

Etude de la croissance et du développement des bourgeons du pêcher cultivé à l'île de la Réunion : application à l'élaboration d'un itinéraire cultural

P. BALANDIER*, F. CAPITAN*, S. QUIGNOT*, R. RAGEAU* et E. PARISOT**

Study of the growth and the development of peach tree buds on the Reunion Island : application to the working out of a cultural itinerary.

P. BALANDIER, F. CAPITAN, S. QUIGNOT, R. RAGEAU and E. PARISOT

Fruits, vol. 47, n°6, p. 679-689

SUMMARY - The development of different peach tree varieties cultivated at different altitudes under the tropical climate of the Reunion Island has been analyzed. Biological and biochemical studies of the growth abilities of the vegetative and floral buds allow to define, at least part of it, the determinism of their growth control. Particularly, an actual dormancy can be observed with the vegetative buds, even if it is sometimes for a short period. It follows and precedes some correlative inhibitions acting on the buds. These inhibitions seem to be the basis of the bud burst and blossom erratism noticed in warm conditions. Considering this hypothesis, a cultural itinerary is proposed aiming at ensuring a satisfactory peach tree development under tropical conditions.

Etude de la croissance et du développement des bourgeons du pêcher cultivé à l'île de la Réunion : application à l'élaboration d'un itinéraire cultural.

P. BALANDIER, F. CAPITAN, S. QUIGNOT, R. RAGEAU et E. PARISOT

Fruits, vol. 47, n° 6, p. 679-689

RESUME - Le développement de différentes variétés de pêcher cultivées à des altitudes diverses sous le climat tropical de l'île de la Réunion a été analysé. Les études biologiques et biochimiques des capacités de croissance des bourgeons végétatifs et floraux ont permis d'établir, au moins en partie, le déterminisme du contrôle de leur croissance. En particulier, quoique parfois pour une durée faible, une dormance véritable s'installe chez les bourgeons végétatifs. Elle suit et précède elle-même un ensemble d'inhibitions corrélatives agissant sur les bourgeons, qui semblent être à la base de l'erratism de débourrement et de floraison observé dans les conditions chaudes. A partir de cette hypothèse, un itinéraire cultural est proposé, destiné à assurer un développement satisfaisant du pêcher en condition tropicale.

KEYWORDS: Réunion, *Prunus persica*, tropical climat, dormancy, dormancy breaking, buds, growth, biological development, flowering, crop management.

MOTS CLES : Réunion, *Prunus persica*, climat tropical, dormance, levée de dormance, bourgeon, croissance, développement biologique, floraison, conduite de la culture.

Introduction

Dans les zones de climat tempéré, la biologie des arbres fruitiers indigènes se caractérise globalement par une période de croissance active (printemps-été) et par une période de

repos (automne-hiver). Selon la cause de la non-croissance des bourgeons, il est classique de distinguer 3 types de repos :

- la quiescence,
- l'inhibition corrélatrice,
- la dormance (CRABBE, 1987).

La quiescence est un état engendré par la déficience d'un des facteurs du milieu (température, sécheresse, éléments nutritifs, etc.) qui provoque l'arrêt de croissance des bourgeons. La croissance reprend dès que le facteur redevient favorable.

* Unité Associée de Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier (PIAF), INRA-Université Blaise Pascal, Domaine de Crouelle, F-63039 Clermont-Ferrand Cedex, France.

** CIRAD-FLHOR, Station de Bassin-Martin, BP 180, F-97455 Saint-Pierre Cedex, île de la Réunion.

L'inhibition corrélative correspond au type de repos durant lequel la croissance du bourgeon est inhibée par l'action d'un ou plusieurs autres organes (autres bourgeons, feuilles, tiges, racines, etc.). La suppression de l'organe inhibiteur permet la reprise de croissance immédiate du bourgeon.

Enfin, durant la dormance, la cause de l'inhibition de croissance se situe dans le bourgeon lui-même. Le bourgeon est incapable de croître, même si tous les facteurs de l'environnement sont favorables et toutes les inhibitions par corrélation supprimées. Une période de froid est alors nécessaire pour que la dormance soit éliminée et que la croissance du bourgeon soit possible.

Il est habituellement admis, sous climat tempéré, que le développement d'inhibitions corrélatives durant l'été conduit à l'arrêt de croissance des bourgeons puis à l'installation d'une véritable dormance. Cette dernière se lève dans le courant de l'automne à la faveur des températures basses. Les bourgeons sont alors quiescents et ne reprennent une croissance rapide qu'avec les températures plus tièdes du printemps.

Lorsque les fruitiers d'origine tempérée sont cultivés sous des climats tropicaux, un certain nombre de modifications du développement des arbres est observable. La croissance végétative devient particulièrement vigoureuse et se termine tard en saison ; de même, la défoliation des arbres est tardive et étalée. Plus frappant encore, le débourrement et la floraison après la période de repos sont éparés et très échelonnés dans le temps, conduisant à une fructification faible voir nulle (GIESBERGER, 1972). Ces anomalies de comportement ont été désignées sous le vocable d'erratisme. C'est par exemple le cas du pêcher cultivé à l'île de la Réunion (LAM-YAM, 1989).

Si de nombreuses techniques (tailles, arcures de rameaux, contraintes hydriques, pulvérisation de composés chimiques divers, etc.) ont été développées afin de pallier l'erratisme ou ses effets (GIESBERGER, 1975 ; EREZ, 1987), aucune ne donne entièrement satisfaction. Leurs résultats souffrent en particulier d'une reproductibilité aléatoire, attribuable à l'empirisme sur lequel elles ont été bâties, lui-même corollaire du manque de connaissances sur la physiologie de l'arbre. Ainsi, les causes mêmes de l'erratisme demeurent obscures : il est rattaché à un défaut de froid durant la période de repos pour lever une éventuelle dormance (l'erratisme serait alors dû à une levée imparfaite de dormance) ; mais la dormance, telle qu'elle a été définie plus haut, n'a jamais elle-même été indubitablement caractérisée dans des contextes tropicaux. Même les descriptions précises des rythmes de croissance et de développement des bourgeons végétatifs et floraux restent très rares (LAM-YAM, 1989).

L'extension et la régularisation de la production du pêcher dans les zones de basse altitude font partie des objectifs d'un programme développé par le CIRAD-FLHOR sur l'île de la Réunion ; ils supposent, en particulier, l'établissement d'un itinéraire cultural fiable. Compte tenu du manque de connaissances sur la physiologie de l'arbre, certaines données ont dû être précisées au préalable : il s'agit des caractéristiques et du déterminisme du rythme de croissance et de développement des bourgeons du pêcher cultivé sous climat tropical et, en particulier, des modalités d'une dormance éventuelle.

Matériel et méthodes

Vergers et variétés

L'étude a eu lieu à l'île de la Réunion durant 3 années consécutives (1989, 1990 et 1991) sur les pêchers de 3 vergers du CIRAD-FLHOR, choisis pour l'homogénéité de leurs caractéristiques d'ensoleillement, de pluviométrie et de composition du sol : Bassin-Martin (330 m), Colimaçons (750 m) et Cilaos (1250 m). Seules la température des sites changeait du fait d'altitudes différentes, mais les variations thermiques enregistrées pour chacun d'eux suivaient une courbe semblable tout au long de l'année (figure 1).

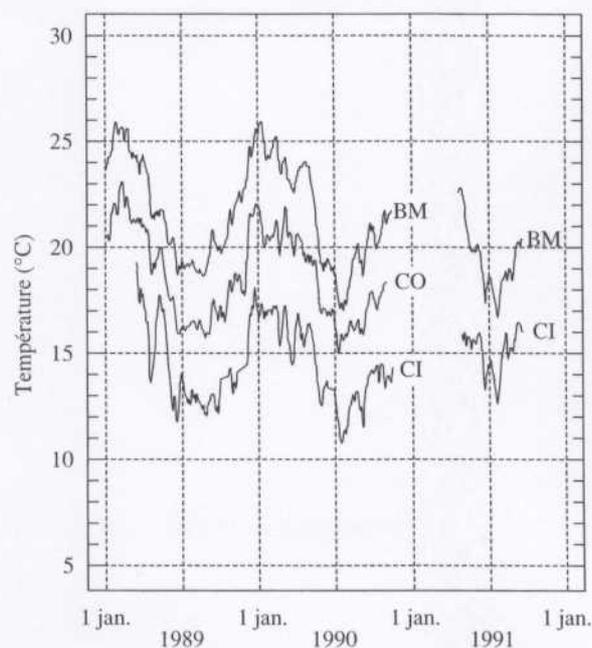


Figure 1. Températures moyennes enregistrées sous abri à Bassin-Martin (BM), Colimaçons (CO) et Cilaos (CI) en 1989, 1990 et 1991.

3 variétés de pêcher ayant des besoins en froid différents ont été utilisées (les unités de froid ont été exprimées sur la base du modèle UTAH de RICHARDSON *et al*, 1974) : Armking (600 unités de froid), Flordabelle (150 unités) et Flordared (100 unités). Les arbres ont été conduits de la même façon dans les 3 vergers : taille d'éclaircissage d'été en janvier, taille d'hiver en juillet (suppression, en particulier, du tiers supérieur des rameaux les plus longs) et irrigation au goutte à goutte durant la période sèche (mai à octobre).

Suivi phénologique des arbres

Les arbres ont été régulièrement suivis pour établir avec précision leurs caractéristiques de débourrement et de floraison, en fonction de leur appartenance à tel verger et telle variété : dans chacun des cas, des données phénologiques ont été collectées à partir de l'observation, tous les 15 jours, de l'ensemble des bourgeons d'une charpentière de 2 arbres différents. Ainsi les dates de débourrement des bourgeons végétatifs, la longueur éventuelle des pousses issues de ces débournements, les dates d'arrêt de croissance des pousses, les dates

d'apparition des différents stades phénologiques des bourgeons floraux (échelle de BRES *et al.*, 1970), de même que les éventuelles chutes de bourgeons ont été notées. La croissance estivale estimée à partir de la mesure de la longueur des pousses feuillées a également été suivie.

Quantification de l'inertie de croissance des bourgeons végétatifs

Boutures de nœuds isolés

Tous les 15 jours, environ 10 rameaux, considérés comme un échantillonnage représentatif et prélevés sur chacune des 3 variétés dans chacun des vergers, ont été découpés en segments de 6 cm de long (boutures). Sur chacun de ces segments un seul nœud présentant un ou plusieurs bourgeons a été conservé à 1 cm de l'extrémité apicale alors que les autres nœuds éventuellement présents étaient éliminés avec précaution au scalpel. La base des boutures était mise à tremper dans de l'eau et leur extrémité apicale paraffinée afin de limiter les pertes en eau. La centaine de boutures ainsi préparées pour chaque prélèvement a été placée en enceinte climatisée à température constante et sous un éclairage artificiel de type fluorescent (photopériode de 12 h / 24 h). La date de débourrement des bourgeons végétatifs a été notée au cours d'observations effectuées tous les 2 jours. Le délai moyen de débourrement (DMD) du lot de bourgeons (moyenne arithmétique des délais individuels de débourrement) a pu ensuite être calculé.

Les variations du DMD au fil des prélèvements sont couramment interprétées en termes d'évolution des capacités de croissance des bourgeons (RAGEAU, 1978); ainsi, une augmentation des DMD traduit l'augmentation de l'inertie de croissance des bourgeons. Ce test "boutures" a été réalisé aux températures de 6, 10, 14, 20 et 25 °C.

Dosage des nucléosides triphosphates

La technique mise au point par GENDRAUD (1975) sur les tubercules de topinambour a été adaptée aux bourgeons du pêcher. Les nucléosides triphosphates non adényliques (NTP), et en particulier la guanosine triphosphate, sont nécessaires aux biosynthèses liées à la croissance. Une augmentation de la teneur en NTP consécutive à un apport exogène d'adénosine révèle une certaine capacité du matériel à orienter ses disponibilités énergétiques vers le processus de croissance et est considérée comme un bon marqueur de la capacité intrinsèque de croissance. Ce test "nucléotides" a été mis en œuvre en 1990, sur les bourgeons issus des vergers de Bassin-Martin et Cilaos.

4 bourgeons végétatifs axillaires exempts de tout fragment de tige ont été prélevés à la lame de rasoir sur différents rameaux et immédiatement placés pendant 16 h à l'obscurité et à une température de 10 °C, sur une solution d'adénosine 10 mM. L'adénosine absorbée par les bourgeons est métabolisée en adénosine triphosphate (ATP) et/ou en NTP. Un échantillon témoin de 4 bourgeons a été placé dans les mêmes conditions sur de l'eau distillée pour permettre d'évaluer l'état initial des pools de nucléosides triphosphates. Après incubation, les bourgeons ont été immédiatement lyophilisés puis conservés au congélateur à -20 °C jusqu'au dosage des nucléosides triphosphates.

Pour ce dosage, les bourgeons, après ablation de leurs écailles sous la loupe binoculaire, ont été traités individuellement selon la méthode de KEPPLER *et al.*, (1970). Le dosage enzymatique de l'ATP a été effectué en utilisant le système luciférine-luciférase (extrait de queues de luciole). Les NTP ont été dosés indirectement par la même méthode après leur transformation en ATP par la nucléoside diphosphate kinase et en présence d'un excès d'adénosine diphosphate. Les résultats sont exprimés en pmoles d'ATP ou de NTP rapportées à la quantité (en mg) de protéines de l'extrait, déterminée selon la méthode de BRADFORD (1976).

Suivi du développement et de la croissance des ébauches florales

Tous les 15 jours des coupes de bourgeons floraux ont été réalisées à la lame de rasoir et sous la loupe binoculaire. Le stade morphologique atteint par les ébauches a été noté (échelle de MONET et BASTARD, 1968) afin d'établir leur dynamique de différenciation. Ces observations ont également permis de dénombrer les ébauches éventuellement nécrosées.

Les coupes des bourgeons ont été arrêtées après observation du dernier stade de différenciation (ébauche entièrement formée), et les ébauches ont alors été pesées immédiatement après leur extraction des bourgeons sous la loupe binoculaire.

Résultats

Dans le cadre limité de cet article, les résultats de l'étude n'ont pu être présentés dans leur totalité. Seuls les figures et tableaux les plus significatifs et importants ont été sélectionnés. Cependant la teneur d'un certain nombre de résultats non illustrés est évoquée.

Rythme général de développement des bourgeons

Quel que soit le site considéré, la croissance végétative du pêcher à l'île de la Réunion s'effectue en 2 vagues distinctes au cours d'un cycle annuel (figure 2) : la 1^{re} vague de croissance débute en août-septembre et se termine en octobre-novembre, la 2^e commence en janvier-février pour finir en avril-mai. Ces 2 phases sont séparées par une période de repos.

Calée sur ces 2 vagues de croissance végétative la différenciation des ébauches florales s'effectue également en 2 fois : à partir de février pour les bourgeons portés par la 1^{re} vague et à partir d'avril pour ceux portés par la 2^e. Une fois l'organogenèse florale achevée, la croissance des ébauches aboutit à la floraison en août-septembre (figure 2).

La production dépend donc directement de la qualité du débourrement et de la floraison en août-septembre ; c'est à cette époque qu'il sera fait référence lorsque seront utilisés par commodité les termes de "débourrement" et de "floraison".

Evolution de l'inertie de croissance des bourgeons végétatifs mesurée par le test sur boutures

Le conditionnement des boutures de nœuds à 25 °C a permis d'établir les dynamiques d'inertie de croissance des bourgeons végétatifs durant la période de repos précédant le

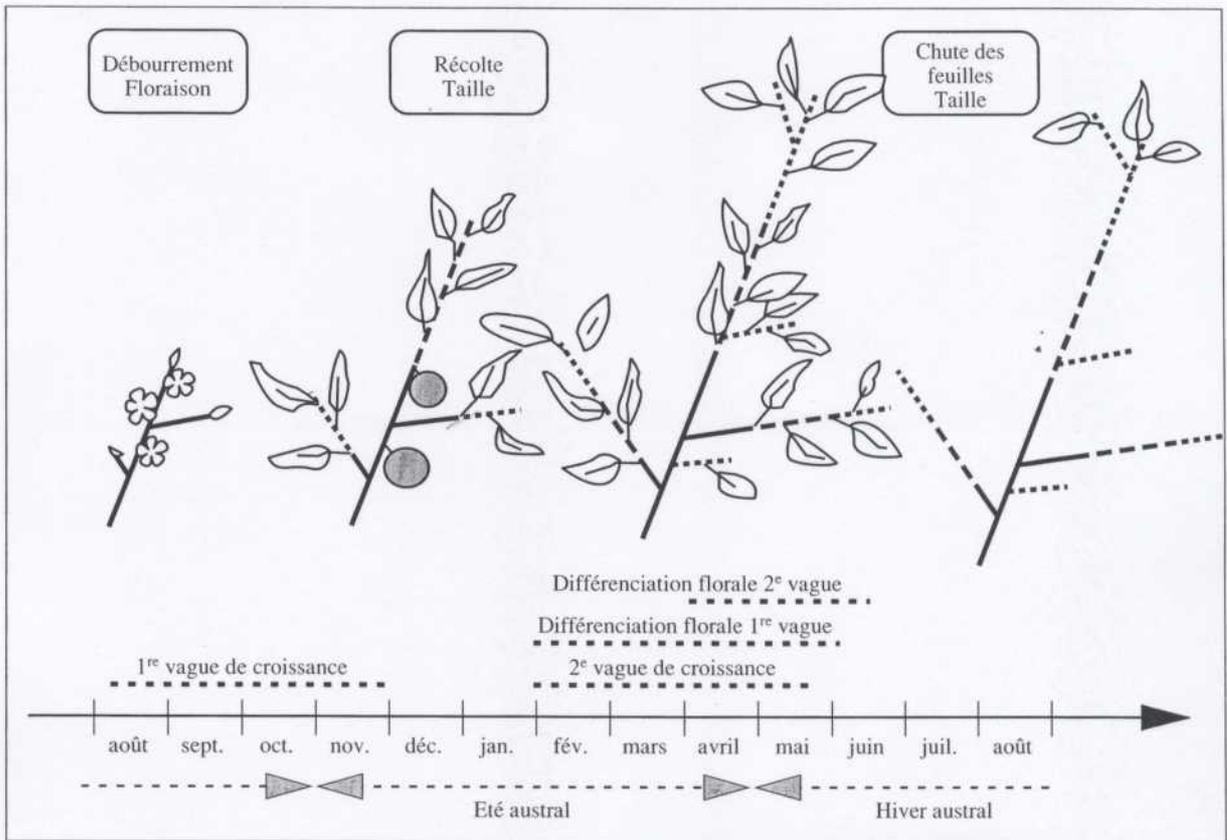


Figure 2. Représentation schématique du rythme annuel de développement des bourgeons du pêcher à La Réunion.

débourement de printemps. Globalement, les courbes ont la forme d'une cloche plus ou moins aplatie suivant la variété, le verger et l'année d'étude. La figure 3 donne les exemples très significatifs relatifs aux vergers de Bassin-Martin et de Cilaos en 1989 ; les courbes correspondant à Colimaçons se situeraient entre celles des 2 sites précédents. Les valeurs de DMD ne sont jamais très élevées (toujours inférieures à 20 jours). La décroissance des valeurs de DMD (donc de l'intensité de l'inhibition de croissance) en fin de période de repos est fonction du verger et de la variété : pour un site donné, la décroissance des DMD s'observe d'abord pour les variétés Flordabelle et Flordared alors que pour une variété donnée elle s'observe d'abord à Cilaos, puis à Colimaçons et enfin à Bassin-Martin.

Capacité de croissance des bourgeons végétatifs estimée par le test "nucléotides"

La figure 4 présente quelques exemples de la mesure des teneurs en nucléotides après incubation sur eau ou sur solution d'adénosine des bourgeons prélevés à Bassin-Martin sur Flordared et à Cilaos sur Armking. De l'ensemble des résultats, il ressort que, d'une façon générale, les teneurs initiales en ATP et en NTP des bourgeons (incubation sur eau), élevées pour les premiers prélèvements, diminuent progressivement par la suite avant de redevenir élevées pour les derniers prélèvements. La capacité des bourgeons d'augmenter ces pools à partir de l'apport exogène d'adénosine dépend du pool considéré : pour l'ATP, elle persiste, globalement, tout au long de

la période de repos alors que pour les NTP, elle est forte pour les premiers prélèvements, très faible ou nulle pour les suivants puis augmente à nouveau lors des dernières mesures, quelque temps avant le début du débourement *in situ*. Dans presque tous les cas l'augmentation du pool de NTP, lorsqu'elle a lieu, est nettement inférieure à celle du pool d'ATP.

Différenciation et croissance des bourgeons floraux

Au niveau de l'arbre, le développement floral peut être suivi par l'étude de l'évolution du pourcentage d'ébauches ayant atteint ou dépassé le stade f (ébauche pratiquement complète) de l'échelle de MONET et BASTARD (1968), au fil des prélèvements. La figure 5 montre les exemples significatifs des résultats observés pour les sites de Bassin-Martin et Cilaos en 1989. Indépendamment de la variété ou du site considéré, cette évolution est relativement lente pour les ébauches de la 1^{re} vague de croissance qui sont alors rattrapées en fin de développement par celles de la 2^e vague dont l'évolution est plus rapide. Un effet site est observable : les évolutions sont d'autant plus rapides que l'altitude du verger est faible, en particulier pour les variétés Flordabelle et Flordared.

Un pourcentage non négligeable de nécroses des ébauches a été observé (tableau 1). Il est particulièrement élevé pour les ébauches de la 1^{re} vague de croissance alors qu'il est quasiment nul pour celles de la 2^e. Par ailleurs, un effet site est, dans ce cas encore, observable : pour les variétés Armking et

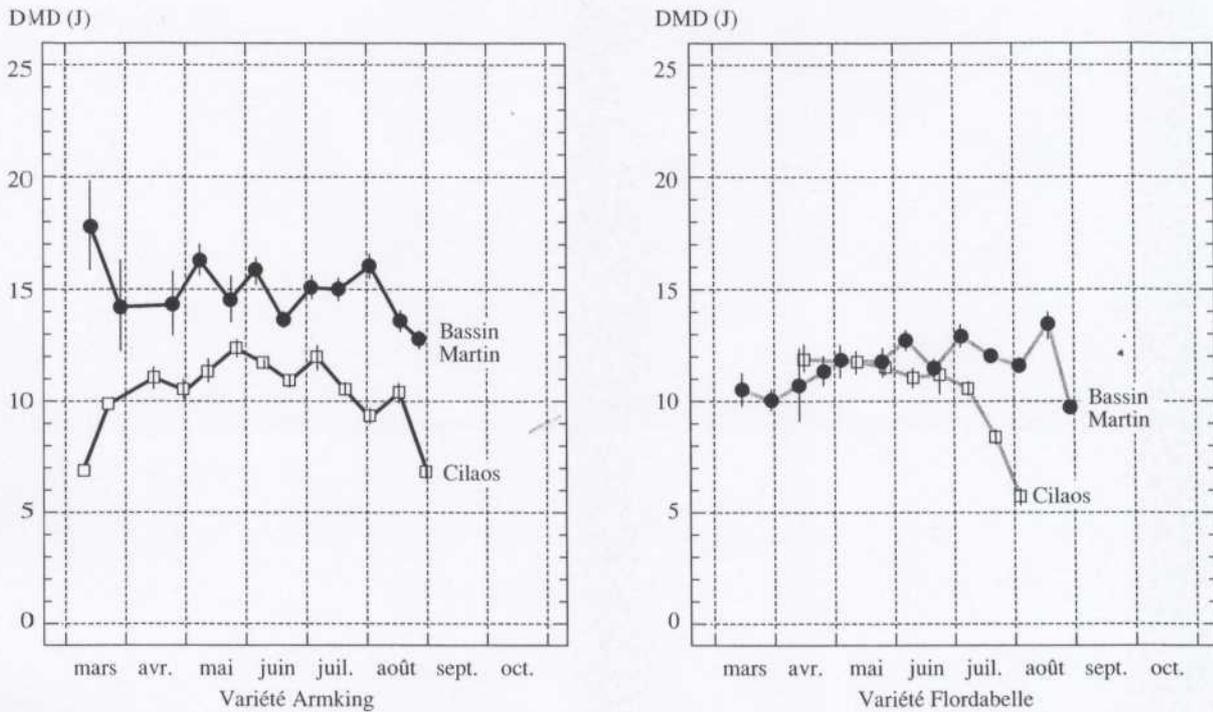


Figure 3. Evolution au cours du temps de l'intensité de l'inhibition de croissance des bourgeons végétatifs axillaires, quantifiée par le délai moyen de débourrement (DMD) de boutures à 25 °C. Résultats de l'année 1989. L'erreur standard sur le DMD est représentée par la barre verticale.

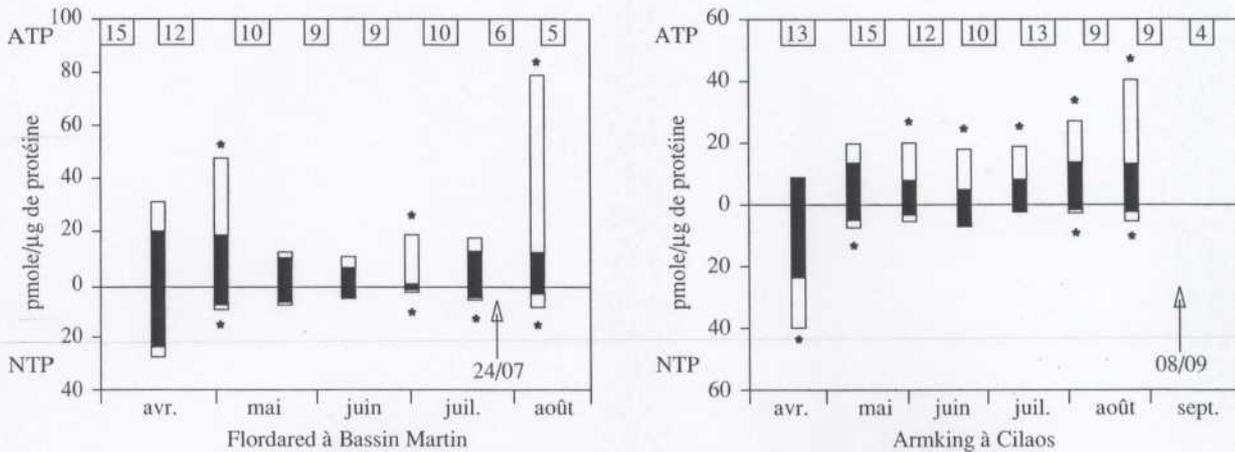


Figure 4. Evolution de la teneur en nucléosides triphosphates des bourgeons végétatifs axillaires. Résultats de l'année 1990. Pour chaque date de prélèvement, le rectangle noir représente la teneur en nucléosides triphosphates (ATP vers le haut, NTP vers le bas) des bourgeons après 16 heures d'incubation à 10 °C sur de l'eau distillée ; le rectangle blanc représente l'augmentation de la teneur en nucléosides triphosphates des bourgeons après incubation sur une solution d'adénosine 10 mM dans les mêmes conditions. Pour chaque date de prélèvement les valeurs représentées sont les moyennes sur les 4 bourgeons analysés. Le signe * indique que l'augmentation de la teneur en ATP ou en NTP après incubation sur adénosine est significative (test de Mann-Whitney au seuil $\alpha = 20\%$). Les chiffres encadrés en haut des figures sont les valeurs de DMD des bourgeons pour approximativement les mêmes dates de prélèvement. La flèche donne la date à laquelle 10 % des bourgeons ont débourré sur l'arbre.

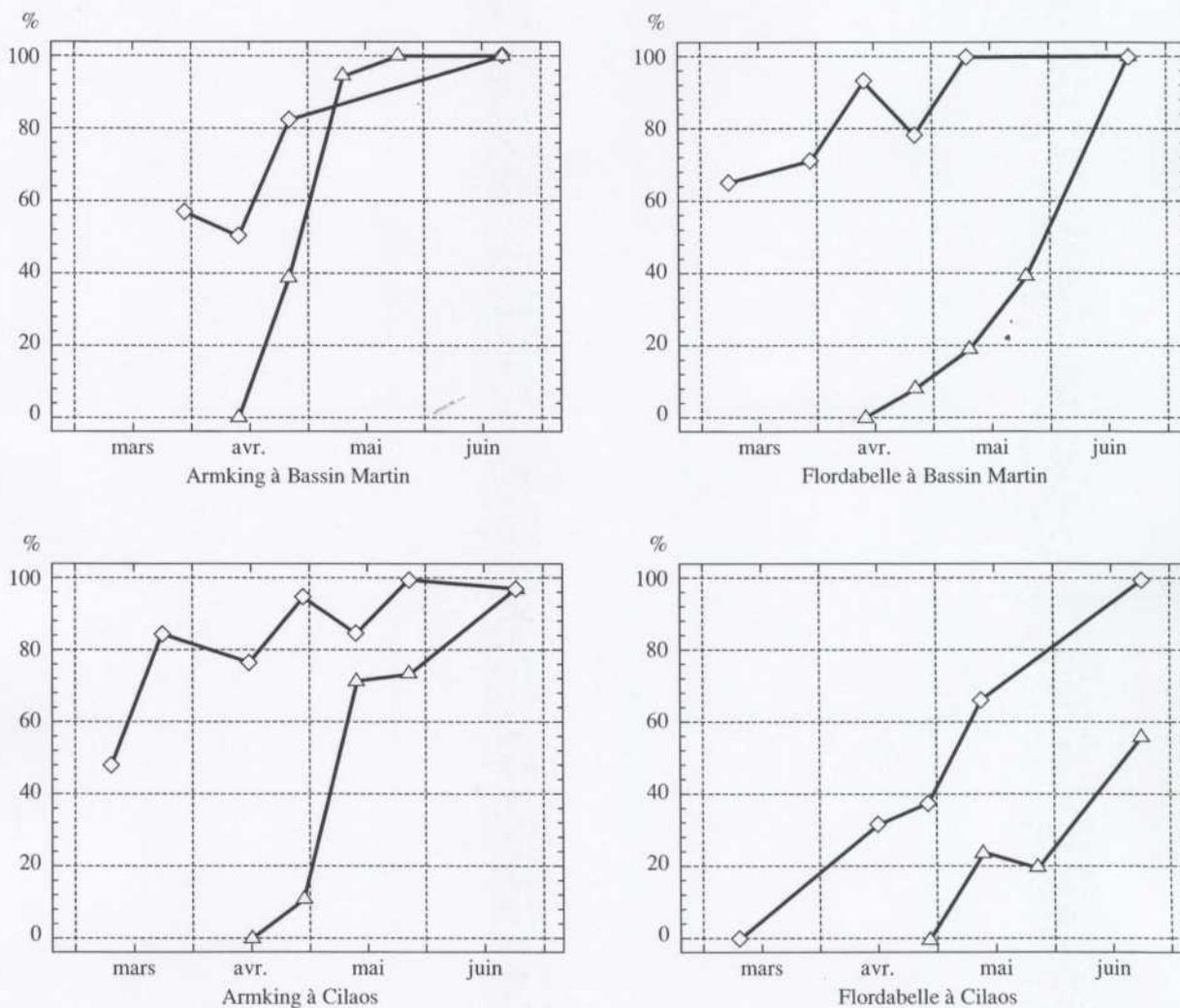


Figure 5. Différenciation des ébauches florales : évolution du pourcentage d'ébauches ayant atteint ou dépassé le stade f (ébauche pratiquement complète), selon l'appartenance des bourgeons aux pousses de 1^{re} \diamond ou de 2^e \triangle vague de croissance. Résultats de l'année 1989.

Site et Variété	1989		1990		1991		
	1V	2V	1V	2V	1V	2V	
Armking	Bassin Martin	72	3	60	3	35	0
	Colimaçons	-	6	50	20	-	-
	Cilaos	25	4	10	2	5	0
Flordabelle	Bassin Martin	79	6	-	-	-	-
	Colimaçons	44	2	-	-	-	-
	Cilaos	14	3	-	-	-	-
Flordared	Bassin Martin	-	-	20	6	40	0
	Colimaçons	-	-	60	2	-	-
	Cilaos	-	-	100	100	100	100

Flordabelle le pourcentage de nécroses des ébauches de 1^{re} vague augmente considérablement lorsque l'on passe du site le plus élevé au site le moins élevé ; c'est l'inverse qui est observé pour Flordared.

Une fois l'organogénèse terminée, la croissance des ébauches a été suivie, encore à l'échelle de l'arbre, en étudiant l'évolution de leur masse de matière fraîche. La figure 6 montre les exemples significatifs des croissances chez les variétés Armking et Flordabelle à Bassin-Martin et Cilaos en 1989. Indépendamment du site, de la variété ou de l'année d'étude, ces croissances se divisent en 2 périodes : la 1^{re} est caractérisée par une croissance très faible des ébauches, la 2^e par une croissance rapide qui va jusqu'à la floraison. Pour une variété donnée la croissance rapide des ébauches commence d'autant plus tôt que le verger est d'altitude élevée ; pour un site donné, elle commence plus tôt pour Flordabelle ou Flordared que pour Armking.

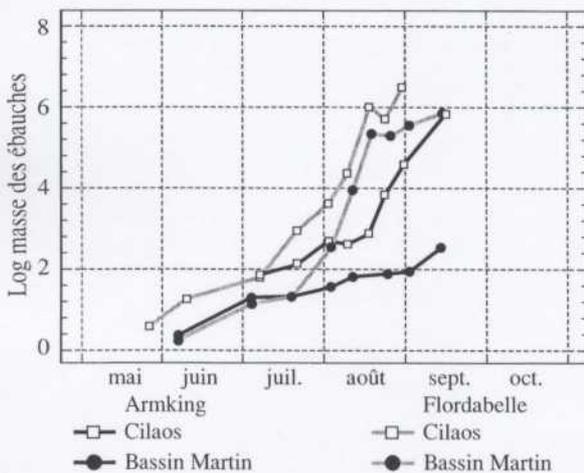


Figure 6. Croissance des ébauches florales : croissance moyenne en masse de matière fraîche. Résultats de l'année 1989. Les valeurs en ordonnée sont les transformations logarithmiques des valeurs de masses exprimées en 10⁴ g.

D'autres résultats non présentés indiquent qu'à l'échelle de l'arbre toutes les ébauches n'entrent pas en même temps en phase de croissance rapide. Si à Cilaos le délai entre les premières croissances rapides et les dernières est faible (15 jours au maximum), il est particulièrement important à Bassin-Martin (jusqu'à 2 mois pour Armking).

Dynamique de débournement sur les arbres

Les résultats présentés sur la figure 7 concernent les variétés Armking et Flordared sur les sites de Bassin-Martin et de Cilaos en 1990. Ils sont représentatifs de l'ensemble des résultats obtenus sur les 3 années d'étude : les dynamiques de débournement sont nettement différentes selon le site et la variété. Pour un site donné, Flordabelle et Flordared ont manifesté des débournements globalement plus précoces, plus resserrés et plus nombreux qu'Armking. Pour une variété donnée, moins le site est chaud, plus les débournements sont précoces, resserrés et nombreux. A Cilaos les dynamiques de débournement se sont avérées analogues à celles observées

sous climat tempéré, alors qu'à Bassin-Martin elles sont caractéristiques du phénomène d'erratisme présenté par les arbres d'origine tempérée cultivés en conditions tropicales.

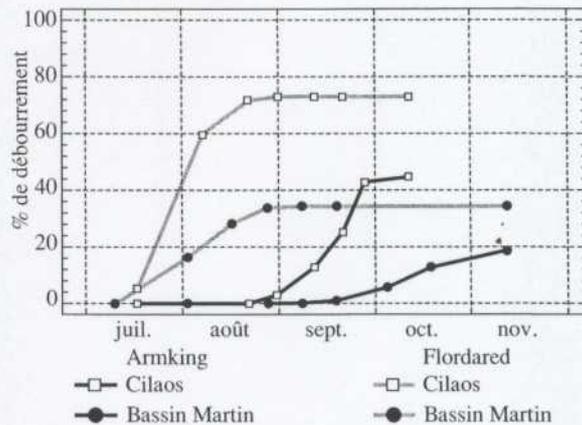


Figure 7. Débournement des bourgeons végétatifs au verger : évolution du pourcentage de bourgeons débourrés (axillaires et terminaux confondus). Résultats de l'année 1990.

Dynamique de floraison sur les arbres

Les résultats présentés sur la figure 8 concernent les mêmes combinaisons variété/site en 1990 que celles considérées à propos du débournement. Ils sont de même bien représentatifs de l'ensemble des observations. Les mêmes conclusions concernant l'effet site et l'effet variété peuvent être tirées pour la dynamique de floraison et pour celle du débournement, à l'exception toutefois du comportement de Flordared à Cilaos ; dans ce cas, en fait, toutes les ébauches florales sont nécrosées avant la floraison (tableau 1). Il faut signaler que le comportement de Flordabelle (observé en 1989) est différent de celui de Flordared : sa dynamique de floraison à Cilaos est conforme au gradient entre sites évoqué à propos du débournement.

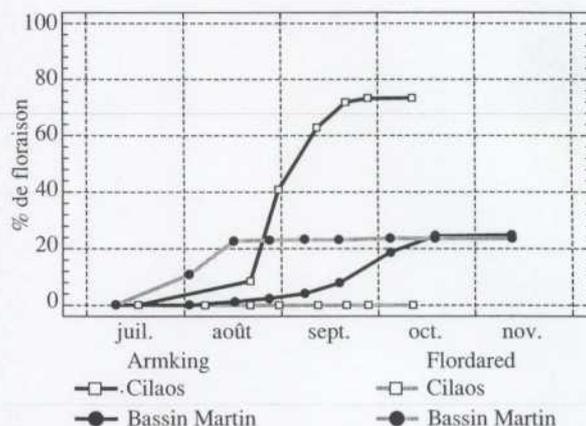


Figure 8. Floraison au verger : évolution du pourcentage de bourgeons floraux ayant atteint ou dépassé le stade B1 de l'échelle phénologique de BRES et al., 1970. Résultats de l'année 1990.

Dynamique de chute des bourgeons floraux et des jeunes fruits

Comme le montrent les courbes de la figure 9 concernant les variétés Armking et Flordared à Bassin-Martin et Cilaos en 1990, de forts pourcentages de chute d'organes floraux ont été observés quels que soient le site ou la variété considérés. Bien que ces courbes prennent en compte aussi bien les chutes des bourgeons floraux que celles de fleurs ou de jeunes fruits, il s'est avéré que, de façon générale, elles ont concerné des bourgeons floraux n'ayant pas, pour la plupart, présenté de développement phénologique important, à l'exception de la variété Flordared à Bassin-Martin, chez laquelle une bonne partie des chutes a concerné les jeunes fruits.

L'analyse des dynamiques de chutes est *a priori* plus complexe que celle du débourrement et de la floraison ; cependant, il semble que les chutes se développent globalement d'autant plus rapidement et plus intensément que le débourrement végétatif a lui-même été rapide et important (un cas extrême étant celui de Flordared à Cilaos).

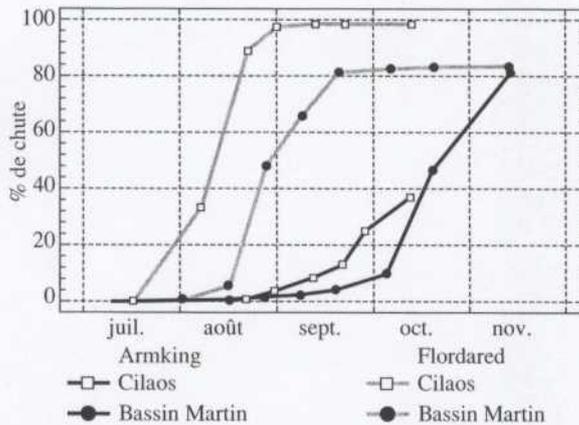


Figure 9. Chute des organes floraux : évolution du pourcentage cumulé de chutes de bourgeons floraux, de fleurs et de jeunes fruits. Résultats de l'année 1990.

Discussion

Déterminisme de l'incapacité de croissance des bourgeons végétatifs durant le repos

Les faibles valeurs de DMD obtenues au cours du test "boutures de nœuds" à 25 °C (comparées aux plus fortes valeurs généralement enregistrées en climat tempéré, par exemple jusqu'à plus de 30 jours pour Armking à Clermont-Ferrand, RAGEAU, résultats non communiqués) indiquent que l'intensité de l'inertie de croissance des bourgeons n'est jamais très élevée, faisant douter de l'existence d'une véritable dormance des bourgeons. Cependant, la diminution de l'inertie de croissance des bourgeons concerne d'abord les arbres du site le plus froid, puis ceux du site intermédiaire, et enfin ceux du site le plus chaud : un effet positif des températures fraîches sur la diminution de l'inertie de croissance des bourgeons, qui est caractéristique de l'existence d'une dormance, peut donc être noté.

Par ailleurs, le dosage des nucléosides triphosphates a montré que, pendant une plus ou moins longue période, les bourgeons sont potentiellement incapables de croissance (pas d'augmentation du pool des NTP après apport exogène d'adénosine). Pendant une période de 1 à 3 mois centrée sur juin, selon le site ou la variété, les bourgeons sont donc le siège d'une inhibition de croissance dont la source se situe en eux-mêmes. Les variétés étudiées sont assez différentes, et probablement représentatives d'un assez large éventail variétal en ce qui concerne les caractéristiques de durée de la période de repos, et de dynamique des phénomènes qui y prennent place. Aussi, de façon générale, les bourgeons du pêcher cultivé en conditions tropicales seraient bien le siège d'une véritable dormance.

La confrontation des résultats du conditionnement des boutures à 25 °C et du dosage des nucléosides triphosphates permet de préciser les mécanismes conduisant à l'installation de la dormance. En effet, pour les premiers prélèvements (avril, mai), dans un certain nombre de cas, une augmentation du pool de NTP a été observée après l'incubation sur adénosine, ce qui révèle une certaine potentialité de croissance des bourgeons. Or, pour ces mêmes prélèvements, les valeurs des DMD des bourgeons en boutures de nœuds dépassent déjà 10 jours : il y aurait donc alors une certaine incapacité de croissance. Cette apparente contradiction résulte de la nature du matériel dont on apprécie les capacités de croissance : le dosage des nucléosides triphosphates évalue celles du bourgeon seul alors que la technique des boutures de nœuds porte sur les capacités de croissance du système "fragment de tige/bourgeon". A la suite d'autres auteurs (BARNOLA *et al.*, 1986), l'interprétation suivante peut être avancée : en début de période de repos, la source de l'inhibition de croissance se situe dans la tige (le bourgeon isolé est alors encore potentiellement capable de croissance), plus tard, cette source de l'inhibition atteint le bourgeon lui-même comme le révèle l'incapacité des bourgeons à augmenter leur pool de NTP. L'entrée en dormance correspondrait donc au déplacement vers le bourgeon, de la source d'une inhibition de croissance, ce qu'avait déjà proposé CHAMPAGNAT en 1983.

La levée de dormance pourrait correspondre au déplacement inverse de la source de l'inhibition de croissance (éloignement du bourgeon). Pour les derniers prélèvements de bourgeons, il apparaît en effet, à nouveau, une contradiction entre les deux techniques de quantification des potentialités de croissance des bourgeons : celle des nucléosides triphosphates indique l'existence de possibilités de croissance des bourgeons dès juillet ou août suivant les sites et les variétés, alors que les valeurs de DMD, fournies par la technique des boutures de nœuds, sont encore, pour quelque temps, supérieures aux valeurs considérées comme limites entre états dormant et non dormant (BALANDIER, 1992).

Déterminisme de l'erraticisme de débourrement

Il est habituellement admis que la dormance ne peut être levée qu'avec des températures plutôt fraîches (l'optimum thermique étant de 6 à 8 °C, les températures se situant au-dessus de 13 à 17 °C, selon les auteurs, étant inopérantes, voire à effet régressif sur ce phénomène). Or, les résultats obtenus ont permis de conclure à l'existence effective d'une levée de dor-

marée pour, au moins, une partie des populations de bourgeons de toutes les combinaisons site/variété/année étudiées (dorc même à Bassin-Martin où la température moyenne du mois le plus froid est de l'ordre de 18 °C et où aucune température inférieure à 14 °C n'est relevée). De ce fait les valeurs généralement admises pour les paramètres des lois d'actions de la température sur la levée de dormance apparaissent remises en question : des niveaux plus élevés de température peuvent être proposés pour l'optimum d'action et la limite supérieure d'action positive. Ces conclusions sont appuyées par d'autres résultats obtenus lors de ces travaux à partir de la mise en œuvre du conditionnement de boutures à diverses températures ; l'optimum pour la levée de dormance se situerait entre 10 et 14 °C (résultats non présentés).

Cependant, des cas d'erratisme de débournement assez caractérisés ont réellement été observés. Quel peut donc en être le déterminisme ?

L'importante hétérogénéité des capacités de croissance des bourgeons d'un même arbre, encore observable dans ces cas un peu avant le début du débournement, permet de reprendre une hypothèse déjà formulée par RAGEAU et MAUGET (1987) : dès que des bourgeons (les plus avancés) sont libérés de leur dormance, ils peuvent, dans ce contexte thermique tiède, entamer sans délai une croissance effective. Ils développent alors de fortes inhibitions corrélatives qui empêchent les autres bourgeons de sortir à leur tour de dormance et/ou de croître s'ils ont déjà eux-mêmes franchi cette étape. Seuls quelques bourgeons démarrent donc, et donnent d'ailleurs, en général, de vigoureuses pousses. Dans un tel système le rôle prépondérant du bourgeon terminal, souvent premier à croître, a pu être montré pour le contrôle de la croissance des bourgeons axillaires (BALANDIER, 1992).

Contrôle de la différenciation des ébauches florales

D'après les résultats obtenus, illustrés ou non dans cet article, 2 types de facteurs semblent devoir contrôler la différenciation : la température et l'intensité de la croissance végétative concomitante.

La température, lorsqu'elle est élevée (cas notamment de Bassin-Martin), entraîne d'importantes nécroses des ébauches florales à partir de la mise en place du pistil (stade e de l'échelle de développement de MONET et BASTARD, 1968). C'est le cas des ébauches apparues sur la 1^{re} vague de croissance végétative (février-mars) qui, premières à se développer et par conséquent particulièrement exposées à des températures élevées, sont donc nombreuses à se nécroser (jusqu'à 80 % à Bassin-Martin).

Les ébauches, portées par la 2^e vague de croissance végétative, apparaissent lorsque la température a déjà nettement diminué (avril) et sont par conséquent moins sujettes à la nécrose. Il y a lieu de noter que les mécanismes aboutissant à l'observation de cette nécrose des ébauches sous l'effet des températures élevées restent inconnus.

Une forte croissance végétative peut par ailleurs déprimer de façon plus ou moins importante l'ontogenèse florale. Elle paraît le faire à 2 niveaux :

- le 1^{er} se situe lors de l'induction florale dont l'intensité (mesurée comme le pourcentage de bourgeons floraux apparus sur l'ensemble de la population de bourgeons d'un arbre) semble être en raison inverse de la vigueur de la croissance végétative : ainsi Flordared à Cilaos, qui a présenté une très forte croissance végétative estivale, a eu un taux d'induction florale particulièrement faible (BALANDIER, 1992) ;

- le 2^e se situe lors de la différenciation florale dont la vitesse semble aussi être en raison inverse de cette vigueur : les bourgeons floraux, portés par les segments de rameaux de la 1^{re} vague de croissance, se développent plus lentement que ceux portés par les segments de la 2^e vague, ceux-là ayant un "contexte" de croissance végétative beaucoup plus forte que ceux-ci ; par ailleurs, un effet site a pu être mis en évidence : la plus faible vitesse de différenciation florale et la plus forte vigueur ont été observées à Cilaos.

Ainsi, le potentiel de production d'une variété donnée peut être considérablement affecté dès les premiers stades de l'ontogenèse florale par les conditions thermiques rencontrées et par l'intensité de la croissance végétative.

Déterminisme de l'entrée en croissance rapide des ébauches florales

Une fois l'ébauche florale entièrement formée (stade g de MONET et BASTARD, 1968), sa croissance est lente jusqu'à un certain moment où elle devient particulièrement rapide pour aboutir à la floraison. En première approche, la période de croissance lente des ébauches florales pourrait correspondre à une période de dormance. En effet le déterminisme du moment où s'effectue la transition entre croissance lente et croissance rapide semble être analogue à celui qui définit la fin de la dormance des bourgeons végétatifs : il y a une plus grande précocité du phénomène à Cilaos (site frais) qu'à Bassin-Martin (site chaud) et pour Flordared ou Flordabelle que pour Armking. L'homogénéité du démarrage au sein de la population de bourgeons d'un même arbre est par ailleurs beaucoup plus grande à Cilaos qu'à Bassin-Martin, où une grande partie des ébauches n'entame en fait jamais de croissance rapide (résultats non présentés).

Cependant, l'existence d'une dormance *sensu stricto* des ébauches florales ne sera vraiment confirmée que s'il s'avère qu'elles sont soumises à une inhibition de croissance résidant en leur sein. Il s'agit d'une voie de recherche encore ouverte.

Déterminisme de l'erratisme de floraison

Il est très vraisemblable que, comme dans l'erratisme de débournement des bourgeons végétatifs, des inhibitions corrélatives interviennent au cours de la période précédant la floraison et au cours du stade de floraison lui-même. Les dynamiques de débournement et de floraison ont en particulier, pour chaque site et pour chaque variété, des caractéristiques très semblables. Les inhibitions pourraient s'instaurer entre bourgeons floraux, mais aussi entre bourgeons végétatifs en croissance et bourgeons floraux. Cette dernière possibilité est fortement suggérée par l'observation de la chute massive des bourgeons floraux au moment des premiers débournements végétatifs, en particulier lorsqu'ils sont abondants (cas de Flordared à Cilaos en 1990, dont tous les bourgeons floraux

ont chuté au moment de la reprise de croissance, particulièrement vigoureuse, des bourgeons végétatifs). Dans un cas comme celui-ci, l'hypothèse d'une composante trophique des inhibitions qui s'exercent est fortement suggérée.

Conclusion

Elaboration d'un itinéraire cultural

L'ensemble des observations effectuées permet de dégager les principaux points suivants :

– les bourgeons végétatifs du pêcher cultivé sous climat tropical présentent, quoique pendant peu de semaines parfois, un état de véritable dormance durant la période de repos. Cette dormance peut être éliminée par des températures supérieures à 15 °C ;

– le déterminisme de l'erratisme de débourrement et de floraison ne repose pas que sur les caractéristiques d'hétérogénéité de la dormance à l'échelle de l'arbre sous climat tropical. Il implique des inhibitions corrélatives entre organes s'exerçant à plus ou moins longue distance (corrélations tige-bourgeon, entre bourgeons sur un même rameau, entre rameaux différents, etc.).

De nombreux auteurs ont signalé que les divers traitements mis en œuvre pour pallier le manque de froid et diminuer l'erratisme ne sont efficaces qu'à partir d'un certain moment au cours de la période de repos, alors que la dormance est déjà affaiblie (BERNSTEIN, 1984 ; HERMANO *et al.*, 1987 ; EREZ, 1987). Ce moment pourrait correspondre à celui de l'instauration d'inhibitions corrélatives lors des toutes premières reprises de croissance de bourgeons sur l'arbre, et les traitements utilisés agiraient en bloquant ces reprises de croissance.

Ces hypothèses conduisent à proposer un itinéraire cultural (figure 10) propre à assurer un développement correct du pêcher dans les conditions tropicales. Les techniques qui y sont utilisées ne sont pas nouvelles, mais leur efficacité devrait être améliorée en adaptant le calendrier de leur application en fonction de l'état physiologique des bourgeons. Cet

itinéraire a déjà fait l'objet d'investigations à la Réunion (tailles, application de cyanamide d'hydrogène, etc.) qui, bien qu'ayant encore un caractère partiel, ont conforté les hypothèses de base (CAPITAN, 1992).

Les différents éléments de l'itinéraire cultural préconisé seraient les suivants :

– application de substances favorisant le débourrement, (cyanamide d'hydrogène par exemple) ; la relative toxicité de toutes ces substances est connue ; leur mode d'action pourrait donc consister à limiter momentanément la croissance des bourgeons déjà sortis de dormance, et par suite empêcher l'inhibition des autres bourgeons ;

– application d'une contrainte hydrique destinée à limiter la croissance de ces mêmes bourgeons à développement précoce ; au moment de la levée de cette contrainte, un grand nombre d'autres bourgeons auraient recouvré leur aptitude à la croissance, ce qui conduirait à un débourrement homogène ;

– suppression du bourgeon terminal (taille d'épointage) ; ce bourgeon est en général le premier à récupérer l'aptitude à la croissance et son élimination à ce moment-là l'empêcherait de jouer un rôle inhibiteur vis-à-vis des autres bourgeons du rameau.

Le point important est de repérer le moment où les premiers bourgeons sortent de dormance ; la mise en œuvre d'un test comme celui des "boutures de nœuds" peut être envisagé à cette fin.

La compétition entre développement floral et végétatif semble par contre plus difficile à contrôler. L'emploi de portegreffe nanisants, ou encore d'inhibiteurs de croissance comme le paclobutrazol, est une piste expérimentale à envisager.

Remarque

Les travaux dont les résultats sont rapportés ici ont bénéficié d'un support financier de la CORDET.

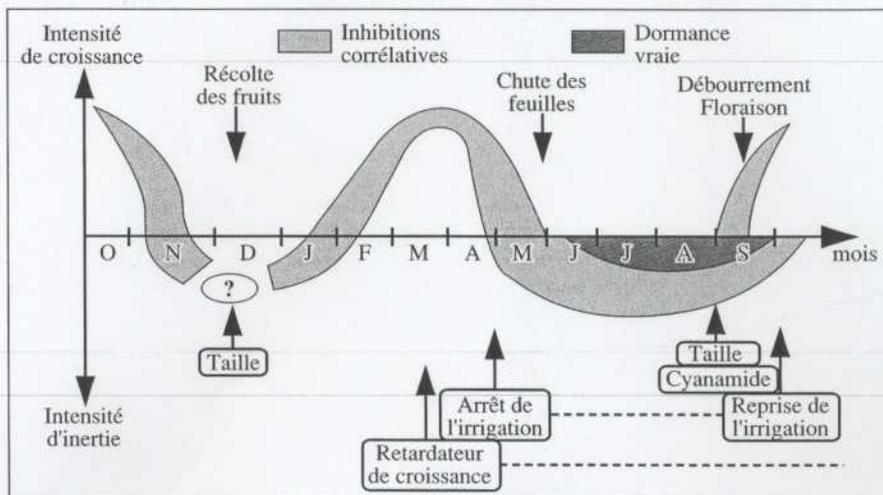


Figure 10. Proposition d'itinéraire cultural pour le pêcher à faible altitude à la Réunion. Les interventions (encadrés) sont calées sur les différentes étapes du rythme de croissance et sur les phénomènes physiologiques qui les contrôlent. L'enveloppe externe des courbes donne l'intensité de croissance (ou d'inertie de croissance) ; l'épaisseur des "grisés" donne l'intensité des inhibitions en jeu. La nature de l'inhibition de croissance durant la première période de repos du cycle annuel est inconnue.

Références

- BALANDIER (P.). 1992.**
Etude dynamique de la croissance et du développement des bourgeons de quelques cultivars de pêcher cultivés à diverses altitudes sous le climat tropical de l'île de la Réunion.
Clermont-Ferrand : Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand II, Physiologie végétale, Doctorat d'université, 90 p. + ann.
- BARNOLA (P.), LAVARENNE (S.) et GENDRAUD (M.). 1986.**
Dormance des bourgeons apicaux du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) : évaluation du pool des nucléosides triphosphates et éventail des températures actives sur le débourrement des bourgeons en période de dormance.
Ann. Sci. for., 43 (3), 339-350.
- BERNSTEIN (Z.). 1984.**
L'amélioration de la régularité du débourrement dans les régions à hiver doux.
Bull. OIV, 57 (640), 480-488.
- BRADFORD (M.M.). 1976.**
A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding.
Anal. Biochem., 72, 248-254.
- BRES (Y.), GOLINSKY (P.), NIGOND (J.), TABARD (P.), GUICHARD (L.), BOULON (P.) et ROSE (J.). 1970.**
Recherches sur le développement du pêcher. Etude phénologique des boutons floraux.
Phytoma, 219, 21-28.
- CAPITAN (F.). 1992.**
Ecophysiologie du pêcher (Prunus persica L. Batsch) cultivé dans les conditions tropicales de l'île de la Réunion.
Lyon : ISARA, mémoire de fin d'étude, 67 p. + ann.
- CHAMPAGNAT (P.), 1983.**
Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux.
Physiol. Vég., 21 (3), 607-618.
- CRABBE (J.). 1987.**
Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative.
Bruxelles, Belgique : Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture, 116 p.
- EREZ (A.). 1987.**
Use of the rest avoidance technique in peaches in Israel. Symposium, ISHS.
Acta Hortic., 199, 137-144.
- EREZ (A.). 1987.**
Chemical control of budbreak.
Hortscience, 22 (6), 1240-1243.
- GENDRAUD (M.). 1975.**
Contribution à l'étude du métabolisme des nucléosides di- et triphosphates de tubercules de topinambour cultivés *in vitro* en rapport avec leurs potentialités morphogénétiques.
Plant Sci. Lett., 4, 53-59.
- GIESBERGER (G.). 1972.**
Climatic problems in growing deciduous fruit trees in the tropics and subtropics.
Trop. Abstr., 27 (1), 1-8.
- GIESBERGER (G.). 1975.**
Growing deciduous fruit trees in the tropics. A new approach to an old problem.
In: Tropical horticulture, Symposium ISHS.
Acta Hortic., 49, 109-111.
- HERMANO (F.G.), VARGAS (T.T.), BEN EK (J.F.) and EDWARDS (G.R.). 1987.**
Apples and peaches in tropical highlands of the Philippines.
Acta Hortic., 199, p. 63.
- KEPPLER (D.), RUDIGIER (J.) and DECKER (K.). 1970.**
Enzymatic determination of uracil nucleotides in tissues.
Analys. Biochem., 38, 105-114.
- LAM-YAM (L.). 1989.**
Contribution à l'étude de la croissance et de la fructification du pêcher (*Prunus persica* L. Batsch) dans les conditions climatiques de type tropical de l'île de la Réunion.
Fruits, 44 (12), 669-680.
- MONET (R.) et BASTARD (Y.). 1968.**
Morphogenèse et croissance des ébauches florales chez le pêcher (*Prunus persica* L. Batsch).
C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D : Sci. nat., 266 (18), 1845-1848.
- RAGEAU (R.). 1978.**
Croissance et débourrement des bourgeons végétatifs de pêcher (*Prunus persica* L. Batsch) au cours d'un test classique de dormance.
C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D : Sci. nat., 287, 1119-1122.
- RAGEAU (R.) and MAUGET (J.C.). 1987.**
Dormancy dynamics and phenology in peach, apple and walnut trees under prolonged mild winter temperatures in a heated greenhouse. Symposium, ISHS.
Acta Hortic., 199, p. 71.
- RICHARDSON (E.A.), SEELEY (S.D.) and WALKER (D.R.). 1974.**
A model for estimating the completion of rest for Redhaven and Elberta peach trees.
Hortscience, 9, (4), 331-332.

Estudio del crecimiento y del desarrollo de las yemas del melocotonero cultivado en la isla de la Reunión : aplicación a la elaboración de un itinerario cultural.

P. BALANDIER, F. CAPITAN, S. QUIGNOT, R. RAGEAU y E. PARISOT

Fruits, vol. 47, n° 6, p. 679-689

RESUMEN - El desarrollo de diferentes variedades de melocotoneros cultivados en altitudes diferentes bajo el clima tropical de la isla de la Reunión ha sido estudiado. Los estudios biológicos y bioquímicos de la capacidad de crecimiento de las yemas vegetativas y florales han permitido establecer en parte el determinismo del control de su crecimiento. Particularmente, aunque a veces para un tiempo corto, una dormición verdadera se instala en las yemas vegetativas. Esta sigue y precede un conjunto de inhibiciones correlativas actuando sobre las yemas y que parecen ser al origen del desborre y de la floración erráticos observados en las condiciones cálidas. A partir de esta hipótesis, un itinerario cultural ha sido propuesto para asegurar un desarrollo satisfactorio del melocotonero en condición tropical.

PALABRAS CLAVE : Reunión, *Prunus persica*, clima tropical, dormición, salida de la latencia, yema (planta), crecimiento, desarrollo biológico, floración, manejo del cultivo.