

Analyse et modélisation de la croissance végétative chez l'olivier (*Olea europaea* L.) en conditions pluviales

Mouna Aïachi MEZGHANI^{a*}, Ali SAHLI^b, Abderahmen JEBARI^b

^a Institut de l'olivier, BP 14,
4061 Ibn Khaldoun, Sousse,
Tunisie
ayachimouna@yahoo.fr

^b Institut national agronomique
de Tunisie, Avenue Charles
Nicole, Tunis, Tunisie

Analysis and modelling of the vegetative growth of the olive tree (*Olea europaea* L.) in rainfall conditions.

Abstract — Introduction. The growth rhythm of woody plants is an essential criterion in the establishment of tree architecture and, therefore, in the future tree development. We made a study relating to a dynamic analysis of the primary and secondary growth of the olive tree, throughout one season of vegetation in Tunisia. **Materials and methods.** The growth of the apical meristem of olive trees issued from seedlings was followed. The study related to the primary growth (elongation and developed metameres) and to the secondary growth (basal diameter) of various shoot types. This growth was modelled, which enabled us to develop the curves of the theoretical models. **Results.** The relative primary and secondary growths were characterised by tri-sigmoid curves, indicating three principal waves of growth: two in spring and the third in autumn. They were modelled by theoretical equations with nine parameters and three logistics. The validity of these models was checked by the use of certain criteria of model performance, of which the root mean square residuals and Akaike's information criterion were obtained from measured and predicted growth measurements throughout the season. **Conclusion.** The rhythmic character of the olive tree grown in pluvial conditions was confirmed.

Tunisia / *Olea europaea* / growth / shoots / mathematical models

Analyse et modélisation de la croissance végétative chez l'olivier (*Olea europaea* L.) en conditions pluviales.

Résumé — Introduction. Le rythme de croissance des végétaux ligneux est un critère essentiel dans l'établissement de l'architecture de l'arbre et, par conséquent, le port futur de l'arbre. Nous avons réalisé une étude portant sur une analyse dynamique de la croissance primaire et secondaire de l'olivier, tout au long d'une saison de végétation. **Matériel et méthodes.** La croissance de méristèmes terminaux d'oliviers issus de semis a été suivie. L'étude a porté sur la croissance primaire (allongement et édification de métamères) et sur la croissance secondaire (diamètre basal) de différents types de rameaux. Cette croissance a été modélisée, ce qui nous a permis de développer des courbes de modèles théoriques. **Résultats.** Les croissances relatives primaire et secondaire ont été caractérisées par des courbes en triple sigmoïde, indiquant trois vagues de croissance principales : deux printanières et une automnale. Elles ont été modélisées par des équations théoriques à neuf paramètres et trois logistiques. La validité de ces modèles a été vérifiée par certains critères de performance des modèles, dont la racine carrée de la moyenne des carrés des erreurs et le critère du maximum de vraisemblance. **Conclusion.** Le caractère rythmique de la croissance l'olivier a été confirmé.

Tunisie / *Olea europaea* / croissance / rameau / modèle mathématique

* Correspondance et tirés à part

Reçu le 3 janvier 2006
Accepté le 3 août 2006

Fruits, 2007, vol. 62, p. 45–56
© 2007 Cirad/EDP Sciences
All rights reserved
DOI: 10.1051/fruits:2006048
www.edpsciences.org/fruits

RESUMEN ESPAÑOL, p. 56

1. Introduction

Le développement végétatif d'un arbre, qui va conditionner en particulier sa mise en forme, peut être analysé à travers l'étude des deux processus fondamentaux : d'une part, l'organogenèse et l'élongation des rameaux conditionnant la croissance primaire, d'autre part, le processus de ramification par lequel un axe peut donner naissance à de nouveaux axes [1–5]. La croissance secondaire correspond à la croissance en épaisseur du rameau résultant du fonctionnement du cambium [6, 7].

Le rythme de croissance des végétaux ligneux est un critère essentiel dans l'établissement de l'architecture de l'arbre et, par conséquent, le futur port de l'arbre [8–10]. En effet, le méristème terminal peut présenter des périodes d'activité séparées par des périodes de repos. Ce type de croissance, alors qualifiée de rythmique, est observé sur diverses espèces des régions tempérées ; elle est désignée par le terme *growth flushes* sur le chêne et le châtaigner [11], sur le pommier [12] et sur le frêne [13].

En conditions pluviales, l'olivier présente une croissance rythmique cyclique bimodale [14–19]. Le premier pic débute en mars et se prolonge jusqu'à début juin [20–22]. La deuxième période de croissance, de durée plus brève et de moindre intensité, va de septembre à fin novembre ; elle est tributaire des réserves hydriques du sol, de la période thermique optimale et de l'abaissement de la température [18, 23–25]. En conditions irriguées, l'olivier présente une croissance plus ou moins continue depuis le printemps jusqu'à l'automne suivant [21, 22, 26, 27].

Les études portant sur la croissance des végétaux s'intéressent généralement à l'allongement des rameaux, la mise en place des paires de feuilles et la croissance en épaisseur [28, 29]. Les travaux portant sur une analyse parallèle de la croissance des rameaux en longueur et en épaisseur tout au long d'une saison sont relativement rares.

Par ailleurs, alors que de nombreux travaux de modélisation mathématiques [30–33] ont porté sur la croissance végétative des pousses de pêcher [34], de pommier [35] et

d'amandier [36], les travaux de modélisation de la croissance de l'olivier sont à ce jour inexistantes.

Ces observations nous ont conduits à étudier la croissance primaire de rameaux d'olivier à partir de ses deux composantes, allongement des pousses et édification de paires de feuilles, et la croissance secondaire : accroissement des rameaux en épaisseur. Nous avons également cherché à étudier les interrelations pouvant exister entre ces deux aspects afin de construire un modèle mathématique de croissance capable de décrire de façon fiable la croissance végétative de l'olivier tout au long d'un cycle de végétation.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel végétal

Le matériel végétal que nous avons étudié a été constitué d'arbres de 5 ans provenant d'une descendance d'hybrides d'*Olea europaea* L., issue du semis de noyaux d'olives de la variété *Chemlali*. Ces arbres, présentant un port acrotone qui est le port naturel le plus fréquemment rencontré en Tunisie, avaient été conduits en croissance libre, en plein champ, en conditions pluviales et étaient encore, au moment de notre étude, en période de croissance végétative stricte, c'est-à-dire qu'ils ne présentaient pas encore les premiers signes du passage vers la floraison.

2.2. Conditions climatiques

Notre essai a été conduit à Boughrara (région de Sfax, Tunisie), situé à 240 km au sud de Tunis. Cette région appartient à l'étage bioclimatique aride supérieur, caractérisé par un hiver doux et court, un été long et chaud et un automne tardif et chaud.

Les données récoltées dans une station météorologique proche de la parcelle d'observation pendant l'année de nos expérimentations (*tableau I*) montrent que les précipitations annuelles cumulées sont de 357,4 mm, avec une pluviométrie printanière de l'ordre de 65,1 mm (mars à mai), soit 18,2 % de la pluviométrie annuelle, et une pluviométrie de fin d'été et d'automne

(fin août à fin décembre) de l'ordre de 251,6 mm, soit 70,3 % de la pluviométrie annuelle.

2.3. Mesures

Trois types de rameaux ont été considérés : rameaux courts (longueur < 10 cm), moyens [longueur entre (20 et 50) cm] et longs (longueur > 50 cm), ces longueurs étant mesurées depuis la base des rameaux et avant leur départ en végétation.

Ces rameaux, âgés d'un an car développés durant la phase de croissance végétative du cycle de végétation de l'année précédente, ont été échantillonnés au hasard à raison de 19 rameaux pour chacun des rameaux courts et moyens et 25 rameaux longs.

Trois variables ont été considérées :

- l'allongement du rameau mesuré par sa longueur totale depuis sa base (zone de cicatrices) jusqu'à son extrémité apicale, à chaque date d'observation ;
- le nombre de métamères mis en place sur le rameau, un métamère comprenant un nœud, une paire de feuilles axillantes et un entre-nœud sous-jacent ;
- la croissance en épaisseur du rameau, estimée par son diamètre mesuré à l'aide d'un pied à coulisse électronique, au niveau du cinquième métamère à partir de la base.

Les mesures ont débuté le 13 mars juste avant le débournement. Cette date a été considérée comme l'origine de temps pour notre étude. Les mesures ont été effectuées tous les 15 jours jusqu'à l'arrêt apparent de la croissance. Nous avons préféré utiliser le temps chronologique qui nous a paru le mieux adapté aux conditions de nos travaux du fait de nos observations d'arbres en plein champ. Les différentes dates d'observation ont donc été rapportées au nombre de jours comptés à partir de cette date d'origine.

Par ailleurs, il nous a semblé plus intéressant d'analyser les paramètres de croissance en termes d'accroissement relatif, donc compris entre 0 et 1, ce qui a permis de comparer la cinétique relative des rameaux à l'aide de pourcentages de l'accroissement total, donc en utilisant une même échelle de comparaison. Les paramètres définis ont été :

Table I.

Données climatiques relevées, sur une année, sur une station météorologique proche de Boughrara (région de Sfax, Tunisie).

Mois	Température (°C)		Pluviométrie cumulée mensuelle (mm par mois)
	Minimale	Maximale	
Janvier	6,5	18,3	26,0
Février	6,3	20,3	12,7
Mars	5,8	21,2	24,4
Avril	8,4	23,1	35,2
Mai	13,0	28,9	5,5
Juin	18,2	36,4	2,0
Juillet	19,1	37,4	0,0
Août	19,9	36,6	38,2
Septembre	18,3	30,7	127,7
Octobre	15,0	28,6	18,2
Novembre	9,2	23,2	57,5
Décembre	7,6	20,6	10,0

- la longueur relative :

$$L_r(t) = (L(t) - L_0) / (L_f - L_0), \quad (1)$$

- le nombre d'entre-nœuds relatif :

$$NEN_r(t) = (NEN(t) - NEN_0) / (NEN_f - NEN_0), \quad (2)$$

- le diamètre relatif :

$$D_r(t) = (D(t) - D_0) / (D_f - D_0), \quad (3)$$

où $L_r(t)$, $NEN_r(t)$ et $D_r(t)$ sont, respectivement, la longueur, le nombre d'entre-nœuds et le diamètre mesurés à la date t ; L_0 , NEN_0 et D_0 sont les mesures faites en début d'expérience ; L_f , NEN_f et D_f sont les mesures faites en fin d'expérience.

2.4. Analyse statistique

Les accroissements moyens et relatifs mesurés par les différents paramètres pour chaque type de rameau ont été comparés à chaque date d'observation avec le test de Duncan à l'aide du logiciel SPSS (version 10.0).

2.5. Modélisation de la croissance

2.5.1. Modèles proposés

Deux types de modèles ont été testés pour décrire l'évolution de l'accroissement relatif

en longueur, en nombre de métamères et en diamètre des rameaux (équations 1, 2 et 3) observés entre la première mesure faite le 13 mars (jour « 0 ») jusqu'à la dernière mesure réalisée le 31 décembre (293^e jour) :

– un modèle à deux logistiques : l'évolution est alors considérée comme la résultante de deux fonctions, définies par six paramètres et obéissant à l'équation générale suivante :

$$A_r(t) = P_1 / \{1 + \exp[-P_2(t - P_3)]\} + P_4 / \{1 + \exp[-P_5(t - P_6)]\}, \quad (4)$$

– un modèle à trois logistiques : dans ce cas, l'évolution est considérée comme la résultante de trois fonctions, définies par neuf paramètres et obéissant à l'équation générale suivante :

$$A_r(t) = P_1 / \{1 + \exp[-P_2(t - P_3)]\} + P_4 / \{1 + \exp[-P_5(t - P_6)]\} + P_7 / \{1 + \exp[-P_8(t - P_9)]\}. \quad (5)$$

Dans ces deux modèles, A_r est l'accroissement relatif de la grandeur étudiée (allongement L_r , nombre d'entre-nœuds NEN_r , ou diamètre D_r) ; t est le temps en nombre de jours comptés à partir du départ en végétation ; P_1 , en jours, est la croissance relative cumulée lors de la première phase de croissance ; P_2 , en jours⁻¹, le paramètre proportionnel à la vitesse maximale (P_1 fixé) pendant la première phase ; P_3 , en jours, la date d'occurrence de cette vitesse maximale (point d'inflexion) de la première logistique ; P_4 , en jours, la croissance cumulée lors de la deuxième phase de croissance ; P_5 , en jours⁻¹, le paramètre proportionnel à la vitesse maximale (pour P_3 fixé) pendant la deuxième phase ; P_6 , en jours, la date d'occurrence de cette vitesse maximale (point d'inflexion) de la deuxième logistique ; P_7 , la croissance cumulée lors de la troisième phase de croissance ; P_8 , en jours⁻¹, le paramètre proportionnel à la vitesse maximale (pour P_7 fixé) pendant la troisième phase ; P_9 , en jours, la date d'occurrence de cette vitesse maximale (point d'inflexion) de la troisième logistique.

L'estimation des paramètres de ces fonctions non linéaires a été réalisée pour chaque grandeur à l'aide du logiciel *Easy plot*. Les régressions linéaires entre les valeurs observées et les valeurs simulées ont été utilisées pour la validation du modèle.

2.5.2. Critères de performances des modèles

Les performances des différents modèles ajustés à deux ou trois logistiques ont été testées en utilisant trois paramètres :

– La moyenne des erreurs (MR : *mean residuals*) est un moyen de vérification de la sous-estimation (valeur négative) ou de la surestimation (valeur positive) du modèle proposé :

$$MR = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (\hat{A}_{r_i} - A_{r_i}). \quad (6)$$

La racine carrée de la moyenne des carrés des erreurs ($RMSR$: *root mean squared of residuals*) permet de calculer la variation de l'erreur [37] :

$$RMSR = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (\hat{A}_{r_i} - A_{r_i})^2}. \quad (7)$$

– L'indice du maximum de vraisemblance, caractérisé par le critère *Akaike's information criterion* (AIC), est calculé comme suit [39] :

$$AIC = -2 \ln(\text{maximum de vraisemblance}) + 2k, \quad (8)$$

$$AIC = N \ln \left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (\hat{A}_{r_i} - A_{r_i})^2 \right] + 2k, \quad (9)$$

N est le nombre d'observations ; k , le nombre de paramètres caractérisant le modèle ; \hat{A}_{r_i} est la grandeur relative estimée par le biais du modèle et A_{r_i} est la grandeur relative mesurée.

3. Résultats

3.1. Évolution de la cinétique moyenne de croissance

3.1.1. La croissance primaire

Le démarrage végétatif printanier des rameaux d'olivier a débuté entre la mi-mars et le début d'avril. Les différents types de rameaux ont montré des courbes en paliers qui révèlent deux vagues de croissance principales, l'une printanière et l'autre automnale.

La phase de croissance printanière, qui a lieu entre le jour « 0 » et le 76^e jour du cycle de végétation, soit de la mi-mars au 17 juin, a permis un allongement de rameaux égal à 2,6 cm pour les rameaux courts et 5,4 cm pour les rameaux moyens et longs. Cette élongation a été accompagnée par l'édification de 3,8 métamères pour les rameaux courts, 4,9 métamères pour les rameaux longs et 5,5 métamères pour les rameaux moyens. À noter que, très tôt dans le cycle (à partir de mi-avril, soit du 40^e jour du cycle de végétation), il est apparu une différence significative de la longueur entre les rameaux courts et les rameaux moyens et longs. Cette différence a été observée jusqu'à la fin du cycle de végétation.

Pendant cette phase de croissance printanière, il est apparu un ralentissement de la croissance entre le 61^e jour et le 76^e jour, lors de la 2^e quinzaine du mois de mai, puis il y a eu une réactivation de celle-ci entre le 79^e jour et le 99^e jour, durant les vingt premiers jours de juin. Ce phénomène a été plus marqué pour l'évolution de l'allongement que pour celle du nombre de métamères édifiés. À la mi-mai, soit le 19 mai (67^e jour), l'allongement était égal à 1,3 cm pour les rameaux courts, 2,6 cm pour les rameaux moyens et 2,8 cm pour les rameaux longs. Le nombre de métamères édifiés a alors été respectivement égal à 2,8 pour les rameaux courts et à 3,6 pour les rameaux moyens et pour les rameaux longs (figure 1). Le ralentissement observé indiquerait le passage de la préformation à la néoformation. En effet, les métamères développés à la mi-mai sont apparus préformés, donc ébauchés durant le repos hivernal précédant la saison de croissance étudiée. Les métamères développés ultérieurement ont été de nature néoformée. Ces observations ont été confirmées par des coupes histologiques réalisées au niveau des bourgeons terminaux lors du repos hivernal (mois de janvier) indiquant déjà la présence de trois paires de primordiums ébauchées (données non représentées). De début juin (86^e jour) à début septembre (172^e jour), le nombre de métamères a été significativement différent entre les rameaux courts et les rameaux longs (selon le test de Duncan au seuil de 5 %).

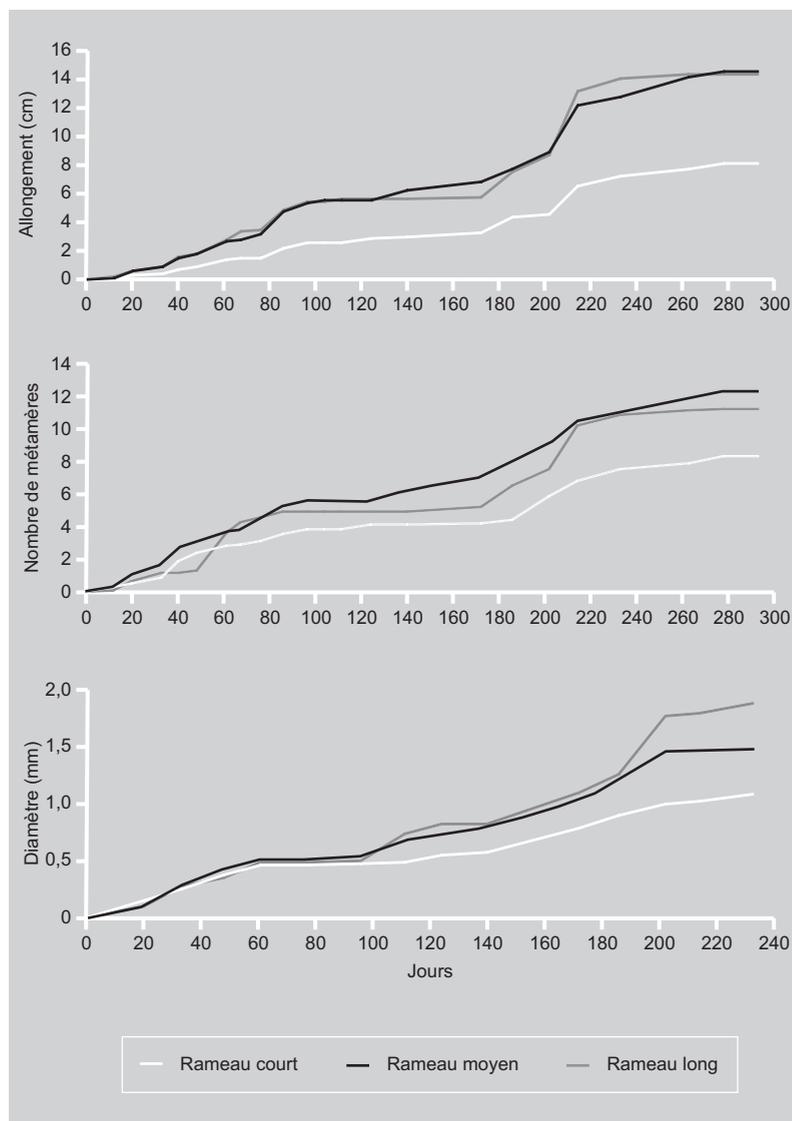


Figure 1. Évolution, au cours d'un cycle de végétation, des paramètres de croissance primaire (longueur et nombre de métamères édifiés) et secondaire (croissance en épaisseur) de différents types de rameaux (courts, moyens et longs) chez l'olivier développé en conditions pluviales (Tunisie) (jour « 0 » = 13 mars, départ de la végétation).

La phase de la croissance automnale, qui a débuté au 172^e jour (début septembre), a permis une élongation cumulée totale variant de 8,2 cm, avec formation de 8,1 paires de feuilles, sur rameaux courts, à 14,5 cm de longueur, avec formation de 12,2 entre-nœuds, sur rameaux longs et moyens. Pour les deux composantes allongement et développement foliaire, la croissance primaire s'est arrêtée à partir de début novembre (au 233^e jour) jusqu'au printemps suivant (figure 1).

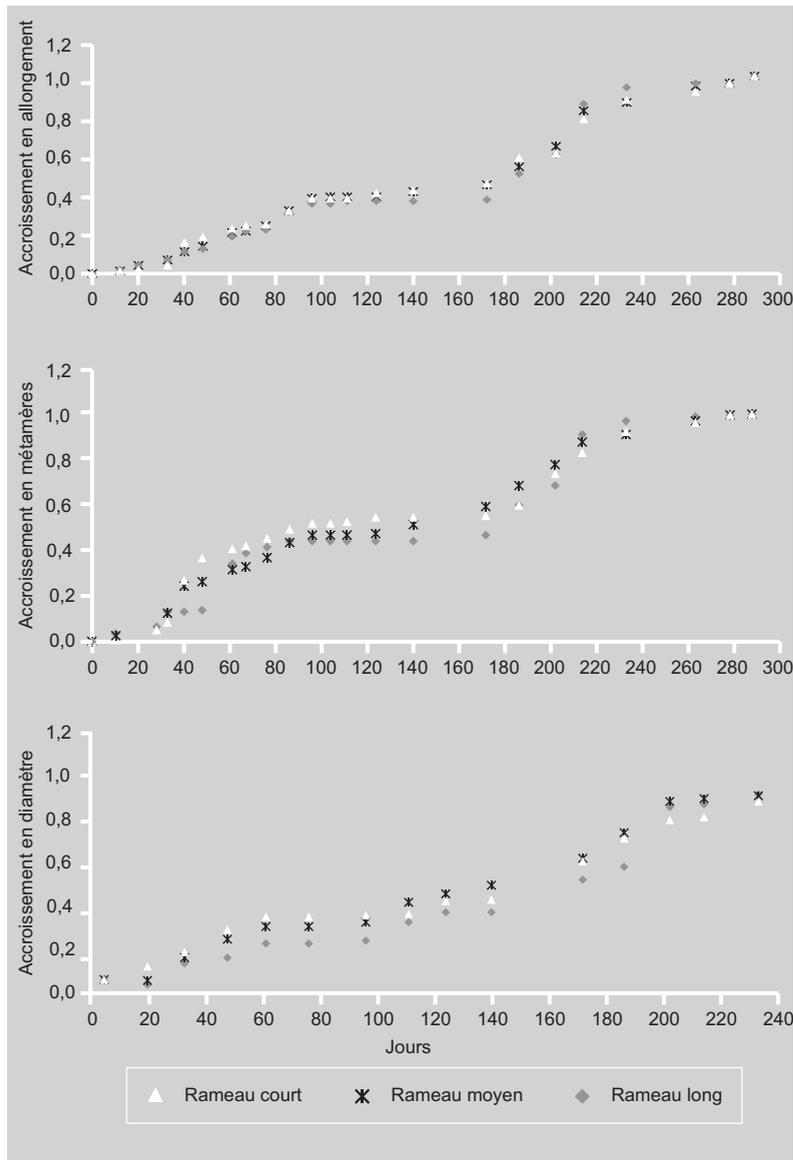


Figure 2. Évolution, au cours d'un cycle de végétation, de l'accroissement relatif de la longueur et du nombre de métamères, ainsi que de l'accroissement relatif du diamètre de différents types de rameaux (courts, moyens et longs) chez l'olivier développé en conditions pluviales (Tunisie) (jour « 0 » = 13 mars, départ de la végétation).

3.1.2. La croissance secondaire

La croissance basale du rameau a été activée dès le démarrage végétatif (jour « 0 ») et jusqu'à mi-mai (61^e jour), puis il s'est établi un ralentissement qui a duré jusqu'à la fin de juin (96^e jour). À partir de cette date, la croissance cambiale des rameaux est devenue active avec un court arrêt estival durant la 2^e quinzaine du mois de juillet (124^e au 140^e jour). À l'automne, contrairement à la croissance primaire qui s'est arrêtée à partir de novembre, la croissance secondaire s'est

poursuivie avec, pour résultat, un accroissement du diamètre de 1,2 mm pour le rameau court, 1,6 mm pour le rameau moyen et 2 mm pour le rameau long au terme du cycle (figure 1). Les différences entre les diamètres moyens des différents types de rameaux ont été significatives à partir du 1^{er} septembre (172^e jour).

3.2. Évolution de la cinétique relative de la croissance primaire et secondaire

Pour l'accroissement relatif de la croissance primaire, l'olivier montre une allure en triple sigmoïde (figure 2). Une première phase de croissance printanière va de l'entrée en végétation jusqu'à la mi-mai (61^e jour du cycle de végétation). Cette phase permet un accroissement en longueur variant entre (23 à 25) % selon le type de rameaux et la formation de (37 à 55) % du nombre de métamères total formé au cours du cycle complet. Un ralentissement de la croissance a lieu entre le 61^e et le 76^e jour (2^e quinzaine du mois de mai) ; il est suivi d'une réactivation entre le 79^e et le 99^e jour (dix premiers jours de juin). Cette seconde phase permet un accroissement en longueur de (38 à 40) % de l'allongement total, selon les rameaux, une augmentation du nombre de métamères de l'ordre de 44 % pour les rameaux longs, 47 % pour les rameaux moyens et 52 % pour les rameaux courts. Ces différentes données relatives, portant soit sur la longueur, soit sur le nombre d'entre-nœuds édiflés des différents types de rameaux, n'ont pas montré de différences significatives entre elles (selon le test de Duncan au seuil de 5%).

La phase d'arrêt de croissance estivale s'est manifestée de la mi-juin jusqu'au début du mois de septembre (172^e jour). La croissance automnale a été à l'origine de la plus grande partie de l'accroissement de la longueur des rameaux [(60 à 64) %] et du nombre de métamères édiflés (figure 2).

La croissance en épaisseur a été active du départ en végétation jusqu'à la mi-mai (61^e jour), puis elle s'est stabilisée jusqu'à la mi-juin (96^e jour). À ce stade, l'accroissement relatif du diamètre était de l'ordre de 23 % pour les rameaux longs, 30 % pour les

Table II.

Valeurs de certains paramètres utilisés pour évaluer les performances des modèles bi-logistique et tri-logistique testés pour modéliser la croissance de l'olivier en conditions pluviales (Sfax, Tunisie).

Modèle testé	Paramètre mesuré	Longueur des rameaux	Nombre de métamères	Diamètre des rameaux
Modèle à deux phases	Moyenne résiduelle	- 0,0023	0,0017	0,0002
	Racine carrée de la moyenne des carrés des erreurs	0,021	0,0001	0,0006
	Indice maximum de vraisemblance	- 91,6504	- 114,8543	- 60,2596
Modèle à trois phases	Moyenne résiduelle	- 0,0065	0,0005	0,0001
	Racine carrée de la moyenne des carrés des erreurs	0,018	0,0001	0,0003
	Indice maximum de vraisemblance	- 94,1505	117,9124	- 65,2872

rameaux moyens et 35 % pour les rameaux courts, ces différences entre les trois types de rameaux étant non significatives. Une seconde période d'activation de la croissance secondaire a eu lieu entre la mi-juin et la mi-juillet (96^e au 124^e jour). L'arrêt de croissance estivale, intervenu pendant le mois de juillet, a été très court pour tous les types de rameaux. La croissance cambiale a repris avant que ne recommence la croissance primaire, et cela à partir de fin-juillet (140^e jour de végétation), accumulant ainsi (57 à 63) % de la vigueur finale (*figure 2*).

Lors de la plupart des dates d'observation, les différents types de rameaux n'ont pas montré de différences significatives quant aux accroissements relatifs des trois paramètres étudiés (allongement en longueur, nombre de métamères, épaisseur des rameaux) ; cela nous a conduits à prendre en compte pour la suite l'accroissement relatif moyen calculé à partir des mesures faites sur l'ensemble des rameaux.

3.3. Modélisation de la croissance

Les deux modèles bi- (équation 4) et tri-logistiques (équation 5) ont été comparés par le biais des critères de performances (*MR*, *RMSR* et *AIC*) afin d'identifier le modèle qui s'ajuste le mieux aux données observées de croissance relative en longueur, nombre de métamères et diamètre.

3.3.1. Modélisation de l'accroissement relatif de la longueur

La moyenne résiduelle *MR* calculée à partir de la série de données observées sur terrain

et simulées a été égal à -0,0023 dans le cas du modèle à deux logistiques et de l'ordre de -0,0065 dans le cas du modèle à trois logistiques ; il y a donc une sous-estimation des valeurs simulées pour les deux modèles (*tableau II*).

La racine carrée de la moyenne des carrés des erreurs (*RMSR*) a été plus importante pour le modèle à deux phases (0,0219) que pour le modèle à trois phases (0,0182). La valeur la plus faible caractérise le modèle le plus fiable pour simuler les observations. Cette constatation sera confirmée par l'indice de maximum de vraisemblance (*AIC*) de l'ordre de - 91,6504 pour le modèle à deux phases et de - 94,1505 pour le modèle à trois phases. Dans ce cas, la valeur négative la plus importante indiquerait le modèle qui simule le mieux les valeurs observées sur terrain [38]. Ainsi, pour nos expérimentations, le modèle à trois phases semble le mieux adapté.

Les valeurs expérimentales de l'allongement relatif moyen (*figure 3*) se sont révélées effectivement bien ajustées à celles calculées par le modèle à trois logistiques (équation 5 et *tableau III*). En effet, le coefficient de détermination trouvé a été de l'ordre de 0,99 (*tableau III*).

3.3.2. Modélisation de l'accroissement relatif du nombre de métamères

La moyenne des erreurs (*MR*) a été égale à 0,0017 dans le cas du modèle à deux logistiques et à 0,0005 pour le modèle à trois logistiques ; il y a donc une surestimation pour les deux modèles.

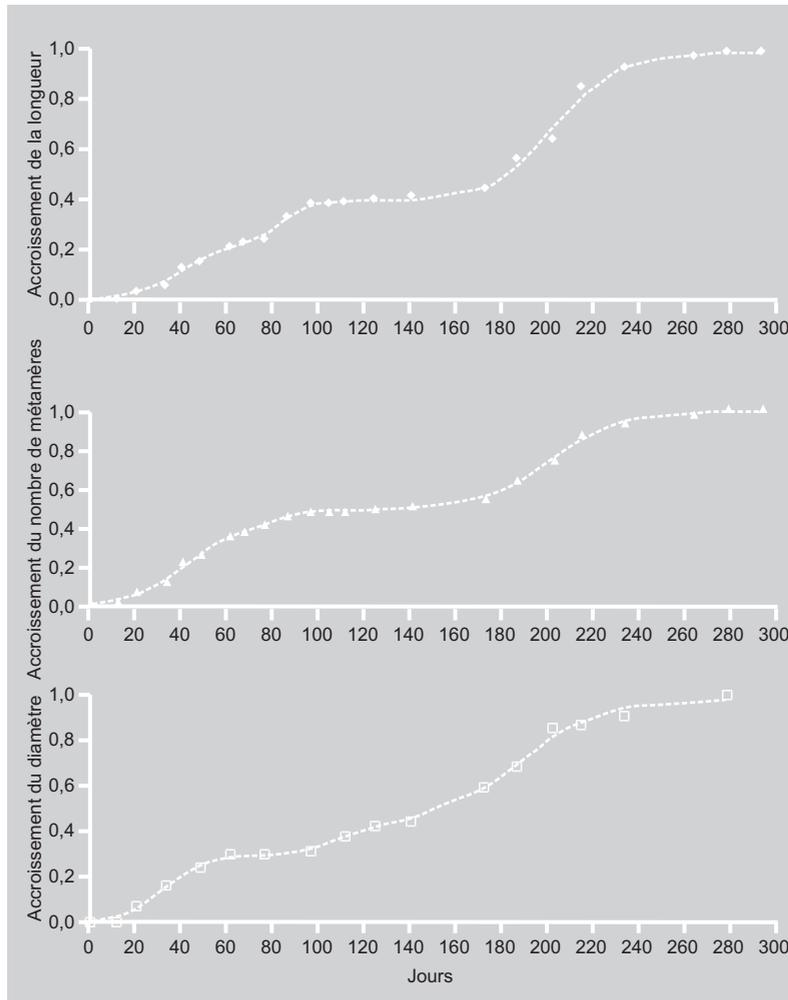


Figure 3. Courbes ajustées de l'accroissement moyen relatif de l'allongement et du nombre de métamères, ainsi que de l'accroissement moyen relatif du diamètre, au cours d'un cycle de végétation, de rameaux d'oliviers développés conditions pluviales (Tunisie) (jour « 0 » = 13 mars, départ de la végétation). Les données expérimentales correspondent à des moyennes et les valeurs simulées sont illustrées par les courbes en pointillés.

La racine carré de la moyenne des carrés des erreurs *RMSR* a été égal à 0,00017 pour le premier modèle et à 0,00011 pour le second modèle ; le modèle à trois logistiques semble donc le mieux adapté.

L'indice maximum de ressemblance (*AIC*) confirme ces résultats : il est égal à $-114,8543$ pour le modèle à deux logistiques et à $-117,9124$ pour le modèle à trois logistiques.

La représentation de l'accroissement relatif du nombre d'entre-nœuds édifiés (*figure 3*), comme résultante de trois fonctions logistiques (équation 5 et *tableau III*), s'ajuste bien aux observations expérimentales. En effet, les valeurs expérimentales s'ajustent très bien aux valeurs théoriques,

comme l'indique le coefficient de détermination de 0,99 (*tableau III*).

3.3.3. Modélisation de l'accroissement relatif du diamètre

Pour l'accroissement relatif du diamètre des rameaux, les paramètres *MR* et *RMSR* ont été moins importants dans le cas du modèle à trois phases (*tableau II*). L'*AIC* a été de $-60,2596$ pour le modèle à deux phases et de $-5,2872$ pour le modèle à trois phases. L'évolution du diamètre est donc aussi mieux caractérisée par un modèle à trois phases. L'équation 5 simulée à l'aide des paramètres identifiés (*tableau III*) retrace bien la rythmicité de ce paramètre de croissance et permet un ajustement parfait des données simulées et des données mesurées expérimentalement (*figure 3*).

4. Discussion

Plusieurs aspects de la croissance primaire et secondaire de rameaux d'oliviers ont été observés sur trois types de rameaux : courts, moyens et longs. L'étude a permis de mettre en évidence une croissance primaire présentant une triple sigmoïde, indiquant une première vague printanière de mi-mars à mi-mai, une seconde de mi-mai à mi-juin et, enfin, une vague de croissance automnale de début septembre à décembre. L'arrêt de croissance estival a duré de mi-juin à début septembre. La croissance automnale a été à l'origine de la plus grande augmentation de la longueur des rameaux et du nombre de métamères édifiés.

Nos résultats, selon lesquels la croissance printanière serait ralentie pendant la 2^e quinzaine de mai, avec 2,8 métamères alors déployés chez les rameaux courts et 3,6 métamères chez les rameaux moyens et longs, confirment ceux de De La Rosa *et al.* [39]. Selon ces auteurs, trois à quatre métamères seraient ébauchés au niveau du bourgeon d'olivier lors du repos végétatif hivernal, ce qui validerait la nature préformée des métamères apparus lors de la vague de croissance printanière qui s'étale jusqu'à mi-mai. Les feuilles développées lors des deux vagues de croissance ultérieures seraient donc de nature néoformée, car nouvellement ébauchées dans le bourgeon terminal.

La croissance cambiale suit une triple sigmoïde qui traduit une activation de la croissance basale depuis le démarrage végétatif jusqu'à la mi-mai, puis un ralentissement jusqu'à la fin du mois de juin, date de réactivation de la croissance primaire. Après un court arrêt estival durant la deuxième quinzaine de juillet, la croissance secondaire reprend et se poursuit au-delà de novembre.

Nos résultats confirment le caractère rythmique de la croissance en conditions de culture pluviale de l'olivier [14–19]. Certains auteurs avaient déjà noté, en effet, une croissance cyclique bimodale, à deux pics, pour l'olivier cultivé en de telles conditions : le premier pic aurait lieu de mars à début juin [20–22] et le second, de durée plus brève et de moindre intensité, interviendrait de septembre à fin novembre ; il serait alors tributaire des réserves hydriques du sol, de la période thermique optimale et de l'abaissement de la température [18–24].

Lors de nos expérimentations, la croissance automnale a été importante quel que soit le type de rameaux. Cela pourrait être attribué aux conditions climatiques très favorables enregistrées pendant l'automne qui a été caractérisé par 242 mm de pluie entre août et novembre, avec un pic de 127 mm en septembre. Des résultats analogues obtenus sur l'olivier avec la variété Chemlali cultivée en conditions pluviales [24, 25] corroboreraient nos observations selon lesquelles une faible croissance terminale printanière due à des conditions climatiques difficiles (réserve en eau du sol très faible) aurait été suivie d'une forte croissance automnale expliquée par des précipitations précoces survenant à la suite de la saison sèche estivale. Ce phénomène a aussi été constaté chez la variété Arbequina [40].

Par ailleurs, l'évolution des deux processus de croissance primaire et secondaire renseigne sur la nature de la relation existant entre ces deux types de croissances, notamment en ce qui concerne la liaison entre l'arrêt de la croissance primaire et l'activation de la croissance en épaisseur des rameaux observés : pour la croissance printanière, le ralentissement observé lors de la deuxième quinzaine du mois de mai est suivi d'une réactivation de l'élongation des rameaux qui a lieu durant les vingt premiers

Table III.

Valeurs des paramètres du modèle à trois logistiques utilisé pour modéliser l'accroissement relatif moyen en longueur, en nombre de métamères et en diamètre de rameaux d'oliviers en cours de croissance (Sfax, Tunisie).

Paramètres	Longueur (cm)	Nombre d'entre-nœuds	Diamètre (mm)
P ₁	0,24	0,40	0,30
P ₂	0,09	0,09	0,1220
P ₃	42,00	39,90	31,900
P ₄	0,15	0,09	0,13
P ₅	0,22	0,18	0,1380
P ₆	84,90	80,00	108,00
P ₇	0,60	0,51	0,56
P ₈	0,07	0,06	0,05
P ₉	203,00	200,00	187,00
R ²	0,9974	0,9987	0,9967

jours de juin. Lors de cette période, la croissance en épaisseur n'augmente pas. En revanche, lors de l'arrêt estival de la croissance primaire, la croissance secondaire est interrompue pendant une courte période et reprend très rapidement vers la fin juillet, avant la reprise de la croissance automnale primaire enregistrée début septembre.

Ces observations iraient dans le sens d'une relation existant entre la croissance primaire et la croissance secondaire, déjà largement étudiée par la littérature. Des relations source-puits en seraient à l'origine car la croissance en épaisseur du rameau, organe-puits important, entrerait en compétition avec sa croissance en longueur et pourrait, par conséquent, engendrer un arrêt de la croissance primaire en conditions défavorables de croissance [41, 42]. En effet, une insuffisance en carbohydrates induirait une réduction de la croissance primaire avant d'affecter la croissance cambiale [43, 44]. Cela pourrait expliquer l'arrêt de la croissance primaire estivale observée et l'activation de la croissance en épaisseur intervenue à partir de fin juillet. Ainsi, la rythmicité de la croissance primaire contribue à l'ajustement du mécanisme, tandis que la croissance secondaire est prioritaire par rapport à cette croissance primaire. En effet, une croissance secondaire des rameaux a été observée durant le mois d'août chez l'olivier [45].

La croissance relative moyenne des rameaux en longueur et en nombre de métamères a présenté une courbe à trois sigmoïdes principales suivant trois fonctions logistiques caractérisant chacune une phase de progression (printanière et automnale). Les modèles les mieux adaptés ont été confirmés par des critères de performances des modèles connus comme la racine carré des erreurs et l'indice de maximum de vraisemblance.

Les paramètres P_1 et P_4 et P_7 correspondent aux allongements relatifs maximaux lors de la première, la seconde et la troisième vague de croissance. Ces ajustements ont permis de montrer l'importance relative de chaque vague de croissance : de l'ordre de 24 % pour la première phase de croissance printanière (P_1), 15 % pour la seconde phase (P_4) et 60 % pour la phase automnale (P_7). Le paramètre P_3 indique la date d'occurrence de cette vitesse maximale (point d'inflexion de la première logistique), se situant autour du 42^e jour (24 avril). Le paramètre P_6 donne la date de réalisation de la deuxième vitesse maximale (point d'inflexion de la deuxième logistique) qui se situe autour du 84^e jour de végétation (5 juin). Le paramètre P_8 indique la période du maximum d'activité d'allongement, soit le 203^e jour de végétation (2 octobre).

Le nombre relatif de métamères édifiés par la croissance printanière (P_1) a totalisé environ 40,7 % du nombre total de métamères formés ; celui du paramètre P_4 a représenté de l'ordre de 9 % du total, alors que la dernière phase a permis d'édifier 51 % des métamères (P_7).

La croissance secondaire, qui s'est déroulée en trois phases, a été caractérisée par trois logistiques. Le paramètre P_1 du modèle, qui indique la croissance du diamètre lors de 1^{ère} phase croissance, a révélé un accroissement de l'ordre de 29,2 % du total ; le paramètre P_4 , un accroissement de l'ordre de 13 %. Le paramètre P_3 , indiquant la date de réalisation de la vitesse maximale de la 1^{ère} vague (point d'inflexion de la première logistique), s'est situé autour du 30^e jour après le départ en végétation (16 avril). Le paramètre P_6 , date d'occurrence de la 2^e vitesse maximale a avoisiné le 108^e jour de végétation (29 juin). La croissance automnale a permis un accroissement

du diamètre de l'ordre de 55 % (P_7) avec une forte activité intervenue au 187^e jour du cycle de végétation (15 octobre).

L'identification des paramètres caractéristiques de ces fonctions, calculées à partir des accroissements relatifs moyens de la longueur des rameaux, du nombre d'entre-nœuds édifiés ou du diamètre basal observés sur le terrain, a confirmé la pertinence du modèle choisi à décrire le caractère rythmique de la croissance et l'interrelation existant entre la croissance en longueur, l'édification des métamères et la croissance en épaisseur.

La connaissance des bases de la rythmicité sur le plan spatio-temporel constitue un axe de recherche important dans le domaine fondamental et appliqué car elle ouvre de larges perspectives visant à optimiser les techniques arboricoles et à adapter les modes de conduite en fonction des spécificités de développement.

Remerciements

Cette étude a été réalisée avec la collaboration technique de Foued Labidi et Meddeb Khairi (Institut de l'olivier, Tunisie).

Références

- [1] Guinochet M., Notions fondamentales de botanique générale, Masson, Paris, France, 1965.
- [2] Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S., Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux, in: C. Edelin (Ed.), L'arbre, biologie et développement, Actes du 2^e colloq. int. sur l'arbre, Naturalia Monspelienisia, Montpellier, France, 1986, pp. 279–302.
- [3] Champagnat P., Payan E., Champagnat M., Barnola P., Lavarenne S., Berthelon C., La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes, in: Edelin C. (Ed.), L'arbre, biologie et développement, Actes du 2^e colloq. int. sur l'arbre, Naturalia Monspelienisia, Montpellier, France, 1986, pp. 303–337.
- [4] Crabbé J., Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative, IRSIA, Bruxelles, Belgique, 1987.
- [5] Lüttge U., Kluge M., Bauer G., Botanique, Traité fondamental, traduit et adapté par

- Sieffert A. et V., Tec et Doc, Lavoisier, Paris, France, 1992.
- [6] Fahn A., Plant anatomy, 1st ed., Pergamon Press, Oxford, UK, 1967.
- [7] Caraglio Y., Barthélémy D., Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux, in: Bouchon J., Reffye P. de, Barthélémy D. (Éds.), Modélisation et stimulation de l'architecture des végétaux, Inra éd., Science Update, Paris, France, 1997, pp. 11–87.
- [8] Hallé F., Martin R., Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa [*Hévéa brasiliensis* Müll. Arg. (Euphorbiaceae, Crotonoïdées)], *Adansonia* 8 (1968) 475–503.
- [9] Hallé F., Oldeman R.A.A., Monographie, Essai sur l'architecture et la dynamique de la croissance des arbres tropicaux, Masson et Cie., Paris, France, 1970, 178 p.
- [10] Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B., Tropical trees and forests – An architectural analysis, Springer, Berlin, Germany, 1978.
- [11] Lavarenne S., Champagnat P., Barnola P., Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivées en chambres climatisées à température élevée et constante et sous différentes périodes, *Bull. Soc. Bot. France* 118 (1971) 131–162.
- [12] Zanette F., Recherches descriptives et expérimentales sur la morphogenèse des systèmes aériens et racinaires de quelque porte-greffes du pommier, thèse, Univ. Clermont-Ferrand II, Clermont Ferrand, France, 1981, 159 p.
- [13] Collin P., Badot P.M., Millet B., Étude de la croissance et du développement du frêne commun *Fraxinus excelsior* L. et du chêne rouge d'Amérique *Quercus rubra* L., cultivés en conditions contrôlées, in: Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre, Sémin. Groupe de l'étude de l'arbre, 25–26/3/1993, Angers, France, 1993, pp. 13–23.
- [14] Nseir S., Contribution à l'étude de l'alternance de production chez l'olivier (*Olea europaea* L.), manifestations du phénomène, ses relations avec la croissance de l'arbre, USTL Montpellier, Thèse, Montpellier, France, 1977, 175 p.
- [15] Poli P., L'alternance de la production de l'olivier (étude bibliographique), *Olivae* 10 (1986) 11–33.
- [16] Guayneychya O., Contribution à l'étude des phénomènes de croissance et de développement chez l'olivier (*Olea europaea* L.), Univ. Sci. Tech. Languedoc, thèse, Montpellier, France, 1983, 134 p.
- [17] Villemur P., Delmas J.M., Croissance-développement chez l'olivier et alternance de production, in: Sémin. Olivier et autres plantes oléagineuses cultivées en Tunisie, Off. Natl. Huile Tunis. / FAO, Mahdia, Tunisie, 1978, pp. 27–41.
- [18] Trigui A., Le jaunissement des oliviers à la fin de l'hiver : I-considérations biologiques et physiologiques, *Ezzaïtouna* 3 (1, 2) (1997) 39–51.
- [19] Bandino G., Dettori S., Manuale di olivicoltura, Grafiche Salinas, Cagliari, Italia, 2001.
- [20] Bignami C., Natali S., Menna C., Peruzzi G., Lavee S., Klein I., Growth and phenology of some olive cultivars in Central Italy, *Acta Hort.* 356 (1994) 106–109.
- [21] Boulouha B., Croissance, fructification et leur interaction sur la production chez la Picholine marocaine, *Olea* 17 (1986) 41–47.
- [22] Boulouha B., Contribution à l'amélioration de la productivité et de la régularité de la production chez l'olivier (*Olea europaea*, Picholine marocaine), *Olivae* 58 (1995) 54–57.
- [23] Lavee S., Biologie et physiologie de l'olivier, in: Plaza et Janes (Eds.), Encyclopédie mondiale de l'olivier, Cons. Oléic. Mond., Barcelone, Espagne, 1997.
- [24] Ben Rouina B., Contribution à l'étude de l'effet du climat et du sol sur la croissance et la fructification de l'olivier Chemlali cultivé dans la région de Sfax, *Fac. Sci. Sfax, mém. DEA, Sfax, Tunisie, 1998, 63 p.*
- [25] Ksantini M., Contribution à l'étude dynamique des populations du psylle de l'olivier *Euphyllura olivina* (Costa) (Homoptera, Sternorhycha, Aphalaridae) et de sa nuisibilité dans la région de Sfax, *Fac. Sci. Sfax, thèse, Sfax, Tunisie, 2003, 306 p.*
- [26] Fernandez J.E., Moreno F., Water use by olive tree, *J. Crop Prod.* 2 (1999) 101–162.
- [27] Rallo L., Toreno P., Vargaz A., Alvarado J., Dormancy and alternate bearing in olive, *Acta Hort.* 356 (1994) 127–134.
- [28] Mehri H., Mehri R., Fendri F., Processus de croissance en relation avec le développement génératif de trois variétés d'olivier : Meski, Chetoui et Picholine, *Olivae* 85 (2001) 33–38.
- [29] Msallem M., Mehri H., Abichou M., Hellali R., Morphogenèse et ontogenèse de l'olivier : caractéristiques morphogénétiques et ontogéniques de plants d'oliviers (*Olea europaea* L.) issus de semis, *Ann. Ingref Tunis.* 6 (2004) 1–16.
- [30] Parsons A.J., Schwinning S., Carrère P., Plant growth functions and possible spatial

- and temporal scaling errors in models of herbivory, *Grass Forage Sci.* 56 (2001) 21–34.
- [31] Xinyou Y., Goudriaan J., Egbert A., Vos L.J., Spiertz H.J., A flexible sigmoid function of determinate growth, *Ann. Bot.* 91 (2003) 361–371.
- [32] Sheehy J.E., Mitchell P.L., Ferrer A.B., Biphasic growth in rice, *Ann. Bot.* 94 (2004) 811–817.
- [33] Thornley J.H.M., France J., An open-ended-logic-based growth function, *Ecol. Model.* 184 (2005) 257–261.
- [34] Kervella J., Pages L., Génard M., Vitesse d'émission des feuilles chez le pêcher : influence du génotype et de la position de l'axe dans l'arbre, in: Bouchon J. (Éd.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Colloque N° 74, INRA, Paris, France, 1995, pp. 69–79.
- [35] Rejeb H., *Fonctionnement rythmique et dormance des bourgeons du pommier (Malus domestica Borkh) : approche morphogénétique*, Univ. Sci. Agron. Gembloux, Thèse, Gembloux, Belgique, 1996, 198 p.
- [36] Esparza G., Dejong T.M., Grossman Y.L., Modifying peach to model the vegetative and reproductive growth of almonds, *Acta. Hort.* 499 (1999) 91–98.
- [37] Børgesen C.D., Schaap M.G., Point and parameter pedotransfer functions for water retention predictions for Danish soils, *Geoderma* 127 (2005) 154–167.
- [38] Akaike H., Information theory and an extension of maximum likelihood principle, in: Petrov B.N., Csaki F. (Eds.), *Second Int. Symp. Inf. Theory*, Akademia Kiado, Budapest, Hungary, 1973, 267–281.
- [39] De La Rosa R., Rallo L., Hava F., Olive floral bud growth and starch content during winter rest and spring budbreak, *HortScience* 35 (2000) 1227–2000.
- [40] Alegre S., Marsal J., Mata M., Arnoness A., Girona J., Tovar M.J., Regulated deficit irrigation in olive trees (*Olea europaea* L. cv. Arbequina) for oil production, *Acta Hort.* 586 (2002) 259–262.
- [41] Barnola P., Crabbé J., L'activité cambiale, composante active ou passive dans les réactions de croissance de l'arbre ? *Acta Bot. Gallica* 140 (1993) 403–412.
- [42] Castro-Diez P., Puyravaud P., Cornelissen J.H.C., Villar-Salvador P., Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types, *Oecologia* 166 (1998) 57–66.
- [43] Grossman Y.L., Dejong T.M., Peach: a simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees, *Tree Physiol.* 14 (1994) 329–345.
- [44] Grossman Y.L., Dejong T.M., Maximum vegetative growth potential and seasonal of patterns of resource dynamics during peach growth, *Ann. Bot.* 76 (1995) 473–482.
- [45] Carrante V., Laviola A., Attiva cambiale e differenziazione delle gemme di *Olea europaea* L. in territorio di Bari nel 1958–1959, *Ann. Sper.* 14 (1960) 649–674.

Análisis y modelización del crecimiento vegetativo en el olivo (*Olea europaea* L.) en condiciones pluviales.

Resumen — Introducción. El ritmo del crecimiento de los vegetales leñosos supone un criterio esencial en el establecimiento de la arquitectura del árbol; y, por consecuencia, en la futura forma de crecimiento del árbol. Realizamos un estudio basado en un análisis dinámico del crecimiento primario y secundario del olivo, a lo largo de una temporada de vegetación. **Material y métodos.** Se hizo un seguimiento del crecimiento de meristemas terminales de olivos procedentes de siembras. El estudio se basó en el crecimiento primario (alargamiento y edificación de metámeros) y en el crecimiento secundario (diámetro basal) de diferentes tipos de ramas. Este crecimiento fue modelizado, lo que nos permitió desarrollar curvas de modelos teóricos. **Resultados.** Los crecimientos relativos primario y secundario se caracterizaron por curvas en triple sigmoide, que indicaban tres ondas de crecimiento principales: dos primaverales y una otoñal. Se modelizaron mediante ecuaciones teóricas de nueve parámetros y tres logísticas. La validez de estos modelos se verificó gracias a ciertos criterios de rendimiento de los modelos, por ejemplo: la raíz cuadrada de la media de los cuadrados de los errores, y el criterio del máximo de verosimilitud. **Conclusión.** Se confirmó el carácter rítmico del crecimiento del olivo.

Túnez / *Olea europaea* / crecimiento / ramas / modelos matemáticos