



HAL
open science

Consequences immédiates et différées de périodes de sécheresse estivale sur le développement de jeunes noyers (*Juglans regia* L., cv Pedro): dynamique de croissance et dormance automno-hivernale des bourgeons

Erwin Dreyer, Jean-Claude Mauget

► **To cite this version:**

Erwin Dreyer, Jean-Claude Mauget. Consequences immédiates et différées de périodes de sécheresse estivale sur le développement de jeunes noyers (*Juglans regia* L., cv Pedro): dynamique de croissance et dormance automno-hivernale des bourgeons. *Agronomie*, 1986, 6 (7), pp.639-650. hal-02728310

HAL Id: hal-02728310

<https://hal.inrae.fr/hal-02728310>

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.

Conséquences immédiates et différées de périodes de sécheresse estivale sur le développement de jeunes noyers (*Juglans regia* L., cv « Pedro ») : dynamique de croissance et dormance automno-hivernale des bourgeons

Erwin DREYER & Jean-Claude MAUGET (*)

avec la collaboration technique de Jack GUINARD (*)

I.N.R.A., Station de Sylviculture et de Production, Centre de Recherches de Nancy, Champenoux, B.P. 35, F 54280 Seichamps

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

RÉSUMÉ

De jeunes noyers (*Juglans regia* L. cv « Pedro ») de 3 ans, cultivés dans des pots de 120 l en conditions naturelles, ont été soumis à des contraintes hydriques intenses mais de courte durée (2-3 semaines). Deux époques de traitement ont été retenues : au printemps, à la fin de la 1^{re} vague d'allongement des pousses de l'année, et, à la fin de l'été, après l'arrêt de la 2^e vague d'allongement. Ces traitements ont eu des effets :

- immédiats (arrêt de croissance, réduction de surface foliaire),
- différés, après retour à une irrigation normale.

On observe ainsi une importante reprise de croissance à partir de bourgeons normalement au repos sur les arbres témoins. Ces perturbations de la dynamique de croissance ont eu des conséquences sur la dormance automno-hivernale des bourgeons ; par rapport à l'intensité de la dormance subie par les bourgeons des arbres irrigués en permanence :

- celle consécutive au traitement tardif est plus faible,
- celle des bourgeons présents au moment du traitement précoce est maintenue ou renforcée,
- celle des bourgeons apparus postérieurement est réduite.

Contrairement à ce qui a pu être observé chez certains conifères, il n'y a aucun effet résiduel sur la précocité de débourrement au printemps suivant.

Une hypothèse explicative des effets retardés de la sécheresse par l'intermédiaire de modifications des corrélations physiologiques estivales entre organes est proposée.

Mots clés additionnels : *Corrélations physiologiques, phénologie, température.*

SUMMARY

Immediate and delayed effects of summer drought on development of young walnut trees (Juglans regia cv. "Pedro") : growth dynamics and winter dormancy.

Three years old walnut trees (*Juglans regia* L. cv. "Pedro") grown in 120 l pots under natural climatic conditions were submitted to drastic and short drought periods (2-3 weeks). Two treatment periods were defined : in spring, after the first shoot growth flush, and at the end of summer, following complete stop of shoot elongation. These treatments induced both immediate effects (growth stop, reduction of leaf area) and significant after-effects, appearing at resumption of watering. During summer, many normally quiescent buds resumed growth on trees submitted to drought. Furthermore, winter dormancy of buds was modified by these disturbances in shoot growth dynamics ; compared with that of continuously watered trees, bud dormancy in droughted trees was reduced by late summer drought, maintained or even reinforced on shoot parts affected by early summer drought, and reduced on shoot parts formed after the early summer treatment. Unlike conifers, walnut trees showed no detectable residual effect on earliness of spring bud burst in the following growing season. A hypothesis is proposed to account for these after-effects of water stress : the disturbance of physiological correlation between buds during summer seems to play a major role.

Additional key words : *Physiological correlations, phenology, temperature.*

I. INTRODUCTION

Des périodes de sécheresse estivale suffisamment marquées peuvent avoir des répercussions à plus ou moins long terme sur le développement des arbres, les plus immédiates et les plus évidentes concernant l'allongement des pousses feuillées.

A une autre échelle de temps, différents auteurs ont montré que, chez certains conifères, de telles sécheresses peuvent avoir une influence sur la reprise de végétation le printemps suivant ; la date de débourrement peut être avancée (FINKELSTEIN, 1981, sur Douglas) ou retardée (BECKER, 1977, sur sapins) par rapport à celle de témoins normalement alimentés en eau.

De tels résultats laissent supposer que la sécheresse pourrait intervenir par des modifications de la biologie automno-hivernale des bourgeons, ces modifications étant elles-mêmes la conséquence de perturbations dans la mise en place des pousses, occasionnées par la contrainte hydrique. On sait en effet que le niveau de dormance des bourgeons dépend des conditions dans lesquelles s'est effectuée la croissance estivale (CHAMPAGNAT, 1973 ; MAUGET, 1982) ; en particulier chez le noyer, le rôle du rythme d'allongement des pousses a pu être précisé (DREYER & MAUGET, 1986).

Cependant, une étude bibliographique des conséquences de périodes de sécheresse estivale sur le développement des arbres, et plus particulièrement sur la période de repos apparent, donne des images contradictoires de l'action du facteur hydrique. Ces contradictions apparentes proviennent sans doute de la mauvaise définition des situations naturelles qui ont fait l'objet des observations relatées : intensité et durée de sécheresse sont rarement précisées, le stade de développement atteint par les arbres au moment de la contrainte n'est pratiquement jamais décrit. De plus, dans certains travaux, l'emploi de la notion de dormance est source de confusion, et de simples inhibitions imposées par l'environnement climatique ou biologique sont parfois qualifiées de dormance véritable (VEGIS, 1965a).

De ce fait, on rencontre fréquemment les 2 affirmations suivantes :

— une sécheresse estivale peut, en provoquant un arrêt prématuré de la croissance, promouvoir l'entrée en dormance (VEGIS, 1965b),

— elle peut également, s'il y a retour à une alimentation hydrique suffisante assez tôt dans la saison de végétation, permettre une reprise de croissance par des bourgeons normalement au repos et retarder ainsi l'entrée en dormance (CHOUARD, 1951 ; VEGIS, 1965b).

Ces 2 affirmations sont-elles exclusives l'une de l'autre ou ne font-elles que recouvrir une même réalité dont l'expression est toutefois modulée par les conditions d'environnement ? L'expérimentation présentée ici se propose de répondre à cette question. La démarche retenue s'appuie sur quelques acquis :

— dans la pratique arboricole, on connaît les conséquences de sécheresses intenses suivies de pluies qui peuvent provoquer d'importantes perturbations de croissance des pousses de l'année : arrêt puis reprise de végétation accompagnée de débournements anticipés de bourgeons axillaires et, dans certains cas, de 2^e floraison (VEGIS, 1965b),

— la dormance des bourgeons peut être caractérisée

quantitativement par la méthode des boutures de nœuds isolés (POUGET, 1963) ; un suivi des répercussions des traitements estivaux sur le repos automno-hivernal est ainsi facilement réalisable.

L'approche que nous avons choisie se propose de répondre aux questions suivantes :

— de quelle façon une sécheresse intense, mais de courte durée, imposée à un jeune arbre va-t-elle modifier la dynamique d'allongement de ses pousses ?

— comment les éventuelles modifications de cette dynamique se répercuteront-elles sur la dormance ultérieure des bourgeons ?

— s'il y a modification de la dormance, aura-t-elle des conséquences sur les modalités de débourrement au printemps suivant, analogues à ce qui avait été mis en évidence sur conifères, mais jusqu'à présent jamais sur feuillus ?

Le travail présenté dans cet article s'inscrit dans une étude plus large des effets de contraintes hydriques contrôlées sur les différentes étapes du cycle de croissance et de développement du noyer, arbre dont la biologie a déjà fait l'objet d'un certain nombre d'études au Laboratoire de Bioclimatologie de Clermont-Ferrand.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

A. Matériel végétal

L'étude a été réalisée sur de jeunes plants de noyer (*Juglans regia* L. cv « Pedro »). L'évolution du repos automno-hivernal du noyer a été analysée dans des articles antérieurs (MAUGET, 1976, 1982) ; la variété « Pedro » présente à cet égard un comportement très voisin de celui des cultivars les plus fréquemment plantés (DREYER & MAUGET, 1986).

D'une façon générale, le noyer présente une croissance en 2 épisodes bien distincts ; cette rythmicité est particulièrement marquée chez « Pedro ». La 1^{re} de ces vagues de croissance consiste en un déploiement de structures préformées présentes dans les bourgeons au moment du débourrement ; elle se termine début juin dans les conditions de Clermont-Ferrand. La 2^e vague est due à une reprise d'activité qui se produit sur certains rameaux au niveau du bourgeon terminal ou du 1^{er} axillaire quand il y a présence d'un fruit ; elle peut durer une partie de l'été et donne naissance au segment néoformé du rameau. Au cours de l'hiver suivant, les bourgeons des rameaux courts limités à une seule vague de croissance sont beaucoup plus dormants que ceux des rameaux longs (DREYER & MAUGET, 1986).

Les expériences ont été conduites sur 30 jeunes noyers du cultivar « Pedro » greffés indifféremment sur semis de *J. regia* cv « Lozeronne », de *J. nigra* ou de l'hybride *J. nigra* × *regia*. Ces arbres sont cultivés dans des pots de 120 l sur sol argilo-calcaire dont le pH est compris entre 7 et 8 (sol de Limagne). Maintenus en conditions naturelles, ils reçoivent tous une fertilisation identique : 20 milli-unités d'azote sous forme d'ammonitrate à 33,5 p. 100 en 3 applications. L'irrigation est effectuée au moyen d'un système de goutte

à goutte automatisé : un capteur placé sous les pots coupe l'alimentation hydrique dès qu'il est humecté par l'eau de drainage et la rétablit après la fin du drainage. Ce système permet d'ajuster les quantités d'eau apportées à l'évapotranspiration réelle avec un léger excès.

Au moment de l'expérimentation, ces arbres entrent en 3^e feuille (fig. 1).



Figure 1
Jeune noyer dans son pot. On peut voir un début de 2^e vague de croissance à l'extrémité des rameaux les plus vigoureux.
Young walnut tree in its pot. A start of 2nd growth wave can be seen at the top of the most vigorous branches.

B. Mise en œuvre des traitements de sécheresse

Une sécheresse édaphique est provoquée par un arrêt complet des apports d'eau, conduisant à un dessèchement du système sol-plante. L'installation de la contrainte hydrique résultante est suivie à la fois par la mesure quotidienne du potentiel hydrique de base déterminé à la bombe à pression peu avant le lever du soleil (RITCHIE & HINCKLEY, 1975) et par des mesures de l'activité photosynthétique et transpiratoire (DREYER, 1984).

On décrit ainsi l'intensité de la contrainte hydrique par :

- la diminution (en valeurs algébriques) du potentiel hydrique de base, indice de la dégradation de l'état hydrique des tissus,
- et la réduction concomitante de l'activité photosynthétique (DREYER, 1984).

Les noyers sont répartis en 5 lots (tabl. 1) :

- 3 subissent un traitement de sécheresse,
- 2 constituent les témoins irrigués en permanence.

L'ensemble de l'expérimentation a été réalisée sur 2 années consécutives.

Les traitements de sécheresse ont été pilotés de manière à provoquer une contrainte brève (10 à 20 j), intense et non létale. L'installation de la contrainte a été plus ou moins rapide (tabl. 1) mais, dans tous les cas, elle a progressivement entraîné un arrêt complet de l'assimilation photosynthétique.

On distingue :

- les sécheresses précoces, appliquées au mois de juin à la fin de la 1^e vague d'allongement des pousses,
- la sécheresse tardive, appliquée en septembre après la 2^e vague d'allongement.

C. Les contrôles biologiques

1. Mesure de la croissance estivale

Une description de la dynamique de croissance estivale des arbres est donnée par l'évolution de 2 paramètres : la longueur cumulée de l'ensemble des pousses de l'année et le nombre total de feuilles. Les relevés sont effectués 2 fois par mois.

TABLEAU 1

Principales caractéristiques des traitements de sécheresse appliqués aux noyers.
Characteristics of the drought treatments applied to the walnut trees.

Traitement	Durée d'application	Stade de développement atteint	Effets particuliers	Potentiel de base atteint
Sécheresse précoce I	10/6 - 3/7/81 (23 j)	Fin d'allongement du tronçon préformé (45 j après débourrement)	Arrêt d'expansion foliaire ; annulation de l'assimilation nette	- 1,5 MPa
Sécheresse tardive	1/9-11/9/81 (10 j)	Fin d'allongement du tronçon néoformé (126 j après débourrement)	Annulation de l'assimilation nette ; chute totale des feuilles	- 1,9 MPa
Sécheresse précoce II	19/6- 6/7/82 (19 j)	Fin d'allongement du tronçon préformé (61 j après débourrement)	Idem I ; chute de 2/3 des feuilles sur deux arbres	- 1,6 MPa

2. Evaluation de la dormance

L'intensité de la dormance est estimée à l'aide de la technique des boutures de nœuds isolés. Le comportement de populations de boutures prélevées à intervalles réguliers et placées en conditions contrôlées (25 °C, jours longs, culture sur eau ordinaire) est décrit au moyen de 2 paramètres : le délai moyen de débourrement (DMD), moyenne arithmétique des délais individuels de débourrement, et le taux final de débourrement (TF), indiquant le pourcentage de la population des boutures dont le bourgeon atteint le stade de débourrement. Le débourrement est repéré par le gonflement des bourgeons et l'ouverture des écailles protectrices externes. Par définition, DMD élevé et TF faible sont des indices d'une dormance profonde (DREYER & MAUGET, 1986).

Les dimensions assez réduites des arbres et le souci de préserver autant que possible leur intégrité structurale, nécessaire au suivi du débourrement printanier *in situ* et de la croissance ultérieure, ont conduit à limiter la quantité de matériel végétal prélevé à chaque date ; de ce fait, certaines catégories de bourgeons sont peu représentées.

La procédure suivante a été utilisée :

— 4 dates de prélèvement ont été retenues, en fonction des 4 phases de repos des bourgeons décrites chez la plupart des cultivars de noyer (MAUGET, 1982) : mi-septembre (entrée en dormance) ; mi-novembre (dormance maximale) ; fin décembre (levée de dormance) ; début février (post-dormance),

— sur 5 arbres de chaque traitement, on prélève un rameau aux 4 dates ; sur le 6^e, on en prélève 4, ce dernier arbre est ainsi entièrement dépouillé de ses rameaux à la fin de l'expérience.

On constitue ainsi, à chaque prélèvement, des lots de 20 à 30 boutures par traitement. Ces boutures sont repérées par leur localisation sur les rameaux (tiers supérieur, médian ou basal des tronçons préformés ; tronçon néoformé correspondant à la 2^e vague de croissance ; tronçon apparu après application de la contrainte hydrique suivie de la reprise de l'irrigation).

3. Suivi des débournements printaniers *in situ*

Dès les premiers gonflements de bourgeons sur les arbres au printemps, on totalise régulièrement le nombre de bourgeons débourrés. On estime qu'il y a débourrement lorsque le stade C2 (GERMAIN *et al.*, 1973) où l'on voit apparaître les 1^{re} ébauches foliaires a été atteint. Les pourcentages de bourgeons débourrés sont calculés arbre par arbre.

III. RÉSULTATS

A. Effets immédiats des contraintes hydriques : croissance estivale des noyers

1. Croissance en l'absence de contrainte

La figure 2 illustre le comportement individuel de croissance des arbres en 1982, au moyen des dynamiques d'allongement cumulé des rameaux de l'année et d'apparition des feuilles.

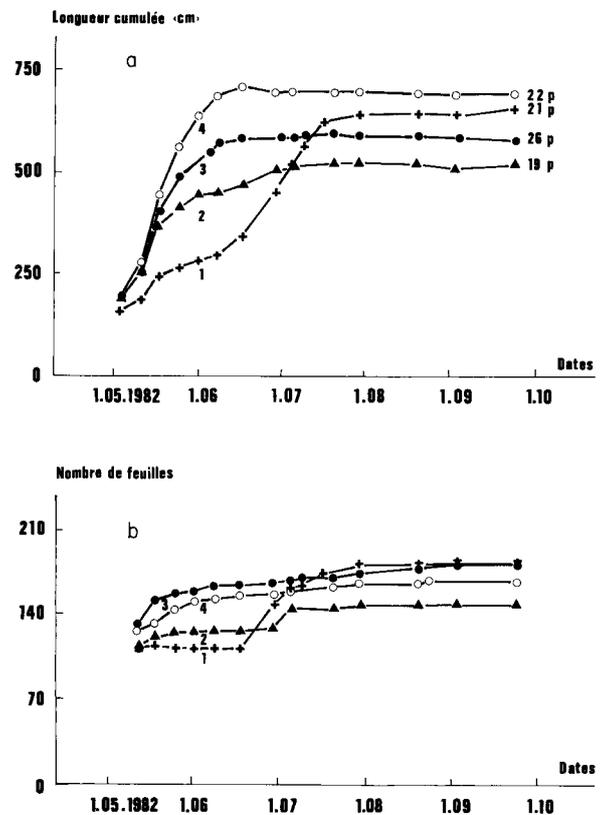


Figure 2

Croissance des noyers témoins (été 1982).

a. Cinétique d'allongement cumulé par arbre ; le nombre de pousses en croissance par arbre est indiqué en regard de chaque courbe.

b. Evolution du nombre total de feuilles des mêmes arbres.

Growth of control trees (summer 82).

a. Shoot elongation kinetics summed per tree ; number of growing shoots shown for each curve.

b. Total number of leaves on the same trees.

La 1^{re} vague de croissance s'achève aux environs de la mi-juin et conduit à la mise en place de segments de pousses à 6-9 feuilles. La 2^e vague commence fin juin ; elle ne concerne qu'un nombre limité de bourgeons terminaux (entre 4 et 48 p. 100 par arbre ; voir les valeurs moyennes par traitement, tabl. 2) ; elle n'a, de ce fait, qu'une influence très faible sur la longueur finale, d'autant que les tronçons mis en place par cette 2^e vague sont assez courts, comparés à ceux d'arbres cultivés en pleine terre (tabl. 2). Cette limitation de croissance est certainement liée aux conditions de culture en pot.

Ces cinétiques révèlent, en outre, une importante variabilité interindividuelle que l'on a pu attribuer partiellement à la nature des porte-greffe inducteurs d'une plus ou moins grande vigueur (DREYER, 1984).

2. Croissance en cas de contrainte hydrique précoce (fig. 3)

Les effets les plus marquants de cette sécheresse imposée à la fin de la 1^{re} vague de croissance sont, d'une part, un blocage rapide de l'allongement des pousses et de l'apparition et l'expansion des feuilles dès que le potentiel hydrique de base tombe aux alentours de $-0,8$ à $-1,0$ MPa et, d'autre part, une spectaculaire reprise de croissance après retour à une alimentation hydrique normale (fig. 3, tabl. 2).

TABLEAU 2

Durée de croissance et dimension des rameaux formés en une seule ou en deux vagues de croissance sur des noyers « Pedro » cultivés en pleine terre ou en pots, et dans ce dernier cas, soumis ou non à une sécheresse précoce (moyennes sur 6 arbres).

Growth periods and dimensions of shoots resulting either from one growth flush or from two flushes : comparison between trees cultivated in an orchard, or in pots, and for the latter, submitted or not to an early drought (mean over 6 trees).

Pleine terre 1982 d'après PERRET (1982)	Pots de 120 l témoins		Pots de 120 l sécheresse précoce		Période d'allongement Longueur moyenne Nombre de feuilles	Rameaux formés en une seule vague d'allongement
	1981	1982	1981	1982		
22/4-22/6 50 cm environ	1/5-15/6 37 cm 8,5 F	1/5-15/6 29,1 cm 8,3 F	1/5-10/6 26 cm 6 F*	1/5-1/6 27 cm 8,1 F		
22/4-22/6 et 1/7-18/8 100-150 cm	1/5-15/6 et 1/7- 1/8 55,4 cm (22 %) 14,7 F	1/5-15/6 et 15/6- 1/8 65,5 cm (22 %) 16,4 F	1/5-10/6 et 10/7- 1/8 43,9 cm (58 %) 13,5 F*	1/5-1/6 et 10/7- 1/8 ** (5 à 96 %) **	Période d'allongement Longueur moyenne % de rameaux par arbre Nombre de feuilles	Rameaux formés en deux vagues d'allongement

* Un certain nombre de feuilles sont tombées au cours du traitement.

** Valeurs non significatives du fait de la multiplicité des reprises de croissance à partir de bourgeons axillaires.

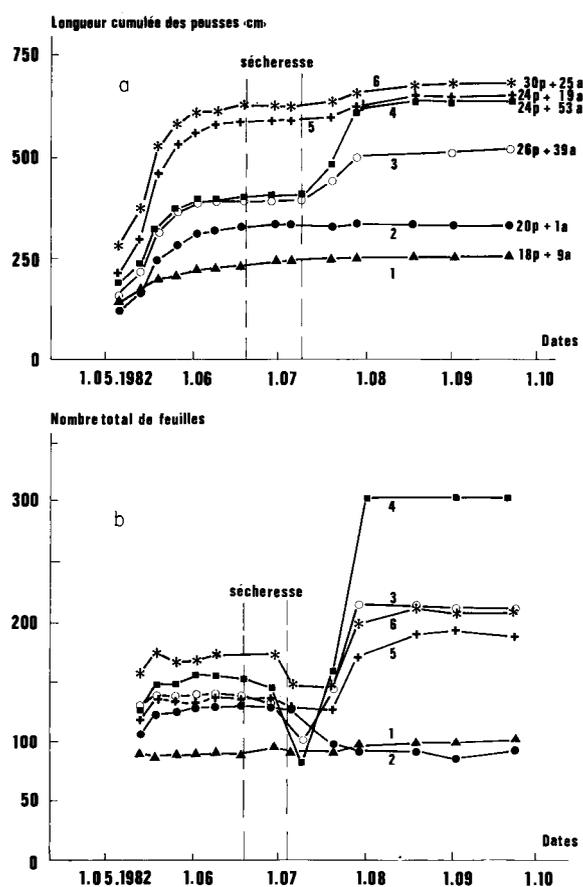


Figure 3

Croissance de noyers soumis à une sécheresse précoce, puis reirrigués (1982) ; les arbres 3 et 4 ont subi une défoliation importante consécutive à la sécheresse et amplifiant les réactions et, inversement, les arbres 1 et 2 peu développés n'ont pas réagi.

a. Cinétique d'allongement cumulé par arbre ; on indique le nombre de pousses présentes, suivi du nombre de bourgeons débourrant en réponse au traitement.

b. Evolution du nombre total de feuilles des mêmes arbres.

Growth of walnut trees affected by an early drought and reirrigated (1982) ; trees 3 and 4 were heavily defoliated by water stress, and thus show amplified reactions ; inversely, trees 1 and 2, particularly stunted, showed no after effect to stress.

a. Shoot elongation kinetics ; numbers of growing shoots and of buds bursting after the stress are indicated.

b. Total number of leaves on the same trees.

Cette reprise de croissance se traduit dans la majorité des cas par une néoformation au niveau des bourgeons terminaux des rameaux végétatifs ou par une entrée en activité des axillaires distaux sur les pousses fructifères (1 à 2 bourgeons par pousse). Elle se distingue de la 2^e vague de croissance normale par :

— son caractère beaucoup plus général (58 p. 100 des bourgeons terminaux en moyenne avec des valeurs extrêmes supérieures à 90 p. 100) (tabl. 2),

— la morphologie des segments de rameaux formés : leurs entre-nœuds sont extrêmement courts, leurs feuilles nombreuses et petites.

Dans certains cas de défoliations importantes consécutives à la sécheresse (chute ou dessèchement important de plus de 60 p. 100 des feuilles présentes ; cas des arbres 3 et 4 (fig. 3)), les réponses sont amplifiées et caractérisées par une apparition massive de rameaux anticipés issus des bourgeons axillaires. A l'inverse, 2 arbres (1 et 2, fig. 3), n'ont manifesté aucune réaction ; il s'agit des arbres les plus faiblement développés, avec un volume de charpente réduit (260 et 280 cm³ contre 500 à 600 cm³ pour les autres).

3. Croissance en cas de contrainte hydrique tardive

Ces arbres ont présenté, avant la sécheresse, une croissance plus importante que les témoins, du fait de porte-greffe inducteurs d'une grande vigueur (fig. 4). La sécheresse imposée après la 2^e vague d'allongement s'est développée rapidement en raison d'une surface foliaire importante, et de conditions climatiques extrêmement desséchantes. Elle a provoqué un jaunissement de la totalité des feuilles, suivi de leur chute.

Après reprise de l'irrigation, on a pu relever sur ces arbres un certain nombre de réactions importantes (tabl. 3) : une fraction non négligeable (de 11 à 64 p. 100) de bourgeons terminaux des rameaux les plus longs (portant initialement 8 feuilles ou plus) et quelques bourgeons axillaires gonflent puis débourent en donnant naissance à de nouvelles pousses feuillées, alors qu'à cette époque, tous les bourgeons sont normalement au repos (MAUGET, 1976). Ces pousses développent de 2 à 52 feuilles par arbre. Dans

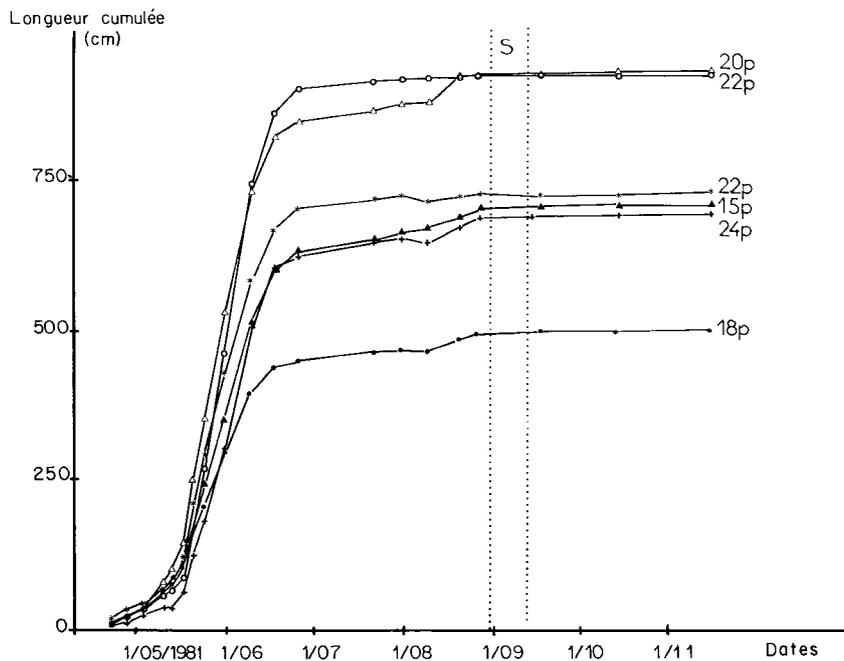


Figure 4

Cinétique d'allongement cumulé des pousses de noyers soumis à une sécheresse tardive (durée indiquée entre les lignes pointillées). Les réactions à la sécheresse n'ont qu'un impact quantitatif limité sur la longueur totale des pousses.

Shoot elongation kinetics on walnut trees submitted to a late drought indicated between dashed lines. After effects of water stress had only a limited quantitative effect on total shoot length.

TABLEAU 3

Reprises de croissance après un traitement de sécheresse tardif. Sécheresse appliquée début septembre, situation au 16 octobre.
Growth resumption following late drought. Drought applied at the beginning of September ; situation on October 16th.

	Arbres					
	n° 1	n° 2	n° 3	n° 4	n° 5	n° 6
Nombre de bourgeons terminaux en activité	7	9	2	5	3	5
% du nombre total de bourgeons terminaux	28	31	7	31	17	22
% du nombre de rameaux longs	64	64	11	41	23	29
Nombre de débourrements anticipés d'axillaires	5	6	0	2	0	2
Nombre de feuilles formées	52	12	4	14	2	12
Nombre de chatons gonflés	1	13	2	0	0	1
	chute de la totalité des feuilles			10 % de feuilles anciennes conservées		

le même temps, on constate l'entrée en activité de quelques chatons (1 à 13 par arbre) dont certains débourent sans toutefois arriver au stade de floraison.

B. Effets à moyen terme des contraintes hydriques : comportement des bourgeons pendant la période de repos automno-hivernal

Les caractéristiques du repos apparent du cultivar « Pedro » ont été décrites dans un article antérieur (DREYER & MAUGET, 1986) ; l'évolution de la dormance est analogue à celle des autres cultivars étudiés, mais son intensité maximale est relativement faible : DMD maximal inférieur à 1 000 h au lieu de 1 400 à 1 500 h pour « Franquette » dans les mêmes conditions.

1. Résultats de la 1^{re} année d'expérimentation (1981-82)

La figure 5 présente une comparaison de l'évolution conjointe des DMD et TF de bourgeons prélevés sur les arbres témoins et traités. Les boutures ont été en majorité prélevées sur le tronçon préformé des rameaux, déjà bien développés au moment de l'application de la sécheresse. Il s'avérait difficile de procéder à des prélèvements sur le tronçon néoformé (2^e vague), en raison de ses dimensions en général très réduites.

a) Phase de dormance (octobre-décembre), (fig. 5)

La dynamique de la dormance des bourgeons sur les arbres témoins est identique à celle décrite antérieurement (DMD maximal de 1 000 h associé à TF proche de 25 p. 100).

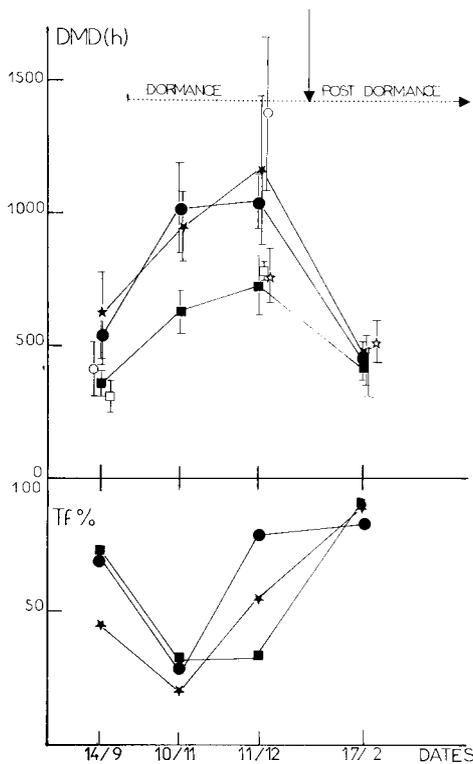


Figure 5

Dormance automno-hivernale des bourgeons de noyers en fonction des traitements estivaux (1981-82). Le niveau de dormance est estimé à la fois par le délai moyen de débourrement (DMD) et le temps final de débourrement (TF).

Bourgeon de tronçon préformé : symboles noirs.

Bourgeons de 2^e vague : symboles blancs.

○ témoins

☆ sécheresse précoce

□ sécheresse tardive.

Winter dormancy of walnut buds following summer treatments (1981-82). Deepness of dormancy estimated on woody cuttings cultivated under optimal conditions by mean bud burst time lag (DMD) and final rate of bud burst (TF, %).

Buds of preformed part of shoots : black symbols.

Buds of second growth flush : white symbols.

○ control

☆ early drought

□ late drought.

La sécheresse précoce n'a pas eu de conséquence significative sur la dormance des bourgeons présents au moment du traitement : DMD et TF sont pratiquement identiques à ceux des témoins. Toutefois, la seule mesure dont nous disposons pour les bourgeons formés après sécheresse indique qu'ils sont sensiblement moins dormants que les précédents.

Par contre, la sécheresse tardive a provoqué un abaissement important du DMD, même si TF reste voisin de celui des témoins. Tous les bourgeons présents au moment de l'application de la sécheresse réagissent de la même manière, qu'ils soient situés sur des portions de rameaux issus de la 1^{re} ou de la 2^e vague d'allongement.

b) Phase de post-dormance (janvier-mars), (fig. 5)

Toutes les différences signalées précédemment disparaissent ; les DMD deviennent identiques quel que soit le traitement et TF est supérieur à 85 p. 100.

c) Débourrement printanier in situ

Les cinétiques de débourrement printanier ne révèlent aucune différence de précocité. Seul diffère le nombre moyen de bourgeons débourrés par arbre (80 pour les arbres témoins, 96 pour ceux du traitement précoce et 115 pour ceux du traitement tardif), fonction directe du nombre de bourgeons présents, lui-même conséquence immédiate des traitements sur la croissance estivale des rameaux.

2. Résultats de la 2^e année d'expérimentation (1982-83)

Des données plus complètes sont disponibles sur les différentes catégories de bourgeons : prélevés sur rameaux courts, sur rameaux longs ou sur des segments de pousses mis en place après sécheresse.

a) Phase de dormance

La dormance des bourgeons des arbres témoins (fig. 6a) est sensiblement moins forte que l'année précédente (DMD inférieur à 800 h). L'absence de différence marquée entre bourgeons prélevés sur rameaux courts et sur rameaux longs semble contredire les observations de DREYER & MAUGET (1986) faites sur arbres adultes en pleine terre. Cette apparente contradiction peut être expliquée simplement par le fait que la différence de durée d'allongement entre les 2 catégories de pousses est beaucoup plus faible que celle qui a été constatée sur les arbres du verger (PERRET, 1982) : nous avons souligné à plusieurs reprises que, dans nos conditions de culture en pots, l'expression de la 2^e vague de croissance est fortement réduite par rapport à ce qu'elle représente en pleine terre, l'arrêt de croissance intervenant en moyenne 3 à 4 semaines plus tôt.

La sécheresse a 2 effets (fig. 6b) :

— elle augmente sensiblement la dormance des bourgeons déjà présents au moment de son application (DMD supérieur à 1 300 h, TF inférieur à 30 p. 100),

— au contraire, les bourgeons formés postérieurement à son application sont beaucoup moins dormants (DMD maximal de l'ordre de 700 h, TF jamais inférieur à 65 p. 100).

b) Phase de post dormance (fig. 6a et b)

Toutes les différences décrites ci-dessus disparaissent totalement, quelle qu'ait été l'histoire antérieure des arbres (DMD de l'ordre de 300 h et TF supérieur à 80 p. 100).

c) Débourrement printanier

Aucune différence de précocité de débourrement n'apparaît. Un délai important entre les premiers et les derniers débourrements se manifeste et est imputable aux conditions thermiques défavorables du printemps 1983. Les mêmes remarques que pour l'année précédente peuvent s'appliquer.

3. Récapitulation des principaux résultats

Plusieurs points se dégagent de ces observations :

— la dormance des bourgeons d'arbres de même âge, cultivés dans des conditions identiques et bien ali-

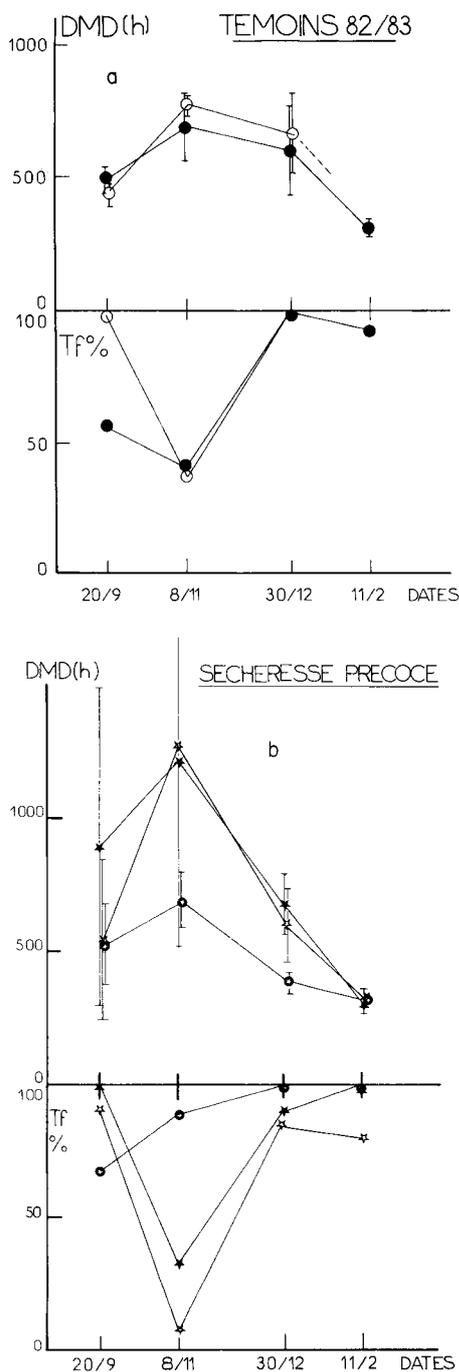


Figure 6

Dormance automno-hivernale de bourgeons de noyers en fonction des traitements estivaux (1982-83).

a. Témoin irrigué en permanence.

b. Sécheresse précoce.

Mêmes symboles que figure 5.

⊕ *Cas particulier de bourgeons situés sur les segments de pousse formés après sécheresse.*

Winter dormancy of walnut tree buds as influenced by summer treatments (1982-83).

a. Permanently irrigated control trees.

b. Early drought.

Same symbols as on figure 5.

⊕ *Particular situation of buds located on shoot parts formed after the drought period.*

mentés en eau, varie d'une année à l'autre. De telles variations peuvent être expliquées par des fluctuations inter-annuelles du climat thermique estival (MAUGET, 1977, 1982) ou par des différences dans les dynamiques d'allongement des pousses ;

— une sécheresse précoce a pour conséquence le maintien ou le renforcement du niveau de dormance des bourgeons qui étaient présents au moment de son application ; inversement, les bourgeons apparus après reprise de l'irrigation sont moins dormants que les précédents ;

— une sécheresse tardive, accompagnée, il est vrai, d'une défoliation importante, diminue fortement la dormance ultérieure de l'ensemble des bourgeons présents sur l'arbre.

IV. DISCUSSION - CONCLUSION

Les résultats que nous venons de présenter permettent d'apporter quelques éléments de réponse aux questions qui ont motivé cette étude.

A - Une sécheresse estivale intense, mais de courte durée, intervenant suffisamment tôt dans la saison de végétation, modifie profondément la dynamique d'allongement des rameaux de l'année. Elle a pour 1^{re} conséquence de bloquer la croissance dès que le potentiel hydrique de base atteint des valeurs voisines de $-0,8$ MPa. Cet arrêt est toutefois suivi, après retour à une alimentation hydrique satisfaisante, d'une spectaculaire reprise de l'allongement des pousses. Dans certains cas, en particulier quand les traitements de sécheresse ont entraîné une défoliation au moins partielle, ces reprises de croissance s'étendent à des bourgeons axillaires normalement inhibés.

Les réponses des arbres à une sécheresse imposée en septembre, sont en apparence beaucoup plus atténuées : les reprises de croissance ne concernent qu'un nombre limité de pousses et elles sont de dimensions réduites : faible allongement des entre-nœuds, petite taille des feuilles. Ces réponses à une contrainte hydrique sévère, suivie d'une défoliation, peuvent être distinguées de celles suivant une simple ablation mécanique des feuilles. En effet, dans ce 2^e cas, non seulement les réactions des bourgeons sont moins importantes, mais surtout, on n'observe jamais de réaction des chatons (MAUGET, non publié). Les conditions climatiques particulièrement favorables du mois d'octobre 1981 (températures moyennes supérieures à celles couramment observées en octobre) ont pu amplifier la réponse des arbres, mais il est fort peu probable qu'elles en soient la cause première.

Par ailleurs, l'atténuation de ces réponses par rapport à celles liées à la sécheresse précoce peut appeler 2 implications, *a priori* non exclusives l'une de l'autre :

— les potentialités de croissance des bourgeons diminuent au cours de l'été ; cette évolution se traduit par des réponses de plus en plus faibles à des traitements favorisant la croissance des axillaires, tels que effeuillage, décapitation des rameaux, etc... (MAUGET, 1978) ;

— à la fin de l'été, le climat thermique devient de moins en moins favorable à la croissance. On peut le démontrer *a contrario* en plaçant en serre chauffée des arbres soumis au préalable à un traitement de sécheresse fin août (DREYER, non publié) ; les débourrements observés sont cette fois suivis d'un allongement important des pousses feuillées apparues ; cette crois-

sance se poursuit pendant l'automne et une partie de l'hiver.

En résumé, l'affaiblissement au cours de l'été des potentialités de croissance des bourgeons se traduirait par le fait que moins de bourgeons peuvent être réactifs après sécheresse ; ces bourgeons verraient alors l'expression de leur aptitude à la croissance limitée par les températures décroissantes de cette période de l'année.

D'autres facteurs peuvent peser sur l'intensité de ces réponses à la sécheresse :

— *la vigueur des arbres* : on a vu, en particulier, qu'à âge égal les arbres les moins développés, caractérisés par un faible volume de charpente, ne réagissent que très faiblement ;

— *l'intensité de la contrainte* provoquée par la sécheresse ; les sécheresses plus modérées apparaissant en conditions naturelles n'ont que rarement des conséquences aussi marquées ;

— *l'importance des défoliations* consécutives aux contraintes, qui semblent amplifier les réponses des arbres ; en particulier dans le cas des traitements précoces, une panne du climatiseur dans une des enceintes de mesure d'assimilation de CO₂ a provoqué, en juin 1982, une brutale élévation de température et une destruction des feuilles des arbres 3 et 4 par ailleurs déjà soumis à une contrainte hydrique importante (potentiel de base de - 1,6 MPa) ; les réponses de ces 2 arbres ont été bien plus fortes que celles d'arbres du même lot soumis à une contrainte hydrique de même durée et intensité, mais ayant conservé leur feuillage.

Les données disponibles ne permettent cependant pas de quantifier les relations existant entre ces facteurs et l'intensité des réponses, caractérisée essentiellement par le nombre de bourgeons réagissant aux traitements, par un gonflement ou un débourrement.

B - Les sécheresses estivales ont incontestablement des répercussions importantes sur la dynamique du repos automno-hivernal des bourgeons. Le sens des modifications observées n'est cependant pas cohérent avec les conséquences que l'on pouvait attendre des perturbations observées dans la mise en place des rameaux, en s'appuyant sur des résultats déjà obtenus chez « Pedro » cultivé en pleine terre (DREYER & MAUGET, 1986). En effet :

— la sécheresse tardive a les conséquences les plus importantes sur la dormance, alors qu'elle n'a qu'une faible incidence sur l'allongement des rameaux, dans nos conditions expérimentales ;

— la sécheresse précoce joue à la fois sur la dynamique d'allongement et sur la dormance, mais pas dans le sens d'une réduction de l'intensité de dormance de l'ensemble des bourgeons axillaires que l'on pouvait attendre :

• la 2^e vague d'allongement, imposée par la contrainte hydrique, conduit à un maintien ou même un renforcement de la dormance des bourgeons présents au moment de son application, alors que chez des arbres normalement alimentés en eau, un allongement en 2 vagues, et prolongé dans le temps, est suivi d'une réduction de la dormance de l'ensemble des bourgeons du rameau par rapport à ceux de rameaux courts ;

• les bourgeons apparus postérieurement à l'application de la contrainte sont en général moins dormants que ceux qui étaient présents au moment de la sécheresse : il apparaît ainsi des hétérogénéités de dormance le long des rameaux, hétérogénéités qui n'ont jamais été observées chez « Pedro » sur des arbres cultivés en pleine terre et bien alimentés en eau.

C - Nous n'avons pu mettre en évidence aucune répercussion de nos traitements sur les modalités de débourrement au printemps suivant et notamment sur sa précocité. Ce résultat était prévisible dès lors que les conséquences de la sécheresse ne portent que sur l'entrée en dormance et sur son niveau maximal et sont effacées lors de la levée de dormance. Il est cohérent avec ce que l'un d'entre nous avait montré antérieurement (MAUGET, 1977, 1982 ; MAUGET & GERMAIN, 1980) : la précocité du débourrement d'un cultivar donné ne dépend pas de l'intensité maximale de sa dormance, mais de l'action des températures sur la vitesse de développement des bourgeons en post-dormance ; il suffit que la levée de dormance se déroule sans anomalie, ce qui est le cas général sous climat tempéré.

De ce point de vue, le comportement du noyer est différent de celui des conifères, dont la précocité de débourrement peut être modifiée par une sécheresse survenue l'été précédent. Cette différence est-elle généralisable à l'ensemble des feuillus et, dans ce cas, cela vient-il du fait que la dormance n'a pas la même signification chez ces 2 catégories d'arbres ? Il est difficile actuellement de répondre à cette dernière question, dans la mesure où la dormance des conifères n'a jamais été abordée par une approche analytique analogue à celle qui est développée pour les feuillus.

Si nos résultats nous permettent de répondre aux questions initialement posées, ils nous amènent également à évoquer d'autres problèmes.

A - Les modifications de la dormance induites par les sécheresses estivales sont-elles comparables à celles que l'on peut observer à la suite de traitements traumatisants pratiqués au cours de la saison de végétation tels que tailles en vert, pincements ou effeuillaisons ?

En 1^{re} analyse, les résultats obtenus au moyen de tels traitements par ARIAS & CRABBE (1975) sur cerisier, et par BARNOLA *et al.* (1976) sur noisetier ne contredisent pas ce que l'on observe après sécheresse en dépit de petites différences que l'on peut vraisemblablement attribuer aux espèces étudiées :

— il y a modification de la dormance des bourgeons présents au moment du traitement,

— certains traitements de taille sont suivis de l'allongement de rameaux anticipés dont les bourgeons manifestent une dormance inférieure à celle des axillaires qui n'ont pas réagi à la taille. De la même façon, les reprises de croissance après arrêt de la contrainte hydrique donnent naissance à des segments de rameaux dont les bourgeons sont moins dormants que ceux restés apparemment inertes.

De son côté, MAUGET (1978) obtient des résultats analogues en pratiquant une effeuillage totale tardive de rejets de noyers ; dans ce cas, l'entrée en dormance est retardée ; par la suite, les bourgeons des

rameaux effeuillés sont moins dormants que les autres.

B - Y a-t-il des différences fondamentales entre les sécheresses précoce et tardive dans la mesure où la 1^{re} renforce la dormance, la 2^e conduit à son affaiblissement ?

On peut ici proposer l'hypothèse suivante pour expliquer l'action de la sécheresse sur le comportement des bourgeons : la contrainte hydrique, pour peu qu'elle soit suffisamment intense, provoquerait des perturbations métaboliques débouchant sur une levée des inhibitions qui empêchent le développement des bourgeons. Ce mode d'action serait le même pour des sécheresses tardives ou précoces.

La levée des inhibitions ne peut cependant s'exprimer sous forme de croissance mesurable qu'après retour des bourgeons à un état hydrique normal ; dans ce cas, on observe les diverses manifestations signalées : reprises d'activités des bourgeons terminaux, débourrements anticipés d'axillaires et enfin, si le climat thermique le permet, allongement de nouvelles pousses feuillées.

Cette hypothèse rend bien compte des phénomènes observés après une sécheresse appliquée précocement : la levée des inhibitions se traduit alors par d'importantes reprises de croissance. Le feuillage resté en place ainsi que les points de croissance en activité intense développent ensuite une forte inhibition annulant les possibilités d'allongement des bourgeons axillaires qui n'ont pas répondu immédiatement au traitement. Par la suite, ces bourgeons ne pourront plus se développer ; bien plus, ils subiront une dormance très profonde, d'un niveau bien supérieur à celle des axillaires situés sur les reprises de croissance qui apparaissent ainsi physiologiquement plus jeunes.

Les effets de la sécheresse tardive peuvent s'interpréter sur la même base. En effet, bien qu'à l'époque considérée (fin août), l'inertie des bourgeons commence à augmenter rapidement (MAUGET, 1982 ; DREYER & MAUGET, 1986) ils ne sont cependant pas dormants : le test « nucléotides » (GENDRAUD, 1977) appliqué au frêne (LAVARENNE *et al.*, 1982) montre qu'en septembre les bourgeons conservent la capacité à assimiler l'adénosine et à la transformer en ATP puis en nucléotides triphosphates et qu'ils sont donc simplement inhibés par des corrélations à courtes distances. D'ailleurs, une effeuillage totale réalisée à cette époque n'est pas suivie de reprises de croissances visibles, mais provoque rapidement une diminution de l'inertie des bourgeons, décelable par le test des boutures de nœuds isolés : à plus long terme, ce traitement provoque un retard de l'entrée en dormance et le maintien d'un DMD plus faible que chez des témoins non effeuillés (MAUGET, 1978). La sécheresse tardive agirait donc de façon analogue par rupture des corrélations : les bourgeons récupérant une certaine aptitude à la croissance au moment où ils entrent normalement en repos ne seraient par la suite le siège que d'une faible dormance.

L'hypothèse que nous venons de développer ne fait que reprendre des idées déjà avancées par LIBBERT (1961) et CHAMPAGNAT (1974), idées selon lesquelles la dormance des bourgeons serait en grande partie fonction de caractéristiques du complexe corrélatif axe-feuilles-bourgeon : toute modification des inhibitions corrélatives, que ce soit au moyen de tailles, d'effeuillages ou du fait d'une sécheresse se répercute sur le niveau de la dormance ultérieure. Selon CHAMPAGNAT (1983), le sens de ces modifications est souvent imprévisible : un affaiblissement des inhibitions ne conduit pas forcément à un affaiblissement de l'état de dormance.

Nos résultats mettent en relief la nécessité de raisonner en tenant compte du moment où a lieu la diminution des inhibitions : si elle est tardive, aucun contre-coup inhibiteur n'est possible et la dormance restera faible ; si elle est précoce, les bourgeons libérés de l'inhibition donneront naissance à des pousses qui pourront, à leur tour, fortement inhiber les bourgeons restés latents, et ce, pendant un laps de temps suffisant pour que puisse se développer une dormance très profonde.

La vérification de cette hypothèse supposerait que l'on sache mesurer directement le degré d'inhibition subi par un bourgeon au cours de la belle saison et que l'on puisse suivre l'évolution de cette « quantité d'inhibition » jusqu'à l'entrée en dormance : ce n'est pas le cas actuellement et l'on doit se contenter d'approches plus indirectes comme l'estimation de la vitesse d'évolution des bourgeons après suppression des inhibitions ; cela sous-tend que cette vitesse soit modulée par un effet résiduel de l'inhibition.

Quoi qu'il en soit, nos résultats suggèrent des prolongements expérimentaux réalisables à assez court terme : en particulier, il serait intéressant d'explorer les répercussions de traitements de sécheresse échelonnés tout au long de la saison de végétation et concernant des lots d'arbres différents, avec les 2 idées directrices suivantes :

— envisager les effets à court et moyen terme sur la biologie des bourgeons en suivant l'évolution de leur potentiel de croissance pendant le développement de la sécheresse et après le retour de l'irrigation, et ce jusqu'à la période de dormance maximale,

— à une échelle plus globale, estimer les conséquences morphogénétiques potentielles de la sécheresse en décrivant la structuration des arbres placés dans des conditions thermiques favorables à la croissance (serre chauffée ou caissons climatisés).

Il est enfin fort probable que les répercussions de périodes de sécheresse estivale ne se limitent pas à ces aspects de la biologie des bourgeons : les processus de développement floral peuvent ainsi être profondément touchés (DREYER, 1984, sur noyer). Il s'agit là d'un domaine de l'écophysiologie de l'arbre particulièrement ouvert dont l'importance justifie de nouvelles recherches.

Reçu le 15 octobre 1985.

Accepté le 24 mars 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arias O., Crabbe J.**, 1975. Altérations de l'état de dormance ultérieure des bourgeons obtenues par diverses modalités de décapitation estivale, réalisées sur de jeunes plants de *Prunus avium* L. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 280 D, 2449-2452.
- Barnola P., Champagnat P., Lavarenne S.**, 1976. Taille en vert des rameaux et dormance chez le noisetier. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 16, 1163-1171.
- Becker M.**, 1977. Contribution à l'étude de la transpiration et de l'adaptation à la sécheresse de jeunes plants résineux. Exemple de trois espèces du pourtour méditerranéen (*Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. numidica*). *Ann. Sci. for.*, 34, 137-158.
- Champagnat P.**, 1973. Quelques aspects de dormance chez les végétaux. *Bull. Groupe d'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.**, 1983. Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux. *Physiol. vég.*, 21, 607-618.
- Chouard P.**, 1951. *Dormance et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage, thermopériodisme*. Cours du CNAM, CDU 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.
- Dreyer E. Mauget J.-C.**, 1986. Variabilité du niveau de dormance des bourgeons végétatifs suivant les types de rameaux d'une couronne de noyer (*Juglans regia* L.) : comparaison des cultivars « Franquette » et « Pedro ». *Agronomie*, 6 (5), 427-435.
- Finkelstein D.**, 1981. Influence des conditions d'alimentation hydrique sur le débournement et la croissance de jeunes plants de cèdres (*Cedrus atlantica* Manetti) cultivés en serre. *Ann. Sci. for.*, 38, 513-530.
- Gendraud M.**, 1977. Etude de quelques aspects du métabolisme des nucléotides des pousses de topinambour en relation avec leurs potentialités morphologiques. *Physiol. vég.*, 19, 473-481.
- Germain E., Jalinat J., Marchou M.**, 1973. Biologie florale du noyer (*Juglans regia* L.). *Bull. Tech. Inf. Min. Agric.*, 282, 1-13.
- Lavarenne S., Champciaux M., Barnola P., Gendraud M.**, 1982. Métabolisme des nucléotides et dormance des bourgeons chez le frêne. *Physiol. vég.*, 20, 371-376.
- Libbert E.**, 1961. La dormance des bourgeons et ses relations avec l'inhibition corrélative. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, 7, 55-74.
- Mauget J.-C.**, 1976. Sur la dormance des bourgeons végétatifs du noyer (*Juglans regia* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 283 D, 499-502.
- Mauget J.-C.**, 1977. Dormance des bourgeons végétatifs de noyers (*Juglans regia* L.) cultivés sous différentes conditions climatiques. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 284 D, 2351-2354.
- Mauget J.-C.**, 1978. Influence d'une ablation totale du feuillage sur l'entrée en dormance des bourgeons de noyer (*Juglans regia* L.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 286 D, 745-748.
- Mauget J.-C.**, 1982. Relation entre dormance et précocité du débournement des bourgeons de noyer (*Juglans regia* L.) : influence du génotype et du milieu. *2^e Coll. Rech. fruitières*, Bordeaux, 95-106.
- Mauget J.-C., Germain E.**, 1980. Dormance et précocité de débournement des bourgeons chez quelques cultivars de noyer. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 290 D, 135-138.
- Perret F.**, 1982. *Evolution des capacités de croissance estivale des bourgeons du noyer : comparaison intervariétale*. Mém. fin d'études, ENITH, Angers, 43 p.
- Pouget F.**, 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. Plantes*, 13, HS1.
- Ritchie G. A., Hinckley T. M.**, 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.*, 9, 165-254.
- Vegis A.**, 1965a. Ruhezustände bei höheren Pflanzen : Induktion, Verlauf, und Beendigung : Übersicht, Terminologie, allgemeine Probleme. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XV (2), 500-533.
- Vegis A.**, 1965b. Die Bedeutung von physiologischen und chemischen Aussenfaktoren bei der Induktion und Beendigung von Ruhezuständen bei Organen und Geweben höherer Pflanzen. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XV (2), 534-668.