



HAL
open science

Comportement compare des bourgeons de l'annee et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. Franquette). Consequences sur la morphogenese de l'arbre

Jean-Claude Mauget

► To cite this version:

Jean-Claude Mauget. Comportement compare des bourgeons de l'annee et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. Franquette). Consequences sur la morphogenese de l'arbre. *Agronomie*, 1984, 4 (6), pp.507-515. hal-02725216

HAL Id: hal-02725216

<https://hal.inrae.fr/hal-02725216>

Submitted on 2 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.

Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. « Franquette »). Conséquences sur la morphogénèse de l'arbre.

Jean-Claude MAUGET

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

RÉSUMÉ

Chez le cultivar de noyer « Franquette », les capacités de croissance des bourgeons latents isolés sont, pendant la plus grande partie du cycle annuel, beaucoup plus importantes que celles des bourgeons de l'année : en particulier leur dormance est bien moins profonde. Cependant de puissantes corrélations dont les parties les plus jeunes de l'arbre (pousses feuillées) sont vraisemblablement responsables, empêchent l'expression de ces potentialités plus grandes. De ce fait la morphogénèse de cette variété est liée essentiellement au développement des bourgeons de l'année. Seules des conditions particulières (taille en vert printanière, action de gammes thermiques élevées en période de dormance) permettent la croissance des bourgeons latents qui confère alors à l'arbre une structure d'apparence désordonnée.

Mots clés additionnels : *Ramification, corrélations physiologiques, dormance, température.*

SUMMARY

*A comparison of the behaviour of first year and latent buds in walnut (*Juglans regia* L., cv. « Franquette »). Effects on tree morphogenesis.*

In the walnut cultivar « Franquette », the growth capacities of isolated latent buds were much greater than those of first year buds during most of the annual cycle : in particular, they showed much less winter dormancy. However, strong correlations probably involving the youngest parts of the tree (leafy shoots) limited the expression of these greater potentialities. As a result, the morphogenesis of this variety was mainly determined by the development of first year buds. Only special conditions (early summer pruning, temperatures above 15 °C during dormancy) allowed growth of latent buds which then gave the tree an apparently disordered structure.

Additional key words : *Branching, physiological correlations, dormancy, temperature.*

I. INTRODUCTION

La population des bourgeons présents sur les rameaux d'un an de la variété de noyer « Franquette » ne se développe pas dans son intégralité au moment du débourrement printanier. Chez ce cultivar dont le mode de ramification est fortement acrotonne, de nombreux bourgeons demeurent à l'état latent, vraisemblablement inhibés par les pousses feuillées en croissance : si l'on supprime ces dernières au cours de l'été, certains de ces bourgeons latents entrent alors très facilement en végétation.

Au fil des années, ces bourgeons restent en repos et ne présentent aucune évolution apparente. Un fait remarquable est qu'ils conservent durant plusieurs

années des potentialités de croissance susceptibles de s'exprimer après rupture de corrélations provoquée mécaniquement par la taille ou des accidents divers (branches cassées). Mais la rupture des corrélations peut également présenter un caractère spontané comme FAVIER (1978) l'a observé chez « Franquette » sans que ce comportement prenne une ampleur considérable.

Chez d'autres cultivars de noyer, ce phénomène se manifeste avec une fréquence plus grande : dans ce cas, la reprise d'activité des bourgeons latents devient une composante essentielle de la structuration de l'arbre. Ce comportement a été particulièrement étudié chez les arbres tropicaux sous le nom de réitération du modèle architectural par OLDEMAN (1972),

EDELIN (1977), HALLE *et al.* (1978) et TOMLINSON (1983) : selon ces auteurs, l'entrée en activité de certains méristèmes latents sous l'action d'un traumatisme ou d'une brusque modification de l'environnement conduit à l'édification d'axes secondaires reproductisant, après quelques années, la structure géométrique de l'axe principal.

Pour apprécier le rôle morphogène des méristèmes latents, il était essentiel de quantifier au cours d'un cycle annuel leurs potentialités de croissance intrinsèques et de les comparer à celles des bourgeons de l'année apparus pendant l'été sur les pousses feuillées : à notre connaissance, seul BARNOLA (1976) a tenté une telle quantification sur les bourgeons de souche de jeunes frênes, tilleuls et noisetiers. En ce qui nous concerne, nous avons basé notre analyse sur l'étude des comportements des bourgeons en boutures de nœuds isolés : cette technique permet d'estimer les capacités d'évolution des bourgeons en dehors du complexe corrélatif auquel ils sont soumis sur l'arbre.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Matériel végétal

Les bourgeons étudiés ont été prélevés sur des arbres de la variété « Franquette » greffée sur *Juglans nigra* L., implantés dans le domaine expérimental de Mon Désir (I.N.R.A., Clermont-Ferrand). Ces noyers, âgés d'une quinzaine d'années, sont conduits en gobelets à 3 charpentières ; ils subissent chaque année une taille d'élagage dans le courant de l'hiver.

B. Méthode d'étude

La figure 1 schématise les différents organes concernés par ce travail et explicite la terminologie employée dans cet article.

Au moyen de la technique des boutures de nœuds isolés (POUGET, 1963 ; NIGOND, 1967 ; CRABBE, 1968 ; BARNOLA, 1976 ; MAUGET, 1976a), nous avons suivi le comportement de 2 générations successives de bourgeons de l'année, depuis leur apparition à l'aiselle des feuilles jusqu'au moment de leur débourrement au verger :

- les bourgeons apparus en 1980 (= bourgeons 80) : du 8 septembre 1980 au 13 avril 1981 ;
- les bourgeons apparus en 1981 (= bourgeons 81) : du 10 juin 1981 au 26 avril 1982.

De la même façon, nous avons évalué les capacités de débourrement des bourgeons latents sur bois d'un an du 21 avril 1981 au 26 avril 1982 : il s'agissait à l'exclusion de tout autre, de bourgeons 1980 non débourrés au 13 avril 1981 ; en particulier, nous n'avons pas considéré le cas éventuel de bourgeons issus de néoformations.

Les pousses de l'année préalablement effeuillées et le bois d'un an (fig. 1) sont prélevés sur les arbres à intervalle régulier (tous les 8 ou 15 j). Ils sont fragmentés en boutures de 8 cm de longueur intéressant respectivement leur tiers supérieur, médian et basal. Ces boutures au nombre de 50, ne comportent qu'un seul nœud proche de leur extrémité distale que l'on paraffine ; leur base plonge dans de l'eau ordinaire.

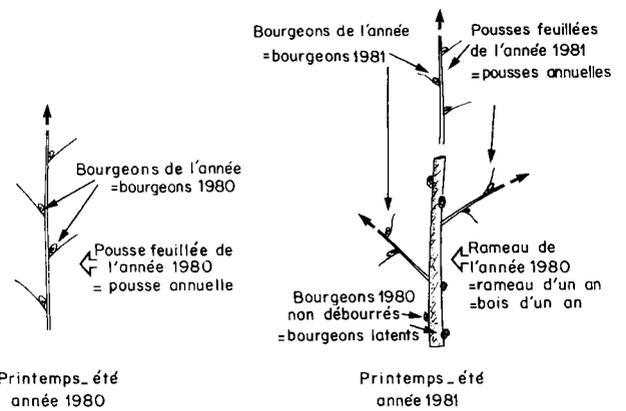


Figure 1

Description des différents organes étudiés.

Description of the different organs studied.

On place l'ensemble dans des enceintes climatisées : température constante de 25 °C, jours longs de 16 h.

On note régulièrement les dates de débourrement de chaque bourgeon ainsi conditionné : le délai moyen de débourrement, ou DMD, exprimé en heures de la population de bourgeons constitue une image de sa capacité de croissance moyenne (MAUGET, 1976a).

Hormis ces prélèvements systématiques, quelques observations ponctuelles furent réalisées sur les bourgeons latents du bois de 2 ans (bois 79) les 11 et 25 septembre 1981, le 4 décembre 1981 et le 19 janvier 1982.

Par ailleurs, au cours du mois de novembre 1981, nous avons examiné le comportement des bourgeons latents 1980 sur boutures de nœud placées à 20, 15 et 12 °C : le sens de la réponse des bourgeons soumis à ces températures inférieures à 25 °C apporte une information supplémentaire quant à l'existence d'un éventuel état dormant (VEGIS, 1964).

III. RÉSULTATS

A. Comportement des bourgeons de l'année

1. Ensemble de la population (fig. 2)

En 1980-1981, l'évolution du DMD est bien caractéristique du comportement automno-hivernal des bourgeons végétatifs antérieurement décrit chez le noyer (MAUGET, 1976a, 1981, 1982, 1983) : entrée en dormance rapide du 8 septembre au 27 octobre, levée de dormance à partir du 24 novembre, début de la post-dormance vers le 20 décembre, le DMD étant alors tombé à un niveau compris entre 500 et 600 h.

La campagne d'observations de 1981-1982 confirme ces résultats dans leurs grandes lignes : la dormance moins profonde qu'en 1980 (DMD maximal de 1 750 h contre 2 570) finit de s'installer plus précocement (12 octobre) mais se lève un peu plus tardivement.

Les 2 cinétiques de dormance décrites ici montrent clairement l'existence de 2 maximums du DMD bien distincts : l'un est situé au mois d'octobre et marque la fin de l'entrée en dormance, l'autre a lieu vers la fin du mois de novembre et précède immédiatement la levée de dormance.

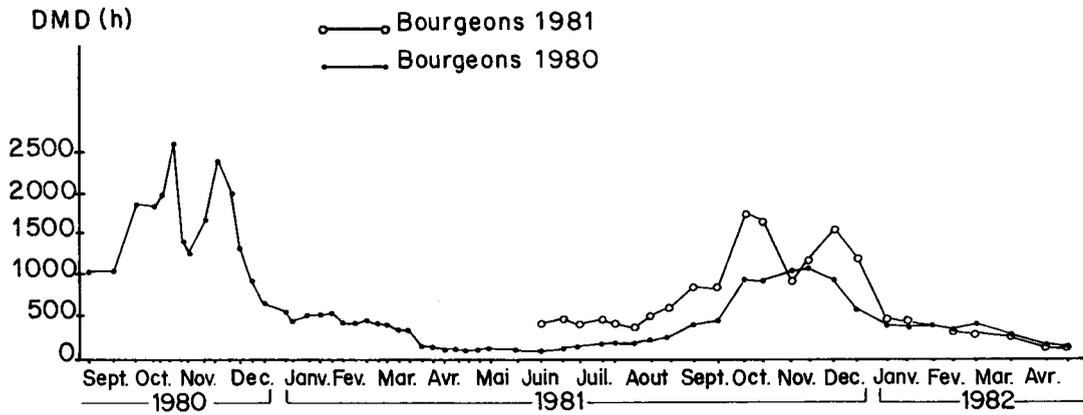


Figure 2

Evolution dans le temps du délai moyen de débourrement à 25 °C (DMD) des bourgeons de l'année (1980 : du 8/9/80 au 13/4/81, 1981 : du 10/6/81 au 26/4/82) et des bourgeons latents (1980 : du 21/4/81 au 26/4/82).

Mean time for bud break at 25 °C (DMD) of first year buds (1980 : from 8/9/80 to 13/4/81, and 1981 : from 10/6/81 to 26/4/82) and latent buds (1980 : from 21/4/81 to 26/4/82).

Les résultats de 1981 apportent une information supplémentaire sur le comportement estival des bourgeons, les prélèvements ayant débuté dès le 10 juin. Jusqu'au 17 août, le DMD est pratiquement constant et relativement élevé puisque proche de 500 h ; il augmente ensuite régulièrement et atteint 900 h au 11 septembre, date correspondant à l'entrée rapide en dormance.

2. Gradient de délai de débourrement le long du rameau (fig. 3 et 4)

Pendant l'entrée en dormance et la pleine dormance (de septembre à début décembre), les bourgeons de l'année sur bouture de nœud isolé débourrent d'autant plus rapidement qu'ils étaient en position plus basale sur le rameau : ce gradient basitone d'apti-

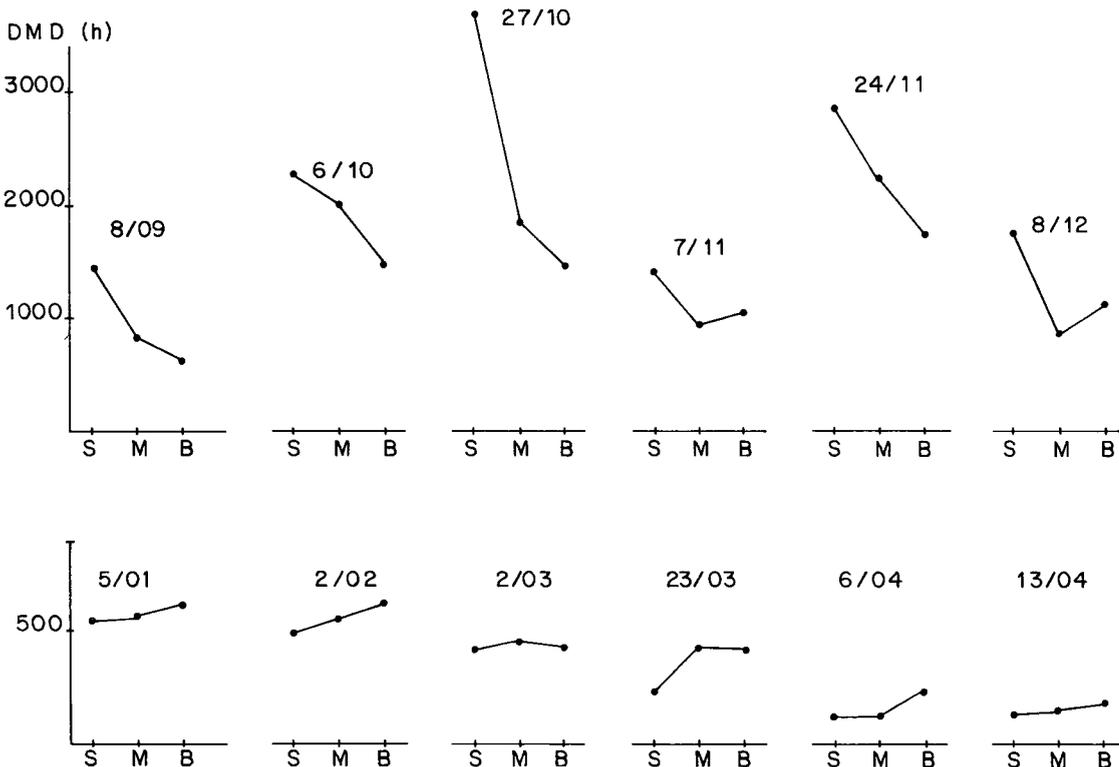


Figure 3

Evolution dans le temps des gradients de délai de débourrement le long des rameaux de l'année (S = tiers supérieur, M = tiers médian, B = tiers basal), saison 1980-1981. Le gradient est basitone pendant l'entrée en dormance et la pleine dormance (du 8/9 au 24/11) ; il devient acrotonic en post-dormance (5/1 au 13/4). Au moment du débourrement, le gradient tend à disparaître.

Gradients of time for bud break along yearly shoots (S = upper third, M = middle third, B = lower third), winter 1980-1981. The gradient is basitonic during the onset of dormancy and deep dormancy (from 8/9 to 24/11) ; it becomes acrotonic during postdormancy (from 5/1 to 13/4). At bud break the gradient tends to disappear.

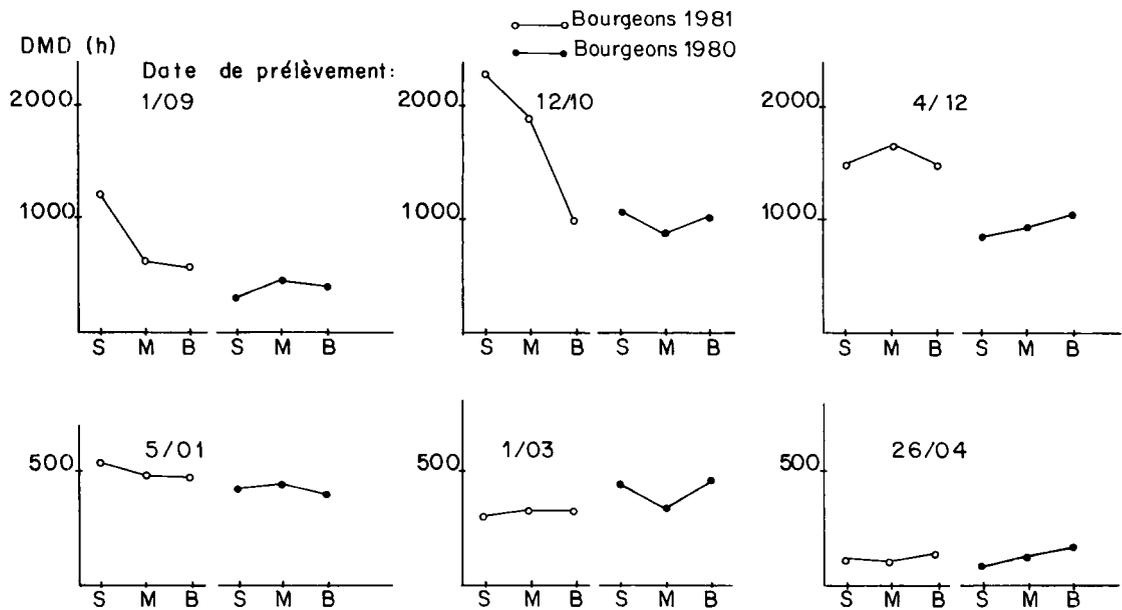


Figure 4

Evolution dans le temps des gradients de délai de débourrement le long des rameaux de l'année et du bois d'un an : saison 1981-1982. Même légende que précédemment. Pour les rameaux de l'année, on retrouve le gradient basitone à l'entrée en dormance (1/9) et en pleine dormance (12/10) ; ce gradient disparaît en début de levée de dormance (4/12) mais contrairement à l'année précédente aucun gradient acrotone ne se manifeste en post-dormance (5/1 au 26/4). On ne peut mettre en évidence de gradient très net le long du bois d'un an.

Gradients of time for bud break along yearly shoots and one-year-old wood : winter 1981-1982. Same description as in fig. 3. For the yearly shoots, the basitonic gradient reappears during onset of dormancy (1/9) and deep dormancy (12/10) ; this gradient disappears at the beginning of breaking of dormancy (4/12) but in contrast to the preceding year, no acrotone gradient appears during postdormancy (from 5/1 to 26/4). No very clear gradient could be shown along one-year-old wood.

tude au débourrement est aujourd'hui reconnu chez de nombreuses espèces ligneuses (CRABBE, 1968 ; CHAMPAGNAT *et al.*, 1971 ; ARIAS & CRABBE, 1975 ; BARNOLA, 1976). Il s'estompe au moment de la levée de dormance et fait place en cours de post-dormance :

- soit à un *gradient acrotone* d'aptitude au débourrement : c'est le cas en 1981, cette situation a déjà été décrite chez le noyer (MAUGET, 1976a) (fig. 3) ;
- soit à une *absence totale de gradient* : c'est le cas en 1982 (fig. 4).

B. Comparaison du comportement des bourgeons latents 80 et des bourgeons 81

1. Au niveau des populations (fig. 2)

Nous avons établi cette comparaison pour la période du 10 juin 1981 au 26 avril 1982.

Les cinétiques d'évolution des 2 populations de bourgeons sont très parallèles dans le temps : en particulier, les phases d'augmentation ou de diminution du DMD ont lieu aux mêmes moments.

Cependant 2 faits méritent d'être signalés immédiatement :

- du 10 juin à la fin de décembre 1981, le DMD des bourgeons latents est toujours bien plus faible que celui des bourgeons de l'année si l'on excepte la date du 9 novembre : selon la période, l'écart varie entre 200 et 700 h. Par contre, de janvier 1982 jusqu'au débourrement, l'aptitude au débourrement des 2 catégories de bourgeons est pratiquement la même ;

— la période pendant laquelle le DMD est maximal se caractérise chez les bourgeons latents par une remarquable stabilité de leur aptitude au débourrement : leur délai moyen de débourrement évolue en effet entre 950 et 1 100 h. Dans le même temps les bourgeons 81 voient leur DMD se situer entre 900 et 1 750 h : l'amplitude des fluctuations est telle que, le 9 novembre, les bourgeons 81 débourrent plus rapidement que les bourgeons latents (915 h contre 1 075) (fig. 2).

2. Cas des bourgeons latents du bois 79 (tabl. 1)

Ces bourgeons latents, portés par le bois de 2 ans, présentent un comportement très semblable à celui des

TABLEAU 1

Comparaison des délais moyens de débourrement (heures) de différentes catégories de bourgeons : bourgeons de l'année (= bourgeons 81), bourgeons latents sur bois d'un an (= bourgeons 80) et bourgeons latents sur bois de 2 ans (= bourgeons 79) (saison 1981-1982).

Comparison of mean times for bud break (h) of different categories of buds : first year buds (= 81 buds), latent buds on one-year-old wood (= 80 buds) and latent buds on two-year-old wood (= 79 buds) (winter 1981-1982).

Dates de prélèvements	11/9/81	25/9/81	4/12/81	19/1/82
Bourgeons 79	450	515	985	430
Bourgeons 80	410	485	970	415
Bourgeons 81	890	845	1 595	440

bourgeons 80 ; en particulier, leur DMD est très inférieur à celui des bourgeons de l'année sauf en début de post-dormance (prélèvement du 19 janvier).

3. *Influence de la localisation du bourgeon latent sur son aptitude au débourrement (fig. 4)*

Contrairement à ce qui est constaté pour les bourgeons de l'année, on ne peut mettre en évidence aucun gradient d'aptitude au débourrement des bourgeons latents le long du bois d'un an et ceci quelle que soit l'époque considérée.

IV. DISCUSSION

A. **Existence d'un état inhibé et d'un état dormant chez les bourgeons latents et les bourgeons de l'année**

1. *Inhibitions par corrélation*

Il est maintenant classique d'envisager l'arbre entier comme un ensemble d'organes, siège d'interactions multiples évolutives dans le temps, que CHAMPAGNAT (1974) qualifie de complexes de corrélations.

En particulier, pendant le printemps et l'été, et ce jusqu'à la mi-août, bourgeons de l'année et bourgeons latents sont inhibés par la présence des organes voisins. On peut distinguer :

— des influences à courte distance de la part du feuillage, du bourgeon terminal, de la portion d'axe susjacent en ce qui concerne les bourgeons de l'année (CHAMPAGNAT, 1955 ; CRABBE, 1970 ; ARIAS, 1974 ; MAUGET, 1976b ; EL HAJZEIN & NEVILLE, 1977) ;

— des influences à plus longue distance de la part des pousses feuillées en croissance pour les bourgeons latents.

On met l'inhibition en évidence par suppression de l'organe ou du groupe d'organes supposé responsable : le bourgeon inhibé entre alors en végétation. Cette période se caractérise par la constance du délai moyen de débourrement. PERRET (1982) retrouve ce résultat sur les bourgeons de l'année de différentes variétés de noyer en travaillant non plus au niveau de l'organe isolé mais à celui de la plante entière dans les conditions du verger.

L'augmentation marquée du DMD à la mi-août correspond au moment où des traitements destinés à lever l'inhibition des bourgeons et pratiqués sur l'arbre entier ne sont plus suivis de réponses apparentes (MAUGET, 1976b ; FAVIER, 1978) : seules les boutures de nœuds isolés permettent alors de révéler des modifications d'état des bourgeons induites par des ablations d'organes, feuilles par exemple (MAUGET, 1978). Il y a encore inhibition corrélative mais son importance diminue alors que la dormance s'installe progressivement.

2. *Caractéristiques de la dormance des bourgeons latents*

Nous avons souligné le parallélisme de l'évolution dans le temps de l'aptitude au débourrement des bourgeons latents et des bourgeons de l'année : de ce fait, nous pouvons envisager pour les bourgeons latents l'existence d'une succession de phases correspondant à

des états biologiques distincts, analogues à celles que nous avons identifiées chez les bourgeons de l'année (MAUGET, 1981, 1983). La reconnaissance de ces phases avait été alors réalisée en analysant les réponses des bourgeons à l'application de températures différentes : il faudrait conduire une étude analogue sur les bourgeons latents pour conclure avec certitude que ces derniers sont le siège d'une dormance. Cependant, nous avons pu vérifier que des bourgeons latents, prélevés en novembre 1981 et placés à 20, 15 et 12 °C, sont, dans ces conditions, inaptes au débourrement tout comme des bourgeons de l'année soumis à ces mêmes températures : cette incapacité de croissance à température inférieure à 25 °C serait l'indice de l'existence d'une véritable dormance selon la définition qu'en donne VEGIS (1964).

Cette dormance est faible comparée à celle des bourgeons de l'année et, en cela, le comportement des bourgeons latents du noyer ressemble beaucoup à celui des bourgeons de souche de jeunes frênes, de tilleuls et de noisetiers (BARNOLA, 1976).

Cette observation n'est pas surprenante si l'on admet l'hypothèse de CHAMPAGNAT (1973) selon laquelle le niveau de dormance serait directement fonction de celui des inhibitions corrélatives estivales : pendant l'été, les bourgeons latents connaissent une moins grande inertie que les axillaires des pousses feuillées, cette différence pouvant être due à la présence des feuilles axillantes dont l'action inhibitrice a été maintes fois évoquée (CHAMPAGNAT, 1955 ; CRABBE, 1970 ; MAUGET, 1976b).

3. *Post-dormance et installation de corrélations*

Si nous poursuivons le raisonnement ébauché précédemment, nous pouvons admettre que la post-dormance commence au début de janvier aussi bien pour les bourgeons latents que pour les bourgeons de l'année : ces 2 catégories de bourgeons sont alors dans un état très voisin, du moins en bouture de nœud isolé et, durant toute la post-dormance, l'écart entre les DMD ne dépassera jamais quelques dizaines d'heures.

Cependant, au printemps, plus de 80 p. 100 des débournements observés sur des arbres de « Franquette » sont la conséquence du développement des bourgeons de l'année (FAVIER, 1978) : il est donc probable que des corrélations à relativement longue distance se sont installées entre l'ensemble des rameaux de l'année et le bois plus âgé aboutissant à la non-expression des potentialités de croissance des bourgeons latents. Des travaux antérieurs nous avaient déjà conduit à penser que la post-dormance se caractérisait par l'apparition de relations d'inhibition plus ou moins intenses, selon les conditions de milieu, entre les bourgeons d'un même rameau d'un an (MAUGET, 1983).

B. **Conséquences morphogènes des divers états d'inhibition des bourgeons latents et des bourgeons de l'année**

1. *Période estivale*

Les bourgeons latents *isolés* présentent une vitesse de débourrement environ 2 fois plus grande que celle des bourgeons de l'année : cette observation explique

le fait que, après décapitation d'une pousse annuelle en élongation, les bourgeons latents du bois d'un an ou sous-jacent sont souvent les premiers à réagir alors que les axillaires de la pousse décapitée évoluent beaucoup plus lentement.

2. Période automno-hivernale

Le décalage observé entre le niveau de dormance des bourgeons latents situés sur le bois d'un an ou plus et celui des bourgeons de l'année suggère que si l'on place l'arbre dans des conditions de température suffisamment élevées il y ait débourrement préférentiel des bourgeons latents moins dormants. C'est ce que l'on constate sur des noyers introduits en octobre ou novembre sous une serre dont la température est constamment maintenue au-dessus de 15 °C (fig. 5) : leurs bourgeons de l'année entrent en végétation tardivement (mois de juin) et de façon erratique (MAUGET, 1983) mais, plusieurs semaines auparavant, ces débournements sont précédés de l'entrée en activité des bourgeons latents sur bois d'un an ou plus : ils évoluent ensuite en pousses longues d'apparence normale. Ces pousses sont localisées aussi bien en position proximale que distale sur le vieux bois qui, de ce point de vue, se révèle bien moins hiérarchisé que les rameaux de l'année : on est tenté de rapprocher ce fait de l'absence de gradient de dormance le long du bois d'un an ; tout bourgeon latent possède pratiquement la même aptitude au débourrement. Il en résulte un aspect désordonné de la structure de l'arbre que l'on peut opposer à la morphologie issue de la croissance des bourgeons de l'année.

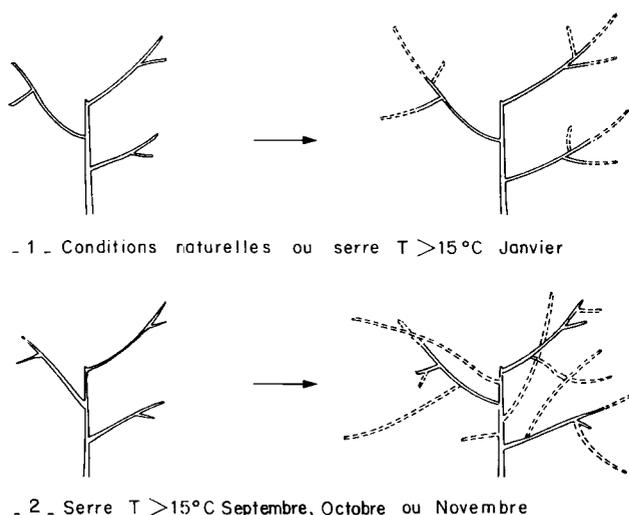


Figure 5

Morphologie des arbres en fonction des conditions climatiques imposées au cours du repos apparent.

Le schéma n° 2 illustre le cas d'un déficit de froid hivernal : la morphologie de l'arbre est alors marquée par le développement prépondérant des bourgeons latents.

(===== nouvelles pousses herbacées, ===== bois d'un an et plus).

Tree morphology in relation to climatic conditions during apparent rest.

Diagram number 2 illustrates the case of a lack of winter cold : the morphology of the tree is then affected by the considerable development of latent buds.

(===== new leafy shoots, ===== older wood).

Dans le cas de ces derniers, les boutures de nœuds isolés révèlent l'existence de gradients de débourrement très marqués le long des rameaux d'un an : gradient basitone pendant l'entrée en dormance et la dormance, gradient acrotone ou absence de gradient en post-dormance. La reconnaissance des relations entre les gradients de dormance et le mode de ramification du rameau d'un an constitue aujourd'hui une piste de recherche intéressante d'autant plus que des corrélations ont déjà pu être trouvées entre le degré d'acrotonie et l'intensité des gradients de débourrement en post-dormance (MAUGET, 1977).

A un autre niveau, il ne semble pas exister pendant la période de dormance profonde de liaisons corrélatives très fortes entre rameaux de l'année et vieux bois : le comportement des noyers rentrés sous serre en novembre montre que la présence des rameaux de l'année n'entrave pas le développement des bourgeons latents. Il n'en est plus de même en post-dormance : lorsque l'on place des arbres sous la serre chauffée en janvier, seuls les bourgeons de l'année entrent en végétation alors qu'à cette époque leur aptitude au débourrement est encore légèrement inférieure à celle des bourgeons latents (fig. 5).

Au moment de la reprise d'activité printanière, le complexe corrélatif rameaux d'un an — vieux bois manifeste une fragilité apparente puisque des bourgeons latents sont capables de débourrer spontanément sur l'arbre entier (FAVIER, 1978). Cependant ces débournements ne donnent pratiquement jamais naissance à des pousses vigoureuses, ce qui tend à prouver que la rupture de corrélation n'est que de courte durée : les nouvelles feuillées établissent très vite leur contrôle sur les parties plus âgées du végétal.

3. Schématisation des rapports entre activité des bourgeons et élaboration de la forme de l'arbre (fig. 6)

La forme de l'arbre dépend en définitive de l'expression des potentialités de croissance de chacun de ses bourgeons à un moment donné. Cette aptitude à la croissance est la résultante :

— des potentialités de croissance intrinsèques (P_i) des bourgeons révélées par les boutures de nœuds isolés ;

— des inhibitions (I) qui répriment plus ou moins l'expression de ces potentialités intrinsèques ; elles sont fonction de paramètres essentiellement biologiques : voisinage plus ou moins proche d'organes ou groupes d'organes (bourgeons, feuillage, axe, ensemble de jeunes pousses). On les met en évidence en étudiant le comportement des bourgeons sur rameau entier et sur la plante entière par comparaison avec les boutures de nœuds isolés, mais actuellement on ne possède aucun moyen de les quantifier.

La figure 6 rassemble les informations recueillies et les hypothèses permettant d'élaborer un schéma cohérent d'édification de la structure de l'arbre.

Les propriétés des bourgeons de l'année et des bourgeons latents ainsi que les inhibitions auxquelles ils sont soumis font l'objet des figures 6a, 6b et 6c :

6a. Evolution de P_i en fonction de la température et de la position du bourgeon sur l'axe pour la période automnale (dormance), d'une part, et la période hiver-printemps (post-dormance), d'autre part. La

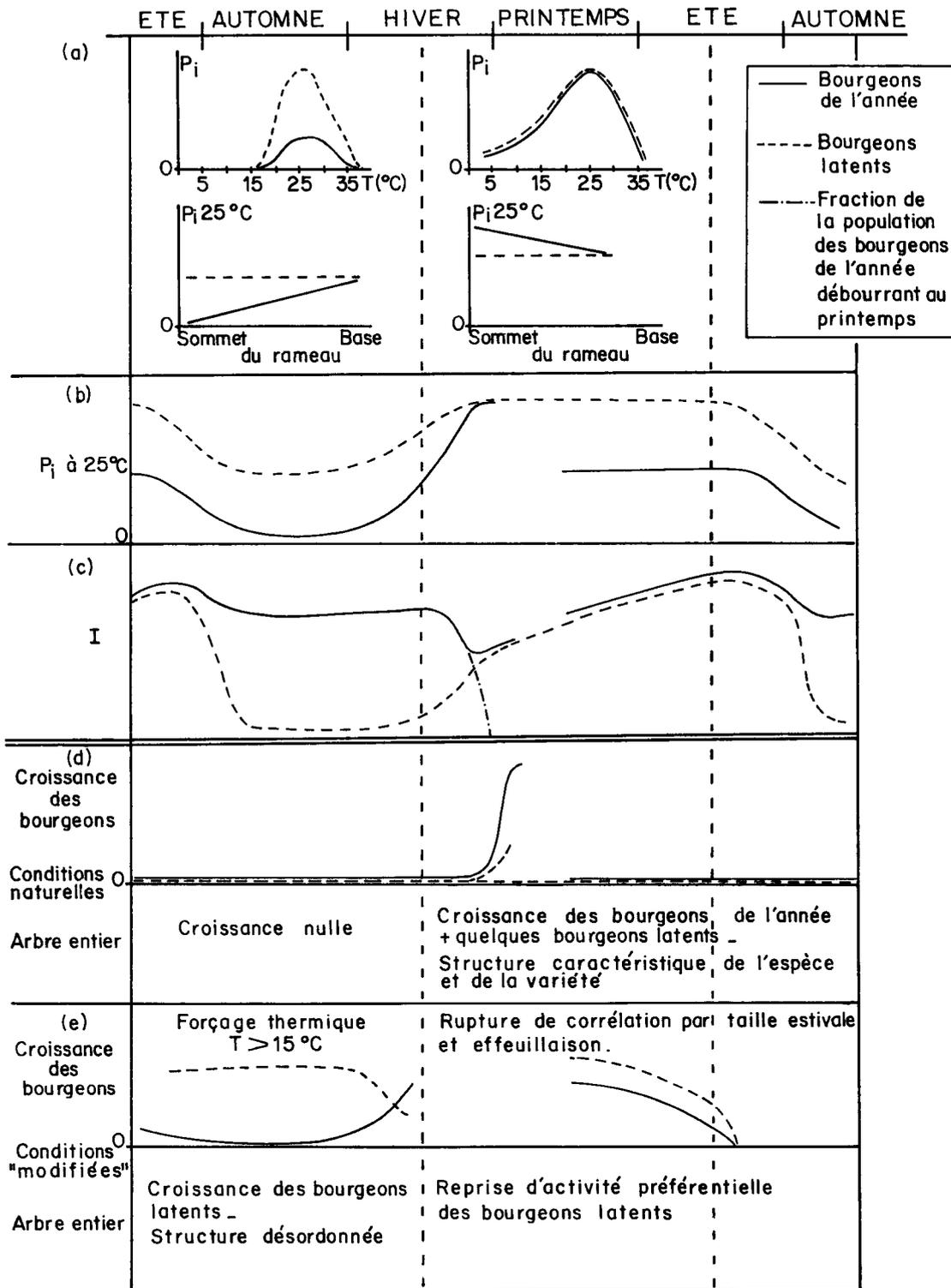


Figure 6
Schéma théorique d'élaboration de la structure de l'arbre.
 P_i = potentialités intrinsèques de croissance des bourgeons, évaluées au moyen de boutures de nœuds isolés.
 I = inhibition des bourgeons.
Les explications de ce schéma sont fournies dans le texte.

Theoretical diagram of building of tree structure.
 P_i = intrinsic growth potentialities of buds, measured on isolated node cuttings.
 I = inhibition of buds.
Explanations of this diagram are given in the text.

construction de la courbe de variation de Pi avec la température tient compte des résultats obtenus sur noyer pour les bourgeons de l'année (MAUGET, non publié). Dans le cas des bourgeons latents, nous supposons que le décalage (dormance) ou l'absence de décalage (post-dormance) par rapport aux bourgeons de l'année constaté à 25 °C se maintient sur toute la gamme de température envisagée.

6b. Evolution dans le temps de Pi évaluées à 25 °C

6c. Variation avec le temps des inhibitions I subies respectivement par les bourgeons de l'année et par les bourgeons latents. L'impossibilité déjà soulignée de quantifier I confère à cette courbe un caractère assez théorique. La représentation adoptée cherche à illustrer le passage de l'« état » de bourgeon de l'année à celui de bourgeon latent en excluant naturellement la fraction de la population de bourgeons qui se développe en pousses feuillées au printemps : pour cette sous-population, on estime que le degré d'inhibition tend à s'annuler alors qu'il se renforce chez les autres bourgeons.

La 2^e partie de la figure 6 (fig. 6d et 6e) propose une interprétation des comportements observés au niveau d'arbres entiers dans certaines conditions particulières en fonction des paramètres Pi et I :

6d. Conditions naturelles

Pendant l'automne, l'ensemble des bourgeons est dormant et inapte à la croissance à température fraîche ou froide. Ce sont les conditions thermiques rencontrées dans la nature à cette époque et, de fait, on n'observe aucune croissance sur l'arbre. Au début de l'hiver, la dormance est levée mais les basses températures de janvier et février n'autorisent pas de développement notable des bourgeons. Au printemps, le relèvement progressif des températures conduit au débourrement d'une partie de la population des bourgeons de l'année et de quelques bourgeons latents, ce que nous avons représenté par une brusque augmentation de l'expression de leurs capacités de croissance. Les autres bourgeons sont bloqués par les relations d'inhibition qui se sont installées pendant la post-dormance et qui se renforceront au cours de l'été : aucune expression ultérieure de Pi n'est possible jusqu'au printemps suivant.

Dans ce cas, la structuration de l'arbre est due, pour l'essentiel, à l'activité des bourgeons de l'année ; il existe une hiérarchie marquée entre ces derniers (gradients de débourrement le long des axes de l'année, cf. fig. 6a), qui se traduit par la mise en place d'une structure bien définie, caractéristique de la variété.

6e. Diverses conditions expérimentales

6e-1. Forçage thermique d'arbres placés sous serre chauffée à l'automne

A cette époque, les bourgeons sont dormants, leurs potentialités intrinsèques de croissance sont faibles ; toutefois, elles sont plus grandes pour les bourgeons latents que pour les bourgeons de l'année. La température de la serre permet alors une reprise d'activité au niveau des bourgeons latents qui ne subissent qu'une inhibition pratiquement négligeable de la part des rameaux de l'année. Du fait de l'absence de hiérarchisation spatiale entre points de croissance sur le

vieux bois, l'ensemble des pousses feuillées résultant de cette entrée en végétation confère à l'arbre une structure d'apparence désordonnée.

6e-2. Taille estivale et effeuillage pratiqués dans les conditions naturelles

De tels traitements ont pour conséquence une rupture des corrélations physiologiques aussi bien au niveau des bourgeons de l'année que des latents : ceux-ci possédant des capacités de croissance plus grandes, sont les premiers à entrer en végétation sans entraver pour autant le développement ultérieur des bourgeons de l'année situés en position distale sur les pousses concernées par les traitements de taille et d'effeuillage. Cet ensemble de réactions contribue à perturber l'architecture de l'arbre.

V. CONCLUSION

Chez le cultivar de noyer « Franquette », les bourgeons qui ne se développent pas lors du débourrement printanier demeurent à l'état latent. Ils conservent de fortes potentialités de croissance réprimées par des corrélations agissant à l'échelle de l'arbre ; ils subissent des dormances de bien moindre intensité que celle qu'ils connaissent l'année de leur apparition. Les résultats obtenus par BARNOLA (1976) sur frêne, tilleul et noisetier montrent qu'il est sans doute possible de généraliser ce comportement à de nombreuses autres espèces ligneuses feuillues, fruitières ou forestières.

Lorsque des contraintes d'origine mécanique (taille par exemple) ou climatique (certaines gammes thermiques) pèsent sur les bourgeons de l'année, qui sont normalement à l'origine de la population des pousses feuillées, les bourgeons latents prennent alors facilement le relais. Chez certains cultivars de noyer nord-américains, les bourgeons latents débourrent spontanément plus fréquemment que chez « Franquette » et évoluent en rameaux vigoureux qui participent fortement à la mise en place de la charpente de l'arbre (GERMAIN, comm. pers., 1982). LESPINASSE (1977) a constaté l'existence de comportements identiques chez le pommier. On ne sait pas si cette contribution plus importante des bourgeons latents est la conséquence de potentialités de croissance intrinsèques plus grandes ou simplement d'une moindre inhibition de la part des jeunes pousses en elongation.

Au plan morphogénétique, le fait que les capacités de débourrement des bourgeons latents ne dépendent pas de leur situation plus ou moins proximale ou distale sur l'arbre pourrait expliquer en partie qu'il ne soit guère possible de prévoir les sites d'apparition des pousses qui en sont issues : un noyer que l'on force à se développer préférentiellement à partir de ses bourgeons latents n'a plus la silhouette d'un noyer. A l'inverse, une hiérarchie de préséances beaucoup plus stricte le long des rameaux de l'année conduit au modèle de ramification caractéristique de l'espèce ou de la variété.

D'autres expériences seront nécessaires pour :

1 — mieux caractériser la dormance des bourgeons latents, notamment par l'analyse de leur réponse à l'action d'un large éventail de température ;

2 — décrire les corrélations s'instaurant entre les différentes parties de l'arbre, par exemple au moyen de tailles supprimant du bois d'âge divers à différentes dates : on pourra alors évaluer les capacités de croissance des bourgeons latents restés sur l'arbre, aussi bien en boutures de nœuds isolés que sur la plante entière, et les comparer avec celles relevées sur des arbres non taillés.

Compte tenu de la variabilité des niveaux de dor-

mance déjà mise en évidence (MAUGET, 1982) et de la diversité génotypique des modèles architecturaux rencontrée chez l'espèce *J. regia*, il importera d'étendre ces investigations à des cultivars autres que « Franquette » afin d'esquisser une généralisation des mécanismes explicatifs qui pourront être proposés.

Reçu le 6 octobre 1983.
Accepté le 8 février 1984.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arias O.**, 1974. *L'évolution physiologique des bourgeons de cerisier (Prunus avium L., cv F 12/1) et ses relations avec leurs potentialités morphogènes*. Thèse Doct. Sci. Agron., Gembloux, 193 p.
- Arias O., Crabbe J.**, 1975. Les gradients morphogénétiques du rameau d'un an des végétaux ligneux en repos apparent. *Physiol. Vég.*, **13**, 69-81.
- Barnola P.**, 1976. *Recherches sur la dormance et la morphogenèse de quelques espèces ligneuses buissonnantes*. Thèse Doct. Etat, Univ. Clermont-Ferrand, 153 p.
- Champagnat P.**, 1955. Les corrélations entre feuilles et bourgeons sur la pousse herbacée du lilas. *Rev. Gén. Bot.*, **62**, 325-372.
- Champagnat P.**, 1973. Quelques aspects des dormances chez les végétaux. *Bull. Groupe Etude des Rythmes Biologiques*, **4**, 47-59.
- Champagnat P.**, 1974. Introduction à l'étude des complexes de corrélations. *Rev. Cytol. Biol. Vég.*, **37**, 175-208.
- Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S.**, 1971. Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. *Ann. Sci. For.*, **28**, 5-24.
- Crabbe J.**, 1968. Evolution annuelle de la capacité intrinsèque de débourrement des bourgeons successifs de la pousse de l'année, chez le pommier et le poirier. *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*, **101**, 195-204.
- Crabbe J.**, 1970. Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. III. Effets de la suppression de jeunes feuilles sur la levée d'inhibition et le développement des bourgeons axillaires. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, N.S., **5**, 133-151.
- Edelin C.**, 1977. *Images de l'architecture des Conifères*. Thèse Doct. 3^e Cycle, Univ. Montpellier, 255 p.
- El Hajzein B., Neville P.**, 1977. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. XI. Etude sur le sens et l'intensité de l'influence inhibitrice des jeunes feuilles dans la dominance apicale. *Rev. Gén. Bot.*, **84**, 225-239.
- Favier J. F.**, 1978. *Corrélations de croissance chez le noyer*. Mémoire Fin d'Etudes, ENITA, Bordeaux, 55 p. + fig.
- Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B.**, 1978. *Tropical trees and forests - An architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin, 441 p.
- Lespinasse J. M.**, 1977. *La conduite du pommier. Types de fructification, incidence sur la conduite de l'arbre*. I.N.V.U.F.L.E.C. éd., Paris, 80 p.
- 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.**, 1981. Modification des capacités de croissance des bourgeons du noyer (*Juglans regia* L.) par application d'une température de 4 °C à différents moments de leur période de repos apparent. *C.R. Acad. Sci. Paris*, Sér. III, **292**, 1081-1084.
- Mauget J. C.**, 1982. Relation entre dormance et précocité de débourrement des bourgeons du noyer (*Juglans regia* L.) : influence du génotype et du milieu. 2^e Coll. sur les Recherches fruitières, Bordeaux, INRA, CTIFL, 95-106.
- Mauget J. C.**, 1983. Etude de la levée de dormance et du débourrement des bourgeons de noyers (*Juglans regia* L., cv « Franquette ») soumis à des températures supérieures à 15 °C au cours de leur période de repos apparent. *Agronomie*, **3**, 745-750.
- Nigond J.**, 1967. *Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne*. Thèse Doct. Etat, Univ. Paris XI, 170 p.
- Oldeman R. A. A.**, 1972. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse Doct. Etat, Univ. Montpellier, 247 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 de la vigne (*Vitis vinifera* L.) : la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Ann. Amél. Plant.*, **13**, 1-247.
- Tomlinson P. B.**, 1983. Tree architecture. *Am. Sci.*, **71**, 141-149.
- Vegis A.**, 1964. Dormancy of higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **15**, 185-224.