussions morphogénétiques, une dormance faible étant associée à une absence de gradient d'aptitude au débourrement le long des axes et à un potentiel de ramification plus élevé qu'en cas de dormance forte.

Reçu le 22 avril 1985.

Accepté le 27 décembre 1985.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arias O., Crabbé J.**, 1975. Les gradients morphogénétiques du rameau d'un an des végétaux ligneux en repos apparent. *Physiol. Vég.*, 13, 69-81.
- Assaf R.**, 1966. *Etude sur la croissance des rameaux de diverses espèces fruitières*. Thèse Doct. Ing., Univ. Toulouse, 102 p.
- Barnola P.**, 1976. *Recherches sur la dormance et la morphogénèse de quelques espèces ligneuses buissonnantes*. Thèse Doct. Etat, Univ. Clermont-Ferrand, 153 p.
- Barnola P., Champagnat P., Lavarenne S.**, 1976. Taille en vert des rameaux et dormance des bourgeons chez le noisetier. *C. R. Acad. Agr. Fr.*, 62, 1163-1171.
- Barnola P., Champagnat P., Lavarenne S.**, 1977. Mise en évidence d'une dormance rythmique chez le noisetier (*Corylus avellana* L.) cultivé en conditions contrôlées. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 284, 745-748.
- Champagnat P.**, 1954. Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Rev. Cytol. Biol. Vég.*, 15, 1-51.
- Champagnat P.**, 1973. Quelques aspects des dormances chez les végétaux. *Bull. du Groupe d'Etude des Rythmes Biologiques*, 4, 47-59.
- Champagnat P.**, 1983. Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux. *Physiol. Vég.*, 21, 607-618.
- Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S.**, 1971. Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. *Ann. Sci. For.*, 28, 5-24.
- Chouard P.**, 1951. *Dormance et inhibition des graines et des bourgeons. Préparation au forçage, thermopériodisme*. Cours du CNAM, C.D.U. Paris, 125 p.
- Dreyer E.**, 1984. *Comportement d'une plante pérenne soumise à des contraintes hydriques. Réponses physiologiques de jeunes noyers à des périodes de sécheresse*. Thèse Doct. Ing., Univ. Clermont-Ferrand II, 160 p. + fig.
- Germain E., Jalinat J., Marchou M.**, 1973. Biologie florale du noyer. *Bull. Tech. Inf. Min. Agric.*, 282, 1-13.
- Germain E., Jalinat J., Léglise P., Masseron A., Tronel C., Chartier A.**, 1983. Le noyer : résultats de 20 ans d'expérimentation. Comportement dans le Sud-Ouest et la basse vallée du Rhône de 65 variétés d'origine française ou étrangère. 1^{re} partie. *Arboric. fruit.*, 357, 43-49.
- Magé F.**, 1975. Dormancy in buds of red raspberries. *Meld. Nor. Landbruksshoegsk.*, 54, 2-24.
- Mauget J. C.**, 1976a. Sur la dormance des bourgeons végétatifs du noyer (*Juglans regia* L.). *C. R. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 283, 499-502.
- Mauget J. C.**, 1976b. Croissance et ramification de la pousse de l'année de jeunes noyers (*Juglans regia* L.). *Physiol. Vég.*, 14, 215-232.
- Mauget J. C.**, 1977. Dormance des bourgeons végétatifs de noyers (*Juglans regia* L.) cultivés sous différentes conditions climatiques. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 284, 2351-2354.

- Mauget J. C.**, 1978. Influence d'une ablation totale du feuillage sur l'entrée en dormance des bourgeons du noyer (*Juglans regia* L.). *C. R. Acad. Sci., Paris*, Sér. D, 286, 745-748.
- Mauget J. C.**, 1982. Relation entre dormance et précocité du débourrement des bourgeons du noyer (*Juglans regia* L.) : influence du génotype et du milieu. 2^e Coll. sur les Recherches fruitières. Bordeaux, I.N.R.A.-C.T.I.F.L., 95-106.
- Mauget J. C.**, 1984. Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. « Franquette »). Conséquences sur la morphogenèse de l'arbre. *Agronomie*, 4, 507-515.
- Mauget J. C., Germain E.**, 1980. Dormance et précocité de débourrement des bourgeons chez quelques cultivars de noyer (*Juglans regia* L.). *C. R. Acad. Sci., Paris*, Sér. D, 290, 135-138.
- Mauget J. C., Guinard J., Favier J. F.**, 1980. Etude expérimentale de la ramification de la pousse de l'année du noyer (*Juglans regia* L.). *Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. bot.*, 127, 97-101.
- Nigond J.**, 1967. *Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne*. Thèse Doct. Etat, Paris, 176 p.
- Perret F.**, 1982. *Evolutions des capacités de croissance estivales des bourgeons du noyer : comparaison intervariétale*. Mémoire Fin d'Etudes, ENITH, Angers, 43 p.
- Pouget R.**, 1963. Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera* L.) : la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Ann. Amélior. Plant.*, 13, 1-247.
- Pouget R.**, 1966. Etudes du rythme végétatif : caractères physiologiques liés à la précocité de débourrement chez la vigne. *Ann. Amélior. Plant.*, 16, 81-100.
- Pouget R.**, 1972. Considérations générales sur le rythme végétatif et la dormance des bourgeons de la vigne. *Vitis*, 11, 198-217.
- Rageau R.**, 1975. Problèmes posés par l'évaluation quantitative de la dormance. Exemples pris chez le pêcher. *Groupe d'Etudes des Problèmes de la Physiologie de l'arbre*, 6, 27-32.
- Rageau R.**, 1978. Croissance et débourrement des bourgeons végétatifs de pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch) au cours d'un test classique de dormance. *C. R. Acad. Sci., Paris*, Sér. D, 287, 1119-1122.
- Regnard J. L.**, 1984. *Rôle de l'anoxie dans la levée de dormance des bourgeons de peuplier* (*Populus × euramerica* (Dode) Guinier, cv. 1214) : analyse des processus physiologiques. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Paris VI, 151 p.