

Facteurs variétaux de l'alternance des arbres fruitiers. Résultats de quinze années de recherches chez le prunier domestique.

J. COURANJOU*

**FACTEURS VARIÉTAUX DE L'ALTERNANCE DES ARBRES
FRUITIERS. RESULTATS DE QUINZE ANNEES DE RECHERCHE
CHEZ LE PRUNIER DOMESTIQUE.**

J. COURANJOU.

Fruits, Oct. 1983, vol. 38, n° 10, p. 705-728.

RESUME - Les caractères variétaux déterminant le phénomène d'alternance ont été mis en évidence. Il s'agit du niveau de fertilité intrinsèque ou aptitude variétale à produire et du niveau de sensibilité variétale à la charge en fruits pour ce qui est de la formation des bourgeons floraux.

Le niveau variétal de fertilité intrinsèque, nécessairement mesuré après une année de production nulle, résulte d'une part de l'aptitude variétale à former les bourgeons reproducteurs. Dans le Sud-ouest français, celle-ci est généralement une constante variétale dont le niveau varie selon les cultivars. Il résulte d'autre part de l'aptitude du bourgeon reproducteur à donner du fruit. Cette aptitude est corrélée, variablement selon les cultivars (positivement ou négativement), au taux de bourgeons reproducteurs présents sur l'arbre.

Le niveau variétal de sensibilité à la charge en fruits quant à la formation des bourgeons reproducteurs peut être très différent selon les cultivars. Deux niveaux seulement ont été mis en évidence.

Les deux caractères, fertilité intrinsèque et sensibilité à la charge en fruits, selon leur niveau respectif, déterminent l'intensité et la modalité d'alternance des différents cultivars.

Une courte discussion est menée à partir de ces résultats.

INTRODUCTION

Chez les arbres fruitiers, la variation de production d'une année sur l'autre peut avoir des origines très diverses ; de nombreux facteurs, principalement climatiques, jouent en effet favorablement ou défavorablement aux divers stades du cycle annuel et conditionnent finalement le niveau de récolte de l'année.

Mais les facteurs externes ne sont pas seuls en cause dans la variation de production au long de la vie de l'arbre.

Et les arboriculteurs connaissent bien, en particulier sur Pommier et Prunier, ces années de basse récolte, chacune d'elles consécutive à une année de production excessive, elle-même faisant suite à une année pauvre en production, par suite par exemple d'un accident climatique comme le gel sur fleurs. Dès le printemps, la floraison très réduite est la première manifestation visible d'un mécanisme interne limitant, cette année là, la production des arbres trop généreux l'année précédente ; l'année suivante, la floraison sera à nouveau excessive et sauf accident climatique, la récolte surabondante. Cette relation inverse entre la quantité de fleurs sur l'arbre et le nombre de fruits l'année précédente est très étroite et elle est si forte que les meil-

* - Institut National de la Recherche Agronomique - Station de Recherches d'Arboriculture fruitière - Domaine de la Grande Ferrade 33140 PONT DE LA MAYE (France)

leures conditions climatiques et souvent les meilleurs soins ne sauraient la briser.

C'est ce phénomène caractéristique, d'origine interne, qu'on nomme alternance, terme qu'il convient de ne pas appliquer aux irrégularités de production dues à d'autres causes, externes en particulier.

Si les facteurs externes ne sont pas la cause profonde de l'alternance, il est vrai cependant qu'ils peuvent jouer un rôle indirect ; ainsi par exemple une destruction accidentelle de la floraison déclenche le phénomène qui pourra se poursuivre pendant des années, ceci bien sûr pour les cultivars alternants.

En effet il est bien connu aussi, que chez les espèces alternantes, cette manifestation n'est pas aussi intense pour toutes les variétés, certaines étant même régulières.

On peut alors se demander pourquoi il en est ainsi. C'est l'objet de cette publication.

Mais auparavant il est indispensable de bien avoir à l'esprit certains aspects bien connus de l'alternance et de l'induction florale.

RAPPEL DE QUELQUES NOTIONS CONNUES

Chevauchement des cycles successifs de reproduction (figure 1).

Etant une plante pérenne, l'arbre présente dans le temps une suite de cycles de reproduction qui se succèdent selon un rythme annuel et dont la floraison et la maturité du fruit sont les stades les plus visibles. Si on peut considérer la maturité du fruit comme le terme ultime de chacun de ces cycles, puisque prêt à se séparer de l'arbre porteur, le fruit renferme en son noyau le jeune arbre fils qu'est l'embryon, la floraison n'en est pas le point de départ. Il a fallu en effet pour arriver à la fleur que préalablement le bourgeon reproducteur se forme.

Or le stade de différenciation de ces bourgeons est très

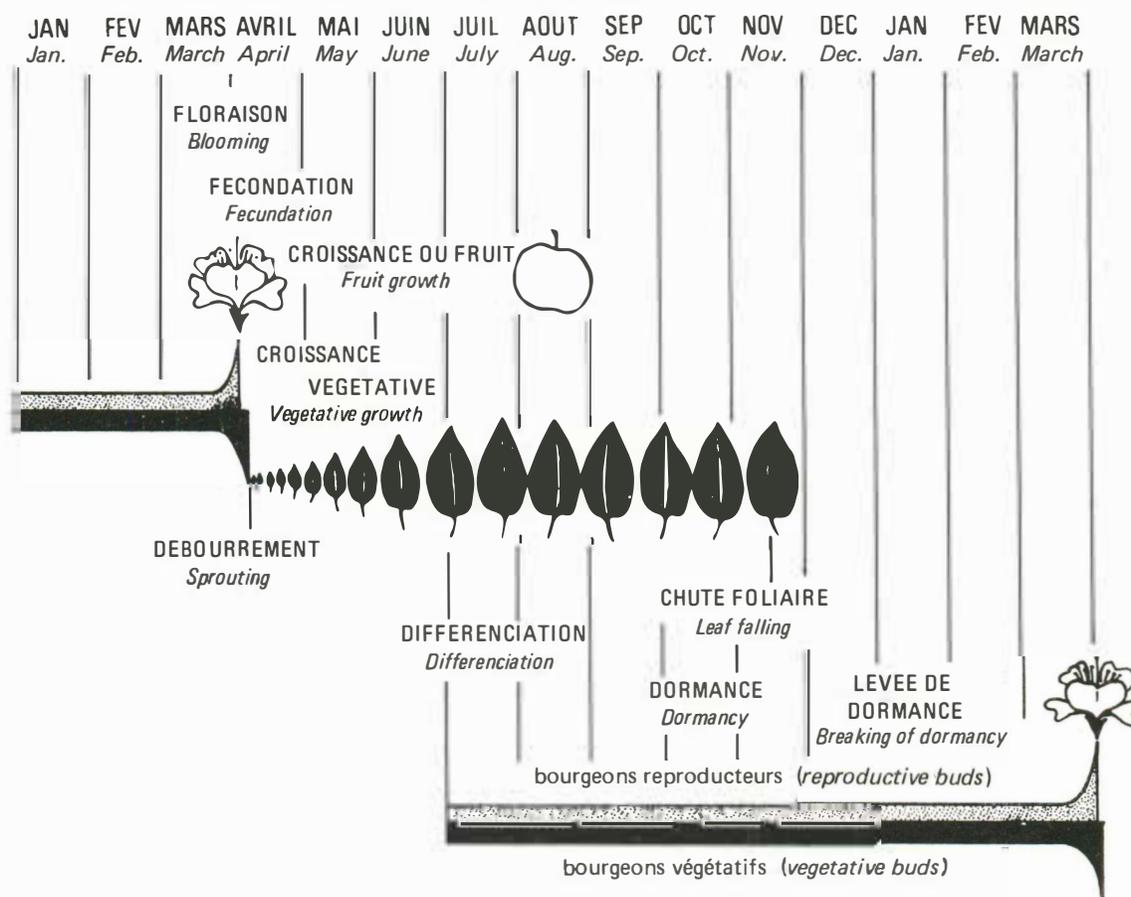


Figure 1 - CYCLE DU DEVELOPPEMENT D'UN ARBRE FRUITIER DE PAYS TEMPERE (PRUNIER DOMESTIQUE) : On remarquera le chevauchement des cycles reproductifs successifs (croissance du fruit et différenciation).
DEVELOPMENT CYCLE OF TEMPERATE FRUIT TREES (PRUNUS DOMESTICA) : See the overlapping between successive reproductive cycles (fruit growth and differentiation).

antérieur à la floraison elle-même ; il se place effectivement dans le courant de l'été précédent, à une période qui varie selon les espèces, les cultivars, la latitude, les conditions de milieu en particulier. Si on rassemble les résultats publiés par des observateurs de différents pays de l'hémisphère Nord on peut, pour l'ensemble de ces variables, cadrer le début de la différenciation des bourgeons reproducteurs chez les différentes espèces fruitières à noyau :

Abricotier : début juin - mi août
 Cerisier doux : mi juin - mi juillet
 Cerisier acide : début août
 Pêcher : début août - début septembre
 Pommier : fin juin - fin juillet
 Prunier : fin juin - mi juillet

Indubitablement, au moins pour un certain nombre de cultivars de ces espèces, la durée d'un cycle de reproduction dépasse celle d'une année ; et les premières ébauches florales apparaissent alors que le fruit correspondant au cycle précédent se développe sur l'arbre. Durant cette période, deux cycles de reproduction sont à assurer : la fin de l'un, le début du suivant.

Priorité accordée au fruit.

Or tout se passe comme si l'arbre était devant une alternative et qu'ayant un choix à faire entre ces deux cycles, la priorité soit accordée aux fruits présents plutôt qu'à ceux à venir. Ainsi le nombre de bourgeons reproducteurs susceptibles de se former est d'autant plus bas que la charge en fruits est forte. La récolte sera d'autant plus réduite que la

précédente était élevée et vice-versa (figure 2).

Il est intéressant de constater que les espèces et variétés pour lesquelles les deux cycles ne se chevauchent pas, ne manifestent pas d'alternance ; en particulier le Cerisier à cause de sa maturité précoce.

En dépit de nombreux travaux conduits depuis le début de ce siècle, les mécanismes en jeu sont très mal connus. Il n'est même pas possible de préciser si la cause du phénomène est la compétition entre les organes correspondant à chacun des deux cycles de reproduction, priorité étant accordée aux fruits au détriment de la formation des bourgeons, ou si le fruit exerce une véritable inhibition sur cette formation. Cette dernière hypothèse retient l'attention depuis divers travaux récents dont l'un d'ailleurs laisse penser qu'inhibition et compétition coexistent.

Ce que l'on sait bien par contre c'est qu'une intervention artificielle peut parfaitement modifier le cours de l'alternance (figure 3). Sur des arbres qui s'apprentent à porter une récolte excessive, la suppression de cette future récolte (fleurs ou très jeunes fruits) rétablira d'autant mieux l'aptitude à former des bourgeons reproducteurs pour l'année suivante qu'elle sera plus sévère. Cette suppression doit nécessairement être précoce c'est-à-dire être pratiquée avant l'induction florale. L'expérience montre même qu'elle doit se faire bien avant ce moment là c'est-à-dire sur très jeunes fruits et mieux sur les fleurs elles-mêmes car elle est d'autant plus efficace qu'elle est précoce.

En cas de floraison tout à fait excessive, si on n'intervient pas, et si les conditions de milieu sont favorables à

DEVELOPMENT CYCLE OF TEMPERATE FRUIT TREES (PRUNUS DOMESTICA) : See the overlapping between successive reproductive cycles (fruit growth and differentiation).

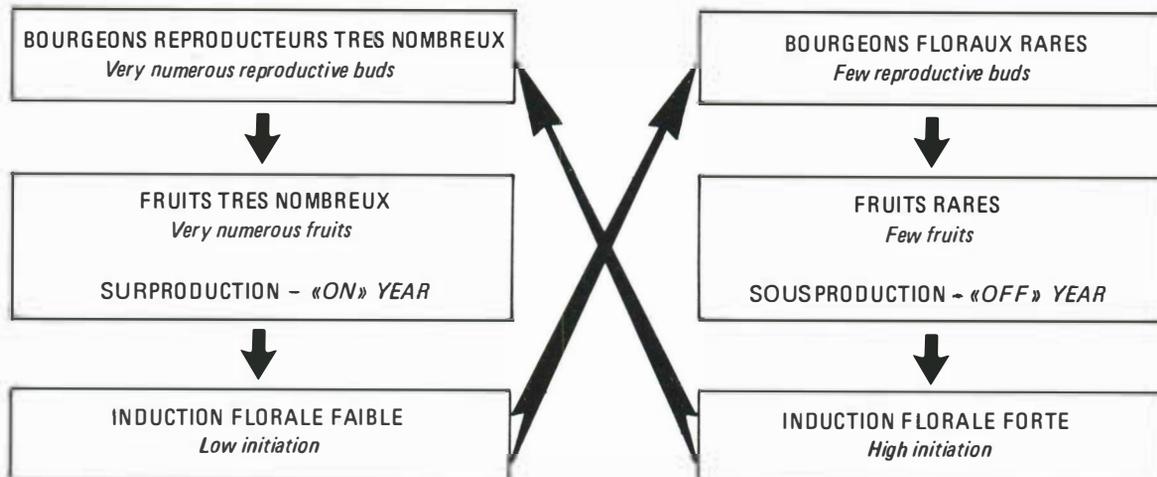


Figure 2 - SCHEMA DE L'ALTERNANCE : SUCCESSION D'UN CYCLE DE PRODUCTION EXCESSIVE ENTRAINANT CELUI D'UNE PRODUCTION FAIBLE OU NULLE.
 DIAGRAM OF BIENNIAL BEARING HABIT : SEQUENCE OF AN EXCESSIVE BEARING CYCLE INDUCING POOR OR NO BEARING CYCLE.

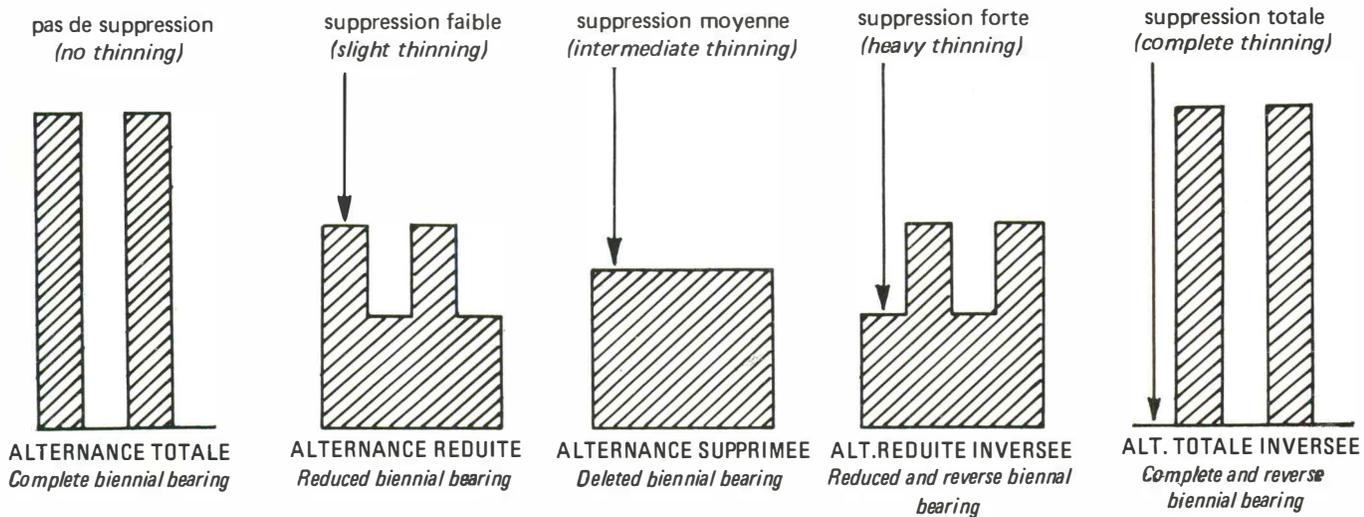


Figure 3 - EFFETS, DANS LES ANNEES QUI SUIVENT, DE LA SUPPRESSION DE FLEURS EN FONCTION DE SA SEVERITE. EFFECTS OF BLOOM THINNING, IN THE FOLLOWING YEARS, ACCORDING TO THE DEGREE OF THINNING.

la pollinisation, à la fécondation et à la nouaison, la récolte sera elle-même surabondante et l'année suivante, la floraison nulle ou très faible. Mais on peut intervenir l'année où la floraison est excessive :

- Si on supprime la totalité des fleurs, grâce à l'absence de fruits qui en résulte, l'arbre retrouvera toutes ses possibilités pour former ses bourgeons reproducteurs, point de départ de la production de l'année suivante. Le nombre de ces bourgeons sera donc élevé. Aussi l'alternance restera-t-elle toujours aussi forte, mais simplement, elle sera décalée d'une année et donc en opposition de phase par rapport à celle des arbres laissés sans intervention.

- Si on supprime un nombre moyen de fleurs, la production sera moyenne donc de même le nombre des bourgeons reproducteurs qui se formeront. Ainsi la production sera théoriquement définitivement régulière ; l'alternance aura été levée. C'est ce qui se passe effectivement si l'éclaircissage a été parfaitement « dosé » et si les conditions de milieu ne poussent pas à un déséquilibre (gel, absence d'abeilles, sécheresse ...).

Chacun de ces deux niveaux de suppression trouve une application :

- La suppression partielle est utilisée en arboriculture pour lutter contre l'alternance. C'est le principe de l'éclaircissage manuel ou chimique sur fleurs ou jeunes fruits pratiqué sur diverses espèces. Pour les cultivars très alternants, c'est la technique la plus efficace car pour eux beaucoup plus que tout autre facteur, la charge en fruits sur l'arbre conditionne le niveau de floraison et la récolte de l'année suivante.

- La suppression totale est utilisée dans l'étude du problème de l'alternance chaque fois qu'il y a à comparer les deux

phases du phénomène pour quelque aspect que ce soit (croissance des pousses, surface foliaire, époque des différents stades phénologiques, constituants chimiques, etc.). C'est la seule méthode qui permette en effet la comparaison entre les deux phases en dehors de l'influence des facteurs externes : c'est celle que nous avons adoptée. Comparer des phases successives d'alternance dans le temps ne permet pas en effet de discerner dans la variation de production d'une année à l'autre la part due au phénomène de celle qui revient au milieu, lui-même fluctuant d'une année à l'autre.

Mais on verra que certains de nos travaux exigent la présence simultanée d'arbres portant des charges très diversifiées de façon à constituer une gamme. En ce cas, on recourt à des suppressions de fleurs d'importance variable selon les arbres ou par exemple à des pollinisations plus ou moins poussées s'il s'agit de cultivars autoincompatibles. Il arrive aussi que les arbres d'un verger d'étude constituent naturellement une gamme de niveaux de production, parfois avec l'amplitude souhaitée, ce qui dispense alors d'intervention artificielle.

Régularité induite naturellement.

On l'a déjà dit, dans la nature existent des facteurs susceptibles de jouer sur le niveau de production et donc d'amener des arbres alternants à manifester pleinement leur caractère ou au contraire à le masquer. Ce dernier cas peut apparaître grâce à des actions naturelles analogues aux éclaircissements artificiels l'année de forte floraison (conditions climatiques médiocres au moment de la pollinisation, destruction partielle des fleurs par le gel, population d'abeilles réduite ...). Ainsi, pour peu que des conditions aient amené initialement les arbres à leur niveau d'équilibre, pourra-t-on observer des vergers d'un cultivar réputé comme alternant produire régulièrement pendant

un certain nombre d'années ; ceci peut laisser croire qu'un clone «régulier» a été découvert (voir plus loin en fin de chapitre «Incidence de la fertilité sur l'alternance», la remarque «Incidence des facteurs du milieu sur l'expression de l'alternance»).

Le même fait peut également s'observer au niveau de quelques individus qui dans un verger contrairement à leurs homologues ont fortuitement été un peu délaissés par les abeilles ou sont placés dans une zone plus froide par exemple.

C'est pourquoi il est souvent difficile de préciser pour un cultivar sa véritable aptitude à alterner. Seule la comparaison, dans les mêmes conditions, du niveau de floraison consécutif à une année sans fruits, à celui d'arbres qui alors étaient chargés en fruits peut permettre d'estimer cette aptitude.

Inconvénients de l'alternance.

Bien que cela ne soit pas nécessaire à la compréhension de nos travaux, il paraît utile de rappeler aussi les inconvénients de l'alternance ; ils ne sont pas effectivement le fait de la seule année de production basse ou nulle.

On pourrait en effet penser, tout au moins si l'on n'a pas été confronté au problème, que l'année de forte production compense celle de faible récolte. Il n'en est rien pour plusieurs raisons :

- La charge excessive entraîne une réduction parfois assez considérable du calibre, ce qui provoque à la fois :

- une augmentation du coût de ramassage à l'unité de poids,
- une réduction notable du prix de vente.

- Les fruits sont de surcroît de qualité médiocre (insuffisance de sucres, d'arôme, maturation difficile).

- Si la phase d'alternance est la même pour une grande région, il peut y avoir excédent de production avec les baisses de prix de vente que cela entraîne.

En conséquence pour un arboriculteur, l'année de forte production ne compense nullement l'année faible. Aussi serait-il illusoire de mettre la moitié d'un verger en alternance opposée part rapport à l'autre. La seule méthode efficace est d'amener chaque arbre à un niveau moyen de production. Ainsi, il maintiendra les années suivantes une production moyenne et régulière de fruits de bon calibre et de bonne qualité.

Autres manifestations de l'alternance.

Bien que ces faits ne soient pas non plus nécessaires à la compréhension de nos travaux, ils sont suffisamment importants pour être rappelés ici (tableau 1).

Si l'alternance est surtout visible par la variation du nombre de fleurs ou de fruits, en réalité toutes les fonctions et manifestations physiologiques, de même que tout le métabolisme, sont conditionnés par le phénomène, au point que dans nos essais, des arbres en alternance opposée semblent appartenir à des cultivars distincts. Ils diffèrent notamment par le type de pousses (longueur moyenne, effets de l'inhibition corrélative, durée de croissance ...), l'aspect du feuillage (coloration, taille et nombre de feuilles). Il est possible que certaines manifestations dépendent les unes des autres à la façon d'une chaîne par relation de cause à effet mais il se peut aussi que diverses manifestations ne soient pas liées entre elles mais résultent d'une même cause. Sur ces manifestations et ces inter-relations, de très nombreux travaux ont été faits et de très nombreux restent à faire. Mais de ce gigantesque chapitre, nous ne parlerons pas ici. Il suffira de se rappeler que l'alternance affecte très profondément l'arbre dans tout ce qui constitue sa biologie.

Aspect génétique de l'alternance.

Si l'alternance suscite de l'intérêt sous des latitudes très différentes, c'est aussi parce qu'elle concerne des espèces très nombreuses, et bien différentes ; citons notamment

- l'Abricotier, l'Amandier, le Poirier, le Pommier, les Pruniers ...
- l'Olivier, l'Oranger, le Pistachier, le Plaqueminier, le Panchanier ...
- l'Avocatier, le Cafier, le Manguier ...

Ces espèces et d'autres n'alternent pas nécessairement avec la même intensité, mais un tel comportement est suffisamment général pour qu'on puisse considérer le phénomène comme normal, les arbres ayant naturellement tendance à se mettre une année en phase reproductive, une année en phase végétative.

Aussi différentes que soient ces espèces, elles présentent cependant toutes un point commun déjà évoqué et c'est lui qui nous intéresse au premier chef ici : l'alternance qui les caractérise globalement, varie en fait considérablement d'un cultivar à l'autre. Dans chacune de celles-ci, on en trouve ainsi qui alternent, très fortement pour certains, plus modérément pour d'autres. Il en est enfin qui sont même réguliers.

Or les raisons de ces comportements différents, voire opposés, n'avaient pas fait jusque là l'objet de recherches. Si des cultivars alternants ont été comparés à des cultivars réguliers sur un certain nombre de points (époque de l'induction florale, croissance des pousses, teneur en substance de croissance, en acides aminés, en matière sèche), elles n'ont jamais été faites dans un souci de recherche des causes fondamentales de ces différences, ou tout au moins, elles n'y sont pas parvenues. De plus ces études sont fort peu nombreuses.

Il s'agit en fait de répondre à la question suivante :

TABLEAU 1 - Principales manifestations de l'alternance.
(Main manifestations of biennial bearing habit).

	Phase de SUR production (ON year)	Phase de SOUS production (OFF year)
Niveau de réserves à la floraison (reserve level at blossoming stage)	+	-
Nombre de fleurs (Flower number)	+	-
Nombre de fruits (Fruit number)	+	-
Débourrement (Sprouting stage)	+ tardif (late)	+ précoce (early)
Nombre de pousses en croissance (Number of growing shoots)	-	+
Croissance des pousses en longueur (Shoot growth)	(+)	(-)
Croissance des pousses en épaisseur (Shoot thickening)	(-)	(+)
Dominance apicale (apical dominance)	+	-
Croissance du tronc (trunk thickening)	-	+
Surface foliaire (Leaf area)		
nombre de feuilles (number of leaves)	-	+
surface moyenne (mean area)	-	+
Abcission foliaire (leaf abscission)	+ tardive (late)	+ précoce (early)
Formation des bourgeons reproducteurs (Formation of reproductive buds)	-	+
Formation de bourgeons végétatifs (Formation of vegetative buds)	+	-
Croissance des racines (root growth)	-	+
Matière sèche (dry matter)	-	+
Glucides solubles (soluble carbohydrate)	-	+
Acides aminés libres (free amino acids)	+	-
Concentration du suc cellulaire (Concentration of cellular juice)	-	+
Résistance au froid l'hiver suivant (Cold resistance the following winter)	-	+

Pour quelles raisons dans une même espèce, certains cultivars sont-ils très alternants tandis que d'autres produisent régulièrement ?

C'est dans ce but que nous avons mené depuis 1967 sur Prunier domestique les études dont les résultats ont été ici rassemblés.

EXPRESSION DU NIVEAU DE PRODUCTION ET DE SES COMPOSANTES

Un certain nombre d'expressions seront constamment utilisées dans ce qui va suivre. Elles doivent donc être précisées (tableau 2).

Pour un arbre, le niveau de production de l'année résulte du niveau de chacune des trois composantes suivantes :

- le niveau en bourgeons reproducteurs (bourgeons d'inflorescences),

- le niveau en fleurs par bourgeon reproducteur,

- le niveau en fruits par fleur.

Pour des raisons pratiques, il est évident que le comptage des différents organes nécessaires à la mesure de ces niveaux n'est pas effectué sur la totalité de l'arbre. Trois grosses branches sont choisies en fonction de leur hauteur, leur orientation, leur position, comme échantillon pour l'arbre. Les différents niveaux sont calculés à partir des comptages effectués sur l'ensemble de ces trois branches.

Le niveau en bourgeons reproducteurs.

L'expression de cette première composante du niveau de production sert de base à l'expression des composantes suivantes. Comme pour elles, il lui faut nécessairement être reliée à une base commune, terme de comparaison entre arbres. Le terme retenu est le nombre de bourgeons (reproducteurs et végétatifs indifféremment). Le niveau en bourgeons reproducteurs s'exprime donc par le **taux de bourgeons reproducteurs** :

TABLEAU 2 - Expressions et mesures.

Expressions and measures	1. Du niveau de production et de ses composantes. 2. Du niveau de fertilité intrinsèque et de ses composantes. 1. Of crop level and of its components 2. Of intrinsic fertility level and of its components.
<p>1. Niveau en bourgeons reproducteurs (Level in reproductive buds)</p> <p>2. Aptitude à former des bourgeons reproducteurs = Niveau maximum en bourgeons reproducteurs (Aptitude for forming reproductive buds = maximum level in reproductive buds).</p>	<p>1. Niveau en fleurs par bourgeon reproducteur (Level of flowers per reproductive bud)</p> <p>2. Aptitude du bourgeon reproducteur à former des fleurs (Aptitude of reproductive bud for forming flowers). NON MESURES (non measured)</p>
<p>MESURÉS par le taux de bourgeon reproducteurs = nombre de bourgeons reproducteurs pour 100 bourgeons (végétatifs et reproducteurs) (Measured by the rate of reproductive buds = number of reproductive buds per 100 buds (vegetative and reproductive).</p>	<p>1. Niveau en fruits par bourgeon reproducteur (Level of fruit per reproductive bud) 2. Aptitude du bourgeon reproducteur à former du fruit (Aptitude of reproductive bud for forming fruit) MESURÉS par le nombre de fruits pour 100 bourgeons reproducteurs (Measured by the fruit number per 100 reproductive buds)</p>

1. Niveau de production (Level of production)
2. Niveau de fertilité intrinsèque = Niveau maximum ou plafond de production = Aptitude à produire
(Level of intrinsic fertility = maximum level of production = Aptitude for cropping)

MESURÉS par le nombre de fruits pour 100 bourgeons (reproducteurs et végétatifs)
Measured by the fruit number per 100 buds (reproductive and vegetative).

$$\frac{\text{nombre de bourgeons reproducteurs}}{\text{nombre de bourgeons (reproducteurs + végétatifs)}} \times 100$$

On peut reprocher à ce taux de minimiser les niveaux en bourgeons reproducteurs lorsque des bourgeons reproducteurs latéraux existent sur la pousse, et ce d'autant plus que ceux-ci sont nombreux (voir ci-dessous Nota 1). Mais ce taux est relativement facile à établir par comptage des deux types de bourgeons sur plusieurs grosses branches-échantillons par arbre : au surplus, il donne une valeur du rapport «reproducto-végétatif».

Le niveau en fleurs par bourgeon reproducteur et le niveau en fruits par fleur.

Mesurés dans les premières années de nos travaux, ces deux niveaux n'ont pu l'être par la suite, l'ampleur donnée à ces études sur l'alternance ne laissant plus de temps au comptage des fleurs dans le bourgeon reproducteur (bourgeon d'inflorescence).

Nota 1. On peut en effet formuler une petite critique sur le «taux de bourgeons reproducteurs», tel que nous le formulons. La pousse de Prunier domestique porte obligatoirement des bourgeons axiaux (situés à l'axe de l'aisselle des feuilles et à raison d'un bourgeon par noeud).

A eux s'ajoutent accessoirement des bourgeons latéraux (un au maximum de part et d'autre des précédents). Les bourgeons axiaux sont soit végétatifs soit reproducteurs. c'est-à-dire que si ceux de l'un de ces deux types augmentent, ceux de l'autre diminuent ; par contre les bourgeons latéraux sont toujours reproducteurs ; leur abondance est par ailleurs liée à celle des bourgeons reproducteurs axiaux. Autrement dit, si les conditions sont favorables à une mise à fleur abondante, il y aura formation de bourgeons reproducteurs à la fois en position axiale au détriment des bourgeons végétatifs, et en position latérale de façon surnuméraire, au maximum à raison de deux bourgeons latéraux par bourgeon axial. Le taux de bourgeons reproducteurs est donc une expression assez différente selon qu'il s'agit de bourgeons axiaux ou latéraux : pour une pousse ne comportant pas de bourgeons latéraux, le dénominateur de l'expression est constant quel que soit le nombre de bourgeons reproducteurs portés ; il correspond sensiblement au nombre de noeuds. Si des bourgeons latéraux existent, numérateur et dénominateur augmentent tout deux du même nombre d'unités ; ils ne sont plus indépendants mais liés entre eux positivement ; dans ces conditions, les taux tels qu'ils sont exprimés, minimisent l'importance relative des bourgeons reproducteurs.

Si par exemple, une pousse porte des bourgeons au niveau de 25 noeuds, imaginons trois cas :

- 25 bourgeons végétatifs, pas de bourgeons reproducteurs.
- 21 bourgeons végétatifs, 4 bourgeons reproducteurs axiaux.
- 17 bourgeons végétatifs, 8 bourgeons reproducteurs axiaux, 30 bourgeons reproducteurs latéraux.

Le taux de bourgeons reproducteurs tel que nous l'avons formulé atteindrait les valeurs respectives suivantes :

0 p. 100 16 p. 100 69 p. 100

mais rapportés à un dénominateur fixe (les 25 noeuds porteurs) les taux seraient respectivement :

0 p. 100 16 p. 100 152 p. 100.

Ces deux composantes du niveau de production ont été réunies pour former la double composante «Niveau en fruits par bourgeon reproducteur».

Il faut préciser ici que chez le Prunier domestique, le nombre de fleurs par bourgeon reproducteur varie de 1 à 3. Si on peut trouver ces trois types de bourgeons sur un arbre, le nombre moyen de fleurs par bourgeon varie, lui, selon un certain nombre de facteurs et selon les cultivars.

Le niveau en fruits par bourgeon reproducteur.

Ce niveau est mesuré par le taux de fruits par bourgeon reproducteur.

$$\text{Taux de fruits par bourgeon reproducteur} = \frac{\text{nombre de fruits}}{\text{nombre de bourgeons reproducteurs}} \times 100$$

Le niveau de production.

Ce niveau est la résultante des précédents. Il est donc naturellement exprimé par le taux de fruits par bourgeon (végétatifs et reproducteurs), terme final des composantes successives du niveau de production.

$$\text{Taux de fruits par bourgeon(reproducteur et végétatif)} = \frac{\text{nombre de fruits}}{\text{nombre de bourgeons (reproducteurs et végétatifs)}} \times 100$$

Mais sur la formation des bourgeons reproducteurs, le fruit, très tôt au cours de son grossissement, commence à faire sentir son influence qui disparaît progressivement dans les dernières phases. Or, au cours de ce grossissement, un certain nombre de fruits chutent. Aussi, pour mesurer l'influence du fruit au cours de son grossissement faut-il en connaître le nombre sur l'arbre, de la nouaison à la maturité. C'est pourquoi, dans la plupart de nos essais, les comptages de fruits sur branches échantillons ont été faits chaque mois, de mai à la récolte, permettant de connaître les niveaux de production au cours du grossissement du fruit.

Autres expressions du niveau de production.

Mais le niveau de production peut être exprimé de diverses manières. L'expression donnée ci-dessus, sur les mêmes bases que ses composantes, nécessite la connaissance du nombre de bourgeons, végétatifs et reproducteurs, de l'échantillon. Or ce nombre n'est pas toujours connu en particulier lorsqu'en vue d'un essai à entreprendre, les arbres sont retenus en fonction de la charge en fruits. Pris en compte à partir du stade récolte, on ne connaît pas pour ces arbres le nombre de bourgeons au printemps précédent. D'autre part la mesure de la production à partir des trois branches échantillons reste moins précise que

celle établie à partir du nombre de fruits sur la totalité de l'arbre. Celui-ci d'ailleurs est assez aisé à connaître à partir du poids total de fruits et du poids moyen de séries d'échantillons représentatifs de fruits.

Pour ces raisons, à côté du «Taux de fruits par bourgeon», on utilisera très souvent comme expression du niveau de production, la charge en fruits.

La charge en fruits d'un arbre correspond au nombre réel de fruits portés en fonction de sa taille, une même quantité de fruits ne constituant pas une même charge pour deux arbres de taille différente.

Une bonne mesure de la taille de l'arbre est donnée par le tour de tronc à condition d'élever celui-ci au carré ou au cube ; les fruits en effet occupent le volume (cube) de la frondaison avec une tendance plus ou moins marquée à se situer à la périphérie c'est-à-dire sur une surface (carré). Volume et surface de la frondaison sont en bonne corrélation avec la mesure du tour de tronc élevée respectivement au cube et au carré.

Pour des raisons pratiques (élimination des zéros avant la valeur) on utilise les formules suivantes :

$$\text{Charge en fruits (en } T^2) = \frac{\text{nombre de fruits sur l'arbre}}{(\text{tour de tronc en mm})^2 \times 10^{-5}}$$

$$\text{Charge en fruits (en } T^3) = \frac{\text{nombre de fruits sur l'arbre}}{(\text{tour de tronc en mm})^3 \times 10^{-8}}$$

On fait intervenir plus volontiers le nombre que le poids de fruits portés par l'arbre, l'alternance semblant dépendre plus précisément du nombre.

Il est possible que d'un cultivar à l'autre, la corrélation «carré du tour de tronc - volume productif» soit quelque peu différente, en particulier pour ceux qui diffèrent notablement entre eux par le port de l'arbre, le type de fructification et surtout l'emplacement des charges dans la couronne. Cela peut donc, dans de tels cas, fausser un peu les comparaisons entre cultivars.

Il existe aussi bien sûr l'expression de la charge : nombre de fruits par cm^2 de section de tronc. Nous ne l'utilisons pas ici (voir ci-contre Nota 2).

Entre les deux types d'expressions du niveau de production, taux de fruits par bourgeon et charge en fruits, la corrélation est généralement bonne (pour Bonne de Bry en T^2 , $r = 0,93$ à $0,97$, pour Reine-Claude $r = 0,91$ à $0,99$).

Ajoutons qu'il est facile, sans comptage sur la totalité de l'arbre tout au long de la période du grossissement du

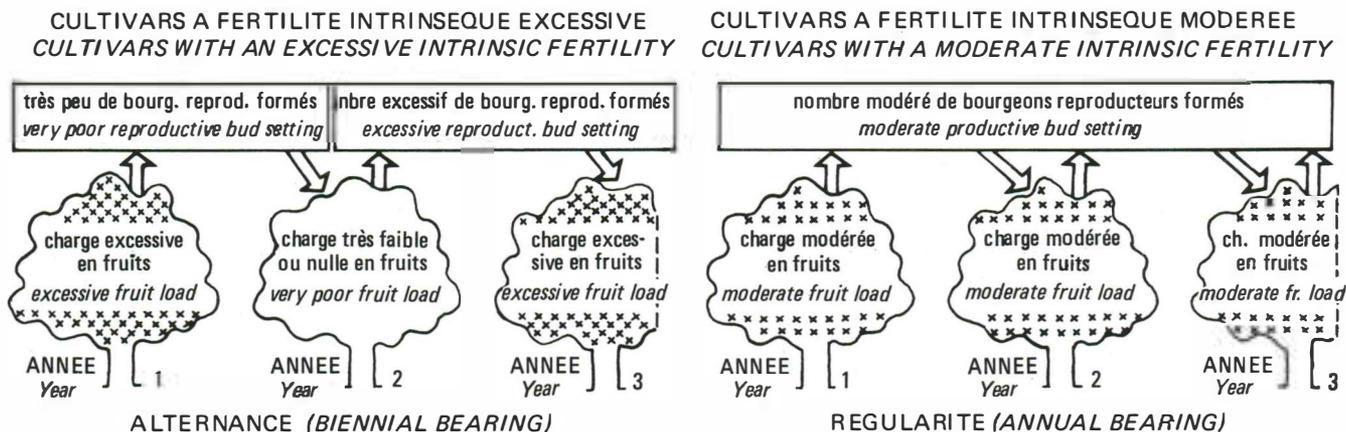


Figure 4 - ILLUSTRATION DE L'HYPOTHESE SELON LAQUELLE L'ALTERNANCE SERAIT COMMANDEE PAR LE CARACTERE «FERTILITE INTRINSEQUE».
 ILLUSTRATION OF HYPOTHESIS : CONTROL OF BIENNIAL BEARING HABIT BY THE «INTRINSIC FERTILITY» CHARACTER.

fruit, de connaître les charges en fruits au cours de cette période. Il suffit pour cela de multiplier le chiffre de la charge à la récolte par les rapports entre nombre de fruits à la récolte et ceux à la période considérée, tous deux mesurés à partir des branches échantillon.

CAUSES VARIETALES DE L'ALTERNANCE

Dans le premier chapitre, l'alternance a été présentée sous un éclairage qui permet maintenant de comprendre aisément l'orientation donnée à nos recherches sur les causes variétales de ce phénomène. Cette orientation a été fixée à partir d'une double hypothèse de travail :

L'intensité du caractère alternant d'un cultivar serait la conséquence du niveau de deux de ses caractères :

- son niveau de fertilité intrinsèque ou aptitude à donner du fruit en dehors de toute contrainte due à la présence de fruits l'année précédente.
- son niveau de sensibilité à la présence de fruits, pour ce qui est de la formation des bourgeons reproducteurs.

Ainsi en l'absence de fruits (depuis les tout premiers stades du développement) sur l'arbre, plus le niveau de fertilité intrinsèque du cultivar est élevé, plus celui-ci sera évidemment apte à former une grande quantité de bourgeons reproducteurs, donc l'année suivante (année 2) une grande quantité de fruits. Cela sera, on le sait, un obstacle d'autant plus marqué que la charge est élevée, à la formation des bourgeons reproducteurs. La production l'année suivante (année 3) sera donc d'autant plus basse que cette fois lui permettra d'autant mieux de former ses bourgeons reproducteurs en abondance et ceci d'autant plus que précisément son niveau de fertilité intrinsèque est élevé (figure 4).

A l'inverse, un cultivar à niveau moyen de fertilité intrinsèque, grâce à sa production plus limitée, ne présentera pas de fortes réductions de ses quantités de bourgeons reproducteurs et sera donc contrairement au cultivar précédent beaucoup moins alternant, voire régulier (figure 4).

Nota 2. Expression de la charge en fruits .

Il est plus coutumier d'exprimer la charge en fruits en nombre de fruits par cm² de section de tronc que par tour de tronc en mm² x 10⁻⁵. Mais cette deuxième expression évite le calcul du rayon ou l'utilisation de π, selon que l'on conserve la mesure de la section sous sa forme habituelle π R² ou en la transformant en $\frac{T^2}{4\pi}$. Mais quel que

soit le mode d'expression de la charge en fruit, cela revient toujours au produit de $\frac{N}{R^2}$ par une constante ou $\frac{N}{T^2}$ par une constante. C'est

seulement cette constante qui diffère entre les deux modes d'expression. Aussi est-il facile de calculer directement la charge correspondant à l'une des expressions quand on la connaît pour l'autre ; le calcul de la charge exprimée à partir du tour de tronc (T) et du nombre de fruits (N) s'écrit ainsi :

1. Nombre de fruits par cm² de section de tronc
 $\frac{N}{\pi R^2}$ or T en cm : $2 \pi R$; $\frac{T}{10}$ en mm : $2\pi R$ d'où $R = \frac{T}{20\pi}$
 $R^2 = \frac{T^2}{(20\pi)^2}$
 $\frac{N}{R^2}$ devient donc $\frac{N}{\pi \frac{T^2}{(20\pi)^2}} = \frac{N}{T^2} \times 400 \pi$ la constante étant ici $\frac{400\pi}{1}$

2. Nombre de fruits par circonférence du tronc au carré
 $\frac{N}{T^2} \times 10^5$ la constante étant ici $\frac{10^5}{1}$.

Pour passer du nombre obtenu par cette expression à celui correspondant à la première, il suffit donc de le multiplier par $\frac{400\pi}{10^5}$.

Ce niveau intrinsèque de fertilité doit évidemment être mesuré après une année sans fruits puisque le niveau de production de l'année dépend amplement de la charge en fruits de l'année précédente. Reste alors à savoir si cette dépendance est identique pour tous les cultivars. L'effet de la présence de fruits nous amène en effet à nous interroger sur l'existence éventuelle d'un deuxième caractère causal : **la sensibilité à la présence de fruits pour former les bourgeons reproducteurs**. Si le niveau de ce caractère varie selon les cultivars, on conçoit que l'effet du fruit, et donc l'alternance, soient plus ou moins marqués.

C'est la recherche de l'existence de ces deux caractères et leur causalité sur le niveau d'alternance observé chez les différents cultivars qui va faire l'objet de ce qui suit.

Il convient d'ajouter qu'il semble impossible d'imaginer d'autres caractères variétaux comme facteurs d'alternance.

● **PREMIERE CAUSE : NIVEAU DE FERTILITE INTRINSEQUE OU APTITUDE A PRODUIRE APRES UNE ANNEE DE NON PRODUCTION : PLAFOND DE PRODUCTION.**

L'étude de la fertilité intrinsèque comme facteur d'alternance a commencé en 1967 sur Prunier domestique, espèce utilisée pour l'ensemble de nos travaux sur l'alternance.

Les résultats donnés dans ce chapitre ont plusieurs origines : un essai comparatif entre Bonne de Bry et Angélica Burdett (COURANJOU, 1970), destiné précisément à vérifier l'hypothèse de la fertilité comme cause d'alternance : ces deux cultivars seront donc toujours donnés en référence ; d'autre part divers essais (essais «autonomie entre parties aériennes de l'arbre», COURANJOU, 1978, essais «sensibilité» et essais «influence du porte-greffe sur l'alternance», en cours) menés sur Bonne de Bry, Prune d'Ente et Reine-Claude : ces deux derniers cultivars seront donc souvent donnés en référence à côté des deux précédents ; enfin des observations et mesures effectuées sur une dizaine d'arbres de neuf autres cultivars, pendant un certain nombre d'années.

Le niveau du caractère «fertilité intrinsèque» étant nécessairement mesuré l'année qui suit celle de la non production, le présent chapitre regroupe les résultats concernant, au cours de nos divers travaux, les arbres n'ayant pas porté de fruits l'année précédente, soit que la floraison ait été détruite artificiellement pour disposer d'arbres en opposition d'alternance par rapport à ceux laissés en production (voir au début de cet article, le paragraphe «Priorité accordée aux fruits») soit que la floraison ait été naturellement absente après une année de production excessive, soit enfin que la pollinisation n'ait pas été assurée (température à la floraison trop basse pour la sortie des abeilles, gel sur fleurs, etc.).

Mesurer le niveau de fertilité intrinsèque d'un cultivar revient finalement à en mesurer le plafond de production

tel que peut l'atteindre un arbre dont la formation des bourgeons reproducteurs n'a pas été entravée par la présence de fruits. Mais le niveau de production étant aussi fonction du milieu, le plafond de production ne peut être établi de façon absolue et précise. Par contre, il est possible de le connaître pour une année donnée, dans un milieu donné, ceci pour un certain nombre de cultivars, à condition qu'ils aient été analysés dans des conditions rigoureusement identiques de milieu et de phénologie. Mais on verra que l'influence du milieu (climatique en particulier) s'exerce en fait surtout sur la dernière composante du niveau de production.

Le plafond de production, valeur particulière du niveau de production (voir plus haut le chapitre «Expression du niveau de production et de ses composantes»), résulte comme lui des niveaux atteints par ses deux composantes, cette fois mesurés l'année qui suit celle d'une absence de production. On analysera donc successivement :

- l'aptitude des cultivars à former leurs bourgeons reproducteurs ; elle sera mesurée par le taux de ces bourgeons formés en l'absence de fruits sur l'arbre (= taux maximum).

- l'aptitude du bourgeon reproducteur des divers cultivars à former du fruit. Elle sera mesurée par le taux de fruits formés par bourgeon reproducteur, cette même année consécutive à celle sans fruits.

- et finalement la résultante de ces deux aptitudes c'est-à-dire le niveau intrinsèque de fertilité ou plafond de production c'est-à-dire encore l'aptitude à produire. Elle sera évidemment exprimée en taux de fruits par bourgeon (végétatif et reproducteur) et aussi par la charge en fruits (en T² ou T³).

Aptitude à former les (= taux maximum de) bourgeons reproducteurs

Les résultats obtenus indiquent qu'il s'agit bien d'un caractère propre à chaque cultivar, relativement stable indépendamment du milieu.

Constance du caractère.

Ces résultats concernent des cultivars observés plusieurs années dans le Sud-ouest français et pour un certain nombre d'entre eux dans des milieux assez différents :

- zone de Villeneuve-sur-Lot (Lot-et-Garonne) sur sols de «boulbènes» (terres lourdes argileuses).

- zone de Bordeaux Sud (Gironde) sur sol léger de «graves».

- zone de Bordeaux Sud (Gironde) sur sol limoneux.

Outre cette variabilité géographique (climatique), de sol, d'année (eau, température, éclaircissement), les arbres n'ont pas subi, dans les différentes implantations, des traitements (fumure, irrigation, taille) identiques et le porte-greffe

n'a pas toujours été le même : différents types de Myrobolan et Marianna GF 8-1.

En dépit de ces différences de milieu et d'années, le taux maximum de bourgeons reproducteurs est relativement constant, présentant des écarts à la moyenne le plus souvent très faibles (tableau 3). Ce n'est cependant pas le cas de Reine-Claude, plus fluctuante. Nous avons pu mettre en évidence que cette variation, particulière à ce cultivar, était liée à l'intensité lumineuse de l'année, en particulier en juin et juillet, époque de formation des bourgeons reproducteurs. On a pu aussi observer qu'un été particulièrement sec entraînait une réduction des taux de bourgeons reproducteurs formés. La mesure de cette réduction est facile

sur les arbres se trouvant en année de floraison maximale, et elle détermine la sensibilité à la sécheresse. Celle-ci était différente selon les cultivars : l'un d'eux en particulier n'était pas du tout affecté tandis qu'à l'inverse, d'autres avaient été incapables de former leurs bourgeons reproducteurs. Entre ces extrêmes se répartissaient deux classes de sensibilité.

A part ces cas très particuliers ou extrêmes, chaque cultivar étudié présente sous différentes conditions du Sud-ouest une aptitude à former ses bourgeons reproducteurs, caractérisée par sa constance.

Niveau de ce caractère selon les cultivars (tableau 4).

Mais cette aptitude est assez variable selon les cultivars

TABLEAU 3 - Aptitude à former les bourgeons reproducteurs (= niveaux maxima en bourgeons reproducteurs), en trois milieux différents du Sud-Ouest.

(La mesure faite l'année qui suit celle de non-production est exprimée en nombre de bourgeons reproducteurs pour 100 bourgeons végétatifs et reproducteurs).

Aptitude for forming reproductive buds (= maximum levels of reproductive buds) in three South West environments. (Measure made in the year following the no-bearing year, is expressed by the number of reproductive buds per cent reproductive and vegetative buds).

	1963	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1976	Moyenne (average)
Bonne de Bry	75,3***	72,7**	75,5*		74,5*	78,1*	73,3*	76,7**	75,44
Angelina Burdett	60,2***	52,3*	59,6*	59,0*		51,8*	65,3*		58,03
Prune d'Ente (French Prune)			68,8***	64,9***		63,8***		60,9**	64,60

* : île d'Arcins (Gironde) . sol limoneux.

** : «Grande Ferrade» (Gironde) : sol sablonneux («graves»).

*** : «Tour de Rance» (Lot et Garonne) : sol argileux («boulbènes»).

TABLEAU 4 - Niveau des composantes de l'aptitude à produire (= Niveau intrinsèque de fertilité = Plafond de production) chez quelques cultivars de Prunier domestique (mesuré l'année qui suit celle de non production).

Level of bearing aptitude components (= intrinsic level of fertility = maximum level) in some cultivars of *Prunus domestica* (measured the year following the cropping year).

Aptitude du bourgeon reproducteur à donner du fruit (en nombre de fruits pour 100 bourgeons reproducteurs) (Aptitude of reproductive bud for forming fruit : in number of fruits per 100 reproductive buds)	Aptitude à former des bourgeons reproducteurs (en nombre de bourgeons reproducteurs pour 100 bourgeons) Aptitude for forming reproductive buds (in number of reproductive buds per 100 buds)					
		< 60	60-70	70-80	80-90	> 90
	20				Stanley	Président
20-35	A. Burdett		Hackman M. Guttin	Early Laxton		
35-55		Prune d'Ente (French Prune) R. C. violette	Bonne de Bry			
55		R.C. Léon Hisse	R.C. tardive de Cham-bourcy Opal			

qui peuvent atteindre des taux maxima en bourgeons reproducteurs assez différents, allant de 57 pour Angelina Burdett jusqu'au chiffre considérable de 90 pour Président. Entre ces extrêmes se répartissent différents niveaux.

Pour des taux compris entre 60 et 70 on trouve Prune d'Ente qui dans les divers essais confirme son taux de 64 et aussi Royale de Montauban, Reine-Claude Violette, Reine-Claude Léon Hisse. Mais le taux maximum de Prune d'Ente et Royale de Montauban n'est progressivement atteint qu'après quelques années de production. Les autres cultivars, d'une façon générale, atteignent le taux maximum dès leur entrée en production.

Une autre classe comprend les cultivars dont le taux maximal de bourgeons reproducteurs se situe entre 70 et 80 ; Bonne de Bry (75), Reine-Claude d'Oullins, Hackman, Reine-Claude tardive de Chambourcy et Opal.

D'autres cultivars enfin, sans atteindre le taux de Président, dépassent celui de 80 : Stanley, Early Laxton.

Le niveau intrinsèque de fertilité dans cette première composante est donc assez variable d'un cultivar à l'autre.

Aptitude du bourgeon reproducteur à donner du fruit.

Cette aptitude, deuxième composante du niveau intrinsèque de fertilité, est beaucoup plus difficile à comparer entre cultivars que la précédente peu influencée par les conditions extérieures. En effet le taux de fruits formés par bourgeon reproducteur, lui, est largement tributaire du milieu en particulier du climat à la floraison. A ce stade peut intervenir le gel bien sûr mais aussi des conditions moins drastiques telles que des températures inférieures à 15°C, la pluie, le vent, toutes conditions défavorables à la sortie des abeilles. Or chez le Prunier domestique, ces insectes vecteurs de pollen sont indispensables à la pollinisation même pour les cultivars autocompatibles incapables par eux-mêmes de s'autopolliniser.

On ne peut donc avoir une bonne connaissance du niveau maximum de cette aptitude que dans d'excellentes conditions de pollinisation. Cela a pu être réalisé certaines années. Pour les autres, il reste toujours possible de comparer entre elles les aptitudes observées pour les différents cultivars même si pour des raisons climatiques, elles se trouvent à un niveau inférieur au niveau maximum. De plus en ce qui concerne le premier résultat donné ci-dessous, et particulièrement important, il n'est nullement besoin que le niveau maximal en fruits soit atteint.

La comparaison des aptitudes n'est bien entendu possible qu'à la condition que les cultivars étudiés se trouvent entre eux dans des conditions identiques c'est-à-dire qu'ils soient observés les mêmes années, dans les mêmes vergers, sur les mêmes porte-greffes, dans les mêmes conditions culturales et au surplus que leurs floraisons soient entre elles concomitantes, de façon à subir les mêmes influences.

De plus, la couverture pollinique pour les cultivars auto-incompatibles doit être assurée au même niveau pour tous.

Toutes ces conditions ont été rassemblées d'une part dans l'essai entre Angelina Burdett, cultivar régulier, et Bonne de Bry très alternante (COURANJOU, 1970), d'autre part dans l'essai porte-greffe entre Prune d'Ente, peu alternante, et Reine-Claude très alternante. Dans le premier essai, chaque cultivar comprenait deux séries d'arbres en opposition d'alternance après que l'une des deux ait été totalement défleurie l'année de surfloraison ; dans le deuxième, il s'agissait d'une gamme dans le niveau de production des arbres.

Si dans ce chapitre, seuls nous intéressent les arbres en production maximale, une telle disposition (arbres en opposition d'alternance, ou gamme de niveaux de production) a permis au surplus de mettre en évidence un résultat fort intéressant.

Taux de fruits par bourgeon reproducteur selon le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre.

Voici ce double résultat (figure 5) :

- le taux de fruits formés par bourgeon reproducteur varie selon le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre,
- cette variation n'est pas de même sens pour les deux cultivars.

Ainsi pour Bonne de Bry la corrélation est positive, forte ($r = 0,96$ en 1969) et significative, tandis que pour Angelina Burdett, elle est négative mais non significative. Par la suite dans d'autres essais, on a pu remarquer que la corrélation positive observée chez Bonne de Bry n'était pas toujours aussi bonne, de même elle pouvait devenir nulle chez Angelina Burdett. Par ailleurs, Prune d'Ente comme Angelina Burdett montrait une corrélation souvent inverse ($r = -0,84$ en 1982) mais parfois non significative, parfois nulle, tandis que le comportement de Reine-Claude était analogue à celui de Bonne de Bry ($r = 0,872$ en 1982).

Ces différences dans le comportement des cultivars méritent qu'on s'y arrête.

Pour Bonne de Bry et Reine Claude donc, le bourgeon reproducteur est d'autant plus apte à former du fruit que l'arbre porte un taux élevé de ces bourgeons. Dans le cas cité ci-dessus, pour Bonne de Bry les différences sont assez marquées puisque l'équation de régression pour des taux de bourgeons reproducteurs supérieurs à 20, était :

$$\text{Nombre de fruits pour 100 bourgeons reproducteurs} = 0,49 \times \text{taux de bourgeons reproducteurs} + 9,23$$

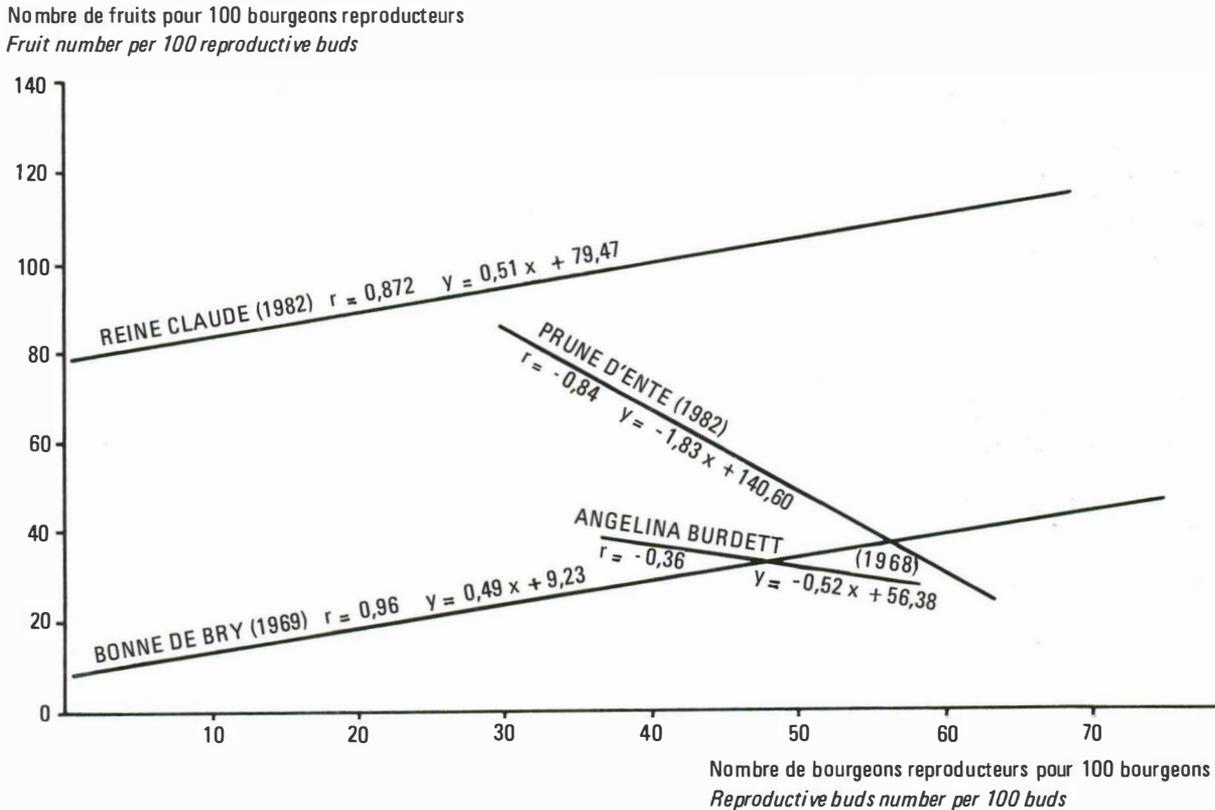


Figure 5 - TAUX DE FRUITS FORMES PAR BOURGEON REPRODUCTEUR SELON LE TAUX DE BOURGEONS REPRODUCTEURS SUR L'ARBRE : Selon les cultivars, la corrélation entre les deux taux est positive ou négative.
FRUIT RATE PER REPRODUCTIVE BUD ACCORDING TO THE REPRODUCTIVE BUD RATE ON TREE : The correlation is positive or negative according to cultivars.

Ainsi par exemple, selon que le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre est de 20 ou de 73, on aurait 19 ou 45 fruits formés pour 100 bourgeons reproducteurs. Ce comportement peut s'expliquer au moins en partie par la variation du nombre de fleurs par bourgeon reproducteur ou bourgeon d'inflorescence. Ce nombre varie de 1 à 3. Chez tous les cultivars de Prunier domestique, l'augmentation du nombre moyen de bourgeons reproducteurs sur l'arbre est accompagné de celle du nombre de fleurs par bourgeon. On comprend alors que lorsque le nombre de bourgeons reproducteurs augmente sur l'arbre, chacun d'eux ait une aptitude plus grande à donner du fruit. Mais il n'est pas possible de préciser ce dernier point puisque dans nos essais, les comptages de fleurs n'ont pu être poursuivis.

Cependant pour Prune d'Ente et Angelina Burdett, comme chez tous les Pruniers domestiques, existe cette variation du nombre de fleurs par bourgeon reproducteur liée à celle du taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre. Malgré cela, chez ces cultivars, lorsque le taux de bourgeons reproducteurs augmente, le nombre de fruits formés par bourgeon reproducteur n'est pas augmenté et même il tend souvent à diminuer. Les causes de ce comportement

n'ont pas pour l'instant été étudiées. On peut cependant formuler à ce sujet deux hypothèses.

Lorsqu'augmente le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre :

- la qualité moyenne de la fleur tendrait à diminuer et ce parfois au point de réduire l'aptitude du bourgeon à donner du fruit, bien que le nombre moyen de fleurs par bourgeon soit accru.

- la compétition deviendrait d'autant plus forte entre fleurs du bourgeon ou entre bourgeons (nombreux et plus riches en fleurs) voire entre tout jeunes fruits et ce au point de conserver et même de réduire l'aptitude du bourgeon à donner du fruit.

Cette variation de la qualité du bourgeon reproducteur ou de la compétition entre organes ou fruits de la reproduction n'existerait donc pas chez des cultivars comme Bonne de Bry et Reine Claude.

Quoi qu'il en soit, cette deuxième composante de la fer-

tilité peut jouer un rôle important ; ainsi Bonne de Bry et Reine Claude déjà capables de former un nombre élevé de bourgeons reproducteurs, voient en outre l'aptitude de ces bourgeons à former du fruit, s'accroître d'autant plus qu'ils sont plus nombreux sur l'arbre. Au contraire, Angelina Burdett dont la première aptitude est plus limitée, trouve en outre dans la deuxième un frein à ses faibles excès, ses bourgeons reproducteurs étant d'autant moins aptes à former du fruit qu'ils sont plus nombreux sur l'arbre. Il en est de même pour Prune d'Ente dont cependant le niveau de la première composante est un peu plus élevé que celui d'Angelina Burdett.

Corrélation entre la nature de la précédente corrélation (taux de fruits par bourgeon reproducteur selon le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre) et l'aptitude du cultivar à former ses bourgeons reproducteurs.

Avant d'aller plus loin dans l'analyse de cette deuxième composante de la fertilité, on peut être tenté à la lumière de ce qui se passe pour les quatre cultivars cités. de penser qu'il existe une corrélation entre les deux composantes de la fertilité. En d'autres termes, les cultivars les plus fertiles le seraient à la fois par une grande aptitude à former des bourgeons reproducteurs et par une aptitude à former des fruits d'autant plus marquée pour ces bourgeons qu'ils sont plus nombreux sur l'arbre ; c'est là le comportement de Bonne de Bry (taux maximum de bourgeons reproducteurs élevé : 75 p. 100 ; corrélation positive entre le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre et le taux de fruits par bourgeon reproducteur) ; c'est également celui de Reine Claude. A l'inverse, les cultivars les moins fertiles le seraient à la fois par une moindre aptitude à former des bourgeons reproducteurs et par une tendance de ceux-ci à former des fruits, d'autant moins marquée qu'ils sont plus nombreux sur l'arbre ; c'est ce qui se passe pour Angelina Burdett (taux maximum de bourgeons reproducteurs assez bas : 57 p. 100 ; corrélation nulle ou négative entre le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre et le taux de fruits par bourgeon reproducteur). Le comportement de Prune d'Ente est intermédiaire entre ceux de Bonne de Bry et d'Angelina Burdett mais plus proche de celui d'Angelina Burdett (taux maximum de bourgeons reproducteurs : 62 p. 100 ; corrélation nulle ou négative).

Pour affirmer l'existence réelle d'une telle relation entre les deux composantes de la fertilité, il faudrait avoir étudié le comportement d'un nombre suffisant de cultivars d'une façon aussi poussée que nous l'avons fait pour les quatre cités ici, et ceci sur des arbres en nombre également suffisant, réalisant entre eux une gamme dans les taux de bourgeons reproducteurs portés. Cela n'est pas le cas.

La relation entre les deux caractéristiques variétales correspondant aux deux composantes de la fertilité n'est donc ni démontrée, ni infirmée.

Aptitude du bourgeon reproducteur à donner du fruit l'année qui suit celle de non production (tableau 4).

Si donc pour des cultivars autres que les quatre les plus étudiés, on ne sait pas comment, selon le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre, varie le taux de fruits produits par inflorescence, par contre on connaît assez bien la valeur de ce taux de fruits dans le cas extrême, celui où la charge en bourgeons reproducteurs est maximale. C'est d'ailleurs en fait la valeur qui nous intéresse dans ce chapitre consacré à l'aptitude à donner du fruit, puisque c'est seulement dans l'année SUR maximale, celle qui suit une année de non production, que peut se mesurer la fertilité intrinsèque qui alors s'exprime sans contrainte (plafond de production).

Le taux de fruits par inflorescence en phase SUR maximale est très variable selon les cultivars. En voici les valeurs moyennes sous de bonnes conditions de pollinisation :

inférieur à 20 p. 100 :	Président, Stanley
de 20 à 35 p. 100 :	Angelina Burdett, Hackman, Early Laxton
de 35 à 55 p. 100 :	Bonne de Bry, Prune d'Ente, Reine Claude violette
supérieur à 55 p. 100 :	Reine Claude, Reine Claude Léon Hisse, Opal, Reine Claude tardive de Chambourcy.

Ces chiffres doivent tout de même être pris avec une certaine prudence, car certaines années, comme en 1982 à l'île d'Arcins, les taux peuvent être supérieurs à ceux ici indiqués.

Aucune corrélation n'apparaît entre ces chiffres et ceux correspondant au taux maximal de bourgeons reproducteurs de ces mêmes cultivars (aptitude à former des bourgeons reproducteurs). Cela signifie qu'en phase SUR, il n'existe pas de corrélation entre les niveaux des deux composantes dans l'ensemble des cultivars (tableau 4). Cela bien sûr est sans relation avec le sens (positif ou négatif) de la variation du taux de fruits par bourgeon reproducteur selon le taux de ces bourgeons sur l'arbre.

Aptitude des cultivars à donner du fruit après une année de non production : niveau de fertilité intrinsèque : plafond de production.

La fertilité intrinsèque telle que nous l'avons définie est l'aptitude à donner du fruit pour des arbres n'en ayant pas porté l'année précédente au moment de la formation des bourgeons reproducteurs. C'est dans ces conditions, comme on l'a vu, qu'a été pratiquée toute l'analyse des composantes de cette fertilité qui va nous permettre d'établir pour les cultivars étudiés leur niveau final de fertilité intrinsèque c'est-à-dire en d'autres termes leur aptitude à donner du fruit ou encore leur productivité maximale (plafond de production).

Le niveau de la première composante (aptitude à former

des bourgeons reproducteurs) a été d'autant plus clairement établi que cette aptitude est une constante variétale peu sensible aux influences du milieu.

L'expression de la deuxième composante (aptitude du bourgeon reproducteur à former du fruit) restant tributaire des conditions de milieu à la floraison, seules Bonne de Bry et Angelina Burdett d'une part, Reine Claude et Prune d'Ente d'autre part dans les conditions de l'étude sont absolument comparables. Les autres cultivars ne bénéficient pas d'une telle rigueur entre eux ou bien ne sont pas toujours représentés par un nombre suffisant d'arbres. Ils ont cependant été comparés plusieurs années.

A cette restriction près, il reste possible d'établir le niveau final de fertilité résultant des niveaux respectifs des deux composantes. Il s'exprimera à partir des mêmes bases donc en nombre de fruits pour 100 bourgeons (végétatifs et reproducteurs) mais aussi en charge en fruits (voir ci-dessus le paragraphe «Autres expressions du niveau de production»).

Il apparaît ainsi que certains cultivars, malgré une aptitude à former un nombre très élevé de bourgeons reproducteurs, et cela est très net avec Président (maximum : 90 p. 100), ont une fertilité intrinsèque assez faible, ceci à cause d'une mauvaise aptitude du bourgeon reproducteur à former du fruit (moins de 20 p. 100). D'autres comme Reine Claude Léon Hisse malgré une aptitude moindre à former des bourgeons reproducteurs (maximum : 67 p. 100) sont beaucoup plus productifs (3,5 fois plus que Président) grâce à une bonne aptitude de ces bourgeons à former du fruit (entre 60 et 80 p. 100).

Les cultivars étudiés se répartissent ainsi :

- Bonne de Bry, la plus alternante, présente une haute fertilité (39 fruits pour 100 bourgeons) - D'autres sont au moins aussi fertiles : Reine Claude tardive de Chambourcy, Opal, Reine Claude Léon Hisse.
- Angelina Burdett, régulière, montre une fertilité beaucoup plus basse (environ 13 fruits pour 100 bourgeons). Certains autres cultivars, aussi, sont peu fertiles : Président, Stanley.
- Prune d'Ente, moyennement alternante, a une fertilité intermédiaire, quoique plus proche de celle de Bonne de Bry (31 fruits pour 100 bourgeons) ; mais les conditions d'observation ne sont pas rigoureusement identiques à celles de Bonne de Bry et d'Angelina Burdett. A ce niveau intermédiaire, on trouve aussi Early Laxton et Reine Claude violette.

Si on exprime le niveau de fertilité intrinsèque (= reproductivité maximale) par le rapport de nombre de fruits sur la mesure du tour de tronc élevée au carré (= charge en fruits), on obtient des chiffres proportionnels aux précédents donc les mêmes classes de fertilité.

Nota : On s'étonnera peut-être de trouver dans les classes de faible fertilité, des cultivars réputés pour être fertiles.

C'est que les expressions de la fertilité que nous utilisons pour l'alternance ne font pas intervenir le poids ou la taille du fruit qui sur le plan agronomique sont des éléments importants de la production et de la fertilité.

Incidence de la fertilité sur l'alternance.

Ainsi chaque cultivar est caractérisé par un niveau de fertilité intrinsèque. S'exprimant grâce à l'absence de fruits sur l'arbre l'année précédente, ce niveau correspond à la productivité maximale (plafond de production) dans la mesure où les conditions ont été favorables pendant la floraison. Il convient maintenant d'analyser le comportement des cultivars l'année suivante, c'est-à-dire de préciser le niveau de la productivité minimale (plancher de production) et de ses composantes, dans des conditions identiques à celles de l'année de la mesure du niveau de fertilité. On a vu précédemment (voir ci-dessus le paragraphe «Priorité accordée aux fruits») comment cela était possible en mettant les arbres du verger d'étude en phase opposée d'alternance de façon à comparer les deux phases sous des conditions identiques de milieu.

Dans ces conditions, la différence de productivité entre l'année maximale et l'année minimale correspond à l'intensité d'alternance. Il reste alors sur les différents cultivars étudiés à vérifier la relation entre cette intensité et le niveau de fertilité intrinsèque pour que notre hypothèse de départ soit confirmée.

Plancher de production.

Le niveau minimum de production est, toutes choses égales, atteint l'année qui suit celle de la production maximale. Ce niveau minimum résulte évidemment comme précédemment des niveaux respectifs de ses composantes.

Taux minimum de bourgeons reproducteurs. En ce qui concerne le taux de bourgeons reproducteurs, il peut dans ces conditions, comme le taux maximum, atteindre des valeurs assez différentes selon les cultivars. Chez ceux dont le niveau de fertilité intrinsèque est élevé, ce taux minimum est pratiquement nul. C'est le cas des cultivars dont la charge maximale, exprimée en T^2 , est supérieure à 3.000, notamment Bonne de Bry, Reine Claude, Opal, Reine Claude Léon Hisse, Early Laxton, Reine Claude tardive de Chambourcy. Au contraire ce taux minimum est peu affecté et donc relativement proche du taux maximum chez les cultivars dont le niveau de fertilité intrinsèque est bas. C'est le cas de ceux dont la charge maximale exprimée en T^2 est comprise entre 1.000 et 1.500, notamment Stanley et Angelina Burdett.

Il apparaît donc déjà clairement que ce taux est d'autant plus affecté que le cultivar est fertile, ce qui revient à dire que l'écart entre taux extrêmes est d'autant plus grand, c'est-à-dire l'alternance au niveau de cette composante d'autant plus marquée, que le cultivar est fertile (figure 6).

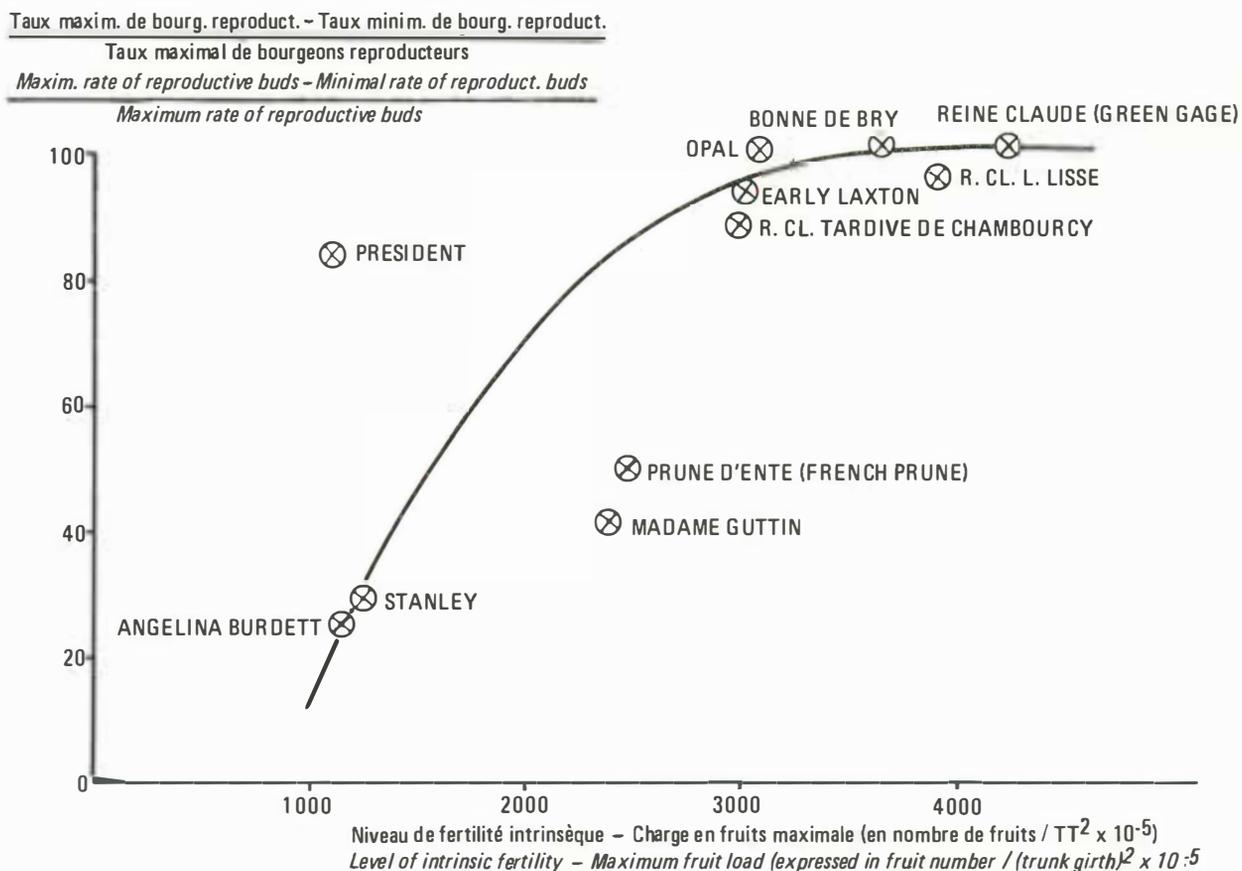


Figure 6 - INTENSITE D'ALTERNANCE AU NIVEAU DES BOURGEONS REPRODUCTEURS SELON LE NIVEAU VARIETAL DE FERTILITE INTRINSEQUE.
 BIENNIAL BEARING INTENSITY FOR REPRODUCTIVE BUDS, ACCORDING TO THE VARIETAL LEVEL OF INTRINSIC FERTILITY.

Mais des exceptions existent dans les deux sens :

Président avec une charge maximale peu élevée (1.000 en T^2) est cependant très affecté et son taux minimum est très faible. On peut imaginer que cette réaction soit due à une sensibilité à la charge en fruits particulièrement marquée; mais il est possible aussi, si on se souvient que pour lui le taux maximum de bourgeons reproducteurs est très élevé, que là réside l'explication de ce comportement. Quelques travaux, rares à vrai dire, montrent en effet chez d'autres espèces que dès le stade fleur, le nombre de bourgeons reproducteurs à venir pourrait être affecté. Mais il est possible aussi chez ce cultivar, que ce soit le nombre très élevé de très jeunes fruits à la nouaison qui réduise le nombre de bourgeons reproducteurs qui vont se former.

En sens inverse, Prune d'Ente et Madame Guttin avec des charges maximales de 2.500 (en T^2), donc déjà assez fortes, sont cependant capables de former des bourgeons reproducteurs selon des taux relativement élevés comme si elles étaient peu sensibles à la charge en fruits.

Taux de fruits par bourgeon reproducteur. Ce point a déjà été développé dans le chapitre consacré à la fertilité intrinsèque. On se souvient en effet qu'on y avait étudié le taux de fruits par bourgeon reproducteur selon le taux atteint par ces bourgeons sur l'arbre. Exceptionnellement dans ce chapitre était donc évoqué le « plancher de production » et singulièrement le taux de fruits par bourgeon reproducteur lorsque le taux de ces bourgeons est à son minimum. Il est donc inutile d'y revenir ici.

Niveau minimum en fruits. D'une façon générale, le niveau final en fruits est fortement lié à celui des bourgeons reproducteurs sur l'arbre en dépit des modifications que peut entraîner la variation du taux de fruits par bourgeon reproducteur, selon les cultivars et selon le taux de bourgeons reproducteurs sur l'arbre. Evidemment tous les cultivars qui à la suite d'une production maximale ne peuvent pas former de bourgeons reproducteurs (taux minimal nul ou proche de 0), sont incapables de produire. C'est le cas de ceux précédemment cités, à fertilité intrinsèque

élevée et qui donc présentent un niveau en fruits nul. Dans l'étude comparative menée entre Bonne de Bry et Angelina Burdett tandis que le taux minimal de fruits par bourgeon était très proche de 0 pour le premier cultivar, il n'était par contre pas significativement différent du taux maximal pour Angelina Burdett. Or ce cultivar présente une fertilité intrinsèque peu élevée (13 fruits pour 100 bourgeons végétatifs et reproducteurs) tandis que celle de Bonne de Bry est forte : 39 fruits pour 100 bourgeons (végétatifs et reproducteurs), comme on l'a vu précédemment.

Pour Prune d'Ente, dont la production maximale atteint un niveau intermédiaire entre ceux des deux précédents cultivars (31 fruits pour 100 bourgeons végétatifs et reproducteurs), la production minimale est également intermédiaire mais elle est relativement peu affectée puisque le taux de fruits pour 100 bourgeons est alors encore de 17 tandis qu'il est nul chez Bonne de Bry dont le taux maximal est de 39 fruits pour 100 bourgeons, c'est-à-dire guère beaucoup plus élevé que celui de Prune d'Ente.

Fertilité intrinsèque et alternance.

Dans la figure 7, les productions sont exprimées en char-

ges en fruits en T², mesure on l'a vu plus précise que le taux de fruits pour 100 bourgeons. Dans cette figure, l'intensité d'alternance est donnée par l'écart entre la charge maximale et la charge minimale, rapporté à la charge maximale. L'alternance atteint son intensité maximale (100) dès que l'aptitude variétale à produire est forte c'est-à-dire supérieure à une charge de 3.000 (en T²). C'est le cas de Reine Claude tardive de Chambourcy, Early Laxton, Opal, Bonne de Bry, Reine Claude Léon Hisse, Reine Claude. Les cultivars à aptitude modérée à produire (Stanley et surtout Angelina Burdett) présentent au contraire une alternance d'intensité faible, voire nulle pour Angelina Burdett.

Mais on retrouve le comportement particulier des trois cultivars précédemment signalés comme ayant au niveau de l'aptitude à former des bourgeons reproducteurs une réaction déjà particulière :

Ainsi Président présente une intensité d'alternance très élevée compte tenu de sa faible aptitude à produire. On a vu quelles pouvaient en être les raisons mais celles-ci restent cependant à vérifier.

Charge maximale en fruits - Charge minimale en fruits

$$\frac{\text{Charge maximale en fruits} - \text{Charge minimale en fruits}}{\text{Charge maximale en fruits}}$$

$$\frac{\text{Maximum fruit load} - \text{Minimum fruit load}}{\text{Maximum fruit load}}$$

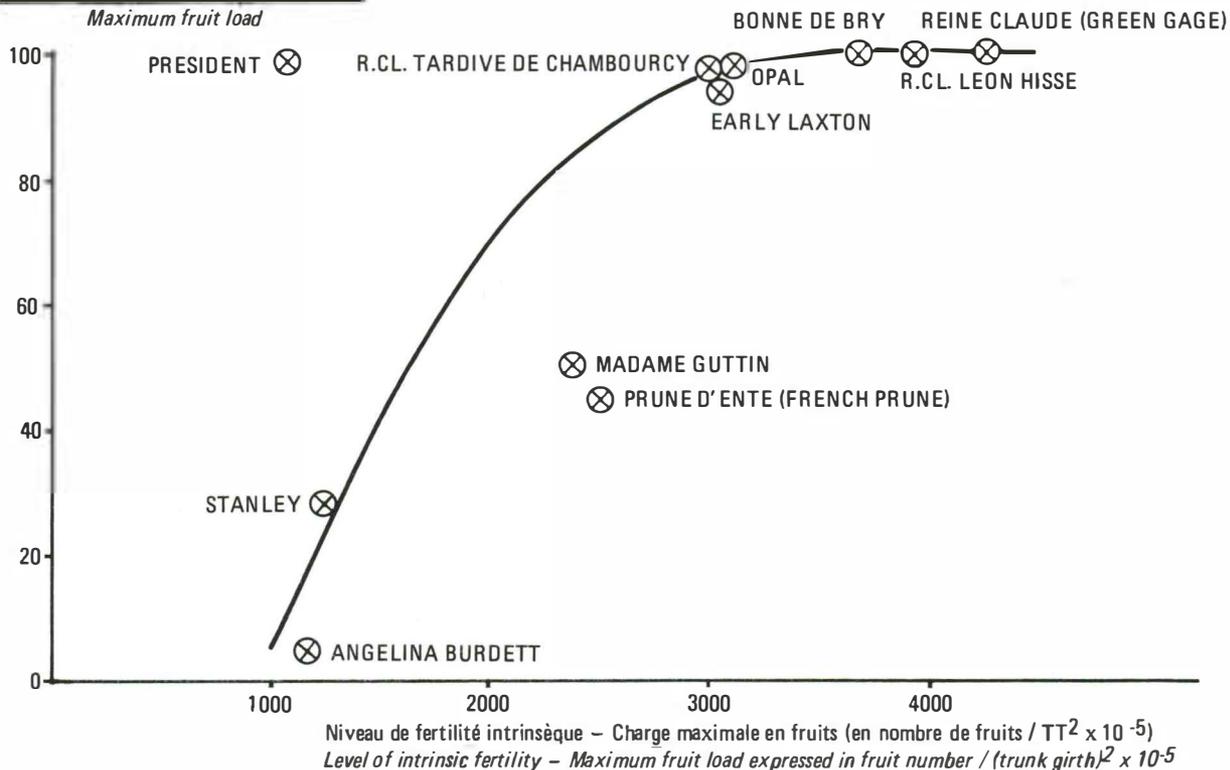


Figure 7 - INTENSITE D'ALTERNANCE AU NIVEAU DU FRUIT SELON LE NIVEAU VARIETAL DE FERTILITE INTRINSEQUE.

BIENNIAL BEARING INTENSITY ACCORDING TO THE VARIETAL LEVEL OF INTRINSIC FERTILITY.

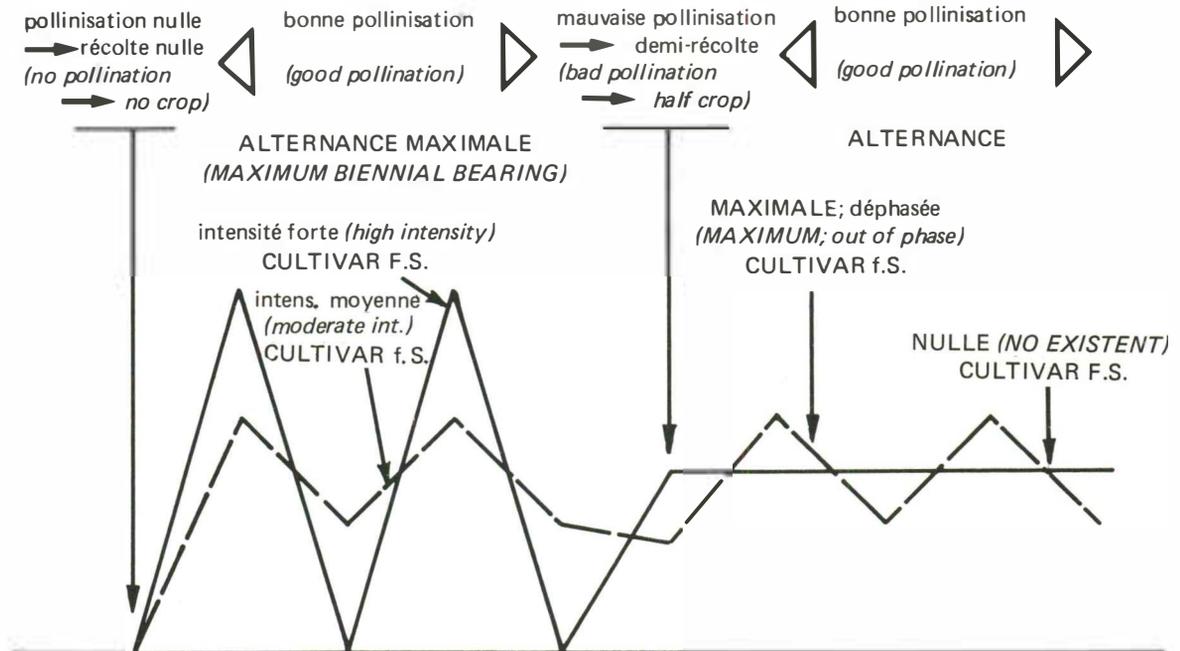


Figure 8 - CAS PARTICULIER DE MODIFICATION DE L'INTENSITE D'ALTERNANCE SOUS L'INFLUENCE D'UN FACTEUR DU MILIEU : Après une mauvaise pollinisation, le cultivar le plus fertile, donc génétiquement le plus enclin à alterner, produit régulièrement tandis que le moins fertile alterne avec son intensité maximale.
 PARTICULAR CASE OF CHANGING IN BIENNIAL BEARING INTENSITY AS INFLUENCED BY AN ENVIRONMENTAL FACTOR : Here, after a poor pollination, the more fertile cultivar, therefore genetically the more disposed to biennial habit, crops regularly whereas the less fertile shows its maximum biennial bearing habit.

Quant à Madame Guttin et Prune d'Ente, au contraire, leur intensité d'alternance est bien faible compte tenu de leur aptitude à produire. On a vu que chez eux, le taux de bourgeons reproducteurs était peu affecté par la charge en fruits. L'hypothèse d'une faible sensibilité à la présence de fruits chez les cultivars sera étudiée dans le chapitre suivant.

Pour l'ensemble des autres cultivars, il apparaît clairement que l'intensité d'alternance de chacun est en relation inverse avec le niveau de l'aptitude à produire qui le caractérise, aptitude qui elle-même résulte de plusieurs caractères génétiques comme on l'a vu.

REMARQUE : Incidence des facteurs du milieu sur l'expression de l'alternance.

Tout ce qui vient d'être dit concerne des arbres qui naturellement ou artificiellement ont été placés en conditions optimales pour que l'alternance s'exprime avec l'intensité maximale qui caractérise chaque cultivar. Mais dans les vergers, l'alternance n'atteint pas nécessairement cette intensité, tant s'en faut. Ainsi des cultivars pourtant très fertiles peuvent produire régulièrement pendant plusieurs années. En effet prenons l'exemple de pruniers en phase de SUR floraison, les taux de bourgeons reproduc-

teurs étant à leur maximum. Si les conditions de pollinisation sont défavorables (températures basses limitant la sortie des abeilles, par exemple) les taux de fruits par bourgeon reproducteur seront bas, compensant l'excès de floraison. Pour peu que les productions soient ainsi proches des valeurs d'équilibre, elles resteront régulières tant que des conditions ne viendront pas apporter un déséquilibre dans un sens ou dans l'autre.

On peut même arriver à ce paradoxe que dans un verger comportant deux cultivars, ce soit celui qui est génétiquement le moins alternant qui alterne plus fortement que celui qui génétiquement est le plus alternant. Nous avons rencontré un cas semblable dans un essai. Il est schématisé dans la figure 8.

Dans les premières années, les conditions climatiques sont favorables à une bonne production qui de ce fait est maximale chez les deux cultivars. Tous deux en conséquence expriment leur alternance maximale qui est forte et totale chez le cultivar très fertile, moyenne chez le moins fertile. Lors d'une année de SURfloraison (commune aux deux cultivars) les conditions de pollinisation sont mauvaises réduisant de moitié le taux de fruits par bourgeon reproducteur par rapport à ce qu'il aurait été sous de bonnes conditions. Ainsi, la production des deux cultivars

est réduite de moitié. Cette réduction amène le plus fertile à un niveau d'équilibre de sorte qu'il ne présente plus d'alternance les années suivantes. Cette même réduction amène le cultivar le moins fertile à une production basse au moins aussi éloignée du niveau d'équilibre que si la pollinisation avait été bonne, mais cette fois sous le niveau d'équilibre. L'alternance concerne donc son intensité maximale et elle est simplement décalée d'une année. Dans les années qui suivent, ce cultivar continuera donc de manifester son alternance moyenne tandis que l'autre, génétiquement plus alternant, sera régulier.

● DEUXIEME CAUSE : NIVEAU DE SENSIBILITE A LA PRESENCE DE FRUITS POUR FORMER LES BOURGEONS REPRODUCTEURS.

Cette étude de la sensibilité répond à la deuxième hypothèse formulée au début du chapitre «Causes variétales de l'alternance» sur les facteurs d'origine génétique de l'alternance. Selon cette hypothèse, les différents cultivars pourraient, toutes choses égales, ne pas manifester la même sensibilité à la présence de fruits et les taux de bourgeons reproducteurs formés se trouveraient différemment affectés par une même charge (figure 9).

Un cultivar peu sensible à la présence de fruits serait donc capable, en dépit d'une forte charge, de former des bourgeons reproducteurs en nombre encore appréciable ; l'année de sous-production, sa production serait relativement abondante. Ainsi entre les années de SUR et de SOUS production les écarts seraient réduits, donc l'intensité d'alternance faible.

On a vu précédemment que l'alternance moindre de Prune d'Ente et de Madame Guttin pourrait s'expliquer

par une sensibilité moins marquée que celle des autres cultivars. Ils ont donc été étudiés tous les deux comparativement à Bonne de Bry et Reine Claude qui on l'a vu réagissent à la charge en fruits de façon semblable à celle de la plupart des cultivars.

Ces essais ont été menés sur cinq cycles entre 1973 et 1982. Mais auparavant, des observations déjà convaincantes avaient été faites sur ces deux cultivars, en particulier sur le niveau de leur taux de bourgeons reproducteurs formés en présence de charges élevées en fruits.

Pour cette analyse de la sensibilité, contrairement aux études sur le niveau de fertilité, on ne réalise pas deux séries d'arbres en opposition d'alternance l'une par rapport à l'autre mais une gamme si possible large et continue quant au niveau de production qui s'étende donc des arbres en SURproduction à ceux en SOUSproduction (production très faible ou nulle). Ainsi, on pourra mesurer avec précision la variation du taux de bourgeons reproducteurs en fonction de la charge en fruits de l'année précédente et donc le niveau de sensibilité des cultivars étudiés.

On a vu précédemment que le taux de bourgeons reproducteurs observés au printemps variait en raison inverse de la charge en fruits portés l'année précédente.

L'étude de la sensibilité a montré que cette variation était linéaire. Le coefficient de corrélation entre le taux de bourgeons reproducteurs et la charge en fruits varie un peu avec les cultivars et l'âge des arbres. Ainsi vers onze ans, Reine Claude présente un coefficient supérieur à 0,9 en valeur absolue, c'est-à-dire très proche de la corrélation parfaite 1. Ce coefficient est un peu inférieur pour des arbres plus jeunes. Pour Prune d'Ente, il faut un temps plus

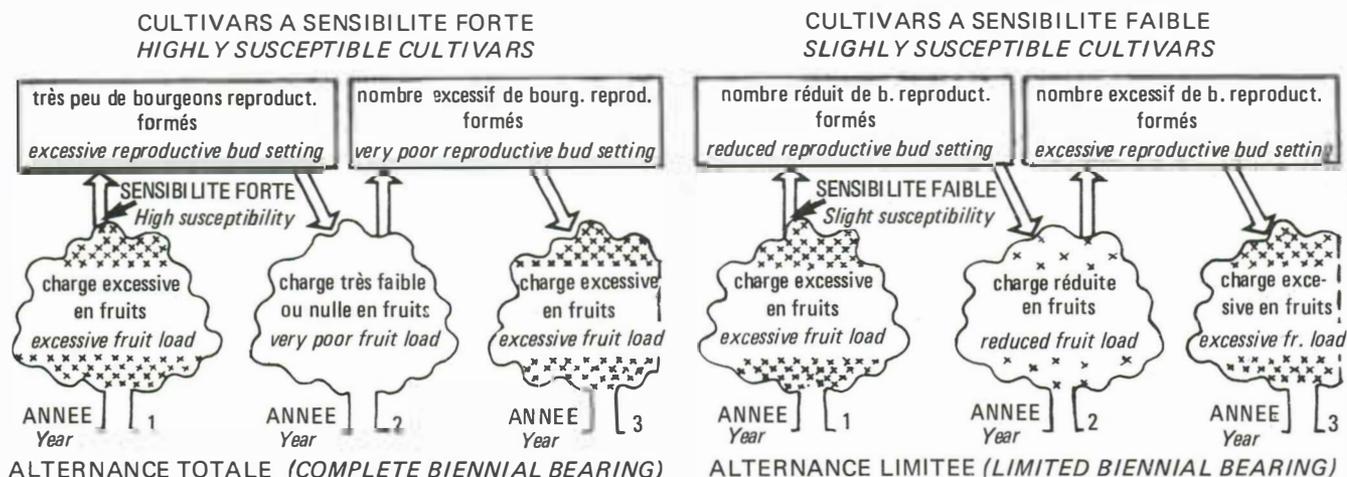


Figure 9 - ILLUSTRATION DE L'HYPOTHESE SELON LAQUELLE L'ALTERNANCE SERAIT SOUS LA DEPENDANCE D'UN CARACTERE DE «SENSIBILITE A LA CHARGE EN FRUITS», POUR FORMER LES BOURGEONS REPRODUCTEURS. ILLUSTRATION OF HYPOTHESIS : «CONTROL OF BIENNIAL BEARING HABIT BY THE CHARACTER : SUSCEPTILITY TO FRUIT LOAD FOR FORMING REPRODUCTIVE BUDS».

TABLEAU 5 - Niveau de sensibilité à la charge en fruits de quatre cultivars, pour former leurs bourgeons reproducteurs
Level of susceptibility to fruit load, with regard to reproductive buds forming, in four cultivars.

Année de plantation (year of planting)	Lieu (place)	Porte-greffe (rootstock)	Année d'observation (year)	Niveau de sensibilité = coefficient de régression x -10 ³ (Level of sensibility = coefficient of regression x -10 ³)						Signification (Significance)	
				Cultivars sensibles (Susceptible cultivars)			Cultivars peu sensibles (Not very susceptible cultivars)			Mai (May)	Récolte (Crop)
				Nbre d'arbres (Nb of trees)	Mai (May)	Récolte (Crop)	Nbre d'arbres (Nb of trees)	Mai (May)	Récolte (Crop)		
1957	Arcins	Myrob. de	71-72	7	Bonne de Bry			Madame Guttin			
1957	Ferrade	semis (seedling of Myrob)	73-74	12		21,1					
1966	Ferrade	Myrob.1254	76-77	7		28,1	17		4,9		S
					moyenne 21,3 (average)		10	moyenne 10,5 7,7 (average)			NS
1962	Arcins	Myrob.1321	72-73	9	Reine Claude			Prune d'Ente			
1968	Ferrade	Myrob.1254	76-77	15		29,3					
1970	Arcins	Myrob.P.18	79-80	15	20,0	28,5	15	1,0	4,1	TS	S
			81-82	15	10,6	10,7	15	4,9	7,7	NS	NS
1970	Arcins	Marianna 8-1	78-79		13,4	15,5	11	4,4	5,9	TS	TS
			79-80			20,6					
			80-81		14,6	19,7					
			81-82			23,9		3,4			
					moyennes 20,6 (average)			moyennes 6,3 (average)			
						16,5			7,7		

long pour atteindre un coefficient élevé qui toutefois reste inférieur à celui de Reine-Claude.

Ces coefficients généralement très élevés indiquent que la corrélation inverse est très forte c'est-à-dire que chaque année, dans un verger, la charge en fruits reste de loin le facteur prépondérant, déterminant d'un arbre à l'autre le niveau en bourgeons reproducteurs en formation.

Comparer la sensibilité des cultivars étudiés, revient à comparer la pente des droites représentatives de la variation des taux en fonction des charges. Cela revient donc à faire l'analyse statistique comparative des coefficients de régression de ces droites.

Les résultats de cette analyse montrent que les quatre cultivars se répartissent en deux groupes très significativement différents (tableau 5).

Reine Claude et Bonne de Bry présentent une droite de régression à forte pente indiquant leur forte sensibilité à la charge en fruits. Les coefficients de régression moyens

sont - 0,014 lorsque l'on considère les charges en mai, -0,021 lorsque l'on considère celles de la récolte (figure 10).

Prune d'Ente et Madame Guttin présentent des droites dont les pentes sont semblables entre elles mais beaucoup plus faibles que les précédentes. Les coefficients de régression moyens sont de -0,003 en mai et -0,007 à la récolte. Ces deux cultivars sont donc beaucoup moins sensibles à la charge que les deux précédents. Ainsi s'explique leur comportement particulier noté au cours de l'étude de fertilité (figure 10).

Il est donc confirmé qu'il existe bien des sensibilités différentes à la charge en fruits, ce qui démontre l'existence d'un deuxième caractère déterminant l'intensité d'alternance.

L'étude du facteur fertilité avait montré que ce caractère pouvait atteindre des niveaux très variables, ne serait-ce que parce qu'il résulte de plusieurs composantes dont les niveaux respectifs varient eux-mêmes selon les cultivars. L'étude du facteur sensibilité n'a révélé pour lui que deux

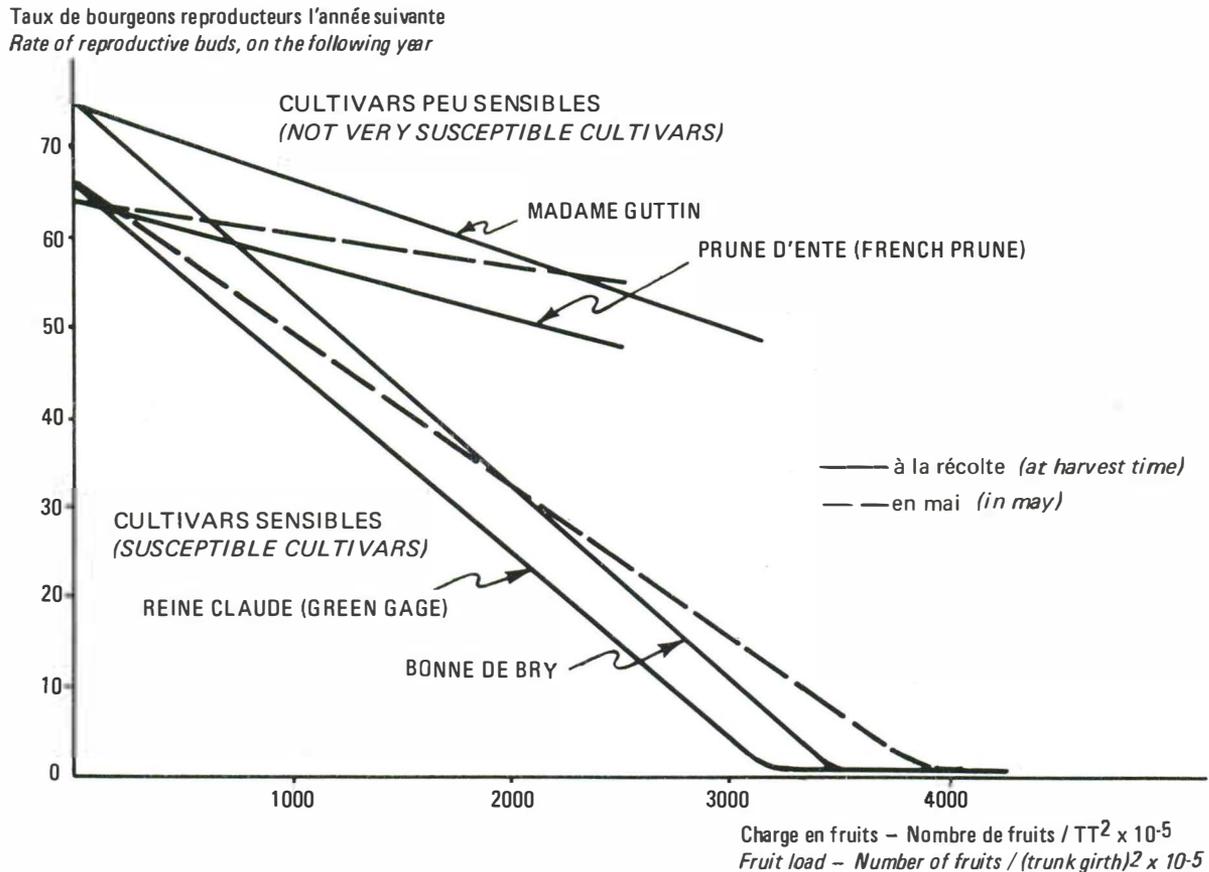


Figure 10 - SENSIBILITE A LA CHARGE EN FRUITS COMPAREE CHEZ QUATRE CULTIVARS. Le niveau de sensibilité est donné par la pente des droites de régression «taux de bourgeons reproducteurs formés selon la charge en fruits». *SUSCEPTIBILITY TO FRUIT LOAD IN FOUR CULTIVARS. The level of susceptibility is given by the slope of regression line «reproductive buds rate previous year fruit load».*

niveaux. Il ne faut pas en conclure que chez l'espèce Prunier il n'existe que deux niveaux de sensibilité, et ceci pour plusieurs raisons :

- le nombre de cultivars étudiés est trop restreint,
- la fluctuation du niveau de sensibilité d'une année à l'autre est parfois trop forte pour que soient significatives des différences faibles si elles existent, en particulier entre Prune d'Ente et Madame Guttin,
- le comportement de Président, inverse de celui de ces deux cultivars, pourrait résulter d'une très forte sensibilité. Cela indiquerait l'existence d'un troisième niveau. Mais les causes de ce comportement n'ayant pas été étudiées, les autres hypothèses sont tout aussi valables (voir plus haut).

Mais si toutefois, chez le Prunier domestique, il n'existe effectivement que deux niveaux de sensibilité à la charge en fruits, cela signifie qu'il s'agit d'un caractère simple commandé par un seul gène présentant deux allèles, l'un dominant, l'autre récessif.

Même si le comportement de Président résulte d'une sensibilité plus forte, son caractère pourrait encore être commandé par ce seul gène à deux allèles. Cela signifierait que les deux allèles ne présenteraient pas entre eux de relation «dominant-récessif». Les trois combinaisons possibles des deux allèles correspondraient alors aux trois niveaux.

CONCLUSION

Les résultats obtenus par ces longues études sur l'alternance confirment pleinement la double hypothèse formulée sur les causes variétales du phénomène.

Celui-ci est commandé par deux caractères propres à chaque cultivar :

- tout d'abord la fertilité intrinsèque qui règle le niveau de production et donc la possibilité d'alternance. Ce caractère est en fait la résultante de trois sous-caractères.

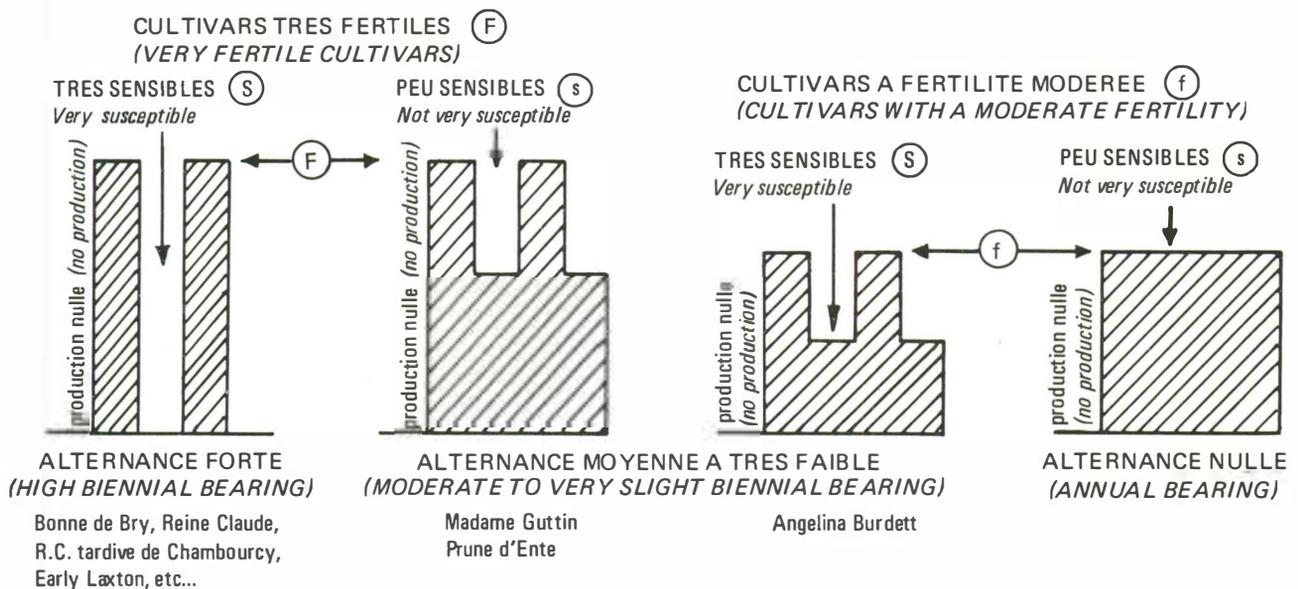


Figure 11 - MODALITES D'ALTERNANCE SELON LES NIVEAUX DES FACTEURS GENETIQUES : FERTILITE INTRINSEQUE ET SENSIBILITE A LA CHARGE EN FRUITS.

FATTERNS OF BIENNIAL BEARING ACCORDING TO THE LEVEL OF GENETICAL CHARACTERS : INTRINSIC FERTILITY AND SUSCEPTIBILITY TO FRUIT LOAD.

- ensuite la sensibilité à la charge en fruits qui règle la réponse du cultivar à la production commandée par le précédent caractère.

Selon leurs niveaux respectifs, ces deux caractères (fertilité intrinsèque et sensibilité) déterminent les différents types d'alternance. Cela est schématisé dans la figure 11 établie à partir de deux niveaux pour chacun d'eux.

Cultivars à fertilité élevée et sensibilité forte (FS).

C'est apparemment le cas le plus répandu (Bonne de Bry, Reine Claude, Reine Claude tardive de Chambourcy, Reine Claude Léon Hisse, Opal, Early Laxton ...).

C'est pour eux que l'alternance est la plus forte et totale. Le niveau élevé de fertilité peut en effet se traduire par une production très élevée qui de ce fait et à cause d'une forte sensibilité entraînera une production nulle l'année suivante.

Cultivars à fertilité élevée et sensibilité faible (Fs).

Il s'agit là de Prune d'Ente et de Madame Guttin. Chez eux, la fertilité est à vrai dire moins forte que celle de la plupart des précédents cultivars. Mais leur comportement alternant différent résulte aussi et surtout de leur sensibilité moins marquée. Ainsi ils sont susceptibles après une année de forte charge, de produire encore relativement bien, minimisant ainsi les écarts entre les deux phases.

Cultivars à fertilité moyenne et sensibilité forte (fS).

Les cultivars à fertilité plus réduite sont assez rares, la

sélection ayant probablement favorisé ceux à forte productivité. Le bas niveau de ce caractère suffit à lui seul, et ce d'autant mieux qu'il est plus bas, à empêcher toute alternance. La forte sensibilité peut cependant faire apparaître chez les cultivars où la fertilité n'est pas suffisamment basse, une légère alternance. A ce groupe appartient Angelina Burdett.

Cultivars à fertilité moyenne et sensibilité faible (fs).

L'association de ces deux caractères conduit bien entendu à une alternance très faible ou nulle. Nous n'avons pas rencontré ce cas parmi les cultivars étudiés.

Cette classification en quatre groupes de modalité d'alternance est schématique. On sait en effet que l'aptitude à produire présente une infinité de niveaux et non pas deux seulement. Il n'est pas exclu que le caractère sensibilité présente plus de deux niveaux. Il existe par conséquent toutes les possibilités de comportements intermédiaires entre ceux qui sont donnés ici.

DISCUSSION

Nos recherches n'avaient pour objet que de mettre en évidence les causes variétales des différentes modalités de l'alternance, c'est-à-dire les caractères génétiques à l'origine de ce comportement. C'est chose faite.

Mais bien sûr un certain nombre de questions se posent au lecteur à la fois sur les mécanismes du phénomène en général et à partir des résultats nouveaux obtenus par nos

travaux.

Il s'agit là de domaines immenses dans la physiologie de la reproduction végétale qu'il n'est pas question de développer ici, d'autant plus que, comme on l'a déjà dit, les connaissances sont encore très incomplètes sur tous ces mécanismes et d'une façon plus générale sur ceux de l'induction florale. Bien souvent donc on en est réduit à des hypothèses.

Pour ce qui est de l'alternance, nous ne ferons que donner ici une esquisse des mécanismes possibles :

Pour former les bourgeons reproducteurs, l'obstacle que représente la présence de fruits peut résulter d'une compétition entre ces organes, favorable au développement du fruit au détriment de la formation de ces bourgeons. Cette première interprétation a longtemps été en honneur comme une illustration du fameux rapport C/N. Elle est actuellement un peu délaissée au profit de celle d'une véritable inhibition exercée par le fruit sur les processus de formation de bourgeons floraux. Un certain nombre de résultats non définitifs laissent en effet penser que les gibbérellines élaborées par la semence diffusaient hors du fruit en grossissement sur l'arbre. On sait que ces substances de croissance empêchent la formation des bourgeons reproducteurs chez les arbres fruitiers. Il n'est toutefois pas exclu que compétition et inhibition coexistent.

Si compétition il y a, elle pourrait se faire par l'intermédiaire de la feuille. Il existe en effet une corrélation positive entre la surface foliaire et le nombre de bourgeons reproducteurs formés. Or il est aussi démontré que la présence de fruits entraîne une réduction de cette surface. Il se pourrait donc que la réduction du nombre de bourgeons reproducteurs formés en présence de fruits soit due en fait à la réduction de la surface foliaire, elle-même résultant de la compétition exercée par le fruit.

On peut alors s'interroger sur les mécanismes foliaires de l'induction florale. On les a d'abord expliqués par la théorie du rapport C/N selon laquelle la tendance à induire serait déterminée par des teneurs en glucides dans la plante relativement élevées par rapport à celles des substances azotées. Les glucides sont élaborés par les feuilles. Puis ces mécanismes ont été attribués à une hormone de floraison qui après avoir été hypothétique, semble bien inexistante. Selon une hypothèse plus récente, le rôle de la feuille serait indirect ; en détournant à son profit les cytokinines, hormones de croissance synthétisées dans les racines, la feuille modifierait variablement, selon sa surface, les équilibres entre diverses substances de croissance jouant un rôle dans l'induction florale. En fait tous ces mécanismes sont certainement complexes et on comprend alors qu'à différents niveaux puissent s'imbriquer des processus de compétition et d'inhibition.

A partir des résultats des travaux que nous avons menés pendant quinze ans, d'autres questions se posent :

Il en est de la fertilité intrinsèque, dont on a vu que le niveau variait selon les cultivars, comme de tous les caractères génétiques. C'est dire que son expression est conditionnée par les facteurs du milieu. On a déjà vu à quel point elle pouvait être modifiée par le climat de l'année, en particulier sur la composante «aptitude du bourgeon reproducteur à donner du fruit». Mais il n'est pas exclu que des facteurs beaucoup plus stables du milieu soient déterminants quant au niveau de ce caractère. Il se pourrait en particulier que la photopériode joue ce rôle sur la composante «aptitude à former des bourgeons reproducteurs». Et les données acquises dans le Sud-ouest de la France ne sont peut-être pas identiques à celles qui auraient été obtenues dans des zones à photopériode différente, en l'occurrence plus au nord. Quelques travaux sur d'autres espèces fruitières montrent que l'aptitude à former des bourgeons reproducteurs peut varier selon la photopériode. Cette aptitude est une composante importante de la fertilité intrinsèque. Mais on a vu que dans un milieu géographique donné, l'expression de cette aptitude était relativement stable, le taux maximum de bourgeons reproducteurs étant relativement constant. Ce n'est pas le cas de l'expression du sous-caractère «aptitude du bourgeon reproducteur à donner du fruit» qui dans les mêmes conditions physiologiques de l'arbre peut varier assez considérablement d'une année à l'autre.

Pour ce qui est de la sensibilité à la charge en fruits, puisqu'elle est mesurée à partir des taux de bourgeons reproducteurs formés, à ce niveau là, son expression n'est donc pas particulièrement affectée par le milieu. Il est pour l'instant difficile de savoir si elle l'est à un autre niveau. Les mécanismes de cette sensibilité sont en effet inconnus puisqu'on est encore très mal renseigné sur l'action du fruit sur la formation des bourgeons reproducteurs, *a fortiori* sur les raisons pour lesquelles cette action est plus ou moins marquée selon les cultivars.

Un certain nombre d'hypothèses peuvent être formulées quant à ce caractère de sensibilité à la charge en fruits, mais dans notre méconnaissance actuelle des mécanismes de base, nous ne considérerons, pour simplifier, que le cas où l'action du fruit consisterait en une inhibition exercée par la gibbérelline qui diffuserait hors du fruit. Plusieurs hypothèses peuvent alors être formulées :

- la synthèse des gibbérellines par la semence différerait selon les cultivars en qualité (types de gibbérellines) ou en quantité.
- la migration à partir du fruit serait plus ou moins effective.
- la sensibilité à cette substance serait plus ou moins marquée au niveau des sites floraux.

BIBLIOGRAPHIE

Toute la première partie de cette mise au point, consacrée à des rappels sur des notions acquises par ailleurs, donne des résultats de nombreux travaux. Pour alléger le texte, les références et leurs auteurs n'ont pas été donnés. On pourra les retrouver dans la bibliographie des publications de l'auteur.

COURANJOU (J.). 1970.

Recherches sur les causes génétiques et les mécanismes de l'alternance du Prunier domestique (*Prunus domestica* L.).
I.- Mise en évidence de deux caractères de productivité comme

facteurs d'alternance. Incidence d'un élément du milieu sur l'expression de l'alternance et sa modification.
Ann. Amélior. Plantes, 20, 297-318.

COURANJOU (J.). 1972.

L'alternance chez les arbres fruitiers. Etudes particulières sur Prunier domestique.
La Défense des Végétaux, 155, 120-141.

COURANJOU (J.). 1978.

Recherches sur les causes génétiques et les mécanismes de l'alternance du Prunier domestique (*Prunus domestica* L.).
II.- Effet de la charge en fruits d'une partie de l'arbre sur l'induction florale dans le reste de l'arbre, dépourvu de fruits ; niveau d'autonomie entre les deux parties selon les cultivars.
Physiologie végétale, 16 (3), 505-520.



La consommation des fruits exotiques en France

Etude économique 1981.

Cette brochure de format 15,5 x 24 en 112 pages, avec de nombreux graphiques et annexes, fait le point du marché des fruits exotiques en France, analyse leur consommation (notoriété, image, motivations, freins) et propose une politique marketing.

Fruits exotiques retenus : ananas, avocat, noix de coco, mangue, goyave, papaye, kiwi, fruits de la passion, citron vert, kaki, litchi.

Commande à adresser

CTIFL - 22, rue Bergère - 75009 PARIS

Prix Franco TTC : 60 F.

La consommation des agrumes en France.

Enquête auprès du public.

Etude économique, 1981.

Cette brochure, de format 15,5 x 24 en 80 pages, donne l'analyse des résultats d'une enquête menée auprès de 1.000 ménagères sur leur consommation en oranges, clémentines et pamplemousses.

Evolution de la consommation, fréquence des achats, critères, lieux d'achats, préférences, occasions des consommations, sont abordés.

Commande à adresser

CTIFL - 22, rue Bergère - 75009 PARIS

Prix franco TTC : 100 F