

# LE PACANIER

[*Carya illinoensis* (WANG.) K. Koch] :

## Morpho-Biologie florale. Fructification

### I. Bourgeons et Inflorescences. Biologie du développement

par **Jean-F. LEROY**

SOUS-DIRECTEUR

AU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Malgré les multiples recherches dont il a été l'objet surtout depuis une trentaine d'années, de la part des auteurs américains, le Pacanier [*Carya illinoensis* (Wang.) K. Koch] offre encore, du point de vue morpho-biologique, un immense champ d'études. Le travail qui suit sera autant de mettre au point les connaissances acquises que de faire ressortir les problèmes, du moins quelques-uns d'entre eux, qui restent à résoudre. Nous avons eu récemment la bonne fortune de pouvoir préciser le statut taxonomique de deux plantes du S.E. asiatique étroitement apparentées au Pacanier, et recherchant les affinités, les processus possibles d'évolution, l'origine géographique du genre *Carya*, nous avons été amené à revoir l'ensemble des travaux concernant ce genre.

Nous ne traiterons ici qu'accessoirement des diverses espèces de *Carya*, ne retenant à leur sujet que ce qui est utile à l'intelligence de la morpho-biologie du Pacanier. De même les comparaisons que nous pourrions faire avec les Noyers du genre *Juglans* participeront d'un même esprit. Il nous faudra cependant tenter de situer le Pacanier dans ce groupe *Juglans-Carya* : nous le ferons sans développement de détails. Une étude d'ensemble sera publiée ultérieurement. Nous insisterons ici sur un certain nombre de questions ayant trait à la morphologie et à la biologie des fleurs, aux lois de leur initiation et de leur développement en connexion avec les conditions du milieu. Des grands problèmes généraux de la biologie florale seront ainsi nécessairement évoqués, mais chaque fois en fonction des applications possibles, en liaison étroite avec la pratique horticole. Celle-ci d'ailleurs, et Darwin

l'avait bien compris qui lui a tant demandé dans l'élaboration de toute sa doctrine de la sélection, recèle en elle la clé des plus fondamentales énigmes.

C'est la biologie florale qui, en définitive, devra répondre aux questions posées par les jardiniers, permettre par exemple d'avancer ou de retarder ou d'augmenter la production des fruits, d'éviter des fautes dans la taille ou la culture, d'obtenir un bon remplissage des noix.

La chute prématurée des fruits, le coulage des fleurs, le défaut de pollinisation ou de fécondation, les fructifications erratiques, etc..., sont autant de points qu'un bon classificateur peut aider à résoudre, quelque paradoxal que cela paraisse. En classant les variétés de Pacanier, STUKEY et WOODROOF ont découvert les processus intimes de la floraison propres à certains groupes. Pratiquement cela est très important. Théoriquement ces résultats nous permettront de contester les faits mis en avant par le botaniste MANNING. Les observations embryologiques de Mc KAY trouveront également, nous le verrons dans un prochain article, leur écho dans la pratique. Tels sont les sujets qui vont retenir notre attention.

#### Morphologie des inflorescences.

Si l'on exclut du genre *Carya* (à l'encontre de certains auteurs : DODE, W. Y. CHUN, HJELMQUIST) la plante dont nous avons ailleurs défini le statut et qui devra s'appeler *Annamocarya sinensis* (Dode) J.-F. Leroy, le type d'inflorescence des *Carya* se signale par son uniformité et, au sein des Juglanda-

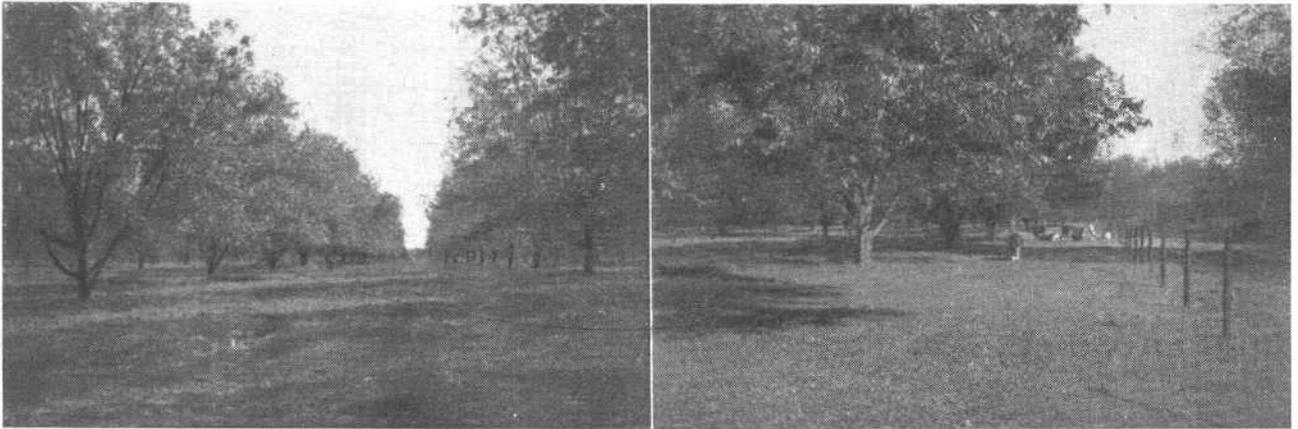


FIG. 1. — Plantations de pacaniers en Georgie, aux États-Unis. À droite : on sème de l'avoine sous les arbres pour le pâturage du bétail. (Photo Cl. Py, I. F. A. C.)

cées, par sa singularité. Les chatons ♀ sont solitaires, terminaux, pauciflores et plus ou moins érigés. Les inflorescences ♂ naissent et se développent à l'aisselle d'écaillés à la base des pousses de la nouvelle année, et forment des « panicules » de trois chatons, les deux latéraux étant généralement sous-tendus par des bractées persistantes. Le botaniste américain W. E. MANNING, qui étudie les Juglandacées depuis une douzaine d'années, a fait de l'inflorescence de *Carya* une analyse détaillée (1). Trois faits doivent être examinés à la lumière des travaux de MANNING : 1) Dans certains

(1) *Carya illinoensis* (Wang.) K. Koch, *Denár.*, I, 593, 1869 (= *Hicoria pecan* Brit.; *C. pecan* (Marsh) Engl. Graebn, *Notizbl. Bot. Gard. Mus. Berlin*, App. 9, 19, 1902; *C. tetraptera* Liebm., *Vidensk. Meddel. Naturh. For. Kjöbenhavn.*, 1850; *C. Diguetii* Dode, *Bull. Soc. Bot. France*, 155, 470, 1908).

Cette synonymie a été établie par MANNING qui a vu les types des espèces de LIEBMANN et de DODE. Pour une information plus complète on consultera LITTLE, *Amer. Midl. Nat.*, 29, 501 (1943) et FERNALD M. L., *Rhodora*, 49, 583, p. 194-5 (1947). D'après FERNALD *C. pecan* est un *nomen subnudum*.

Grand arbre pouvant atteindre 40-50 m de haut. Tronc puissant pouvant dépasser 1,5 m de diamètre. Grandes feuilles (jusqu'à 50 cm) composées de 9-17 folioles; folioles latérales sessiles ou subsessiles, aiguës à la base, typiquement étroites, lancéolées ou oblongues-lancéolées; les terminales pétiolées; toutes serratulées. Feuilles glabres à densément pubérulentes. Écaillés pérulaires valvaires. Bourgeons terminaux à poils jaune grisâtre, les latéraux brunâtres, glabres ou occasionnellement pubescents avec peu ou beaucoup de glandes jaunes; cicatrices des écaillés larges, par paires séparées, ne formant pas anneau. Inflorescences ♂ composées généralement de trois chatons subsessiles ou courtement pédonculés à l'aisselle des cicatrices des feuilles de l'année précédente, par paire. Fruit brun elliptique à ovale, le plus souvent à 4 ailes et 4 angles à la base; noix elliptique à ovale, cylindrique, non angulaire, ou très légèrement ainsi vers le haut, brune, marquée de taches; brou et coque minces; septum secondaire absent; noix 2-cellulaire dans la moitié inférieure ou quelque peu 4-cellulaire à l'extrême base; septum primaire et rides internes avec lacunes.

(Description en partie seulement d'après MANNING.)

cas (*C. floridana* Sarg.) le nombre des chatons ♂ par inflorescence peut se réduire à 2 ou 1. 2) Il arrive que les inflorescences ♂ paraissent naître du bois de l'année précédente, comme cela est la règle chez les *Juglans*, et certains auteurs (SARGENT, TRELEASE) ont utilisé cette observation dans leur division du genre en sous-genres. 3) On a constaté (SARGENT, MANNING) chez *C. floridana* que les inflorescences ♂ pouvaient se trouver à l'aisselle de feuilles (comme cela est le cas, par exemple, chez *Annamocarya sinensis*). MANNING a prétendu faire justice des opinions émises selon lesquelles ces variations pouvaient présenter quelque constance. La réduction à 2 ou 1 chaton des inflorescences ♂ chez *C. floridana* comme le fait que celles-ci sont parfois sous-tendues chez cette espèce par de véritables feuilles ne sont autres que des anomalies. La question des inflorescences ♂ portées par des pousses de l'année précédente (ce que nous appellerons *bois ancien*, par opposition au *bois nouveau* : pousses de l'année nouvelle) mérite de plus longs développements. A la vérité, pense MANNING, tous les intermédiaires existent entre le type décrit ci-dessus comme normal et les déviations constatées notamment chez *C. cordiformis* (Wang.) K. Koch et *C. illinoensis*. Chez la première de ces espèces les inflorescences ♂ n'apparaissent pas seulement sur les branches principales, mais aussi sur les branches latérales. Et lorsque celles-ci sont très courtes (vers le bas de la branche principale), réduites presque à de simples bourgeons, et sans feuilles, on a l'impression nette d'avoir affaire à des inflorescences portées par le bois ancien. C'est là une illusion (toujours d'après MANNING) contre laquelle on est prévenu pour peu que l'on ait bien voulu suivre la série progressive des raccourcissements le long de la branche principale. En fait il y a là

aussi une pousse nouvelle, mais réduite à sa plus simple expression ; la croissance est arrêtée très tôt et le bourgeon meurt précocement. Ce sont des pousses spéciales de floraison, des rameaux spécialisés. On pourrait invoquer à ce sujet une sorte de *précurrence sexuelle*, selon l'expression de LIGNIER. Des phénomènes comparables s'observent chez les Myricacées et chez beaucoup d'autres plantes. Un cas exactement similaire à celui des *Carya* s'est présenté à nous lors d'une étude sur les *Celtis* de Madagascar : des spécimens conservés dans l'Herbier du Muséum offrent cette particularité d'avoir des inflorescences semblant, par suite du non-développement de la pousse, portées sur le bois ancien, alors que le genre se caractérise par la situation de ses inflorescences sur le bois nouveau. Chez le Pacanier le pédoncule primaire est très court, les chatons sont ordinairement produits sur des rameaux spécialisés du vieux bois : condition qui se rapproche beaucoup de celle des Noyers du genre *Juglans*. MANNING s'élève contre une utilisation trop absolue de ce caractère qui serait propre, d'après TRELEASE et SARGENT, à la section *Apocarya*. Il faut remarquer en outre qu'une espèce de cette section, *C. myristicaeformis* Nutt. se situerait à cet égard parmi les *Eucarya* desquels elle se rapproche aussi par ses écailles pérulaires. Chez *Annamocarya sinensis* les inflorescences ♂ sont à l'aisselle des feuilles basales (et non d'écailles) sur les jeunes pousses. De plus elles comptent généralement cinq chatons chacune, parfois davantage. Chez les Noyers du genre *Juglans* les chatons ♂ isolés et sessiles naissent à l'aisselle des dernières cicatrices foliaires du bois ancien. Cela aussi se produit chez certains *Pterocarya* (*P. paliurus* Batalin) mais ici les bourgeons sont nus ; là, protégés par quelques

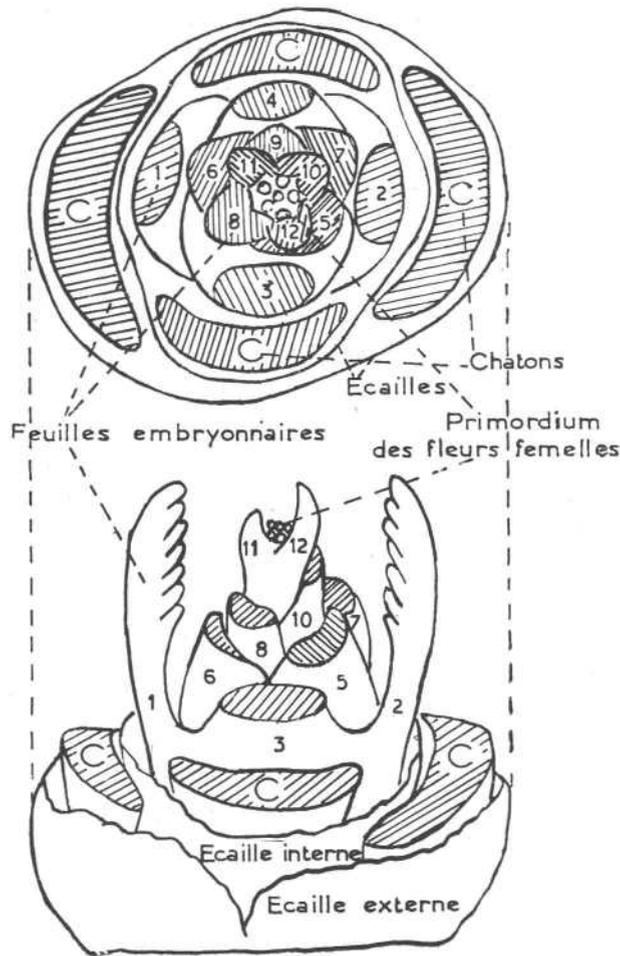


Fig. 2. — Bourgeon au moment de la différenciation des fleurs ♀ (d'après Shuhart).

écailles pérulaires, ce qui est un degré notable de spécialisation et d'adaptation aux climats plus froids et plus secs. Chez les *Carya*, comme chez les *Juglans*, il n'y a pas de bourgeons nus, mais chez les premiers (selon MANNING) toutes les inflorescences naîtraient du bois de la nouvelle pousse. La morphologie de ces divers types est en rapport avec leur biologie. *Annamocarya* est à cet égard moins évolué que *Carya*. De même ses panicules de cinq-huit chatons comparées aux panicules de trois chatons des *Carya* sont primitives (moins réduites). Il nous paraît probable que le berceau de ce genre *Carya* si répandu en Amérique soit asiatique.

#### Les bourgeons et la différenciation des fleurs.

Des investigations concernant la morphologie des bourgeons et les lois de leur développement chez le Pacanier ont été principalement poursuivies en vue d'applications pratiques par les WOODROOF (1924-30.) D. V. SHUHART (1927), C. L. ISBELL (1928). C'est à eux que nous devons le plus clair de nos connaissances en cette matière et c'est à eux donc que nous aurons le plus largement recours ici. Sous un angle plus botanique, MANNING, nous l'avons vu précédemment, a été amené lui aussi à examiner le problème connexe de la localisation des inflorescences dans le genre *Carya*. Les résultats paraissent assez contradictoires et nécessitent un examen critique serré, par ailleurs des plus instructifs. Nous avons ici la chance de pouvoir confronter des travaux morphologiques étendus et des travaux plus nettement biologiques, d'espérer jeter quelque lumière sur ce problème fondamental des rapports de la forme et de la fonction, de progresser, en définitive, dans la connaissance des *Carya* et autres genres de la même famille.

J. G. WOODROOF, le premier (1924-26-30), seul ou avec N. C. WOODROOF, étudie les bourgeons, leur nature, leur localisation, leur évolution. Il reconnaît les bourgeons à fleurs et les bourgeons à feuilles. SHUHART (1927) précise un certain nombre de points restés obscurs. Il montre qu'il y a quatre types de bourgeons distincts parmi les bourgeons terminaux, que tous ne donnent pas des fruits. Il apporte d'utiles indications sur le moment de la différenciation et sur les processus de développement. A cet égard, le cas du Pacanier présente d'ailleurs un intérêt tout particulier.

J. G. WOODROOF remarque que la différenciation florale ♀ commence chez le Pacanier à la fin de l'hiver. Observation qui a été confirmée, avec preuves à l'appui, par SHUHART. Et aussi par ISBELL (1928). J. G. et N. C. WOODROOF, sur les variétés *Alley* et *Frotscher*, constatent que dès le 15 février la différenciation des fleurs ♀ débute, ils en suivent grossièrement le développement jusqu'au 1<sup>er</sup> octobre, date de la maturité des noix. Les fleurs ♀ se différencient à partir des bourgeons terminaux qui ont passé l'hiver au repos ; mais si le bourgeon terminal fait défaut, des bourgeons latéraux peuvent se différencier en fleurs ♀. A la fin de l'hiver un bourgeon terminal comprend déjà le plein nombre de feuilles qui vont se développer au printemps. Ce nombre est déterminé quand la première fleur ♀ apparaît. Les bourgeons axillaires des écailles et des feuilles se forment : ce sont les futurs bourgeons latéraux de la saison suivante. Vers la deuxième semaine de mars certaines fleurs atteignent de grandes dimensions, tandis que d'autres en sont encore à l'initiation, le processus étant acropète. Simultanément, les écailles tombent et le développement des feuilles démarre. D'après J. G. WOODROOF, les chatons ♂ commencent à se différencier dans les bourgeons latéraux sur les pousses nouvelles, à la fin du printemps, différenciation qui se poursuit pendant toute la saison. Ils passent l'hiver comme bourgeons dormants et complètent leur développement le printemps suivant. Vers la fin d'avril, dans les conditions où expérimente l'auteur, ils atteignent leur maturité ; vers la première quinzaine de mai ils tombent après avoir libéré leur pollen. Du 15 mai au 1<sup>er</sup> juin les bourgeons latéraux qui donnent les chatons ♂ de l'année suivante se développent, les fleurs se différencient. Pendant l'hiver, l'activité reste extrêmement ralentie. Toutes ces considérations de WOODROOF se trouvent consignées déjà dans son premier mémoire paru en 1924. L'étude du même auteur publiée en 1930 en apporte une entière confirmation. En outre, il rappelle que chez les autres *Carya* indigènes (*C. alba*, *C. ovalis*, *C. glabra*), les chatons ♂ sont produits par un bourgeon terminal. Dans

la variété *Mc Alister*, hybride supposé entre *C. illinoensis* et *C. alba*, les chatons sont produits de la même façon que chez *C. alba*, du bourgeon terminal seul.

Chez le Pacanier, il y a normalement deux groupes de trois chatons à chaque nœud. Le chaton central ayant une certaine avance d'initiation par rapport aux latéraux, garde une plus grande longueur à l'état adulte. Par ailleurs, sur la base des travaux de STUKEY, WOODROOF a poursuivi ses investigations et a abouti à une nouvelle découverte importante. STUKEY (1916) avait distingué deux groupes de variétés chez le Pacanier d'après les caractères des chatons au temps de la pollinisation. WOODROOF (1924) constate qu'en octobre

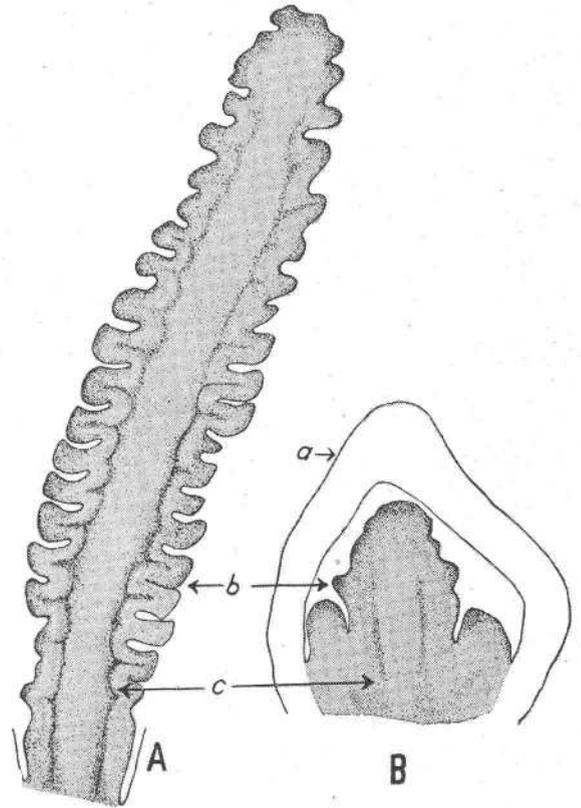
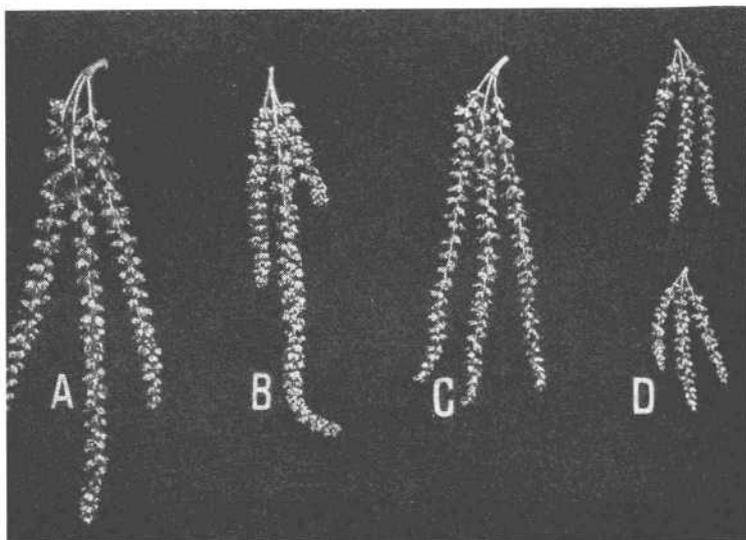
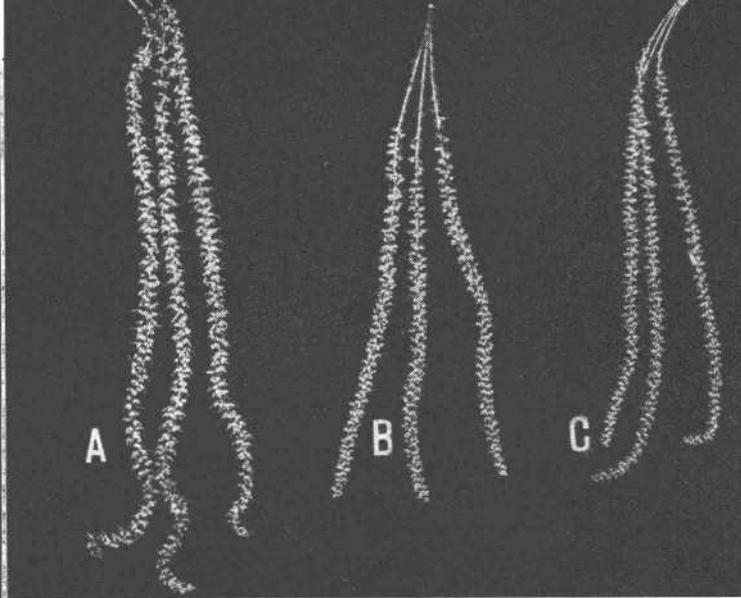


FIG. 3. — Primordiums d'inflorescence ♂.  
B. Formation initiale d'un groupe de 3 chatons dans une seule échelle, le 15 mai. — A. Inflorescence 6 semaines plus tard ; a. échelle ; b. primordium d'une fleur ; c. formation initiale de faisceaux vasculaires. Variété *Frotscher* 181 (d'après Woodroof).

et en janvier les primordiums des chatons ♂ ont un plus grand diamètre, et une moindre longueur dans le groupe I que dans le groupe II. En 1930, il parvient à saisir une nouvelle différence, cette fois essentielle. Pendant la belle saison (printemps et été) les deux



Groupe I : A, Alley ; B, Jerome ; C, Mobile ; D, Mobile provenant d'un bourgeon faible.



Groupe II : A, Van Deman ; B, Frotscher ; C, Teche (d'après Woodroof).

groupes de variétés ont un développement sensiblement identique des bourgeons ♂. Mais dès le début de l'automne les choses changent, un nouveau décalage se produit.

Certes, les primordiums des fleurs ♂ se développent bien dans un sens acropète le long du rachis qui constituera l'axe du chaton. En d'autres termes, chez le Pacanier les fleurs se différencient comme nous l'avons vu de la base vers le sommet de chaque rachis. Mais au début de l'automne la différenciation est beaucoup plus poussée chez les variétés I que chez les variétés II. Les premières, en effet, ont à cette époque une activité différenciatrice intense : déjà vers la base les anthères se constituent, au sommet les primordiums apparaissent et ne tardent pas, eux aussi, à atteindre le stade de formation des anthères. En fait avant l'hiver les anthères, comme les bractées, sont partout différenciées. Ces faits sont certains ; les microphotos de WOODROOF en attestent indiscutablement. Dans le groupe II, les primordiums continuent à se former en automne aussi longtemps que la croissance continue, mais la différenciation des anthères ne se fait pas. Là aussi le processus de développement des chatons est acropète, mais il s'arrête au stade de formation des primordiums. Les derniers apparaissent à l'apex du rachis alors que ceux du bas sont au repos. Les inflorescences ♂ resteront ainsi de quatre à neuf mois et il faudra attendre le printemps pour que la différenciation des anthères se produise et que le développement se poursuive (Fig. 3).

Les chatons des variétés II sont plus longs que les chatons des variétés I (Fig. 4 et 5). La période de repos varie évidemment avec le moment de formation : celle des inflorescences basales sur la pousse sera plus grande que celle des supérieures (là aussi il y a développement

acropète) ; pour un chaton donné celle des fleurs basales sera de même plus grande que celle des dernières fleurs formées, au sommet.

L'avance du groupe I par rapport au groupe II varie suivant l'époque. Elle est nulle dans certains cas au moment de la pollinisation (fin avril, en Georgie). A l'automne on note un écart de 2-3 semaines, en hiver 3-4 mois, au printemps 10-15 jours. WOODROOF affirme que les variétés de Pacaniers peuvent être séparées en ces deux groupes, en hiver, d'après le seul critère de l'aspect interne des bourgeons latéraux. Il suffit de prélever les bourgeons avec précaution, de pratiquer des coupes à main levée, de les colorer pour aussitôt se faire une opinion. Une utilisation pratique de ce procédé a été faite pour déterminer à l'avance la date approximative de la maturité du pollen d'une variété inconnue.

En bref, chez le Pacanier — arbre à fleurs monoïques — les chatons qui, au printemps, pollinisent les fleurs ♀ ont entrepris leur développement l'année précédente. Et cela quel que soit le groupe auquel appartient la variété. Il faut une année aux chatons ♂ pour arriver à maturité. Deux mois suffisent aux fleurs ♀. A chaque printemps une pousse se développe, avec écailles, feuilles, inflorescence ♀ terminale et bourgeons axillaires. Ceux-ci donneront au printemps suivant les inflorescences ♂, mais les lois de leur développement varient suivant que l'on a affaire à tel ou tel groupe de variétés. Les anthères dans le groupe I se différencient plusieurs mois avant la maturité du pollen, avant l'hiver, dans l'année même de leur initiation. Celles du groupe II se différencient deux mois avant la pollinisation, après l'hiver, l'année suivant celle de leur initiation.

Il y a, d'une part, absence de synchronisme entre les groupes I et II, quant au développement des inflorescences ♂ ; d'autre part, entre les inflorescences ♀ et ♂, quant à leur initiation et à leur développement. Pour préciser les relations existant entre les processus ♀ d'une part, ♂ I et ♂ II d'autre part, WOODROOF pense qu'elles sont plus étroites entre ♀ et ♂ II qu'entre ♀ et ♂ I, quant aux processus de différenciation, non d'initiation où elles sont identiques. Cela est discutable. Nous reviendrons ultérieurement sur les phénomènes de pollinisation (homogamie et dichogamie). Voici un tableau très incomplet des variétés cultivées en Georgie et réparties suivant les groupes I et II :

CLASSIFICATION DE 33 VARIÉTÉS PAR GROUPES  
(cultivées en Georgie) (1).

Groupe I	Groupe II.
Alley	Appomatox
Beverage	Big Z
Centennial	Bradley
Georgia	Curtis
Jérôme	Delmas
Krakezy	Frotscher
Mantura	Indiana
Mobile	Lousiana
Moore	Mahan
Nelson	Moneymaker
Pabst	President
Robson	Russell
Rome	Schley
San Saba	Stuart
Sovereign	Tache
Success	Van Deman
Summers	

Tels sont, longuement analysés, les travaux de WOODROOF associés à ceux de STUKEY, de ISBELL et de SHUHART sur cette question.

Il semble difficile de concilier les vues de WOODROOF avec celles de MANNING précédemment énoncées au sujet de la localisation des inflorescences. Si, comme le pense MANNING, les inflorescences ♂ du Pacanier sont portées sur les pousses nouvelles qui sont ici des rameaux spécialisés très courts et sans feuilles, il est impossible que les chatons aient effectué leur initia-

(1) Le fait sensationnel que WOODROOF a réussi à mettre en évidence, savoir, le développement différenciel des organes ♂ suivant deux groupes, montre une telle constance que, dans ce cas, les recommandations de W. F. LOEWING (1942) de tenir compte de ce que, à un moment donné, dans une même plante, des organes de même nature peuvent être à un stade de développement différent, ces recommandations n'ont pas ici de raison d'être.

tion, et pour le groupe I, leur différenciation l'année précédente. Le botaniste danois HJELMQUIST a adopté (1948) la thèse de MANNING sur les inflorescences. Où est la vérité ? Comment résoudre cette apparente antinomie ?

**Eucarya et Apocarya : Biologie des inflorescences.**

En ce qui concerne l'initiation et la différenciation des fleurs ♀ aucune hésitation ne subsiste, WOODROOF, comme SHUHART, et tous les auteurs sont d'accord. L'étude d'ensemble du genre *Carya* confirme pleinement leurs vues : les chatons ♀ naissent du bois de la nouvelle pousse et se différencient dès les premiers débuts de la belle saison, et cela chez toutes les espèces et variétés.

Pour ce qui est des inflorescences ♂, nous l'avons dit déjà, les faits rapportés par WOODROOF semblent indiscutables. Il faut donc en conclure que chez le Pacanier les inflorescences ♂ sont bien portées par le bois ancien, comme chez *Juglans*. Le Pacanier (*Carya illinoensis*) identique aux *Juglans*, à cet égard, se singularise remarquablement au sein des *Carya*. Dans le genre *Carya*, nous l'avons vu, les inflorescences ♂ sont à l'aisselle de bractées à la base des pousses nouvelles, comme chez *Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc. Il y aurait peut-être lieu de distinguer entre les espèces des sections *Eucarya*, d'une part, *Apocarya*, de l'autre. Cette subdivision, établie par C. DE CANDOLLE, dès 1862, repose sur un certain nombre de caractères parmi lesquels celui de la structure des bourgeons est le plus important : 4-6 écailles valvaires chez les *Apocarya* ; écailles plus nombreuses et imbriquées chez les *Eucarya*. Il ne semble pas que l'on trouve jamais chez ces derniers ce que nous avons vu être le cas chez le Pacanier, savoir la localisation des chatons ♂ sur le bois anciennement formé. En dehors du Pacanier qui est un *Apocarya*, c'est chez les autres espèces de cette section, par exemple, chez *Carya cordiformis*, que des phénomènes comparables en quelque mesure peuvent être observés : on y saisit au long des axes toutes les transitions. Il faudrait réétudier soigneusement cette espèce en particulier, et l'ensemble des espèces d'un point de vue comparatif. Comme le fait remarquer MANNING la différence entre *C. illinoensis* et *C. cordiformis* d'un côté, *C. ovata* (*Eucarya*) d'autre part, est très frappante. Toute la gamme des transitions se rencontre chez les *Apocarya* où le type *Eucarya* de localisation des inflorescences ♂ est représenté par *C. myristicaeformis* Nutt. (MANNING).

Pour ce qui est de ce caractère on peut tracer le schème suivant :

Apocarya } *C. myristicaeformis* Nutt. → *C. cordi-*  
                   } *formis* (Wang.) K. Koch → *C. illi-*  
                   } *noensis*.

Les espèces du genre *Carya* sont loin d'être au même niveau évolutif, on le voit. Peut-on préciser le sens de leur évolution ? C'est ce que nous examinerons un peu plus loin.

### % Bourgeons

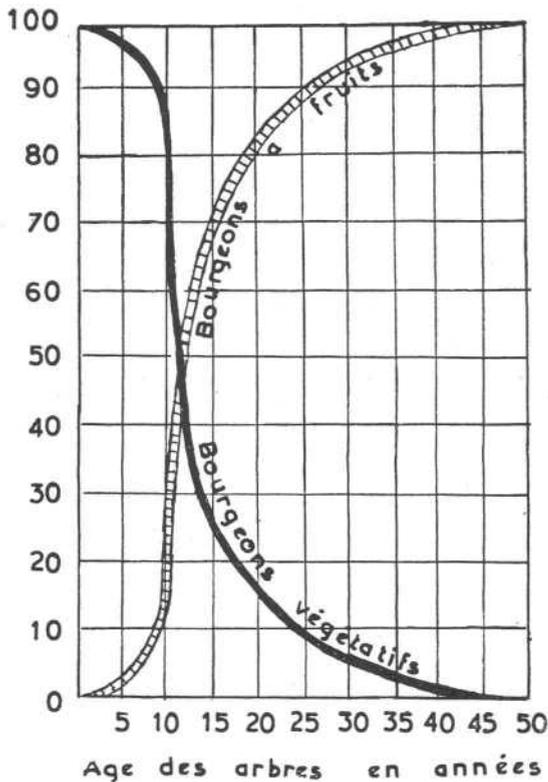


FIG. 6. — Relation entre l'âge des arbres et le pourcentage de bourgeons végétatifs et de bourgeons à fruits (d'après Shuhart, 1927).  
 Explications dans le texte.

### Autres considérations sur les bourgeons. Comparaison avec le Noyer d'Europe.

Chez *Juglans*, écrit Marie Henrotin (1933), la ramure adulte compte des tiges bien différentes par leur vigueur et leur destinée : toute la gamme, entre la pousse terminale d'une grosse branche qui s'allonge indéfiniment de plusieurs décimètres par an et le rudiment d'axe qui périt après une ou deux années d'existence, simple bourgeon pourvu de quelques écailles. Les tiges de vigueur moyenne se terminent après un,

deux, trois ou quatre ans par un épi de fleurs ♀. Des tiges plus faibles ne vivent qu'un an ; elles ne portent pas de feuilles végétatives, mais seulement des bractées qui, toutes (sauf les deux premières) ont une fleur ♂ à leur aisselle : ce sont des chatons. Ces chatons se différencient dans des bourgeons axillaires de tiges de vigueur moyenne. Le long des tiges vigoureuses dont les bourgeons axillaires principaux sont capables d'évoluer en pousses feuillées, ce sont des bourgeons surnuméraires qui donnent des chatons. Quand, à la suite de l'avortement du bourgeon terminal, des bourgeons axillaires d'une tige de vigueur moyenne donnent des tiges feuillées, ce sont des bourgeons surnuméraires qui, aux mêmes nœuds, évoluent en inflorescence ♂.

T. MÉCHAN (1873), cité par HENROTIN, présente *Juglans nigra* comme un exemple frappant de l'influence de la nutrition sur la sexualité, tandis que les fleurs ♂ sont portées sur des rameaux faibles, les ♀ naissent sur des tiges mieux alimentées, plus vigoureuses. Les tiges les plus favorisées ne portent aucune fleur et servent uniquement à accroître le système ligneux de l'arbre.

M. HENROTIN fait encore remarquer que les *Juglans*, « arbres des régions tempérées froides », sont des tropophiles typiques. La croissance de leurs tiges est limitée à une courte période : deux mois par an (fin avril-fin juin). Pendant que la jeune pousse herbacée s'allonge, que ses feuilles (ébauchées dès l'année précédente) croissent à vue d'œil et s'étalent, les points végétatifs sont en pleine activité : les ébauches de toutes les feuilles qui verront le jour dans un an y apparaissent l'une après l'autre ; si bien qu'à la fin de la période de croissance le nombre des feuilles de l'année à venir est déjà défini. Ces ébauches protégées par trois écailles formées l'année précédente passeront ainsi l'hiver sous forme de bourgeon dormant. Les écailles (cataphylles) tomberont dès la reprise de croissance et la pousse se développera. Le bourgeon avec ses écailles et ses ébauches foliaires met donc deux ans à se former.

En ce qui concerne la croissance végétative, les phénomènes sont assez comparables chez le Pacanier. Le bourgeon hibernant qui donnera un épi ♀ au printemps prochain renferme déjà des ébauches embryonnaires de feuilles. La différenciation de celles-ci commence l'année précédant leur développement. A la fin de l'hiver le nombre en est définitivement fixé (douze en moyenne). La genèse de ces feuilles semble assez continue dans le temps (protégées qu'elles sont par des écailles pérulaires constituées antérieurement), quoique marquée par une phase hivernale d'extrême ralentissement. Il semble, par ailleurs, d'après les observations de SHUHART que, contrairement à ce qui se passe chez

notre *Juglans*, le nombre des feuilles ne soit arrêté que vers le début du printemps où la pousse va se développer (cela reste à confirmer). Là encore, le Pacanier se fait moins bien adapté, l'arrivée de la mauvaise saison paraissant quelque peu prématurée, le cycle de formation des feuilles restant inachevé. Pendant l'hiver SHUHART (Fig 2) ne note que 4 à 8 feuilles embryonnaires dans les bourgeons à fruit. Il y en aura 12 au début du printemps, au moment de l'initiation des inflorescences.

SHUHART (1927) a, par ailleurs, distingué quatre types de bourgeons terminaux :

1) type végétatif, le seul trouvé chez les jeunes arbres non en rapport. C'est un vrai bourgeon terminal, de forme, de taille et de structure bien caractérisées ;

2) faux bourgeon terminal que WOODROOF appelle bourgeon latéral apical, dormant. Sa position seule le distingue des autres bourgeons latéraux et lui confère la dominance sur ces derniers (d'où le nom de faux bourgeon terminal proposé par SHUHART). Se développe à l'aisselle d'une feuille normale ;

3) faux bourgeon terminal, localisé à la base du rachis de l'épi ♀ ; se développe à l'aisselle d'une feuille normale ;

4) faux bourgeon terminal, du type précédent, mais non localisé à l'aisselle d'une feuille normale.

Les bourgeons producteurs de fleurs ♀ sont normalement des types terminaux 2 et 3 et des types latéraux près de l'apex des pousses portant des types terminaux 2, 3 et 4. Sur les pousses à bourgeon terminal de type 1 les bourgeons latéraux de l'extrémité sont une source importante de fleurs ♀.

A mesure que le Pacanier vieillit, les bourgeons de type 1 se raréfient, ceux des types 2, 3 et 4 (producteurs de fruits) abondent. A l'âge de 35-40 ans on ne trouve pratiquement plus de bourgeons terminaux de type 1. SHUHART a représenté en un diagramme (Fig. 6) la relation de l'âge et des types de bourgeons. Ce diagramme montre que le pourcentage des bourgeons à fruit atteint un optimum vers l'âge de 40 ans ; l'optimum des bourgeons végétatifs se situant dans le jeune âge. La pratique de la taille doit évidemment tenir compte de ces faits.

Nous reviendrons ultérieurement sur les processus de différenciation des fleurs ♀, mais, notons dès maintenant cette remarque intéressante de SHUHART : l'initiation des fleurs ♀ dans une même variété peut varier considérablement avec la localité. SHUHART constate que la variété Halbert commence sa différenciation avec 15 jours d'intervalle suivant qu'on la cultive à Ardmore ou à Stillwater dans l'Oklahoma. La différence est moindre entre variétés distinctes d'une même localité qu'entre mêmes variétés de localités diverses.

Le Poirier et l'Abricotier (C. B. WIGGANS, 1926) ont à cet égard une autonomie qui contraste avec la dépendance du Pacanier. Il y aurait chez les Poiriers et Abricotiers une séclusion (suivant l'expression de RACOVITZA) par laquelle ces plantes affirmeraient donc une adaptation plus poussée.

#### Origine et Histoire du Pacanier. Phylogénie des *Carya*.

Le Pacanier est-il parvenu à un stade évolutif plus élevé que celui du Noyer d'Europe ? Il est difficile de le prétendre. L'inverse paraît même plus vraisemblable : les chatons du Noyer sont plus réduits. Quoiqu'il en soit, ces plantes appartiennent à deux rameaux nettement divergents dont la souche commune se situe déjà fort loin dans le passé. Avant d'atteindre celle-ci, dont nous ne savons rien de sûr, nous découvrons certains types primitifs qui jalonnent le phylum des *Carya*. Ces types récemment découverts sont tous asiatiques, certains d'entre eux subtropicaux ou tropicaux, à feuilles persistantes. Ce sont : *Carya cathayensis* Sargent ; *C. tonkinensis* Lecomte ; *C. Poilanei* J.-F. Leroy ; *Annamocarya sinensis* J.-F. Leroy.

Ces deux derniers surtout, de l'Asie S.-E., franchement tropicaux et à feuilles persistantes (les autres sont à feuilles caduques) nous intéressent ici. Dans le groupe *Juglans-Carya*, ce sont les deux seules essences connues à feuilles persistantes.

Quelles indications peuvent nous apporter ces types tropicaux primitifs concernant l'évolution bio-morphologique des processus sexuels. Seul *Annamocarya sinensis*, dont les fleurs sont connues, peut répondre à notre attente. Les inflorescences ♂ y sont localisées à l'aisselle des feuilles basales de pousses à croissance continue. La formation des feuilles, celle des fleurs ♂ et ♀ font partie du même cycle morphogénétique. Il est probable aussi qu'il en est de même chez *C. Poilanei*. On peut donc poser en principe que chez les *Carya primitifs* les chatons ♂ étaient localisés à l'aisselle des feuilles basales de pousses à croissance continue ou sub-continue, et à feuilles persistantes. De plus chez *Annamocarya sinensis* les panicules sont souvent au nombre de deux dans chaque aisselle, mais originaires de bourgeons sériés (d'après le dessin de KUANG) et nus (1).

(1) Les processus sexuels s'accomplissent en connexion étroite avec les conditions extérieures en tête desquelles il faut citer la température et la lumière (longueur et intensité). C'est probablement la perturbation du jeu de ces différents éléments qui a amené, d'une part, cette rupture d'harmonie que l'on constate actuellement entre les plantes et le milieu où elles vivent, d'autre part, leur — plus ou moins bonne — réadaptation aux conditions nouvelles (puisqu'elles

Dans une étape ultérieure, les conditions extérieures ayant progressivement changé, des contrastes climatiques, par exemple, s'affirmant et créant une phase de sécheresse, de froid et de jour réduit (l'hiver actuel), les bourgeons nus feront place aux bourgeons protégés, certaines fonctions seront ralenties : il pourra se produire une ségrégation fonctionnelle de la sexualité, avec décalage important dans le temps. Cette hypothèse est en rapport avec celles de HENROTIN et MÉCHAN précédemment rappelées, qui font intervenir les phénomènes de nutrition. Chez *Carya* on constate que la sexualisation ♂ demande une année, la sexualisation ♀ deux mois. On sait maintenant que l'initiation florale est sous la dépendance d'hormones synthétisées elles-mêmes à la suite de l'action des photopériodes sur les feuilles développées. L'hormone gagne ensuite le méristème.

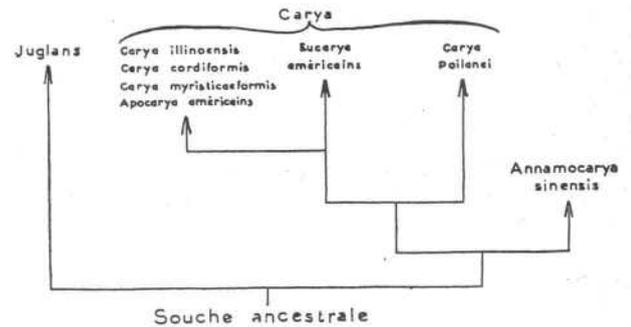
Des travaux de WOODROOF, on peut tirer l'enseignement suivant : des plantes morphologiquement peu distinguables telles que les variétés de Pacaniers des groupes I et II, sont cependant extrêmement distinctes quant à leur physiologie sexuelle. Nous observons là au niveau des races ce qu'est la naissance d'un phylum. Mais ayant affaire ici à des variétés cultivées il est possible que les conditions de vie artificielles auxquelles les plantes sont soumises aient ébranlé leur stabilité naturelle. Tous ces problèmes sont familiers aux agronomes. Ils le sont moins aux botanistes.

les supportent). L'évolution résulte à la fois d'un accord (sans quoi tout périrait) et d'un désaccord (qui est synonyme de vie et de progrès). Il y a là une dialectique de la matière dont on ne peut guère se passer dans l'explication de l'évolution. L'histoire d'une plante pour être saisie au long des millénaires exigerait une reconstitution des profondes modifications géographiques qui ont marqué le passé de notre planète. Nous n'en sommes pas là.

Quoi qu'il en soit, et pour poursuivre notre hypothèse, disons : le ralentissement de la sexualisation ♂ (en relation avec une précurseur sexuelle touchant ce qui est plus ou moins connexe à la fonction) entraîne le maintien pendant une année des bourgeons ♂ sur le bois où ils sont nés, et donc leur localisation, au moment de la pollinisation, sur le bois de l'année précédente. Cette hypothèse nous semble séduisante : elle nous est presque imposée par le fait de l'existence de types tropicaux primitifs en Asie, types dont l'évolution ultérieure a procédé.

Chez les *Eucarya* (type *Carya ovata* (Mill.) K. Koch) toutes les inflorescences sont encore portées par le bois nouveau, mais à l'aisselle d'écaïlles, et les bourgeons sont protégés. Ces caractères ne sont pas toujours très fixés, et comme l'ont noté SARGENT (1933) et MANNING (1938) il arrive que chez certaines espèces les chatons se manifestent à l'aisselle de feuilles, notamment chez *C. floridana* Sarg.

On peut tenter de schématiser cette hypothèse de l'évolution comme suit :



(A suivre.)

