

Etude bibliographique de la physiologie de l'alternance de production chez l'olivier (*Olea europaea* L.).

M. POLI*

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE DE LA PHYSIOLOGIE
DE L'ALTERNANCE DE PRODUCTION CHEZ L'OLIVIER
(*OLEA EUROPAEA* L.)

M. POLI

Fruits, nov. 1979, vol. 34, n° 11, p. 687-695.

RESUME - L'alternance de production, phénomène préoccupant au niveau de la production oléicole mondiale, se retrouve à l'échelle de l'arbre. Une analyse bibliographique de ce comportement physiologique particulier est présentée en s'intéressant au développement de l'unité de production que constitue le rameau d'un an. L'étude fait appel notamment à la notion de compétition pour la nutrition entre organes en croissance rapide, et aux corrélations de développement. Ces phénomènes caractérisent la biologie du rameau d'un an et déterminent l'équilibre «croissance végétative, fructification». Les variations de cet équilibre, qui entraînent l'alternance, constituent le mode de réponse de l'arbre aux éléments du milieu.

INTRODUCTION

La production oléicole est affectée par des irrégularités qui se retrouvent au niveau de la région, du verger et de l'arbre. Pour ce dernier, les années de forte et de faible production se succèdent sans que l'on puisse mettre en évidence le facteur déterminant de ce comportement biologique, qu'on retrouve à des degrés divers chez de nombreux arbres fruitiers. DAVIS (1948) considère comme particulièrement alternantes des espèces telles que le pommier, le poirier, le prunier (Rosacées), l'oranger et la plupart des Citrus (Rutacées), le manguier (Anacardiacee), le caféier (Rubiacee) et l'olivier (Olivacee). Se référant plus spécialement au pommier, DAVIS (op. cit.) penche pour un facteur causal entièrement interne : l'unité d'alternance n'est pas constituée par l'arbre mais par des branches.

Dans une remarquable étude sur l'alternance de l'olivier, ALMEIDA (1940) pense que ce phénomène serait constitué par une réponse biologique particulière de l'arbre aux éléments du climat qui jouent un rôle déterminant puisqu'on

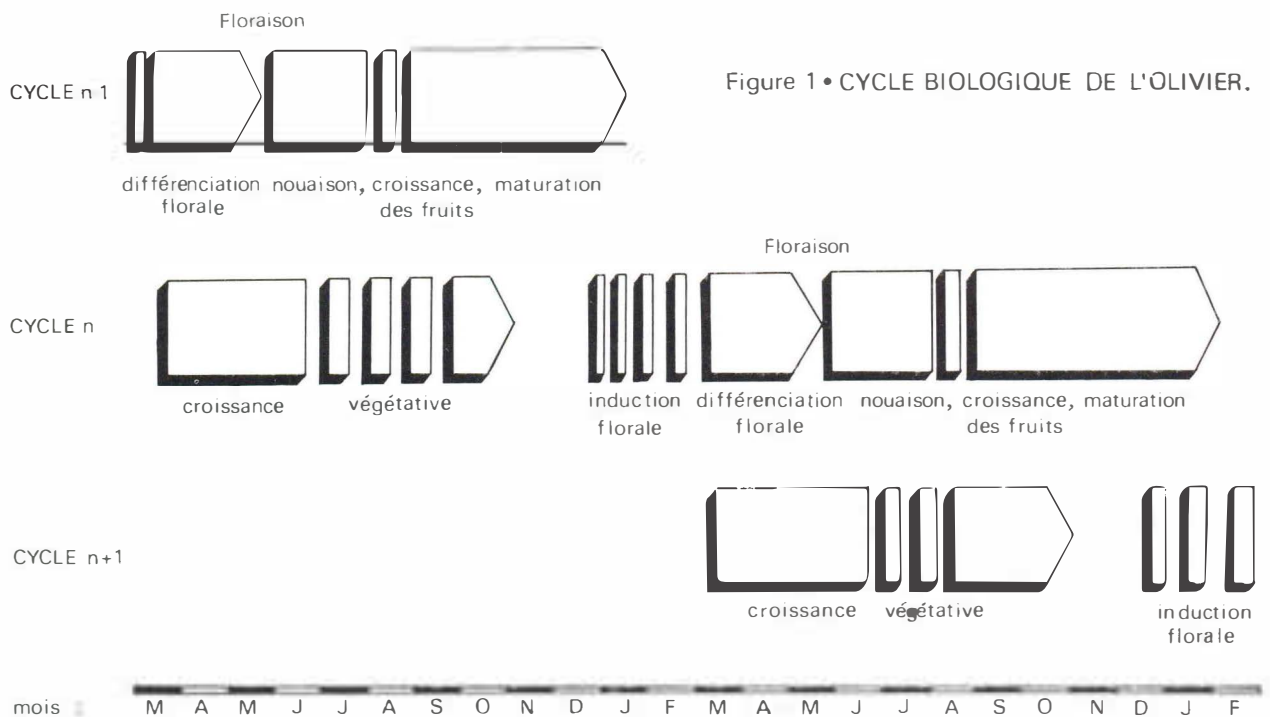
retrouve une alternance dans les courbes de production des régions oléicoles entières. NIGOND (1974) partage ce point de vue et estime qu'il est impossible de parler d'une cause précise de l'alternance. Le phénomène paraît dû à l'interaction complexe des facteurs extrinsèques (sol, climat, interventions culturales) et intrinsèques (physiologie) sur la biologie de l'arbre.

Récemment, VILLEMUR et al (1978) ont confirmé l'importance des phénomènes biologiques en observant que le rythme d'alternance était particulier au cultivar (bisannuel ou pluriannuel) en l'absence d'accident climatique. De plus, le comportement des rameaux fructifères diffère selon leurs caractéristiques (taille, position, etc.). Ceci incite à interpréter les phénomènes biologiques au niveau de l'unité structurale constituée par le rameau d'un an et ses ramifications (VILLEMUR et DELMAS, 1978), avant de généraliser à l'arbre entier.

Les rameaux fructifères sont caractérisés par un état physiologique qui résulte des compétitions s'exerçant entre les deux fonctions dont ils sont le siège :

- la croissance végétative qui se manifeste au niveau du

* - Conseil oléicole international, Juan Bravo 10, Madrid.



bourgeon terminal du rameau et des apex de ses ramifications,

- le développement reproductif (floraison, nouaison, développement des fruits et maturation) qui se déroule sur le rameau lui-même et dont la réalisation complète est liée à l'accomplissement de la phase cruciale de la pollinisation et de la fécondation. Cette étape est rendue particulièrement aléatoire chez l'olivier par des phénomènes de stérilité ou d'incompatibilité que nous n'aborderons pas dans cette étude.

L'étude physiologique n'est vraisemblablement pas le seul facteur responsable du développement de l'unité de production. Des recherches conduites sur les végétaux annuels ou ligneux montrent qu'il existe des contrôles exercés entre elles par les différentes parties de la plante ou du rameau (CHAMPAGNAT, 1954, 1974 ; MAUGET, 1976) ainsi que des relations entre rameaux en croissance.

Tous ces phénomènes jouent sur le développement du rameau d'un an et interviennent directement dans l'alternance.

COMPETITION NUTRITIVE AU SEIN DES RAMEAUX FRUCTIFERES

Cycle biologique de l'olivier.

Le cycle biologique de l'olivier se déroule sur deux années (figure 1).

- la première année est caractérisée par la croissance des rameaux, qui restent entièrement végétatifs ; cette crois-

sance végétative se produit en une ou deux vagues, plus ou moins caractérisées. La première a lieu au printemps (mois d'avril - mai - juin dans les conditions du Sud de la France) ; la seconde, à l'automne, est en général nettement moins importante que la première ;

- la deuxième année on observe les phénomènes de reproduction. Ils commencent dès les mois de décembre - janvier avec l'induction florale ; puis la différenciation florale a lieu au printemps, suivie de la floraison. Enfin la croissance et la maturation des fruits se produisent au cours de l'été, de l'automne et d'une partie de l'hiver : la maturation peut d'ailleurs s'étendre sur une partie de la troisième année (selon les conditions climatiques et les cultivars).

C'est-à-dire qu'au cours d'une année, l'olivier est le siège de deux cycles biologiques consécutifs, qui concernent principalement deux périodes :

- en hiver et au printemps : induction et différenciation florale, floraison, nouaison, croissance des jeunes fruits (deuxième partie du cycle n), en même temps qu'une importante vague de croissance végétative (première partie du cycle n+1) ;
 - en fin d'été et en automne : fin de la croissance des fruits et maturation (fin du cycle n), deuxième vague de croissance végétative (fin de la première partie du cycle n+1).
- Cet examen rapide du cycle biologique de l'olivier montre donc que :
- l'activité biologique intense est très concentrée dans le

temps ;

la croissance végétative et le développement reproductif sont simultanés, ce qui provoque l'établissement d'une compétition nutritive importante.

COMPETITION POUR LA NUTRITION

Cette compétition se produit entre les pôles d'attraction métabolique, c'est-à-dire les structures en croissance rapide (ARNON et HOAGLAND, 1943 ; BOLLARD, 1970) : de telles structures sont riches en hormones de croissance qui initient un courant métabolique vers les cellules en division et en croissance (MOTHES, 1964 ; MULLER et LEOPOLD, 1966a ; SHINDY et WEAVER, 1967 ; SETH et WAREING, 1967 ; KRIEDEMANN, 1968 ; JONES, 1973). La force d'attraction des métabolites pourrait être constituée par un gradient osmotique s'établissant dès que les cellules du centre en croissance active ont une pression membranaire suffisamment faible, ce qui leur permet d'exercer une pression de succion particulièrement forte (MULLER et LEOPOLD, 1966a). Ce mécanisme serait autocatalytique, la force d'attraction croissant avec la masse de métabolites accumulés. Les travaux de MULLER et LEOPOLD (1966b) ont, d'autre part, montré que la direction et la vitesse des flux trophiques étaient régies par les forces d'attraction des différents centres en compétition. Les différences existant entre deux pôles d'attraction en compétition au début de leur développement ne peuvent donc que s'accuser. Ces mécanismes peuvent expliquer certains phénomènes de développement, particulièrement chez les arbres fruitiers, pour la différenciation des pousses courtes et longues (JANKIEWICZ et al, 1973) ou pour l'alternance chez les Pomoïdées par suite de la compétition existant entre jeunes fruits et bourgeons en voie de différenciation (NITSCH, 1971). Ainsi, chez le pommier, l'inhibition de l'induction florale, cause première de l'alternance, a été attribuée à des phénomènes de compétition dus aux graines en formation dans les jeunes fruits (CHAN et CAIN, 1967) par l'intermédiaire de gibbérélines endogènes (LUCKWILL, 1970).

Chez l'olivier, la croissance végétative qui se déroule du printemps à l'automne avec un arrêt plus ou moins marqué pendant l'été se traduit par la présence de nombreux apex en croissance. La constitution de nouvelles structures est active. VILLEMUR et al (1978) soulignent que, dans les conditions climatiques du Sud de la France, la plus grande partie de la croissance végétative s'effectue avant la floraison. Les centres d'attraction métabolique végétatifs sont constitués par l'apex en croissance et les plus jeunes feuilles dont le bilan photosynthétique est négatif à ce stade. Or, si l'on considère le rameau d'un an, il faut penser que les pôles d'attraction métabolique végétatifs sont constitués par l'apex composant la pousse herbacée principale mais aussi, éventuellement, par les axillaires de cette pousse qui évoluent en anticipés.

L'attraction des métabolites exercée par les centres de croissance reproductifs est beaucoup plus étalée dans le temps avec certaines périodes plus intenses. Elle débute dès

l'induction florale dont HARTMANN (1953) et ses collaborateurs (HARTMANN et PORLINGIS, 1957 ; HACKETT et HARTMANN, 1963, 1964, 1967 ; BADR et HARTMANN, 1971) ont montré, en Californie, qu'il s'agissait d'une vernalisation se produisant pendant les mois d'hiver (décembre à février). Etudiant l'induction florale, MORETTINI (1951) puis HACKETT et HARTMANN (1964) ont montré que la présence de feuilles était indispensable à la perception de la vernalisation par les bourgeons, bien que l'effet des basses températures soit localisé aux bourgeons eux-mêmes. En accord avec l'hypothèse de WELLEN-SIECK (1964), HARTMANN et WHISLER (1975) suggèrent que, pour être réceptifs, les bourgeons apparemment quiescents doivent être le siège d'une certaine activité cellulaire. Ce point de vue est renforcé par les résultats de PRIESTLEY (1977) : les feuilles jouent, dans la biologie de l'arbre, un important rôle de stockage, confirmant ainsi les résultats de FAHMY (1958) et FAHMY et NASRALLAH (1959). PRIESTLEY (op. cit.) observe aussi que les polysaccharides présents dans les feuilles subissent une hydrolyse sensible au cours de l'hiver. Un niveau trophique suffisamment élevé serait donc nécessaire au bon déroulement de la vernalisation, soit directement, soit peut-être en modifiant la résistance au froid de la plante.

La phase d'induction est suivie par l'initiation puis la croissance des éléments floraux. Les travaux d'ALMEIDA (1940), d'HARTMANN et PANETSOS (1962) ou d'HACKETT et HARTMANN (1963) mettent l'accent sur la rapidité de la constitution et de la croissance des pièces florales : moins de deux mois sont nécessaires à la différenciation des fleurs. PSYLLAKIS (1976) estime que, sur Koroneiki, les fleurs sont au nombre de 200.000 à 400.000 selon les conditions de culture. La création de ces organes en une période aussi courte implique une activité cellulaire intense et une importante mobilisation des métabolites.

La compétition nutritive entre les fleurs et les apex en croissance est sans doute intense puisque c'est à ce moment que la croissance végétative est la plus active. Une première manifestation de cette compétition consiste en l'apparition d'éléments floraux imparfaits. ALMEIDA (1940) estime que la raréfaction des éléments nutritifs affecte sérieusement la gynécée, dernière structure florale à se former. L'avortement de l'ovaire se produit effectivement souvent au cours du développement floral. Le manque de froids hivernaux peut jouer (MILELLA et DEIDDA, 1971), ce qui pourrait être dû à une quantité trop faible de substances de croissance (BADR et al, 1970) pour initier la force d'attraction nécessaire au développement complet de la fleur. Cependant URIU (1959) a montré qu'une première vague d'avortements (figure 2) dépendait du rapport «Nombre de bourgeons floraux/surface foliaire».

Après la nouaison, les ovaires deviennent des centres d'attraction métabolique prioritaires (POLI, 1977). La compétition nutritive tourne alors au désavantage des apex. Il semble pourtant que les réserves des feuilles (et surtout les feuilles de trois ans) soient utilisées pour faire face à la demande de métabolites (FAHMY, 1958 ; FAHMY et

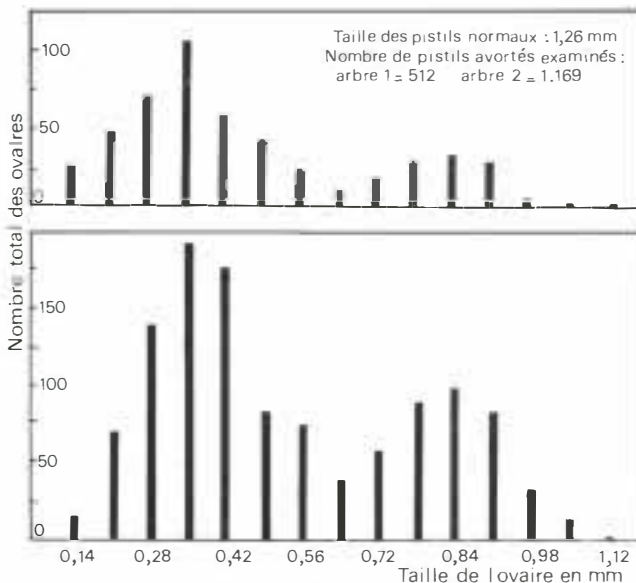


Figure 2 • HISTOGRAMME DES FREQUENCES DE TAILLES DES OVAIRES AVORTES, OBSERVES LORS DE LA PLEINE FLORAISON, CULTIVAR 'MISSION' (d'après URIU, 1959).

NASRALLAH, 1959 ; PRIESTLEY, 1977).

Ce changement de direction des flux trophiques orienterait le métabolisme de l'arbre entièrement vers la croissance des fruits. Malgré cela, la compétition reste vive entre fruits et les ovaires insuffisamment noués (centres d'attraction trop faibles) ne tardent pas à chuter dès que la disponibilité des métabolites devient insuffisante (POLI, 1976). ALMEIDA (1940) et plusieurs autres chercheurs estiment à 90 p. 100 ou plus la chute physiologique qui se produit peu après la floraison. Un pourcentage élevé de chute est atteint également lors de la sclérisation de l'endocarpe (autre phase critique du cycle biologique, d'après BOUAT, 1964), comme le note ALMEIDA (op. cit.).

Des flux trophiques importants ont été mis en évidence notamment chez le pommier (HANSEN, 1967 - cité par MAUGET, 1976). Mais les produits de la photosynthèse semblent s'accumuler en partie, après l'arrêt de la croissance végétative, pour constituer des réserves. Cette réorientation des flux trophiques peut se produire chez l'olivier, mais à un stade plus tardif puisque les réserves des feuilles sont mises à contribution au cours de la croissance des fruits (FAHMY, 1958 ; FAHMY et NASRALLAH, 1959 ; BOUAT, 1964) et également au cours de la maturation (DONAIRE et al, 1975). Contrairement à d'autres espèces, les olives mûres ne chutent pas facilement (ZUCCONI, 1973) en raison sans doute d'une faible teneur en substances naturelles d'abscission (REED et HARTMANN, 1976). Les fruits peuvent donc continuer à consommer un minimum de métabolites et concurrencer les stades ultérieurs de différenciation florale du fait que la maturité est d'autant plus retardée que la charge est plus importante (DROBBISH, 1930).

Comme l'utilisation des réserves commence dès l'hiver avec l'induction florale, la période pendant laquelle l'olivier

peut constituer des réserves avec les produits de la photosynthèse est très courte, en admettant que la photosynthèse hivernale puisse être active certains jours (ce qu'on ignore...). Cette faible durée incite à penser que le niveau des réserves nutritives est toujours relativement bas, ce qui expliquerait la vivacité des phénomènes de compétition, ou que les besoins énergétiques provoqués par une floraison exagérée sont trop vite dépassés. Certains arbres, en effet, ne présentent jamais d'alternance importante.

Au niveau de la croissance végétative, les effets de la compétition nutritive doivent être nuancés. Déjà ALMEIDA (1940) remarque que les rameaux très fleuris donnent naissance à une pousse courte alors que les pousses longues se développent à partir de l'apex d'un rameau peu florifère. N'SEIR (1977) et VILLEMUR et al (1978) ont observé que d'un apex peuvent se développer différents types de rameaux distinguables par la longueur moyenne de leurs entrenœuds : longs (RENL), courts (RENC) ou très courts (REN + C).

Bien que les bourgeons terminaux contiennent une partie préformée qui varie entre 4 et 7 paires d'ébauches foliaires, la nature de la pousse n'est vraisemblablement pas déterminée, et dépend de l'importance des flux trophiques disponibles pour l'élongation de cette partie préformée et le fonctionnement de l'apex (JANKIEWICZ et al, 1973). Ainsi VILLEMUR et al (1978) parviennent à maintenir la population de rameaux à entre-nœuds longs en réalisant des ablations d'inflorescences échelonnées dans le temps, c'est-à-dire en supprimant la source de compétition. Les plus précoces (avril - mai) sont les plus efficaces puisque l'arbre ou la partie d'arbre peut se mettre en contre-alternance. Les plus tardives (juillet) n'ont aucun effet, ce qui confirme les résultats de CRESCIMANNO et al (1976). Les importants gradients métaboliques responsables des flux trophiques vers les fruits seraient donc rapidement établis après la nouaison.

Selon N'SEIR (1977), les rameaux à entre-nœuds courts seraient plus sensibles à l'induction florale que les rameaux à entre-nœuds longs. Ceci rejoint les résultats de FONTANAZZA et TOMBESI (1966) qui établissent que le rapport :

- nombre de fleurs/longueur du rameau

s'atténue avec la longueur, marquant un caractère plus végétatif des rameaux longs.

Cet effet pourrait être dû à un rapport :

- surface foliaire/nombre de bourgeons axillaires

différent chez les rameaux à entre-nœuds courts ou très courts, ce qui entraînerait une modification de la quantité de métabolites mise à la disposition des bourgeons axillaires au cours de l'hiver dans le sens d'une plus grande sensibilité à l'induction florale. Cette sensibilité pourrait être augmentée aussi par un équilibre hormonal légèrement différent lors de la vernalisation, du fait d'autres caractéristiques de ces rameaux (surface foliaire, position dans l'arbre, inclinaison, etc.). Tout ceci montre que la dynamique de la photosynthèse nette mériterait d'être étudiée en relation avec les

caractéristiques morphologiques, en s'inspirant des travaux conduits sur d'autres plantes telles que le pommier (WATSON et al, 1978). L'équilibre physiologique du rameau peut être à ce point orienté vers la floraison que même l'apex terminal se met à fleur, stoppant ainsi l'élongation de l'unité de production. Cette particularité pourrait être sous contrôle génétique : ALMEIDA (1940) fait remarquer que l'inflorescence terminale se rencontre surtout chez certains cultivars (cas de Picholine).

Toute perturbation d'ordre nutritif, même momentanée se répercutera sur l'équilibre des deux fonctions, établissant ainsi un état d'alternance au niveau de l'unité de production.

Une floraison abondante nécessite un apport important de métabolites, souvent supérieur à ce que peut fournir l'arbre. Compte tenu du fait que les apex végétatifs ont une force d'attraction suffisamment élevée pour se développer, les fleurs mâles apparaîtront en grand nombre (effet variable selon le cultivar), tandis que la pousse végétative sera réduite et constituée surtout de rameaux à entre-noeuds courts. Le taux de nouaison sera faible, mais compte tenu du grand nombre de fleurs, l'arbre portera néanmoins une production importante dont le développement stoppera la croissance végétative (VILLEMUR et al, 1978). Si les réserves de l'arbre sont très faibles ou les conditions de culture très mauvaises, les fleurs mâles peuvent devenir majoritaires ce qui produira le phénomène observé par ALMEIDA (1940) : une forte floraison suivie d'une faible nouaison. Dans le cas normal (forte production), les sites disponibles pour la floraison l'année suivante seront peu nombreux (FAHMY, 1958) et situés sur des rameaux sensibles à l'induction florale (FONTANAZZA et TOMBESI, 1966 ; N'SEIR, 1977). Le nombre d'inflorescences sera réduit et bien que le pourcentage de fleurs parfaites et le taux de nouaison puissent être élevés, la production sera faible, permettant une croissance végétative active, mais aussi la constitution de réserves plus importantes. L'opposition entre les deux fonctions est donc nette.

Selon les observations de VILLEMUR et al (1978) l'avortement de l'ovaire pourrait constituer un mécanisme naturel de correction du déséquilibre existant entre les deux fonctions, destiné à diminuer la compétition nutritive entre les deux pôles d'attraction métabolique (fleurs-fruits et apex).

De même, l'utilisation des réserves des feuilles est un recours classique pour satisfaire les besoins nutritifs des différents organes. Malgré tout, l'alternance apparaît de façon parfois spectaculaire et se fait d'abord sentir au niveau des réserves de l'arbre (ALMEIDA, 1940). Les travaux de FAHMY (1958) et de FAHMY et NASRALLAH (1959) ont particulièrement mis ce point en évidence. Tout déséquilibre dans la productivité nette ou les migrations des feuilles vers les organes de réserve provoquera une réduction des réserves : tel est le cas dès qu'une parasitose réduit ce potentiel instantané. Cette faiblesse des réserves induit un déséquilibre entre la croissance végétative et le développement reproductif, qui entraîne l'alternance puis la maintient. Ces phéno-

mènes s'aggravent encore si une nouvelle pousse de feuilles est induite par une chute précoce anormale (en cas de parasitose, par exemple).

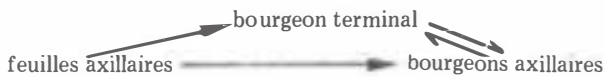
DEVELOPPEMENT DU RAMEAU FRUCTIFERE

La compétition pour la nutrition ne suffit pas à expliquer l'alternance. Elle est responsable des déséquilibres nutritifs induisant son apparition mais le maintien de ce déséquilibre tel que le conçoit ALMEIDA (1940) nécessite d'autres facteurs. Durant l'année de faible production, la croissance végétative intense, se traduit par une surface foliaire importante, donc par la reconstitution de réserves nutritives qui pourraient atténuer l'alternance. On observe au contraire une forte production et une faible croissance végétative, donc un maintien du déséquilibre, qui a incité VILLEMUR et al (1978) à étudier la ramification de l'olivier. La fructification de l'olivier dépend en effet de deux phénomènes :

1. constitution des rameaux (croissance végétative) au cours de l'année n.
2. induction florale dans les bourgeons axillaires de ces rameaux puis floraison, nouaison et croissance des fruits dans l'année n + 1.

Comme tout organisme vivant, les rameaux se développent à partir d'un massif de cellules totipotentes (les méristèmes) qui subissent le processus de différenciation (répression progressive d'une partie de leur génome). La position relative de la cellule détermine les gènes exprimés. Les autres sont rigoureusement répressés soit génétiquement (par l'action de gènes répresseurs), soit épigénétiquement (grâce à des substances provenant de l'extérieur de la cellule). Cette régulation épigénétique, fondamentale pour le développement harmonieux des êtres ou des organes, traduit leur complexité d'organisation. Il faut donc supposer, au cours de la croissance d'une plante, un échange continu d'informations qualitatives et quantitatives entre cellules d'un même groupe ou entre tissus, qui permet à un groupe de cellules d'être orienté vers une fonction particulière par les cellules ou tissus environnants (NOZERAN et al, 1971). L'échange d'information s'effectue vraisemblablement par le biais des hormones de croissance (MIGINIAC, 1974 ; CHAMPAGNAT, 1974). Ce contrôle épigénétique ou corrélation de développement s'exerce entre un territoire donneur actif à un territoire récepteur passif constitué par un groupe de cellules compétentes c'est-à-dire sensibles pendant une période donnée de leur développement aux différents messages qui circulent dans la plante (CHAMPAGNAT, 1974).

Les études effectuées ont montré que ces complexes de corrélation règlent la différenciation des pousses engendrées au moyen d'un équilibre hormonal particulier qui détermine le choix du programme morphogénétique (DAVIS, 1948 sur le pommier ; CHAMPAGNAT, 1974 sur *Scrofularia arguta*). Etudiant la ramification de la pousse de l'année du noyer, MAUGET (1976) a vérifié l'existence du complexe de corrélation suivant :



Ce complexe se manifeste par une dominance apicale forte inhibant le développement des bourgeons axillaires, en synergie avec les feuilles axillaires qui contrôlent en outre l'élongation internodale et le nombre de noeuds mis en place sur l'axe. Dans la zone apicale, des levées d'inhibition peuvent permettre le départ d'anticipés.

Chez l'olivier, des corrélations très semblables existent au niveau du rameau d'un an et de ses ramifications.

Corrélations s'exerçant sur les bourgeons axillaires.

Les bourgeons axillaires sont soumis à une dominance apicale forte, mais non totale : ils sont différenciés, mais restent quiescents. Pourtant l'état physiologique du rameau est favorable à la croissance végétative puisqu'une décapitation libère les axillaires de leur inhibition et induit le développement de pousses latérales (HACKETT et HARTMANN, 1963).

L'influence des feuilles axillaires est plus délicate à interpréter, du fait de la superposition des effets de corrélation et des effets trophiques. MORETTINI (1951) observe que l'ablation des feuilles sur des charpentières entières inhibe la floraison et provoque un développement végétatif des bourgeons axillaires, malgré la présence du bourgeon terminal. Une inhibition des axillaires par les feuilles se superposerait donc à la dominance apicale. Par contre, nous avons vu que les feuilles exercent un effet trophique indispensable à la différenciation florale (HACKETT et HARTMANN, 1964).

Les bourgeons axillaires peuvent se libérer des inhibitions exercées par le bourgeon terminal et les feuilles : ils débourrent l'année même de leur formation et donnent naissance à des pousses anticipées. Ce phénomène se produit plus souvent sur les rameaux à entre-noeuds longs (tendance végétative), selon N'SEIR (1977). Le débourrement des anticipés s'effectue en deux vagues. La première produit des anticipés vigoureux qui sont des sources potentielles de nouveaux rameaux, tandis que les anticipés de la deuxième vague sont courts et se mettent à fleur l'année suivante, ne connaissant qu'un développement limité.

L'orientation des bourgeons axillaires vers un programme morphogénétique floral après vernalisation est reliée à une modification d'un équilibre hormonal complexe dans lequel interviennent des substances du type Gibbérelline et différents inhibiteurs (HARTMANN et al, 1967 ; BADR et al, 1970). Très schématiquement, deux types de corrélation pourraient donc entrer en jeu :

- inhibition des mitoses dans l'anneau initial des méristèmes axillaires par dominance apicale et par action des feuilles axillaires, empêchant un développement végétatif la première année,
- stimulation des divisions cellulaires dans le méristème d'at-

tente par établissement d'un équilibre hormonal particulier au cours de l'hiver suivant leur formation.

Corrélations s'exerçant vers le bourgeon terminal.

Jusqu'à présent, aucune corrélation vers le bourgeon terminal n'a pu être clairement mise en évidence. Pour le noyer, MAUGET (1976) a montré que les feuilles contrôlaient à la fois l'élongation internodale et le nombre de noeuds mis en place. Cet effet semble cependant être la résultante d'un effet corrélatif et d'un effet trophique. Chez l'olivier, il paraît vraisemblable que l'élongation internodale repose sur le mécanisme déjà décrit des flux trophiques qui sont d'ailleurs soumis aux corrélations existantes et aux conditions de milieu. Considérant la succession des rameaux de différents types qui définit la tendance florale ou végétative de l'unité de production (figure 3) VILLEMUR et DELMAS (1978) supposent l'existence de faisceaux de corrélation s'exerçant vers les extrémités en croissance. Il serait utile de préciser les connaissances sur ce point afin de définir des principes de taille plus efficaces.

Renouvellement du potentiel végétatif.

À côté des bourgeons axillaires existent de minuscules bourgeons surnuméraires, de faible niveau d'organogénèse (AGATI, 1951) : la partie préformée ne se compose que d'une à deux paires d'ébauches (contre quatre à cinq dans les bourgeons axillaires). Ils semblent inhibés par le bourgeon axillaire lui-même, ou par les feuilles axillaires et le bourgeon terminal. L'inhibition par le bourgeon axillaire semble prépondérante puisqu'un bourgeon surnuméraire peut se développer à la place de son bourgeon axillaire si celui-ci ne le peut.

VILLEMUR et al (1978) ont établi que ces bourgeons jouent un rôle important dans le renouvellement du potentiel végétatif de l'arbre. Le rameau d'un an et ses ramifications constituent une unité structurale qui se développe en longueur par fonctionnement de l'apex terminal. Au fur et à mesure de son élongation, cette unité tend à s'arquer du simple fait de la gravité. Ce phénomène pourrait modifier le transport de certaines auxines et entraîner une auto-inhibition de l'apex terminal. Celui-ci produirait alors des rameaux à entre-noeuds courts ou très courts, très florifères, ou même une inflorescence terminale, ce qui stoppe l'élongation de l'unité de production. VILLEMUR et al (op. cit.) ont remarqué qu'à ce ralentissement de croissance, est régulièrement associé le débourrement de surnuméraires qui étaient jusque là restés quiescents. Ce phénomène se produit au niveau de l'arcure où le spectre hormonal est sans doute modifié par la gravité, et, comme chez les Rosacées fruitières, conduit à la formation d'un rameau à entre-noeuds longs, vigoureux, qui constitue la base d'une nouvelle unité structurale. L'influence génétique dans cette corrélation est importante puisque ce renouvellement est plus ou moins rapide selon les cultivars qui alternent selon un rythme bisannuel (Tanche) ou pluriannuel comme Picholine (VILLEMUR et al, op. cit.).

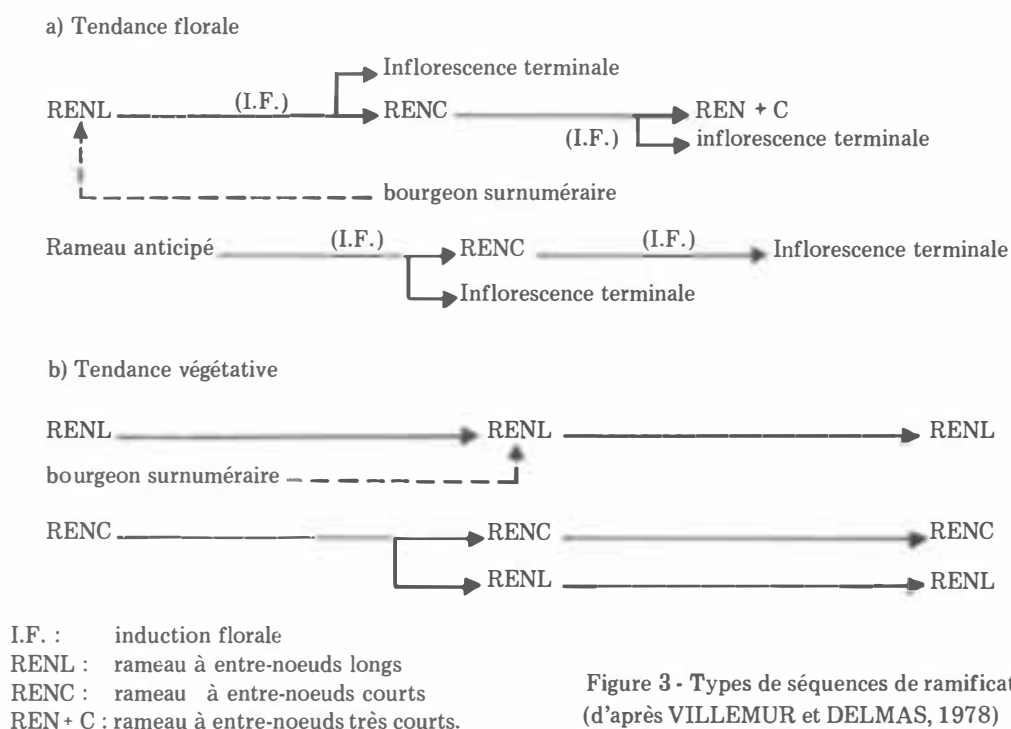


Figure 3 - Types de séquences de ramification
 (d'après VILLEMUR et DELMAS, 1978)

CONCLUSION

L'unité de production est donc soumise à un ensemble de corrélations et à des phénomènes de compétition trophique qui déterminent le devenir de ses différentes parties. Les travaux de N'SEIR (1977) et de VILLEMUR et al (1978) montrent la nécessité d'étudier la ramification pour comprendre la physiologie de l'alternance de l'olivier.

Une unité structurale (constituée au départ par un rameau à entre-nœuds longs) donne naissance à des rameaux différents selon sa tendance (figure 3), qui est en fait l'expression des corrélations mises en place l'année précédente, lors de sa croissance.

Les différentes corrélations qui s'établissent au sein de cette pousse orientent les méristèmes vers leur fonction végétative (bourgeon terminal et quelques bourgeons axillaires) ou florale (la majorité des bourgeons axillaires). En retour, le développement des organes induits (pousse terminale, anticipés, inflorescences puis fruits), établit un système de flux trophiques (état physiologique) particulier au rameau qui influe à son tour sur le fonctionnement de l'apex et conditionne en grande partie la nature de la pousse de l'année. Un rameau très florifère et fructifère donnera donc naissance à un rameau à entre-nœuds courts ou très courts, sauf si la source de compétition est supprimée avant que les flux trophiques ne soient définitivement déterminés. La structure de la pousse (importance respective des différents organes tels que feuilles et bourgeons axillaires) déter-

mine les corrélations qui s'y établissent. Ainsi les rameaux à entre-nœuds courts ou très courts semblent plus florifères et portent moins d'anticipés que les rameaux à entre-nœuds longs qui sont le reflet d'une tendance plus végétative. Les méristèmes axillaires qui se développent en anticipés à la base du rameau semblent pouvoir acquérir une certaine indépendance vis-à-vis de l'apex terminal initial et reproduisent éventuellement le modèle principal, surtout chez les cultivars à port dressé (VILLEMUR, com. pers.).

Les phénomènes de corrélations et de compétition nutritive étudiés séparément ici pour des raisons de clarté dépendent donc étroitement les uns des autres. Au niveau du rameau, leurs effets conjoints constituent la biologie de cet organe.

La régularité de production est liée à l'équilibre existant entre les deux fonctions de croissance végétative et de reproduction, par l'intermédiaire de la compétition nutritive et des complexes de corrélations. Pour maintenir un potentiel végétatif suffisant en même temps qu'une production correcte, il faudrait sans doute privilégier les rameaux à entre-nœuds longs par rapport aux rameaux à entre-nœuds courts et très courts et favoriser le débourement des surnuméraires qui donneront naissance à une nouvelle unité de production. Si la fréquence de remplacement des unités est en partie une caractéristique d'ordre génétique, l'importance de la population des rameaux à entre-nœuds longs semble beaucoup plus dépendante des conditions de milieu.

Celles-ci influent sur la biologie du rameau à tous les niveaux, ce qui peut sérieusement perturber les phénomènes

décrits ci-dessus : ainsi, l'on peut exceptionnellement observer la mise à fleur de bourgeons axillaires sur du bois de deux ans ou la mise à fleur de surnuméraires restés quiescents pendant trois ou quatre ans. Ceci justifie les opinions d'ALMEIDA (1940) et de NIGOND (1974) : au-delà de la physiologie, les facteurs du milieu (au sens large) influent sur la biologie de l'arbre et peuvent entraîner un déséquilibre plus ou moins important au niveau de divers mécanismes évoqués précédemment. Par le jeu des compétitions nutritives et des corrélations celui-ci s'entretiendra, condui-

sant à une alternance de production.

Toutefois, les phénomènes décrits sont extrêmement schématisés et la réalité se présente sous un aspect très complexe. Les travaux sur lesquels s'appuie le raisonnement ci-dessus ne constituent que le début des investigations qui seraient nécessaires à une connaissance plus précise de la biologie de l'olivier, de façon à pouvoir diminuer, par des interventions culturales adéquates, l'alternance de production.

BIBLIOGRAPHIE

- AGATI (G.). 1951.
Contributo allo studio delle gemme d'ell'olio.
Ann. Sper. Agr., 1951, p. 847-858.
- ALMEIDA (F.J.). 1940.
Safrá e contra safrá na oliveira.
Publ. Min. Agr. (Lisboa), Direcção Geral des Serviços agrícolas, serie investigação n° 7, 154 p.
- ARNON (D.I.) et HOAGLAND (D.R.). 1943.
Composition of the tomato plant as influenced by nutrients supply in relation to fruiting.
Bot. Gaz., 104, p. 576-590.
- BADR (S.A.), HARTMANN (H.T.) et MARTIN (G.C.). 1970.
Endogenous Gibberellins and Inhibitors in relation to flower induction and inflorescence development in the Olive.
Plant Physiol., 46, p. 674-679.
- BADR (S.A.) et HARTMANN (H.T.). 1971.
Effect of diurnally fluctuating as constant temperatures on flower induction and sex expression in the Olive (*Olea europaea* L.).
Physiol. Plant., 24, p. 40-45.
- BOLLARD (E.G.). 1970.
The physiology and nutrition of developing fruits.
in : *Biochemistry of fruits and their products* Tome 1, A.C. Press, 620 p.
- BOUAT (A.). 1964.
L'analyse foliaire et l'olivier.
in *Séminaire «Contrôle de la nutrition minérale et de la fertilisation des cultures méditerranéennes, ENSA, Montpellier*, p. 253-264.
- CHAMPAGNAT (P.). 1954.
Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux.
Rev. Cytol. Biol. Veg., 14 (1), p. 1-51.
- CHAN (B.G.) et CAIN (J.C.). 1967.
The effect of seed formation on subsequent flowering in apple.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 91, p. 63-67.
- CRESCIMANNO (F.G.), MARCO (L.) et SOTTILE (I.). 1976.
Effetti della defrutificazione sulla induzione antogena e sull'alternanza di produzione nell'olivo.
Tec. agric., 28 (1), p. 3-12.
- DAVIS (L.D.). 1948.
Flowering and alternate bearing.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 60, p. 545-556.
- DONAIRE (J.P.), SANCHEZ-RAYA (A.J.), LOPEZ-GORGE (J.) et RECALDE (L.). 1975.
Variation de la concentration de divers métabolites de l'olive lors de son cycle évolutif.
Coll. Int. CNRS, Paris n° 238, Facteurs et régulation de la maturation des fruits, p. 359-364.
- DROBBISH (H.E.). 1930.
Olive thinning and others means of increasing size of olives.
California agricultural Station, Bul. 490, 20 p.
- FAHMY (I.). 1958.
Changes in carbohydrate and nitrogen content of Souri olive leaves in relation to alternate bearing.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 72, p. 252-256.
- FAHMY (I.) et NASRALLAH (S.). 1959.
Changes in macro nutrients elements of Souri olive leaves in alternate bearing years.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 74, p. 372-377.
- FONTANAZZA (G.) et TOMBESI (A.). 1966.
Osservazioni preliminari sulle zone di produzione e sui rametti fruttiferi dell'olivo in vecchie e nuove forme di allevamento.
An. Fac. Agr. Univ. Perugia, vol. 21, p. 194-215.
- HACKETT (W.P.) et HARTMANN (H.T.). 1963.
Morphological development of buds of olive as related to low temperature requirement for inflorescence formation.
Bot. Gaz., 124, p. 383-387.
- HACKETT (H.P.) et HARTMANN (H.T.). 1964.
Inflorescence formation in olive as influenced by low temperature, photoperiod and leaf area.
Bot. Gaz., 125, p. 65-72.
- HACKETT (W.P.) et HARTMANN (H.T.). 1967.
The influence of temperature on floral initiation in the olive.
Physiol. Plant., 20, p. 430-436.
- HARTMANN (H.T.). 1953.
Effect of winter chilling on fruit fullness and vegetative growth in the olive.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 62, p. 184-190.
- HARTMANN (H.T.) et PORLINGIS (I.). 1957.
Effect of different amounts of winter chilling on fruitfulness of several olive varieties.
Bot. Gaz., 119, p. 102-104.
- HARTMANN (H.T.) et PANETSOS (C.). 1962.
Effect of soil moisture deficiency during floral development on fruitfulness in the olive.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 78, p. 209-217.
- HARTMANN (H.T.), FADL (M.S.) et HACKETT (W.P.). 1967.
Initiation of flowering and changes in endogenous inhibitors and promoters in olive buds as a result of chilling.
Physiol. Plant., 20, p. 746-759.
- HARTMANN (H.T.) et WHISLER (J.E.). 1975.
Flower production in olive as influenced by various chilling temperature regimes.
J. Amer. Soc. Hort. Sci., 100, (6), p. 670-674.
- JANKIEWICZ (L.S.), BORKOWSKA (B.), PLICH (H.) et MORASZCZYK (A.). 1973.
Growth correlations and the shape of young trees and shrubs.
Acta Hort., 34, p. 107-116.
- JONES. 1973.
Gibberellic acid and ion release from barley aleurone tissue : evidence for hormone dependent ion transport capacity.
Plant Physiol., 52, p. 303-308.
- KRIEDEMANN (P.E.). 1968.
An effect of Kinetin on the translocation of ¹⁴C - labelled photosynthesis in Citrus.
Aust. J. Biol. Sci., n° 21 (3), p. 569-571.
- MAUGET (J.C.). 1976.
Croissance et ramification de la pousse de l'année de jeunes noyers.

- (*J. regia* L.).
Physiol. veg., 1976, 14 (2), p. 215-232.
- MIGINIAC (D.). 1974.
Quelques aspects morphologiques, physiologiques et biochimiques de la dominance apicale.
Physiol. veg., 12 (4), p. 689-720.
- MILELLA (A.) et DEIDDA (P.). 1971.
Le esigenze in freddo dell'olivo : relazioni tra caratteristiche termiche invernali et cascola preantesi delle gemme, aborto dell' ovario ed allegagione.
C.I.T.O. III, Torremolinos (Espagne)
- MORETTINI (A.). 1951.
Influenza della defogliazione anticipata su la fioritura e la fruttificazione dell'olivo.
An. Sper. Agr., 5, p. 457-479.
- MOTHES (K.). 1964.
The role of Kinetin in plant regulation.
in «*Régulateurs naturels de la croissance végétale*» CNRS, Paris, p. 131-140.
- MULLER (K.) et LEOPOLD (A.C.). 1966a.
Correlative aging and transport of ^{32}P in corn leaves under the influence of Kinetin.
Planta 68 (2), p. 167-185.
- MULLER (K.) et LEOPOLD (A.C.). 1966b.
The mechanism of Kinetin induced transport in corn leaves.
Planta 68 (2), p. 186-205.
- NIGOND (J.). 1974.
Expérimentation oléicole intégrée.
Doc. FAO - CEMEDETO ron.
- NITSCH (J.F.). 1971.
Fruit development.
in *Plant Physiology, Tome VI A : Physiology of development.*
Steward Ed., 540 p.
- NOZERAN (R.), BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.). 1971.
Intervention de corrélations internes dans la morphogénèse des plantes supérieures.
Adv. in morphogenesis T. 9, p. 1-66.
- N'SEIR (S.M.). 1977.
Contribution à l'étude de l'alternance de production chez l'olivier (*O. europaea* L.) : manifestations du phénomène, ses relations avec la croissance de l'arbre.
Thèse Doc. Ing., Faculté des Sciences, Montpellier, 194 p.
- POLI (M.). 1976.
La parthénocarpie chez les arbres fruitiers. Etude du cas particulier de l'olivier (*Olea europaea* L.).
Mém. DEA Univ. Sciences et Techn. Languedoc, Montpellier, 154 p.
- POLI (M.). 1977.
Particularités de développement des fruits parthénocarpiques.
La Pomologie française, XIX, (7-8-9), p. 105-113.
- PRIESTLEY (C.A.). 1977.
The annual turnover of resources in young olive trees.
J. Hort. Sci., 52, p. 105-112.
- PSYLLAKIS (N.). 1976.
Méthode d'étude des facteurs biologiques de la production chez l'olivier.
Olea, juin 1976, p. 6-33.
- REED (N.M.) et HARTMANN (H.T.). 1976.
Histochemical and ultrastructural studies of fruit abscission in the olive after treatment with 2-chloroethyl-tris (2-methoxy)-silane.
J. Amer. Soc. Hort. Sci., 100 (6), p. 633-637.
- SETH (A.K.) et WAREING (P.F.). 1967.
Hormone directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence.
J. Exp. Bot., 18 (54), p. 65-77.
- SHINDY (W.) et WEAVER (R.J.). 1967.
Plant regulators after translocation of photosynthetic products.
Nature (London), 215, p. 1024-1025.
- URIU (K.). 1959.
Periods of pistils abortion in the development of the olive flower.
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 73, p. 194-202.
- VILLEMUR (P.), MUSHO (S.U.), N'SEIT (S.M.) et DELMAS (J.M.) 1978.
Variabilité de production chez l'olivier : improductivité et alternance.
Col. Int. Bargemon, 28-2/2-3-1978.
- VILLEMUR (P.) et DELMAS (J.M.). 1978.
Croissance, développement et alternance de production.
Sem. oléicole Mahdia (Tunisie), 3 au 7 juillet 1978.
- WATSON (R.L.), LANDBERG (J.J.) et THORPE (M.R.). 1978.
Photosynthetic characteristics of the leaves of «Golden delicious» apple trees.
Plant, Cell and Environment, 1978 (1), p. 51-58.
- WELLENSIEK (S.J.). 1964.
Dividing cells as a prerequisite for vernalisation.
Plant Physiol., 39, p. 832-835.
- ZUCCONI (F.). 1973.
Fisiologia della abscissione delle olive.
in «*Ricerche sulla raccolta delle olive*», *Programma per la meccanizzazione delle aziende agricole*, CNR, p. 55-75.

