HAL
open science

Variabilité morphologique et architecture de deux espèces de noyers : Juglans regia L., Juglans nigra L. et de deux noyers hybrides interspecifiques

Sylvie Sabatier

To cite this version:

Sylvie Sabatier. Variabilité morphologique et architecture de deux espèces de noyers : Juglans regia L., Juglans nigra L. et de deux noyers hybrides interspecifiques. Biologie végétale. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 1999. Français. NNT : . tel-00106305

HAL Id: tel-00106305

https://theses.hal.science/tel-00106305v1

Submitted on 13 Oct 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

- SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC-

THESE

présentée à l'Université de Montpellier II pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité : Biologie des Organismes
Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie
Ecole doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés - Agronomie, Environnement

VARIABILITE MORPHOLOGIQUE ET ARCHITECTURALE DE DEUX ESPECES DE NOYERS : *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. ET DE DEUX NOYERS HYBRIDES INTERSPECIFIQUES

par

Sylvie SABATIER

Soutenue le 14 Décembre 1999 devant le jury composé de :

MM.

Louis THALER, Professeur, Université Montpellier II	examinateur
Jean-Michel FAVRE, Professeur, Université Nancy I	rapporteur
Christian JAY-ALLEMAND, Directeur de recherche INRA, Orléans	rapporteur
Claude EDELIN, Chargé de recherche CNRS, Montpellier	examinateur
Daniel BARTHELEMY, Chargé de recherche INRA-CIRAD, Montpellier	examinateur
François HOULLIER, Directeur de recherche INRA-CIRAD, Montpellier	directeur de thèse

AVANT-PROPOS

Ce travail s'appuie, dans une large mesure, sur un ensemble d'études réalisées dans le cadre de projets particuliers que nous allons présenter succinctement :

- à l'occasion d'une convention (1988 à 1993) entre l'Institut de Développement Forestier (IDF) et l'Unité de Modélisation des Plantes du CIRAD-GERDAT, une étude de l'architecture des Noyers à bois (*Juglans regia*, *J. nigra* et hybrides interspécifiques) a permis de caractériser leur stratégie de développement et certains événements morphologiques, notamment la fourchaison, qui influent sur la hauteur et la qualité de la bille exploitable (Pascal, 1991 ; Barthélémy et *al*., 1995, 1997) ;
- dans le cadre du contrat européen « Développement de la culture extensive des Noyers à bois et à fruit en Europe » (AIR3-CT92-0142, 1992-1995), deux études ont été réalisées. L'une concernait la variabilité de caractères morphologiques et architecturaux des Noyers à bois (Barthélémy et Sabatier, 1999). L'autre portait sur les réactions morphologiques de jeunes hybrides, MJ209xRA, à différentes pratiques de taille de formation et d'élagage systématique (Sabatier et *al*., 1999) ;
- à l'occasion de l'AIP INRA/CIRAD intitulée « Architecture des arbres fruitiers et forestiers » (1992-1993), deux études ont été réalisées : l'analyse des modalités de croissance de pousses florifères (Sabatier et *al*., 1995, 1998) et la comparaison architecturale de plusieurs variétés de *Juglans regia* (Ducousso et *al*. 1995) ;
- en 1994, suite à cette AIP, et en collaboration avec l'Unité de Recherches sur les Espèces Fruitières et la Vigne (INRA, Bordeaux), les modalités de croissance de pousses issues de greffe (Sabatier et *al*., 1999) et la répartition des différents types de rameaux sur ces pousses (Sabatier et *al*., 1998) ont été étudiées.

L'un des buts de cette thèse était donc de rassembler et synthétiser les résultats de ces différentes études.

Ce travail a été entièrement effectué à l'Unité de Modélisation de Plantes du CIRAD-GERDAT (Montpellier), devenue programme Modélisation des plantes du CIRAD-AMIS, puis Unité Mixte de Recherches CIRAD-INRA de Modélisation des Plantes (AMAP).

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Daniel Barthélémy de m'avoir fait partager sa passion pour les plantes et son savoir sur leur vie. Daniel, qui est à l'origine de ces recherches sur les Noyers, a participé, en grande part, dans la réalisation de cette thèse. Je lui adresse mes profonds remerciements pour sa patiente, son précieux soutien et ses conseils toujours enrichissants lors de la réalisation de ce travail.

Je remercie Yves Caraglio de m'avoir fait partager ses connaissances sur la vie des plantes qu'il sait si bien transmettre.

Je tiens à remercier François Houllier pour son profond soutien lors de la rédaction de ce travail et ses précieux conseils sur le fond et la forme de cette thèse.

Je tiens à remercier les membres du jury de cette thèse, Claude Edelin, Jean-Michel Favre, Christian Jay-Allemand et Louis Thaler, qui ont accepté de lire et de critiquer ce travail.

J'exprime toute ma reconnaissance à Christian Jay-Allemand pour son intérêt passionné vis à vis des recherches sur les Noyers.

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à Philippe de Reffye d'avoir encourager la réalisation de ce travail.

Je remercie Fredérique Blaise et Yann Guédon pour leur précieuse aide lors de l'analyse statistique des données.

Je remercie Eric Nicolini et Patrick Heuret, compagnons de bureau, pour leur soutien et leur patiente dans les moments d'humeur maussade que j'ai traversé lors de la mise en forme de ce travail.

J'adresse également mes sincères remerciements à Odile Choulliou, Muriel Durand, Pascal Ferraro, Christophe Nouguier et à toutes les personnes de l'équipe d'AMAP pour leur perpétuelle bonne humeur. Je rajouterai un sourire pour Odile et son gâteau aux noix, très réconfortant, dans les derniers jours de rédaction.

Je remercie Marie-Hélène Lafond qui a contribué à la recherche et à la mise en forme des références bibliographiques.

Je remercie Isabelle Ducousso, Sophie Perrier, Jacques Becquey et Eric Germain pour leur contribution fort appréciée dans la réalisation des observations expérimentales.

Je remercie Charles Leclerc de Hautecloque, Charles de Jandin, Laurent Kaltembach, Michel Bardo et Jean Payre, propriétaires des plantations de Noyers dans lesquelles nous avons longtemps travaillé et tous les membres passionnés du Groupe « Noyers à bois » de l'IDF. Je tiens également à remercier toutes les autres personnes que j'ai rencontré au cours de la réalisation de ce travail.

J'ai également une pensée affectueuse pour ma famille qui m'a toujours soutenue.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE 1

PREMIERE PARTIE : CONCEPTS ET DEFINITIONS 7

1. CONCEPTS UTILISES DANS L'ANALYSE ARCHITECTURALE 7
   1.1. Le modèle architectural 7
   1.2. L'unité architecturale 7
   1.3. La réitération 8
2. CRITERES MORPHOLOGIQUES 9
   2.1. Critères utilisés dans l'analyse architecturale 9
   2.2. Critères utilisés dans l'analyse morphologique des pousses annuelles 10
3. NIVEAUX D'ORGANISATION ET REPRESENTATION TOPOLOGIQUE DE LA PLANTE 12
4. GRADIENTS MORPHOGENETIQUES 13
5. MODELISATION DE L'ARCHITECTURE DES ARBRES 14
   5.1. Processus de croissance et d'arrêt 15
   5.2. Processus de ramification 17

DEUXIEME PARTIE : MATERIEL ET METHODES 19

1. GENOTYPES ETUDIES 19
   1.1. Noyer commun ou de Perse, *Juglans regia* L. 19
   1.2. Noyer noir d'Amérique, *Juglans nigra* L. 19
   1.3. Noyers hybrides interspécifiques 20
2. SITES D'ETUDE 21
   2.1. Sites d'étude de *Juglans regia* 21
   2.2. Sites d'étude de *Juglans nigra* 22
   2.3. Sites d'étude des Noyers hybrides interspécifiques 23
3. TYPES DE MILIEU ETUDIES 24
4. ECHANTILLONS D'ARBRES OBSERVES 25
   4.1. *Juglans regia* 25
   4.2. *Juglans nigra* 27
   4.3. Noyers hybrides interspécifiques 28
5. METHODES D'ANALYSE 30
   5.1. Analyse architecturale 30
   5.2. Structure des modules 30
   5.3. Suivi de croissance 31
   5.4. Structure de la pousse annuelle 33
   5.5. Présentation des résultats 39

TROISIEME PARTIE : RESULTATS 41

1. DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DES ARBRES EN MILIEU OUVERT 42
   1.1. *Juglans regia* 42

1.2. *Juglans nigra* 46
1.3. Noyers hybrides interspécifiques 49
2. VARIATIONS ARCHITECTURALES INTRASPECIFIQUES 52
2.1. Développement du Noyer commun en milieu forestier..... 52
2.2. Influence de la densité du couvert sur le développement de *Juglans nigra* 54
2.3. Influence d'un abri latéral sur le développement de Noyers hybrides 55
2.4. Variations architecturales entre individus de même âge 56
2.5. Variations architecturales liées à une mort d'apex 57
3. STRUCTURE DES MODULES SUR L'ARBRE ADULTE..... 58
3.1. *Juglans regia* 58
3.2. *Juglans nigra* 58
3.3. Noyer hybride, NG23xRA 58
4. MORPHOLOGIE DES POUSSES ANNUELLES 59
4.1. Mode de croissance des pousses annuelles..... 60
4.2. Modélisation de la structure des différents types de pousses annuelles..... 65
5. VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE LA STRUCTURE DES POUSSES ANNUELLES 80
5.1. *Juglans regia* 80
5.2. *Juglans nigra* 89
5.3. Noyers hybrides interspécifiques 92

QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION 99

1. CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES POUSSES ANNUELLES DES NOYERS 99
1.1. Mode de croissance 99
1.2. Structure des pousses annuelles d'un an 104
1.3. Mode de développement et répartition des rameaux sur la pousse annuelle 109
1.4. Variations morphologiques interspécifiques 112
2. EVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DES POUSSES ANNUELLES AU COURS DU DEVELOPPEMENT DES ARBRES 113
2.1. Plant d'un an 113
2.2. Jeune arbre : édification du tronc et mise en place des premières branches 113
2.3. Jeune arbre : apparition de la floraison et unité architecturale..... 115
2.4. Arbre adulte : édification de la cime 116
2.5. Arbre âgé et sénescent 118
2.6. Variations interspécifiques de l'architecture 119
3. INFLUENCE DU MILIEU SUR LE DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DES NOYERS 120
4. CONCLUSIONS 122

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES 125

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 128

ANNEXES 142

ANNEXE 1. LE DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DU NOYER COMMUN *JUGLANS REGIA* L. (JUGLANDACEAE).

ANNEXE 2. LE DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DU NOYER NOIR *JUGLANS NIGRA* L. (JUGLANDACEAE).

ANNEXE 3. MODALITES D'ALLONGEMENT ET MORPHOLOGIE DES POUSSES ANNUELLES CHEZ LE NOYER COMMUN, *JUGLANS REGIA* L. CV. « LARA » (JUGLANDACEAE).

ANNEXE 4. ALLONGEMENT ET MORPHOLOGIE DE POUSSES ANNUELLES ISSUES DE GREFFE CHEZ LE NOYER COMMUN, *JUGLANS REGIA* L. CV. « LARA » (JUGLANDACEAE).

INTRODUCTION GENERALE

La mise en évidence, la compréhension et la quantification de l'invariance et de la variabilité de l'architecture et du développement des plantes sont au cœur de plusieurs problématiques scientifiques fondamentales et appliquées (Barthélémy et *al*., 1995). Dans ce contexte, cette thèse porte sur une situation modèle, deux espèces de Noyers et des Noyers hybrides interspécifiques qui ont un fort intérêt forestier, et vise à caractériser quantitativement la variabilité de leur développement architectural en fonction de plusieurs facteurs endogènes et environnementaux.

La famille des Juglandaceae A. Rich. ex Kunth. appartient à l'ordre des Juglandales et comprend 7 genres et 59 espèces (Mabberley, 1987). D'après Manning (1978), la famille est constituée de deux sous-familles, chacune divisée en deux tribus. La sous-famille des Platycarioideae comprend la tribu des Platycariae composée d'une seule espèce (*Platycarya strobilacea* Sieb. & Zucc.) et celle des Engelhardiae représentée par deux genres : *Oreomunnea* Oersted (2 espèces) et *Alfaroa* Standley (7 espèces). La sous-famille des Juglandoideae comprend la tribu des Juglandae composée des deux genres, *Juglans* L. (21 espèces) et *Pterocarya* Kunth (6 espèces), et la tribu des Hicoriae représentée par le genre *Carya* Nutt. (17 espèces). L'aire d'origine de la famille s'étend principalement sur les continents américain et asiatique jusqu'à la latitude 45° de l'hémisphère Nord. Vers le Sud, elle s'étend également jusqu'en Indonésie et dans les Andes. Les espèces de la famille sont généralement des arbres à feuillage caduc avec des feuilles alternes (opposées pour les genres *Alfaroa* et *Oreomunnea*), pennées, sans stipules et aromatiques. Toutes les espèces sont monoïques. Les fleurs sont pourvues de bractées et unisexuées. Les fleurs mâles sont généralement organisées en chatons pendants et les fleurs femelles en petits épis, sauf celles de *Pterocarya* qui sont organisées en panicule. La famille est connue pour ses fruits comestibles, les noix (*Juglans regia*), les noix de pécan (*Carya illinoinensis*) et les noix d'hickorie (*C. ovata*), ainsi que pour ses bois précieux (*Juglans* spp et *Carya* spp) (Heywood, 1993).

Le genre *Juglans* comprend 21 espèces. Elles sont classées en fonction des caractéristiques de leur bois en trois grands groupes : Noyers cendrés, Noyers blancs et Noyers noirs. Le genre *Juglans* est également subdivisé en fonction de la structure du fruit en 4 sections botaniques : Cardiocaryon, Trachycaryon, Dioscaryon et Rhysocaryon. Les Noyers cendrés recouvrent les deux sections : Cardiocaryon et Trachycaryon. Le Noyer blanc correspond à la section Dioscaryon qui comprend la seule espèce *Juglans regia*, tandis que les Noyers noirs correspondent à la section Rhysocaryon. Le groupe des Noyers noirs est représenté par 8

espèces tempérées dont *Juglans nigra* L. et *Juglans major* (Torr. ex Sitsgr.) Heller et par 8 espèces tropicales (Manning, 1978). Les espèces du genre *Juglans* sont des arbres à feuilles alternes spiralées et composées de folioles sessiles dont le nombre, toujours impair, est variable selon les espèces. La moelle de leurs tiges est caractérisée par une structure cloisonnée (Manchester, 1981).

En France, le Noyer commun ou Noyer de Perse, *Juglans regia*, est traditionnellement cultivé pour la production de noix. Les principales variétés fruitières cultivées sont : « Lozeronne » originaire de la Drôme ; « Franquette », « Parisienne » et « Mayette » originaires d'Isère ; « Corne », « Marbot » et « Grandjean » originaires du Périgord (Garavel, 1959 ; Germain, 1988). Le bois de cette essence est également considéré comme l'un des plus précieux produits en France : il est apprécié par les menuisiers, les ébénistes et les sculpteurs pour ses qualités physiques et mécaniques (Becquey, 1997a).

Depuis le début du siècle, à cause d'accidents climatiques répétés et de l'évolution des pratiques de la nuciculture, la ressource en bois de *Juglans regia* n'a cessé de diminuer en France. Etant donné le besoin d'extension rapide des plantations et le besoin de plants de qualité dus à la forte demande de grumes, un programme spécifique est mené par un groupe de travail « Noyers à bois », fondé en 1975 par l'Institut de Développement Forestier (IDF) : ce programme a pour objectif de sensibiliser et de former les propriétaires forestiers à la plantation et à la sylviculture des Noyers (Becquey, 1995). Les Noyers à bois correspondent à des Noyers, *Juglans regia*, *J. nigra* et leurs hybrides interspécifiques, plantés et conduits dans un objectif de production de bois.

Depuis une trentaine d'années, dans ce contexte favorable à la plantation de Noyers, les forestiers s'intéressent plus particulièrement aux Noyers hybrides interspécifiques. En effet, l'hybridation interspécifique est très fréquente au sein du genre *Juglans* (Manning, 1978). De nombreux hybrides naturels sont connus entre *J. sieboldiana* et *J. regia,* entre *J. mandshurica* ou *J. cathayensis* et *J. regia,* ou bien entre *J. cinerea* et *J. regia*. D'autres croisements sont également connus entre *J. cinerea* et *J. nigra*, entre Noyers noirs comme *J. hinsii* x *J. nigra* ou entre *J. nigra* et *J. regia* nommés « xVilmoriana » (Chevalier, 1941), « x hybrida » , « x intermedia » ou « x pyriformis » (Garavel, 1959). D'autres hybrides interspécifiques ont été reconnus et portent des noms spécifiques : *J. hinsii* x *J. regia* nommé « x paradox » ; *J. californica* x *J. regia* nommé « x biformis » (Garavel, 1959). Par leur vigueur, leur croissance, leur bonne adaptabilité au milieu, leur résistance à certaines maladies cryptogamiques ou au virus, les noyers hybrides interspécifiques entre *J. nigra* et *J. regia* présentent un fort intérêt comme porte-greffe de variétés fruitières ou comme essence forestière. Actuellement, en France, deux principales descendances d'hybrides sont commercialisées : *Juglans nigra* 23 x *J. regia* (NG23xRA) et *J. major* 209 x *J. regia*

(MJ209xRA) (Jay-Allemand et *al.,* 1990). Ces deux hybrides interspécifiques, mais aussi *J. regia* variété Lozeronne et *J. nigra*, sont fréquemment utilisés dans les plantations de Noyers à bois, notamment pour le reboisement de terres agricoles abandonnées (Becquey, 1997a).

Etant donné leur intérêt économique, les Noyers suscitent des recherches fondamentales et appliquées dans de nombreux domaines tels que : l'amélioration et la sélection génétique des Noyers à fruit (Germain 1992, 1997) et à bois (Jay-Allemand, 1991 ; Fady et *al.,* 1995), la morphogenèse (Mauget, 1984), le contrôle de la rhizogenèse et la culture *in vitro* d'embryons (Jay-Allemand et *al*., 1991), la compréhension du fonctionnement physiologique de l'arbre (Lacointe et *al*., 1997 ; Le Dizès et *al*., 1997), la mesure et l'analyse de la couleur du bois (Janin, 1993 ; Burtin et *al*., 1998), l'étude des modalités de formation du bois de cœur (Jay-Allemand et *al*., 1996).

En ce qui concerne plus particulièrement la morphologie, la croissance des pousses annuelles de jeunes arbres a été étudiée chez *Juglans nigra* (Kramer, 1943 ; Jay-Allemand, 1985), chez l'hybride interspécifique, NG23xRA (Jay-Allemand 1985) et chez diverses variétés de *Juglans regia* (Assaf, 1966 ; Bonhomme, 1977 ; Dreyer, 1984 ; Mauget, 1976 ; Mauget et *al*., 1980 ; Favier, 1978).

Vu la grande variabilité génétique observée au sein de l'espèce *Juglans regia* pour la répartition de la fructification, les variétés ont été classées en trois grands types de fructification en fonction de la position, terminale, latérale ou intermédiaire, des structures fructifères sur les axes. Le type « fructification terminale » correspond aux variétés qui montrent des structures fructifères à l'extrémité des axes. Les variétés traditionnelles françaises ont ce type de fructification. Le type « fructification latérale » caractérise les variétés qui présentent des structures fructifères tout au long des axes. Les variétés d'origine américaine possèdent de type de fructification. Le type « fructification intermédiaire » caractérise des variétés qui possèdent des structures fructifères réparties en bouquets sur les axes (Charlot et *al*., 1988). Afin de mieux caractériser ces types de fructification, une étude a été réalisée sur le mode de développement de quelques variétés pour chaque type de fructification (Ducousso et *al.*, 1995).

Pour les Noyers à bois, la qualité du bois et les dimensions finales de la bille exploitable comme bois d'œuvre découlent directement de la croissance et de la forme de l'arbre qui, elles-mêmes, sont conditionnées par des facteurs génétiques, environnementaux et sylvicoles. Ainsi, la connaissance du développement architectural des Noyers et la caractérisation des variations architecturales et morphologiques dues à ces différents facteurs sont essentielles dans le choix des pratiques culturales, dans l'amélioration et la sélection des Noyers à bois mais également dans la caractérisation variétale.

La variabilité morphologique des végétaux peut être analysée aux niveaux intra– ou interspécifique. Pour une espèce et un stade de développement donnés, de nombreux travaux ont mis en évidence les variations intraspécifiques de la croissance annuelle des tiges (Farmer, 1975 ; Fromard, 1982 ; Koslowski, 1971 ; Remphrey et *al.*, 1985, 1994 ; Von Wühlisch et *al.*, 1986) et des modalités de ramification (Champagnat et *al.*, 1961 ; Powel et *al.*, 1986) en fonction de facteurs du milieu. D'autres études ont décrit des variations de la forme d'organes foliaires sur la tige en fonction du stade de différenciation de la plante (Ashby, 1949 ; Baillaud et Courtot, 1955, cité par Barthélémy et *al.*, 1997 ; Critchfield, 1960, 1971).

Au niveau interspécifique, quelques études ont été réalisées sur le polymorphisme de caractères végétatifs de la plante dans une perspective de classification systématique des végétaux par des caractères végétatifs (Keller, 1992 ; Rossignol et *al.*, 1985 cité par Sanoja, 1992). Certains travaux ont abordé les variations interspécifiques de la croissance annuelle (Kramer, 1943), de la forme de l'arbre (Lespinasse, 1977) ou bien de la position des structures fructifères dans l'arbre (Charlot et *al.*, 1988).

Par son approche globale du végétal, l'analyse architecturale (Hallé et *al.*, 1978) constitue une méthode originale pour caractériser les variations intra- et interspécifiques de la forme des plantes. Hallé et Oldeman (1970), puis Hallé et *al.* (1978) ont classé les espèces d'arbres tropicaux en vingt-trois modèles architecturaux dont chacun correspond à une combinaison particulière de critères morphologiques. Les travaux de Kahn (1975) ont abordé les relations entre les modèles architecturaux et la systématique. Par la suite, la diversité architecturale interspécifique au sein d'une famille a été décrite par Sanoja (1992).

Par l'approche architecturale, les variations intraspécifiques d'événements morphologiques particuliers, tels que l'apparition et l'expression de la floraison, ont été caractérisées chez quelques plantes tropicales (Barthélémy, 1988). Les travaux de Loup (1994) ont mis en évidence des critères structuraux impliqués dans les variations de la forme de la cime de quelques espèces de la forêt guyanaise. Les variations architecturales en fonction du milieu ont été abordées chez *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Grosfeld et *al.*, 1999). Au niveau de l'unité de croissance et de l'arbre entier, Durand (1999) a mis en évidence les caractères architecturaux de quatre espèces de forêt dense humide qui varient en fonction de la densité du couvert forestier. Plus finement, les variations morphologiques de la pousse annuelle ont été quantifiées en fonction de l'âge de l'individu, de la position architecturale de la pousse et du stade de développement de l'arbre (Reffye et *al.*, 1991a ; Nicolini, 1997) ou en fonction de la lumière (Nicolini, 1997). Dans toutes les études architecturales mentionnées précédemment, la variabilité morphologique intraspécifique a été qualifiée et/ou quantifiée au cours de toute la séquence de développement de l'arbre. Dans d'autres travaux, les variations morphologiques intraspécifiques (Bouroulet et *al.*, 1995 ; Bujon, 1994 ; Ducatillion et *al.*,

1995 ; Gardère, 1995 ; Guérard et *al*., 1999 ; Masotti et *al*., 1995 ; Nicolini et Caraglio, 1994), interspécifiques (Raffaele et *al*., 1998) ou entre cultivars (Costes et Guédon, 1997) ont été décrites à un stade particulier de développement de l'arbre.

Les travaux sur la variabilité architecturale et morphologique restent néanmoins peu nombreux. Les Noyers constituent un bon modèle d'étude pour aborder, d'une part, la variabilité interspécifique (deux espèces et des hybrides) et, d'autre part, la variabilité intraspécifique (un grand nombre d'individus observés dans des milieux diversifiés) des caractères architecturaux et des modes de croissance et de ramification de la pousse annuelle. Une grande partie de notre travail a porté sur la pousse annuelle qui constitue un niveau d'organisation essentiel pour le développement des espèces d'arbres originaires des régions tempérées (Caraglio et Barthélémy, 1997).

Afin de caractériser le développement des Noyers et ses variations, deux approches ont été utilisées dans notre travail : (*i*) l'analyse architecturale (Hallé et *al*., 1978) qui permet de dégager la séquence endogène de développement d'une espèce et de caractériser le mode d'action de facteurs externes sur celle-ci, et (*ii*) l'analyse quantitative des modes de croissance et de ramification des pousses annuelles par des méthodes statistiques (Reffye *et al*., 1991b ; Guédon, 1997a). Cette dernière approche est basée sur les connaissances qualitatives acquises en architecture végétale et sur des données quantitatives relatives à la morphologie de différentes entités botaniques : métamère, unité de croissance, pousse annuelle, axe. Elle vise à modéliser les processus de fonctionnement des méristèmes à chaque étape du développement de la plante et à rendre compte de la variabilité observée pour des entités botaniques homologues.

Dans un premier temps, les objectifs de ce travail sont : de caractériser la séquence de développement architectural des Noyers (*Juglans regia*, *Juglans nigra* et les hybrides NG23xRA et MJ209xRA) ; puis de modéliser l'évolution de la croissance et de la ramification de leurs pousses annuelles au cours du développement et en fonction de la position des rameaux dans l'arbre. Dans un deuxième temps, ces connaissances qualitatives et quantitatives sur la séquence de développement et la différenciation de la pousse annuelle permettent d'analyser et de quantifier la variabilité des caractères morphologiques en fonction de divers facteurs.

Ce travail est organisé en quatre parties principales :

- la première rappelle les concepts, définitions et critères utilisés dans l'analyse architecturale et pour caractériser la structure des pousses annuelles. Elle s'appuie notamment sur les notions de niveau d'organisation et de gradient morphogénétique. Elle introduit aussi de manière générale les méthodes de modélisation mathématique utilisées à la quantification de l'architecture des plantes ;

- après une présentation du matériel végétal, des sites d'étude et des milieux observés, la deuxième partie expose la méthode d'analyse retenue pour chaque niveau d'organisation étudié : arbre entier, module, pousse annuelle ;
- dans la troisième partie, les résultats obtenus sur le développement architectural des Noyers ainsi que sur la structure et la modélisation des pousses annuelles sont présentés. Pour chaque stade ontogénique de l'arbre, l'architecture est caractérisée, puis nous analysons les variations observées au sein d'une plantation ou en fonction de la densité du couvert forestier ou d'une mort d'apex. Après une description des différents types de pousses annuelles rencontrées chez les Noyers, les variations des paramètres de croissance et de ramification sont analysées en fonction de la position architecturale, des stades ontogénétiques, de la densité du couvert forestier ou d'une mort d'apex ;
- dans la quatrième partie, après une synthèse sur les variations intra- et interspécifiques observées, la stabilité et la variabilité des caractères architecturaux et morphologiques des Noyers sont synthétisées en fonction des facteurs concernés et discutées par rapport aux études antérieures sur la variabilité morphologique des plantes.

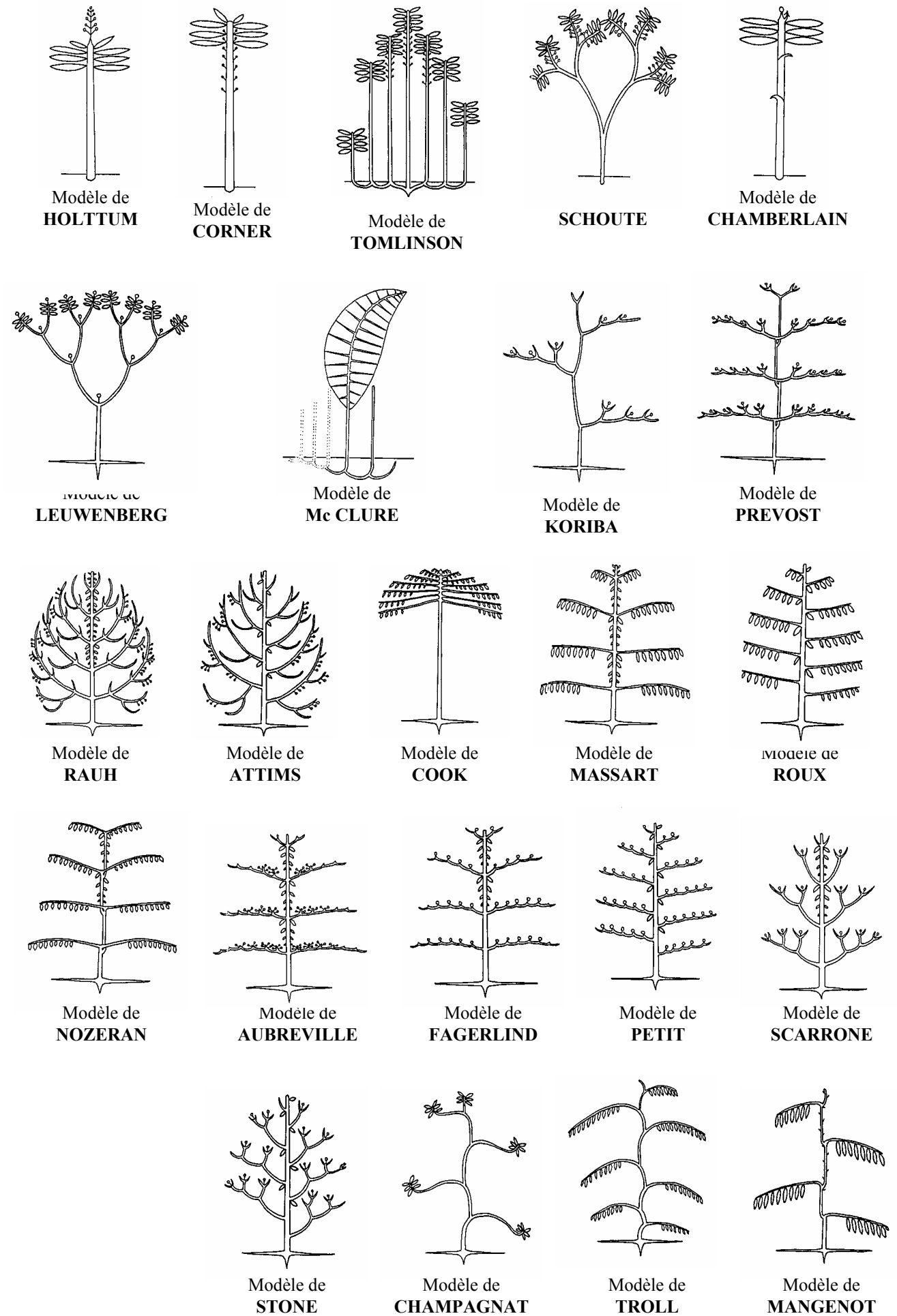


Planche 1. Modèles architecturaux (d'après Hallé et Oldeman 1970, Hallé *et al*. 1978)

PREMIERE PARTIE : CONCEPTS ET DEFINITIONS

1. CONCEPTS UTILISES DANS L'ANALYSE ARCHITECTURALE

L'architecture d'une plante peut être définie comme l'agencement topologique et géométrique de ses différentes parties. A un moment donné, elle est le résultat d'un équilibre entre des processus de croissance endogènes et l'influence de facteurs environnementaux (Barthélémy, 1991). L'analyse architecturale permet de révéler les caractéristiques endogènes du mode de développement de l'espèce (Edelin, 1977, 1984 ; Hallé et *al*., 1978 ; Hallé et *al*., 1986 ; Barthélémy, 1988).

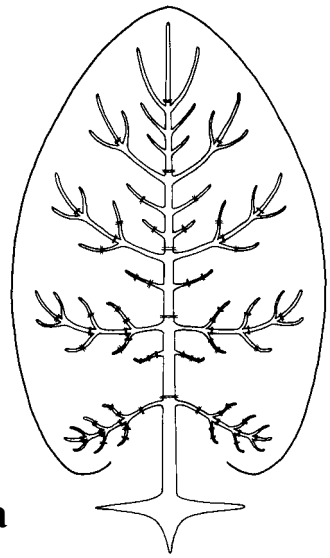
1.1. Le modèle architectural

La notion de « modèle architectural » (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé et *al*., 1978) a été élaborée à partir de l'observation, à divers stades de développement, de différentes espèces poussant dans des conditions de croissance favorables et non limitantes. Ces observations portaient initialement sur des espèces originaires des régions tropicales, elles ont ensuite été étendues aux espèces d'autres régions bioclimatiques. Le modèle architectural correspond à la stratégie de croissance inhérente à l'espèce, il exprime la nature et la séquence d'activité des processus morphogénétiques de l'organisme (Barthélémy et *al*., 1989).

La typologie des modèles architecturaux est basée sur l'observation de quatre groupes principaux de caractères morphologiques : la « croissance » (rythmique ou continue), la « ramification » (absente ou présente, monopodiale ou sympodiale, rythmique, continue ou diffuse), la « différenciation morphologique des axes » (axes orthotropes, axes plagiotropes ou axes mixtes) et la « position de la sexualité » (terminale ou latérale). Chaque modèle correspond ainsi à une combinaison particulière de ces caractères architecturaux : jusqu'à maintenant, 23 modèles ont été décrits dans l'ensemble du règne végétal (Hallé et *al*., 1978 ; **pl. 1**).

1.2. L'unité architecturale

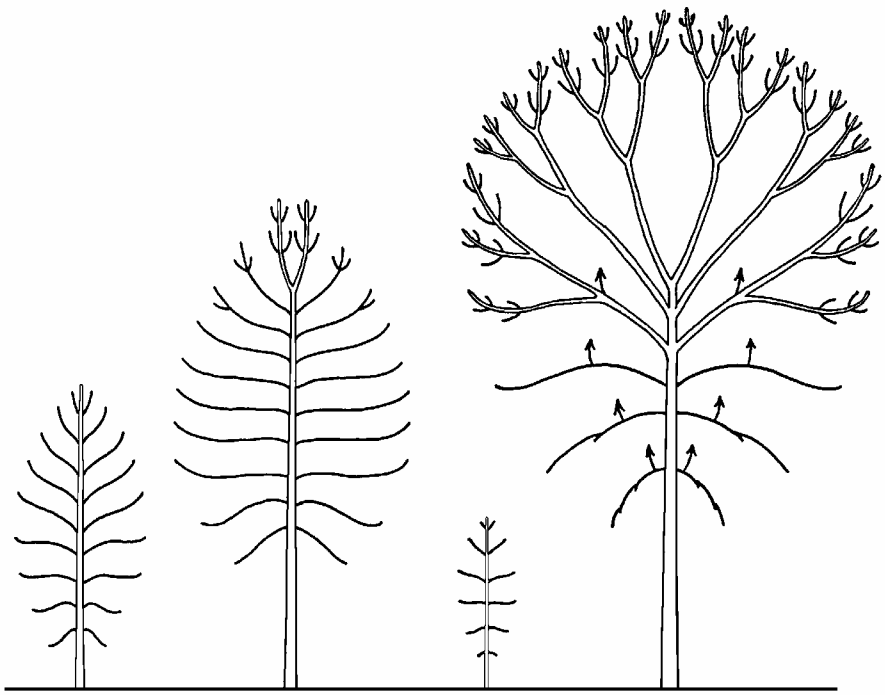
Pour une espèce donnée, l'expression spécifique du modèle architectural correspond à son « diagramme architectural » (Edelin, 1977), appelé aujourd'hui « unité architecturale » (Barthélémy et *al.,* 1989). Une plante peut être vue comme un système ramifié, hiérarchisé, au sein duquel les axes peuvent être groupés en catégories. Chaque catégorie d'axes est définie



a

b

A1 (tronc)	A2 (branches)	A3 (rameaux)
Orthotrope vertical	Orthotropes redressées s'affaissant avec l'âge	Orthotropes dressés à pendants
U.C. longues Phyllotaxie opposée décussée	U.C. de taille moyenne Phyllotaxie opposée décussée	U.C. courtes Phyllotaxie opposée décussée
Abondamment ramifié	Moyennement ramifiées	Non ramifiés
Ne s'élague pas	Elagage à long terme	Elagage à moyen terme
Porte la sexualité	Porte la sexualité	Porte la sexualité



c 2 3 1 4

Planche 2. Unité architecturale (a), tableau résumant les caractéristiques des différentes catégories d'axes (b) et séquence du développement architectural (c) du Frêne commun, *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae) (d'après Barthélémy, 1990 ; Barthélémy et *al*., 1997).

1: le jeune arbre; **2** : le jeune arbre conforme à son unité architecturale; **3** : l 'arbre adulte et la mise en place de la cime par réitération immédiate (formation d'une fourche); **4** : l'arbre adulte et la diminution de taille des complexes réitérés successifs dans la cime. Les axes ultimes ne sont pas représentés.

par ses caractéristiques fonctionnelles et morphologiques et sa position architecturale. L'unité architecturale correspond ainsi à la structure élémentaire spécifique de chaque plante (Barthélémy et *al.,* 1989 ; **pl. 2**). Lorsque la plante a édifié son unité architecturale, elle possède une structure bien hiérarchisée au sein de laquelle toutes les catégories potentielles d'axes se sont exprimées. Leurs caractéristiques morphologiques peuvent néanmoins évoluer au cours des phases ultérieures du développement de la plante (Barthélémy et *al*., 1997 ; Nicolini, 1997). Par exemple, certaines espèces fleurissent pour la première fois quand elles ont exprimé leur unité architecturale (Barthélémy *et al*., 1997), alors que la floraison d'autres espèces est liée à un stade de développement ultérieur (Edelin, 1984 ; Sanoja, 1992 ; Sabatier et Barthélémy, 1999 ; Nicolini, 1997 ; Durand, 1999).

1.3. La réitération

Définie par Oldeman (1972, 1974), la « réitération » est un processus morphogénétique qui permet à la plante de dupliquer totalement ou partiellement son unité architecturale et qui donne naissance à un complexe réitéré (Barthélémy et *al.,* 1989).

La réitération peut être d'origine traumatique : ce processus permet alors à la plante de régénérer la partie abîmée et se traduit par le développement de bourgeons latents ou par la dédifférenciation d'axes sous-jacents déjà existants et fonctionnels (Barthélémy, 1988). La réitération, ou duplication, de tout ou une partie de l'architecture de la plante intervient également dans l'édification de la cime des arbres (Edelin, 1977, 1984, 1986 ; Barthélémy et *al*., 1989, 1991 ; Sanoja, 1992 ; Nicolini, 1997). Plusieurs modalités peuvent être observées :

- la réitération peut être « partielle » si une partie seulement de l'unité architecturale est dupliquée, ou « totale » si la totalité de l'unité architecturale est dupliquée ;
- la « réitération proleptique », différée (Edelin, 1984) ou tardive (Drénou, 1994), correspond à la formation d'un complexe réitéré à partir d'un méristème latent ou néoformé tandis que la « réitération sylleptique », immédiate ou dédifférenciation (Edelin, 1984) ou séquentielle (Drénou, 1994), édifie un complexe réitéré à partir d'un méristème déjà fonctionnel. Ce phénomène intervient au cours d'une phase de transformation progressive de l'architecture de l'arbre, aussi appelée « métamorphose architecturale » (Hallé et Ng, 1981 ; Edelin, 1984 ; **pl. 2**).

Au cours du vieillissement de la plante, la taille des complexes réitérés se réduit progressivement (Barthélémy, 1988 ; Sanoja, 1992 ; Drénou, 1994 ; Nicolini, 1997). Ce phénomène de paupérisation avait déjà été observé par Oldeman (1974). L'expression de l'architecture élémentaire spécifique évolue alors vers une structure réduite et simplifiée. La structure ultime ou miniature de l'unité architecturale a été définie comme « unité architecturale minimale » (Barthélémy, 1988, 1991).

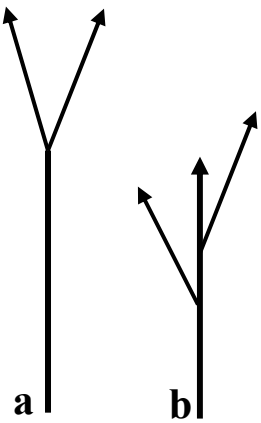


fig. 1

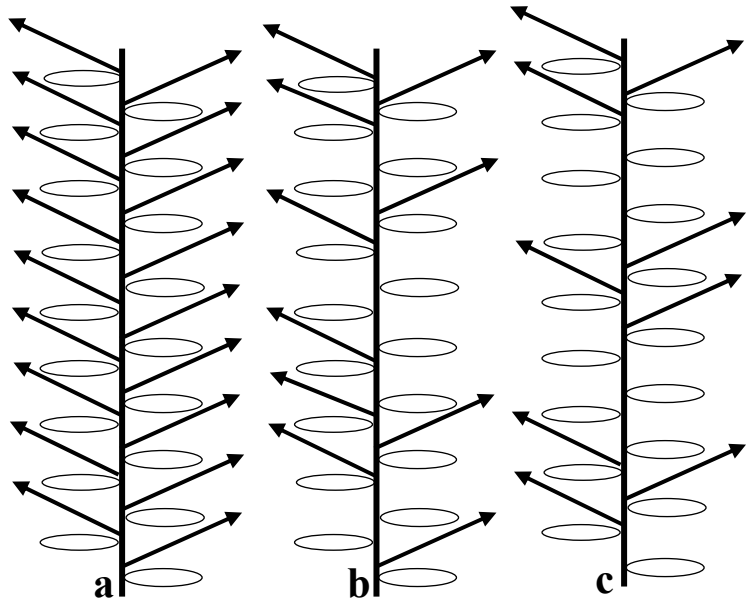


fig. 2

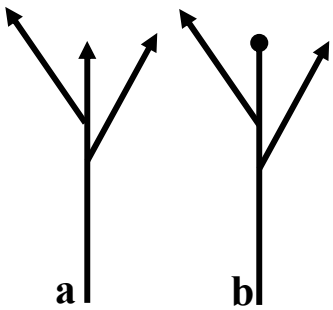


fig. 3

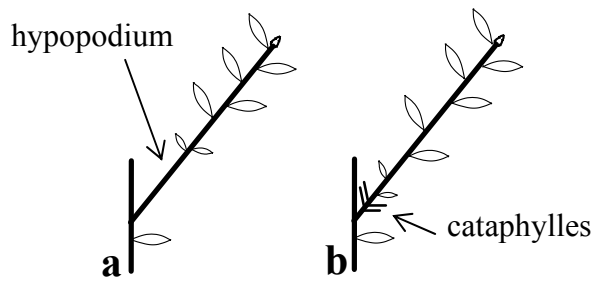


fig. 4

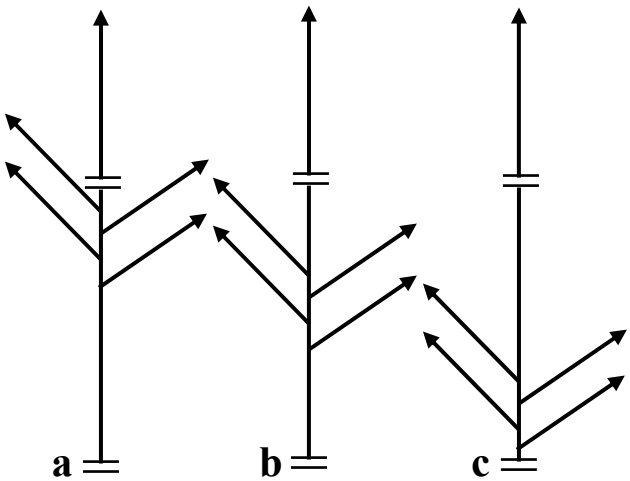


fig. 5

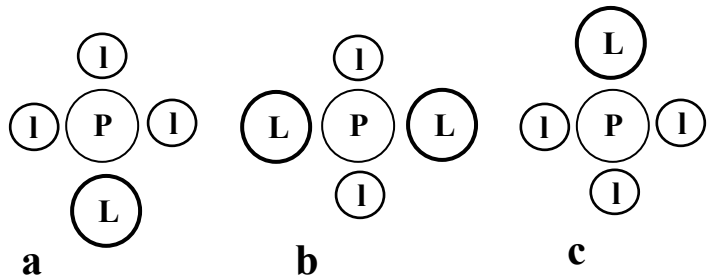


fig. 6

Planche 3. Représentation schématique de diverses modalités de ramification chez les plantes.
Figure 1. Ramification terminale (**a**) et ramification latérale (**b**).
Figure 2. Ramification continue (**a**), ramification diffuse (**b**) et ramification rythmique (**c**).
Figure 3. Ramification monopodiale (**a**) et ramification sympodiale (**b**). (•) : axe à croissance définie.
Figure 4. Rameau à développement immédiat (**a**) et rameau à développement différé (**b**). L'hypopodium correspond au premier entre-nœud long.
Figure 5. Position acrotone (**a**), mésotone (**b**) et basitone (**c**) des rameaux sur la pousse annuelle. (=) : arrêt de croissance.
Figure 6. Ramification hypotone (**a**), ramification amphitone (**b**) et ramification épitone (**c**). La tige porteuse ("**P**") est au centre. Les axes latéraux sont notés "**l**"; les axes les plus vigoureux sont notés "**L**".

2. CRITERES MORPHOLOGIQUES

2.1. Critères utilisés dans l'analyse architecturale

L'analyse architecturale est fondée sur l'observation des critères morphologiques suivants (Edelin, 1984 ; Barthélémy, 1988) :

- le mode de croissance : la croissance primaire d'une tige est le résultat de deux mécanismes, l'organogenèse et l'allongement (Champagnat et *al*., 1986). L'organogenèse, phase de division et de différenciation cellulaire, induit l'initiation de nouveaux éléments au niveau de l'apex de la tige. L'allongement, ou phase d'augmentation de la taille des cellules, se manifeste essentiellement par l'allongement des entre-nœuds et des feuilles (Caraglio et Barthélémy, 1997). La croissance peut présenter une alternance régulière de phases d'allongement et de repos (« croissance rythmique ») ou non (« croissance continue »). Pour décrire la croissance rythmique d'une tige, Hallé et Martin (1968) ont défini : « l'unité de morphogenèse » comme la portion de tige initiée par le méristème apical durant une phase d'organogenèse continue et « l'unité de croissance » comme la portion de tige mise en place au cours d'une phase d'allongement continue. La croissance est dite « indéfinie » quand le méristème apical de l'axe feuillé fonctionne indéfiniment, et « définie » quand le méristème apical de l'axe feuillé se transforme et cesse de fonctionner à un moment donné ;
- le mode de ramification : la ramification peut résulter de la division du méristème terminal en plusieurs parties chacune édifiant un nouvel axe (« ramification terminale ») ou, dans le cas, le plus fréquent, à partir d'un méristème axillaire (« ramification latérale ») (**pl. 3 fig.1**). Les zones ramifiées peuvent être régulièrement (« ramification rythmique ») ou irrégulièrement (« ramification diffuse ») espacés sur l'axe porteur. La ramification est dite « continue » lorsque tous les méristèmes axillaires d'une tige donnent naissance à un rameau (**pl. 3 fig.2**). Le mode de ramification peut résulter du fonctionnement indéfini (« ramification monopodiale ») ou défini (« ramification sympodiale ») de l'ensemble des méristèmes d'un même système ramifié (**pl. 3 fig.3**). Les plantes à ramification sympodiale se construisent par « une succession d'axes à croissance définie, qualitativement équivalents, appelés modules » (Barthélémy, 1988). Un module, initialement nommé « article » (Prévost, 1967), est un axe feuillé dont la croissance est définie par la transformation de son méristème édificateur en vrille, en épine, en fleur, en inflorescence ou par la parenchymatisation de son méristème édificateur (Prévost, 1978 ; Hallé et *al*., 1978). En fonction du moment de développement des rameaux par rapport à l'initiation des méristèmes axillaires, deux principaux modes de ramification ont été identifiés (Hallé et *al.*, 1978). Le développement d'un rameau latéral a été ainsi qualifié « de différé ou d'immédiat selon

qu'il fait suite ou non à une phase de repos après l'initiation du méristème latéral » (Caraglio et Barthélémy, 1997) ;

- la différenciation morphologique des axes : les axes « orthotropes » ont une direction de croissance verticale et une symétrie radiale, tandis que les axes « plagiotropes » ont une direction de croissance horizontale ou oblique et présentent une symétrie dorsi-ventrale (Edelin, 1984). Les axes « mixtes » possèdent une direction de croissance orthotrope puis plagiotrope (Hallé et *al*., 1978) ;
- la position de la sexualité : latérale ou terminale. La sexualité latérale ne modifie pas le développement de la plante tandis que la sexualité terminale bloque la croissance d'un axe végétatif. Le développement de cet axe fleuri se poursuit par la mise en place de relais.

2.2. Critères utilisés dans l'analyse morphologique des pousses annuelles

2.2.1. Mode de croissance

2.2.1.1. Préformation et néoformation

Pour les plantes à croissance rythmique, les notions de « préformation » et de « néoformation » qualifient les rapports entre l'organogenèse et l'allongement des tiges. Selon que la portion de tige émise est ou n'est pas présente à l'état d'ébauches dans le bourgeon avant que celui-ci ne débourre, cette portion de tige est qualifiée de préformée ou de néoformée (Hallé et *al*., 1978). En fonction de l'origine des organes foliaires émis, trois types d'unité de croissance peuvent se rencontrer : des unités de croissance entièrement préformées, des unités de croissance avec une partie préformée et une partie néoformée et des unités de croissance entièrement néoformées.

Les unités de croissance entièrement préformées sont fréquentes chez les espèces ligneuses des régions tempérées (Moore, 1909 ; Assaf, 1966 ; Gill, 1971 ; Koslowski, 1971 ; Allen et *al*., 1972 ; Abbott, 1977 ; Owens et *al*., 1977 ; Payan, 1982 ; Macdonald et *al*., 1983, 1984 ; Cottignies 1985 ; Roloff, 1985 ; Champagnat et *al*., 1986 ; Kremer et *al*., 1990 ; Remphrey et Davidson, 1994a ; Puntieri et *al*., 1998 ; Souza et *al*., 1999) ainsi que chez les espèces des régions tropicales (Bond, 1942 ; Cremer, 1972 ; Parisot, 1985 ; Comte, 1993 ; Thorp et *al*, 1994).

Les unités de croissance constituées d'une partie préformée et d'une partie néoformée ont été décrites chez quelques espèces des régions tempérées (Moore, 1909 ; Koslowski *et al*., 1966 ; Critchfield, 1960, 1971 ; Davidson et Remphrey, 1994 ; Souza et *al*., 1999) ou tropicales (Hallé et *al*., 1968 ; Greathouse et *al*., 1971 ; Tomlinson et *al*., 1973).

Des pousses entièrement néoformées n'ont été observées que chez peu d'espèces, par exemple chez *Citrus* spp. (El Morsy, 1991) ou chez *Oreopanax* sp., espèce pour laquelle les cataphylles du bourgeon sont néanmoins préformées (Borchert, 1969).

2.2.1.2. Allongement

Pour les espèces originaires des régions tempérées, la croissance annuelle d'une tige peut se réaliser au cours d'une ou plusieurs vagues d'allongement successives qui se traduisent par la mise en place de pousses annuelles constituées d'une ou plusieurs « unités de croissance » et qualifiées respectivement de « mono- ou polycycliques » (Caraglio et Barthélémy, 1997). Le polycyclisme a d'abord été défini pour décrire la répétition de cycles morphogénétiques sur une pousse annuelle de Pin (Bugnon et *al*., 1951).

Le cycle morphogénétique, initialement défini par Prat (1936), correspond à une portion de tige constituée d'une série d'entre-nœuds courts suivie d'une série d'entre-nœuds longs. Chez les espèces originaires des régions tempérées, le cycle morphogénétique correspond le plus souvent à l'unité de croissance (Caraglio et Barthélémy, 1997). Le polycyclisme a aussi été observé chez plusieurs espèces originaires des régions tempérées (Champagnat et *al.,* 1961 ; Caraglio et Barthélémy, 1997 ; Cremer, 1976 ; Critchfield, 1960, 1971 ; Debazac, 1966 ; Dickson, 1994 ; Feraud, 1986 ; Friesner, 1943 ; Gill, 1971 ; Guerard et *al*., 1999 ; Heuret, 1998 ; Koslowski, 1971 ; Koslowski et Ward, 1957, 1961 ; Kramer, 1943 ; Lavarenne, 1965 ; Li Dunfa et *al.,* 1986 ; Nozeran et *al.,* 1983 ; Remphrey et Davidson, 1994 ; Rivals 1965 et 1966 ; Späth, 1912 ; Tepper, 1963 ; Walters et Soos, 1963 ; Zigarevic, 1959).

2.2.2. Mode de ramification

2.2.2.1. Mode de développement des rameaux : immédiat ou différé

Les rameaux à développement immédiat (Caraglio et Barthélémy, 1997 ; **pl. 3 fig.4**), aussi nommés « rameaux sylleptiques » (Späth, 1912) ou « rameaux anticipés » (Champagnat, 1947, 1954, 1961, 1965), se caractèrisent généralement par un premier entre-nœud long (ou hypopodium) dans leur partie proximale qui traduit un développement sans phase de repos du méristème latéral (Tomlinson et *al*., 1973). Les rameaux à développement différé (Caraglio et Barthélémy, 1997), qualifiés aussi de « rameaux proleptiques » (Späth, 1912) ou « rameaux retardés » (Edelin, 1984 ; Thiébault et *al*., 1984 ; Comte 1993), présentent à leur base une série de cataphylles associés à des entre-nœuds courts qui résultent d'une phase de repos du méristème latéral pendant laquelle ce dernier est généralement inclus dans un bourgeon latéral, avant de donner naissance à un rameau (Tomlinson et *al*., 1973).

2.2.2.3. Position des rameaux sur la pousse annuelle

Les rameaux peuvent se développer préférentiellement en position apicale, médiane ou basale sur la pousse annuelle. Ces positions définissent respectivement les notions « d'acrotonie »,

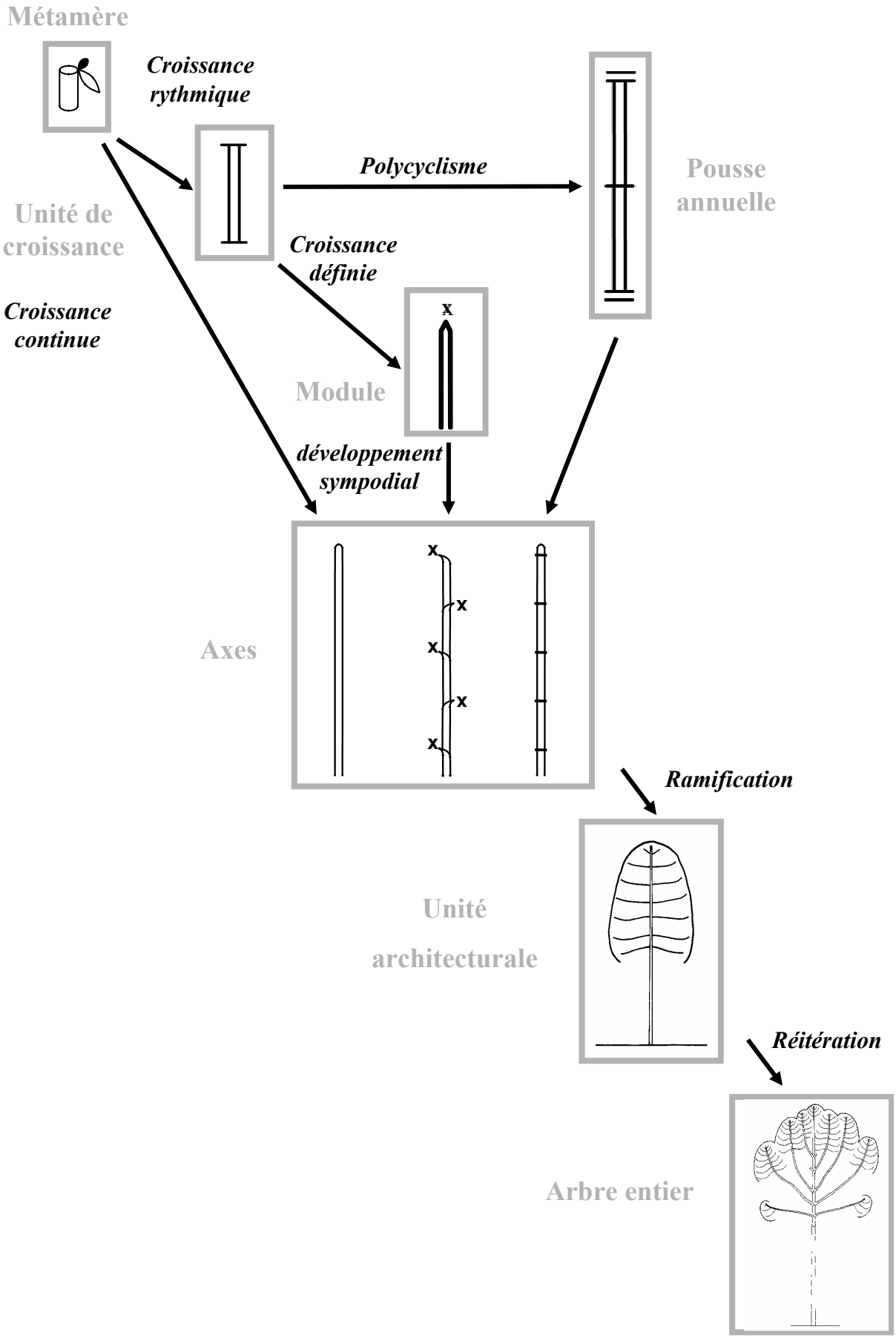


Planche 4. Les différents niveaux d'organisation (trait en gris) et phénomènes de répétition (trait noir) chez les arbres (d'après Barthélémy, à paraître).

Les niveaux d'organisation sont le métamère, l'unité de croissance, la pousse annuelle, le module, l'axe, l'unité architecturale et l'arbre entier. Les phénomènes de répétition sont la croissance, la ramification et la réitération.

de « mésotonie » et de « basitonie » (Caraglio et Barthélémy, 1997 ; **pl. 3 fig. 5**) qui avaient, initialement, été associées à un gradient de vigueur décroissant ou croissant (Troll, 1937 ; Rauh, 1939 ; Champagnat, 1947).

De manière similaire, « l'épitonie », « l'amphitonie » et « l'hypotonie » sont définies comme le développement préférentiel de rameaux vigoureux respectivement sur la face supérieure, latérale ou inférieure d'une branche horizontale, oblique ou inclinée (Troll, 1937 ; Rauh, 1938 ; Caraglio et Barthélémy, 1997 ; **pl. 3 fig. 6**).

3. NIVEAUX D'ORGANISATION ET REPRESENTATION TOPOLOGIQUE DE LA PLANTE

A chaque stade de développement, la plante peut être décomposée en structures élémentaires ou entités botaniques plus ou moins complexes qui correspondent à différents niveaux d'organisation emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy, 1991 ; Godin et Caraglio, 1998). Le passage entre deux niveaux d'organisation s'effectue par des phénomènes de répétition : la croissance (émission de métamères, allongement d'unités de croissance et de pousses annuelles), la ramification et la réitération (Barthélémy, 1991). Du plus simple au plus complexe, les différents niveaux d'organisation généralement identifiés sont : le métamère, défini par l'ensemble formé par le nœud associé à la feuille, ses productions axillaires et son entre-nœud sous-jacent (White, 1979) ; l'unité de croissance ; la pousse annuelle ; le module ; l'axe ; l'unité architecturale ; l'arbre entier (**pl. 4**).

A partir de ces connaissances sur l'architecture et la morphologie végétale, un modèle de représentation de la structure topologique de la plante a été établi (Godin et Caraglio, 1998) : l'organisation de la plante est représentée par un graphe arborescent qui comprend l'ensemble de ses entités botaniques constitutives et qui exprime leurs relations topologiques. Chez les végétaux, ces relations résultent des processus de ramification et de croissance. Les relations correspondantes sont « porté par/porteur de » (**pl. 5, fig. 1**) et « suivi de/précédé de » (**pl. 5, fig. 2**).

Afin de rendre compte de l'existence de plusieurs niveaux d'organisation et de la relation topologique « contient/appartient à » qui relie les différents niveaux d'organisation, ces graphes sont définis comme des « graphes arborescents multi-échelles » (MTG : *multiscale tree graphs* ; Godin et *al*., 1998). A une échelle d'observation de la plante correspond donc une décomposition de la plante en un type d'entités botaniques : entre-nœud, unité de croissance, pousse annuelle ou axe. Les graphes multi-échelles permettent non seulement de décrire, entièrement ou partiellement (ex. description d'une branche), la topologie des plantes mais aussi d'attribuer des mesures, de type qualitatif ou quantitatif, aux entités botaniques ainsi décrites.

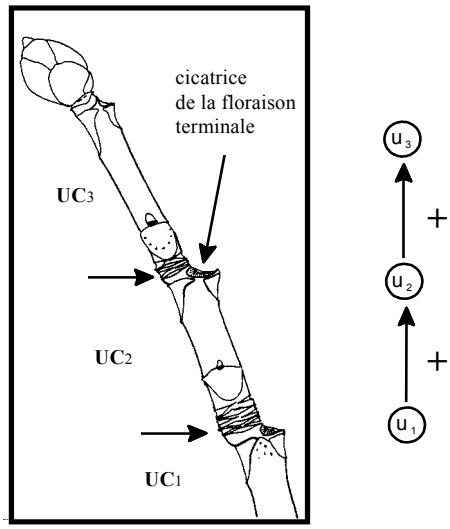


fig. 1

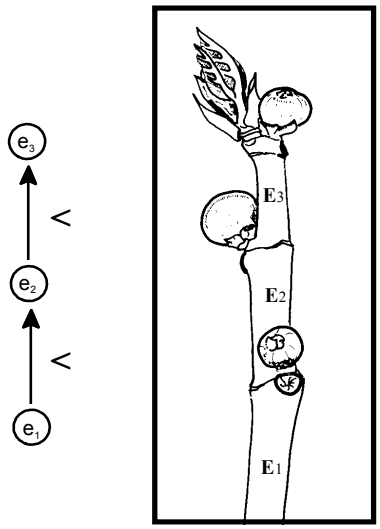


fig. 2

Planche 5. Deux types de plantes et leur graphes correspondants.
Figure 1. Les unités de croissance du Marronnier, agencées selon le mode de ramification sympodial, illustrent la relation porteur/porté symbolisée par « + ».
Figure 2 : Les entre-nœuds successifs du Figuier domestique illustre la notion d'entités suivies par d'autres correspondant à la relation suivi/précédent symbolisée par « < » (d'après Caraglio et *al*., 1998).

Les graphes arborescents multi-échelles servent de formalisme de base à la version récente du logiciel AMAPmod développée par Christophe Godin et Yann Guédon. Ce logiciel permet notamment de constituer de véritables « bases de données architecturales » (Godin et *al*., 1997a ; Caraglio et *al*., 1998). AMAPmod s'appuie notamment sur une méthode standardisée de codage : chaque entité botanique est définie de manière univoque par une lettre, par un index et par la nature de ses relations avec les autres entités botaniques.

Un langage particulier AML (*AMAP Modelling Language*) a ainsi été développé afin de réaliser l'ensemble des opérations nécessaires à l'exploration, puis à l'analyse et à la modélisation quantitative d'échantillons extraits de ces bases de données (voir § 5 de cette partie). AML permet notamment d'explorer une plante ou un ensemble de plantes en regroupant des entités botaniques homologues (c'est-à-dire identifiées comme telles par l'analyse architecturale). C'est de cette manière qu'on peut extraire dans les bases de données architecturales des échantillons de données homogènes dont les caractéristiques sont, par la suite, analysées et modélisées (Godin et *al*., 1997b, 1999).

4. GRADIENTS MORPHOGENETIQUES

L'expression des caractéristiques morphologiques des entités botaniques (taux de préformation/néoformation, polycyclisme, nombre d'entre-nœuds, longueur des entre-nœuds ou des unités de croissance, types de rameaux produits, quantité et répartition des entités portées, *etc.*) évolue au cours de l'ontogenèse de la plante. Ces modifications morphologiques s'effectuent de manière continue et graduelle ; elles traduisent l'existence de gradients morphogénétiques propres à l'organisation architecturale d'un végétal (Barthélémy et *al.,* 1997). L'analyse d'un grand nombre d'espèces a permis d'identifier plusieurs gradients en fonction du stade de développement de la plante et du niveau d'organisation qu'ils affectent (**pl. 6**) :

- « l'effet de base » : il correspond à la phase d'établissement de la plante à partir de la germination. Il se traduit par une augmentation progressive de la vigueur des pousses successives des axes au cours des premières étapes de développement de la plante (Barczi et *al*., 1997 ; Barthélémy et *al*., 1997 ; Bouroulet et *al*., 1995 ; Coudurier et *al*., 1995 ; Heuret, 1998 ; Nicolini, 1998). Il peut aussi se caractériser par une augmentation de la taille des métamères (Reffye et *al*., 1999);
- « l'ordre de ramification » : dans un système ramifié, l'axe principal est qualifié d'axe d'ordre 1, les axes portés d'axe d'ordre 2 et ainsi de suite. L'effet de l'ordre de ramification se traduit le plus souvent par une diminution de la croissance des pousses constitutives entre le tronc et les axes d'ordre de ramification plus élevé (Barthélémy et *al*., 1997 ; Costes et *al*., 1995 ; Nicolini, 1997 ; Reffye et *al*., 1991) ;

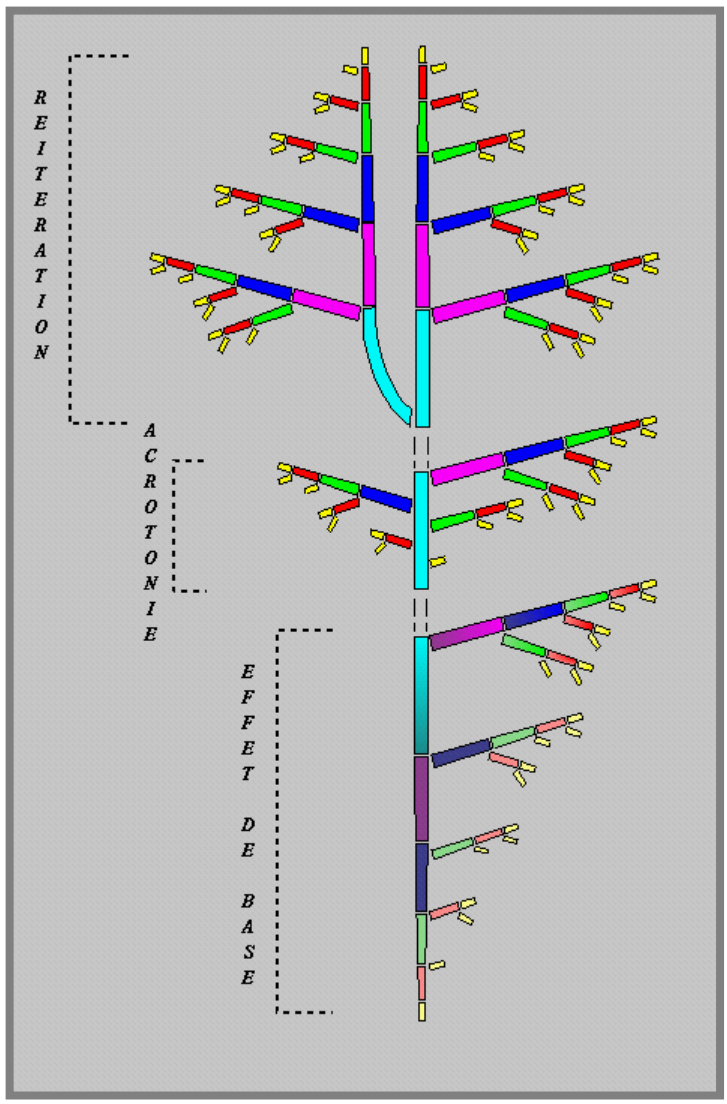


Planche 6. Représentation théorique de la répartition d'entités botaniques ayant les mêmes caractéristiques morphologiques en fonction de trois gradients morphogénétiques : l'effet de base, l'acrotonie et la réitération (d'après Barthélémy et *al*., 1997).

Chaque rectangle correspond à une entité. Les entités de la même nuance de gris possèdent des caractéristiques morphologiques équivalentes.

– la répartition des rameaux sur l'entité porteuse : le développement d'un axe latéral peut dépendre de sa localisation acrotone, mésotone ou basitone sur l'axe porteur. Ces répartitions peuvent être associées au développement d'axes plus vigoureux respectivement dans la partie distale (Barthélémy et *al*., 1997 ; Costes et *al*., 1995 ; Nicolini, 1998 ; Puntieri et *al*., 1998 ; Reffye et *al*., 1991), médiane (Puntieri et *al*., 1998) ou proximale des pousses annuelles porteuses ;

– la répartition des rameaux en fonction de l'orientation de l'axe porteur : le développement des rameaux préférentiellement en position latérale, supérieure ou inférieure sur une entité porteuse peut être associé à un gradient de vigueur croissant ou décroissant (Barthélémy et *al*., 1997) ;

– la « dérive » : elle correspond au vieillissement des entités botaniques successivement mises en place par le méristème édificateur ; elle se traduit par une diminution progressive de la croissance des unités de croissance successives des axes (Caraglio et *al*., 1990 ; Costes et *al*., 1995 ; Coudurier et *al*., 1995 ; Nicolini, 1998 ; Reffye et *al*., 1991).

L'âge physiologique du méristème est défini par les caractéristiques morphologiques de l'entité botanique qu'il édifie à un moment donné (Reffye et *al*., 1991 ; Barthélémy et *al*., 1997).

5. MODELISATION DE L'ARCHITECTURE DES ARBRES

Depuis une vingtaine d'années, divers travaux ont porté sur la « modélisation » et la « simulation » de l'architecture des plantes (Fisher et Honda, 1977 ; Bell, 1986 ; Fisher, 1978 ; Remphrey et *al*., 1983 ; Prusinkiewicz et *al*., 1994). Les recherches de Philippe de Reffye (1979) ont notamment permis de développer une approche probabiliste basée sur les concepts d'architecture végétale et sur la caractérisation morphologique d'entités botaniques.

Dans ce travail, les méthodes de modélisation utilisées sont descriptives et permettent de formaliser l'organisation de l'arbre, de coder ses composantes (voir § 3 de cette partie) et d'identifier des modèles quantitatifs représentant son architecture ou la morphologie de certains de ses éléments (sélection de la forme des relations mathématiques et estimation de leurs paramètres ; voir § 5.1 et 5.2 ci-dessous). Nous ne traitons donc pas ici des modèles structure – fonction qui visent à représenter le développement de la plante comme le résultat explicite des interactions entre son architecture, son fonctionnement et son environnement (pour un exemple sur le Noyer, voir Le Dizès et *al.*, 1997). Nous ne parlons pas non plus des méthodes de simulation informatique qui s'appuient sur des modèles, de l'un ou l'autre type, pour créer des arbres virtuels, des maquettes tridimensionnelles, qui peuvent ensuite être utilisés à des fins variées (voir Barczi et *al.*, 1997) : calcul de l'interception de la lumière,

analyse de la répartition de la biomasse combustible, interprétation des signaux en télédétection.

L'architecture d'une plante est le résultat du fonctionnement de ses méristèmes. Celui-ci est caractérisé par les processus de croissance et d'arrêt (*cf.* § 5.1) ainsi que de ramification (*cf.* § 5.2). Ces processus induisent des structures séquentielles au niveau des unités de croissances (séquences de nœuds), des pousses annuelles (séquences d'unités de croissance), des modules (séquences d'unités de croissance ou de pousses annuelles) et des axes (séquences de modules, d'unités de croissance ou de pousses annuelles). Ces séquences permettent notamment de représenter la répartition des rameaux, de divers types de productions axillaires (bourgeons, inflorescences, *etc.*) ou de divers types d'organes foliaires sur une unité de croissance, une pousse annuelle ou un axe (Guédon, 1997a).

La structure de ces diverses séquences peut être représentée par des modèles probabilistes (Reffye, 1979 ; Reffye et *al.*, 1991a, 1991b , 1993) qui rendent compte du fonctionnement des méristèmes. Ces modèles traitent de suites de variables aléatoires indexées par un paramètre discret : temps discret, rang du nœud sur l'unité de croissance ou encore année de croissance. Les processus de renouvellement (Cox, 1962) permettent de modéliser la croissance primaire des axes (Guédon et Costes, 1997), tandis que les processus markoviens discrets sont utilisés pour modéliser les séquences telles que la présence (ou l'absence) et la nature des productions axillaires portées par les nœuds successifs d'une même unité de croissance (Guédon, 1997a ; Guédon et Costes, 1999 ; Guédon et *al.*, 1999 ; Costes et Guédon, 1997).

5.1. Processus de croissance et d'arrêt

Le résultat de la croissance primaire d'un axe végétatif peut être mesuré par un nombre d'entre-nœuds, de métamères ou d'organes foliaires mis en place pendant une durée donnée. On distingue ainsi deux cas selon (*i*) que l'unité de croissance, ou une autre entité botanique, est observée périodiquement tout au long de sa période d'allongement, ou (*ii*) qu'elle est mesurée en une fois après la fin de son allongement.

Dans le premier cas, le temps entre l'émission de deux entre-nœuds successifs (ou entre deux feuilles insérées sur deux nœuds successifs) peut être modélisée par un processus de renouvellement (Guédon et Costes, 1997).

Dans le deuxième cas, c'est le nombre d'entre-nœuds formant l'unité de croissance qui est analysé. En général, la distribution du nombre total d'entre-nœuds d'unités de croissance homologues suit une loi de probabilité simple qui résulte de la combinaison des processus de croissance et d'arrêt (Reffye et *al.*, 1991). La nature de cette loi varie selon les modalités de croissance des unités de croissance. Lorsque les unités de croissance sont entièrement préformées, la distribution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance peut être ajustée par une loi discrète unimodale, telle que la loi binomiale ou la loi de Poisson. Quand les unités

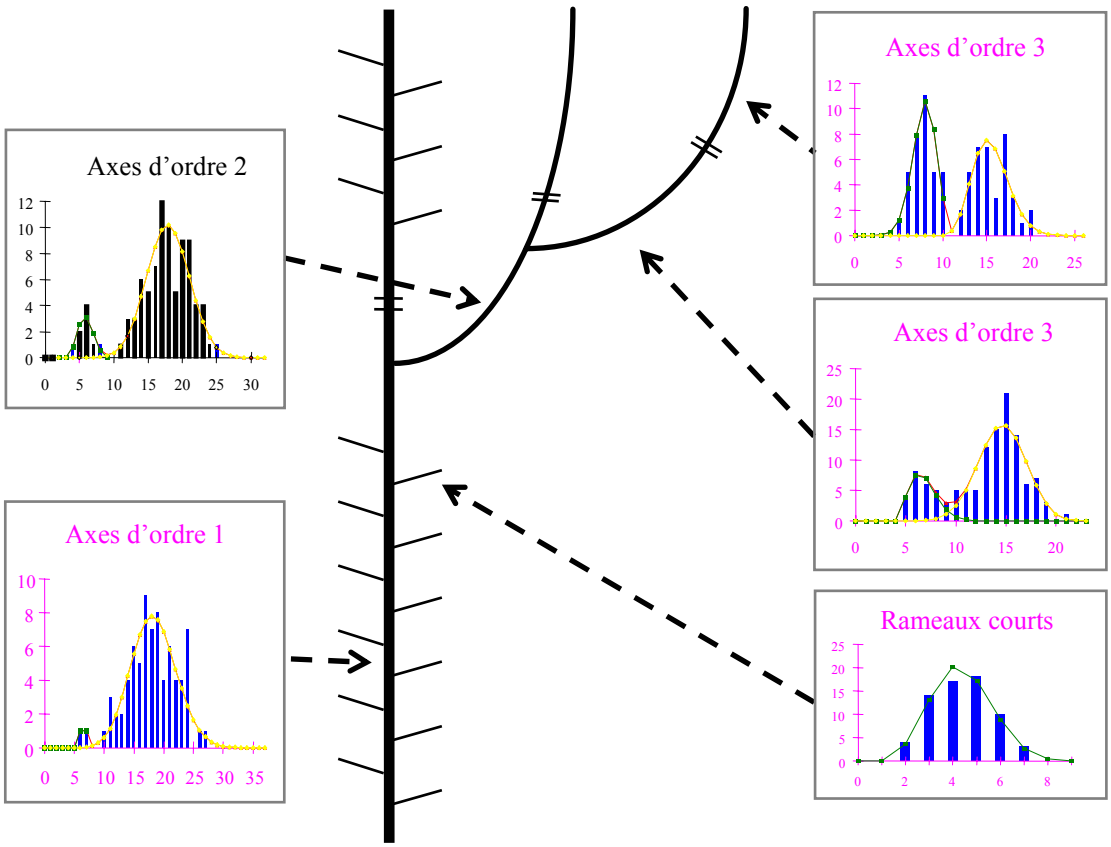


Planche 7. **Modélisation du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles en fonction de la position architecturale de celles-ci sur le Merisier (d'après Reffye et *al.*, 1991).**
Les abscisses correspondent au nombre d'entre-nœuds par pousse annuelle. Les ordonnées correspondent à l'effectif de pousses.

de croissance sont composées d'une partie préformée et d'une partie néoformée, la distribution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance peut être bimodale (**pl. 7**). Dans ce cas, la première composante du mélange correspond aux unités de croissance entièrement préformées et la deuxième composante aux unités de croissance constituées d'une partie préformée et d'une partie néoformée. Pour ces dernières, le nombre total d'entre-nœuds mis en place correspond donc à la somme des entre-nœuds préformés (variable aléatoire *X*) et des entre-nœuds néoformés (variable aléatoire *Y*). Ceci peut être traduit par le produit de convolution des lois correspondant aux variables aléatoires *X* et *Y*. La loi résultante combine donc un mélange (entre les deux types d'unités de croissance) et un produit de convolution (Guédon 1997b, Guédon et Costes, 1997).

Comme les lois binomiale et binomiale négative sont souvent utilisées pour représenter le processus de croissance des espèces à croissance rythmique, nous en rappelons les définitions et quelques propriétés. La loi binomiale B(*N*,*b*) définit la probabilité d'avoir *X* résultats positifs lorsqu'on effectue *N* tirages aléatoires indépendants dont chacun peut donner deux résultats : un résultat positif (ici l'émission d'un nouveau métamère) avec une probabilité *b*, ou un résultat négatif avec une probabilité 1–*b*. Les formules suivantes donnent respectivement la loi de probabilité de *X*, sa moyenne et sa variance théoriques :

$$\Pr[X = k] = C_N^k \cdot b^k \cdot (1-b)^{N-k}$$
$$\mathrm{E}[X] = N \cdot b$$
$$\mathrm{Var}[X] = N \cdot b \cdot (1-b)$$

La moyenne et la variance théoriques sont liées par une relation linéaire simple : $\mathrm{Var}[X] = \mathrm{E}[X] \cdot (1-b)$.

Pour un processus du même type, le nombre de succès, *k*, étant connu, la loi binomiale négative BN(*k*,*b*) définit la probabilité d'avoir effectué un nombre total *X* de tirages ayant généré exactement *k* résultats positifs (*X*≥*k*). Les formules suivantes donnent la loi de probabilité de *N*, ainsi que sa moyenne et sa variance théoriques :

$$\Pr[X = N] = C_{N-1}^{N-k} \cdot b^k \cdot (1-b)^{N-k}$$
$$\mathrm{E}[X] = k/b$$
$$\mathrm{Var}[X] = k \cdot (1-b)/b^2$$

Les observations expérimentales effectuées sur plusieurs espèces ont montré que les lois de probabilité utilisées pour représenter la structure des unités de croissance sont caractéristiques de l'espèce et que seuls leurs paramètres sont modifiés par l'âge, la position architecturale ou les conditions environnementales (Reffye et *al*., 1991b). La croissance primaire d'un arbre dans un environnement donné peut ainsi être modélisée en mettant en évidence la loi de probabilité caractérisant le fonctionnement des méristèmes et en suivant l'évolution des paramètres de cette loi en fonction des gradients morphogénétiques (Reffye et *al*., 1991a).

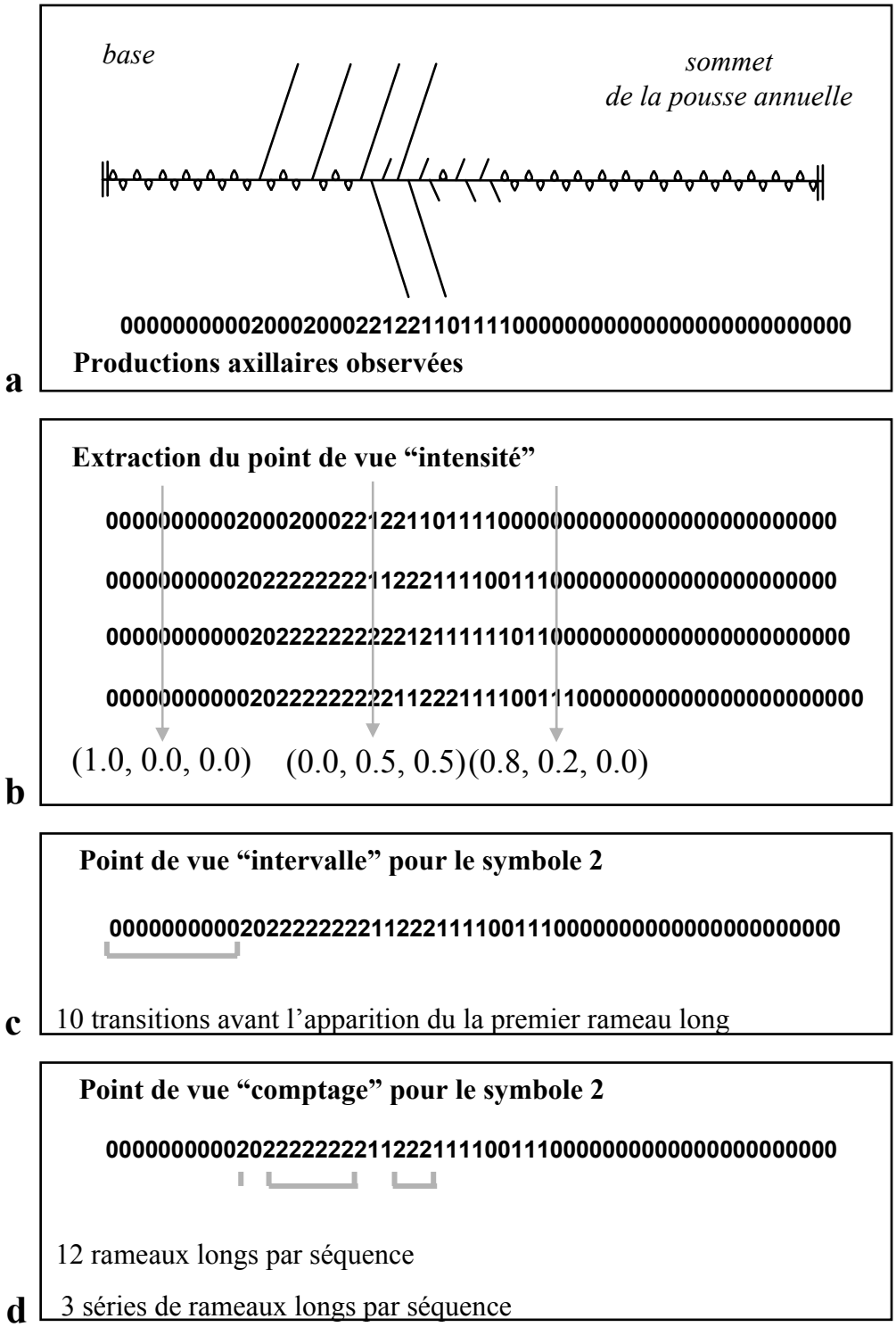


Planche 8. Répartition des rameaux à développement immédiat sur des tiges de *Juglans regia* variété « Lara » (d'après Sabatier et *al*., 1998b). Analyse exploratoire d'un échantillon de séquences constituées d'une seule variable représentant le type de production axillaire.

a : représentation d'une pousse annuelle observée et décrite nœud à nœud de la base au sommet de la séquence correspondante. **b** : extraction des probabilités d'observation de chaque type de production axillaire à trois rangs différents de nœuds. **c** : extraction du nombre de transitions avant le premier rameaux long. **d** : extraction du nombre de rameaux longs par séquence et du nombre de séries de rameaux longs par séquence.

Types de productions axillaires : (0) : bourgeon dormant; (1) : rameau court; (2) : rameau long.

5.2. Processus de ramification

Une entité botanique — une unité de croissance, une pousse annuelle ou un axe — peut être décrite comme une séquence de nœuds où chaque nœud est associé à un état (présence ou absence de rameau ou de divers types de productions axillaires). Selon le mode de développement de l'entité botanique, le sens de parcours de la séquence est choisi du bas vers le haut ou inversement.

La méthode d'analyse des séquences comprend une phase exploratoire et une phase de construction du modèle (Guédon, 1997a ; Guédon et *al*., 1999). La première phase consiste à extraire diverses caractéristiques qui permettent de décrire le comportement des séquences. Les différentes caractéristiques sont classées selon trois points de vue complémentaires :

- le point de vue « intensité » concerne la probabilité d'observation des différents types de productions axillaires (ou symboles) en fonction du rang du nœud porteur, compté à partir de la base ou du sommet de l'entité botanique selon les situations. Pour l'échantillon de pousses annuelles présenté, ce rang est compté de la base au sommet (**pl. 8b**) ;
- le point de vue « intervalle » s'intéresse, par exemple, à la distribution du nombre de nœuds avant la première occurrence d'un type de productions axillaires donné (**pl. 8c**) ; il concerne aussi la fréquence et la nature des transitions entre deux types de productions axillaires ;
- le point de vue « comptage » porte sur les distributions du nombre d'occurrences de chaque type de productions axillaires et du nombre de séries (nœuds successifs portant le même symbole) d'un type de productions axillaires donné par séquence (**pl. 8d**).

La deuxième phase de l'analyse des séquences s'attache à construire un modèle et à en estimer les paramètres. En fonction de la nature des variables élémentaires (continue ou discrète) et du type dynamique des séquences (stationnaire ou non stationnaire), la nature du modèle statistique varie :

- lorsque les séquences sont structurées en motifs homogènes répétées, elles sont modélisées par une chaîne de Markov du premier ordre (mémoire 1) à 2 états. Cet automate à deux états (ramifié et non-ramifié) est défini par 6 paramètres (Reffye et *al*., 1993 ; Guédon, 1997) : 2 probabilités initiales et 4 probabilités de transition, dont 2 seulement sont indépendantes ;
- lorsque les séquences sont structurées en zones homogènes successives caractérisées chacune par un mélange de différents types de productions axillaires, elles sont modélisées par une semi-chaîne de Markov cachée qui peut être définie par deux niveaux. Le premier niveau correspond à une semi-chaîne de Markov (chaîne de Markov du premier ordre associée à la loi d'occupation de chaque zone) qui représente

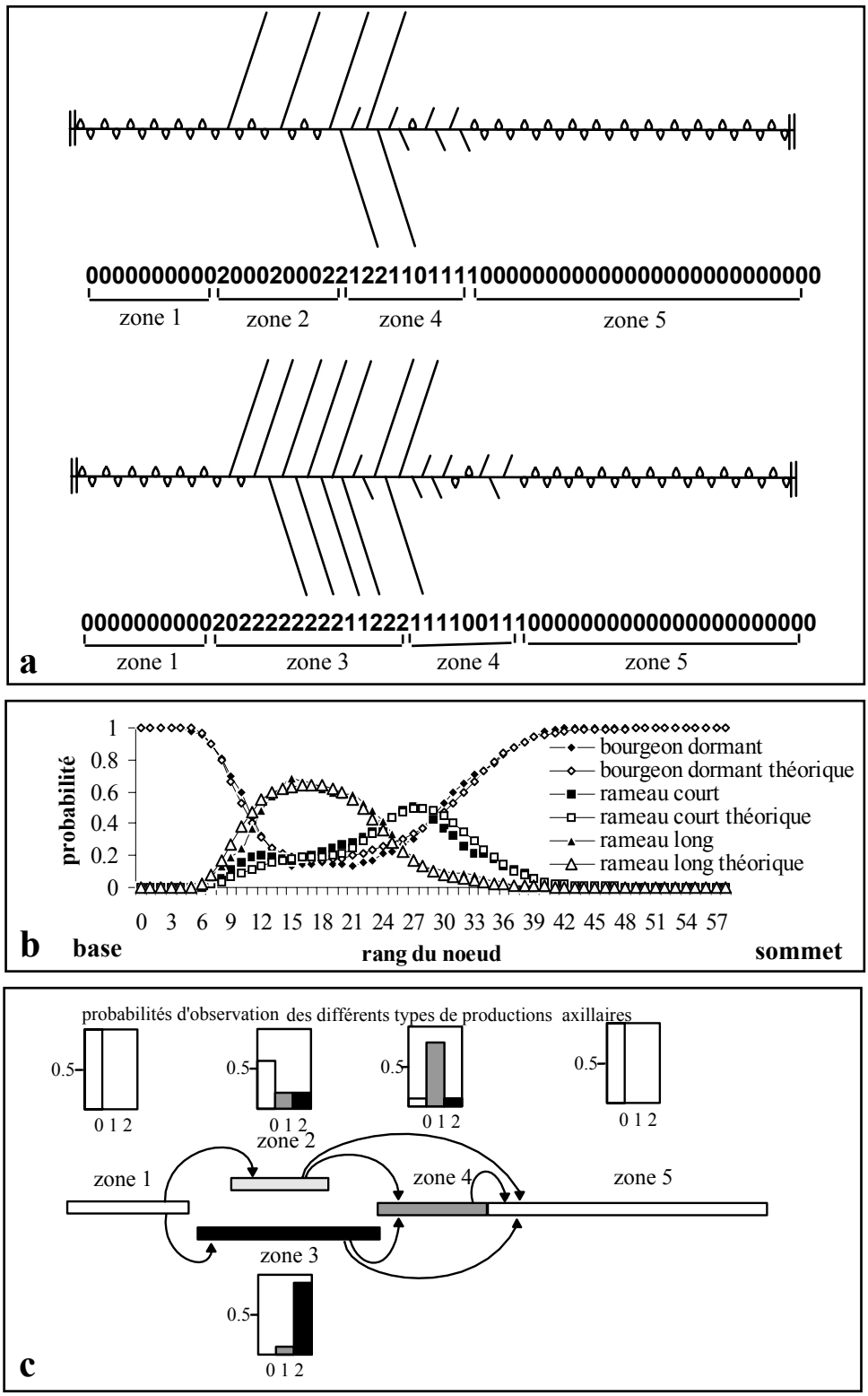


Planche 9. Modélisation de la répartition des rameaux à développement immédiat sur des tiges de *Juglans regia* (variété Lara) par une semi-chaîne de Markov cachée (d'après Sabatier et *al*., 1998b).

a : exemple de deux pousses annuelles représentatives, observées et décrites nœud à nœud; séquences et zones déterminées par le modèle correspondant. **b** : probabilités observées et théoriques des types de production axillaires en fonction du rang du nœud porteur à partir de la base des tiges. **c** : représentation du modèle : chaque zone est représentée par un rectangle dont la longueur correspond au nombre moyen de nœuds qui la composent. A chaque zone est associée la probabilité d'observation (en ordonnées) de chaque type de production axillaire (en abscisses).

Types de production axillaire : (0) : bourgeon dormant; (1) : rameau court; (2) : rameau long.

la succession de zones et la longueur de chaque zone en nombre de nœuds. Le deuxième niveau consiste à associer à chaque zone la distribution des probabilités d'observation de chaque type de productions axillaires (Costes et *al*., 1997 ; Guédon et *al*., 1999 ; **pl. 9**).

Ce type de modèle intègre deux niveaux d'organisation :

- au premier niveau, la semi-chaîne de Markov représente la succession des zones (chacune étant représentée par un état du modèle) et leur « longueur » (définie par la loi d'occupation, en nombre de nœuds, d'un état donné) le long de la pousse annuelle ;
- le deuxième niveau associe une ou plusieurs distributions à chaque zone. Par exemple, la première distribution qualifie la nature et la fréquence des organes foliaires, tandis que la deuxième correspond au type de productions axillaires observées.

Les paramètres du modèle sont estimés au moyen de procédures et algorithmes programmés dans le logiciel AMAPmod. L'évaluation du modèle se fait en comparant, selon les trois points de vue précités, les distributions extraites des échantillons de séquences aux distributions théoriques calculées à partir des paramètres estimés du modèle (Guédon et *al*., 1999).

DEUXIEME PARTIE : MATERIEL ET METHODES

1. GENOTYPES ETUDIES

1.1. Noyer commun ou de Perse, *Juglans regia* L.

L'aire d'origine de cette espèce s'étend des moyennes montagnes d'Asie centrale (du Caucase au Turkestan), de l'Asie mineure, des Balkans et de l'Himalaya jusqu'à l'Est de la Chine (Germain, 1992). L'espèce existe encore à l'état sauvage sous forme de peuplement à l'Est de la Turquie, du Caucase et du Tadjikistan, au Nord de l'Irak, de l'Iran, de l'Afghanistan, du Pakistan, de l'Inde, au Népal et au Tibet, ainsi que sur les pentes Sud-Est de l'Himalaya et en Chine (Mc Granahan et *al*., 1990). Dès l'Antiquité grecque, le Noyer commun a été cultivé et introduit en Europe puis, pendant la période romaine, en Afrique du Nord. Il a été introduit au Chili et cultivé en Californie au XXème siècle (Germain, 1992). Il est également cultivé en Australie, en Nouvelle-Zélande et en Afrique du Sud (Garavel, 1959).

Le Noyer commun se reconnaît à son écorce de couleur blanc argenté mat qui reste longtemps lisse. Les feuilles glabres sont composées de folioles dont le bord n'est pas denté. La foliole terminale est la plus grande et la paire de folioles basale la moins développée (Garavel, 1959). Les feuilles matures sont composées de 7 à 9 folioles.

Le Noyer commun est un arbre de pleine lumière. En France, on le rencontre surtout au Sud de la Loire. Il apprécie un climat continental et un sol bien drainé et profond. Il produit un bois mi-dur, homogène, peu nerveux, à grain fin et à dessin et couleur recherchés (Becquey, 1997a).

Les variétés de *Juglans regia* étudiées dans ce travail sont : Lozeronne, Parisienne et Franquette (Isère), Solèze (Corrèze), Lara (verger de Lalanne semis de Payne d'origine californienne). Lozeronne est une variété couramment utilisée pour le reboisement d'anciennes terres agricoles. Les variétés Lozeronne, Parisienne, Franquette et Solèze ont été caractérisées comme « variétés à fructification terminale » et Lara comme « variété à fructification latérale » (Charlot et *al.,* 1988).

1.2. Noyer noir d'Amérique, *Juglans nigra* L.

Le Noyer noir d'Amérique est originaire de l'Est des Etats Unis d'Amérique (Sud-Est du Canada au Golf du Mexique). L'écorce est brune et se fissure dès la deuxième année. Les

folioles montrent une marge dentée. La foliole terminale est généralement la moins développée (Garavel, 1959). Les feuilles matures sont composées de 15 à 23 folioles.

Le Noyer noir est une essence de pleine lumière. Sous nos climats, par son débourrement précoce, il est sensible aux gelées printanières. Il exige un sol profond et bien drainé, avec des réserves en eau importantes (Becquey, 1997a). Son bois possède les mêmes qualités que celui du Noyer commun mais il a une couleur plus foncée (Becquey, 1997a).

1.3. Noyers hybrides interspécifiques

Les deux génotypes les plus couramment utilisés en plantation sont *Juglans majo*r 209x *J. regia* noté « MJ209xRA » et *Juglans nigra* 23x *J. regia* noté « NG23xRA ».

L'hybride MJ209xRA est nommé également NG209xRA ou « Hybride Garavel » (Isère). Il est issu d'un croisement entre un *Juglans major* et un *J. regia* de variété Franquette. Le Noyer noir est pollinisé par *Juglans regia*. Le Noyer noir initialement déterminé comme *J. nigra* par Garavel (1959) a été ensuite identifié comme *J. major* (Torr. Ex Sitsgr.). Cependant le doute subsiste toujours sur la détermination du Noyer mère comme *Juglans nigra* ou *J. major* (Becquey, 1997a). Le *Juglans major* est un Noyer noir originaire des montagnes du Nouveau Mexique, Colorado et Arizona.

L'hybride NG23xRA ou « Hybride de Germain » (INRA, Bordeaux) est le résultat d'un croisement entre un individu de *J. nigra* et deux individus de J. *regia* (RA984 et RA996). Le Noyer noir est pollinisé par *Juglans regia*.

Les caractères distinctifs les plus connus entre les Noyers hybrides et leurs parents sont :

- l'écorce plutôt grise : elle se fissure tardivement comme celle du Noyer commun et contrairement à celle du Noyer noir ;
- le nombre de folioles des feuilles matures : le nombre de folioles des feuilles de Noyer hybride (11 à 17) est intermédiaire entre celui des feuilles de *J. regia* (7 à 9) et celui des feuilles de *J. nigra* (15 à 23). Les folioles sont légèrement dentées et glabres alors que celles du *J. regia* sont généralement non dentées et glabres et celles du *J. nigra* sont nettement dentées et pubescentes ;
- la phyllotaxie des premières cataphylles à la base du plant d'un an : chez le Noyer noir, la phyllotaxie est d'emblée alterne tandis que chez l'hybride interspécifique et chez le Noyer commun, elle est opposée avant de devenir alterne (Jay-Allemand et *al.,* 1990).

Le bois des Noyers hybrides interspécifiques présente une couleur intermédiaire entre celle des deux espèces parentes (Becquey, 1997a)

2. SITES D'ETUDE

Dans le cadre des projets relatifs aux Noyers et menés par l'unité de Modélisation des plantes du CIRAD en collaboration avec l'IDF (Lyon) et l'INRA (Orléans, Bordeaux), divers sites d'étude ont été sélectionnés selon les critères suivants : âge et état des individus (gel, taille ou élagage), nombre d'individus, mais également en fonction du milieu (milieux variés et conditions de croissance favorables) des opportunités d'abattage des arbres ou des possibilités d'accès aux arbres (utilisation de nacelle par exemple). Les principaux sites sont décrits par génotype.

2.1. Sites d'étude de *Juglans regia*

- Châtillon (Drôme) : plantation (propriétaire : M. Pilaud). L'âge des individus est de 3 et 4 ans au moment des observations;
- Embrun (6°29'46'' de longitude, 44°32'09'' de latitude Nord, Hautes-Alpes) : le Juglandetum de la Madeleine (géré par l'Office National des Forêts) est situé sur d'anciennes terres agricoles. L'âge des individus est de 30 ans ;
- Jarcieu (4°56'50'' de longitude, 42°20'05'' de latitude Nord, Isère) : les Pépinières Guillot et Bourne sont situées sur des terres agricoles. L'âge des individus est de 1, 2, 3 et 4 ans ;
- L'Albenc (5°28'09'' de longitude, 45°12'30'' de latitude Nord, Isère) : les pépinières Payre sont établies sur des terres agricoles. L'âge des individus est de 1 an ;
- La Cure (Drôme) : individu âgé de 65 ans environ et isolé dans un champ (propriétaire : M. Bertrand) ;
- L'Ile d'Arçin (Gironde) : des collections de Noyers à fruit sont conservées sur cette île de la Garonne qui est un des domaines expérimentaux de l'Unité de Recherche sur les Espèces Fruitières et sur la Vigne (INRA, Villenave d'Ornon). L'âge des individus est de 19 ans ;
- Poët-Laval (5°00'54'' de longitude, 44°32'09'' de latitude Nord, Drôme) correspond à une plantation sur d'anciennes terres agricoles (propriétaire : L. Kaltembach) située en bas de versant et exposée au nord. Les arbres sont espacés de 4 mètres sur les lignes et entre les lignes. L'âge des individus est de 5 ans ;
- Pont-Saint-Esprit (4°38'39'' de longitude, 44°15'29'' de latitude Nord , Gard) : une régénération spontanée de Noyers est présente sur un talus forestier du bord du Rhône. L'âge des individus est de 6 à 12 ans ;

- Saillans (5°11’53’’ de longitude ; 44°41’51’’ de latitude Nord, Drôme) : l’individu dessiné est âgé de 15 ans et pousse dans un champ ;
- Saint-Just-en-Chaussée (2°25’57’’ de longitude, 49°30’25’’ de latitude Nord, Oise) : le Domaine de Plainval (propriétaire : C. de Jandin) est un grand parc forestier. L’âge des individus varie de 20 à 24 ans ;
- Saint-Marcellin (5°19’14’’ de longitude, 45°09’23’’ de latitude Nord, Isère) : c’est une plantation (Pépinières Guillot et Bourne). L’âge des individus est de 6 ans ;
- Saint-Maixant (0°15’47’’ de longitude, 44°34’42’’ de latitude Nord, Gironde) : le verger appartenant aux Pépinières de Lalanne est situé sur d’anciennes terres agricoles. L’âge des individus est de 4 ans ;
- Saint-Alban-de-Roche (5°13’29’’ de longitude ; 45°35’55’’ de latitude Nord, Isère) : l’individu dessiné est âgé de 15 ans et pousse dans un champ ;
- Saou (5°03’38’’ de longitude, 44°38’49’’ de latitude Nord, Drôme) : le verger (propriétaire : M. Bertrand) est situé en bas de versant. L’âge des individus est de 4 ans ;
- Siorac-en-périgord (0°59’11’’ de longitude, 44°49’20’’ de latitude Nord, Dordogne) : petit bois de Pins sylvestres (propriétaire : P. Lavelle). L’âge des individus est de 18 ans environ ;
- Toulenne (-0°15’42’’ de longitude, 44°33’33’’ de latitude Nord, Gironde) : Le Domaine des Jarres appartient à l’Unité de Recherche sur les Espèces Fruitières et sur la Vigne (INRA, Villenave d’Ornon) et comprend une pépinière et des collections de variétés de Noyers à fruit et de diverses espèces de *Juglans*. La pépinière est irriguée pendant la saison de végétation. L’âge des individus est de 8 et 13 ans et celui des pousses issues de greffe de 1 an ;
- Thessalonique (Grèce) : des individus âgés de 60-80 ans se développant dans un champ ont été observés.

2.2. Sites d’étude de *Juglans nigra*

- Gennes (-0°13’48’’ de longitude, 47°20’31’’ de latitude Nord, Maine et Loire) : le Juglandetum de Milly (géré par l’Office National des Forêt) est situé sur une parcelle forestière. L’âge des individus est de 30 ans ;
- L’Ile d’Arçin (Gironde) : une haie de Noyer noir a été installée sur cette île de la Garonne qui est un des domaines expérimentaux de l’Unité de Recherches sur les Espèces Fruitière et la Vigne (INRA, Villenave d’Ornon). L’âge des individus est de 14 ans ;

- Jarcieu (4°56’50’’ de longitude, 42°20’05’’ de latitude Nord, Isère) : les Pépinières Guillot et Bourne sont situées sur des terres agricoles. Les plants étudiés ont 1 an ;
- L’Albenc (5°28’09’’ de longitude, 45°12’30’’ de latitude Nord, Isère) : les pépinières Payre sont établies sur des terres agricoles. Les plants étudiés ont 1 an ;
- Lisieux (0°13’36’’ de longitude, 49°08’42’’ de latitude Nord, Calvados) : au Mesnil Guillaume (propriétaire : C. Leclerc de Hautecloque) la plantation a été installée sur un coteau forestier. L’âge des individus est de 22 ans ;
- Lyon (4°50’10’’ de longitude, 45°46’04’’ de latitude Nord, Rhône) : un individu de 15 ans et un individu de 100 ans ont été dessinés dans le Parc de la tête d’Or ;
- Manduel (4°28’23’’ de longitude, 43°49’11’’ de latitude Nord, Gard) : dans le Domaine expérimental des Pins de L’Amarine (INRA, Avignon), une ligne de Noyers a été plantée entre une haie de Cyprès et un verger d’Abricotiers. L’âge des individus est de 5 ans ;
- Montpellier (3°52’29’’ de longitude, 43°36’36’’ de latitude Nord, Hérault) : des Noyers issus de régénération spontanée poussent sur les bords du Lez. L’âge des individus est de 13 et 15 ans ;
- Palaminy (1°04’12’’ de longitude, 43°12’13’’ de latitude Nord, Haute-Garonne) : c’est une plantation sur d’anciennes terres agricoles. L’espacement entre les arbres est de 7 mètres entre les arbres et de 7 mètres entre les lignes. L’âge des individus est de 14 ans ;
- Prades-le-Lez (3°51’48’’ de longitude, 43°41’57’’ de latitude Nord, Hérault) : quelques vieux Noyers poussent en bordure de chemin dans le Domaine de Restinclières (propriétaire : Conseil Général). L’âge des individus est de plus de 80 ans ;
- Saôu (5°03’38’’ de longitude, 44°38’49’’ de latitude Nord, Drôme) : la plantation (propriétaire : M. Bertrand) est située sur d’anciennes terres agricoles. L’âge des individus est de 7 ans ;
- Thenon (1°04’16’’ de longitude, 45°08’17’’ de latitude Nord, Dordogne) : c’est une plantation à La Bachellerie (propriétaire : M. Dupuy). L’âge des individus est de 18 ans.

2.3. Sites d’étude des Noyers hybrides interspécifiques

2.3.1. MJ209xRA

- Antagnac (0°0’34’’ de longitude, 44°21’13’’ de latitude Nord, Lot et Garonne) : la plantation (propriétaire : M. Dufour), installée sur d’anciennes terres agricoles, est constituée d’arbres espacés de 4 mètres sur les lignes et entre les lignes. L’âge des individus est de 5 ans ;

- Chantesse (5°26’42’’ de longitude, 45°14’37’’ de latitude Nord, Isère) : c’est une plantation (propriétaire : J. Payre) située sur les coteaux sud de la vallée de l’Isère. L’âge des individus est de 30 ans ;
- L’Albenc (5°28’09’’ de longitude, 45°12’30’’ de latitude Nord, Isère) : les pépinières Payre sont établies sur des terres agricoles. L’âge des individus est de 1 an ;
- Luzillat (3°23’27’’ de longitude, 45°56’51’’ de latitude Nord, Puy de Dôme) : plantation (propriétaire : M. Teillard de Chardin) avec un espacement entre les arbres de 9m x 7m. Entre les arbres, un accompagnement ligneux composé d’*Eleagnus spp*, et Robiniers est présent. L’âge des individus est de 8 ans ;
- Pertuis (5°30’14’’ de longitude, 43°41’39’’ de latitude Nord, Vaucluse) : plantation sur d’anciennes terres agricoles (propriétaire : M. Torsiello). L’âge des individus est de 6 ans ;
- Poët-Laval (5°00’54’’ de longitude, 44°32’09’’ de latitude Nord, Drôme) correspond à une plantation sur d’anciennes terres agricoles (propriétaire : L. Kaltembach) située en bas de versant et exposée au nord. Les arbres sont espacés de 4 mètres sur les lignes et entre les lignes. L’âge des individus est de 5 ans.

2.3.2. NG23xRA

- Cales (0°48’47’’ de longitude, 44°51’23’’ de latitude Nord, Dordogne) : cette plantation (propriétaire : M. Bardot) est située en bordure d’une parcelle agricole et en lisière de forêt. L’âge des individus est de 20 ans. Dans le même site, des arbres plantés dans un taillis de Robiniers ont été observés. L’âge des individus est de 15 ans ;
- Lisieux (0°13’36’’ de longitude, 49°08’42’’ de latitude Nord, Calvados) : au Mesnil Guillaume, (propriétaire : C. Leclerc de Hautecloque), la plantation est située sur un coteau forestier. L’âge des individus est de 22 ans.

3. TYPES DE MILIEU ETUDIES

Les Noyers ont été observés dans différents milieux se distinguant essentiellement par les conditions lumineuses :

- en milieu ouvert, l’arbre se développe en pleine lumière, sans contrainte. Ce type de milieu correspond aux plantations sur d’anciennes terres agricoles, à un champ ou à une bordure de chemin ou de cours d’eau ;
- en milieu forestier, l’arbre pousse sous couvert. Ce type de milieu correspond à une plantation dans un taillis de feuillus ou en forêt. En fonction de la densité du couvert forestier, deux situations ont été observées :

- le sous-bois qui correspond à un couvert forestier fermé : l'arbre se développe sous la canopée forestière à l'abri de la lumière ;
- la trouée forestière qui est caractérisée par un couvert forestier localement ouvert : l'arbre maintient sa cime en pleine lumière et est gainé par les arbres environnants ;

– l'abri latéral ou l'accompagnement forestier correspondent à une plantation avec des espèces ligneuses installée entre les Noyers sur les lignes ainsi qu'entre les lignes de Noyers. Dans ce cas, la cime de l'arbre se développe en pleine lumière avec un gainage ligneux latéral. Sur la parcelle étudiée (« Luzillat »), l'accompagnement ligneux est composé d'*Eleagnus* de chaque côté des Noyers (sur les lignes) et de Robiniers entre les lignes de Noyers.

4. ECHANTILLONS D'ARBRES OBSERVES

Pour chaque stade de développement de l'arbre, le choix des échantillons d'arbres dépend principalement de l'état des arbres. C'est-à-dire que les arbres échantillonnés sont indemnes de gel, de taille ou autres traumatismes. Les échantillons ont été classés en fonction de l'espèce et du niveau d'analyse. Ils ont été caractérisés par le site de croissance, l'âge des individus, le nombre d'individus ou d'axes observés (le nombre de pousses analysées est noté dans les résultats), le type d'axes mesuré dans l'arbre et l'(les) année(s) de croissance des pousses annuelles observées. Les caractéristiques sont données sous forme de tableaux.

4.1. *Juglans regia*

4.1.1. Développement architectural

L'analyse architecturale des arbres observés en milieu ouvert a été essentiellement menée dans la Drôme et en Isère. Les arbres présentés dans ce travail étaient localisés : à L'Albenc pour le plant de 1 an, à Poët-Laval pour les individus âgés de 5 ans, à Saint-Alban-de-Roche (Isère) pour l'individu âgé de 7 ans, à Saillans pour l'individu âgé de 15 ans, à la Cure pour l'individu âgé de 65 ans, dans la région de Thessalonique (Grèce) pour l'individu âgé de 80 ans environ.

L'analyse architecturale des arbres en milieu forestier a été réalisée à Pont-Saint-Esprit pour des individus âgés de 1 à 7 ans, à Saint-Just-en-Chaussée dans le Parc de Plainval pour des individus âgés de 24 ans et à Siorac-en-Périgord pour l'individu âgé de 18 ans.

4.1.2. Suivi de croissance

Les données ont été prélevées sur *J. regia*, variété « Lara », sur les sites, Saint-Maixant pour les jeunes individus et la pépinière de Toulenne pour les pousses issues de greffe. Afin d'obtenir des données représentatives de la gamme d'expression de la croissance des pousses annuelles, il a été nécessaire de réaliser des mesures sur de nombreux individus jeunes poussant dans des conditions de croissance homogènes et optimales. Les échantillons mesurés sont décrits dans les **tableaux 1** et **2**.

Tableau 1. Echantillons d'arbres mesurés pour le suivi de l'allongement des pousses annuelles de *J. regia*.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Types de pousses annuelles	Année de croissance
Saint-Maixant	4	20	Rameaux sur les branches charpentières	Florifères monocycliques avec et sans œil à cou, florifères bicycliques	1993
Toulenne	1	46	Tiges issues de greffe, rameaux	Végétatives mono- et bicycliques	1994

Tableau 2. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la relation entre le contenu du bourgeon et la structure de la pousse émise, pour *J. regia*.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Types de pousses annuelles	Année de croissance
Saint-Maixant	4	20	Bourgeon terminal. Rameaux sur les branches charpentières	Florifères mono- et bicycliques, végétatives bicycliques	1993
Saint-Maixant	4	20	Pousse terminale. Rameaux sur les branches charpentières	Florifères mono- et bicycliques, végétatives bicycliques	1993
Poët-Laval	7	20	Bourgeon terminal de rejet	Végétatives monocycliques	1998
Poët-Laval	7	20	Pousse terminale de rejet	Végétatives monocycliques	1998

4.1.3. Structure des pousses annuelles

Les échantillons mesurés sont décrits dans les tableaux 3 et 4, selon qu'il s'agit de la variété Lozeronne ou d'autres variétés.

Tableau 3. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la structure des pousses annuelles de *J. regia*, variété Lozeronne.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Années de croissance
Poët-Laval	5	26	Tronc, branche, rameau	1991-95
L'Albenc	1	100	Tronc	1989
L'Albenc	1	400	Tronc	1991
L'Albenc	2	50	Tronc	1989
L'Albenc	2	45	Tronc, grand plant	1989
L'Albenc	2	90	Tronc, plant moyen	1989
L'Albenc	2	30	Tronc, petit plant	1989
Jarcieu	1-2-3-4	210	Tronc	1988-89
Chatillon	3-4	50	Tronc	1989-90
Saint-Marcellin	6	20	Tronc, branche	1988-89
Pont-Saint-Esprit	8-10	20	Tronc	1984-91
Saou	14	3	Branche	1985-91
Saou	14	135	Branche	1991
Embrun	28	90	Branche	1989-90
Saou	65	1	Branche	1997-98

Tableau 4. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la structure des pousses annuelles de *J. regia*, autres variétés que la variété Lozeronne.

Site	Variété	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Années de croissance
Toulenne	Solèze	8	40	Axe du sommet de la cime	1989-91
Toulenne	Parisienne	13	46	Axe du sommet de la cime	1989-91
Ile d'Arcin	Franquette	19	30	Axe du sommet de la cime	1989-91
L'Albenc	Franquette	12	62	Branche	1991
L'Albenc	Franquette	20	176	Branche	1991
L'Albenc	Franquette	25	208	Branche	1986-91

4.2. *Juglans nigra*

4.2.1. Développement architectural

L'analyse architecturale des arbres observés en milieu ouvert a été essentiellement menée dans la Drôme, le Maine-et-Loire et l'Hérault. Les arbres représentés dans ce travail étaient situés : à Gennes pour le jeune plant, à Saou pour les individus âgés de 4 et 7 ans, à Thenon

pour l'individu âgé de 18 ans, au Mesnil Guillaume pour les individus âgés de 22 ans, à Gennes pour l'individu âgé de 30 ans, à Lyon pour l'individu âgé de 100 ans, à Prades-le-Lez pour l'individu âgé de plus de 100 ans. L'analyse architecturale des arbres observés en milieu forestier a été essentiellement menée à Montpellier sur le bord du Lez.

4.2.2. Structure des pousses annuelles

Les échantillons mesurés sont décrits dans le **tableau 5**.

Tableau 5. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la structure des pousses annuelles de *J. nigra*.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Années de croissance
L'Albenc	1	25	Tronc	1989
L'Albenc	1	200	Tronc	1989
Manduel	5	3	Tronc, branche, rameau	1986-90
Jarcieu	10-12	3	Branche	1985-90
Palaminy	14	17	Tronc	1992-94
Ile d'Arçin	14	4	Axe du sommet de la cime, rameaux courts	1991-92
Mesnil Guillaume	22	1	Axe du sommet de la cime	1997
Gennes	30	11	Branche	1980-90

4.2.3. Structure de la moelle

Cette analyse concerne les pousses annuelles, formées en 1997, de la cime d'un individu de *Juglans nigra* âgé de 22 ans poussant au Mesnil Guillaume.

4.3. Noyers hybrides interspécifiques

4.3.1. Développement architectural

L'analyse architecturale des arbres observés en milieu ouvert a été essentiellement menée dans l'Isère et en Dordogne. Les arbres représentés étaient situés à Antagnac pour les individus âgés de 2 à 5 ans (MJ209xRA), à L'Albenc pour l'individu âgé de 8 ans (MJ209xRA), à Cales pour l'individu âgé de 20 ans (NG23xRA), au Mesnil Guillaume pour l'individu âgé de 20 ans (NG23xRA), à Chantesse pour l'individu âgé de 30 ans (MJ209xRA). Les arbres observés avec accompagnement ligneux étaient situés : à Luzillat pour les individus âgés de 8 ans (MJ209xRA), à Cales pour l'individu âgé de 15 ans (NG23xRA).

4.3.2. Suivi de croissance

Les échantillons mesurés sont décrits dans le **tableau 6**.

Tableau 6. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la relation entre le contenu du bourgeon et la structure de la pousse annuelle émise, pour l'hybride MJ209xRA.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Types de pousses annuelles	Année de croissance
Poët-Laval	2	27	Bourgeon terminal du tronc	Végétatives monocycliques	1993
Poët-Laval	2	47	Pousse terminale du tronc	Végétatives monocycliques	1993
Antagnac	3	29	Bourgeon terminal du tronc	Végétatives monocycliques	1994
Antagnac	3	29	Pousse terminale du tronc	Végétatives monocycliques	1994

4.3.3. Structure des pousses annuelles

Les échantillons mesurés sont décrits dans le **tableau 7** pour l'hybride MJ209xRA, dans le **tableau 8** pour l'hybride NG23xRA.

Tableau 7. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la structure des pousses annuelles de l'hybride MJ209xRA. L=longueur de la tige.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Années de croissance
L'Albenc	1	100	Tronc	1989
L'Albenc	1	50	Tronc, plant moyen, L=70cm	1989
L'Albenc	1	100	Tronc, plant petit L<40cm	1989
Pertuis	6	20	Tronc, branche, rameau	1988-90
Antagnac	5	80	Tronc, branche, rameau	1991-95
Poet-Laval	5	67	Tronc, branche, rameau	1991-94

Tableau 8. Echantillons d'arbres mesurés pour l'analyse de la structure des pousses annuelles de l'hybride NG23xRA.

Site	Age des arbres (an)	Effectif	Types d'axes mesurés	Années de croissance
Cales	20	4	Tronc, branche, rameau	1975-90
Cales	20	1	Branche	1990
Mesnil Guillaume	22	1	Axe du sommet de la cime	1997

5. METHODES D'ANALYSE

5.1. Analyse architecturale

Basée sur les concepts et critères morphologiques définis dans la première partie, l'analyse architecturale permet d'identifier les événements morphologiques endogènes qui déterminent le développement global de l'arbre au cours de sa vie et de décrire l'influence de facteurs exogènes sur sa croissance et sa morphologie. Afin d'identifier les différentes caractéristiques des modes de croissance et de ramification, on utilise des marqueurs morphologiques du fonctionnement des méristèmes tels que les cicatrices laissées par les cataphylles d'un bourgeon, par le pédoncule de l'inflorescence ou par la mort d'un bourgeon, l'aspect de l'écorce, le redressement d'un axe, la présence ou l'absence d'un hypopodium long à la base des rameaux.

Pour chaque stade de développement, un grand nombre d'individus croissant dans des conditions favorables a été observé et dessiné. Les arbres ont été observés sur pied et donc avec des jumelles pour les plus grands. Des observations morphologiques plus fines ont été réalisées en prélevant des parties d'arbres après abattage ou à l'aide d'une nacelle. Les résultats sont présentés : (1) sous forme de dessins caractérisant des individus représentatifs à chaque stade de développement pour un milieu donné ; (2) par un ensemble de schémas révélant la séquence de développement de l'espèce. Chaque schéma est une synthèse des observations réalisées sur plusieurs individus ayant atteint un même stade de développement.

Après avoir caractérisé le développement architectural endogène de l'espèce, on peut aborder l'étude des modifications dues à différents facteurs du milieu. Pour cela, l'analyse d'individus poussant dans des milieux différents a permis de définir certaines variations architecturales liées aux conditions de croissance.

Dans le cas des Noyers hybrides interspécifiques, les individus analysés les plus âgés avaient une trentaine d'années. En effet, ces hybrides sont de culture récente, des individus de MJ209xRA et NG23xRA ayant un âge supérieur sont donc pratiquement introuvables.

5.2. Structure des modules

La structure des modules a été analysée sur des individus de *Juglans regia* variété Lozeronne âgés de 14 ans (Saôu) et de 30 ans (Embrun), sur des individus de *J. nigra* âgés de 14 ans (Ile d'Arçin) et de 30 ans (Gennes) et sur des individus de NG23xRA âgés de 20 ans (Cales).

Chez les Noyers, le module correspond à un axe dont la croissance est définie par la transformation du méristème terminal en inflorescence femelle. Chaque module est composé

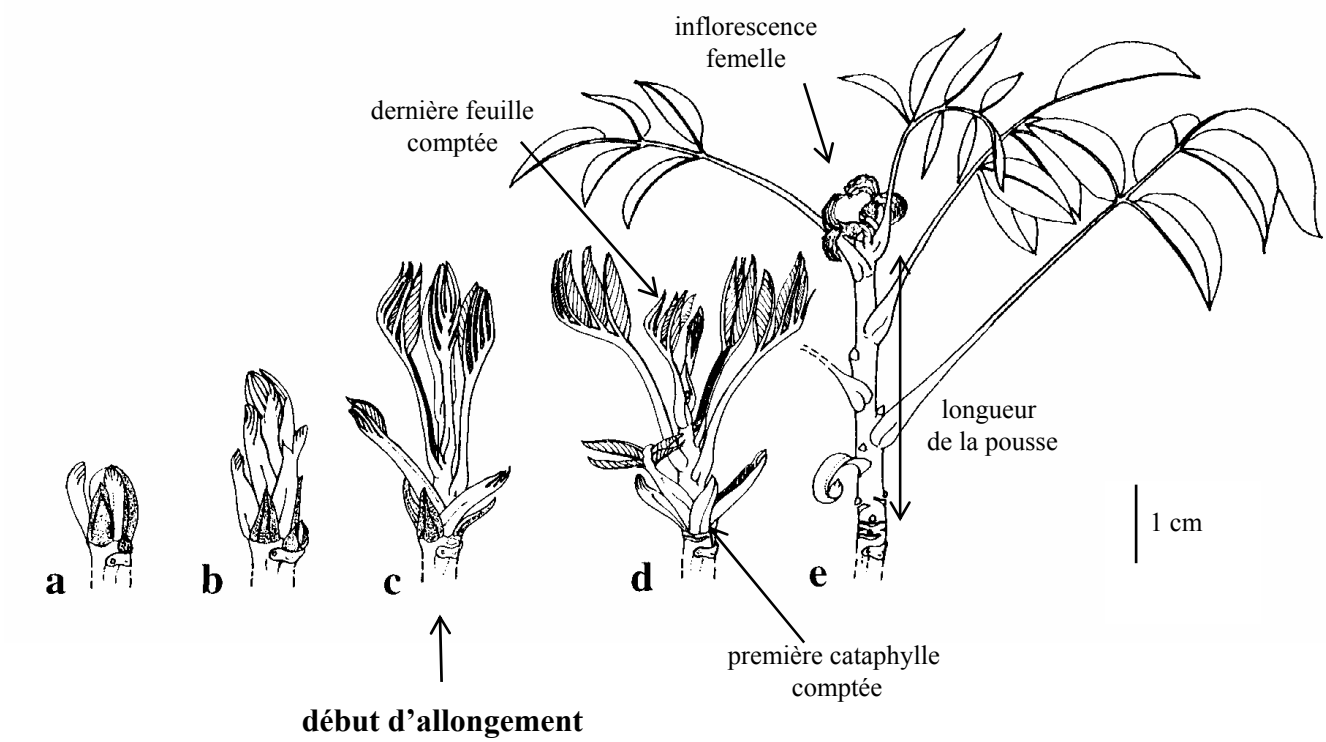


Planche 10. Stades phénologiques des pousses printanières de *Juglans regia (*d'après Sabatier et *al*., 1998).
a : gonflement du bourgeon hivernal ;
b : début d'allongement des organes foliaires;
c et **d** : déploiement des feuilles et début d'allongement des entre-nœuds ;
e : pousse en cours d'allongement.

d'une succession de pousses annuelles végétatives terminée par une pousse annuelle florifère. Pour chaque module, le nombre de ses pousses annuelles a été compté. Pour des échantillons de modules homologues, la distribution du nombre de pousses annuelles par module a été établie. Afin de caractériser la vigueur des modules étudiés, les distributions du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses terminales constitutives du module ont été calculées.

5.3. Suivi de croissance

5.3.1. Suivi d'allongement

Le suivi de l'allongement des pousses a été réalisé sur des individus de *Juglans regia* variété Lara poussant à Saint-Maixant pour les pousses florifères (individus de 4 ans) ou à Toulenne pour les pousses issues de greffe (Sabatier et *al*., 1998, 1999).

Pour les pousses florifères, le suivi de croissance s'est déroulé de début avril à début août 1993 avec un pas d'observation de 3 à 6 jours. Pour les pousses issues de greffe, le suivi de croissance a été réalisé entre début mai et fin septembre 1994 avec un pas d'observation de 7 jours. A chaque observation, la longueur, le nombre d'entre-nœuds allongés de la pousse et la nature des organes émis (cataphylle, feuille à limbe réduit ou petite feuille, feuille) ont été notés. La longueur a été mesurée de la base de la pousse (cataphylle la plus interne du bourgeon) jusqu'à l'insertion de la dernière feuille écartée de l'apex. Le nombre d'entre-nœuds a été compté du premier entre-nœud visible à la base de la pousse jusqu'à la dernière feuille formée sous le bourgeon apical ou sous l'inflorescence terminale (**pl. 10**).

Les paramètres calculés sont les suivants : allongement cumulé moyen exprimé en longueur et en nombre d'entre-nœuds à chaque date d'observation. Les dates d'observation ont été converties en nombre de jours après la date du début du suivi de l'allongement.

5.3.2. Détermination de la nature pré- ou néoformée des pousses annuelles

Afin de définir la nature pré- ou néoformée de chaque unité de croissance, pour chaque type de pousses annuelles analysées, deux échantillons de pousses morphologiquement similaires ont été sélectionnés. Le premier échantillon a été utilisé pour l'analyse du contenu des bourgeons et le deuxième a été laissé intact pour l'analyse morphologique des pousses allongées. Les bourgeons ont été prélevés avant les dates de débourrement printanier ou estival selon le type de bourgeon et les pousses ont été décrites en fin de période de croissance.

Les bourgeons ont été disséqués sous une loupe binoculaire (40X). Trois types d'organes foliaires ont été distingués dans les bourgeons : les cataphylles, les ébauches foliaires et les *primordia* foliaires. Les ébauches foliaires se différencient des cataphylles par la présence de folioles bien différenciées. Les *primordia* foliaires sont des organes indifférenciés qui

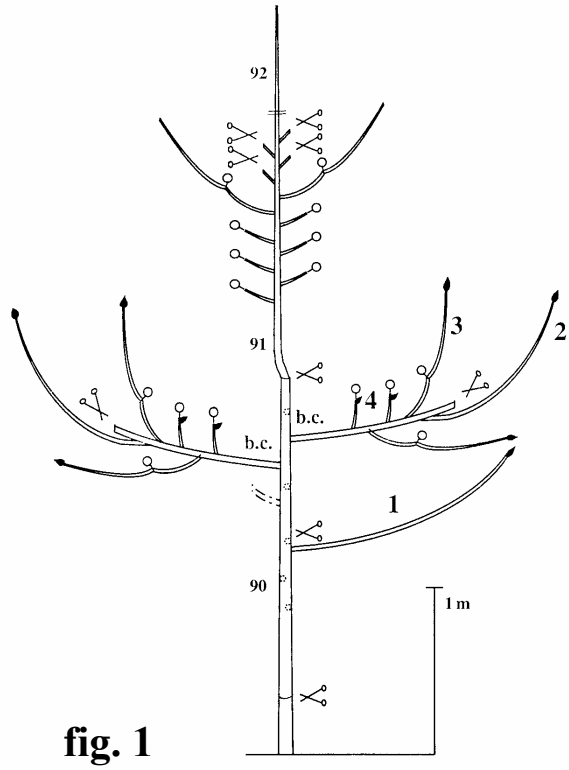


fig. 1

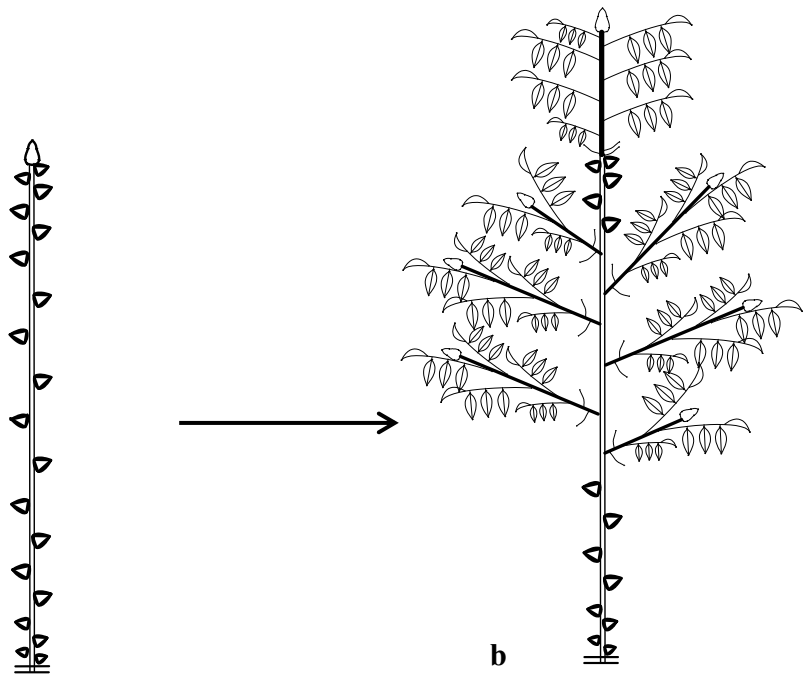


fig. 2

Planche 11. Représentation des types de pousses et de bourgeons prélevés pour l'analyse du contenu du bourgeon.

Figure 1. Représentation schématique des arbres et des bourgeons terminaux prélevés (en noir).

Figure 2. Représentation schématique d'une pousse végétative monocyclique avant le débourrement printanier (**a**) et d'une pousse homologue à la fin de la période de croissance (**b**). Les bourgeons prélevés sont indiqués en noir.

entourent le dôme méristématique. Le nombre total d'organes foliaires du bourgeon correspond à la somme des nombres de cataphylles, d'ébauches foliaires et de *primordia* foliaires. La présence ou non de l'inflorescence femelle sous forme d'ébauche a été aussi observée.

En fin de période de croissance, les pousses ont été caractérisées par leur nombre d'organes foliaires qui correspond à la somme des nombres de cataphylles et de feuilles.

Pousses végétatives de Juglans regia (site de Poët-Laval)

Des bourgeons hivernaux apicaux et des bourgeons latéraux de rejets (âgés de 3 à 5 ans) insérés à la base du tronc ont été récoltés le 24 avril 1998 avant le débourrement printanier. Sur chaque nœud, seul le bourgeon axillaire supérieur, qui peut normalement produire un rameau, a été analysé. Les bourgeons latéraux ont été positionnés en fonction du rang de leur feuille axillante du sommet à la base des pousses. En fin de période de croissance, sur le deuxième échantillon, toutes les pousses produites ont été caractérisées par leur nombre d'organes foliaires qui correspond à la somme des nombres de cataphylles et de feuilles (**pl. 11, fig. 2**).

Analyse de la néoformation sur des pousses végétatives de MJ209xRA (sites de Poët-Laval et Antagnac)

Des bourgeons hivernaux apicaux du tronc ont été prélevés et analysés avant le débourrement printanier pour deux années de croissance successives. Les dates de prélèvement sont le 30 mars 1993 et le 30 mars 1994. En fin d'allongement, dans le même site, sur un autre échantillon d'individus, le nombre d'entre-nœuds (qui correspond également aux nombre d'organes foliaires) des pousses émises a été analysé.

Le nombre total de feuilles mises en place (N_{tot}) est la somme du nombre de feuilles préformées dans le bourgeon hivernal ($N_{pré}$) et du nombre de feuilles néoformées ($N_{néo}$). Sous des hypothèses d'indépendance des deux variables, la loi de N_{tot} se traduit par le produit de convolution des lois correspondant à $N_{pré}$ et à $N_{néo,}$ autrement dit :

$$P(N_{tot} = n) = \sum_{k=0}^{n} P(N_{pré} = k) \cdot P(N_{néo} = n - k)$$

Connaissant les lois observées pour le nombre de feuilles préformées et pour le nombre total de feuilles, on a estimé, par un algorithme de déconvolution, la loi du nombre de feuilles néoformées de la pousse annuelle (Guédon, 1997).

Pousses florifères mono- et bicycliques de Juglans regia variété Lara (Saint-Maixant)

Le matériel végétal étudié est représenté sur la **planche 11** (**fig. 1**).

Afin de connaître l'origine des feuilles allongées lors de la première vague de croissance, les bourgeons apicaux hivernaux de quatre types de rameaux ont été analysés : rameaux

longueur
de l'œil à cou

cicatrice de feuille
axillant l 'œil à cou

dernier entre-nœud
compté

cicatrice du pédoncule de
l'inflorescence femelle

bourgeon axillaire
positionné sur le
deuxième nœud à partir
du sommet de la pousse

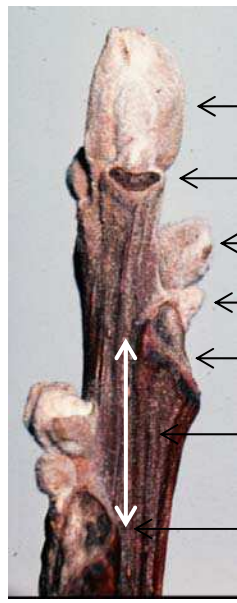
longueur
de la pousse
monocyclique

1er entre-nœud
compté

1cm

arrêt de croissance hivernal

fig. 1



bourgeon terminal

cicatrice de petite feuille

1er bourgeon axillaire

2éme bourgeon axillaire

cicatrice de feuille
assimilatrice

entre-noeud

point le plus latéral
de la cicatrice de feuille

fig. 2

Planche 12. Méthode de mesure des paramètres de croissance des pousses annuelles.
Figure 1. Mesure de la longueur et du nombre d 'entre-nœuds pour une pousse annuelle florifère.
Figure 2. Mesure de la longueur de l'entre-noeud (photographie Barthélémy).

végétatifs insérés sur le tronc, rameaux végétatifs insérés sur les branches, rameaux florifères bicycliques insérés sur les branches et rameaux florifères monocycliques. Dans ce dernier cas, le bourgeon axillaire situé juste sous l'inflorescence terminale a été analysé. Les rameaux végétatifs et bicycliques étaient hypotones ou amphitones tandis que les rameaux florifères monocycliques étaient épitones sur les branches.

Afin de connaître l'origine des feuilles allongées lors de la deuxième vague de croissance, les bourgeons estivaux apicaux de deux types de pousses printanières portées toujours par des rameaux situés sur les branches charpentières ont été analysés : pousses végétatives et pousses florifères ayant un œil à cou.

Les bourgeons hivernaux ont été prélevés avant les dates de débourrement printanier (30 mars 1993). Les bourgeons printaniers ont été récoltés le 16 juin 1993 au moment du débourrement estival. Afin d'être certain que ces bourgeons pouvaient donner naissance à une unité de croissance estivale, seuls des bourgeons gonflés ont été prélevés.

5.3.2. Organogenèse

Cette étude a été réalisée sur les mêmes individus que ceux étudiés pour le suivi d'allongement.

Afin de préciser le moment de formation des ébauches foliaires dans le bourgeon, l'analyse du contenu du bourgeon a été réalisée pendant la période d'allongement des pousses annuelles. Parallèlement au suivi de croissance hebdomadaire des pousses, des bourgeons ont été prélevés sur d'autres échantillons de pousses aux dates suivantes : 30 mars 1993 (avant le débourrement printanier), 18 mai (fin de l'allongement de la vague de croissance printanière), 16 juin (gonflement du bourgeon estival), 26 juillet et 3 août 1993 (fin de la vague de croissance estivale). Entre le 16 juin et le 3 août (vague de croissance estivale), des prélèvements de bourgeons ont été réalisés avec un pas de temps d'une semaine.

5.4. Structure de la pousse annuelle

5.4.1. Paramètres morphologiques observés

La morphologie de la pousse annuelle a été décrite par les paramètres suivants :

- année d'allongement ;
- nombre d'entre-nœuds et longueur en centimètres (**pl. 12, fig. 1**). Pour les pousses polycycliques présentant un arrêt de croissance intra-annuel, le nombre d'entre-nœuds et la longueur de chaque unité de croissance ont été mesurés. Pour les pousses polycycliques montrant des zones de ralentissement de croissance, le nombre d'entre-nœuds et la longueur de la pousse annuelle entière ont été mesurés ;

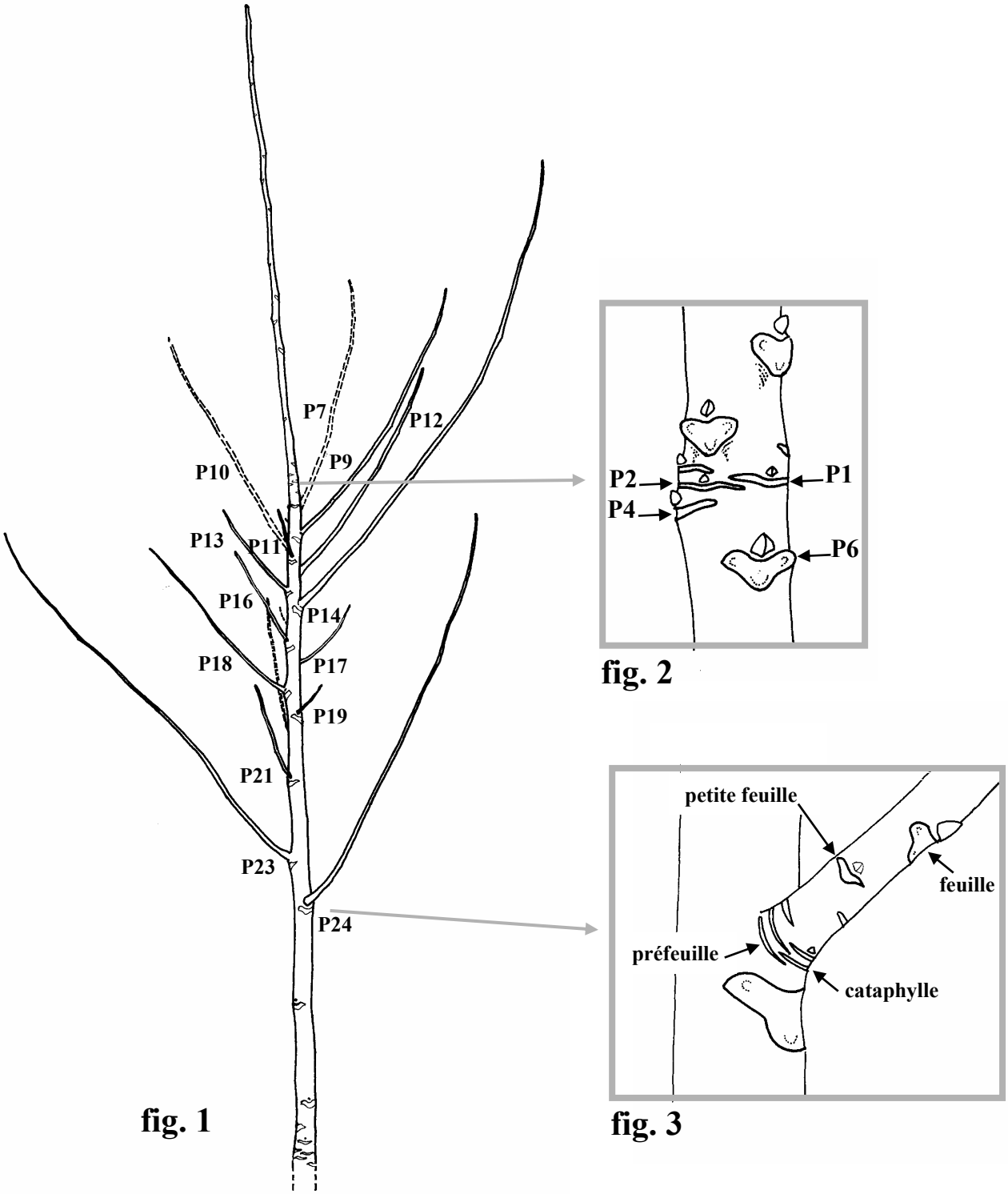


Planche 13. Méthode de mesure de la ramification sur la pousse annuelle âgée de 2 ans.

Figure 1. Position (**P**) des rameaux an fonction du rang de leur feuille axillante à partir du sommet de la pousse annuelle.

Figure 2. Arrêt de croissance inter-annuel et position (**P**) des organes foliaires en fonction de leur rang à partir du sommet de la pousse annuelle. Le nœud P3 n'est pas représenté et est situé sur la face cachée de la tige.

Figure 3. Détail de la base d'un rameau à développement différé d'un an.

- diamètre basal (en millimètres) l'année de formation. Ce paramètre a été mesuré uniquement sur quelques échantillons ;
- présence ou non d'une zone d'entre-nœuds courts dans la partie médiane des pousses annuelles (ralentissement de croissance). Lorsque les entre-nœuds courts étaient présents, leur rang compté depuis la base de la pousse annuelle a été noté ;
- état de l'apex : vivant ou mort ;
- structure de l'apex : présence ou non d'une inflorescence femelle. La transformation d'un apex en inflorescence terminale est aisément identifiable *a posteriori* par la présence d'une cicatrice laissée par le pédoncule de l'inflorescence (**pl. 12, fig. 1**);
- nature hiérarchique de l'axe résultant : dominant ou dominé ;
- orientation des rameaux (A3) : les rameaux peuvent se développer sur la partie inférieure (rameau hypotone) ou supérieure (rameau épitone) ou bien latérale (rameau amphitone) d'une branche horizontale à oblique ;
- position des pousses latérales en fonction du rang de leur feuille axillante du sommet à la base de la pousse annuelle (**pl. 13**).

Pour l'analyse de la répartition des types d'organes foliaires et des types de productions axillaires, chaque métamère a été caractérisé par les paramètres suivants:

- rang à partir de la base de la pousse annuelle ;
- nature de l'organe foliaire : cataphylle, petite feuille ou feuille assimilatrice indiquée par la cicatrice laissée après leur chute (**pl. 12, fig. 2**) ;
- type de production axillaire : à l'aisselle d'une feuille, une seule ou bien plusieurs productions axillaires peuvent être présentes. On observe un, deux ou trois bourgeons végétatifs sériés (b), ou bien une, deux ou trois d'inflorescences mâles (fm), ou encore une combinaison de ces deux types de productions axillaires. Pour un nœud donné, les combinaisons rencontrées sont les suivantes : un bourgeon et une inflorescence mâle (« bfm »), deux bourgeons et une inflorescence mâle (« bbfm ») ou un bourgeon et deux inflorescences mâles (« bfmfm ») ;
- longueur de l'entre-nœud : elle est mesurée entre deux cicatrices d'organe foliaire successives (**pl. 12, fig. 2**). C'est le point le plus externe de la cicatrice foliaire qui est pris en compte. Les entre-nœuds successifs sont mesurés de la base au sommet de la pousse annuelle. Les premier et dernier entre-nœuds considérés sont respectivement le premier visible qui est généralement associé à une cataphylle et le dernier allongé sous le bourgeon terminal qui est le plus souvent associé à une petite feuille (**pl. 12, fig. 2**).

5.4.2. Codage et extraction des données

Les données recueillies sur les Noyers ont été codées de manière à conserver l'information sur la position des pousses annuelles mesurées dans la structure de la plante. Le codage adopté est celui qui sert de support au logiciel AMAPmod (*cf.* § 3 de la première partie). Ces données ont été saisies sous le tableur Excel puis compilées par AMAPmod pour créer des bases de données architecturales.

L'extraction d'échantillons de données a été réalisée à l'aide de la première version du logiciel AMAPmod développée par Frédéric Blaise et Yann Guédon, tandis que l'analyse des données a été effectuée à l'aide de la version la plus récente (Godin et *al*., 1997, 1999) développée par Christophe Godin et Yann Guédon.

5.4.3. Analyse des paramètres morphologiques

5.4.3.1. Identification des marqueurs du mode de croissance

Marqueurs morphologiques

Ces analyses ont été réalisées pour des individus de *Juglans regia* variété « Lara » sur les sites de Saint-Maixant et Toulenne.

Couplé à l'analyse de la structure des pousses en fin d'allongement, le suivi de l'allongement des pousses au cours d'une saison de croissance a permis de caractériser précisément le type d'organes foliaires indiquant la présence de phases intra-annuelles de repos ou de ralentissement de croissance.

Marqueurs anatomiques

Afin de préciser la relation entre la présence d'entre-nœuds plus courts dans la zone médiane de la pousse (marqueur morphologique du mode de croissance), d'une part, et la structure de la moelle de la tige (marqueur anatomique), d'autre part, ces deux caractères ont été observés sur des pousses végétatives bicycliques :

- la moyenne des longueurs d'entre-nœuds mesurées a été calculée pour chaque portion de la pousse annuelle : première unité de croissance, deuxième unité de croissance et zone de ralentissement de croissance ;
- dans la zone de ralentissement de croissance (zone médiane d'entre-nœuds courts), dans la partie médiane de la première unité de croissance et dans la partie médiane de la deuxième unité de croissance, des coupes longitudinales de tige ont été réalisées. Au niveau de la zone de ralentissement de croissance, la moelle a été caractérisée par sa structure pleine ou cloisonnée, par l'existence (ou non) d'un resserrement et par son diamètre. Le diamètre de la moelle a été mesuré au sommet de la première unité de croissance et à la base de la deuxième unité de croissance. Dans la partie médiane de

Binomiale 1 : B(0, 71, 0,16), le poids de B1 est 0,73
Binomiale 2 : B(0, 101, 0,24), le poids de B2 est 0,27

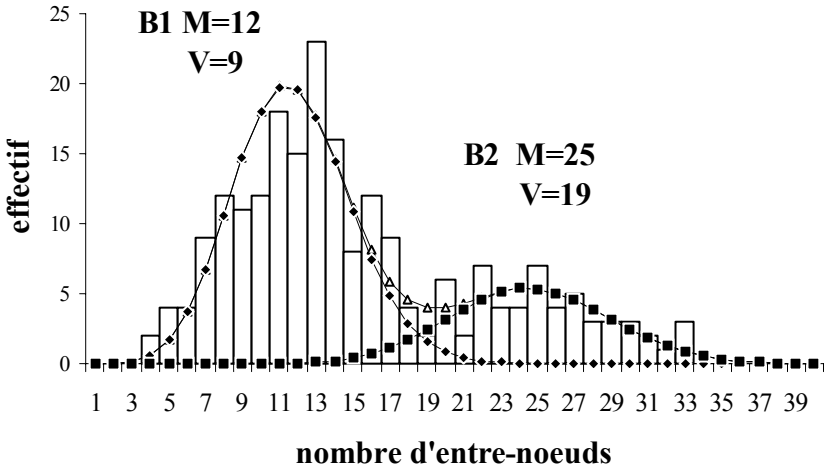


Planche 14. Ajustement de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles et présentation des différents paramètres calculés par le logiciel AMAPmod.

La loi du nombre d'entre-nœuds correspond au mélange de deux lois binomiales.

Les paramètres des deux lois binomiales et leur poid relatif sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance : dans cet exemple, la valeur de la vraisemblance est de -3,14.

La qualité de l'ajustement aux données expérimentales est appréciée par un test du Khi2 : dans cet exemple, l 'ajustement est satisfaisant (la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle vaut p=0,38).

M = moyenne ; V = variance; B=loi binomiale.

chaque unité de croissance, la structure de la moelle a été caractérisée par le nombre de cloisons pour une portion de moelle de 2 cm de long.

5.4.3.2. Longueur des entre-nœuds successifs de la pousse annuelle

Ces analyses ont été réalisées pour des pousses d'individus de *Juglans regia* âgés de 14 et 65 ans sur le site de Saou, de *Juglans nigra* âgés de 22 ans sur le site de Mesnil Guillaume et d'hybride NG23xRA âgés de 20 ans sur le site de Cales et de 22 ans sur le site de Mesnil Guillaume.

Les pousses annuelles ont été groupées en fonction de leur nombre d'entre-nœuds. La longueur moyenne de l'entre-nœud a été calculée en fonction du rang du nœud compté depuis la base de la pousse annuelle.

5.4.3.3. Position des zones médianes d'entre-nœuds courts sur la pousse annuelle

Ces analyses ont été effectuées pour des pousses d'individus de *Juglans regia* âgés de 1 à 4 ans sur les sites de L'Albenc et de Jarcieu, d'un individu de *J. regia* variété Solèze âgé de 8 ans sur le site de Toulenne, d'individus de *J. nigra* âgés de 1, 14 et 22 ans sur les sites respectifs de L'Albenc, de l'Ile d'Arçin et de Mesnil Guillaume et d'individus d'hybride MJ209xRA âgés de 1, 5 et 6 ans sur les sites respectifs de L'Albenc, d'Antagnac et de Pertuis.

Pour des pousses annuelles homologues, les zones médianes montrant des entre-nœuds courts et délimitant deux unités de croissance (pousses polycycliques) ont été caractérisées par l'analyse de la distribution du rang des entre-nœuds courts successifs à partir de la base de la pousse annuelle. Certains échantillons de pousses annuelles montraient un mélange de pousses possédant une ou deux zones d'entre-nœuds courts. L'ajustement de la distribution bimodale a permis d'extraire les deux lois élémentaires et par conséquent la moyenne du rang d'entre-nœuds courts pour chaque zone.

5.4.3.4. Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des unités de croissance

Ces analyses ont été effectuées pour tous les échantillons de pousses indiqués dans les § 4.1.3., 4.2.2. et 4.3.3..

Pour un groupe d'unités de croissance morphologiquement similaires, la distribution du nombre d'entre-nœuds observé par unité de croissance a été calculée. Les ajustements de ces distributions ont été réalisés avec la loi binomiale ou avec la loi binomiale négative (*cf.* § 5.1. de la première partie). Dans le cas où la distribution du nombre d'entre-nœuds par pousse est bimodale, deux sous-échantillons homogènes ont été identifiés. L'ajustement a permis d'individualiser deux sous-échantillons homogènes initialement mélangés dans l'échantillon (**pl. 14**). La valeur pour laquelle les probabilités des deux lois sont égales correspond à la

valeur de séparation des deux sous-échantillons. Lorsque deux sous-échantillons de pousses ont été séparés par cette méthode, les pousses ayant un nombre d'entre-nœuds correspondant à la valeur de séparation ont été incluses dans le premier sous-échantillon.

Afin d'ajuster et d'évaluer les modèles statistiques, deux approches complémentaires ont été utilisées : le maximum de vraisemblance pour estimer les paramètres des lois de probabilité et le test d'ajustement du Khi2 pour valider l'estimation réalisée (Reffye *et al*., 1991).

Pour chaque échantillon d'unités de croissance ou de pousses annuelles, la longueur moyenne et l'écart-type ont été calculés.

5.4.3.5. Distribution du diamètre basal des pousses annuelles

Ces analyses ont été effectuées pour des pousses d'individus de *Juglans nigra* et d'hybride NG23xRA âgés de 22 ans sur le site de Mesnil Guillaume, ainsi que pour des pousses d'individus de *Juglans regia* âgés de 5 ans sur le site de Poët-Laval, et de 8 à 10 ans sur le site de Pont-Saint-Esprit.

Les paramètres des distributions du diamètre de la pousse annuelle pour chaque échantillon ont été calculés.

5.4.3.6. Répartition des types d'organes foliaires et des types de productions axillaires le long de la pousse annuelle

Ces analyses ont été effectuées pour des pousses d'individus de *Juglans regia* âgés de 12, 20 ans à L'Albenc, et de 14 et 65 ans sur le site de Saou, d'individus de *Juglans nigra* âgés de 22 ans sur le site de Mesnil Guillaume et d'individus de NG23xRA âgés de 20 ans sur le site de Cales et de 22 ans sur le site de Mesnil Guillaume. Les métamères successifs ont été analysés en fonction de leur rang, compté de la base au sommet, sur des pousses annuelles âgées d'un an.

La méthode d'analyse des séquences a été utilisée (*cf.* § 5.2. de la première partie). Comme, dans la partie suivante, les résultats sont présentés sous forme de schémas illustrant la structure et les différents paramètres du modèle, nous allons détailler un modèle. L'exemple exposé correspond à un échantillon de pousses annuelles végétatives de *Juglans nigra* (site Mesnil Guillaume). Chaque pousse a été décrite comme une succession, de sa base à son sommet, de nœuds auxquels ont été associées deux variables qualitatives (chaque valeur possible est codée sous forme de symbole) :

- la variable 1 représente la nature des organes foliaires : cataphylle (0), petite feuille (1) et feuille (2) ;
- la variable 2 représente le type de productions axillaires : un bourgeon invisible (0), un bourgeon (1), deux bourgeons (2), trois bourgeons (3), un bourgeon et une inflorescence mâle (4).

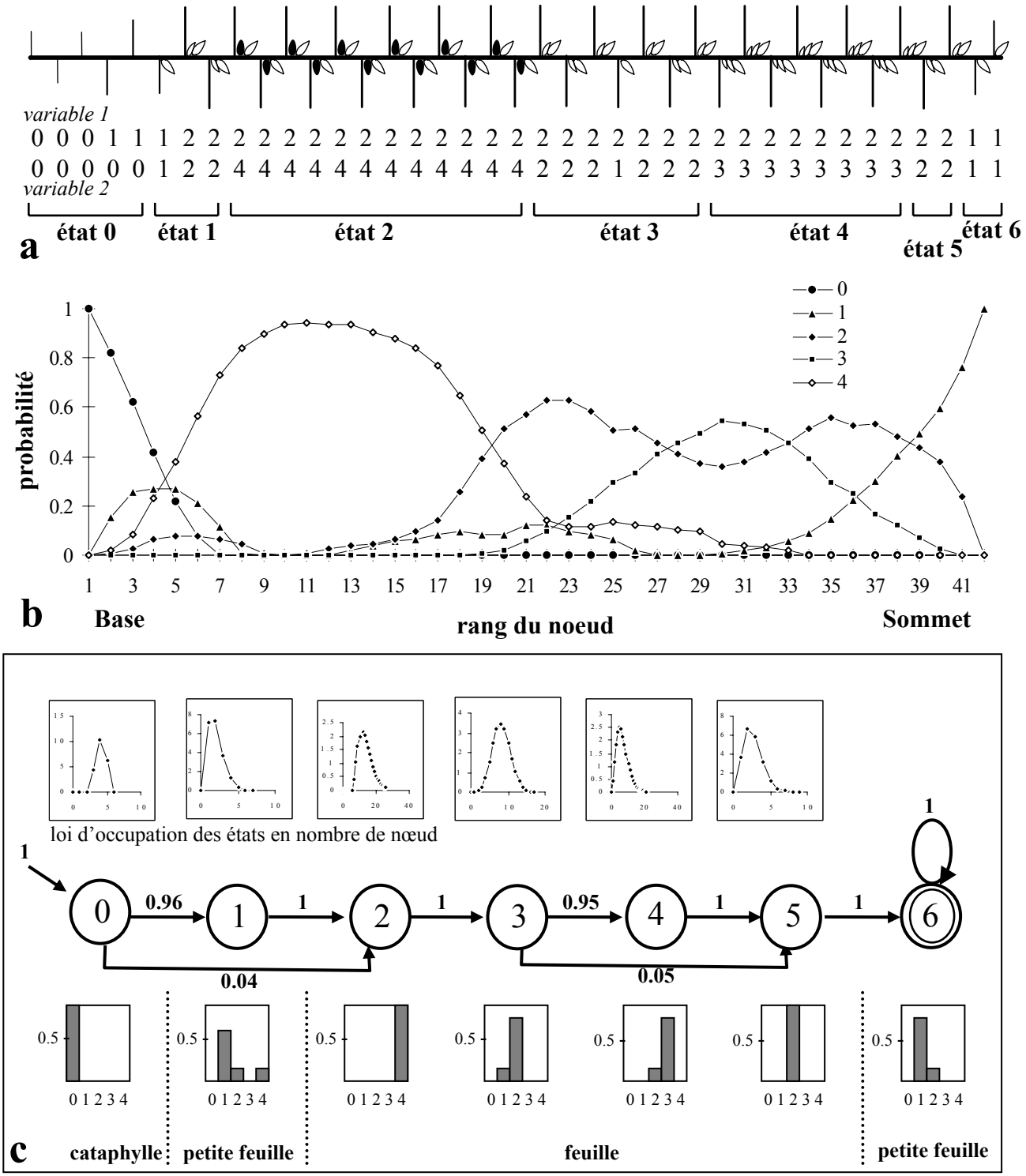


Planche 15. Modélisation de la répartition des types d'organes foliaires et des types de productions axillaires sur des pousses végétatives d'un an (34-43 entre-nœuds) de *Juglans nigra*.

a : pousse représentative, observée et décrite nœud à nœud de la base au sommet, séquences et zones (ou états) déterminées par le modèle correspondant.

b: probabilités d'observation des types de productions axillaires.

c: structure du modèle : chaque zone est caractérisée par sa loi d'occupation, par les probabilités d'observation de chaque type de production axillaire et par le type d'organe foliaire prédominant.

Variable 1 : (0) cataphylle, (1) petite feuille, (2) feuille.

Variable 2 : (0) bourgeon invisible, (1) 1 bourgeon, (2) 2 bourgeons, (3) 3 bourgeons, (4) 1 bourgeon et 1 inflorescence mâle.

(→) transition entre deux états. La valeur indique la probabilité de transition.

Pour chaque pousse, la structure des données est donc une séquence construite à partir de deux variables discrètes (**pl. 15a**). Les séquences observées présentent une succession de zones bien différenciées (**pl. 15a**) dont chacune peut être caractérisée par la combinaison particulière d'une nature d'organes foliaires et d'un mélange de types de productions axillaires. Ces séquences sont modélisées par « une semi-chaîne de Markov cachée » (*cf.* § 5.2. de la première partie). Pour les pousses annuelles de *J. nigra*, le modèle est ainsi structuré en 7 zones (ou états) avec des transitions entre ces zones (**pl. 15c**). Les états 0 et 6 correspondent respectivement à « l'état initial » et à « l'état final absorbant » (état dans lequel reste le processus). Les transitions possibles entre deux états sont représentées par une flèche associée à une probabilité de transition. Les lois d'occupation des états (ou lois des longueurs des zones) sont représentées au-dessus des états (les abscisses correspondent au nombre de nœuds et les ordonnées à la probabilité). Chaque état est caractérisé par le type d'organes foliaires dominant et la distribution des probabilités d'observation de chaque type de productions axillaires (**pl. 15c**).

Dans ce travail, plusieurs types de pousses annuelles ont fait l'objet d'une modélisation par une semi-chaîne de Markov cachée. Les résultats seront présentés sous forme de schémas illustrant la structure et les différents paramètres du modèle. La structure du modèle est caractérisée par le nombre de zones identifiables et par les transitions possibles entre ces zones. Les paramètres du modèle choisis pour caractériser la succession des différentes zones sont les suivants : le nombre moyen de nœuds par zone (représenté par des rectangles dont la longueur est proportionnelle au nombre moyen de nœuds de la zone) et la distribution des probabilités d'observation des différents types de productions axillaires.

5.4.3.7. Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de plus de 2 ans

Ces analyses ont été réalisées pour tous les échantillons de pousses indiqués dans les § 4.1.3., 4.2.2. et 4.3.3..

La méthode d'analyse des séquences a été utilisée (*cf.* § 5.2. de la première partie). Dans ce travail, chaque pousse a été décrite de son sommet à sa base comme une succession de nœuds auxquels est associée une variable : le type de productions axillaires, qui peut être un bourgeon latent, un bourgeon mort, un rameau à développement différé, un rameau à développement immédiat, un rameau long, un rameau court, *etc.*

Pour ce travail, les caractéristiques choisies pour rendre compte du processus de ramification des pousses sont illustrées par l'analyse d'un échantillon de pousses de *Juglans regia* (site de Poët-Laval). Ces caractéristiques sont les suivantes :

- selon le point de vue « intensité » : évolution de la probabilité d'observation d'un type de production axillaire en fonction du rang du nœud porteur de la base au sommet de la pousse annuelle (**pl. 16b**) ;

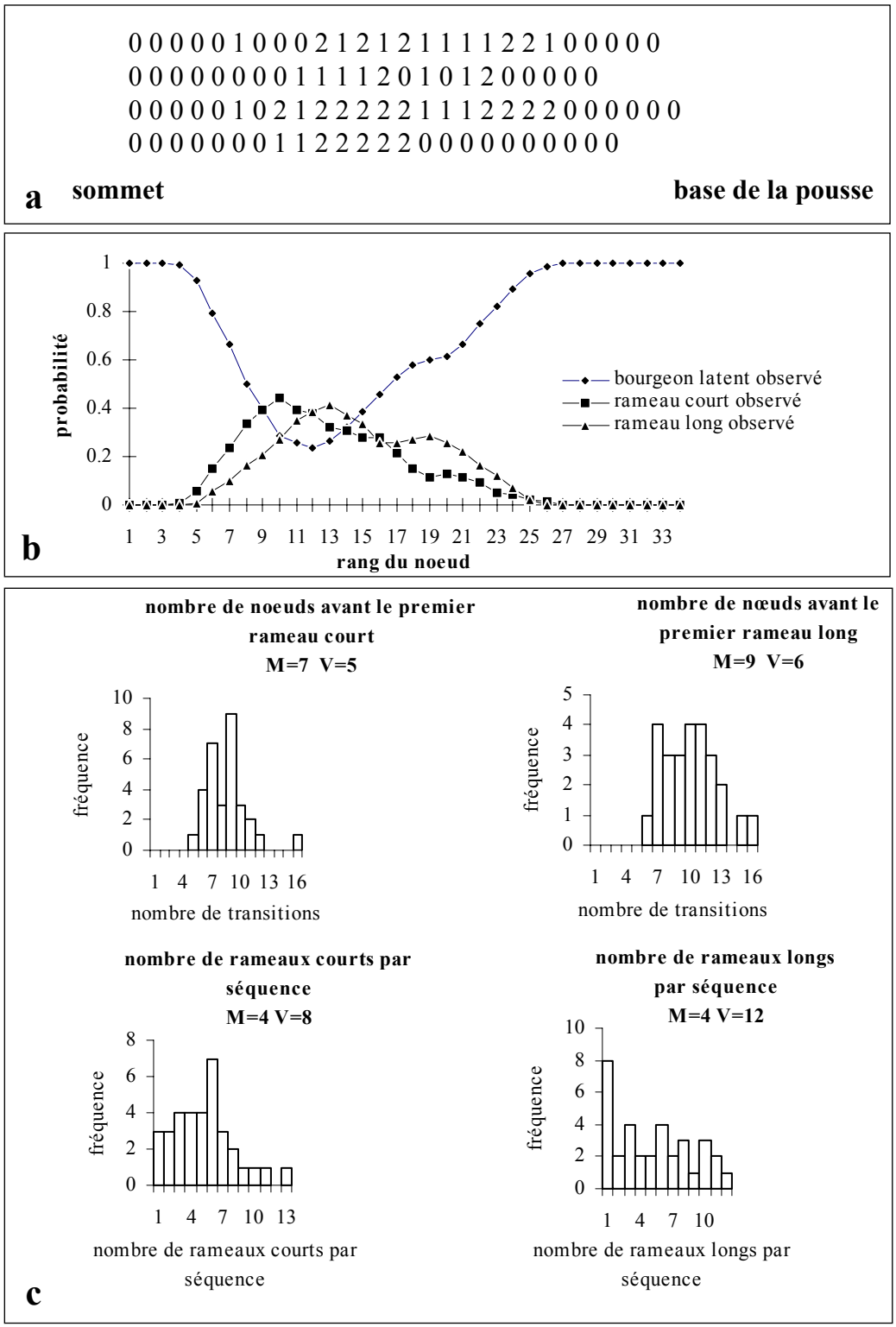


Planche 16. Analyse du nombre et de la répartition des rameaux sur les pousses annuelles végétatives monocycliques de *Juglans regia* (site de Poët-Laval).

a : échantillon de 4 séquences. Chacune correspond à une succession de productions axillaires notées : (0) : bourgeon latent ; (1) : rameau court ; (2) : rameau long.

b : probabilité d'observation des différents types de productions axillaires en fonction du rang du nœud compté à partir du sommet de la pousse.

c : différentes caractéristiques choisies pour rendre compte du processus de ramification. M=moyenne, V=variance.

– selon le point de vue « intervalle » : distribution du nombre de nœuds avant le premier rameau à partir du sommet de la pousse annuelle (**pl. 16c**) ;

– selon le point de vue « comptage » : distribution du nombre de bourgeons latents par pousse annuelle, distribution du nombre de rameaux par pousse annuelle (**pl. 16c**). La distribution du nombre de nœuds successifs portant un bourgeon latent dans la partie apicale et celle du nombre de nœuds successifs portant un bourgeon latent dans la partie basale des séquences ont également été considérées. La comparaison des ces deux dernières distributions a permis de caractériser la position de la zone ramifiée sur la pousse. Une autre caractéristique utilisée pour rendre compte de la position de la zone ramifiée sur la pousse est la distribution du rang du premier rameau à partir du sommet de la pousse qui indique le début de la zone ramifiée sur les pousses annuelles.

5.5. Présentation des résultats

L'analyse architecturale a été effectuée selon la même démarche pour chacune des deux espèces, *Juglans regia* et *J. nigra* ainsi que pour les Noyers hybrides. Les résultats sont ainsi présentés selon le même plan pour les différents génotypes (*cf.* § 1.1, 1.2 et 1.3 de la troisième partie).

En revanche, l'étude de l'influence de facteurs du milieu et l'analyse des autres niveaux d'organisation n'ont pu être réalisées systématiquement pour chaque génotype, pour chaque stade de développement de l'arbre et pour chaque type morphologique de pousses annuelles. En fonction de la disponibilité du matériel végétal, on a néanmoins veillé à prendre en compte les différents stades de développement architectural.

Afin d'observer les différentes expressions de la croissance des pousses annuelles de jeunes arbres, il était important que le matériel végétal soit dans des conditions de croissance optimales. Pour ces raisons, les modalités de croissance des différents types de pousses annuelles ont été analysées uniquement pour *Juglans regia*. Ainsi, de jeunes arbres et des pousses issues de greffe du même génotype ont été respectivement étudiés dans un verger et dans une pépinière irriguée. Dans ce verger, étant donné le grand nombre d'individus, l'analyse, destructive, du contenu du bourgeon a été réalisée sur les branches des arbres. De plus, nous avons prélevé des bourgeons terminaux du tronc de jeunes individus subissant une suppression d'apex à l'occasion d'opérations de taille de formation (pour l'hybride MJ209xRA) ou sur des rejets de jeunes individus destinés à être taillés (pour *Juglans regia*).

Pour l'analyse de la structure des pousses annuelles, l'objectif était d'échantillonner des pousses à chaque stade de développement pour des arbres croissant dans de bonnes conditions. Pour chaque stade de différenciation morphologique, la sélection des échantillons a dépendu plus fortement de la disponibilité du matériel végétal que du choix du génotype.

Certains résultats présentés dans ce document ont déjà été publiés. C'est le cas du développement architectural de *Juglans regia* (Barthélémy et *al*., 1995) et de *Juglans nigra* (Barthélémy et *al*., 1997*),* de l'analyse de l'allongement des pousses florifères (Sabatier et *al*., 1998a), de l'allongement des pousses issues de greffe (Sabatier et *al*., 1999) et de l'analyse de la préformation pour les pousses florifères (Sabatier et *al*., 1995). Ces résultats ont été partiellement résumés dans cette thèse et les articles sont fournis en annexe.

TROISIEME PARTIE : RESULTATS

Les résultats sont présentés en parallèle pour les deux espèces étudiées *J. regia*, *J. nigra* ainsi que pour les deux hybrides MJ209xRA et NG23xRA. Cette partie est organisée selon deux axes : de l'analyse qualitative du développement global de l'arbre à la modélisation quantitative de la structure des pousses annuelles ; de la caractérisation des comportements moyens à l'analyse de la variabilité du développement.

Les chapitres 1 et 2 décrivent l'architecture de *J. regia*, *J. nigra* et des deux hybrides MJ209xRA et NG23xRA. Dans un premier temps, on caractérise leur développement endogène, du jeune plant jusqu'à la sénescence — sauf pour les hybrides, par défaut de vieux arbres. Il est ensuite possible d'en analyser certaines variations, qu'il s'agisse de variations naturelles au sein de plantations homogènes ou des variations induites par la conduite des peuplements (ex. densité du couvert forestier) ou encore des conséquences d'événements climatiques (ex. mort d'apex due à un gel).

Au chapitre 3, la structure du module, qui joue un rôle important dans l'édification de l'architecture de l'arbre, est décrite.

Les chapitres 4 et 5 concernent les caractéristiques morphologiques des divers types de pousses annuelles observées et leur variation en fonction de la position architecturale, du stade ontogénétique ou de la densité du couvert forestier.

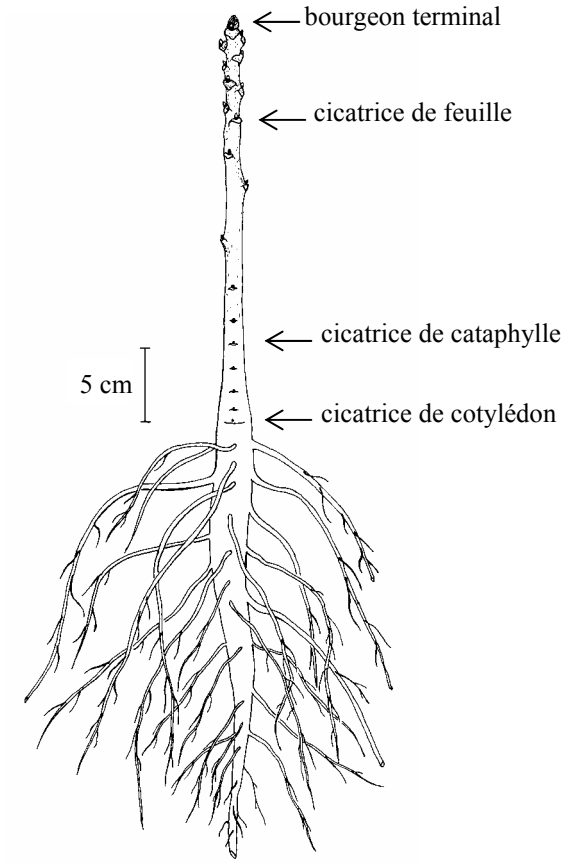


fig. 1

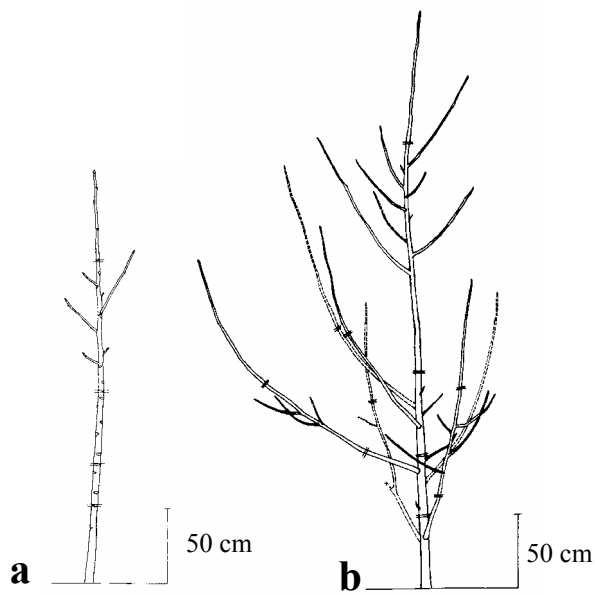


fig. 2

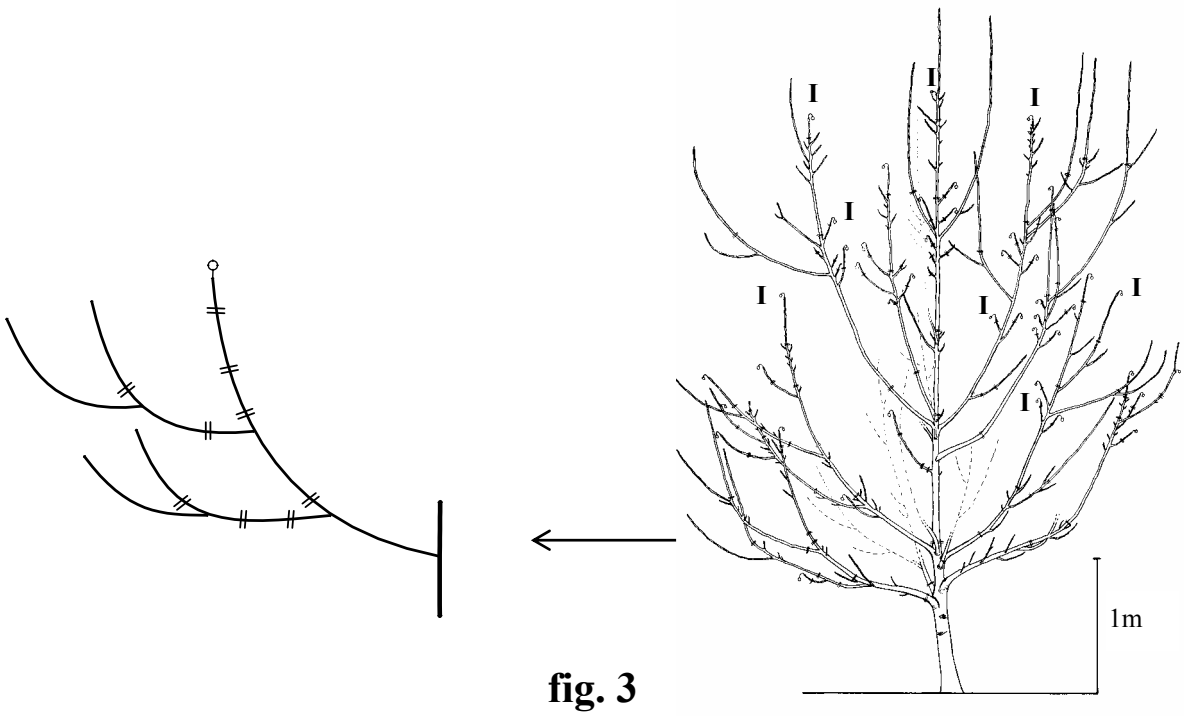


fig. 3

Planche 17. Architecture de *Juglans regia* : arbre jeune.
Figure 1. Plant d'un an en pépinière (d'après Barthélémy et *al*., 1995).
Figure 2. Edification des premières branches sur le tronc (d'après Barthélémy et *al*., 1995).
Figure 3. Apparition des premières inflorescences femelles terminales sur un arbre âgé de 8 ans et représentation schématique de la structure d'une branche et. (o) ou **I** : inflorescence femelle. (=) arrêt de croissance hivernal.

1. DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DES ARBRES EN MILIEU OUVERT

1.1. *Juglans regia*

Ce paragraphe reprend des résultats déjà présentés dans un article (Barthélémy et *al*., 1995 ; voir annexe 1).

1.1.1. Le plant d'un an

Le plant d'un an est constitué d'une tige dressée et non ramifiée qui présente, au-dessus des cotylédons, une série de 7 à 9 paires de cataphylles disposées dans un plan vertical, suivie d'une série de feuilles assimilatrices à phyllotaxie alterne spiralée d'indice 2/5ème. Les premières feuilles sont composées de 3 à 5 folioles ; les suivantes montrent une structure adulte et sont composées de 7 à 9 folioles. En fin de saison de végétation, le plant présente un important pivot muni de nombreuses racines latérales. Les différents types d'organes foliaires sont aisément repérables par les cicatrices laissées après leur chute (**pl. 17, fig. 1**).

1.1.2. Edification du tronc et mise en place des premières branches

Dans de bonnes conditions de croissance, le bourgeon apical du tronc produit des pousses annuelles successives de plus en plus longues. Parallèlement à l'édification du tronc, la ramification apparaît entre la deuxième et la cinquième année de croissance. Les premiers rameaux sont généralement de petite taille et se développent le plus souvent dans la partie médiane des pousses porteuses (**pl. 17, fig. 2a**). Au cours des années suivantes, les pousses annuelles successives du tronc se ramifient l'année qui suit leur allongement et portent, chacune, un étage de branches plus ou moins obliques et redressées et des rameaux courts qui se répartissent de part et d'autre et entre les branches (**pl. 17, fig. 2b**). Les rameaux apparaissant sur les premières branches sont de petite taille et se développent dans la partie médiane de la pousse annuelle des branches. Par la suite, sur les branches redressées, des rameaux longs se mettent en place dans la zone de courbure et sur la face inférieure de celles-ci. Ces axes vigoureux prennent le relais de leur axe porteur et assurent l'extension latérale de la branche.

1.1.3. Jeune arbre et apparition de la floraison

Le jeune arbre poursuit son développement en formant des branches de plus en plus vigoureuses réparties en étages sur le tronc. Sur la face inférieure des branches, de longs rameaux se développent dans la zone de courbure. Lorsqu'ils se ramifient, ils portent également des rameaux longs hypotones. Cette succession de structures ramifiées confère aux

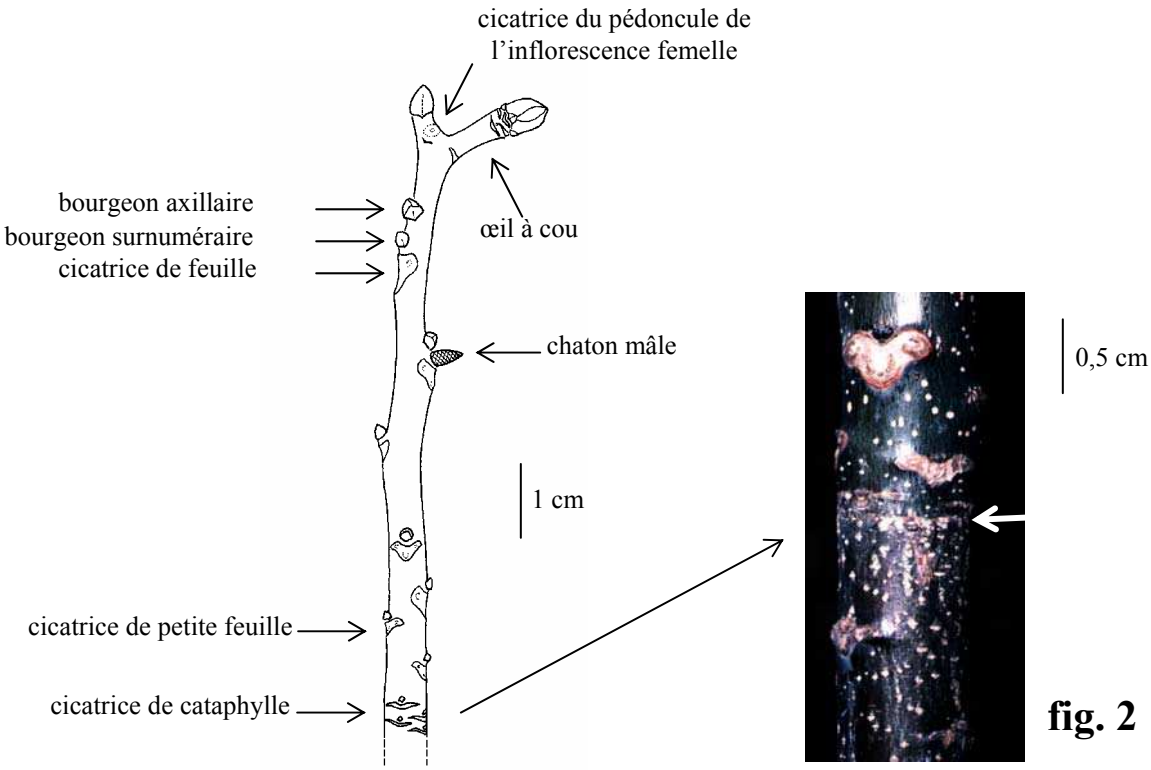


fig. 1

fig. 2

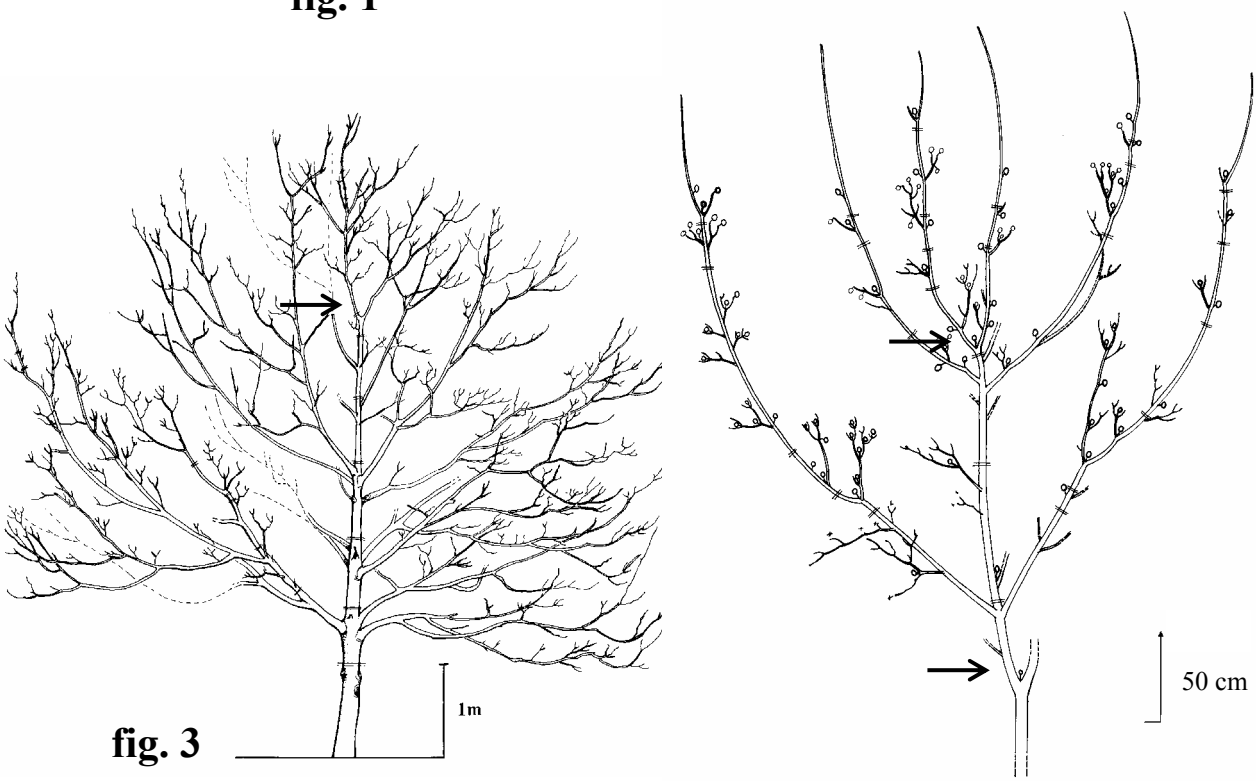


fig. 3

Planche 18. Architecture de *Juglans regia* : arbre adulte.
Figure 1. Structure d'une pousse florifère.
Figure 2. Arrêt de croissance hivernal indiqué par des cicatrices de cataphylles rapprochées (photographie Barthélémy).
Figure 3. Mise en place de la première fourche à la suite de la floraison terminale sur le tronc (Barthélémy et *al*. 1995).
Figure 4. Cime d'un arbre composée deux fourches successives (→). Une seule composante de la première fourche est dessinée.
(=) arrêt de croissance hivernal. (o) ou **I** : inflorescence femelle terminale.

branches une structure en arceaux successifs (**pl. 17, fig. 3**). La ramification sur les branches se caractérise donc par une hypotonie très marquée.

En milieu ouvert et en développement libre (c'est-à-dire quand les arbres ne subissent pas d'intervention sylvicole telle que la taille ou l'élagage), la première floraison peut avoir lieu dès la 8ème ou la 9ème année de croissance. La floraison femelle est terminale sur la pousse printanière et provient de la transformation du méristème apical en inflorescence. L'axe ayant fleuri poursuit sa croissance par le développement d'un, deux ou plus rarement trois axes relais issus des bourgeons axillaires insérés juste sous l'inflorescence. A partir de ce moment là, le développement des tiges florifères devient sympodial. Les inflorescences mâles sont latérales dans la partie médiane à basale des pousses âgées d'un an (**pl. 18, fig. 1**).

La première floraison peut affecter tous les axes de l'arbre (**pl. 17, fig. 3**) ou bien seulement le tronc ou les branches. Au cours des années suivantes, tous les axes peuvent porter une inflorescence femelle.

Les axes sont composés d'une succession de pousses annuelles. Les arrêts de croissance hivernaux sont repérables a posteriori par une série de cicatrices de cataphylles très proches les unes des autres qui forment sur le bois un « anneau » permettant de repérer *a posteriori* les arrêts de croissance hivernaux (**pl. 18, fig. 2**). Au niveau de cette zone de cataphylles rapprochées, une discontinuité dans la texture et la couleur de l'écorce est observée. Sur une coupe longitudinale de cette portion de tige, on observe que la moelle ailleurs cloisonnée est pleine à ce niveau.

Le débourrement des bourgeons hivernaux a généralement lieu de mi-avril à début mai, à une date variable en fonction du lieu, des conditions climatiques et du génotype. Les feuilles contenues dans le bourgeon s'étalent puis s'allongent.

L'allongement de la tige s'effectue selon diverses modalités en fonction de la vigueur de l'arbre ou des conditions climatiques annuelles. Les pousses annuelles sont mono-, bi- ou tricycliques selon qu'elles s'allongent en une, deux ou trois vagues de croissance au cours d'une même saison de croissance. Les vagues d'allongement successives donnent naissance à des pousses qualifiées respectivement de « printanière », «de la Saint-Jean » et « d'août ». La présence d'un arrêt intra-annuel d'allongement est indiquée *a posteriori* par les cicatrices laissées par les cataphylles du bourgeon printanier ou estival. Ces cicatrices sont séparées par des entre-nœuds courts. L'allongement de la pousse annuelle peut aussi s'effectuer de façon continue depuis le débourrement jusqu'au milieu de l'été (pousse monocyclique longue) ou ne montrer que des ralentissements de croissance plus ou moins marqués. Ces ralentissements sont indiqués *a posteriori* par la présence d'une série d'entre-nœuds plus courts dans la partie médiane de la pousse annuelle. Ces dernières modalités d'allongement se rencontrent uniquement sur le tronc.

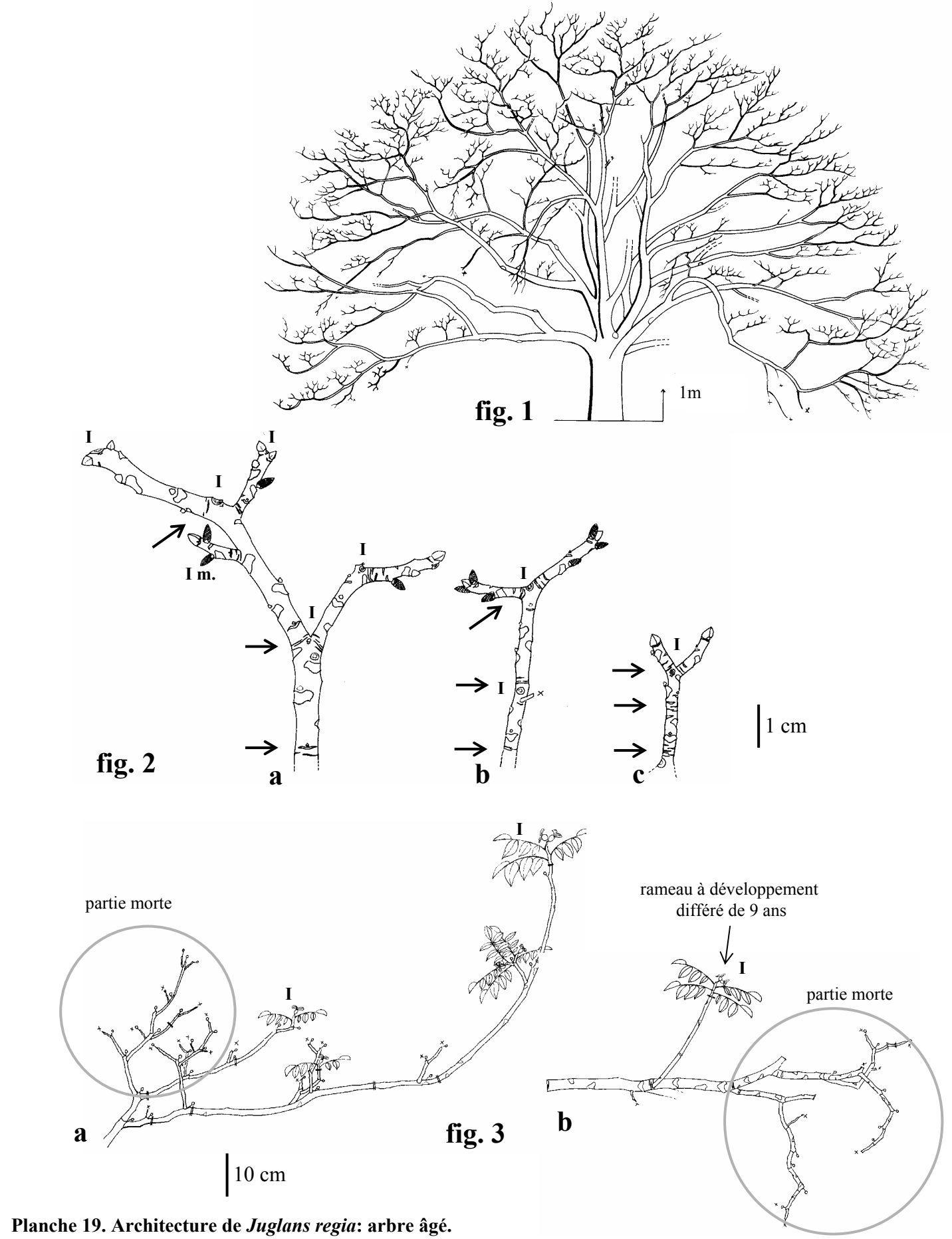


Planche 19. Architecture de *Juglans regia*: arbre âgé.

Figure 1. Arbre âgé de 65 ans. L'arbre a subi une taille de formation « en gobelet » dans son jeune âge.

Figure 2 . Evolution de la morphologie des structures sympodiales au cours du développement de la branche porteuse. La taille des pousses annuelles est observée. (→) : limite de pousse annuelle. **I :** cicatrice 'inflorescence terminale femelle; **I m**. : inflorescence latérale mâle.

Figure 3. Extrémités de branches les plus basses. (=) arrêt de croissance hivernal. (o) ou **I :** inflorescence terminale femelle.

Les pousses florifères monocycliques peuvent porter uniquement des bourgeons latéraux qui ne s'allongeront qu'au printemps suivant ou, dans certains cas, une portion de tige localisée sous l'inflorescence terminale. Cette portion de tige particulière est couramment nommée « œil à cou », elle est caractérisée par un premier entre-nœud long suivi de quelques entre-nœuds courts associés à des cataphylles (**pl. 18, fig. 1**). L'œil à cou s'allonge en même temps que la pousse porteuse.

Les pousses annuelles monocycliques constituent les rameaux et les branches tandis que les pousses monocycliques longues, bi- et tricycliques composent les branches maîtresses et le tronc.

1.1.4. Arbre adulte et édification de la cime

Sur l'arbre adulte, la floraison envahit tous les axes. Sous l'inflorescence terminale, un, deux ou trois relais peuvent s'établir. Lorsqu'un seul relais se forme, celui-ci se met en place dans le prolongement de l'axe porteur. En revanche, la formation de deux et plus rarement trois relais vigoureux donne naissance à une fourche. A un moment donné, ce phénomène de fourchaison affecte le tronc et se reproduit de plus en plus fréquemment au cours des floraisons successives. Ce processus de duplication de la structure élémentaire de l'arbre permet la formation de la cime de l'arbre adulte (**pl. 18, fig. 3**). L'arbre passe alors d'une structure hiérarchisée autour d'un tronc unique à une structure plus complexe. Au sommet de l'arbre plus âgé, les branches maîtresses poursuivent leur développement par la mise en place d'une succession de structures sympodiales tandis que les branches les plus basses s'affaissent et commencent en partie à s'élaguer.

1.1.5. Arbre âgé

Au cours du vieillissement de l'arbre, les structures édifiées entre deux fourches successives sont de plus en plus courtes. La périphérie de la cime de l'arbre âgé est constituée de structures sympodiales homogènes entre elles. La cime de l'arbre présente alors un contour régulier et arrondi (**pl. 19, fig. 1**).

Les structures sympodiales sont constituées de pousses florifères dont la taille (longueur et diamètre) diminue progressivement au cours du développement ultérieur (**pl. 19, fig. 2a**). Au-dessous d'une certaine taille de pousse, les méristèmes latéraux acrotones édifient uniquement des pousses végétatives courtes toutes semblables entre elles (**pl. 19, fig. 2b**). Par la suite, des pousses végétatives extrêmement courtes ne portant plus d'inflorescence mâle latérale se mettent en place (**pl. 19, fig. 2c**).

Au cours du vieillissement de l'arbre, les petites structures sympodiales positionnées dans la partie supérieure des branches basses meurent les premières. L'extension latérale des branches se poursuit par le développement d'axes relais hypotones qui sont composés de pousses monocycliques de plus en plus courtes (**pl. 19, fig. 3a**). Par la suite, lorsque

Planche 20. Individu de *Juglans regia* âgé d'environ 90 ans.
Les branches maîtresses sont composées d'un empilement de complexes réitérés. Dans le schéma, la première composante (trait très épais) correspond à la branche séquentielle et les composantes successives suivantes correspondent aux complexes réitérés successifs.

l'extrémité des branches meurt, on peut observer, sur la partie encore saine des branches, des rameaux à développement différé de quelques années (**pl. 19, fig. 3b**). Ces rameaux sont généralement issus de bourgeons latents axillés par une cicatrice de cataphylle et positionnés dans la partie basale des pousses annuelles porteuses. Ils donnent naissance à des complexes réitérés. Ce phénomène de réitération suite à la mortalité des axes envahit peu à peu tout l'arbre au cours des années suivantes.

Au cours des phases ultérieures du vieillissement de l'arbre, les branches maîtresses de la cime s'affaissent. Dans les zones de courbure, des bourgeons latents donnent naissance à des complexes réitérés totaux. Ces complexes réitérés sont épitones et leur taille décroît quand on s'éloigne du centre de l'arbre vers sa périphérie. Au cours du développement ultérieur de l'arbre, ces complexes s'affaissent et de nouveaux s'établissent dans la zone de courbure. Les branches se développent ainsi par un empilement de complexes réitérés (**pl. 20**).

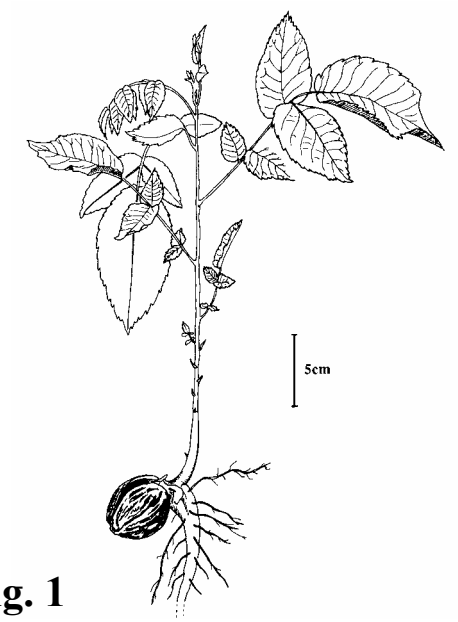


fig. 1

fig. 4

fig. 5

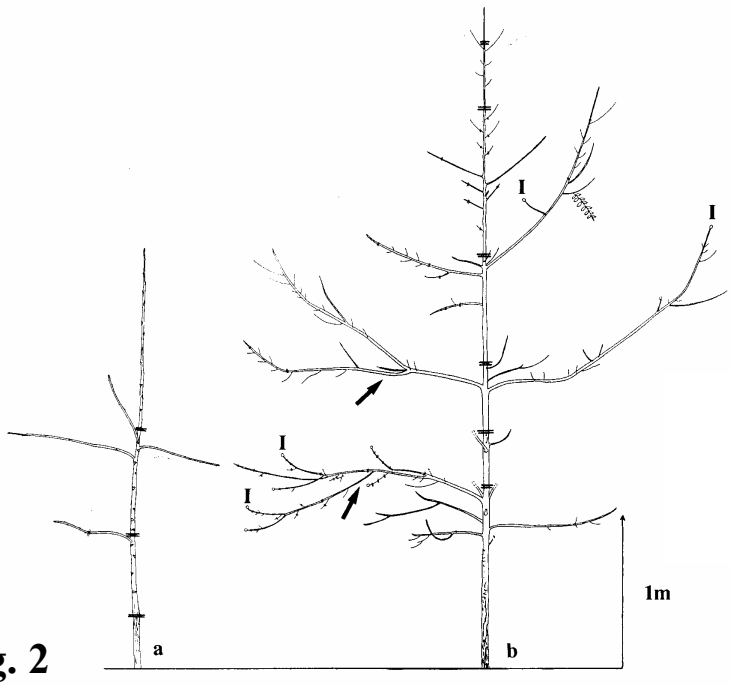


fig. 2

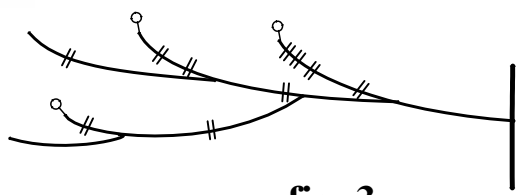


fig. 3

Planche 21. Architecture de *Juglans nigra* : arbre jeune (d'après Barthélémy et *al*., 1997).
Figure 1. Plant de deux mois avec pivot coupé.
Figure 2. Mise en place des premières branches sur le jeune arbre (**a**) et apparition de la floraison femelle (**b**).
Figure 3. Représentation schématique de la structure d'une branche.
Figure 4. Arrêt de croissance hivernal indiqué par des cicatrices de cataphylles rapprochées.
Figure 5. Coupe longitudinale d'une tige au niveau d'un arrêt de croissance hivernal.
(o) et **I** : inflorescence femelle terminale. (=) : arrêt de croissance hivernal.

1.2. *Juglans nigra*

Ce paragraphe reprend des résultats déjà présentés dans un article (Barthélémy et *al*., 1997 ; voir annexe 2) et un rapport (Pascal, 1991).

1.2.1. Le plant d'un an

D'emblée, la tige du plant d'un an montre, au-dessus des cotylédons, des organes foliaires disposés suivant une phyllotaxie alterne spiralée d'indice 2/5ème. Les premiers organes foliaires sont des cataphylles suivies d'une série de feuilles assimilatrices composées de 3 à 5 folioles (**pl. 21, fig. 1**), puis au sommet de la tige, les feuilles sont composées de 5 à 9 folioles. En fin de saison de végétation, le système racinaire du jeune plant possède un important pivot abondamment ramifié.

1.2.2. Edification du tronc et mise en place des premières branches

Les feuilles adultes peuvent être composées de 9 à 25 folioles et apparaissent dès la deuxième année de croissance. Au cours des premières années de croissance, le méristème apical du tronc édifie des pousses annuelles successives de plus en plus longues. Parallèlement à la formation du tronc, la ramification peut apparaître dès la deuxième année de croissance et se développe dans la partie distale de la pousse annuelle (**pl. 21, fig. 2a**). Les premiers rameaux sont de petite taille. Par la suite, toutes les pousses annuelles du tronc se ramifient l'année qui suit leur allongement. Chaque pousse annuelle porte, dans la partie apicale, un étage de branches plus ou moins horizontales et des rameaux courts qui se répartissent de part et d'autre et au milieu des branches. Sur les premières branches, les premiers rameaux sont courts et se développent dans la partie apicale des pousses annuelles. Plus tard, des rameaux longs se mettent en place dans la zone de courbure et sur la face inférieure des branches. Ces axes hypotones assurent l'extension latérale des branches.

1.2.3. Jeune arbre et apparition de la floraison

L'arbre poursuit son développement en mettant en place des branches de plus en vigoureuses et formées d'une succession d'axes relais hypotones (**pl. 21, fig. 2b** et **fig. 3**). En milieu ouvert, la première floraison peut avoir lieu dès la cinquième année de croissance. La floraison femelle est terminale et provient de la transformation du méristème apical en inflorescence. L'axe fleuri poursuit son développement par l'édification d'un à trois axes relais naissant à partir des bourgeons latéraux positionnés à l'aisselle des feuilles sous l'inflorescence terminale. A ce moment-là, le mode de développement initialement monopodial devient sympodial. Au cours des années suivantes, les inflorescences mâles apparaissent en position latérale dans la partie médiane à basale des pousses d'un an. La

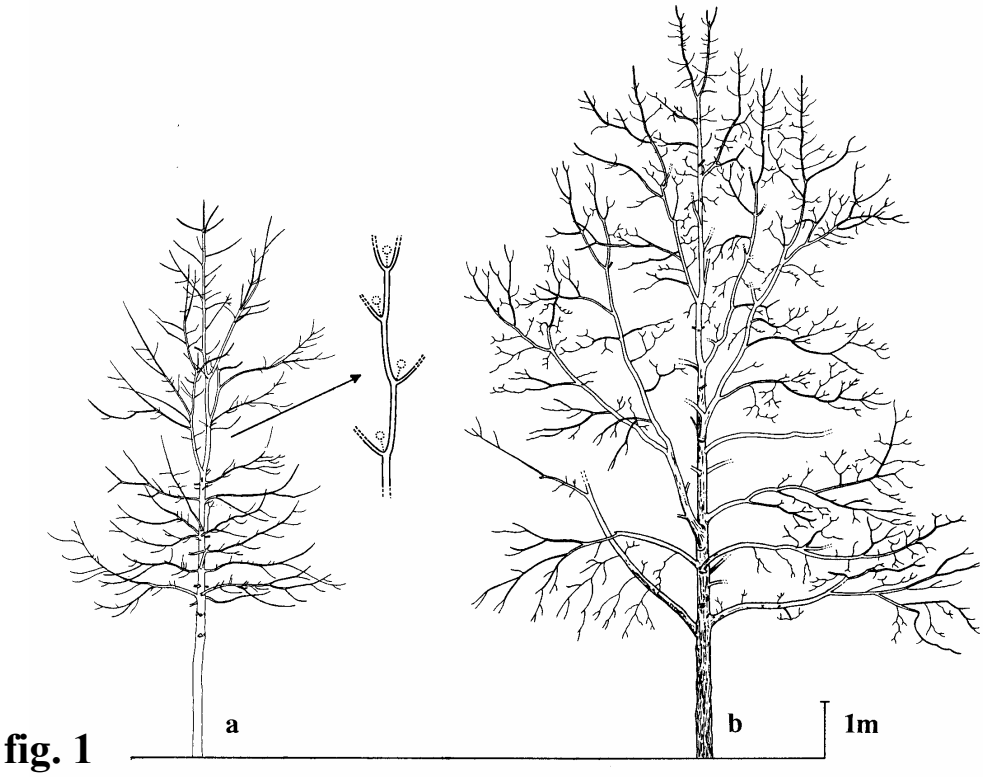


fig. 1

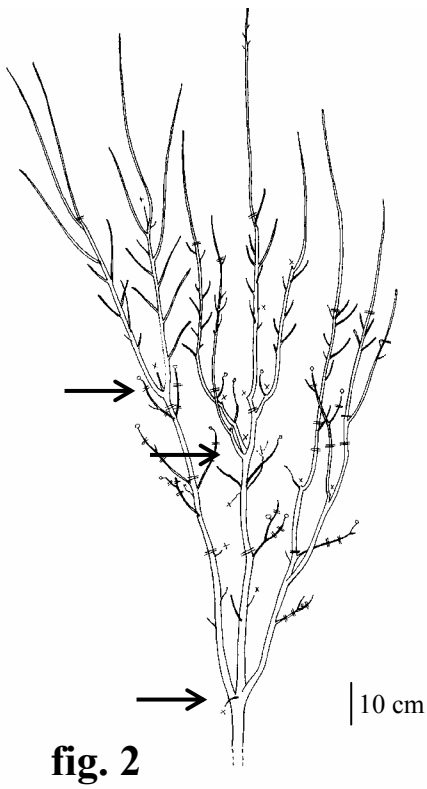


fig. 2

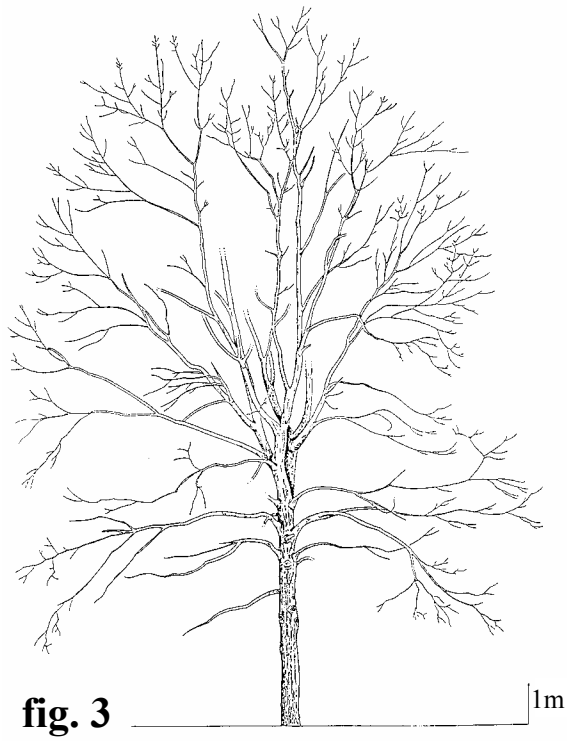


fig. 3

Planche 22. Architecture de *Juglans nigra*: arbre adulte (d'après Barthélémy et *al*., 1997, Pascal 1991).

Figure 1. Développement du tronc par une succession de relais dominants suite à la floraison terminale (**a**) et première fourche persistante au sommet de l 'arbre (**b**).

Figure 2. Cime d'un arbre montrant deux fourches successives. (o) : inflorescence femelle terminale, (x) : mort d'apex due au gel printanier.

Figure 3. Arbre adulte avec une cime au contour régulier.

première floraison peut affecter toutes les pousses ou bien uniquement les pousses terminales du tronc ou des branches (**pl. 21, fig. 2b**). Néanmoins au cours des floraisons ultérieures, tous les axes seront affectés. Sur le jeune arbre ainsi que sur l'arbre adulte, la floraison peut être alternée une année sur deux, voire parfois sur trois.

A ce stade de développement, l'arbre possède une structure bien hiérarchisée autour d'un tronc unique (**pl. 21, fig. 2b**).

Les cataphylles externes du bourgeon hivernal sont portées par une portion de tige qui ne s'allonge pas. Après leur chute, ces organes laissent ainsi une série de cicatrices très proches les unes des autres qui forment sur le bois un « anneau » permettant de repérer *a posteriori* les arrêts de croissance hivernaux (**pl. 21 fig.4**). Néanmoins, comme l'écorce se fissure rapidement, cet anneau de cicatrices de cataphylles n'est plus visible sur le bois de 3 ou 4 ans. Au niveau de cette zone de cataphylles rapprochées, une discontinuité dans la texture et la couleur de l'écorce est observée. Sur une coupe longitudinale de cette portion de tige, on observe que la moelle généralement cloisonnée est pleine à ce niveau (**pl. 21, fig.5**).

Chez le Noyer noir, cultivé en France, le débourrement a généralement lieu au cours du mois d'avril mais la date varie selon le lieu et les conditions climatiques annuelles. L'allongement des pousses débute par l'étalement des feuilles contenues dans le bourgeon hivernal. Les pousses annuelles peuvent être mono-, bi- ou tricycliques selon quelles sont édifiées au cours d'une, deux ou trois vagues successives d'allongement qui sont respectivement qualifiées de « printanière », « de la Saint-Jean » ou « d'août ». La présence d'arrêts intra-annuels d'allongement est indiquée *a posteriori* par les cicatrices laissées par les cataphylles du bourgeon printanier ou estival. Ces cicatrices sont séparées par des entre-nœuds courts. L'allongement des pousses peut s'effectuer également de manière continue jusqu'au milieu de l'été ou marquer des ralentissements de croissance plus ou moins nets. Ces ralentissements sont indiqués *a posteriori* par une série d'entre-nœuds plus courts dans la partie médiane des pousses annuelles.

Les pousses monocycliques constituent les rameaux et les branches tandis que les pousses monocycliques longues, bi- et tricycliques composent les branches maîtresses et le tronc. Les pousses florifères monocycliques peuvent édifier un œil à cou.

1.2.4. Arbre adulte et édification de la cime

Pendant quelques années, sous l'inflorescence terminale du tronc, un seul relais vigoureux s'établit dans le prolongement du tronc. Les deuxième et troisième relais, s'ils sont présents, donnent naissance à des branches maîtresses redressées (**pl. 22, fig. 1a**). Par la suite, à un moment donné, deux à trois relais de vigueur semblable se forment sous l'inflorescence terminale. Ce phénomène aboutit à la formation d'une fourche dont les composantes donneront les branches charpentières de la cime de l'arbre adulte (**pl. 22, fig. 1b**). Chaque composante de la fourche reproduit une structure semblable à celle du jeune arbre. Ce

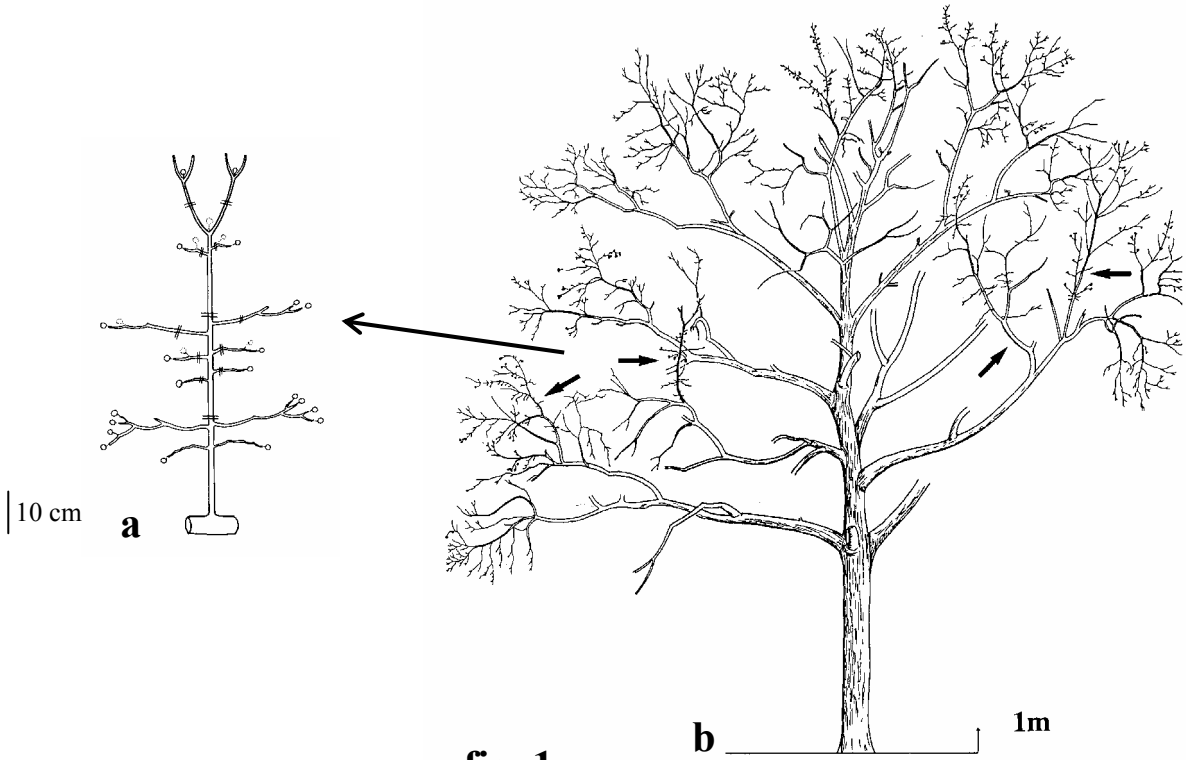


fig. 1

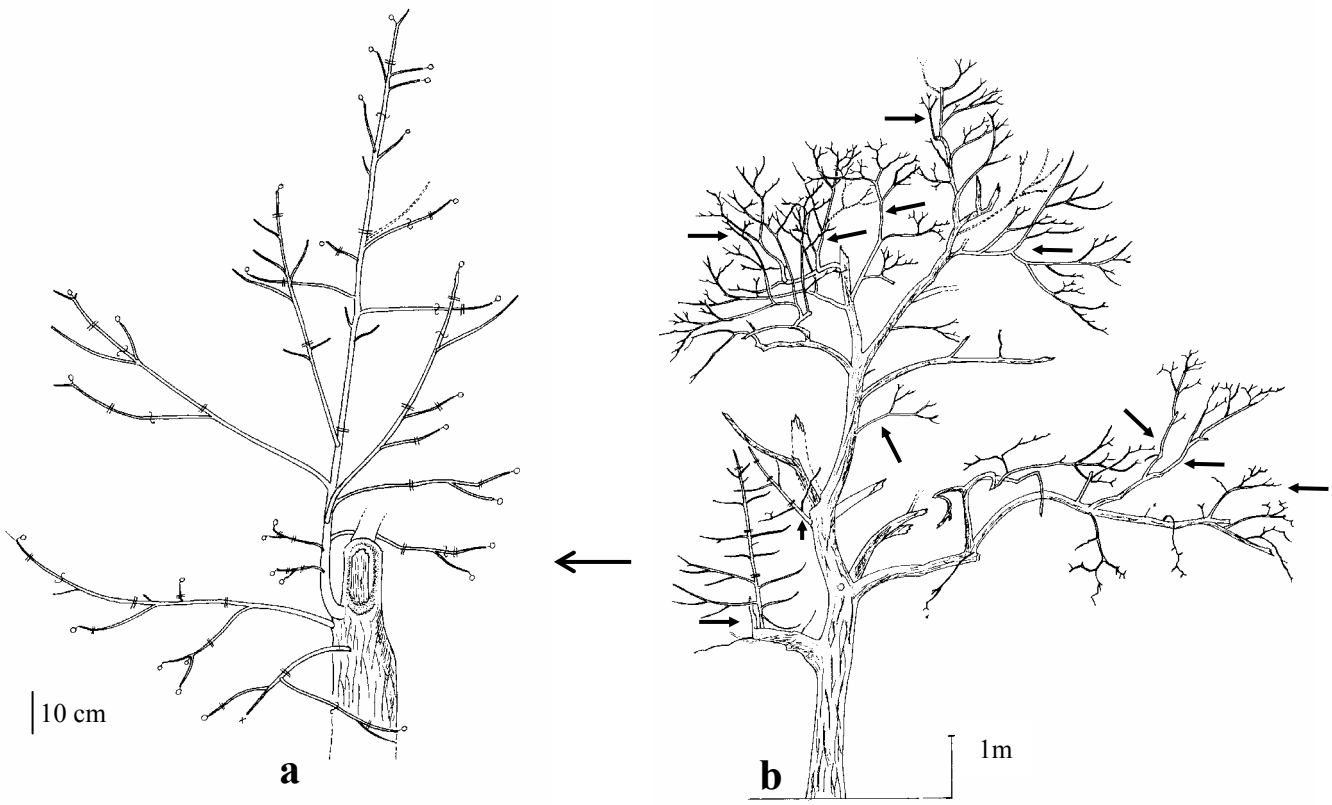


fig. 2

Planche 23. **Architecture de de *Juglans nigra* : arbre âgé et arbre sénescent.**

Figure 1. Arbre âgé montrant des complexes réitérés dans la partie distale des branches et représentation détaillée d'un complexe réitéré à développement différé (d'après Barthélémy et *al*., 1997).

Figure 2. Arbre sénescent montrant des complexes réitérés dans l'ensemble de la cime et dans la partie proximale des branches et représentation détaillée d'un complexe réitéré à développement différé.

(➔) : complexes réitérés à développement différé; (o) et **I** : inflorescence femelle terminale; (=) : arrêt de croissance hivernal.

phénomène de duplication de la structure élémentaire de l'arbre se reproduit régulièrement au cours des floraisons successives à l'extrémité des axes dominants (**pl. 22, fig. 2**).

Tandis que l'arbre poursuit sa croissance, sur les branches maîtresses, les structures édifiées entre deux fourches successives sont de plus en plus courtes. La périphérie de la cime de l'arbre adulte est composée de petites structures sympodiales semblables entre elles. L'arbre atteint son développement maximal et montre une cime au contour arrondi et régulier (**pl. 22, fig. 3**).

1.2.5. Arbre âgé

Au cours du développement ultérieur, les branches de la cime s'affaissent. Dans leur zone de courbure, des structures « semblables à de petits arbres » se développent en position épitone (**pl. 23, fig. 1a**). Ces structures se forment à partir de bourgeons latents et régénèrent en partie la cime de l'arbre. Par la suite, ces complexes réitérés s'affaissent et de nouvelles structures se développent également en position épitone dans leur zone de courbure. Les branches maîtresses s'édifient par un empilement de complexes réitérés. A ce stade, le contour de la cime de l'arbre apparaît discontinu mais régulier. La couronne de l'arbre semble constituée en partie de cimettes réparties régulièrement (**pl. 23, fig. 1b**).

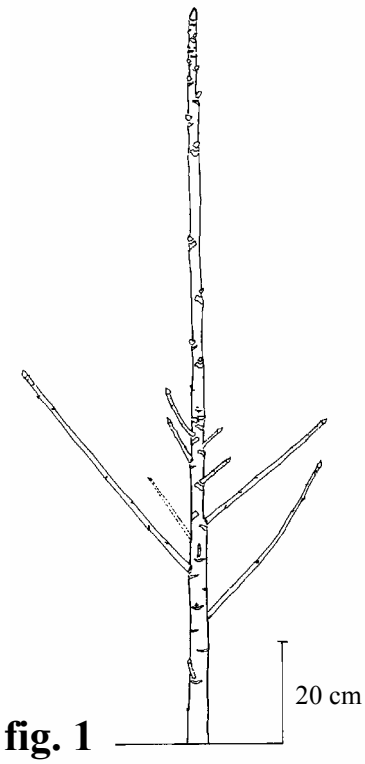
1.2.6. Arbre sénescent

Dans la partie haute de la cime, les complexes réitérés de la vieille cime meurent et se cassent. De nouveaux complexes réitérés s'édifient et régénèrent en partie la cime de l'arbre. Ces complexes réitérés reproduisent la structure du jeune arbre (**pl. 23, fig. 2a**). Le phénomène d'empilement de complexes réitérés se poursuit.

Dans la partie basse de la cime, les branches s'élaguent naturellement. Des structures constituées de pousses vigoureuses et semblables au jeune arbre se mettent en place au-dessous de la partie manquante des branches (**pl. 23, fig. 2b**). Ces complexes réitérés totaux peuvent porter une pousse florifère courte sur le tronc dès la quatrième année de croissance. La séquence de différenciation du tronc se réalise plus rapidement que pour les jeunes arbres. On peut noter aussi que la taille et la structure des complexes réitérés sont d'autant plus importantes que leur position est distale sur la partie restante de la branche maîtresse (**pl. 23, fig. 2a**). Leur direction de croissance et leur taille varient également en fonction de leur position sur cette partie restante de la branche.

A ce stade de développement de l'arbre, le contour de la cime apparaît nettement discontinu et irrégulier (**pl. 23, fig. 2b**).

Au cours du veillissement de l'arbre, les complexes réitérés ont une taille d'autant plus grande que leur insertion est proche du tronc de l'arbre et de la base de l'individu (**pl. 23 fig. 1a** et **fig.1b**).



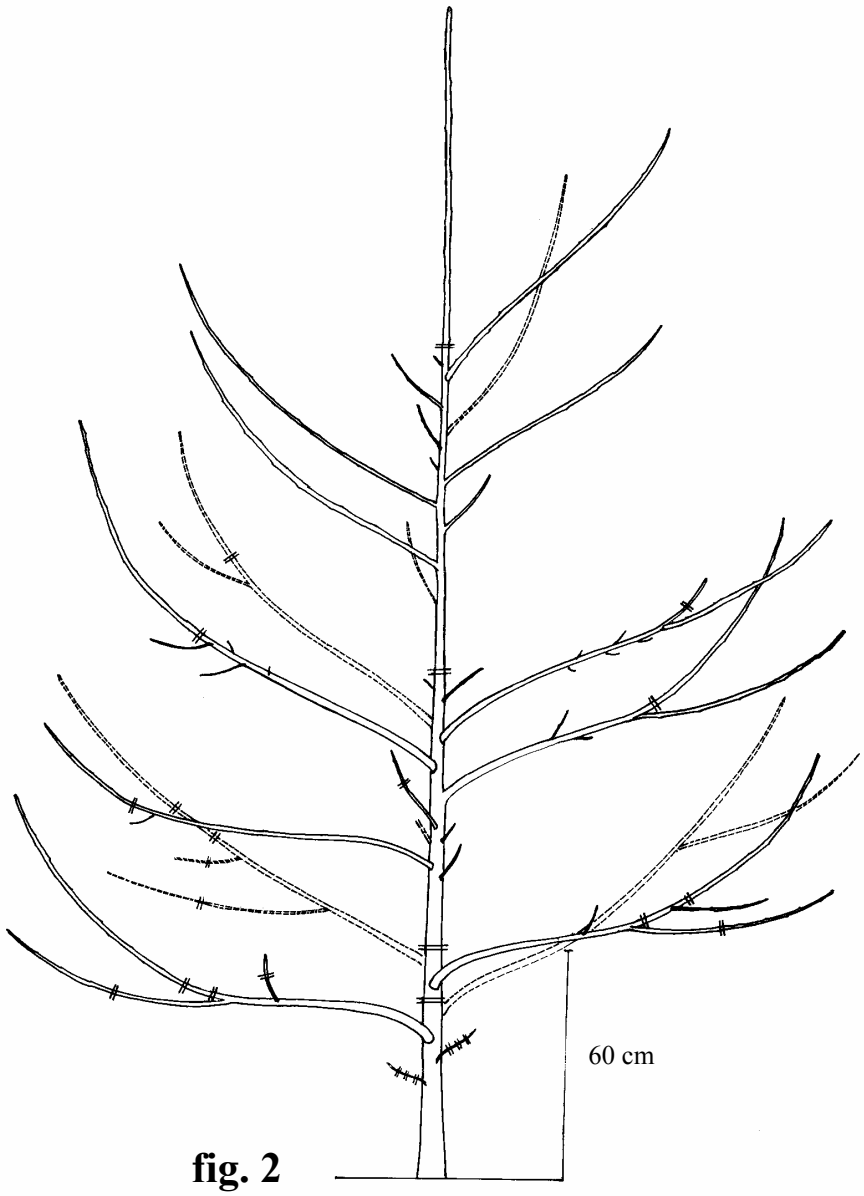


Planche 24. Architecture du Noyer hybride MJ209xRA : arbre jeune.
Figure 1. Mise en place des premiers rameaux sur un individu âgé de 2 ans.
Figure 2. Edification des premières branches sur un individu âgé de 5 ans.

1.3. Noyers hybrides interspécifiques

Le développement architectural est décrit pour les deux hybrides : MJ209xRA et NG23xRA.

1.3.1. Le plant d'un an

Le plant d'un an présente une tige dressée portant au-dessus des deux cotylédons une série de 3 à 5 paires de cataphylles (le nombre de paires de cataphylles est identique pour MJ209xRA et NG23xRA) disposées dans un même plan vertical, suivie d'une série de feuilles assimilatrices à phyllotaxie alterne spiralée. En fin de saison de végétation, le plant a un pivot bien développé et muni de nombreuses racines latérales.

1.3.2. Edification du tronc et mise en place des premières branches

Les feuilles assimilatrices sont composées de 9 à 15 folioles.

Le méristème apical du tronc édifie des pousses annuelles successives de plus en plus longues. Parallèlement à l'édification du tronc, la ramification se manifeste dès la deuxième ou troisième année de croissance. Les premiers rameaux sont de petite taille et sont positionnés dans la partie apicale et médiane des pousses annuelles (**pl. 24, fig. 1**). Par la suite, le tronc forme chaque année des pousses de plus en plus longues. Dans la partie médiane des pousses annuelles du tronc, des branches vigoureuses et des rameaux courts se développent. Les rameaux courts se répartissent de part et d'autre et entre les branches. Par la suite, sur les branches, naissent des rameaux longs hypotones ou plus rarement amphitones et des rameaux courts épitones. Chaque pousse annuelle du tronc porte un étage de branches vigoureuses . Ces dernières ont le plus souvent une direction de croissance oblique redressée (**pl. 24, fig. 2**).

1.3.3. Jeune arbre et apparition de la floraison

Le jeune arbre poursuit son développement en formant des branches de plus en plus vigoureuses. Ces branches sont composées d'une succession d'axes relais hypotones qui se développent dans la zone de courbure des axes porteurs et qui leur donnent une structure semblable à une succession d'arceaux (**pl. 25, fig. 3**).

La première floraison apparaît entre la 5ème et la 9ème année de croissance. La floraison femelle est terminale sur la pousse printanière. Le développement de l'axe, initialement monopodial, devient sympodial à la suite de la floraison terminale.

La première floraison femelle peut se manifester uniquement sur les pousses terminales du tronc ou des branches ou bien sur toutes les pousses de l'arbre (**pl. 25, fig. 3**). Sur le jeune

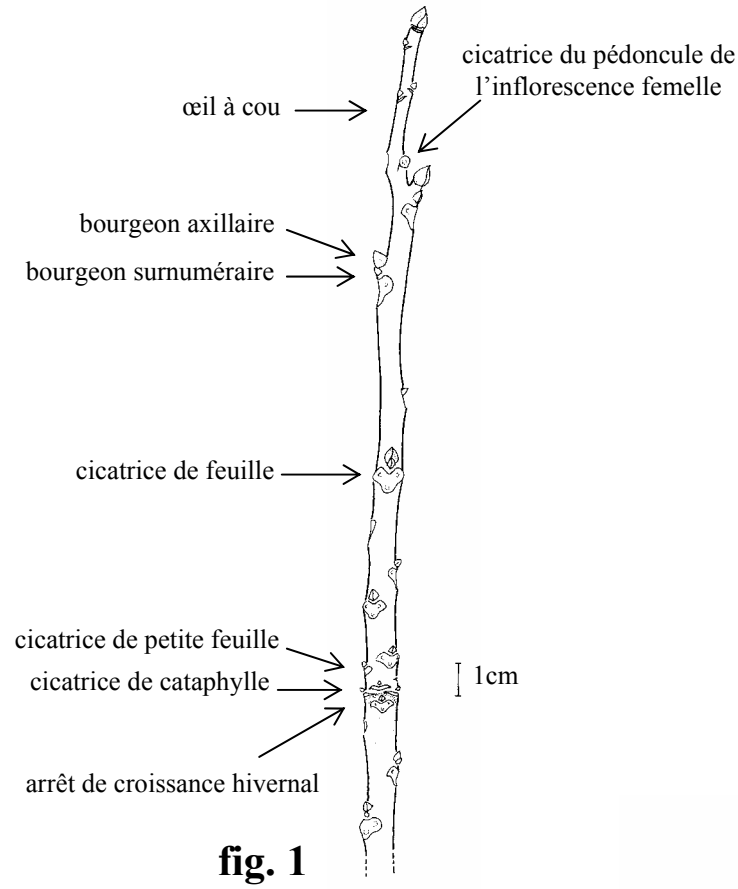


fig. 1

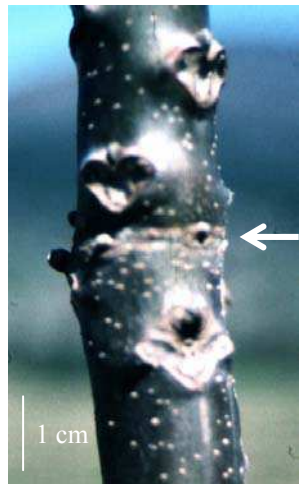


fig. 2

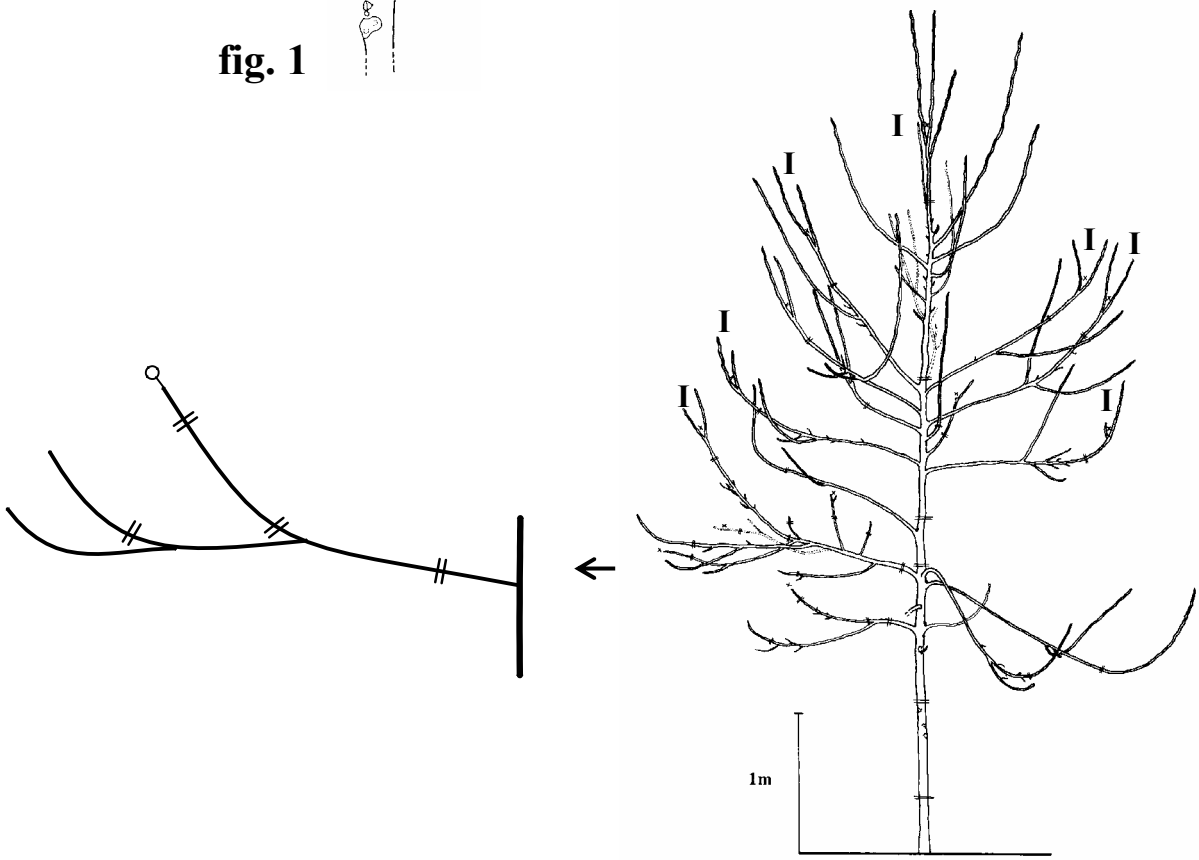


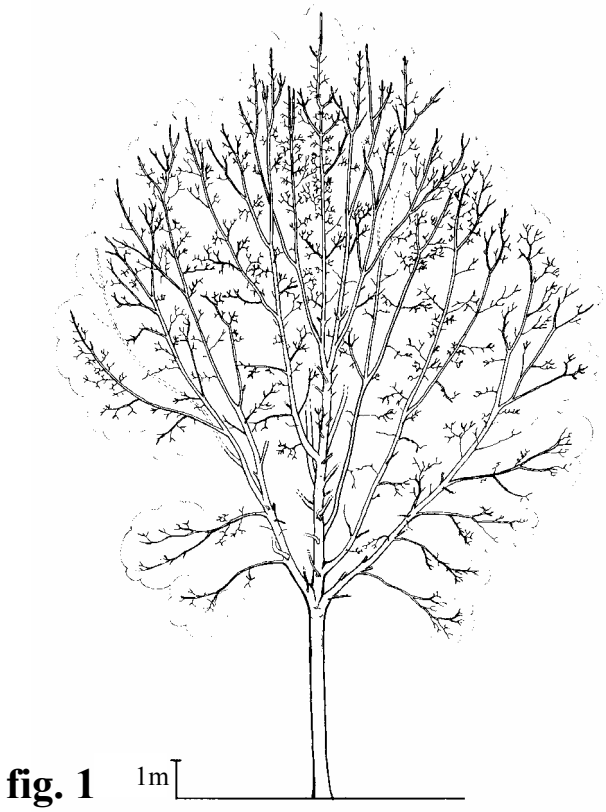
fig. 3

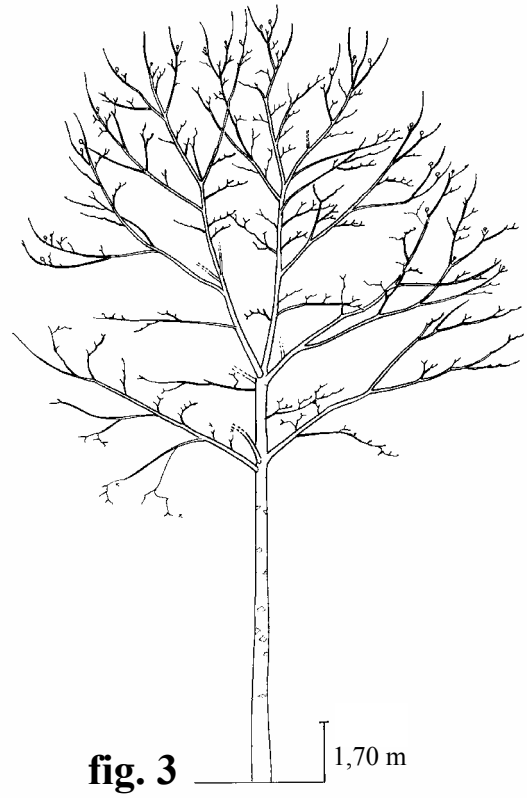
Planche 25. Architecture du Noyer hybride, MJ209xRA : jeune arbre et apparition de la floraison.
Figure 1. Morphologie d'une pousse florifère.
Figure 2. Arrêt de croissance hivernal indiqué par des cicatrices de cataphylles rapprochées.
Figure 3. Première floraison sur un individu âgé de 7 ans. Edification des branches et représentation schématique de la structure d'une branche (dessin Barthélémy). **I** : inflorescence femelle. (=) arrêt de croissance hivernal.

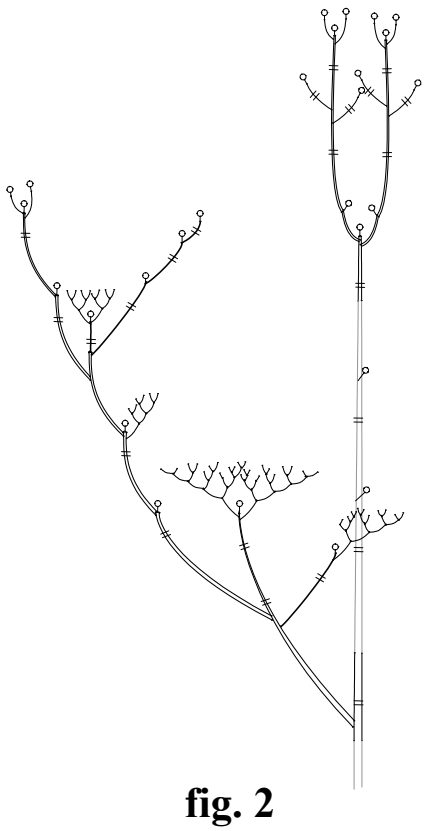
arbre, à la suite de la transformation du méristème terminal du tronc en inflorescence, un seul relais vigoureux se met en place dans le prolongement de l'axe porteur. Ce phénomène peut se reproduire pendant quelques années. Le tronc est ainsi constitué d'une succession linéaire de modules orthotropes.

Les cataphylles externes du bourgeon hivernal sont portées par une portion de tige qui ne s'allonge pratiquement pas. Ainsi, ces organes, après leur chute, laissent une série de cicatrices très proches les unes des autres qui forment sur le bois un « anneau » permettant de repérer *a posteriori* les arrêts de croissance hivernaux (**pl. 25, fig. 2**). Au niveau de cette zone de cataphylles rapprochées, une discontinuité dans la texture et la couleur de l'écorce est observée. Sur une coupe longitudinale de cette portion de tige, on observe que la moelle, généralement cloisonnée, est pleine à ce niveau.

Le débourrement du bourgeon hivernal a généralement lieu entre fin avril et mi-mai selon le lieu et les conditions climatiques annuelles. L'allongement des pousses débute par l'étalement des feuilles contenues dans le bourgeon hivernal. Les pousses annuelles peuvent être mono-, bi- ou tricycliques selon qu'elles sont édifiées au cours d'une, deux ou trois vagues successives d'allongement, qui sont respectivement qualifiées « de printanière », « de la Saint-Jean » ou « d'août ». La présence d'arrêts intra-annuels d'allongement est indiquée *a posteriori* par les cicatrices laissées par les cataphylles du bourgeon printanier ou estival. Ces cicatrices sont séparées par des entre-nœuds courts. L'allongement des pousses du tronc peut également s'effectuer de manière continue jusqu'au milieu de l'été ou marquer des ralentissements de croissance plus ou moins nets. Ces ralentissements sont indiqués *a posteriori* par une série d'entre-nœuds plus courts dans la partie médiane de la pousse annuelle. Les pousses florifères monocycliques peuvent édifier un œil à cou (**pl. 25, fig. 1**).







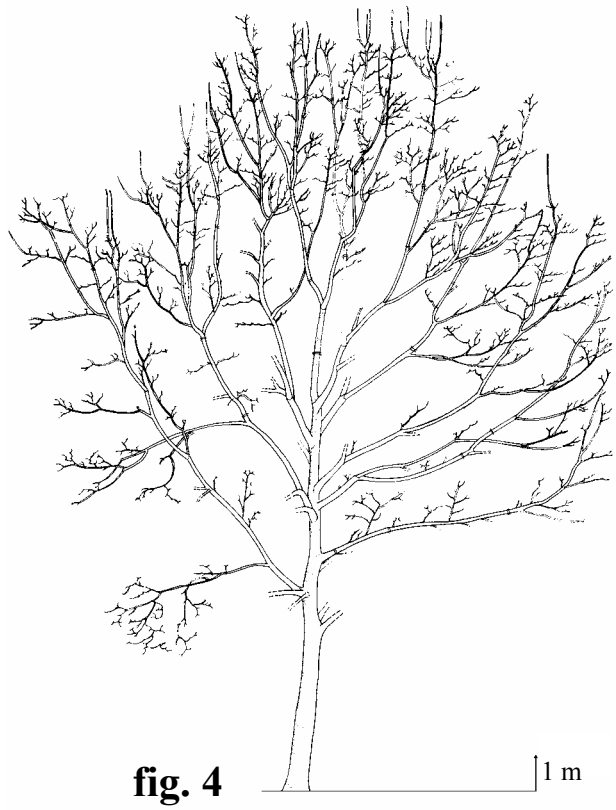


Planche 26. Architecture des Noyers hybrides : arbre adulte et édification de la cime.
Figure 1. Individu d'hybride NG23xRA âgé de 20 ans (dessin Barthélémy).
Figure 2. Représentation schématique d'une branche et de la première fourche dans la cime d'un individu âgé de 20 ans. (o) inflorescence terminale, (=) arrêt de croissance hivernal.
Figure 3. Individu d'hybride NG23xRA âgé de 22 ans.
Figure 4. Individu d'hybride MJ209xRA âgé de 30 ans.

1.3.4. Arbre adulte et édification de la cime

Pendant quelques années, un seul relais vigoureux s'établit sous l'inflorescence terminale dans le prolongement du tronc. S'ils sont présents, les deuxième et troisième relais donnent naissance à des branches maîtresses redressées (**pl. 26, fig.1**). Par la suite, à un moment donné, deux à trois relais de vigueur semblable se forment sous l'inflorescence terminale. Ce phénomène aboutit à la formation d'une fourche dont les composantes donnent les branches charpentières (**pl. 26, fig. 2**). Les composantes de la fourche présentent une structure semblable. Ce phénomène de duplication de la structure élémentaire de l'arbre se reproduit régulièrement au cours des floraisons successives à l'extrémité des axes dominants (**pl. 26, fig. 3**).

Les branches sont composées d'une succession de modules dont la taille tend à se réduire au cours du développement de l'arbre. Les axes relais dominants sont généralement hypotones et constitués de longues pousses végétatives ou florifères bicycliques (**pl. 26, fig. 2**).

Au cours du développement ultérieur de la cime de l'arbre, la taille et la structure des portions de tige édifiées entre deux fourches successives tend à diminuer. A la périphérie de la cime, les structures sympodiales dominantes, initialement composées de pousses florifères bicycliques (**pl. 26, fig. 3**), forment peu à peu des pousses monocycliques toutes semblables entre elles (**pl. 26, fig. 4**).

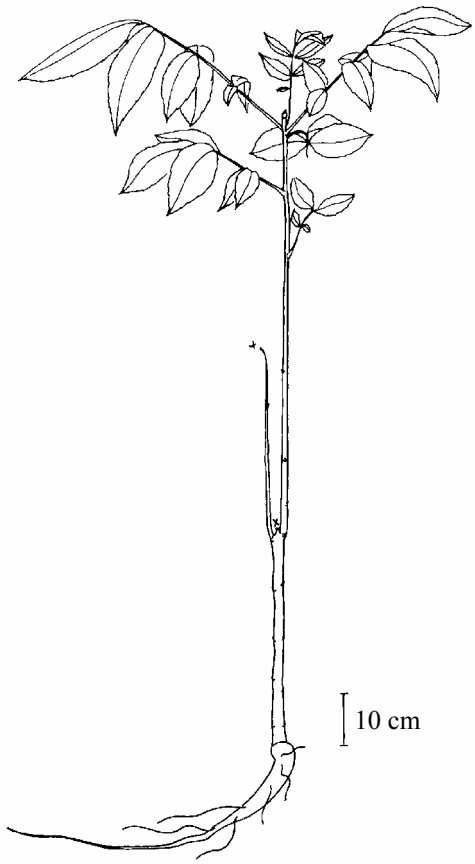


fig. 1

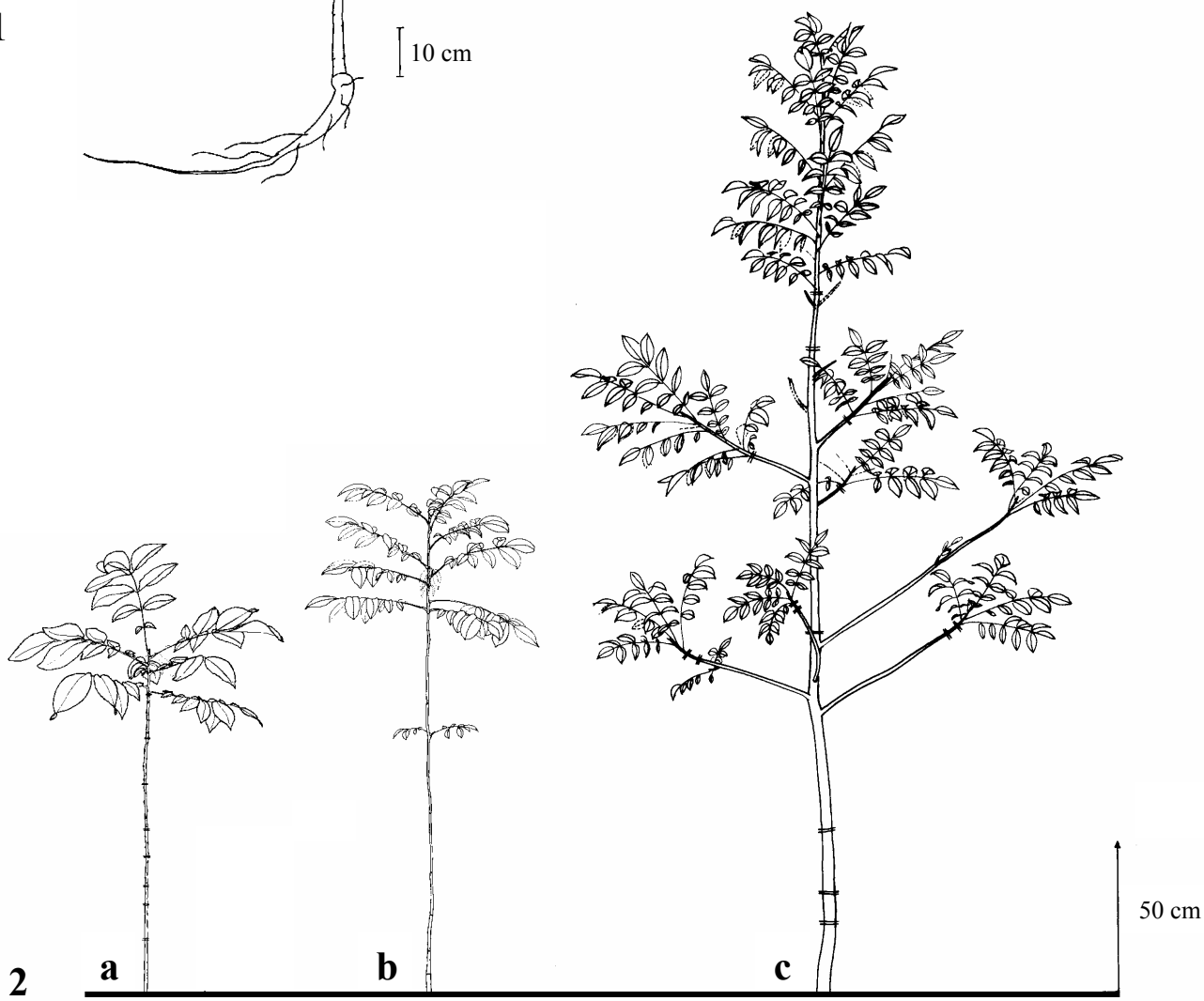


fig. 2

Planche 27. Architecture de *Juglans regia* en milieu forestier : jeune arbre.
Figure 1. Semis d'un an affecté par une mort d'apex au cours de la période de croissance.
Figure 2. Architecture de 3 individus d'âge voisin poussant en sous-bois (**a** et **b**) et dans une trouée forestière (**c**). **a** : arbre âgé de 9 ans; **b** : arbre âgé de 10 ans; **c** : arbre âgé de 7 ans.

2. VARIATIONS ARCHITECTURALES INTRASPECIFIQUES

2.1. Développement du Noyer commun en milieu forestier

2.1.1. Le plant d'un an

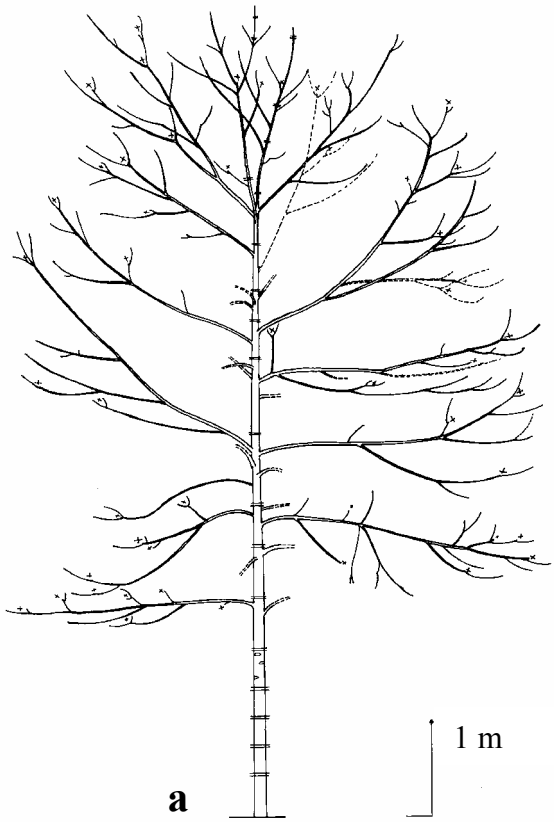
En sous-bois, le semis montre une série de cataphylles opposées suivie d'une série de feuilles assimilatrices composées de 3 à 5 folioles souvent peu développées. Au sommet de la tige, quelques feuilles sont constituées de 7 folioles (**pl. 27, fig. 1**). Les feuilles ont une phyllotaxie alterne spiralée d'indice 2/5ème. Dans certains cas, la tige peut être affectée par une mort d'apex en début de période de croissance. Un axe relais se met alors en place dans le prolongement de la tige initiale. Le plant d'un an présente une tige fine et un petit pivot avec un petit nombre de racines latérales (**pl. 27, fig. 1**).

2.1.2. Edification du tronc et mise en place des premières branches

Les feuilles adultes sont composées de 7 à 9 folioles et apparaissent au cours de la deuxième saison de croissance.

En sous-bois, le bourgeon apical du jeune arbre édifie des pousses successives monocycliques courtes non ramifiées pendant de nombreuses années (**pl. 27, fig. 2a**). Si les pousses sont plus longues, des rameaux courts peuvent se développer dans la partie médiane des pousses annuelles (**pl. 27, fig. 2b**).

Dans une trouée forestière, le méristème apical du tronc émet des pousses annuelles successives de plus en plus longues. Les premiers rameaux sont de petite taille et se développent dans la partie médiane des pousses annuelles. Par la suite, chaque pousse annuelle porte un étage de branches et de rameaux courts. Les branches sont fines, horizontales et peu ou pas ramifiées (**pl. 27, fig.2c**).



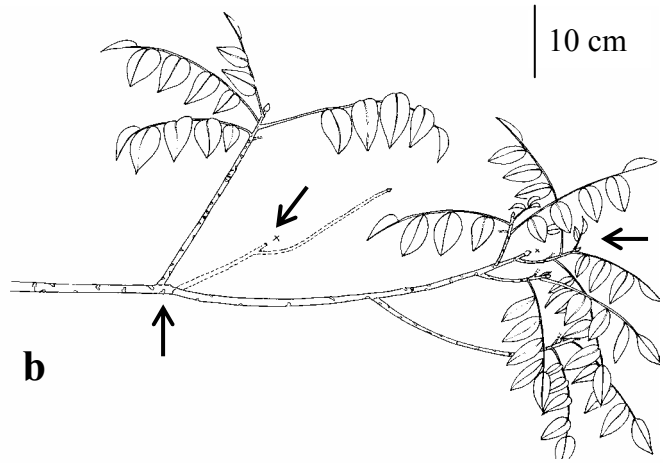


fig. 1

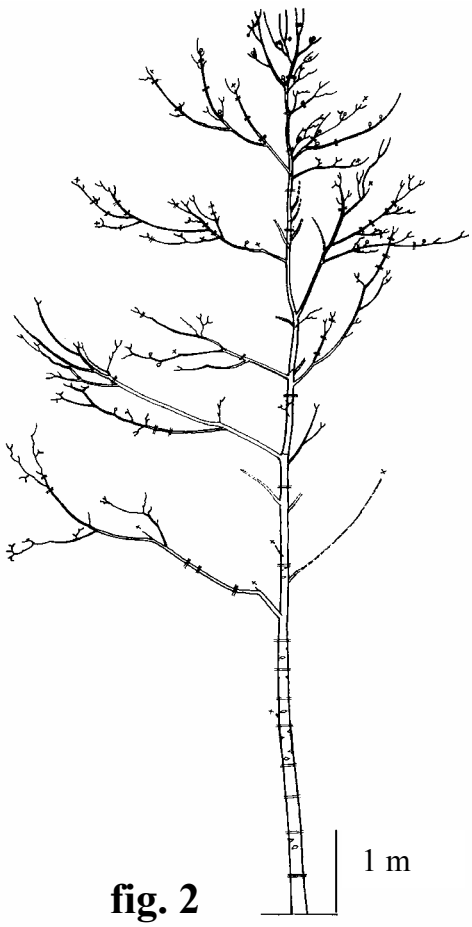


fig. 2

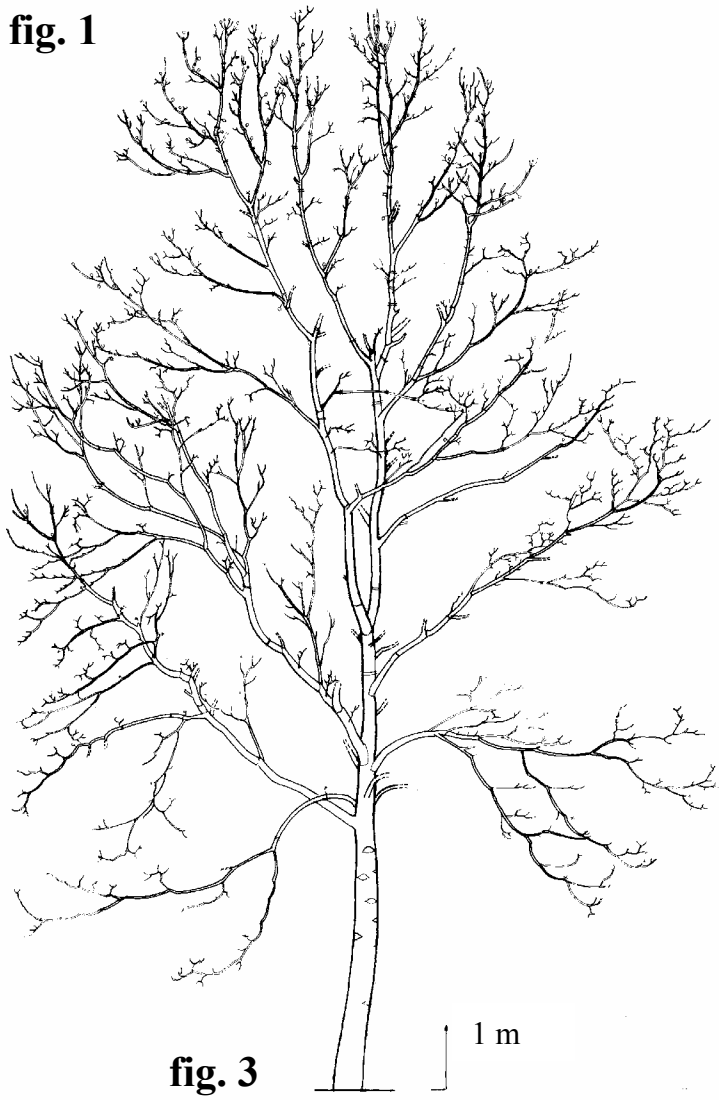


fig. 3

Planche 28. Architecture de *Juglans regia* en milieu forestier : arbre adulte dans des conditions d'éclairement différentes.

Figure 1. Arbre âgé d'environ 20 ans poussant sous un couvert de Pins sylvestres (**a**) et structure d'une branche (**b**). (→) ou (x) mort du méristème terminal de l'axe.

Figure 2. Arbre âgé de 24 ans dans une trouée forestière de petite taille.

Figure 3. Arbre âgé de 24 ans dans une trouée forestière de grande taille. (o) inflorescence terminale; (=) arrêt de croissance hivernal.

2.1.3. Arbre adulte et édification de la cime

Pour poursuivre son développement l'arbre doit conserver sa cime en pleine lumière. Si l'arbre est dominé, seules des pousses monocycliques courtes sont édifiées au sommet de l'arbre. En conséquence, la cime montre rapidement une forme arrondie dont le développement est limité par le couvert des arbres qui la dominent (**pl. 28, fig. 1a**). Dans ces conditions, l'arbre peut ne pas fleurir. Sur un individu de 18 ans, aucune trace de floraison n'a ainsi pu être identifiée. La mort de bourgeons apicaux des pousses constituant les branches est fréquemment observée. A la suite d'une mort d'apex, un axe relais se développe dans le prolongement de l'axe porteur. Ce phénomène confère un aspect rectiligne à l'axe édifié (**pl. 28, fig.1b**). Sur les branches, les rameaux hypotones prennent rarement le relais de l'axe porteur et les branches sont fines et linéaires (**pl. 28, fig.1a**).

Lorsque l'arbre pousse dans une trouée forestière de taille moyenne, la floraison peut apparaître après 12 années de croissance. A la suite de la floraison, un axe relais s'établit dans le prolongement du tronc. La première fourche apparaît plus tard sur le tronc. Les branches les plus basses sont plus ou moins horizontales et présentent de nombreuses morts d'apex. Au sommet de l'arbre, certaines branches sont redressées et montrent une succession de relais hypotones. L'arbre possède une structure bien hiérarchisée autour du tronc (**pl. 28, fig. 2**).

Un arbre d'âge similaire, poussant dans une trouée forestière de plus grande taille, présente une cime bien développée dont la périphérie est composée de petites structures sympodiales. L'arbre est vigoureux et montre une cime de forme élancée (**pl. 28, fig. 3**).

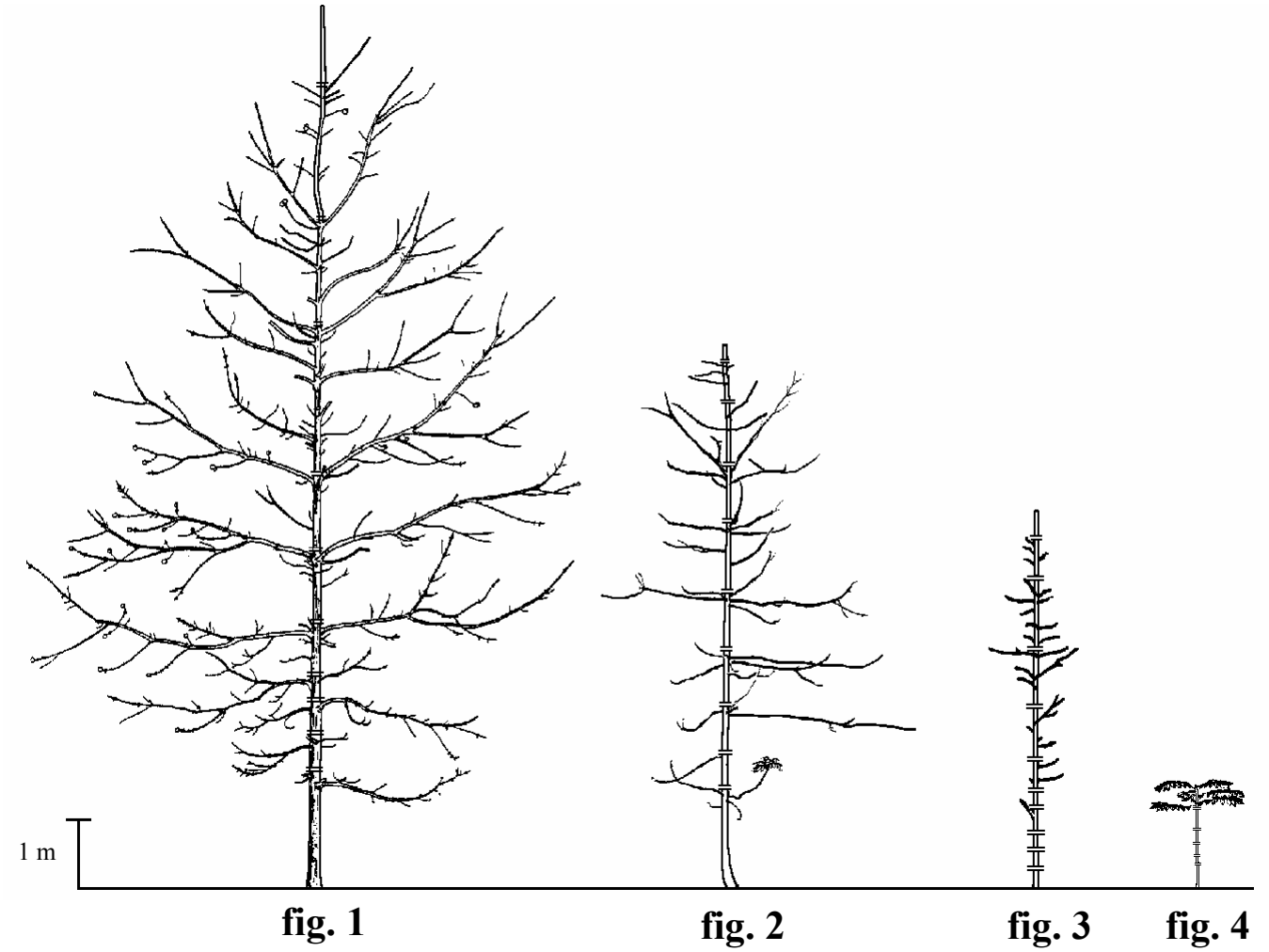


Planche 29. Architecture de jeunes individus de *Juglans nigra* en fonction de la densité du couvert forestier (d'après Pascal, 1991; Barthélémy et *al*., 1999).

Figure 1. Arbre âgé de 15 ans en milieu ouvert.

Figure 2. Arbre âgé de 13 ans dans une trouée forestière.

Figure 3. Arbre âgé de 15 ans sous couvert forestier peu dense.

Figure 4. Arbre âgé de 6 ans sous couvert forestier dense.

2.2. Influence de la densité du couvert sur le développement de *Juglans nigra*

De jeunes Noyers noirs d'âge voisin ont été observés dans différentes conditions de densité du couvert forestier : en milieu ouvert, dans une trouée forestière et en sous-bois.

En milieu ouvert, la sexualité ne s'est manifestée que sur les branches et les rameaux. Le tronc porte des étages de branches ramifiées et des rameaux courts qui se répartissent de part et d'autre et au milieu des branches. Ces branches s'étendent latéralement par l'établissement d'axes relais successifs (**pl. 29, fig. 1**). L'arbre a exprimé toutes ses catégories d'axes (tronc, branches et rameaux).

Dans une trouée forestière, l'arbre possède un tronc avec des étages de branches fines très peu ramifiées (**pl. 29, fig. 2**). Sous un couvert forestier dense, l'arbre est constitué d'un tronc portant uniquement des rameaux courts (**pl. 29, fig. 3**). Sous un couvert forestier très dense, le tronc est composé d'une succession de pousses annuelles courtes non ramifiées (**pl. 29, fig. 4**).

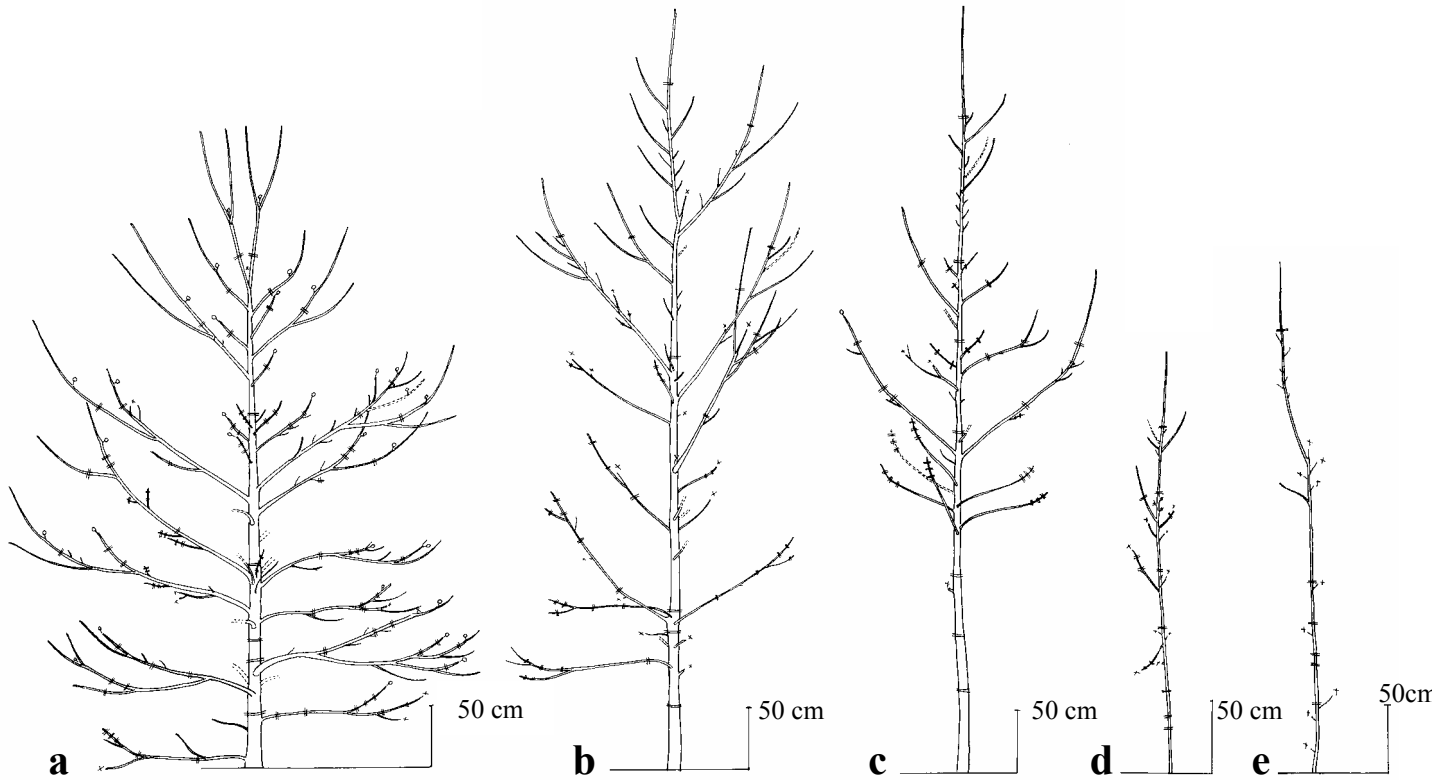


fig. 1

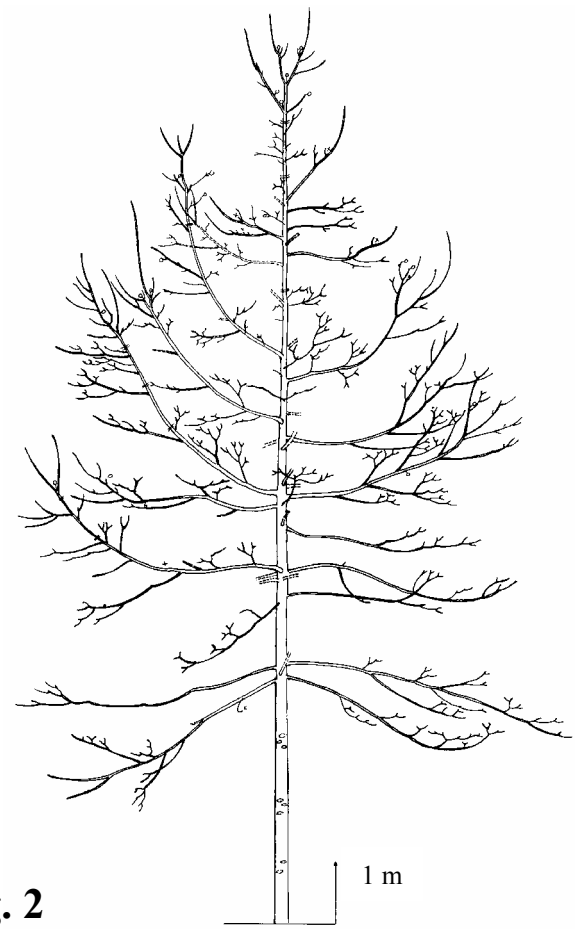


fig. 2

Planche 30. Architecture de Noyers hybrides poussant avec accompagnement ligneux ou abri latéral.
Figure 1. Individus d'hybride MJ209xRA âgés de 8 ans poussant sans accompagnement (**a**) et avec accompagnement (**b** à **e**). **b** et **c** : les Noyers hybrides dominent l'accompagnement ligneux. **d** et **e** : les Noyers hybrides sont dominés par l'accompagnement ligneux.
Figure 2. Individu d'hybride NG23xRA âgé de 15 ans ayant poussé dans un taillis dans son jeune âge. Cet arbre a subi un élagage manuel à la base.

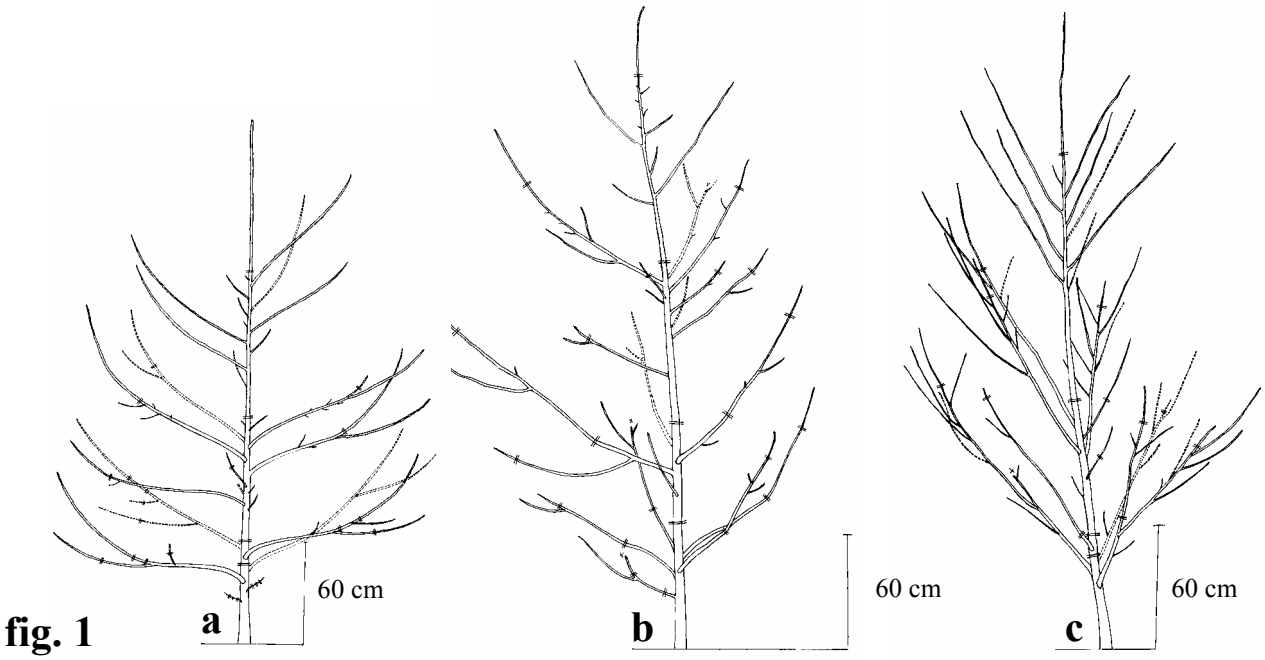
2.3. Influence d'un abri latéral sur le développement de Noyers hybrides

Sur un même site et dans une même parcelle, l'architecture des arbres a été comparée entre des individus de MJ209xRA âgés de 8 ans croissant dans différentes conditions de densité : sans accompagnement (en milieu ouvert), ou avec un accompagnement plus ou moins dense. Ces arbres n'avaient subi aucune taille.

Les arbres en milieu ouvert ont exprimé leur première floraison. Sur ces arbres, les branches les plus basses sont constituées de 2 à 3 axes relais hypotones successifs. Les plus hautes montrent généralement un ou deux axes relais sous l'inflorescence terminale (**pl. 30, fig. 1a**).

Les arbres entourés d'arbustes ont une forme généralement plus élancée. Dans la partie basse de l'arbre, les branches sont peu ramifiées, horizontales et ont un petit diamètre. Les rameaux hypotones sont de petite taille et ne prennent pas le relais de leur axe porteur. Ces branches linéaires et peu ramifiées sont d'autant plus fines et meurent d'autant plus rapidement que le gainage ligneux est dense (**pl. 30, fig. 1b** et **1c**). Si les ligneux autour de l'arbre sont dominants, le jeune arbre montre un tronc filiforme peu ramifié (**pl. 30, fig. 1d** et **1e**). En cas de mort du bourgeon terminal du tronc, l'arbre accompagné de ligneux différencie généralement d'emblée un seul axe relais qui se place dans le prolongement du tronc initial (**pl. 30, fig. 1e**).

Dans un autre site, des Noyers hybrides plus âgés, ayant poussé gainés de Robiniers, possèdent des étages de branches fines, plus ou moins horizontales notamment dans la partie basse du houppier. L'hypotonie liée à l'orientation des branches est peu marquée (**pl. 30, fig. 2**). Sur ce site, le taillis de Robiniers a été conduit afin que les Robiniers ne dominent pas les Noyers.



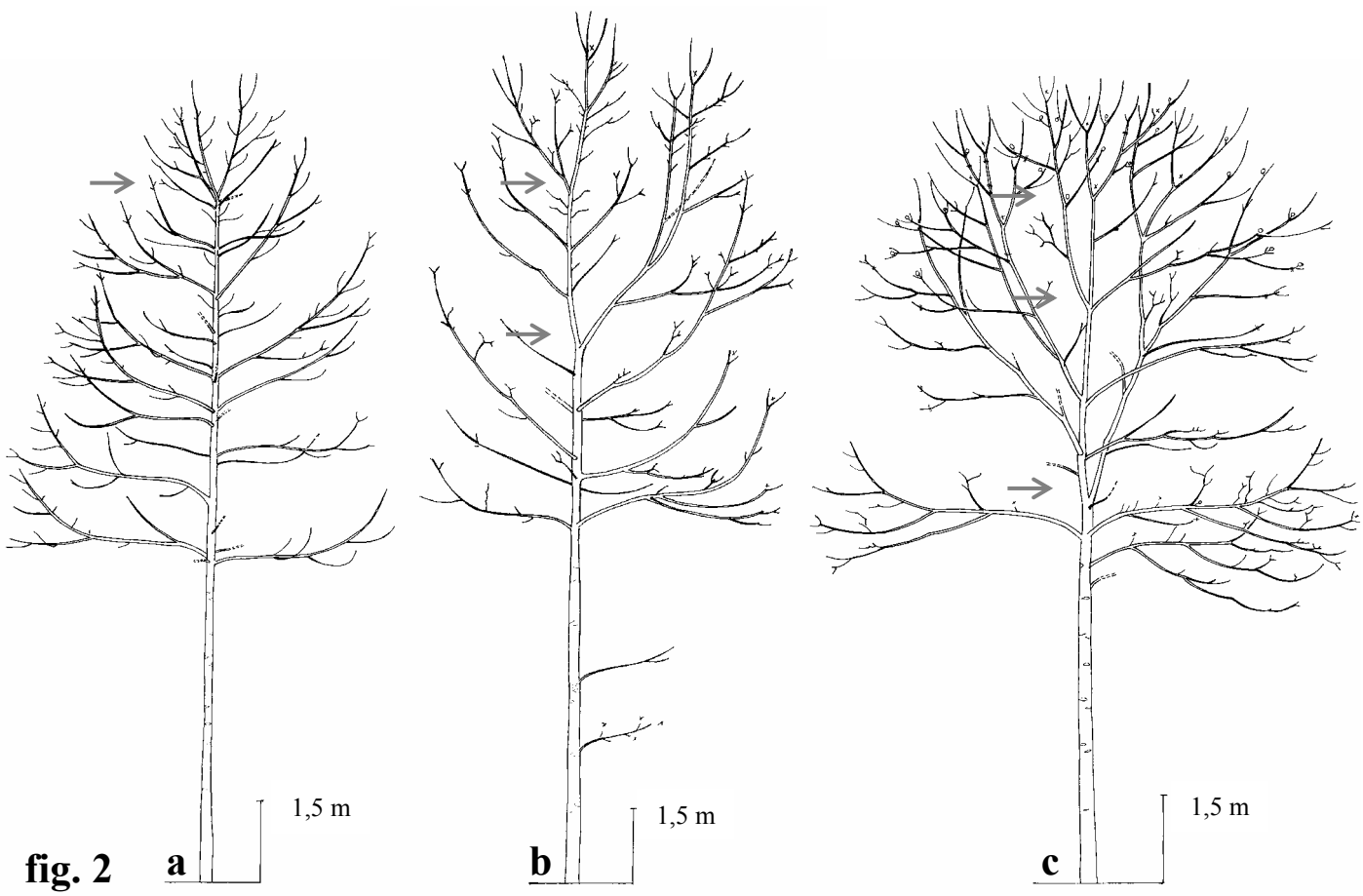


Planche 31. Variations architecturales entre individus de même âge et poussant sur un même site.
Figure 1. Jeunes individus d'hybride MJ209xRA âgés de 5 ans. Variations de la forme des branches.
Figure 2. Individus adultes de *Juglans nigra* âgés de 22ans. Variations du moment de la mise en place de la première fourche persistante sur le tronc. Ces arbres ont subi un élagage manuel. Les flèches indiquent les duplications successives.

2.4. Variations architecturales entre individus de même âge

Les variations intraspécifiques abordées dans ce chapitre sont d'origine génétique.

2.4.1. Jeunes Noyers hybrides

Entre de jeunes individus de MJ209xRA poussant dans une même plantation (site d'Antagnac), une grande variabilité de forme de branches est observée. Trois principaux types d'arbres peuvent être distingués : des arbres à branches plus ou moins horizontales et redressées à leur extrémité (**pl. 31, fig. 1a**), des arbres à branches obliques (**pl. 31, fig. 1b**) et des arbres à branches obliques et rectilignes avec un angle d'insertion fermé (**pl. 31, fig. 1c**).

2.4.2. *Juglans nigra* adulte

Au sein d'une plantation de *Juglans nigra* âgé de 22 ans, nous avons observé trois principaux types d'arbres en fonction du développement de leur cime :

- certains arbres possèdent un tronc portant des étages de branches plus ou moins horizontales. Le tronc est terminé par une première fourche persistante (**pl. 31, fig. 2a**) ;
- d'autres arbres montrent, dans leur partie haute, des branches redressées. Mais une forte hiérarchie persiste entre le tronc et les branches maîtresses (**pl. 31, fig. 2b**) ;
- le dernier type d'arbres présente un tronc portant une succession de branches redressées. La cime s'est édifiée par l'établissement de trois fourches successives. Ce phénomène de répétitions successives permet l'épanouissement de la cime. L'extrémité des branches montre également une succession de structures sympodiales (**pl. 31, fig. 2c**).

Ces trois types d'arbres se différencient donc par le moment de formation de la première fourche qui détermine le commencement de l'édification de la cime, autrement dit par leur stade de différenciation. Ces variations temporelles et spatiales de formation de fourches persistantes entre les trois types se traduisent par des formes de houppier différentes. Entre le premier type et le troisième type d'arbres, la forme de la couronne passe d'un aspect pyramidal à arrondi (**pl. 31, fig. 2**).

fig. 1

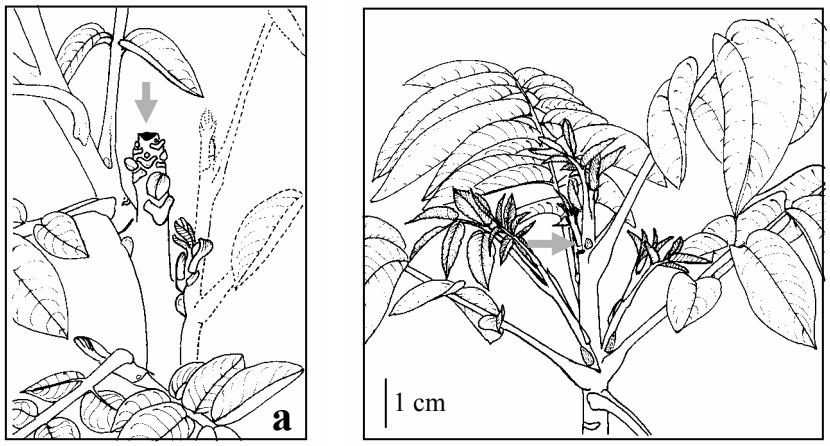


fig. 2

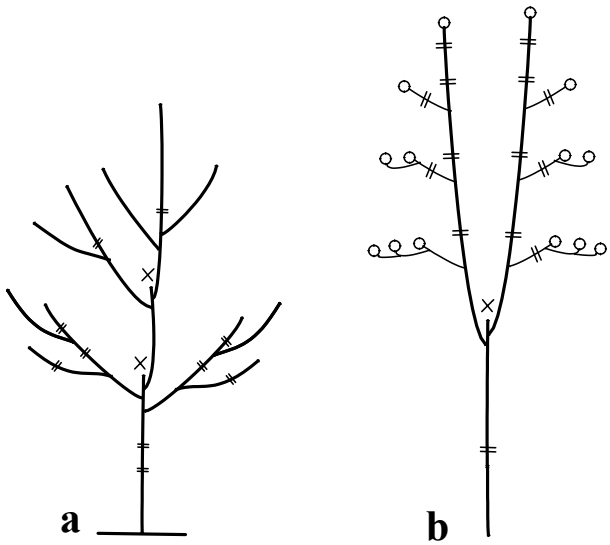


Planche 32. Influence de la mort du bourgeon apical sur l'architecture du Noyer hybride.

Figure 1. Structure de la partie apicale de la pousse à la suite de la mort du bourgeon terminal avant le débourrement printanier (**a**) ou au cours de l'allongement printanier (**b**). (→) : mort d'apex.

Figure 2. Architecture de l'arbre à la suite de la mort du bourgeon apical en fonction de l'âge de l'individu. (**a**) : Noyer hybride MJ209xRA âgé de 6 ans ; (**b**) : cime d'un Noyer hybride NG23xRA âgé de 20 ans. (o) : inflorescence terminale ; (=) : arrêt de croissance hivernal; (x) : mort d'apex.

2.5. Variations architecturales liées à une mort d'apex

Des gels printaniers ou automnaux peuvent entraîner la mort du méristème terminal des pousses ou, dans certains cas, de la partie distale de la pousse. Lorsque le méristème de la tige meurt durant la période de repos de croissance, un à trois bourgeons hivernaux situés dans la partie apicale de la pousse donnent naissance à une pousse susceptible de devenir un axe relais du tronc initial (**pl. 32, fig.1a**). Si la pousse est en cours d'allongement printanier, la mort de son méristème terminal entraîne le développement de bourgeons latéraux nouvellement mis en place et situés sous la partie endommagée (**pl. 32, fig. 2b**).

L'effet d'une mort d'apex sur l'architecture de l'arbre a été observé sur la tige principale de jeunes individus de MJ209xRA âgés de 6 ans ainsi que d'individus adultes de NG23xRA âgés de 20 ans :

- sur les jeunes arbres, la mortalité du bourgeon terminal de la tige provoque le développement d'un à trois axes relais. Un axe relais dominant se place dès la deuxième année ou au cours des années suivantes dans le prolongement du tronc initial (**pl. 32, fig. 2a**). La rapidité d'édification d'un axe dominant semble essentiellement liée à la vigueur du jeune individu ;
- sur l'arbre adulte, la mort du méristème apical entraîne l'établissement d'une fourche (**pl. 32, fig. 2b**).

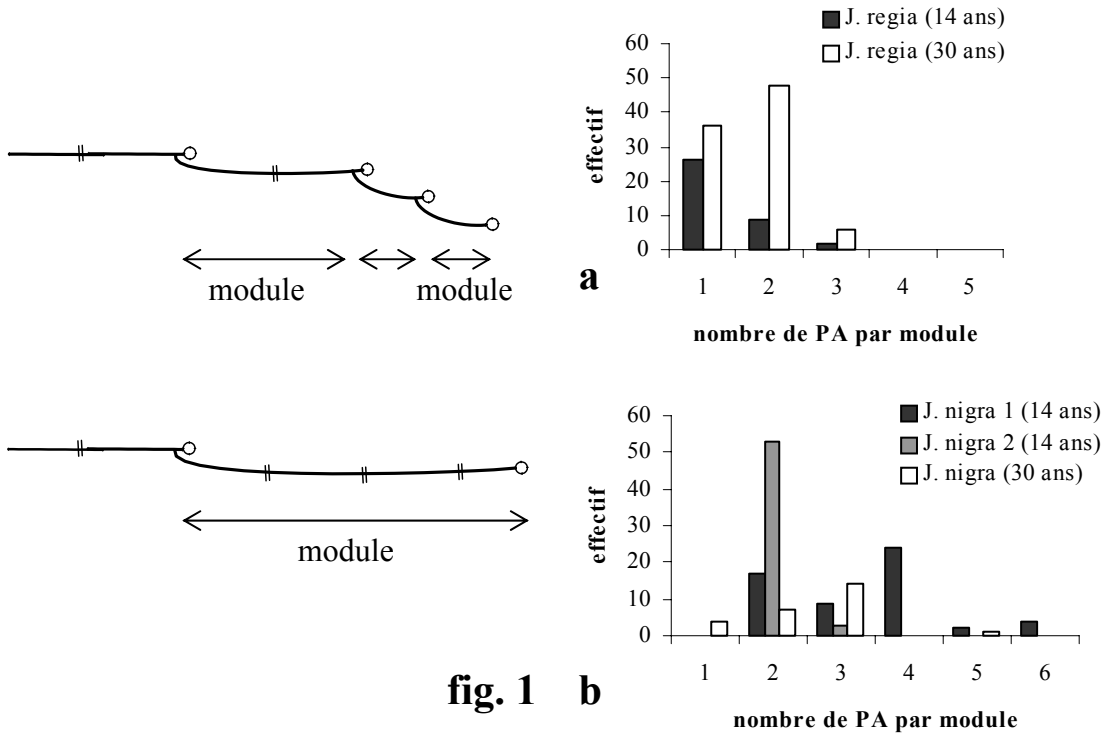


fig. 1 **b**

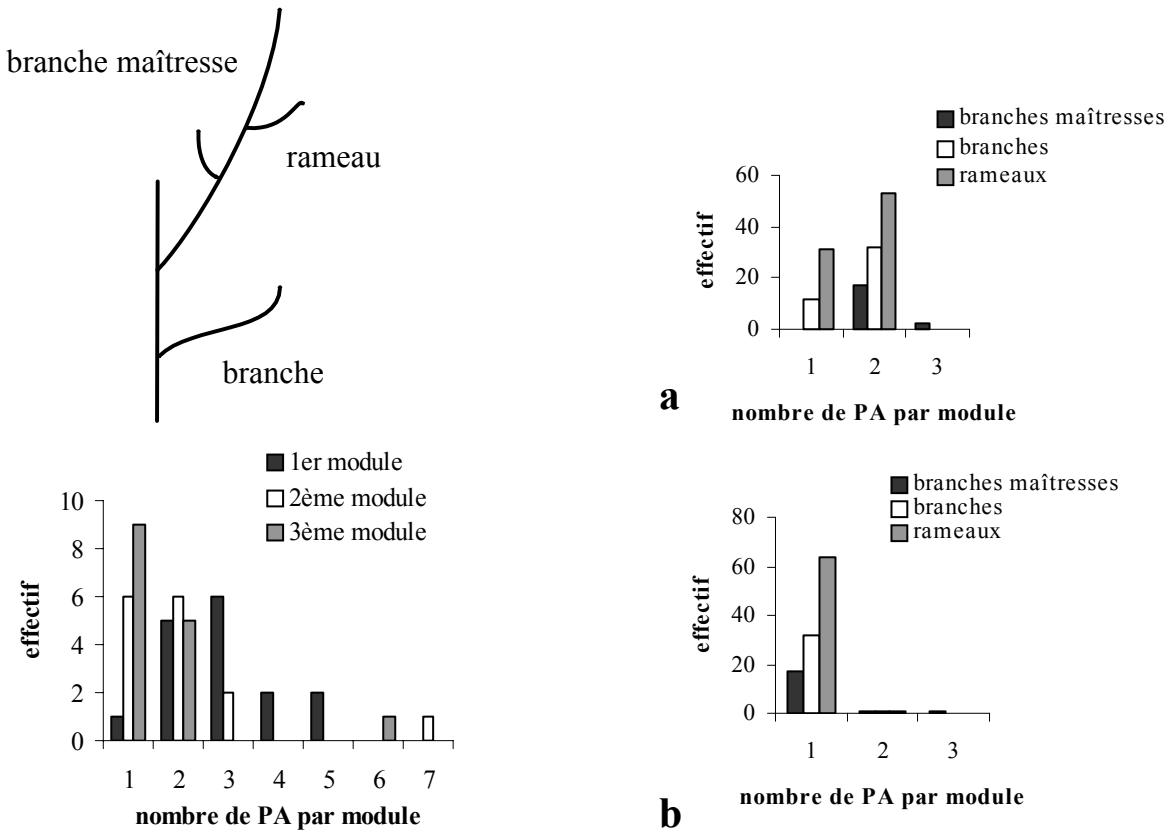


fig.3 **b** **fig. 2**

Planche 33. Distribution du nombre de pousses annuelles (PA) par module.
Figure 1. Pour des branches de *J. regia* (**a**) et *J. nigra* (**b**).
Figure 2. Premier (**a**) et deuxième (**b**) modules à partir de la base pour les trois types d'axes d'un individu d'hybride NG23xRA âgé de 20 ans.
Figure 3. Branches maîtresses de deux autres individus d'hybride NG23xRA de même âge.

3. STRUCTURE DES MODULES SUR L'ARBRE ADULTE

3.1. *Juglans regia*

Sur des individus âgés de 14 ans, d'une part, et de 30 ans, d'autre part, les modules constituant l'extrémité des branches basses sont composés de 1 à 2 voire, très rarement, 3 pousses annuelles successives (**pl. 33, fig. 1a**). Pour l'individu de 14 ans, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne de la pousse florifère terminale du module sont respectivement 13±2 et 8,5±3,9 cm. Pour l'individu âgé de 30 ans, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne de la pousse florifère terminale du module sont respectivement 9±2 et 10,2±7,5 cm.

3.2. *Juglans nigra*

Sur un individu âgé de 14 ans, les modules constituant les rameaux à l'extrémité des branches basses sont composés de 2 à 6 pousses annuelles successives. Les pousses florifères terminales présentent en moyenne 12±1 entre-nœuds pour une longueur moyenne de 6,1±0,8 cm. Sur un autre individu de même âge poussant dans les mêmes conditions, les modules constituant les rameaux à l'extrémité des branches basses sont composés de 2 ou, très rarement, 3 pousses annuelles successives. Les pousses florifères terminales présentent en moyenne 11±1 entre-nœuds et 3,9±0,8 cm de long. Sur des arbres âgés de 30 ans, les modules constituant l'extrémité des branches basses sont constitués de 1 à 3 et très fréquemment 3 pousses annuelles (**pl. 33, fig. 1b**). Les pousses florifères terminales du module ont un nombre moyen d'entre-nœuds de 12±2 et une longueur moyenne de 6,3±3,3 cm.

3.3. Noyer hybride, NG23xRA

Sur des individus âgés de 20 ans, on a analysé la structure des modules en fonction de leur position architecturale au sein de l'arbre. Deux types architecturaux d'individus ont été observés : l'individu du premier type présente une cime composée d'une seule fourche maîtresse tandis que les deux individus du deuxième type ont une cime constituée d'une succession de fourches :

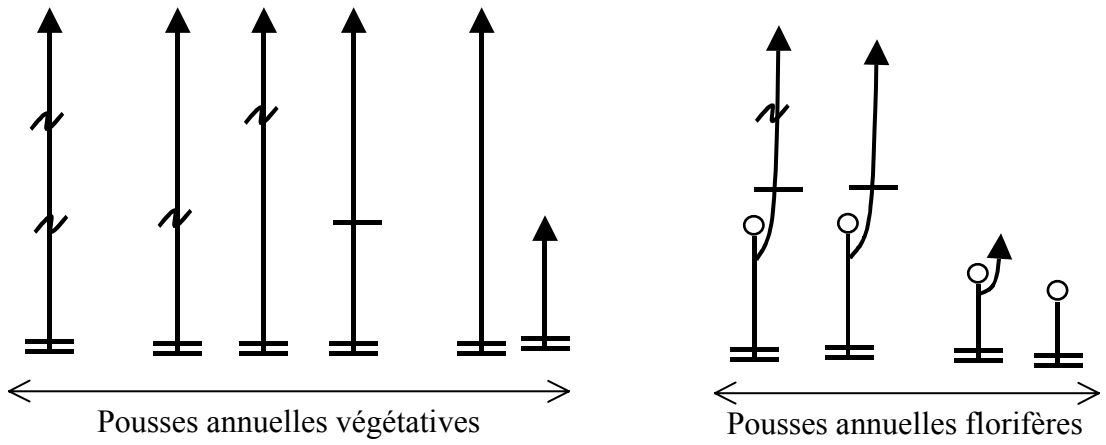
- sur un individu âgé de 20 ans, le module le plus proximal des branches maîtresses est composé de 2 voire, très rarement, 3 pousses annuelles successives alors que les modules suivants ont généralement 1 pousse annuelle (**pl. 33, fig. 2a**). Sur cet individu, le module proximal des branches ou des rameaux latéraux est composé de 1 ou 2

pousses annuelles successives. Le deuxième module des branches maîtresses, des branches ou des rameaux est généralement constitué d'une seule pousse annuelle (**pl. 33, fig. 2b**).

– sur deux autres individus, le premier module des branches maîtresses montre 2 ou 3 pousses annuelles, voire, exceptionnellement, 4 ou 5 pousses annuelles. Les deuxième et troisième modules sont constitués de 1 ou 2 pousses annuelles (**pl. 33, fig. 3**).

4. MORPHOLOGIE DES POUSSES ANNUELLES

L'analyse architecturale des Noyers a mis en évidence différents types morphologiques de pousses annuelles qui s'expriment à différents stades de développement de l'arbre ou dans différentes positions architecturales et qui sont rencontrés chez les différents génotypes étudiés.



Typologie des pousses annuelles (schémas utilisés sur les planches).

(-) : arrêt intra-annuel de croissance. (**"**) : ralentissement de croissance intra-annuel.

Cette typologie repose sur la nature, florifère ou végétative, des pousses annuelles et sur le nombre d'unités de croissance qui les composent : on rencontre en effet des pousses mono-, bi- ou tricycliques. Les unités de croissance sont séparées par une série d'entre-nœuds courts associés à des cicatrices de feuilles à limbe réduit qui correspond à un ralentissement intra-annuel de croissance ou bien par une série d'entre-nœuds courts associés à des cicatrices de cataphylles qui correspond à un arrêt intra-annuel de croissance. Les pousses florifères peuvent ou non posséder un œil à cou. Les pousses florifères bi- ou tricycliques sont constituées d'une première unité de croissance florifère (ou pousse printanière) suivie le plus souvent d'un œil à cou en position acrotone suivi, lui-même, d'une ou deux unités de croissance. Sur les arbres jeunes et vigoureux, on peut également rencontrer des pousses

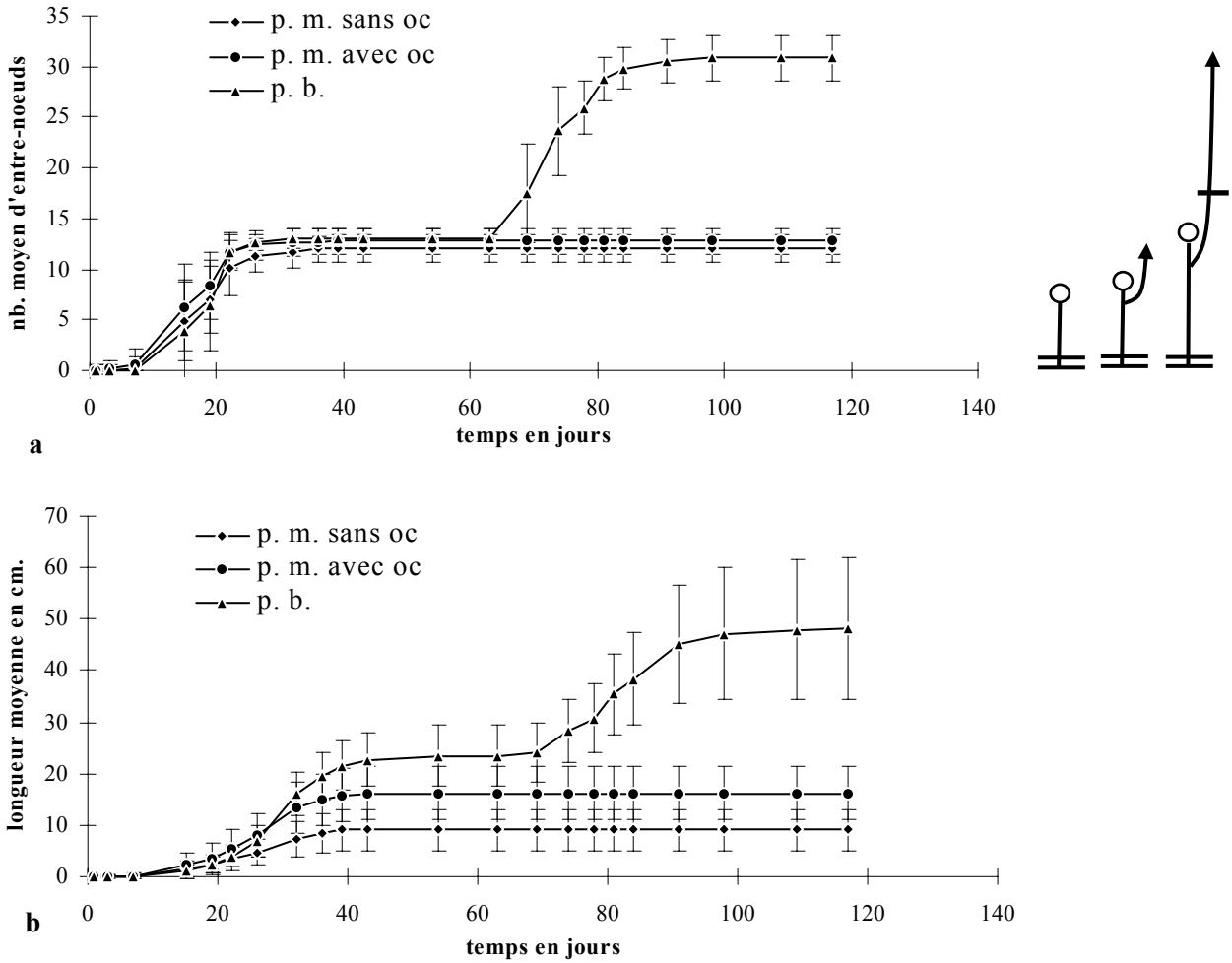


Planche 34. **Emission moyenne des entre-nœuds et allongement moyen des pousses en fonction du type de pousses annuelles : pousses florifères monocycliques sans (p.m. sans oc) et avec œil à cou (p.m. avec oc), pousse florifère bicyclique (p. b.) chez *Juglans regia* variété Lara (d'après Sabatier et *al.*, 1998).**

Les barres d 'erreur correspondent aux écarts types.

printanières portant deux ou, très rarement, trois yeux à cou chacun suivi d'une ou deux unités de croissance.

4.1. Mode de croissance des pousses annuelles

4.1.1. Modalités d'allongement

4.1.1.1. Pousses florifères

Le matériel végétal analysé correspond à des pousses florifères émises sur des individus de *Juglans regia* variété Lara âgés de 4 ans sur le site de Saint-Maixant. Cette étude a fait l'objet d'une publication (Sabatier et *al.*, 1998a).

La distribution unimodale des dates de début d'allongement des pousses s'étend du 9 avril au 4 mai 1993 et montre un pic le 23 avril. Les pousses monocycliques sans et avec œil à cou se sont allongées au cours d'une vague de croissance printanière qui a duré respectivement 22±4 jours et 24±3 jours (**pl. 34**). L'allongement des pousses cesse entre le 4 et le 21 mai pour les pousses sans œil à cou et entre le 10 et le 21 mai pour les pousses avec un œil à cou. En fin d'allongement, les pousses sans œil à cou possèdent en moyenne 12±1 entre-nœuds et ont une longueur moyenne de 9±4 cm. Les pousses avec œil à cou possèdent en moyenne 13±1 entre-nœuds et ont une longueur moyenne de 16±5 cm.

Pour les pousses florifères bicycliques, l'allongement des pousses printanières (ou premières unités de croissance) débute entre le 23 et 30 avril et cesse entre le 17 mai et le 1er juin. L'allongement des pousses estivales (ou deuxième unité de croissance) commence entre le 16 et 25 juin et se termine entre le 8 et 28 juillet. Néanmoins la plupart des pousses cessent leur allongement le 28 juillet. Les pousses bicycliques se sont édifiées au cours d'une première vague de croissance printanière de 28±5 jours suivie d'une deuxième vague de croissance estivale de 29±8 jours (**pl. 34**). La durée de la phase de repos entre les deux vagues de croissance est de 25±7 jours. En fin d'allongement, les pousses bicycliques ont 31±2 entre-nœuds et une longueur de 48±14 cm. Les pousses printanières et estivales possèdent respectivement 13±1 et 18±2 entre-nœuds pour des longueurs de 22±6 cm et 25±13 cm.

4.1.1.2. Pousses issues de greffe

L'étude porte sur des pousses de *Juglans regia* variété Lara issues de greffe sur de l'hybride NG23xRA poussant sur le site de Toulenne. Cette étude a fait l'objet d'une publication (Sabatier et *al.*, 1999). Dans l'échantillon de pousses analysées, deux types de pousses ont été observés : des pousses monocycliques et des pousses bicycliques.

Les pousses monocycliques se sont allongées au cours d'une vague de croissance qui a duré 117±4 jours. Elles possèdent 54±1 entre-nœuds et ont une longueur de 365,5±10,9 cm. Ces

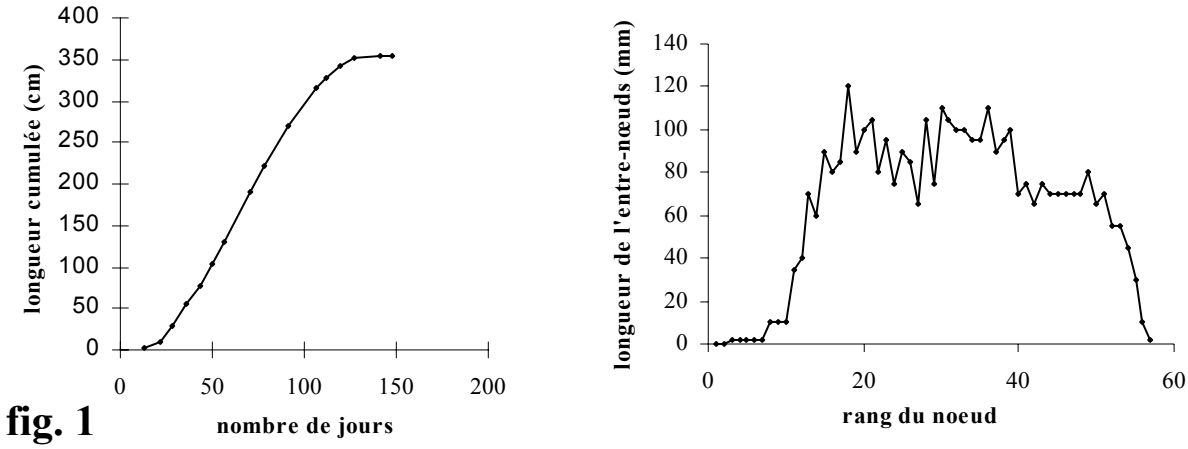


fig. 1

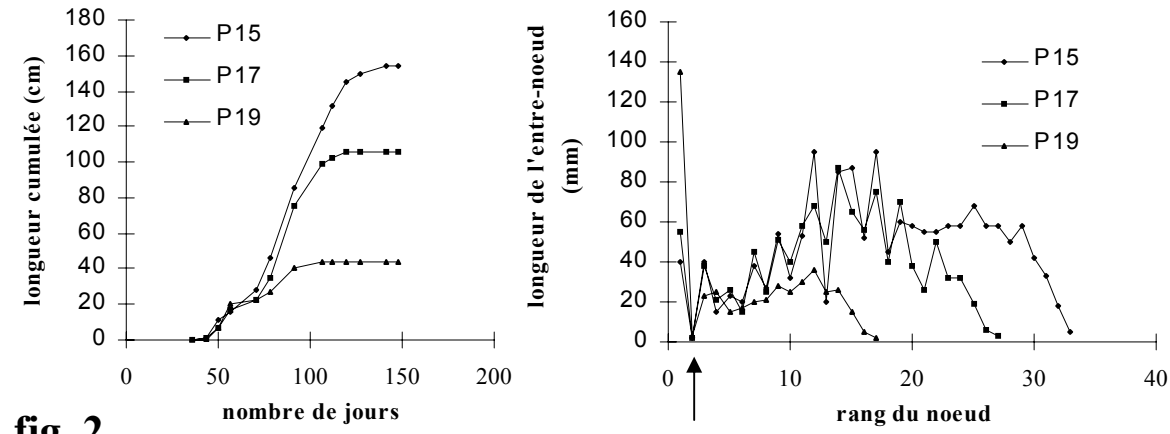


fig. 2

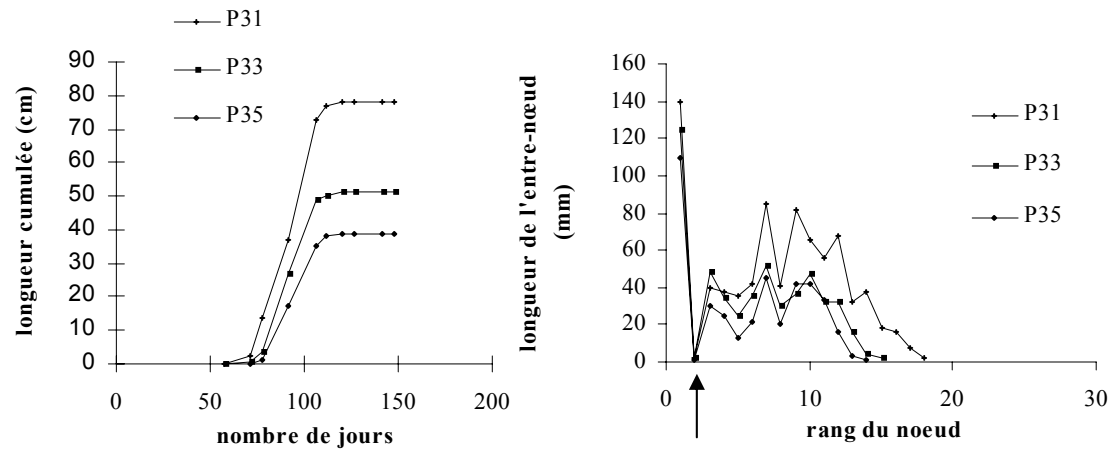


fig. 3

Planche 35. Longueur cumulée au cours de la période d'allongement et longueur des entre-nœuds successifs de la tige principale (fig. 1), de certains rameaux longs à développement immédiat (fig. 2) et monocycliques (fig. 3) pour une pousse issue de greffe.

L'entre-nœud de longueur très petite (➔) correspond à l'entre-nœud qui sépare les deux préfeuilles à la base des rameaux. Px: position des rameaux en fonction du rang de leur feuille axillante à partir de la base des pousses porteuses.

pousses annuelles présentent des rameaux à développement immédiat caractérisés par un premier entre-nœud long (ou hypopodium) associé à deux cataphylles sub-opposées. Trois types de rameaux ont été observés : (1) des rameaux longs qui montrent une série d'entre-nœuds courts associés à des cataphylles au-dessus de l'hypopodium suivie d'une série d'entre-nœuds longs associés à des feuilles. Ces rameaux se sont allongés au cours de deux vagues d'allongement séparées par une phase d'arrêt ou de ralentissement de croissance. Le ralentissement de croissance est caractérisé par un faible taux d'allongement hebdomadaire compris entre 1 et 5 cm ; (2) des rameaux longs qui montrent d'emblée une série d'entre-nœuds longs au-dessus de l'hypopodium et qui se sont édifiés au cours d'une seule phase d'allongement continue et (3) des rameaux courts avec un hypopodium long et un allongement de durée brève.

Deux pousses annuelles bicycliques se sont allongées au cours de deux vagues de croissance séparées par un arrêt de l'allongement. Ces deux pousses montrent respectivement une première vague de croissance de 14 et 71 jours suivie d'une phase de repos de 21 et 14 jours et d'une deuxième vague de croissance de 84 et 14 jours. En fin d'allongement, la première pousse annuelle possède 45 (14+31) entre-nœuds et une longueur de 235 (19+216) cm. La deuxième pousse annuelle présente 34 (27+7) entre-nœuds et une longueur de 74 (68+6) cm. En fin d'allongement ces pousses présentent une zone médiane ou sub-apicale d'entre-nœuds courts associés à une petite feuille.

Sur un individu dont la tige principale s'allonge de manière continue au cours de la période de croissance, la longueur des entre-nœuds successifs de la tige principale et de tous les rameaux à développement immédiat a été analysée. A la base de la tige principale, la longueur des premiers entre-nœuds est courte, puis elle augmente progressivement jusqu'à atteindre une valeur maximale. Après une zone d'entre-nœuds longs plus ou moins réguliers, on observe une diminution progressive de la longueur de l'entre-nœud (**pl. 35, fig. 1**). Quel que soit le nombre de vagues d'allongement des rameaux longs à développement immédiat, le premier entre-nœud est plus long que les suivants. La longueur des entre-nœuds successifs à partir de la base de rameaux à développement immédiat avec un arrêt plus ou moins marqué ou un ralentissement de croissance augmente graduellement au-dessus de l'hypopodium, puis atteint une valeur maximale. Ensuite, la longueur des entre-nœuds successifs reste plus ou moins constante puis diminue progressivement (**pl. 35, fig. 2**). Pour les rameaux à développement immédiat avec une croissance continue, l'évolution de la longueur des entre-nœuds successifs au-dessus de l'hypopodium montre une phase plus ou moins constante suivie d'une diminution progressive (**pl. 35, fig. 3**). Le ralentissement de croissance au cours de la période d'allongement se traduit bien par la présence d'entre-nœuds plus courts sur la pousse allongée. L'arrêt ou le ralentissement de croissance au cours de l'allongement annuel provient du même phénomène et seule l'intensité d'expression varie. Dans la suite des résultats, on parlera ainsi dans les deux cas de pousses bicycliques.

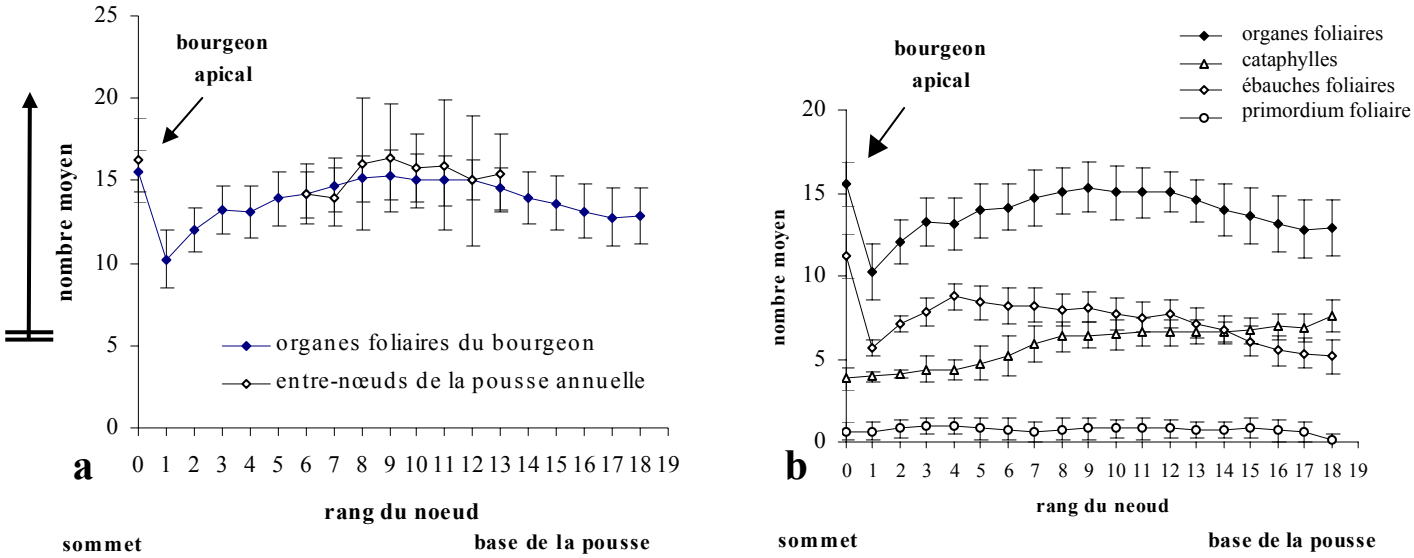


fig. 1

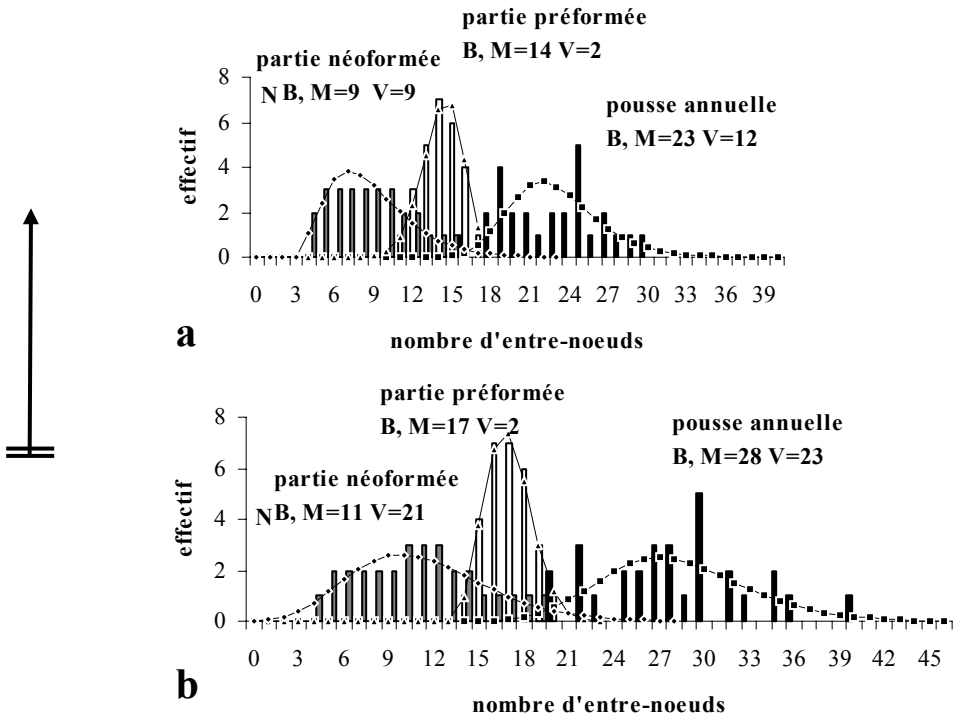


fig. 2

Planche 36. Contenu du bourgeon et structure de la pousse émise pour les pousses monocycliques végétatives.
Figure 1. **a** : Evolution des nombres moyens (et écart type) d'organes foliaires du bourgeon hivernal (en Mars 1998) et d'entre-nœuds de la pousse annuelle émise (en Octobre 1998) en fonction du rang du nœud porteur à partir du sommet de la pousse de *Juglans regia*. **b** : Evolution du nombres moyens (et écart type) d'organes foliaires, de cataphylles, d'ébauches foliaires et de primordium foliaire du bourgeon hivernal (en Mars 1998) en fonction du rang du nœud porteur à partir du sommet de la pousse de *Juglans regia*.
Figure 2. Distributions du nombre d'entre-nœuds des parties: préformée dans le bourgeon hivernal (bâton blanc) et néoformée (bâton gris) de la pousse et de la pousse annuelle (bâton noir) pour deux années de croissance successives sur des individus de MJ209xRA de 3 et 4 ans. (**a**) Pour 1993, effectif=27. (**b**) Pour 1994, effectif=29. M: moyenne, V : variance, B : loi binomiale, NB : loi binomiale négative.

4.1.2. Contenu du bourgeon hivernal et structure de la pousse émise

4.1.2.1. Pousses végétatives

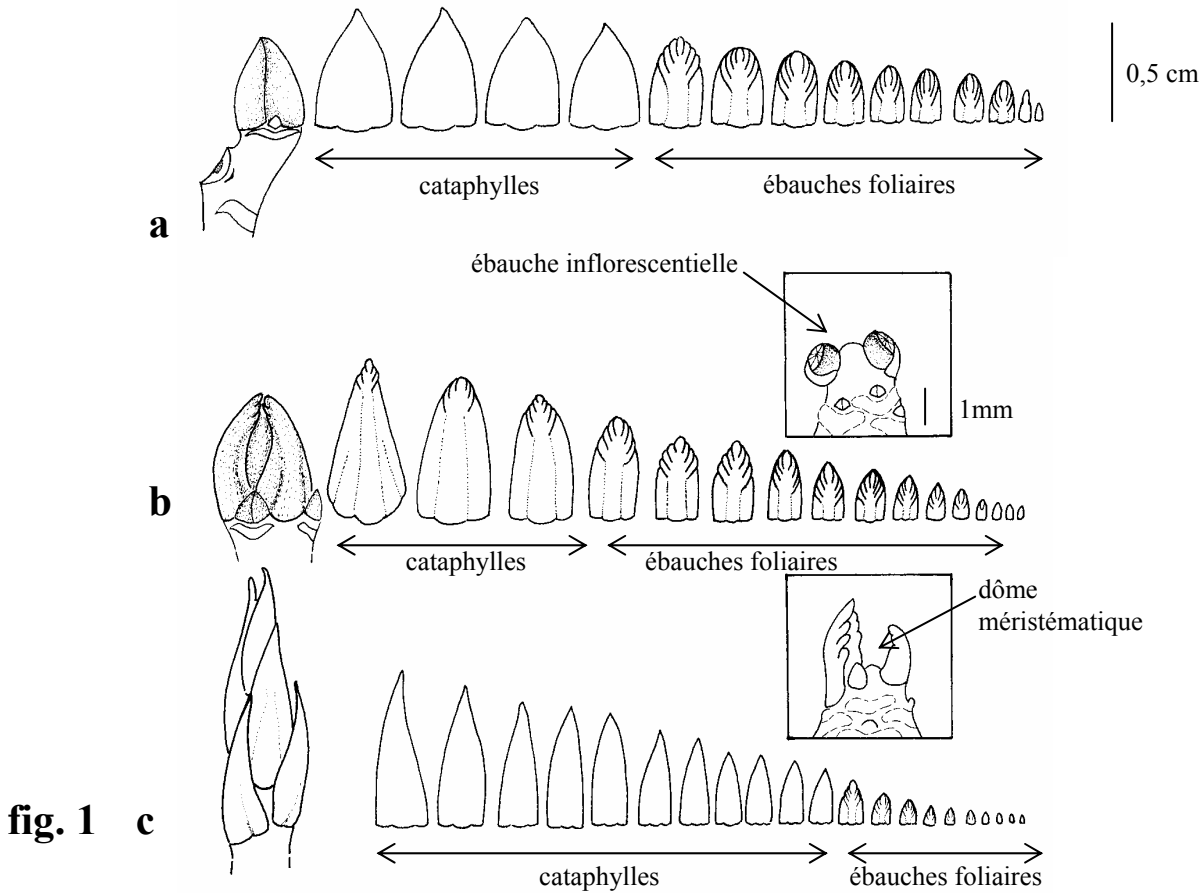
Juglans regia

Chez des individus âgés de 7 ans (site de Poët-Laval) observés en 1998, le bourgeon hivernal terminal de pousses monocycliques végétatives du tronc contient en moyenne 16±1 organes foliaires (effectif=26). En fin d'allongement, les pousses végétatives possèdent en moyenne 16±3 entre-nœuds (effectif=27) (**pl. 36, fig. 1a**). Sur ces mêmes pousses, le contenu des bourgeons axillaires varie en fonction du rang de leur nœud porteur du sommet à la base des pousses : le nombre d'organes foliaires du bourgeon augmente progressivement entre les nœuds 1 et 4, puis reste relativement constant entre les nœuds 5 et 14 et tend à diminuer entre les nœuds 15 et 18 (**pl. 36, fig. 1a**). Le contenu du bourgeon axillaire pour les nœuds 7 à 13 n'est pas significativement différent (test de Student : $p>0,01$) de celui du bourgeon terminal de la pousse. Pour un même rang de nœud, la comparaison entre la distribution du nombre d'organes foliaires du bourgeon et du nombre d'organes foliaires de la pousse allongée ne montre pas de différence significative (test de Student : $p>0,10$). La nature des organes foliaires dans le bourgeon varie en fonction de la position du bourgeon sur la pousse annuelle (**pl. 36, fig. 1b**).

Hybride MJ209xRA

Pour des individus âgés de 2 ans (site de Poët-Laval), avant le débourrement printanier 1993, le bourgeon apical du tronc contient en moyenne 14±1 organes foliaires dont 3±1 cataphylles et 12±2 ébauches foliaires. Pour des individus de MJ209xRA âgés de 3 ans (site de Antagnac), avant le débourrement printanier 1994, le bourgeon apical du tronc contient en moyenne 17±1 organes foliaires dont 4±1 cataphylles et 13±2 ébauches foliaires. Par rapport à 1993, une ébauche foliaire supplémentaire est en moyenne présente en 1994. Les pousses annuelles allongées en 1993 et 1994 sont monocycliques et végétatives et montrent respectivement en moyenne 23±3 et 28±5 organes foliaires.

Pour les deux années, le nombre moyen d'organes foliaires allongés est supérieur à celui présent dans le bourgeon hivernal avant le débourrement printanier. Une partie des feuilles a donc été initiée pendant l'allongement des pousses. Les pousses annuelles sont ainsi constituées d'une partie présente dans le bourgeon hivernal et d'une partie néoformée. La loi correspondant à la distribution du nombre d'organes foliaires allongés est le produit de convolution de deux lois : la loi ajustant la distribution du nombre d'organes foliaires préformés et la loi ajustant la distribution du nombre d'organes foliaires néoformés. Connaissant les distributions du nombre de feuilles allongées et du nombre de feuilles préformées, un calcul de déconvolution permet de déduire la distribution du nombre de



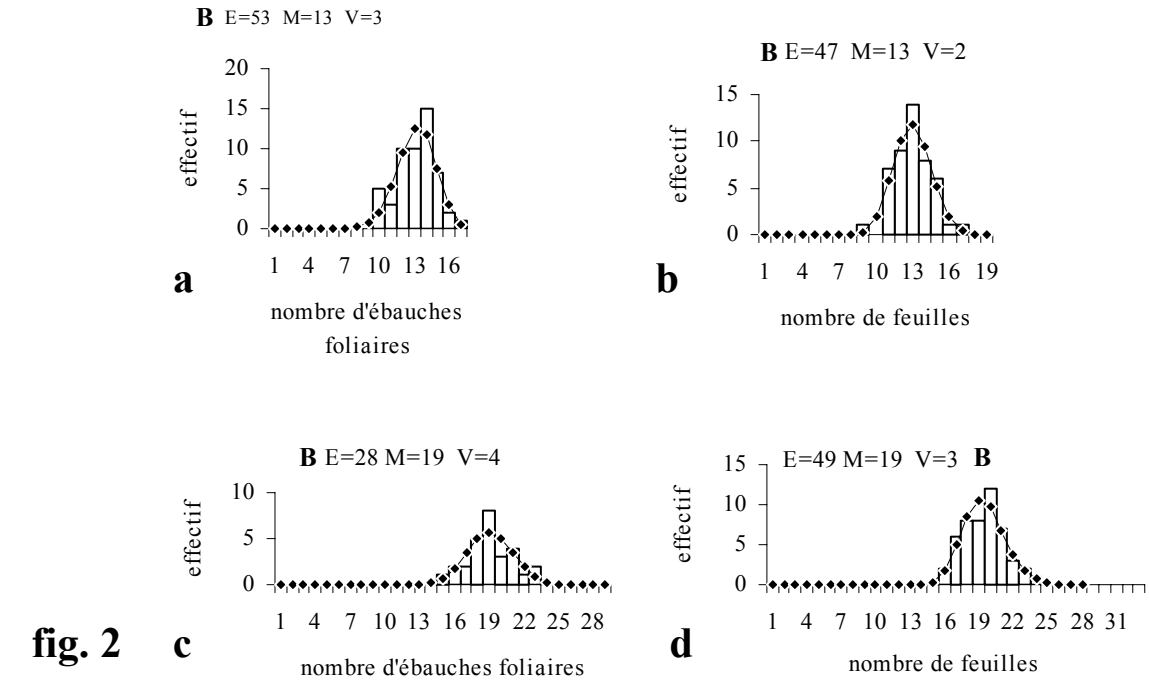


Planche 37. Contenu du bourgeon et structure de la pousse allongée pour les pousses florifères de *Juglans regia* variété « Lara ».

Figure 1. Morphologie et contenu de bourgeons en fonction du type de pousses florifères. **a** : bourgeon hivernal axillé par la première feuille sous l'inflorescence terminale d'une pousse monocyclique (le 30 Mars) ; **b** : bourgeon hivernal apical d'une pousse bicyclique (le 30 Mars) ; **c** : bourgeon printanier d'une pousse bicyclique (le 16 Juin).

Figure 2. Distributions du nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon et du nombre de feuilles produites en fin de période d'allongement. **a** : bourgeon printanier ; **b** : pousse printanière ; **c** : bourgeon printanier ; **d** : pousse estivale.
E : effectif ; M : moyenne ; V : variance; B : loi binomiale.

feuilles néoformées. Les pousses annuelles émises en 93 et 94 possèdent respectivement en moyenne 9±10 et 11±5 feuilles néoformées, ou du moins non présentes dans le bourgeon avant le débourrement printanier (**pl. 36, fig. 2a** et **2b**).

4.1.2.2. Pousses florifères

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia*, variété Lara, âgés de 4 ans sur le site de Saint-Maixant.

Le bourgeon hivernal contient une série de cataphylles foliacées et charnues (**pl. 37, fig. 1a** et **1b**). Le bourgeon hivernal est constitué d'un axe minuscule portant une série de cataphylles suivie d'une série d'ébauches foliaires et terminé par l'ébauche de l'inflorescence femelle (**pl. 37, fig. 1a** et **1b**). La distribution du nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon hivernal et celle du nombre de feuilles de la pousse printanière sont correctement ajustées par une loi binomiale (**pl. 37, fig. 2 a** et **b**). Le nombre moyen d'ébauches foliaires et celui de feuilles des pousses florifères printanières sont 12 ou 13 et varient peu en fonction du type de rameaux porteurs (**tabl. 9**).

Tableau 9. Contenu du bourgeon hivernal et structure de la pousse printanière florifère d'individus de *J. regia*, variété Lara, âgés de 4 ans, en fonction du type de rameaux porteurs (d'après Sabatier et *al*., 1995).

Effectif (« E ») de bourgeons et de pousses échantillonnés ; nombre moyen (±écart-type) de cataphylles (« Nb cataph. ») et d'ébauches foliaires (« Nb ébauches ») du bourgeon hivernal ; nombre moyen (±écart-type) de feuilles de la pousse.

	Bourgeons hivernaux			Pousses printanières	
Types de rameaux	E	Nb cataph.	Nb ébauches	E	Nb feuilles
Rameau florifère monocyclique	53	3±1	13±2	47	13±1
Rameau florifère bicyclique	40	3±1	12±1	37	12±1
Rameau végétatif sur branche	39	3±1	13±1	25	13±1
Rameau végétatif sur tronc	48	3±1	12±1	32	12±1

4.1.3. Contenu du bourgeon printanier et structure de la pousse estivale émise

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia*, variété Lara, âgés de 4 ans sur le site de Saint-Maixant.

4.1.3.1. Pousses végétatives

Le bourgeon printanier correspond au bourgeon formé pendant l'allongement de la pousse printanière. Il se distingue du bourgeon hivernal par la forme et l'aspect de ses cataphylles longues et fines (**pl. 37, fig. 1c**). Ce bourgeon s'ouvre généralement mi-juin pour donner

naissance à une pousse estivale. Le bourgeon printanier contient en moyenne 17±1 organes foliaires. La pousse estivale possède en moyenne 17±2 organes foliaires en fin d'allongement.

4.1.3.2. Pousses florifères

Les bourgeons printaniers possèdent un axe minuscule portant une série de 10±2 longues cataphylles pointues et tendres suivie d'une série de 9±1 ébauches foliaires et terminé par le dôme méristématique (**pl. 37, fig. 1c**). Le bourgeon printanier contient en moyenne 19±2 organes foliaires (**pl. 37, fig. 2c**). La pousse estivale possède en moyenne 19±2 organes foliaires en fin d'allongement (**pl. 37, fig. 2d**).

4.1.4. Mise en place des ébauches foliaires dans le bourgeon

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia* variété Lara âgés de 4 ans sur le site de Saint-Maixant. Ce suivi du contenu du bourgeon a été réalisé sur le même type de pousses et au cours de la même année de croissance que le suivi d'allongement décrit au § 4.1.1.1.

Pousses monocycliques

Au printemps la portion de tige présente dans le bourgeon s'allonge. En fin d'allongement printanier (18/05), le bourgeon axillé par la première feuille sous l'inflorescence terminale contient en moyenne 13 organes foliaires. En fin d'allongement estival (26/07), le bourgeon contient en moyenne 13 ébauches foliaires, nombre identique à celui présent dans le bourgeon avant le débourrement (**tabl. 10**). Les bourgeons prélevés le 26 juillet présentent l'ébauche de l'inflorescence terminale. Par un prélèvement réalisé le 1er juillet, on a observé que l'ébauche de l'inflorescence terminale pouvait déjà être présente à cette date-là.

Tableau 10. Evolution du contenu de bourgeons latéraux situés sur le premier nœud sous l'inflorescence terminale de pousses monocycliques de *J. regia*, variété Lara, de 4 ans.

Effectif (« E ») de bourgeons échantillonnés ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) de chaque type d'organes foliaires en fonction des dates d'observation au cours de la période de croissance des pousses porteuses. n. m. : non mesuré.

Dates	30/03	18/05	16/06	26/07
E	50	25	50	50
Nb cicatrices de cataphylles	n. m.	0	0	2±2
Nb cataphylles	4±1	n. m.	8±1	6±1
Nb ébauches foliaires	13±2	n. m.	8±1	13±2
Nb total d'organes foliaires	17±2	13±1	16±1	19±2

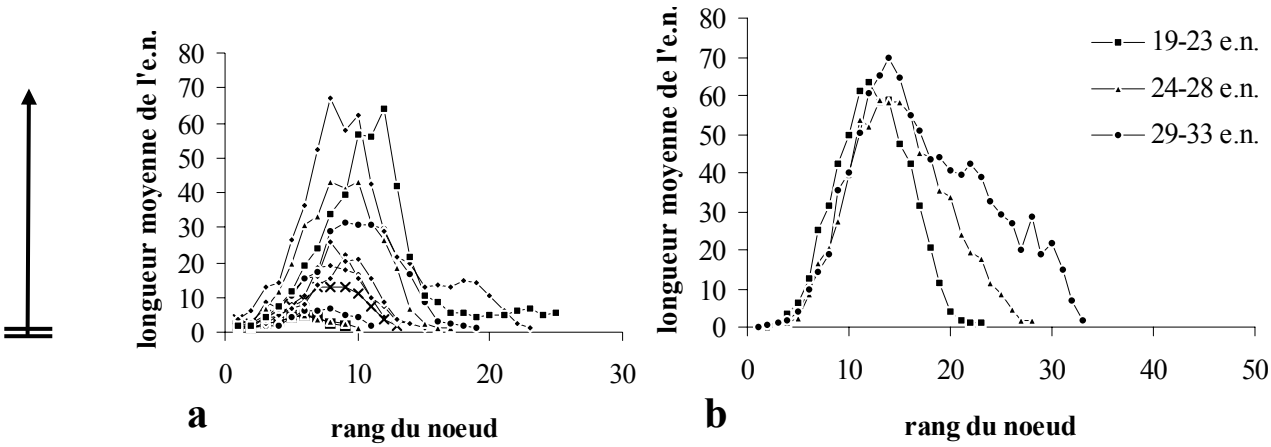


fig. 1

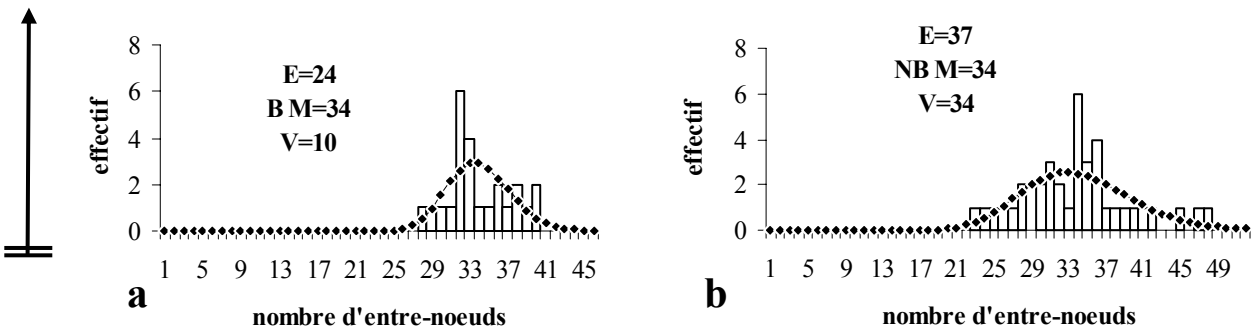


fig. 2

Planche 38. Pousses monocycliques végétatives.

Figure 1. Longueur moyenne (mm) de l'entre-nœud en fonction du rang du nœud de la base au sommet de la pousse selon le nombre d'entre-nœuds des pousses. (**a**) pousses de 8 à 26 entre-nœuds d'un individu de *Juglans regia* âgé de 14 ans ; (**b**) pousses de 19 à 33 entre-nœuds d'un individu de NG23xRA âgé de 22 ans.

Figure 2. Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles du tronc d'individus de *Juglans regia* âgés de 6 ans (**a**) et du tronc d'individus d'hybride MJ209xRA âgés de 6 ans (**b**). La longueur moyenne des pousses est comparable entre les deux échantillons de pousses annuelles.

E : effectif; M : moyenne, V : variance, B : loi binomiale et NB : loi binomiale négative.

Pousses bicycliques

Au printemps, la portion de tige présente dans le bourgeon hivernal s'allonge. Au moment du débourrement estival (16/06), le bourgeon printanier contient l'ensemble des organes foliaires de la pousse estivale. En fin d'allongement estival (3/08), le bourgeon hivernal contient le même nombre moyen d'organes foliaires qu'avant le débourrement printanier (**tabl. 11**). Les bourgeons prélevés le 3 août présentent l'ébauche de l'inflorescence terminale.

Tableau 11. Evolution du contenu de bourgeons apicaux d'individus de *J. regia*, variété Lara, âgés de 4 ans : bourgeons apicaux de l'œil à cou (18/05 et 16/06) et bourgeons apicaux de la pousse estivale (30/03 et 3/08) positionnés sur le premier nœud sous l'inflorescence terminale des pousses bicycliques.

Effectif (« E ») de bourgeons échantillonnés ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) de chaque type d'organes foliaires du bourgeon en fonction des dates d'observation au cours de la période de croissance des pousses porteuses. n. m. : non mesuré.

Dates	30/03	18/05	16/06	3/08
E	50	25	28	29
Nb de cataphylles	3±1	n. m.	10±2	5±1
Nb d'ébauches foliaires	12±1	n. m.	9±2	10±1
Nb total d'organes foliaires	15±1	13±1	19±2	15±1

4.2. Modélisation de la structure des différents types de pousses annuelles

4.2.1. Pousses monocycliques

4.2.1.1. Pousses monocycliques végétatives

Marqueurs morphologiques du mode de croissance

La longueur des entre-nœuds successifs de la pousse annuelle a été analysée pour des branches d'individus de *Juglans regia* âgés de 14 ans (site de Saou) et d'un individu de NG23xRA âgé de 22 ans (site de Mesnil Guillaume).

A la base des pousses annuelles, la longueur des premiers entre-nœuds est courte puis elle augmente progressivement, atteint une valeur maximale dans la zone médiane des pousses et diminue progressivement dans la zone apicale des pousses. Dans la zone médiane des pousses, la longueur des entre-nœuds est d'autant plus grande que le nombre d'entre-nœuds des pousses respectives est important (**pl. 38, fig.1**).

Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles

Les deux échantillons de pousses présentés correspondent à des pousses d'individus de *J. regia* âgés de 6 ans (site de St-Marcellin) et à des pousses d'individus d'hybride MJ209xRA

âgés de 6 ans (site de Pertuis). Une plus grande variabilité du nombre d'entre-nœuds est observée pour les pousses du tronc d'individus d'hybride MJ209xRA que pour celles du tronc d'individus de *J. regia* (**pl. 38, fig. 2**).

Répartition des organes foliaires et des productions axillaires sur la pousse annuelle d'un an

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia* âgés de 7 ans (site de Poët-Laval), de 14 ans (site de Saou) et d'un individu d'hybride NG23xRA âgé de 22 ans (site de Mesnil Guillaume). Les caractéristiques de ces échantillons sont indiquées dans le **tableau 12**.

Tableau 12. Caractéristiques des pousses végétatives monocycliques de 1 an échantillonnées.

Effectif (« E ») de pousses ; nombre moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« Nb en ») et longueur moyenne (±écart-type) des pousses.

Espèce et type de pousses	Age de l'arbre	E	Nb en	Longueur (cm)
J. regia	7	25	19±1	77,3±9,0
J. regia avec 6-12 en	14	38	10±2	2,9±2,5
J. regia avec 13-20 en	14	39	15±2	15,9±12,6
J. regia avec 21-26 en	14	18	24±2	49,6±16,6
Hybride NG23xRA	22	23	25±4	70,4±25,4

La répartition des types d'organes foliaires et des types de productions axillaires a été modélisée par une semi-chaîne de Markov cachée (*cf.* § 5.4.3. de la deuxième partie). Concernant *Juglans regia*, d'une manière générale, les pousses végétatives monocycliques présentent une zone basale de cataphylles ou de petites feuilles parfois associées à un bourgeon, une zone de feuilles et une zone apicale de petites feuilles associées à un bourgeon. La zone médiane de feuilles peut être composée de deux zones successives : la première montrant des feuilles associées généralement et la deuxième montrant des feuilles associées à deux bourgeons, à un bourgeon et une inflorescence mâle ou à deux inflorescences mâles ; ou bien de trois zones successives dont les nœuds portent respectivement un, deux et trois bourgeons.

Des regroupements de pousses en fonction de leur nombre d'entre-nœuds ont été réalisés en tenant compte des différents modes de la distribution du nombre d'entre-nœuds de l'ensemble des pousses. Le modèle correspondant aux pousses annuelles constituées de 6 à 12, de 13 à 20 ou de 21 à 26 entre-nœuds est structuré en 4 zones successives. Le nombre moyen de nœuds des zones 2, 3 et 4 augmente progressivement en fonction du nombre d'entre-nœuds croissant des pousses. La combinaison « un bourgeon et une inflorescence mâle » tend à disparaître dans la zone 3 et à être remplacée par 2 bourgeons pour les pousses avec 13-20 et 21-26 entre-nœuds. Toutes les pousses avec 21-26 entre-nœuds ont une zone de feuilles associées à 2

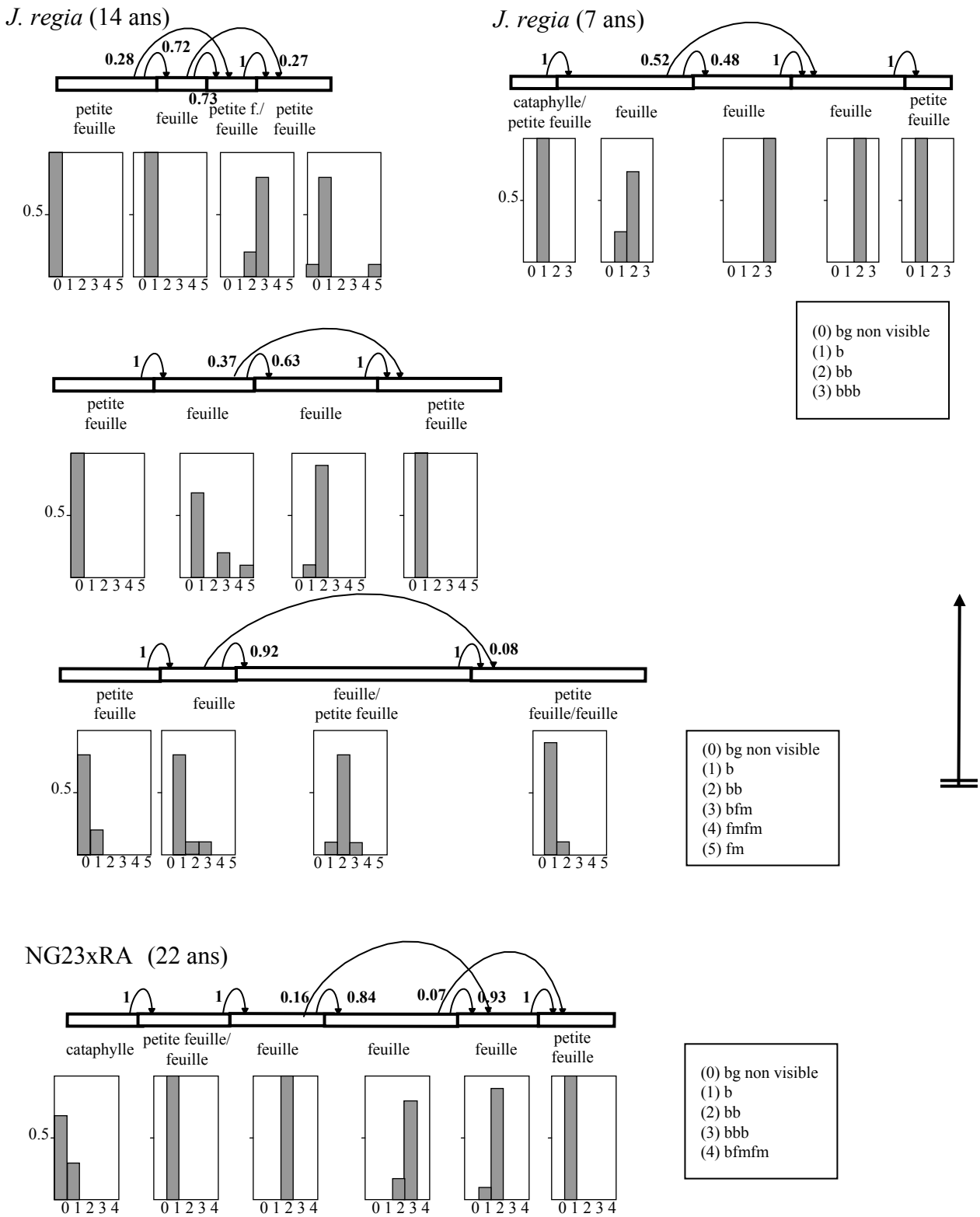


Planche 39. **Représentation du modèle de répartition des types de productions axillaires et d'organes foliaires en fonction du nombre d'entre-nœuds de pousses végétatives monocycliques de *J. regia* âgé de 14 ans (6-12, 13-20 et 21-26 entre-nœuds) , de *J. regia* âgé de 7 ans et d'hybride NG23xRA âgé de 22 ans.**

Chaque rectangle correspond à une zone et sa longueur est proportionnelle au nombre moyen de nœuds de la zone. Pour chaque zone, la distribution des probabilités d'observation (ordonnées) des différents types de productions axillaires (abscisses) est représentée. (→) transition entre deux zones, la valeur correspond à la probabilité de transition.

bourgeons latéraux alors que seulement 37% des pousses avec 13-20 entre-nœuds expriment cette zone du modèle. Pour les pousses de 6-12 entre-nœuds, la structure de modèle (probabilités de transition entre deux zones successives) montre que les zones 2 (1 bourgeon) ou 3 (1 bourgeon et 1 inflorescence mâle) peuvent être absentes sur les pousses (**pl. 39**).

Pour les pousses du tronc de *Juglans regia* âgé de 7 ans, le modèle comprend une zone supplémentaire qui correspond à une zone de feuilles associées à 3 bourgeons et qui s'intercale entre deux zones de feuilles associées à 2 bourgeons (**pl. 39**).

Concernant NG23xRA, les pousses annuelles présentent de la base au sommet 6 zones successives (**pl. 39**) :

(1) cataphylles associées à 1 bourgeon axillaire ou non ;
(2) petites feuilles associées à 1 bourgeon ;
(3) feuilles associées 2 bourgeons ;
(4) feuilles associées à 3 bourgeons : 16% des pousses ne montrent pas de zone (4) ;
(5) feuilles associées à 2 bourgeons ;
(6) petites feuilles associées à 1 bourgeon.

La position des inflorescences mâles a été caractérisée par la distribution du rang du premier nœud portant une inflorescence mâle à partir de la base de la pousse annuelle. Le rang moyen du premier nœud portant une inflorescence latérale mâle est relativement similaire entre les pousses annuelles portées par des arbres d'âge différent (**tabl. 13**).

Tableau 13. Position du premier nœud portant une inflorescence mâle sur des pousses végétatives monocycliques de 1 an de *J. regia*.

Rang (« Rg », compté à partir de la base de la pousse) moyen (±écart-type) du premier nœud portant une inflorescence mâle. « fm » : inflorescence mâle ; « b » : bourgeon axillaire.

Type de pousses	Age arbre	Rg 1er nœud avec bfm	Rg 1er nœud avec fmfm	Rg 1er nœud avec fm
Pousses de 6-12 en	14	5±2	–	(E=2) 6
Pousses de 13-20 en	14	7±2	7±2	7±2

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia* âgés de 5 ans (site de Poët-Laval), d'individus de *Juglans nigra* âgés de 14 ans (site de Palaminy) et d'individus de MJ209xRA âgés de 4 ans (site d'Antagnac) et de 6 ans (site de Pertuis). Les caractéristiques de ces échantillons sont indiquées dans le **tableau 14**.

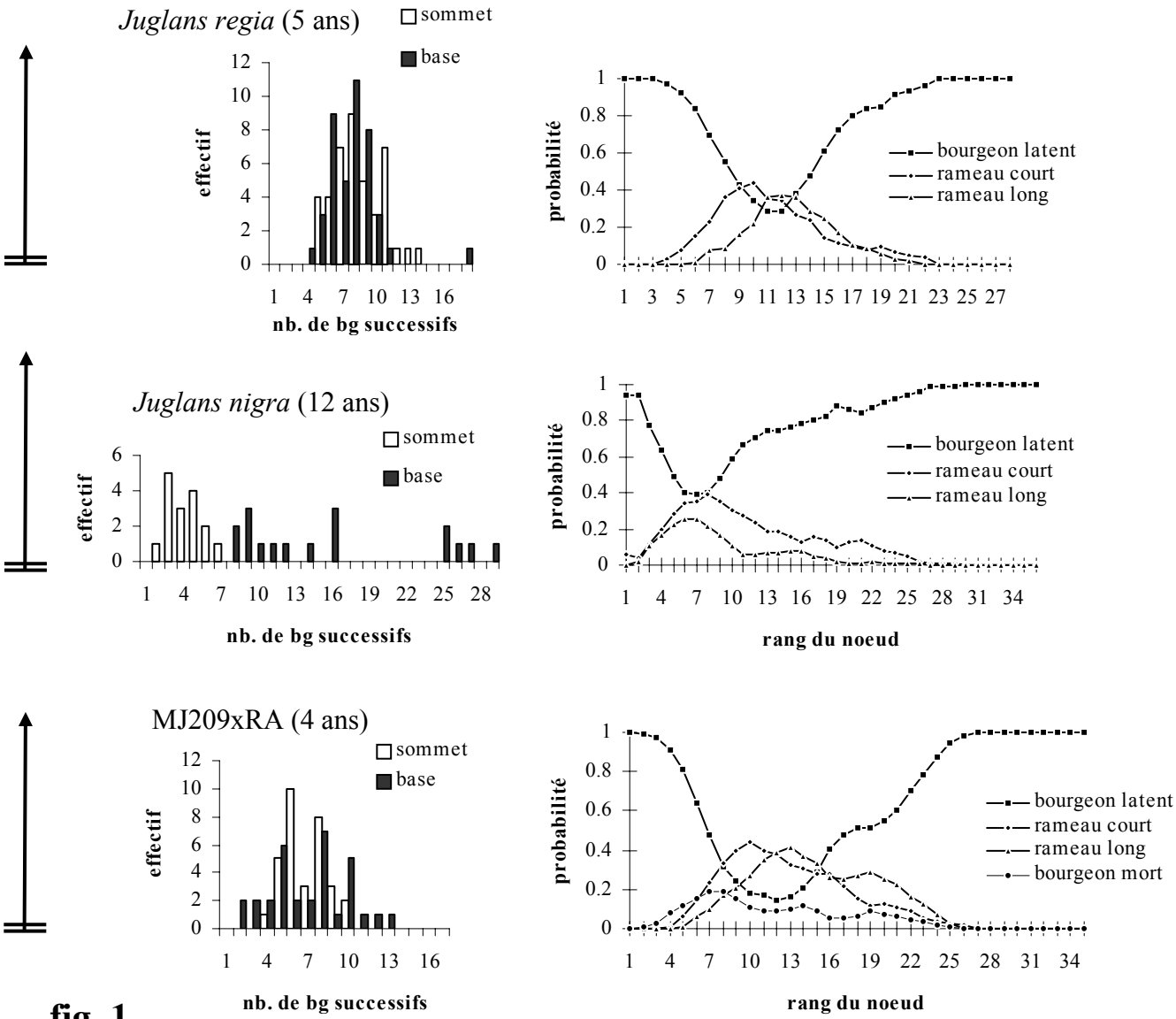


fig. 1

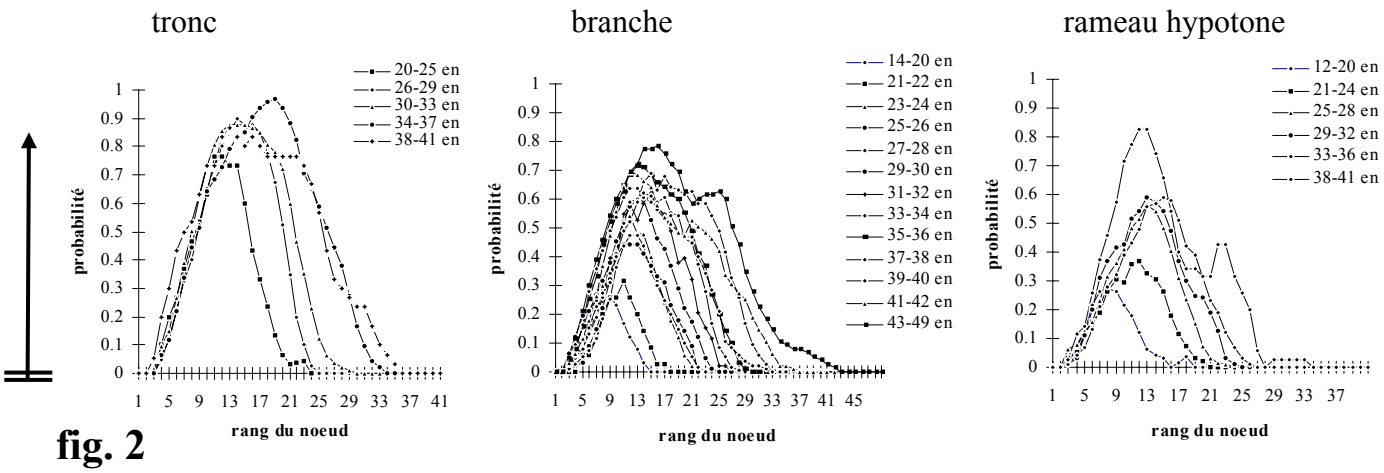


fig. 2

Planche 40. Répartition des rameaux sur les pousses monocycliques végétatives.

Figure 1. Distribution du nombre de bourgeons latents successifs du sommet et de la base des pousses et probabilité d'observation des différents types de productions axillaires selon le rang du nœud du sommet à la base des pousses du tronc pour chaque génotype.

Figure 2. Probabilité d'observation d'un rameau selon le rang du nœud du sommet à la base des pousses annuelles en fonction du nombre d'entre-nœuds des pousses pour chaque catégorie d'axes : tronc, branche et rameau hypotone chez des individus de l'hybride MJ209xRA âgés de 6 ans.

Tableau 14. Nombre et position des rameaux sur des pousses végétatives monocycliques de 2 ans.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), de rameaux courts (« rmx c »), de rameaux longs (« rmx l »), et de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau.

Echantillon	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx c	Nb rmx l	Nb rmx	Rg 1er rm
J. regia 5 ans	25	22±4	16±3	3±2	2±1	5±4	9±2
J. nigra 14 ans	17	32±4	25±4	5±3	2±1	7±4	4±2
MJ209xRA 4 ans	34	24±5	16±3	4±3	4±3	8±4	7±2

Pour tous les génotypes, les pousses monocycliques végétatives montrent généralement une zone de rameaux entourée de deux zones, apicale et basale, de bourgeons latents. Pour les pousses annuelles de *Juglans regia* et d'hybride MJ209xRA, les distributions du nombre de bourgeons latents successifs des zones apicale et basale se recouvrent (**pl. 40, fig. 1**). On peut en déduire que la zone ramifiée est entourée de deux zones montrant un nombre similaire de bourgeons successifs. Pour *Juglans nigra*, les distributions du nombre de bourgeons latents successifs de la zone apicale et basale sont décalées l'une par rapport à l'autre. Le nombre de bourgeons successifs est plus petit dans la zone apicale que dans la zone basale de pousse annuelle (**pl. 40, fig. 1**).

Chez les Noyers, la ramification est composée d'un mélange de rameaux courts et rameaux longs. Ces deux types de rameaux se distinguent par leur nombre d'entre-nœuds. Dans la zone ramifiée de la pousse annuelle, les probabilités pour un nœud d'émettre un rameau court ou long sont peu différentes pour un même rang de nœud (**pl. 40, fig. 1**). Les rameaux courts et longs se répartissent donc sans ordre préférentiel dans la zone ramifiée des pousses annuelles du tronc.

Pour les individus d'hybride MJ209xRA âgés de 6 ans, le nombre total de pousses monocycliques végétatives analysées étant élevé, les pousses annuelles ont été regroupées par classes de nombres d'entre-nœuds pour chaque type d'axes. Quel que soit le type d'axes, la probabilité de ramification d'un nœud d'être ramifié pour un même rang de nœud et le nombre de nœuds ramifiés tendent à augmenter quand le nombre d'entre-nœuds de la pousse porteuse augmente (**pl. 40, fig. 2**).

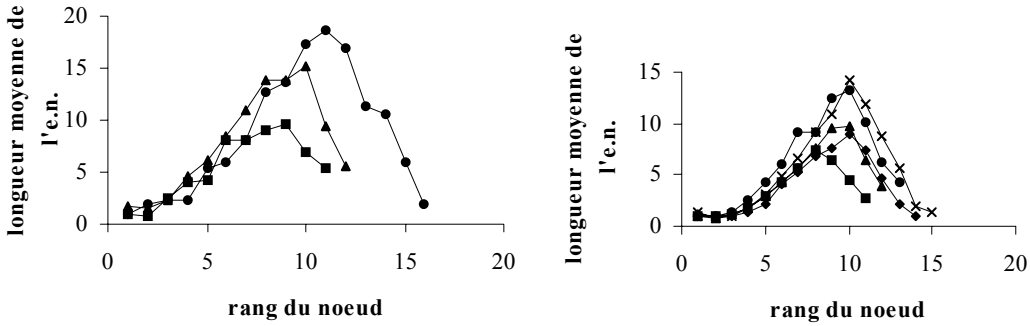


fig. 1 *Juglans regia* (12 ans) NG23xRA (20 ans)

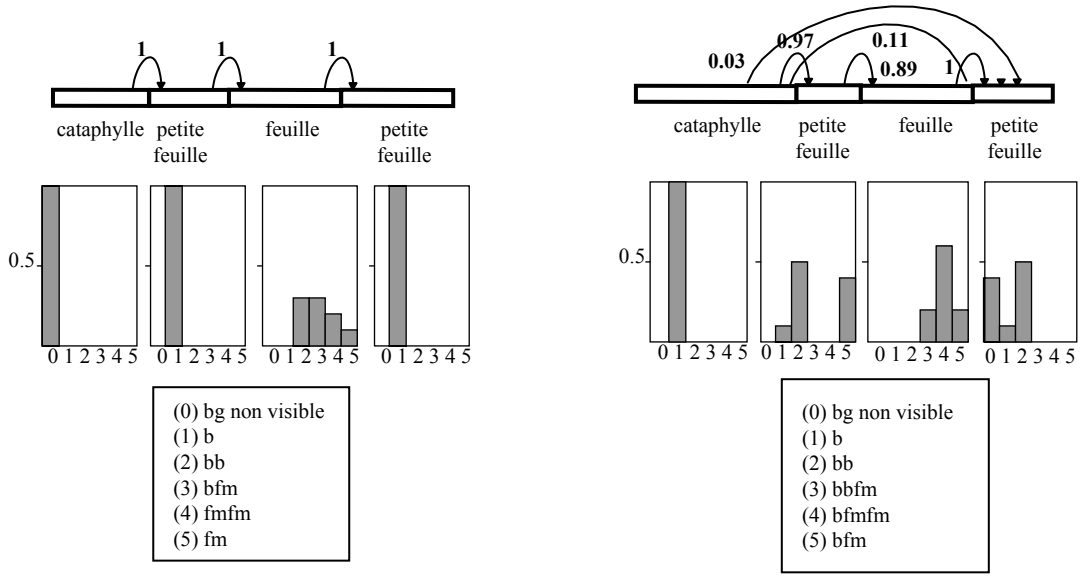


fig. 2

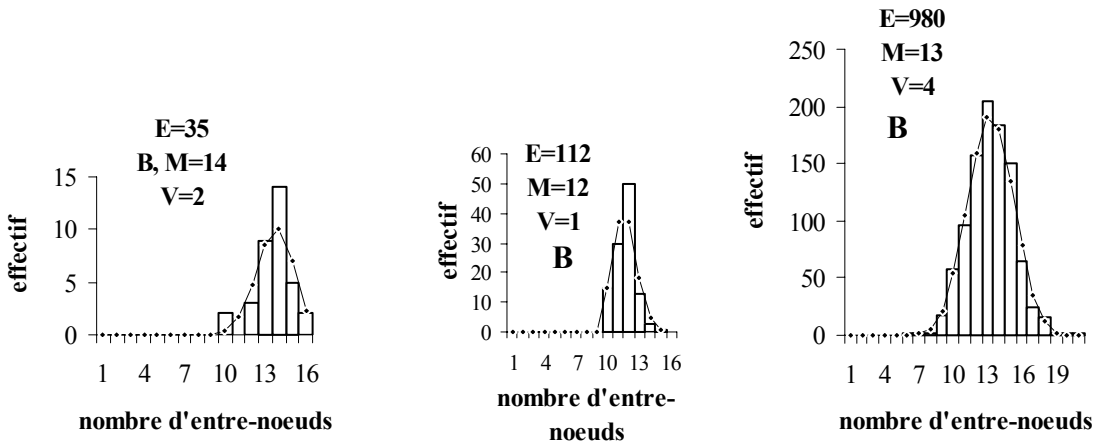


fig. 3 *Juglans regia* (12 ans) *Juglans nigra* (14 ans) NG23xRA (20 ans)

Planche 41. Structure des pousses monocycliques florifères.

Figure 1. Longueur moyenne (mm) des entre-nœuds en fonction de leur rang (compté de la base au sommet des pousses) selon le nombre d'entre-nœuds des pousses.

Figure 2. Représentation du modèle de répartition des types de productions axillaires et d'organes foliaires sur les pousses annuelles . Chaque rectangle correspond à une zone et sa longueur est proportionnelle au nombre moyen de nœuds de la zone.(→) transition entre deux zones, la valeur correspond à la probabilité de transition.

Figure 3. Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles. E : effectif ; M : moyenne ; V : variance, B : binomiale.

4.2.1.2. Pousses monocycliques florifères

Marqueurs morphologiques du mode de croissance

La longueur des entre-nœuds successifs de la pousse annuelle a été analysée pour des pousses de branches d'individus de *Juglans regia* âgés de 12 ans (site de L'Albenc) et d'hybride NG23xRA âgés de 20 ans (site de Cales).

A la base des pousses annuelles, la longueur des premiers entre-nœuds est courte, puis elle augmente progressivement, atteint une valeur maximale dans la zone médiane des pousses et diminue progressivement dans la zone apicale des pousses. Dans la zone médiane des pousses, la longueur des entre-nœuds est d'autant plus grande que le nombre d'entre-nœuds des pousses respectives est grand (**pl. 41, fig. 1**).

Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles

Ces résultats concernent les échantillons précédents et des individus de *Juglans nigra* âgés de 14 ans (site de l'Ile d'Arçin).

La distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses florifères monocycliques s'ajuste parfaitement par une loi binomiale. Les distributions des trois génotypes se recouvrent entre elles (**pl. 41, fig. 3**).

Répartition des organes foliaires et des productions axillaires sur la pousse annuelle d'un an

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia* âgés de 12 ans (site de L'Albenc) et d'hybride NG23xRA âgés de 20 ans (site de Cales). Les caractéristiques de ces échantillons sont indiquées dans le **tableau 15**.

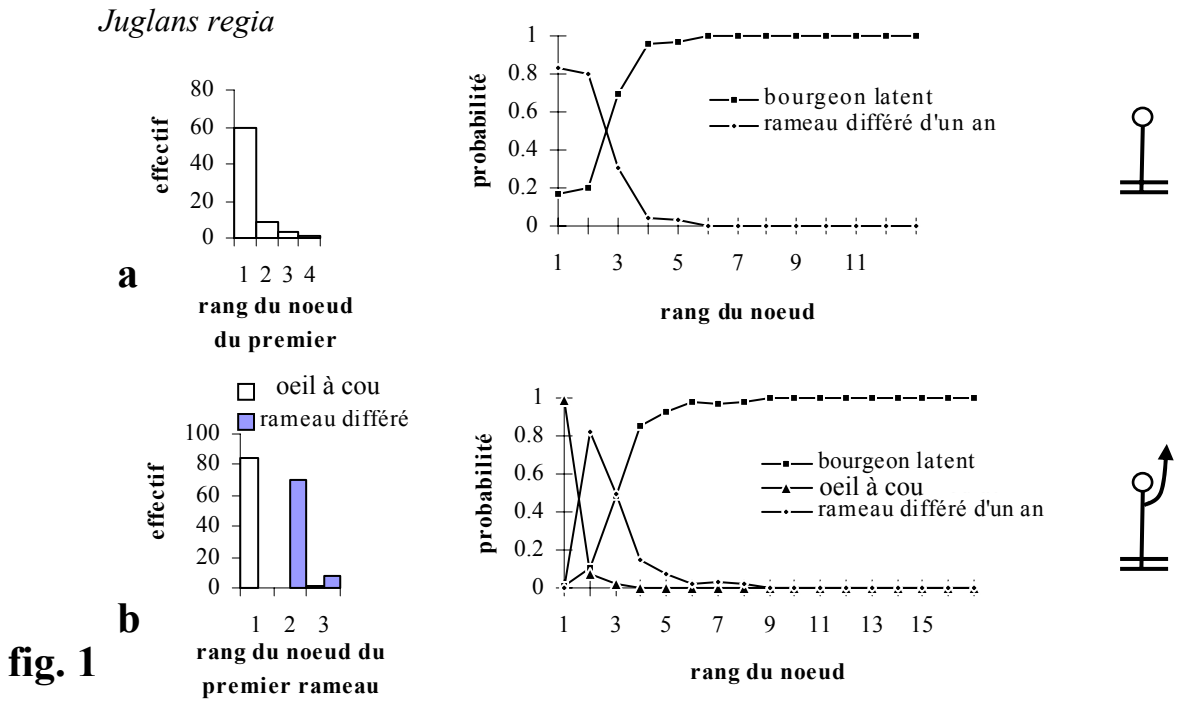
Tableau 15. Caractéristiques des pousses florifères monocycliques échantillonnées.

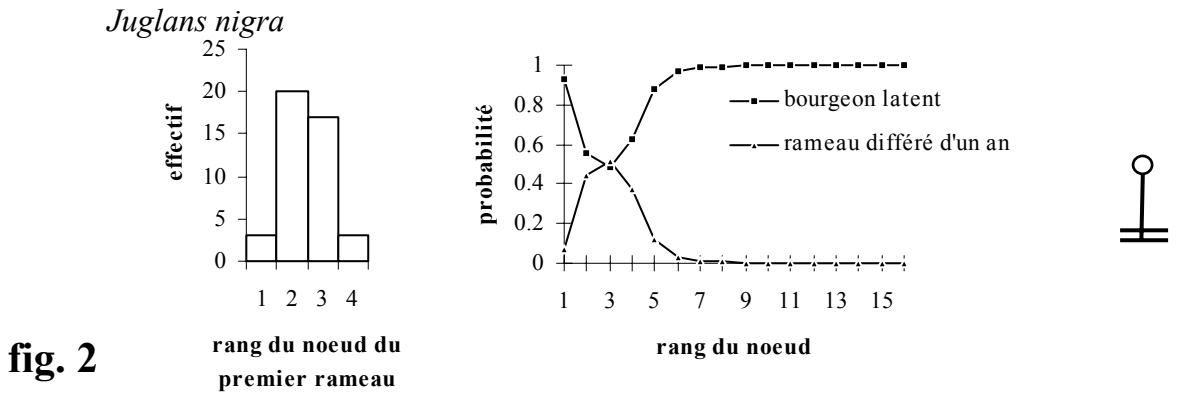
Effectif (« E ») des pousses ; nombre moyen (±écart-type) d'entre-nœuds et longueur moyenne en centimètres (±écart-type) des pousses.

Echantillon	Age de l'arbre	E	Nombre d'entre-nœuds	Longueur (cm)
J. regia	12	36	14±1	8,3±2,9
NG23xRA	20	52	13±4	6,9±3,6

Chez *Juglans regia*, les pousses florifères monocycliques présentent, de la base au sommet, quatre zones successives (**pl. 41, fig. 2**) :

(1) 2-3 cataphylles sans bourgeon axillaire visible ;
(2) 2-3 petites feuilles associées à 1 bourgeon ;





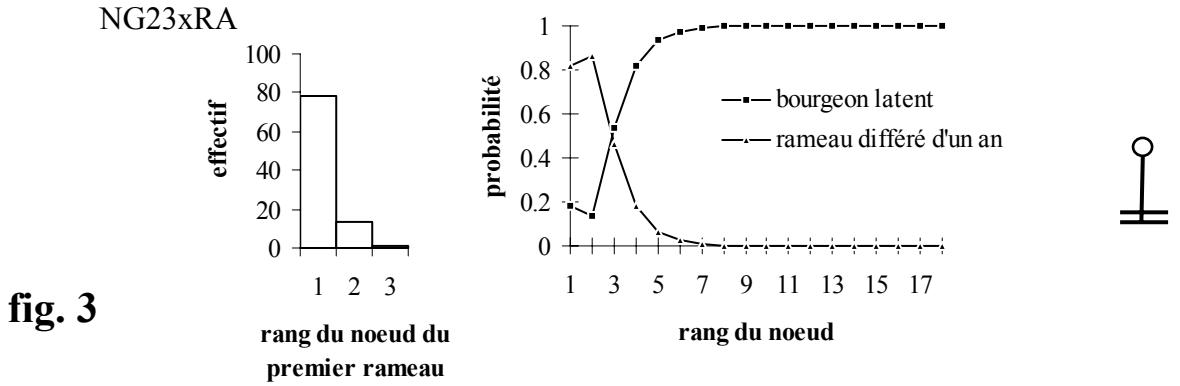


Planche 42. Distribution du rang du nœud du premier rameau et probabilité d'observation d'un rameau différé d'un an, d'un œil à cou ou d'un bourgeon latent en fonction du rang du nœud du sommet à la base des pousses monocycliques florifères.

Figure 1 : *Juglans regia* : pousses sans œil à cou (**a**) et avec œil à cou (**b**).

Figure 2 : *Juglans nigra*.

Figure 3 : Noyer hybride NG23xRA.

(3) 3-4 feuilles associées : soit à 2 bourgeons, soit à 1 bourgeon et 1 inflorescence mâle, soit à 2 inflorescences mâles, soit à 1 seule inflorescence mâle ;
(4) 3-4 petites feuilles ou feuilles associées à 1 bourgeon.

Chez l'hybride NG23xRA, quatre zones ont été également identifiées (**pl. 41, fig. 2**) :

(1) 4-5 cataphylles associées à 1 bourgeon ;
(2) 2-3 petites feuilles associées : soit à 1 bourgeon, soit à 2 bourgeons, soit à 1 bourgeon et 1 inflorescence mâle ;
(3) 3-4 feuilles associées : soit à 2 bourgeons et 1 inflorescence mâle, soit à 1 bourgeon et 2 inflorescences mâles, soit à 1 bourgeon et 1 inflorescence mâle ;
(4) 3-4 petites feuilles associées : soit à 1 bourgeon, soit à 2 bourgeons.

Le rang moyen du premier nœud portant une inflorescence latérale à partir de la base de la pousse est relativement constant pour les différents échantillons de pousses analysés (**tabl. 16**).

Tableau 16. Position des inflorescences mâles sur les pousses florifères monocycliques.

Rang (« Rg ») moyen (±écart-type) du premier nœud portant une inflorescence mâle (compté à partir de la base de la pousse) ; « fm » : inflorescence mâle ; « b » : bourgeon axillaire.

Echantillon	Age de l'arbre	Rg du nœud avec bfm	Rg du nœud avec fmfm	Rg du nœud avec fm
J. regia	12	8±1	7±1	7±1
J. regia	20	7±1	6±1	6±1
NG23xRA	20	6±1	7±1 (bgfmfm)	8±2 (bgbfm)
J. regia	65	–	–	7±1

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Les pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia* variété Solèze âgés de 8 ans (site de Toulenne), de *J. nigra* âgés de 30 ans (site de Gennes) et de NG23xRA âgés de 20 ans (site de Cales). Les caractéristiques de ces échantillons sont indiquées dans le **tableau 17**.

Sur les pousses florifères, le premier rameau à développement différé apparaît préférentiellement sur le premier nœud pour *J. regia* et NG23xRA ou sur le deuxième nœud pour *J. nigra* sous l'inflorescence terminale (**tabl. 17**). La zone ramifiée est nettement acrotone (**pl. 42**). Lorsque les pousses présentent un œil à cou, ce dernier se développe sur les premier et deuxième nœuds tandis que les rameaux à développement différé apparaissent sur les deuxième et troisième nœuds à partir du sommet de la pousse (**pl. 42, fig. 1b**).

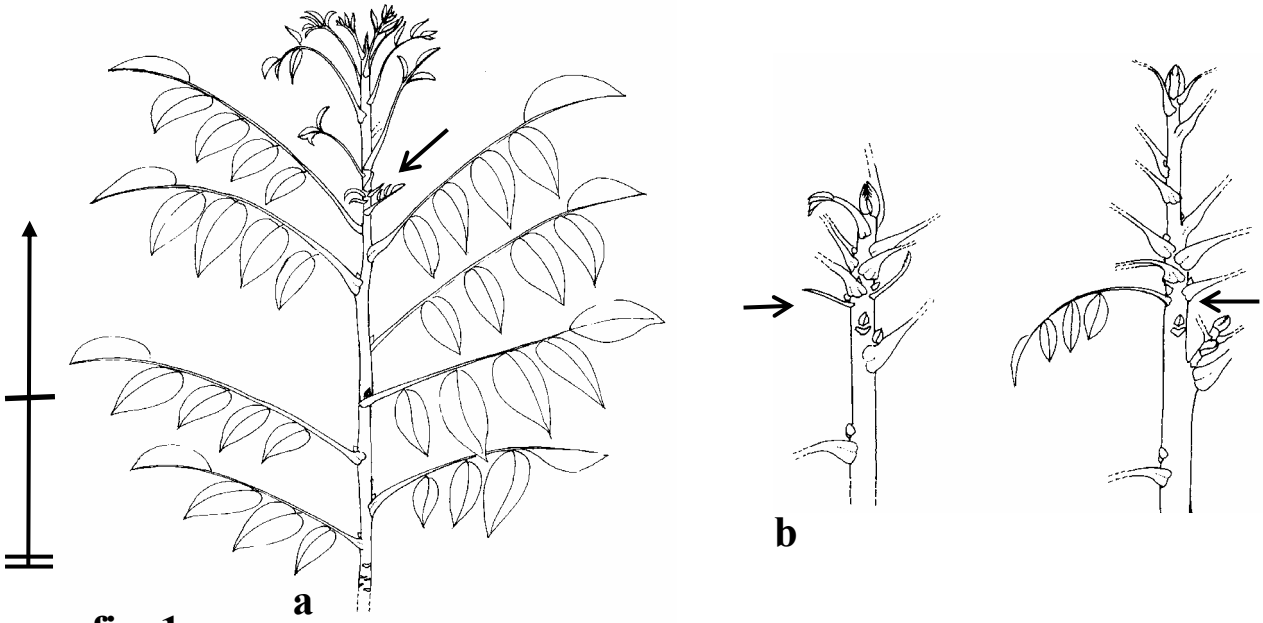


fig. 1

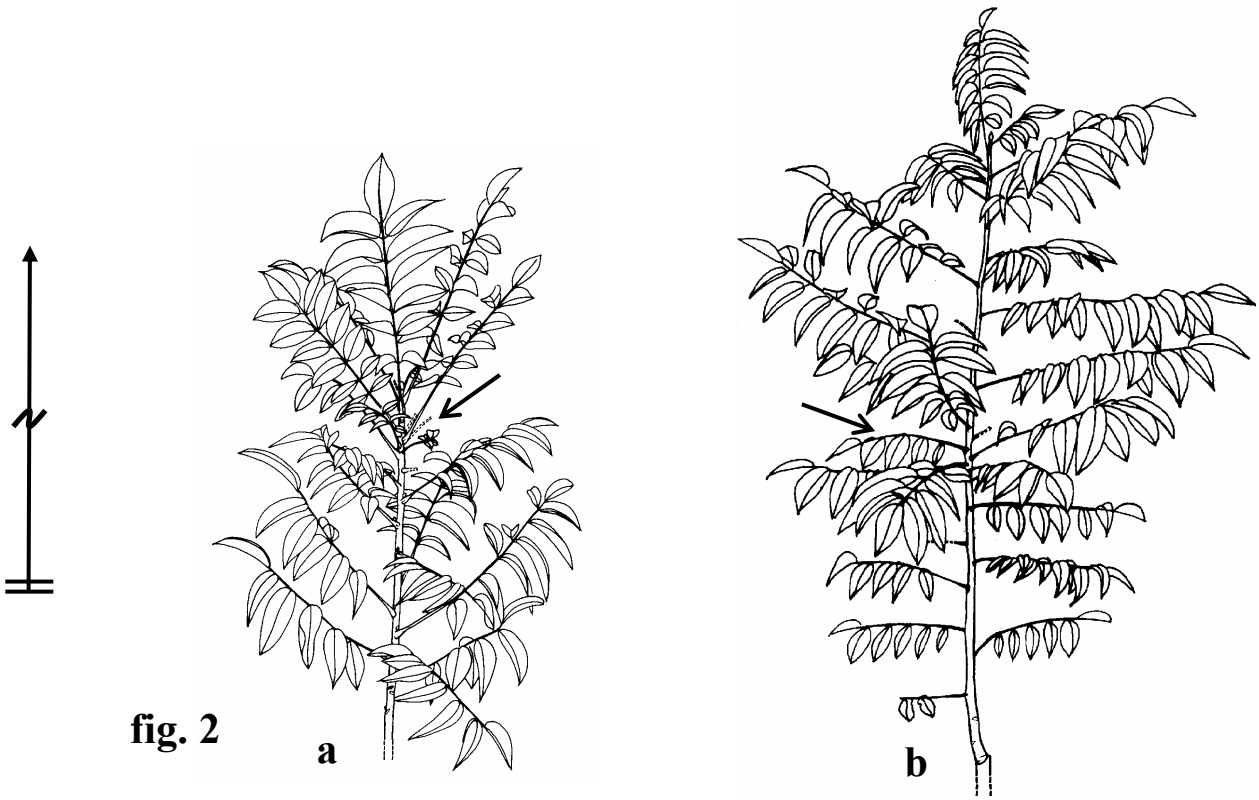


fig. 2

Planche 43. Marqueurs morphologiques du mode de croissance sur des pousses végétatives bicycliques.

Figure 1. Zone (→) indiquant un arrêt de croissance intra-annuel sur des pousses végétatives bicycliques de *Juglans regia* (**a**) et d'hybride MJ209xRA (**b**).

Figure 2. Zone (→) indiquant un ralentissement de croissance sur des pousses végétatives bicycliques d'hybride MJ209xRA.

Tableau 17. Nombre et répartition des rameaux portés par des pousses monocycliques florifères.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), d'yeux à cou (« oc »), de rameaux différés d'un an (« rmx diff »), de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un œil à cou, du premier nœud portant un rameau différé d'un an (« rm diff »).

Echantillon	E	Nb en	Nb bl	Nb oc	Nb rmx diff	Nb rmx	Rg 1er oc	Rg 1er rm diff
J. regia de 8 ans								
Pousse sans oc	71	10±2	9±2	0±0	2±1	2±1	–	1±1
Pousse avec oc	85	12±2	9±2	1±0	2±1	3±1	1±0	2±0
J. nigra de 30 ans	43	12±2	11±2	0±0	2±1	2±1	–	2±1
NG23xRA de 20 ans	95	14±2	12±2	0±0	2±1	2±1	–	1±0

4.2.2. Pousses bicycliques

4.2.2.1. Pousses bicycliques végétatives

Marqueurs morphologiques du mode de croissance

Limite entre deux unités de croissance successives

La présence d'une période de repos au cours de l'allongement se traduit sur la pousse allongée par une zone médiane d'entre-nœuds courts associés à de longues cataphylles ou à des feuilles à limbe réduit (**pl. 43, fig. 1**). *A posteriori*, ces types d'organes foliaires sont aisément identifiables par la forme de la cicatrice laissée après leur chute. Deux unités de croissance successives (pousses printanière et estivale) sont délimitées par une zone de cicatrices de cataphylles ou de feuilles abortives séparées par des entre-nœuds courts.

Dans la partie médiane des pousses annuelles végétatives, on a observé un gradient dans la forme des organes foliaires associés aux entre-nœuds courts allant de la feuille avec un petit nombre de folioles à limbe réduit (**pl. 43, fig. 2a**) jusqu'à la feuille avec un plus grand nombre de folioles de taille plus grande (**pl. 43, fig. 2b**). Cette évolution de la morphologie des feuilles est associée à une augmentation de la longueur des entre-nœuds auquels elles sont associées. Nous avons défini cette zone médiane d'entre-nœuds plus ou moins courts associés à des feuilles à limbe réduit comme « zone de ralentissement de croissance ».

Structure de la moelle au niveau de la zone de ralentissement de croissance

Cette étude concerne des pousses annuelles végétatives d'axes dominants de la cime d'un individu de *J. nigra* âgé de 22 ans (site de Mesnil Guillaume). Au niveau de la zone de ralentissement de croissance, la moelle présente une diminution de son diamètre et un resserrement des cloisons ou même une partie pleine (*cf.* § 1.2.2. de la deuxième partie). Des

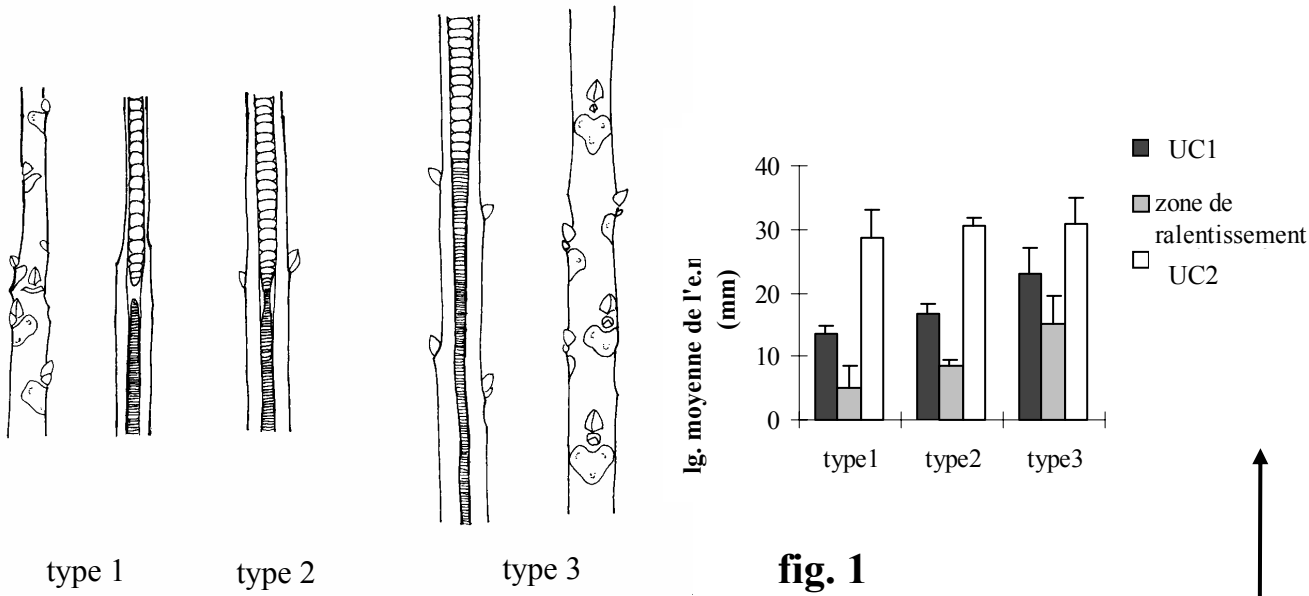


fig. 1

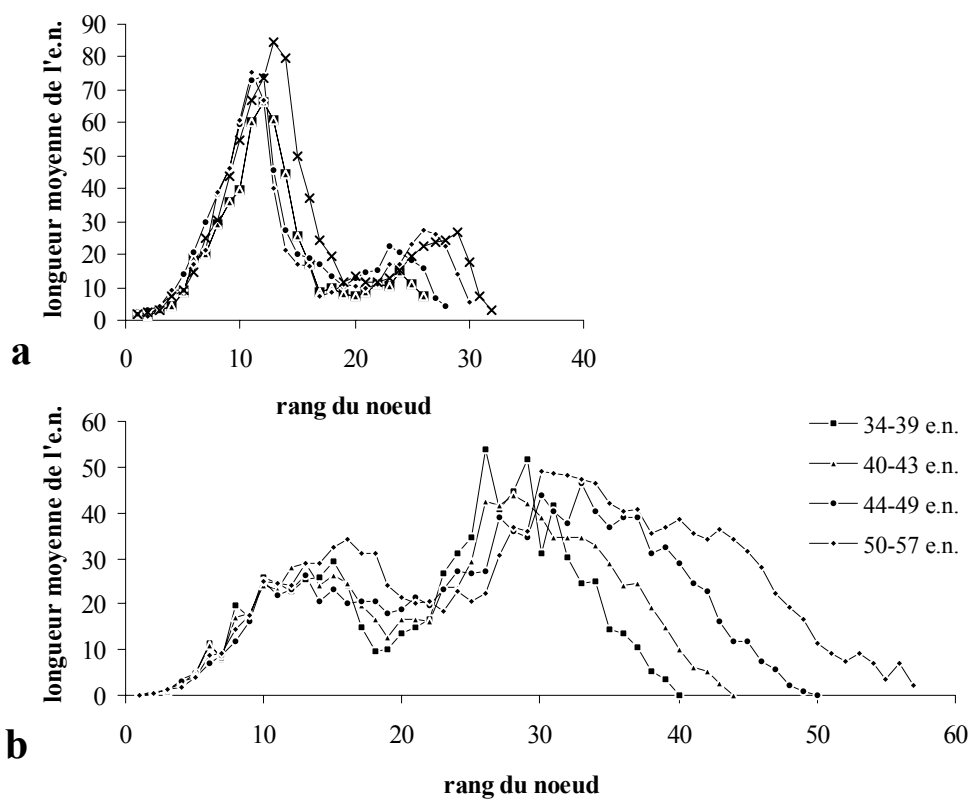


fig. 2

Planche 44. Structure des pousses bicycliques végétatives.

Figure 1. Relation entre la structure de la moelle au niveau de la zone de ralentissement de croissance des pousses et la longueur moyenne de l'entre-nœud pour chaque partie de la pousse : première unité de croissance (UC1), zone de ralentissement de croissance et deuxième unité de croissance (UC2) pour un individu de *Juglans nigra* âgé de 22 ans. Les barres d'erreur correspondent à l'écart-type de la distribution.

Figure 2. Longueur moyenne (en mm) de l'entre-nœud en fonction du rang du nœud de la base au sommet de la pousse annuelle en fonction du nombre d'entre-nœuds pour les pousses de *Juglan. regia* (pousses ayant 27 à 32 entre-nœuds) âgé de 14 ans (**a**) et *J. nigra* âgé de 22 ans (**b**).

coupes longitudinales sur une vingtaine de pousses ont permis de distinguer trois types de structure de moelle :

- type 1 : moelle pleine,
- type 2 : resserrement des cloisons et diminution nette du diamètre de la moelle,
- type 3 : resserrement des cloisons et augmentation progressive du diamètre de la moelle (**pl. 44, fig. 1**).

Avant de réaliser les coupes longitudinales des portions de tige, les longueurs des entre-nœuds successifs des pousses ont été mesurées. Du type 1 au type 3, nous observons une augmentation de la longueur moyenne des entre-nœuds de la première unité de croissance et également de la longueur moyenne des entre-nœuds de la zone correspondant au ralentissement de croissance. Le resserrement de la moelle dans la zone médiane est d'autant moins marqué que la longueur moyenne des entre-nœuds est grande (**pl. 44, fig. 1**).

La structure de la moelle de chaque unité de croissance a également été caractérisée. La première unité de croissance montre une moelle de diamètre moyen plus petit (2,1±0,3 mm) que celui de la deuxième unité de croissance (3,7±0,4 mm) et un nombre moyen de cloisons (pour 2 cm de longueur de moelle) plus grand (51±8) que celui (16±2) de la deuxième unité de croissance.

Longueur des entre-nœuds successifs de la pousse annuelle

Pour des pousses de branches sur des individus de *Juglans regia* âgés de 14 ans (site de Saou), d'une part, et des pousses d'axes dominant de la cime d'un individu de *J. nigra* âgé de 22 ans (site de Mesnil Guillaume), d'autre part, la longueur des entre-nœuds a été analysée en fonction de leur rang à partir de la base de la pousse annuelle. A la base des pousses annuelles, la longueur des premiers entre-nœuds est réduite puis augmente graduellement, atteint une valeur maximale et diminue progressivement. Pour quelques entre-nœuds, la longueur des entre-nœuds est petite et relativement constante puis l'évolution de la longueur montre un deuxième pic. La longueur des entre-nœuds successifs constituant la première unité de croissance varie relativement peu avec l'augmentation du nombre total d'entre-nœuds des pousses porteuses tandis que, pour la deuxième unité de croissance, la longueur maximale des entre-nœuds et le nombre d'entre-nœuds longs varient avec l'augmentation du nombre total d'entre-nœuds des pousses porteuses (**pl. 44, fig. 2**). Pour les pousses de *J. regia*, la longueur maximale des entre-nœuds est plus élevée pour la première que pour la deuxième unité de croissance (**pl. 44, fig. 2a**). Pour les pousses de *J. nigra,* qui possèdent un plus grand nombre d'entre-nœuds que les précédentes, la longueur maximale des entre-nœuds est plus élevée pour la deuxième que pour la première unité de croissance (**pl. 44, fig. 2b**).

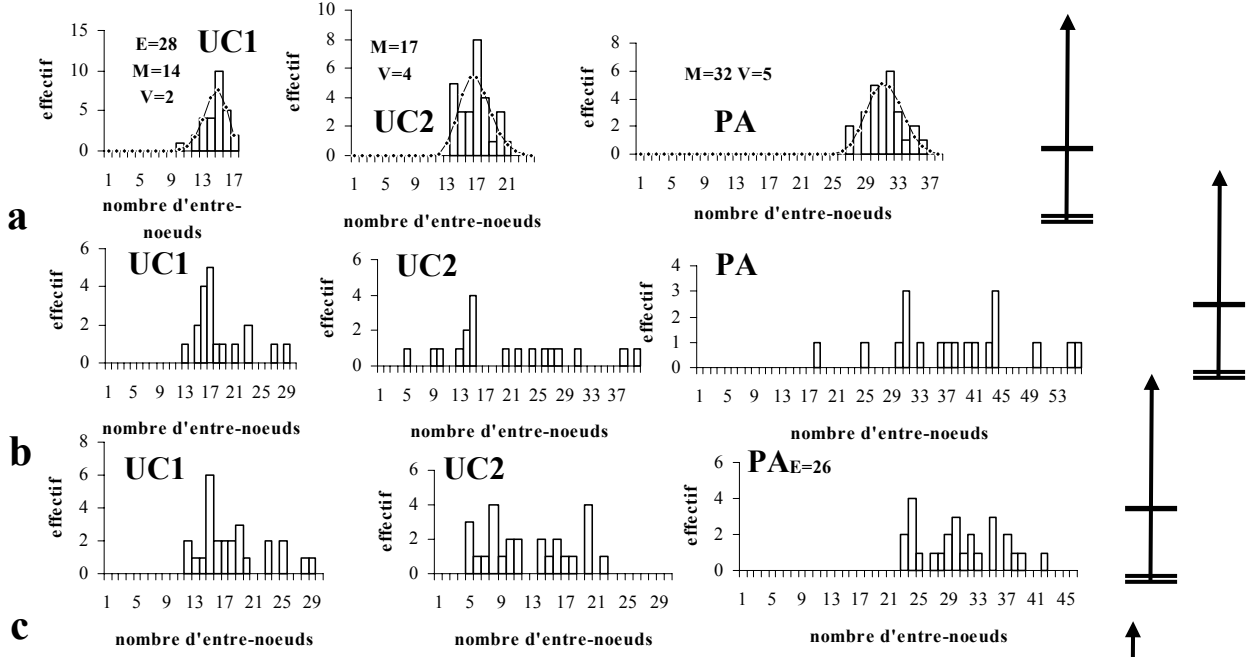


fig. 1

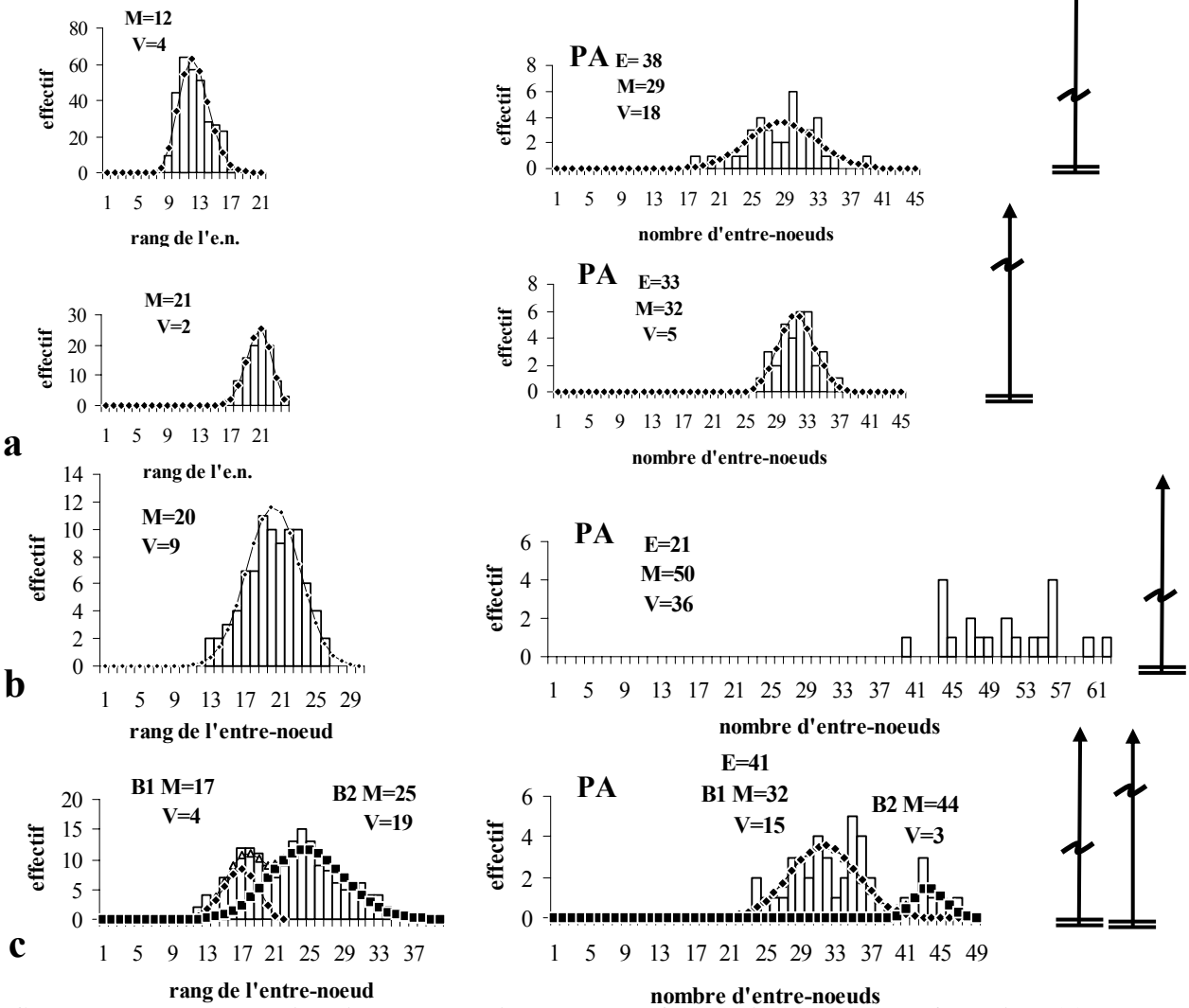


fig. 2

Planche 45. Structure des pousses bicycliques végétatives pour *Juglans regia* (a), pour *Juglans nigra* (b) et pour le Noyer hybride MJ209xRA (c).

Figure 1. Distribution du nombre d'entre-nœuds des première unités de croissance (**UC1**), des deuxième unités de croissance (**UC2**) et des pousses annuelles (**PA**) pour les pousses bicycliques avec arrêt de croissance.

Figure 2. Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles (**PA**) et du rang des entre-nœuds courts sur les pousses végétatives bicycliques avec ralentissement de croissance. E=effectif; M=moyenne; V=variance; B=loi binomiale

Position des entre-nœuds courts de la zone de ralentissement

Cette analyse porte sur un échantillon de pousses d'individus de *Juglans regia* âgés de 4 ans et sur les échantillons de pousses décrits dans le **tableau 18**. La position des entre-nœuds courts de la zone de ralentissement sur la pousse annuelle a été caractérisée par la distribution du rang des entre-nœuds courts successifs à partir de la base de la pousse annuelle.

Tableau 18. Position de la zone de ralentissement dans les pousses bicycliques végétatives en fonction de l'espèce et de l'âge. Les pousses étudiées sont constitutives du tronc ou d'axes dominants de la cime.

Effectif (« E ») des pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen d'entre-nœuds (« en ») par pousse annuelle ; rang (« Rg ») moyen d'entre-nœuds courts (« enc ») de la zone de ralentissement de croissance selon qu'elle est proximale ou distale.

Espèce	Age	Année de formation	E	Nb en	Rg enc zone proximale	Rg enc zone distale
J. regia	1 an	1989	100	22±3	12±1	19±2
J. regia	1 an	1991	186	26±3	12±1	21±3
J. regia	3 ans	1989	42	23±3	13±1	21±2
J. regia	8 ans	1989-90-91	52	36±4 47±3	19±3	28±4
J. nigra	1 an	1989	145	32±5	18±2	27±2
J. nigra	14 ans	1991-92	21	50±6	20±3	
J. nigra	22 ans	1997	24	42±5	20±3	
MJ209xRA	1 an	1989	56	28±3	12±2	18±2
MJ209xRA	1 an	1991	117	30±3	13±2	24±2
MJ209XRA	4 ans	1993-94	41	32±4 44±2	17±2	25±4
MJ209xRA	6 ans	1990-91	54	34±5	15±2	23±4

Pour des individus de *Juglans regia* âgés de 4 ans, deux types de pousses bicycliques végétatives ont été séparés en fonction de la position de la zone de ralentissement de croissance sur la pousse. Le premier type correspond à des pousses ayant une zone d'entre-nœuds courts localisée dans la partie proximale de la pousse annuelle. Le deuxième type est représenté par des pousses possédant une zone d'entre-nœuds courts localisée dans la partie distale de la pousse annuelle. Le rang moyen d'entre-nœuds courts est 12 pour le premier type (**pl. 45, fig. 2a**) et 21 pour le deuxième type (**pl. 45, fig. 2a**). La longueur moyenne des pousses du premier type est plus petite (126,3±32,3 cm) que celle des pousses du deuxième type (142,1±11,9 cm).

Pour un génotype donné, la position en rang d'entre-nœuds de la zone de ralentissement sur les pousses bicycliques végétatives varie peu, que ce soit entre des pousses annuelles ayant des nombres d'entre-nœuds distincts ou entre différentes années de formation (**tabl. 18**).

Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles

Les échantillons de pousses bicycliques végétatives analysées proviennent d'individus de *Juglans regia* âgés de 4 ans (site de Jarcieu), de 4 ans (site de Saint-Maixant), d'individus de *J. nigra* âgés de 14 ans (site de l'Ile d'Arçin) et d'individus de MJ209xRA âgés de 4 ans (site d'Antagnac). Deux types de pousses bicycliques ont été analysés : des pousses montrant une zone de ralentissement de croissance (**pl. 45, fig. 1**) et des pousses ayant une zone d'arrêt de croissance (**pl. 45, fig. 2**).

La distribution du rang des entre-nœuds courts des pousses ayant une zone de ralentissement de croissance correspond à de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la première unité de croissance des pousses bicycliques qui ont un arrêt intra-annuel de croissance (comparer, par exemple, les distributions figurées **pl. 45, fig. 1a** à gauche et **pl. 45, fig. 2a** à gauche).

Dans le cas d'individus de *Juglans regia* et d'hybride MJ209xRA, la distribution du nombre total d'entre-nœuds des pousses bicycliques avec ralentissement de croissance est similaire à la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses bicycliques avec arrêt intra-annuel de croissance. Pour les individus de *J. nigra*, le résultat est différent : les pousses avec arrêt de croissance ont un nombre moyen d'entre-nœuds (**pl. 45, fig. 1b** à droite) plus grand que leurs homologues avec ralentissement de croissance (**pl. 45, fig. 2b** à droite).

Pour les trois génotypes, la distribution du nombre d'entre-nœuds de la première unité de croissance a une amplitude plus faible que la distribution du nombre d'entre-nœuds de la deuxième unité de croissance. Une plus grande variabilité est donc observée pour la deuxième unité de croissance que pour la première. Les distributions du nombre total d'entre-nœuds de la pousse annuelle se recouvrent partiellement entre les trois génotypes, sauf pour les pousses à arrêt de croissance de *J. nigra* (**pl. 45, fig. 2b** à droite).

Répartition des organes foliaires et des productions axillaires sur la pousse annuelle d'un an

Les échantillons analysés de pousses bicycliques avec ralentissement de croissance, dont les caractéristiques sont indiquées dans le **tableau 19**, proviennent d'individus de *Juglans regia* âgés de 14 ans (site de Saou) et d'un individu de *J. nigra* âgé de 22 ans (site de Mesnil Guillaume).

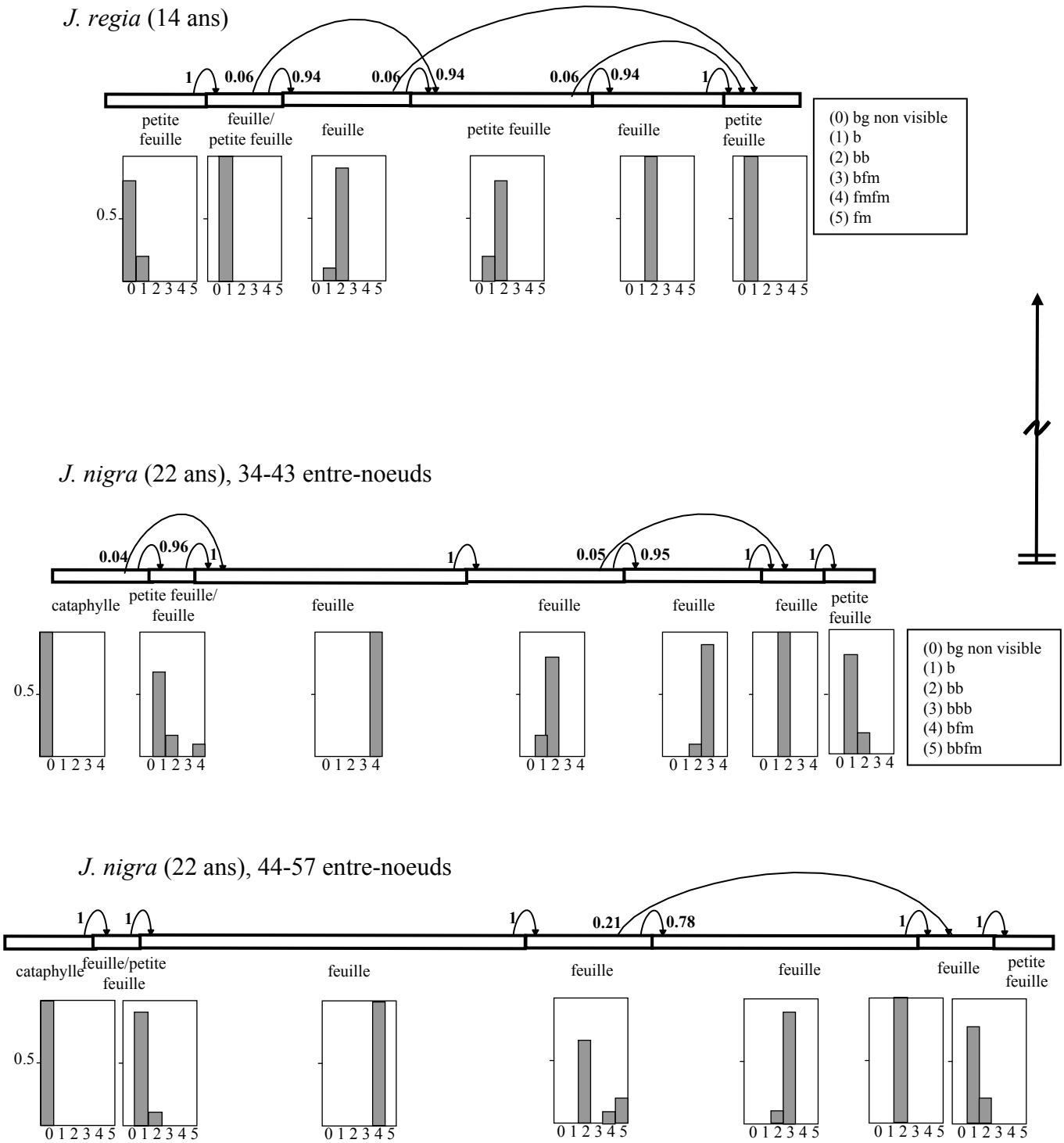


Planche 46. Représentation du modèle de répartition des types de productions axillaires et d'organes foliaires pour des pousses végétatives bicycliques ayant une zone de ralentissement de croissance.
Chaque rectangle correspond à une zone et sa longueur est proportionnelle au nombre moyen de nœuds de la zone. (→) transition entre deux zones, la valeur correspond à la probabilité de transition. Pour chaque zone, la distribution des probabilités d'observation (ordonnées) des différents types de productions axillaires (abscisses) est représentée.

Tableau 19. Caractéristiques des pousses végétatives bicycliques échantillonnées.

Effectif (« E ») des pousses ; nombre moyen (±écart-type) d'entre-nœuds et longueur moyenne (±écart-type) des pousses.

Echantillon	Age arbre	E	Nombre d'entre-nœuds	Longueur (cm)
J. regia 27-32 en	14	16	30±1	72,2±22,8
J. nigra 34-43 en	22	21	39±3	81,4±21,4
J. nigra 44-57 en	22	19	49±4	119,5±26,1

Les pousses de *J. regia* ayant 27 à 32 entre-nœuds montrent six zones successives à partir de leur base (**pl. 46**) :

(1) une zone de petites feuilles ;
(2) une zone de petites feuilles ou feuilles associées à un bourgeon ;
(3) une zone de feuilles associées à 2 bourgeons ;
(4) une zone de petites feuilles associées à 2 bourgeons ;
(5) une zone de feuilles associées à 2 bourgeons ;
(6) une zone de petites feuilles associées à 1 bourgeon.

Comparé au modèle correspondant aux pousses végétatives monocycliques du même arbre (**pl. 39**), une zone supplémentaire caractérisée par la présence de petites feuilles associées généralement à deux bourgeons sériés (zone 4) est présente au milieu de la zone médiane de feuilles.

Chez *Juglans nigra*, deux échantillons de pousses ayant respectivement 34-43 et 44-57 entre-nœuds ont été analysés. Sept zones successives ont été identifiées à partir de la base des pousses :

(1) une zone de cataphylles ;
(2) une zone de petites feuilles associées à 1 bourgeon ;
(3) une zone de feuilles associées à 1 bourgeon et 1 inflorescence mâle ;
(4) une zone de feuilles associées généralement à 2 bourgeons et correspondant à la zone d'entre-nœuds courts ;
(5) une zone de feuilles associées à 3 bourgeons ;
(6) une zone de feuilles associées à 2 bourgeons ;
(7) une zone de petites feuilles associées à un bourgeon.

Les deux échantillons de pousses se différencient essentiellement par le nombre moyen de nœuds de leurs zones médianes 3, 4 et 5. Les zones 3 et 5 montrent un nombre moyen de nœuds plus élevé pour les pousses de 44-57 entre-nœuds alors que le nombre moyen de nœuds de la zone 4 correspondant au ralentissement de croissance est plus petit (**pl. 46**). Le

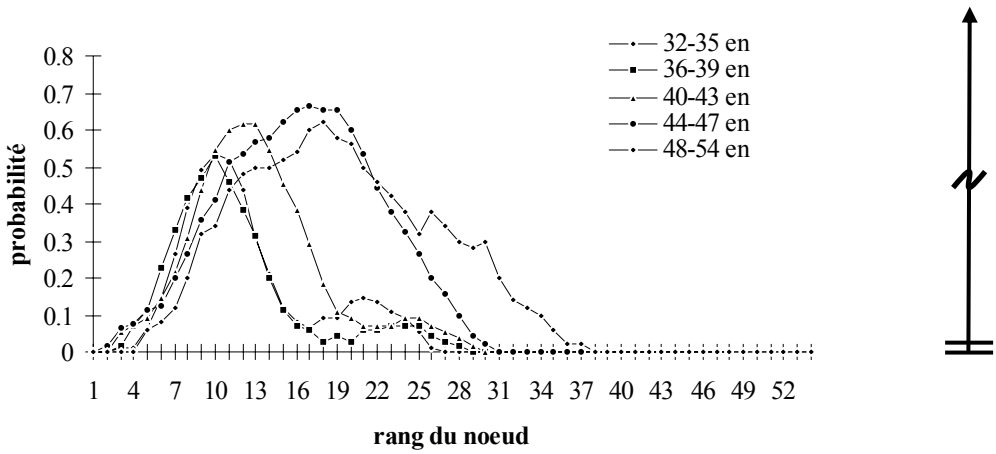


Planche 47. Probabilité d'observation d'un rameau selon le rang du nœud du sommet à la base de pousses végétatives bicycliques avec une zone de ralentissement de croissance en fonction du nombre d'entre-nœuds des pousses pour des individus de *J. regia* âgés de 8 ans.

modèle concernant les pousses de 34-43 entre-nœuds est représenté d'une manière plus détaillée dans le paragraphe 5.4.3.6 de la deuxième partie.

Deux zones de nœuds portant des inflorescences mâles ont été observées : l'une sur la première unité de croissance, l'autre sur la deuxième unité de croissance (**pl. 46**). Le rang moyen du premier nœud portant une inflorescence latérale mâle varie peu en fonction du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles (**tabl. 20**).

Tableau 20. Position des inflorescences mâles sur les unités de croissance (« UC ») des pousses annuelles végétatives bicycliques en fonction de leur nombre d'entre-nœuds, pour des individus de *J. nigra* âgés de 22 ans.

Rang (« Rg », compté à partir de la base des pousses) moyen (±écart-type) du premier nœud portant une inflorescence mâle (« fm ») pour chacune des deux unités de croissance. « b » : bourgeon axillaire. « E » : effectif.

Type de pousses	Rg 1er nœud avec bfm : 1ère UC	Rg 1er nœud avec bbfm : 2ème UC
Pousses avec 34-43 entre-nœuds	(E=21) 6±1	(E=2) 29±2
Pousses avec 44-57 entre-nœuds	(E=19) 7±2	(E=8) 32±3

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

L'échantillon de pousses analysées provient d'individus de *Juglans regia*, variété Solèze, âgés de 8 ans (site de Toulenne).

La distribution du nombre d'entre-nœuds de ces pousses bicycliques est bimodale. Le premier mode correspond à des pousses de 27 à 41 entre-nœuds et le deuxième mode à des pousses de 42 à 54 entre-nœuds. Le rang moyen du premier rameau à partir du sommet de la pousse varie peu entre les deux échantillons de pousses (**tabl. 21**) et est similaire à celui des pousses monocycliques végétatives (**tabl. 14**).

Tableau 21. Nombre et position des rameaux portés par des pousses bicycliques végétatives d'individus de *Juglans regia* âgés de 8 ans, en fonction de la taille des pousses.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), de rameaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau (« rm »).

Echantillon	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx	Rg 1er rm
Pousses avec 27-41 entre-nœuds	31	35±4	31±3	4±2	8±4
Pousses avec 42-54 entre-nœuds	22	46±3	37±4	9±4	9±3

Les effectifs étant suffisants, ces mêmes pousses ont également été regroupées par classe de nombre d'entre-nœuds. Le nombre d'entre-nœuds ramifiés par pousse et la probabilité de ramification augmentent avec le nombre d'entre-nœuds des pousses porteuses (**pl. 47**). Pour

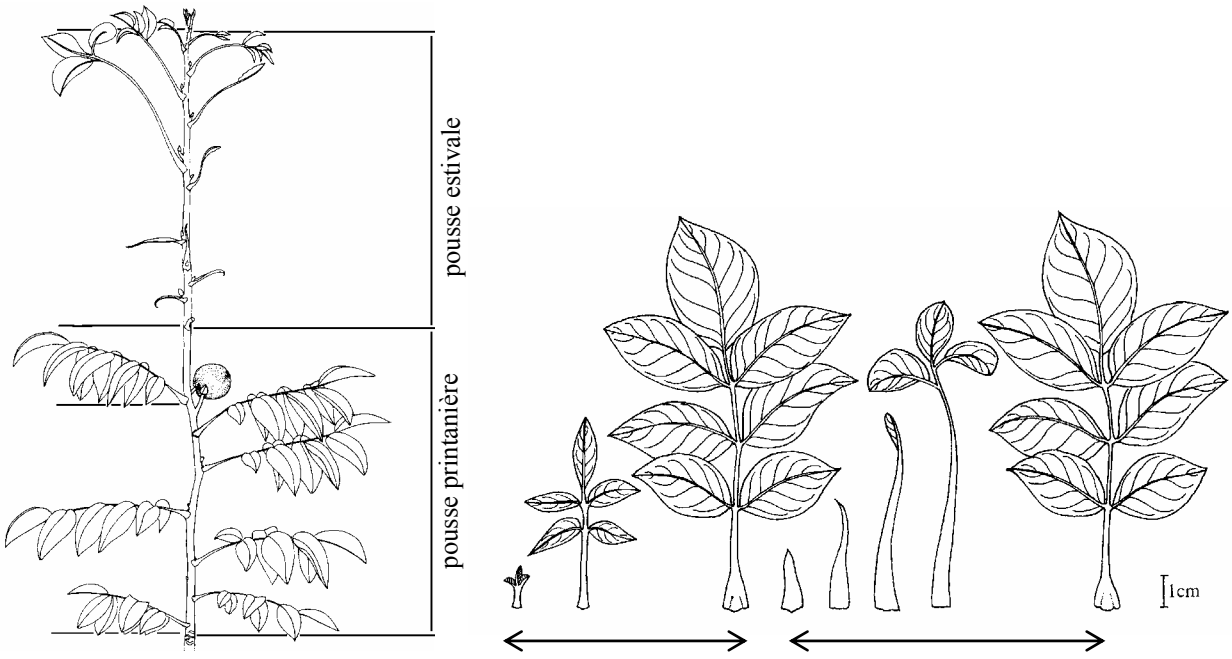


fig. 1

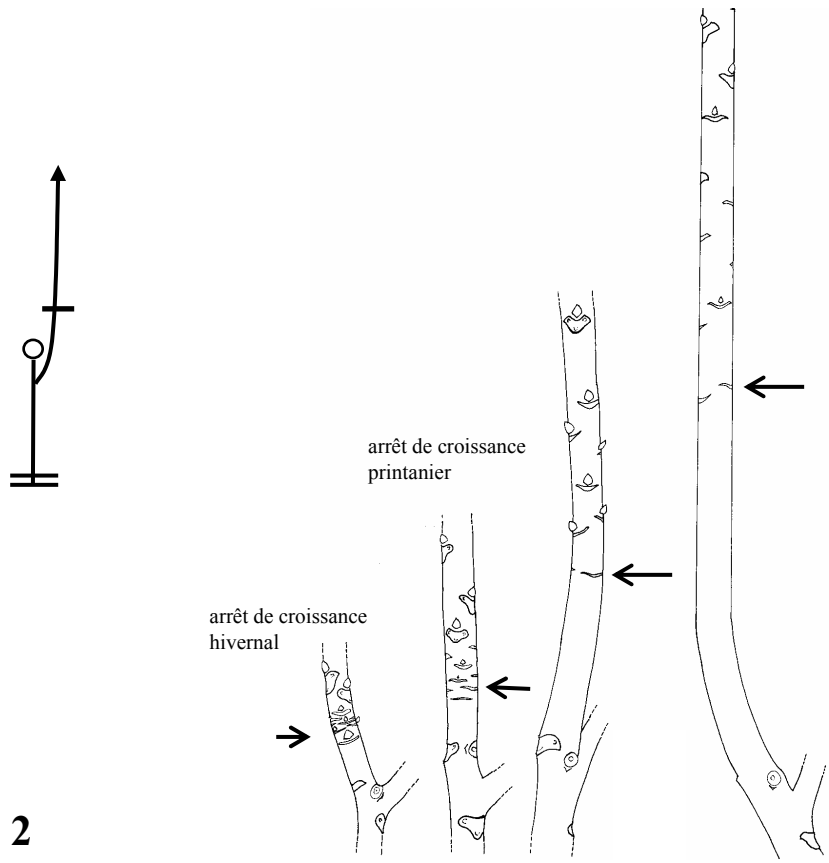


fig. 2

Planche 48. Morphologie des pousses bicycliques florifères de *Juglans regia.*

Figure 1. Pousse en cours d'allongement et évolution de la morphologie des organes foliaires de la base au sommet des pousses printanière (ou première unité de croissance) et estivale (ou deuxième unité de croissance).

Figure 2. Morphologie de zones de cicatrices de cataphylles indiquant un arrêt de croissance hivernal ou printanier (ou intra-annuel) en fonction de la vigueur (diamètre) sur les pousses d 'un an.

les pousses à 32-35, 36-39 et 40-43 entre-nœuds, l'évolution (du sommet à la base des pousses) de la probabilité de ramification d'un nœud fait apparaître deux zones ramifiées, la première intensément, la deuxième modérément, séparées par une zone très peu ramifiée (**pl. 47**) : on distingue donc deux zones de rameaux sur ce type de pousses. Sur les pousses ayant un plus grand nombre d'entre-nœuds (44-47 et 48-54), une seule zone ramifiée continue est présente (**pl. 47**).

4.2.2.2. Pousses bicycliques florifères

Marqueurs morphologiques du mode de croissance

Les pousses observées ont également fait l'objet d'un suivi de croissance (*cf.* § 4.1.1.1), elles proviennent d'individus de *Juglans regia* âgés de 4 ans (site de Saint-Maixant).

Pendant la période de croissance des pousses bicycliques, on observe une évolution dans la forme des feuilles de la base au sommet des pousses printanières : des feuilles à limbe réduit et des feuilles bien développées ainsi que de la base au sommet des pousses estivales : de longues cataphylles, des feuilles à limbe réduit et des feuilles bien développées (**pl. 48, fig. 1**). Sur la pousse allongée, la présence d'une période de repos au cours de l'allongement se traduit par une zone médiane d'entre-nœuds courts associés à de longues cataphylles (**pl. 48, fig. 1**). *A posteriori*, ces types d'organes foliaires sont aisément identifiables par la forme de la cicatrice laissée après leur chute. La première unité de croissance est constituée d'une pousse printanière, terminée par l'inflorescence femelle, et suivie d'un œil à cou. Deux unités de croissance successives sont délimitées par une zone de cataphylles ou de feuilles abortives séparées par des entre-nœuds courts. Cette zone est identifiable, a posteriori, par les cicatrices laissées après la chute des ces organes foliaires (**pl. 48, fig. 2**).

La longueur des entre-nœuds associés aux cataphylles dans la zone basale de la deuxième unité de croissance varie en fonction de la vigueur (diamètre) de la pousse (**pl. 48, fig. 2**).

Distribution du nombre d'entre-nœuds des unités de croissance

Le nombre moyen d'entre-nœuds de la première unité de croissance est plus petit que celui de la deuxième unité de croissance (**pl. 49, fig. 1**).

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Les échantillons de pousses analysés proviennent d'individus de *Juglans regia*, variété Solèze, âgés de 8 ans (site de Toulenne), et d'individus d'hybride NG23xRA âgés de 20 ans (site de Cales).

L'œil à cou suivi de la deuxième unité de croissance se développe fréquemment sur le premier nœud sous l'inflorescence terminale. En conséquence, la position des rameaux à développement différé d'un an est décalée et ces derniers se développent sur les deuxième ou

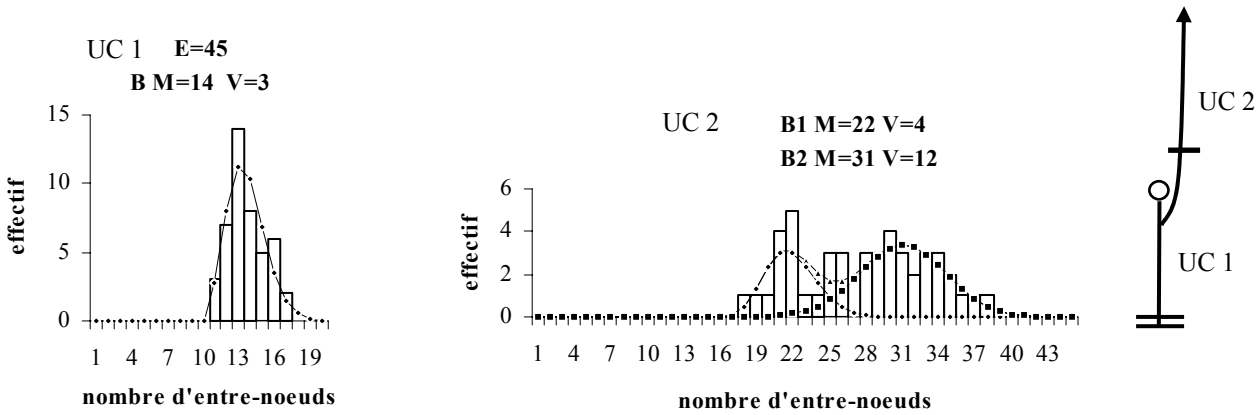


fig. 1

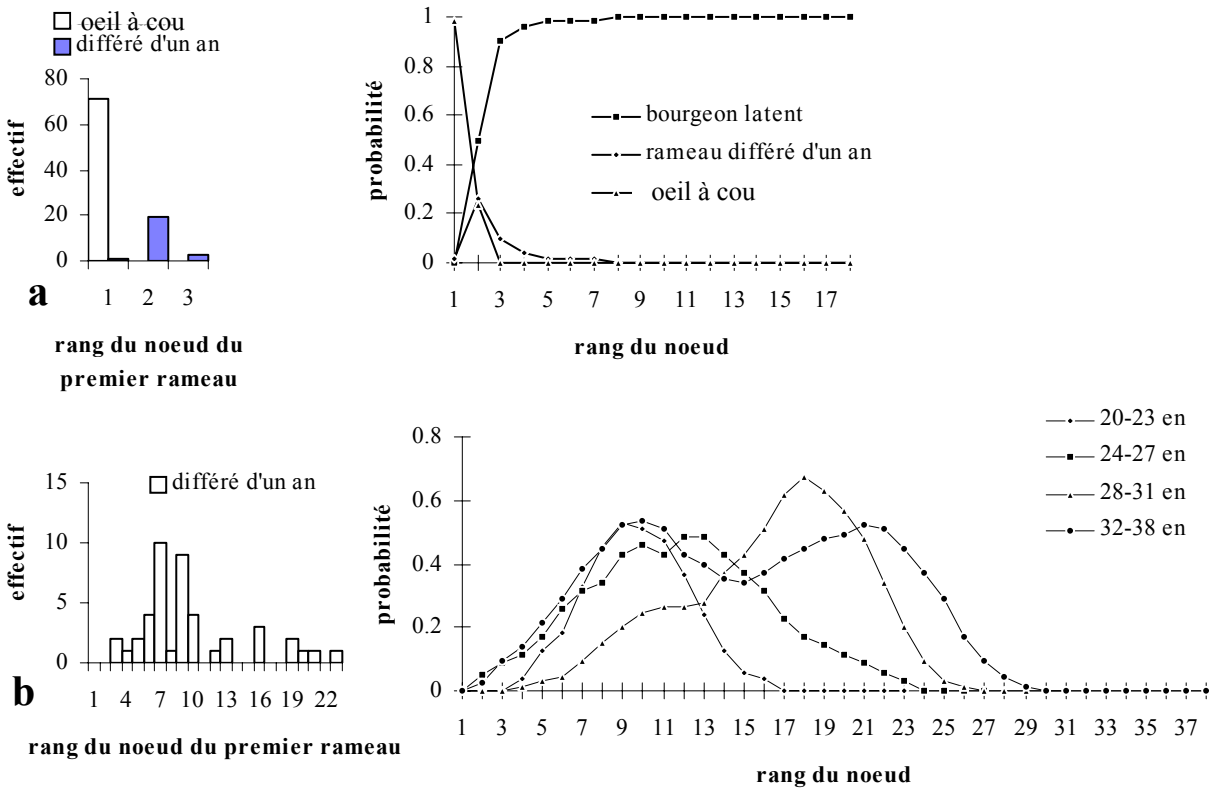


fig. 2

Planche 49. **Structure des pousses florifères bicycliques sur des individus de *Juglans regia* âgés de 8 ans.**
Figure 1. Distributions du nombre d'entre-nœuds de la première unité de croissance (UC1) et de la deuxième unité de croissance (UC2). E : effectif, M : moyenne, V : variance, B : loi binomiale.
Figure 2. Distribution du rang du nœud du premier rameau et probabilité d'observation d'un rameau en fonction du rang du nœud du sommet à la base des unités de croissance. (**a**) : première unité de croissance terminée par l'inflorescence femelle. (**b**) : deuxième unité de croissance.

troisième nœuds sous inflorescence terminale (**pl. 49, fig. 2a**). La deuxième unité de croissance des pousses florifères bicycliques montre une zone médiane de rameaux à développement différé d'un an entourée de deux zones apicale et basale de bourgeons latents.

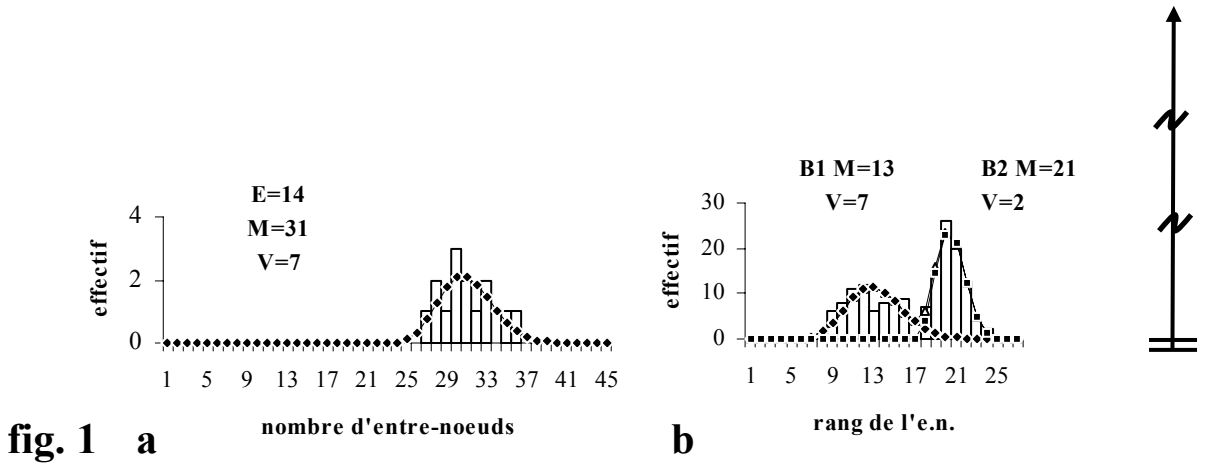
Les deuxième unités de croissance des pousses florifères bicycliques ont été groupées par classe de nombre d'entre-nœuds. La probabilité pour un nœud d'être ramifié pour un même rang et le nombre de nœuds ramifiés tendent à augmenter quand le nombre d'entre-nœuds de la pousse porteuse augmente (**pl. 49, fig. 2b**).

Sur la deuxième unité de croissance des pousses bicycliques florifères d'individus d'hybride NG23xRA, le rang moyen du premier rameau est plus proche du sommet de la pousse que celui de la deuxième unité de croissance de pousses de *Juglans regia*. Les nombres moyens de rameaux sont peu différents entre les deux génotypes étudiés (**tabl. 22**).

Tableau 22. Nombre et répartition des rameaux portés par des pousses bicycliques florifères en fonction de l'espèce et de l'unité de croissance.

Effectif (« E ») de l'échantillon ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), des yeux à cou (« oc »), de rameaux différés d'un an (« rmx diff »), de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un œil à cou, du premier nœud portant un rameau différé d'un an (« rm diff »). « UC1 » : première UC de la pousse. « UC2 » : deuxième UC de la pousse.

Echantillon	E	Nb en	Nb bl	Nb oc	Nb rmx diff	Nb rmx	Rg 1er oc	Rg 1er rm diff
J. regia, 8 ans								
UC1	43	14±2	12±2	1±0	0,5±2	2±2	1±0	2±0
UC2 18-26 en	20	23±2	19±2		4±3	4±3		7±2
UC2 28-38 en	26	32±3	24±5		8±4	8±4		10±6
NG23xRA, 20 ans								
UC1	33	14±2	12±2	1±1	1±1	2±1	1±1	3±1
UC2 10-20 en	18	17±3	15±3		1±3	1±3		4±2
UC2 21-40 en	19	27±5	20±6		7±3	7±3		6±2



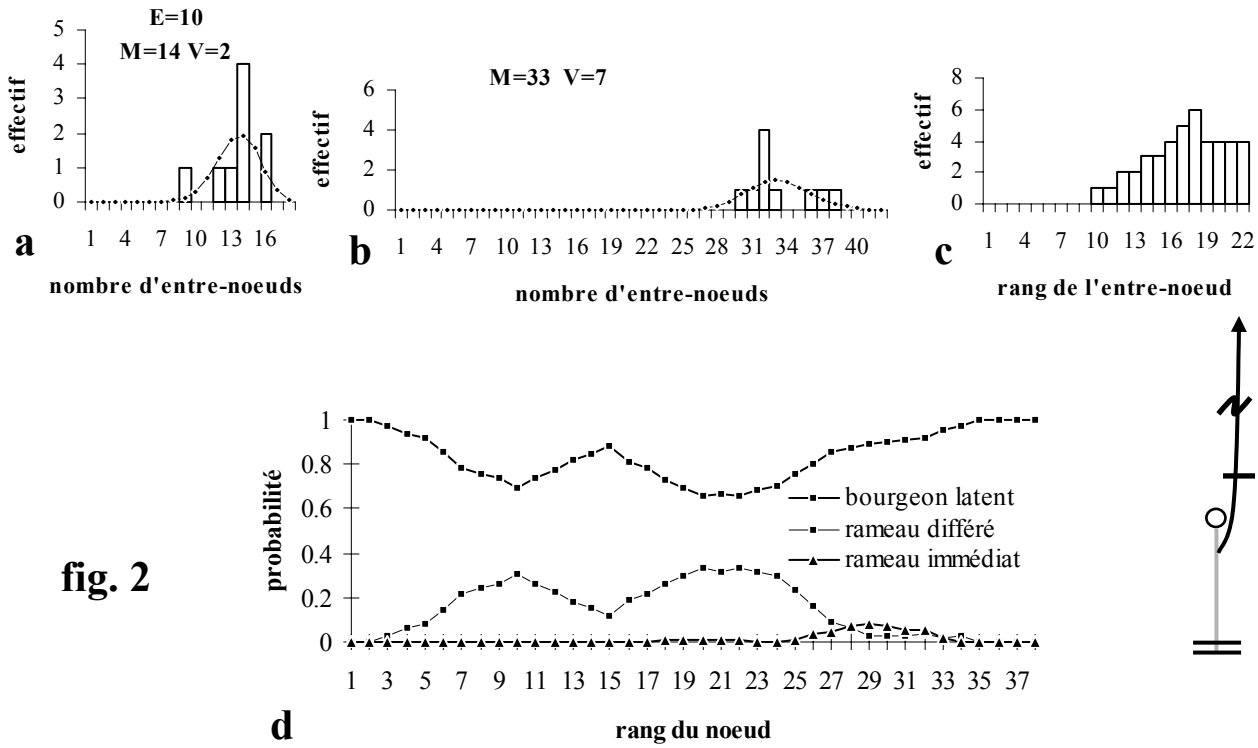


Planche 50. **Structure des pousses tricycliques végétatives et florifères.**

Figure 1. Distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles (**a**) et du rang des entre-nœuds courts (**b**) à partir de la base de pousses végétatives de *Juglans regia* (individus âgé de 4 ans).

Figure 2. Distribution du nombre d'entre-nœuds des première unités de croissance (**a**), des pousses relais (**b**), distribution du rang des entre-nœuds courts à partir de la base de la pousse relais (**c**) et probabilité d'observation d'un rameau en fonction du rang du nœud du sommet à la base de la pousse relais (**d**) pour des pousses florifères de *Juglans regia* (individus âgés de 8 ans). La pousse relais correspond à la partie représentée en trait noir sur le schéma de la pousse florifère tricyclique.

4.2.3. Pousses tricycliques

4.2.3.1. Pousses tricycliques végétatives

Sur un échantillon d'individus de *Juglans regia* âgés de 4 ans (site de Jarcieu), un petit nombre de pousses tricycliques a été observé parmi les pousses annuelles du tronc. En effet, les proportions de pousses mono-, bi- et tricycliques étaient respectivement 59%, 34% et 7%.

Les pousses tricycliques montrent deux zones d'entre-nœuds courts associées, chacune, à des cicatrices de feuilles à limbe réduit. A partie de la base des pousses annuelles, le rang moyen des entre-nœuds courts est 13 pour la première zone. Le rang moyen des entre-nœuds courts est pour la deuxième zone (**pl. 50, fig. 1**). Ces valeurs sont similaires à celles obtenues pour les pousses bicycliques dans les mêmes conditions de croissance. Les pousses tricycliques possèdent en moyenne 31 entre-nœuds (**pl. 50, fig. 1)**. Cette valeur est comparable à celle du nombre moyen d'entre-nœuds des pousses bicycliques qui est 29 ou 32 selon la position de la zone d'entre-nœuds courts sur la pousse (**pl. 45, fig. 1a** et **fig. 2a**).

Sur des individus de MJ209xRA âgés de 4 ans (site d'Antagnac), 5 pousses tricycliques ont été observées. La position des zones d'entre-nœuds courts sur la pousse annuelle et le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses annuelles tricycliques sont similaires à ceux des pousses bicycliques (**pl. 45, fig. 1c** et **2c**).

4.2.3.2. Pousses tricycliques florifères

Pour des individus de *Juglans regia* âgés de 8 ans (site de Toulenne), un petit nombre de pousses florifères tricycliques ont été analysées.

Le premier bourgeon latéral sous l'inflorescence donne naissance à un œil à cou suivi d'une deuxième unité de croissance. La troisième unité de croissance est séparée de la deuxième par une zone d'entre-nœuds courts ou une zone de ralentissement de croissance.

Position de la zone de ralentissement de croissance sur la pousse annuelle

La distribution du rang des entre-nœuds courts situés entre la deuxième et la troisième unité de croissance des pousses végétatives tricycliques est similaire à celle du rang des entre-nœuds courts situés entre la deuxième et la troisième unité de croissance des pousses florifères tricycliques (**pl. 50, fig. 1b** et **fig. 2c**).

Répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Pour l'analyse de la ramification, 7 pousses ayant un nombre similaire d'entre-nœuds (33±2 entre-nœuds), mais ayant mis en place deux axes relais à la suite de leur floraison terminale, ont été ajoutées à l'échantillon de pousses précédent.

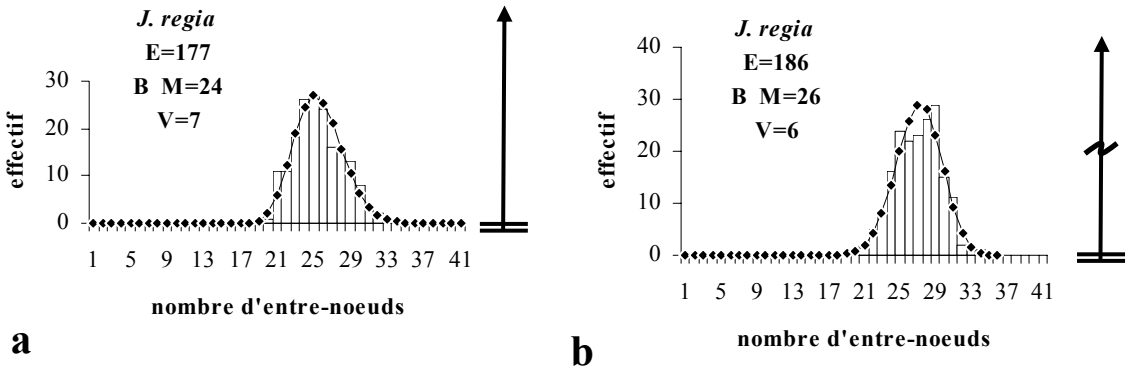


Planche 51. Croissance de plants d'un an en pépinière. Distributions du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles monocycliques (a) et bicycliques (b) d'individus de *Juglans regia* âgés d'un an.
B : loi binomiale ; E : effectif de pousses ; M : moyenne ; V : variance.

Sur la pousse relais composée de deux unités de croissance séparées par une zone de ralentissement de croissance, la probabilité pour un nœud d'être ramifié diminue dans la partie médiane de la zone ramifiée. Dans la partie basale de la pousse, on observe des rameaux à développement immédiat (**pl. 49, fig. 2d**). La zone ramifiée de ces pousses est composée de deux zones ramifiées séparées par une zone peu ramifiée. Un à deux rameaux à développement immédiat (**tabl. 23**) peuvent se développer dans la partie basale de la pousse.

Tableau 23. Nombre et position des rameaux sur des pousses florifères tricycliques de *Juglans regia* de 8 ans.

Effectif (« E ») de l'échantillon ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), de rameaux à développement immédiat (« rmx imm »), de rameaux à développement différé d'un an (« rmx diff »), de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de l'unité de croissance) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un œil à cou dans le cas de l'UC1 ou un rameau immédiat dans le cas des UC2-UC3 (« rm »), du premier nœud portant un rameau différé d'un an (« rm diff »). « UC » : unité de croissance.

Type d'UC	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx imm	Nb rmx diff	Nb rmx	Rg 1er rm	Rg 1er rm diff
UC1	9	14±2	12±3	1±0	1±1	2±1	1±0	2±0
UC2-UC3	17	33±3	27±3	0,5±1	5±2	6±2	25±4	9±4

5. VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE LA STRUCTURE DES POUSSES ANNUELLES

5.1. *Juglans regia*

5.1.1. Variation de la structure des pousses annuelles au cours de l'ontogénie

5.1.1.1. Plant de un an

En pépinière (site de L'Albenc), pour une même année de croissance, les plants forment une pousse végétative monocyclique ou bicyclique. Les pousses bicycliques montrent une zone d'entre-nœuds courts associés à des feuilles à limbe réduit. Pour les deux types de pousses, la distribution du nombre d'entre-nœuds par pousse s'ajuste correctement par une loi binomiale (**pl. 51**).

Tableau 24. Caractéristiques des pousses mono- et bicycliques de plants de *Juglans regia* âgés de un an.

Effectif (« E ») de l'échantillon ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) de paires de cataphylles basales (« p. cataph. ») et d'entre-nœuds (« en ») ; longueur moyenne (±écart type) des pousses.

	Pousses monocycliques				Pousses bicycliques			
Année	E	Nb p. cataph.	Nb en	Longueur (cm)	E	Nb p. cataph.	Nb en	Longueur (cm)
1989	0	–	–	–	100	8±1	22±3	24,1±9,5
1991	177	8±1	24±3	30,6±5,7	186	8±1	26±2	30,6±5,8

Le nombre de paires de cataphylles à la base des plants (la paire de cotylédons incluse) est équivalent entre les deux types de pousses annuelles. Pour l'année de croissance 1991, le nombre moyen d'entre-nœuds varie de 2 entre les pousses mono- et bicycliques (**tabl. 24**). Pour les pousses bicycliques, leur nombre moyen d'entre-nœuds varie de 4 entre les deux années de croissance observées (**tabl. 24**).

5.1.1.2. Jeune arbre : édification du tronc et mise en place des premières branches

En pépinière

Pour l'année de croissance 1989, la dernière année de croissance de plants de un et deux ans a été analysée (site de L'Albenc). Le plant d'un an possède en moyenne 22±3 entre-nœuds pour une longueur moyenne de 24,1±9,5 cm. La dernière pousse annuelle du plant de deux ans possède en moyenne 26±2 entre-nœuds pour une longueur moyenne de 105,3±21,3 cm. On observe donc une nette augmentation de la longueur de la pousse entre les plants de un an et deux ans.

En plantation

Les pousses annuelles successives d'individus de *Juglans regia* âgés de 5 ans en plantation (site de Poët-Laval) ont été analysées. Le bourgeon terminal de la tige émet une pousse végétative courte l'année de transplantation (1992). Par la suite, les pousses annuelles successives du tronc montrent un nombre moyen d'entre-nœuds et une longueur moyenne qui ont tendance à augmenter progressivement (**tabl. 25**).

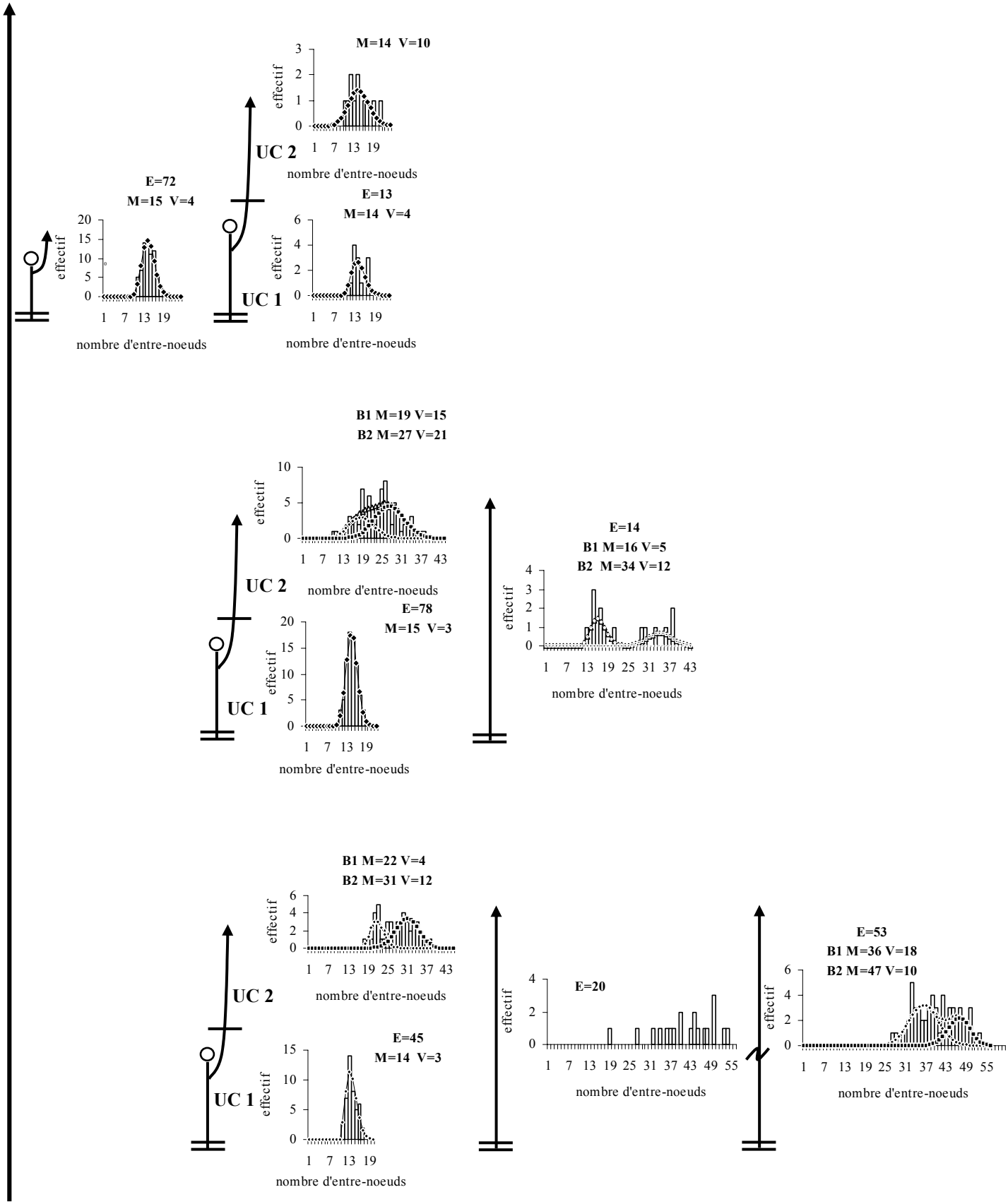


Planche 52. Axes dominants de la cime de *J. regia* : évolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds en fonction du type de pousses annuelles (pousses végétatives mono- et bicycliques, pousses florifères mono- et bicycliques et pousses monocycliques avec œil à cou) selon l'âge des arbres (8, 13, 19 ans). L'augmentation de l'âge est indiquée par la flèche.

Première unité de croissance (UC1) et deuxième unité de croissance (UC2) des pousses florifères bicycliques.

E : effectif ; M : moyenne ; V : variance; B1 : première loi binomiale du mélange ; B2 : deuxième loi binomiale du mélange.(-) : arrêt de croissance intra-annuel ; (”) : ralentissement de croissance; (o) : inflorescence terminale; (=) : arrêt de croissance inter-annuel.

Tableau 25. Evolution des caractéristiques globales des pousses annuelles végétatives successives de *J. regia*, de 1 à 5 ans.

Nombre moyen d'entre-nœuds (±écart-type) et longueur moyenne (±écart-type) des pousses annuelles (effectif=25). n.m. : non mesuré.

Année de croissance	1991	1992	1993	1994	1995
Nombre d'entre-nœuds	25±3	n.m.	18±2	22±3	16±3
Longueur (cm)	30,6±3,8	13,2±4,2	33,2±12,8	43,0±21,7	36,7±20,0

Sur des individus âgés de 6 ans (site de Saint-Marcellin), la dernière pousse annuelle du tronc possède en moyenne 34± 3 entre-nœuds pour une longueur moyenne de 121,5±14,2 cm.

5.1.1.3. Arbre adulte et édification de la cime

Les échantillons de pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans regia*, variété Solèze (8 ans, site de Toulenne), Franquette (13 ans, site de Toulenne) et Parisienne (19 ans, site de l'Ile d'Arçin). Les trois dernières pousses annuelles d'axes vigoureux positionnés dans la partie supérieure de la cime ont été étudiées sur ces arbres. Les axes échantillonnés sont des axes dominants orthotropes qui sont constitués d'une succession d'axes relais et qui portent des axes latéraux.

Types de pousses annuelles, nombres d'entre-nœuds et longueurs des pousses constitutives de l'axe dominant orthotrope

Chez les arbres âgés de 8 ans, on observe des pousses végétatives monocycliques longues et bicycliques et des pousses florifères bicycliques. Chez les arbres âgés de 13 ans, les pousses végétatives bicycliques disparaissent. Chez les arbres âgés de 19 ans, les axes dominants sont composés de pousses florifères mono- et plus rarement bicycliques. Les pousses florifères possèdent un œil à cou. Le nombre d'entre-nœuds de la deuxième unité de croissance des pousses florifères bicycliques est plus petit que sur les individus plus jeunes.

Pour les pousses florifères, le nombre moyen d'entre-nœuds de la première unité de croissance (c'est-à-dire la pousse printanière) reste relativement constant avec l'augmentation de l'âge des individus. Pour les autres types morphologiques de pousses annuelles, le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses tend à diminuer avec l'augmentation de l'âge des arbres (**pl. 52**).

Pour un même type morphologique de pousse, la longueur diminue progressivement avec l'augmentation de l'âge des individus. Cette évolution est observée pour tous les types morphologiques de pousses annuelles (**tabl. 26**).

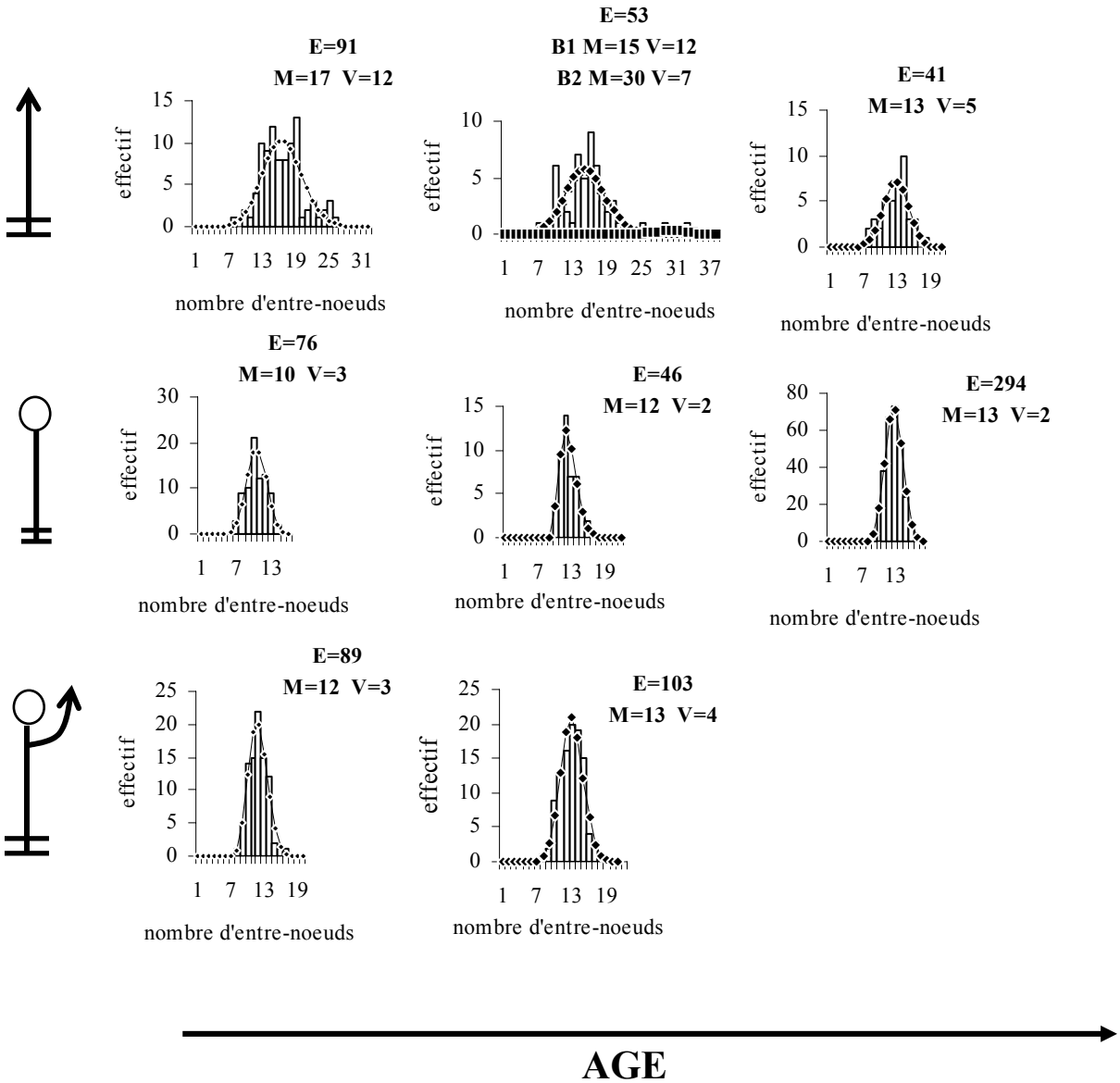


Planche 53. Axes latéraux dans la cime d'individus de *Juglans regia* : évolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds en fonction du type de pousses annuelles (pousses végétatives monocycliques, pousses florifères monocycliques avec ou sans œil à cou) selon l'âge des arbres (8, 13 et 19 ans).

E : effectif ; M : moyenne ; V : variance; B1 : première loi binomiale du mélange; B2 : deuxième loi binomiale du mélange.

(o) : inflorescence terminale; (=) : arrêt de croissance inter-annuel.

Types de pousses annuelles, nombres d'entre-nœuds et les longueurs des pousses constitutives des axes latéraux

Chez les individus âgés de 8 et 13 ans, les axes latéraux sont constitués de pousses monocycliques végétatives, florifères avec et sans œil à cou tandis que chez les individus âgés de 19 ans, seules les pousses florifères sans œil à cou sont observées. Le nombre d'entre-nœuds des pousses végétatives diminue entre les trois échantillons de pousses alors que celui des pousses florifères reste relativement constant. Chez les arbres âgés de 19 ans, le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses végétatives est similaire à celui des pousses florifères monocycliques (**pl. 53**). Pour un même type morphologique de pousse, la longueur diminue progressivement avec l'augmentation de l'âge des individus. Chez les arbres âgés de 19 ans, les pousses végétatives ont une longueur moyenne inférieure à celle des pousses florifères (**tabl. 26**).

Tableau 26. Longueur des différents types de pousses annuelles de *Juglans regia* en fonction de leur âge (et du site).

Effectif (« E ») des pousses échantillonnées ; longueur moyenne (±écart-type) des pousses. Pousses annuelles florifères monocycliques (« paf mono »), sans ou avec œil à cou (« oc ») ; première (« paf uc1 ») et deuxième (« paf uc2 ») unités de croissance des pousses annuelles florifères bicycliques ; pousses annuelles végétatives (« pav »).

Age	8 ans		13 ans		19 ans	
Type de pousses	E	Longueur (cm)	E	Longueur (cm)	E	Longueur (cm)
Axes orthotropes						
pav monocyclique	20	120,5±32,1	14	32,9±24,3		
pav bicyclique	53	106,3±28,1				
paf uc1 avec oc	45	22,6±9,6	78	19,7±7,5	13	17,9±8,9
longueur de l'oc		*6,7±5,2*		*3,8±2,5*		*5,3±2,4*
paf uc2	45	60,0±23,1	78	40,6±20,8	13	8,1±5,2
paf monocyclique avec oc					72	13,1±6,2
longueur de l'oc						*2,5±2,2*
Axes latéraux						
pav monocyclique	91	22,1±12,4	53	9,3±8,2	41	3,5±2,4
paf monocyclique	76	7,1±4,8	46	9,0±5,2	294	6,1±2,6
paf monocyclique avec oc	89	16,3±6,9	103	12,3±6,2		
longueur de l'oc		*2,4±2,3*		*2,0±1,5*		

Nombre et répartition des rameaux par pousse annuelle constitutive des axes dominants orthotropes

Le rang moyen du premier rameau à partir du sommet de la première, ou de la deuxième unité de croissance (**tabl. 27**), varie peu en fonction de l'âge des arbres porteurs. Le nombre moyen

de rameaux par pousse reste relativement constant pour la première unité de croissance florifère en fonction de l'âge (**tabl. 27**). Le nombre moyen d'entre-nœuds et le nombre moyen de rameaux de la deuxième unité de croissance des pousses bicycliques diminue entre des individus âgés de 8 et des individus âgés de 13 ans (**tabl. 27**).

Tableau 27. Nombre et position des rameaux sur des pousses annuelles florifères d'axes dominants de *J. regia*, en fonction du type de pousses et d'unités de croissance, et à différents âges.

Effectif (« E ») des pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), d'yeux à cou (« oc »), de rameaux différés d'un an (« rmx diff »), de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un œil à cou, du premier nœud portant un rameau différé d'un an. Pousses annuelles florifères monocycliques avec œil à cou (« paf mono avec oc ») ; première (« paf uc1 ») et deuxième (« paf uc2 ») unités de croissance des pousses annuelles florifères bicycliques.

Type de pousses et d'uc	E	Nb en	Nb bl	Nb oc	Nb rmx diff	Nb rmx	Rg 1er oc	Rg 1er rm diff
8 ans								
paf uc1 bicyclique	43	14±2	12±2	1±0	1±2	2±2	1±0	2±0
paf uc2 bicyclique 18-28 en	20	23±2	19±2		4±3	4±3		7±2
paf uc2 bicyclique 28-38 en	26	32±3	24±5		8±4	8±4		10±6
13 ans								
paf uc1 bicyclique	78	15±2	18±2	1±0	1±1	2±1	1±0	2±0
paf uc2 bicyclique 15-22 en	30	19±2			1±1	1±1		9±1
paf uc2 bicyclique 23-38 en	44	28±4	25±3		3±3	3±3		11±3
19 ans								
paf mono avec oc	65	14±2	12±2	1±0	2±1	3±1	1±0	2±0

Nombre et répartition des rameaux par pousse annuelle constitutive des axes latéraux

La répartition et le nombre de rameaux sur les pousses florifères varient peu en fonction de l'âge des individus (**tabl. 28**).

Tableau 28. Nombre et position des rameaux sur des pousses annuelles florifères d'axes latéraux de *J. regia*, en fonction du type de pousses et à différents âges.

Effectif (« E ») des pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), d'yeux à cou (« oc »), de rameaux différés d'un an (« rmx diff »), de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un œil à cou, du premier nœud portant un rameau différé d'un an. Pousses annuelles florifères monocycliques (« paf mono »), avec ou sans œil à cou (« oc »).

Age	Type de pousses annuelles	E	Nb en	Nb bl	Nb oc	Nb rmx diff	Nb rmx	Rg 1er oc	Rg 1er rm dif
8 ans	paf mono	71	10±2	9±2		2±1	2±1		1±1
8 ans	paf mono avec oc	85	12±2	9±2	1±0	2±1	3±1	1±0	2±0
13 ans	PAF monocyclique	46	12±2	11±2		2±1	2±1		1±1
13 ans	PAF monocyclique avec oc	98	13±2	11±2	1±0	1±1	2±1	1±0	2±0
19 ans	PAF monocyclique	133	13±2	11±2		2±1	2±1		1±0

5.1.1.4. Arbre adulte de 65 ans

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles

Sur un *Juglans regia* âgé de 65 ans (site de la Cure), les trois dernières années de croissance ont été analysées sur des branches basses. L'extrémité de ces branches est constituée de structures sympodiales composées de pousses monocycliques. Le nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles florifères varie peu tandis que leur longueur diminue en fonction de l'année de formation. Les pousses végétatives ont le même nombre d'entre-nœuds mais une longueur plus petite que les pousses florifères (**tabl. 29**). En 1996 et 97, les pousses végétatives étaient rares dans l'échantillon observé.

Tableau 29. Dimensions des pousses végétatives et florifères d'un individu de *J. regia*, âgé de 65 ans en fonction de l'année de formation des pousses.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en ») et longueur moyenne (±écart-type) des pousses.

	Pousses florifères			Pousses végétatives		
Année de croissance	E	Nb en	Longueur (cm)	E	Nb en	Longueur (cm)
1996	34	13±1	6,3±3,1			
1997	46	13±1	6,9±3,3			
1998	64	12±1	4,2±1,6	30	13±1	3±1,6

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de plus de 2 ans

Le nombre moyen de rameaux sur les pousses florifères monocycliques (**tabl. 30**) est identique à celui des pousses florifères portées par des arbres plus jeunes (**tabl. 27** et **28**). Sur les pousses formées en 1997, le rang moyen du premier rameau est décalé comparé aux

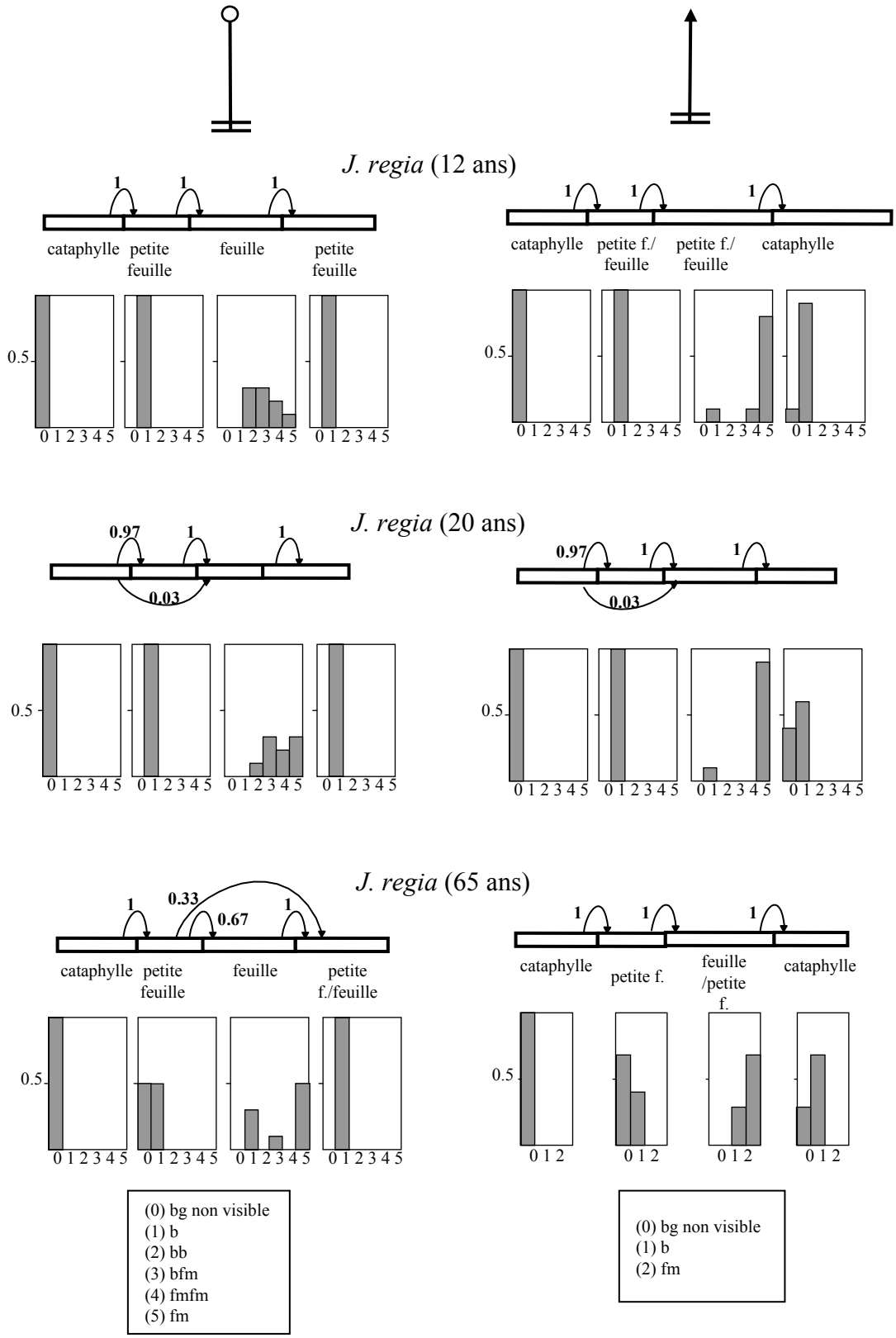


Planche 54. Représentation du modèle de répartition des types de productions axillaires et d'organes foliaires pour des pousses florifères (à gauche) et végétatives (à droite) en fonction de l'âge des arbres.
Chaque rectangle correspond à une zone et sa longueur est proportionnelle au nombre moyen de nœuds de la zone. (→) transition entre deux zones, la valeur correspond à la probabilité de transition. Pour chaque zone, la distribution des probabilités d'observation (ordonnées) des différents types de productions axillaires (abscisses) est représentée.

pousses formées en 1996. Cela résulte d'une mortalité fréquente du premier bourgeon axillaire sous l'inflorescence terminale.

Tableau 30. Nombre et position des rameaux des pousses florifères monocycliques d'un individu de *J. regia* âgé de 65 ans, en fonction de l'année de formation des pousses.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latéraux (« bl »), de rameaux florifères vivants (« rmx fl viv ») ou morts (« rmx fl morts »), de rameaux végétatifs (« rmx vég), total de rameaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau (« rm »).

Année de croissance	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx fl viv	Nb rmx fl morts	Nb rmx vég	Nb rmx	Rg 1er rm
1996	36	13±1	11±1	1±1	0,5±1	0,1±0	2±1	1±0
1997	48	13±1	11±1	1±1	0	1±1	2±1	2±1

5.1.1.5. Evolution de la structure des pousses annuelles monocycliques courtes en fonction de l'âge

Les pousses monocycliques florifères et végétatives situées à l'extrémité de branches basses ont été analysées sur des individus de *Juglans regia* âgés de 12, 20 (site de L'Albenc) et 65 ans (site de la Cure).

Pour les pousses florifères, le nombre moyen d'entre-nœuds reste relativement constant tandis que la longueur moyenne des pousses tend à diminuer avec l'âge des arbres (**tabl. 31**). Les pousses végétatives de l'individu âgé de 12 ans ont un nombre moyen d'entre-nœuds et une longueur moyenne plus grands que celles des individus âgés de 20 et 65 ans qui, eux, montrent une taille similaire (**tabl. 31**).

Concernant les pousses florifères et végétatives d'un an, les modèles de répartition de types d'organes foliaires et de types de productions axillaires présentent 4 zones successives (**pl. 54**) :

(1) zone de cataphylles ;

(2) zone de petites feuilles associés à un bourgeon ;

(3) zone de feuilles associées à une combinaison de bourgeon et d'inflorescences mâles ;

(4) zone de petites feuilles associées à un bourgeon, dans le cas des pousses florifères, ou de cataphylles associées à un bourgeon, dans le cas des pousses végétatives.

Pour les pousses florifères, les probabilités d'observation des différents types de productions axillaires dans la troisième zone varient avec l'augmentation de l'âge des individus. En effet, les types de productions axillaires « deux bourgeons » et la combinaison « un bourgeon et une inflorescence mâle » tendent à disparaître au profit des types de productions : « un bourgeon ou une inflorescence mâle » (**pl. 54**).

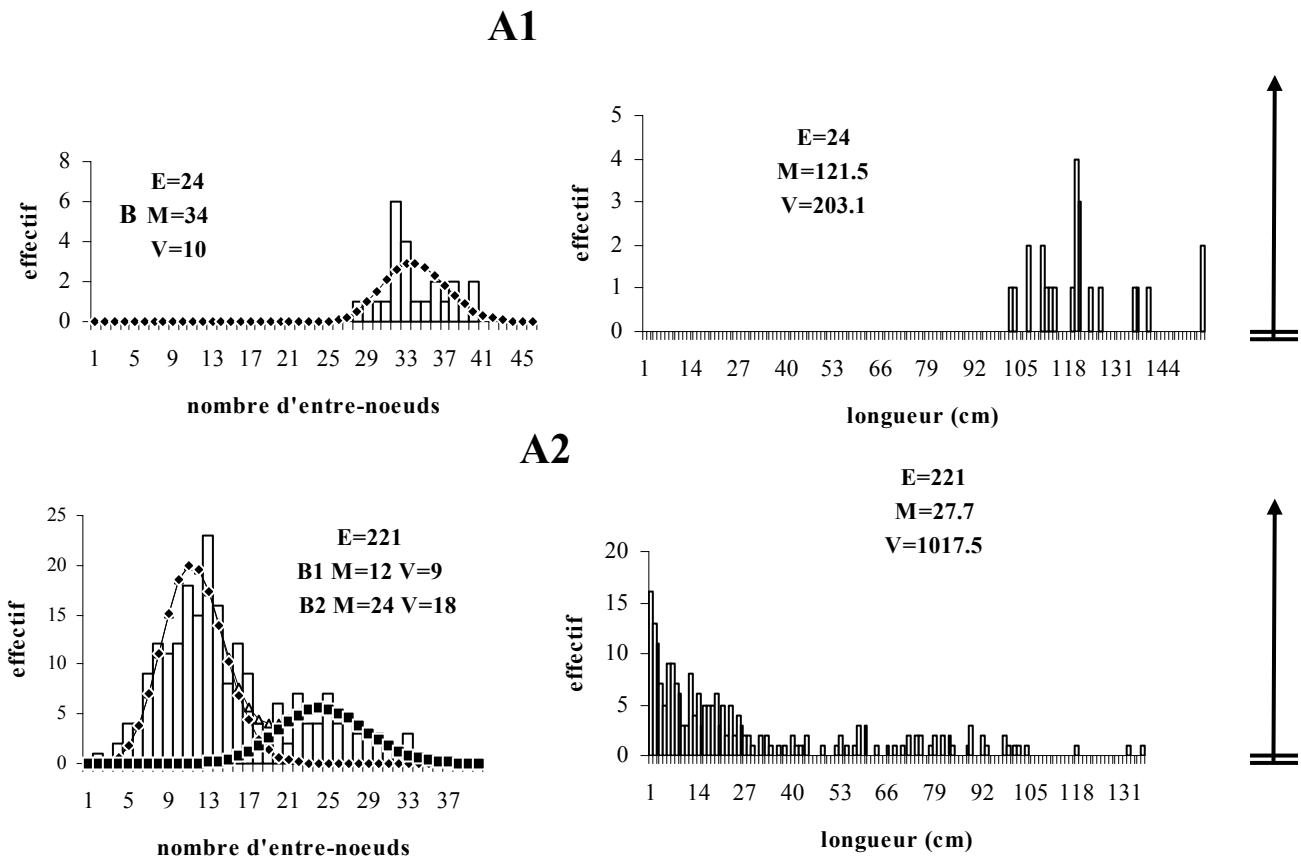


Planche 55. Evolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles en fonction de l'ordre de ramification pour une année donnée sur des individus de *Juglans regia* âgés de 6 ans.
E : effectif ; M : moyenne ; V : variance; B1 : première loi binomiale du mélange; B2 : deuxième loi binomiale du mélange; B : loi binomiale.

Pour les pousses végétatives, les feuilles sont associées uniquement à un bourgeon ou à une inflorescence mâle. Les pousses portées par l'arbre âgé de 65 ans sont caractérisées par une plus petite probabilité d'observation d'inflorescences mâles (**pl. 54**).

Tableau 31. Dimensions des pousses annuelles monocycliques courtes de *J. regia*, en fonction de l'âge.

Effectif (« E ») de l'échantillon ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds et longueur moyenne (±écart-type) des pousses.

Type de pousse	Age des arbres	E	Nb d'entre-nœuds	Longueur (cm)
Pousses florifères	12	36	14±1	8,3±2,9
	20	67	12±1	5,5±2,4
	65	61	12±1	4,2±1,3
Pousses végétatives	12	26	16±3	7,9±4,8
	20	109	12±2	3,2±1,0
	65	29	13±1	3,0±1,3

5.1.2. Variation de la structure des pousses annuelles en fonction de l'ordre de ramification des axes

Cette analyse concerne des individus de *Juglans regia* âgés de 6 ans (site de Saint-Marcellin). Toutes les pousses sont végétatives et monocycliques. Pour une année donnée, la distribution du nombre d'entre-nœuds par pousse annuelle est unimodale pour les pousses du tronc (A1) et bimodale pour les pousses des branches (A2). La distribution bimodale est ajustée par un mélange de lois. La composante du mélange de moyenne la plus petite correspond aux pousses annuelles constitutives des rameaux courts portées par le tronc. La composante du mélange de moyenne la plus grande se rapporte aux pousses annuelles constitutives des branches. Le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne diminuent entre les pousses annuelles du tronc et celles des branches (**pl. 55**).

5.1.3. Variation de la structure des pousses annuelles en fonction de la densité du couvert forestier

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses monocycliques végétatives

La croissance d'individus de *Juglans regia* (site de Pont-St-Esprit) poussant en sous-bois a été analysée. Ces jeunes arbres âgés de 6-11 ans montrent un tronc avec des pousses annuelles monocycliques végétatives ayant en moyenne 10±2 entre-nœuds et une longueur de 9,4±7,9 cm (effectif : 155 pousses). Les pousses annuelles successives du tronc ont un nombre moyen d'entre-nœuds, une longueur moyenne et un diamètre basal moyen relativement constants entre les années successives (**pl. 56, fig. 1a**). Le diamètre a été mesuré au cours de l'hiver

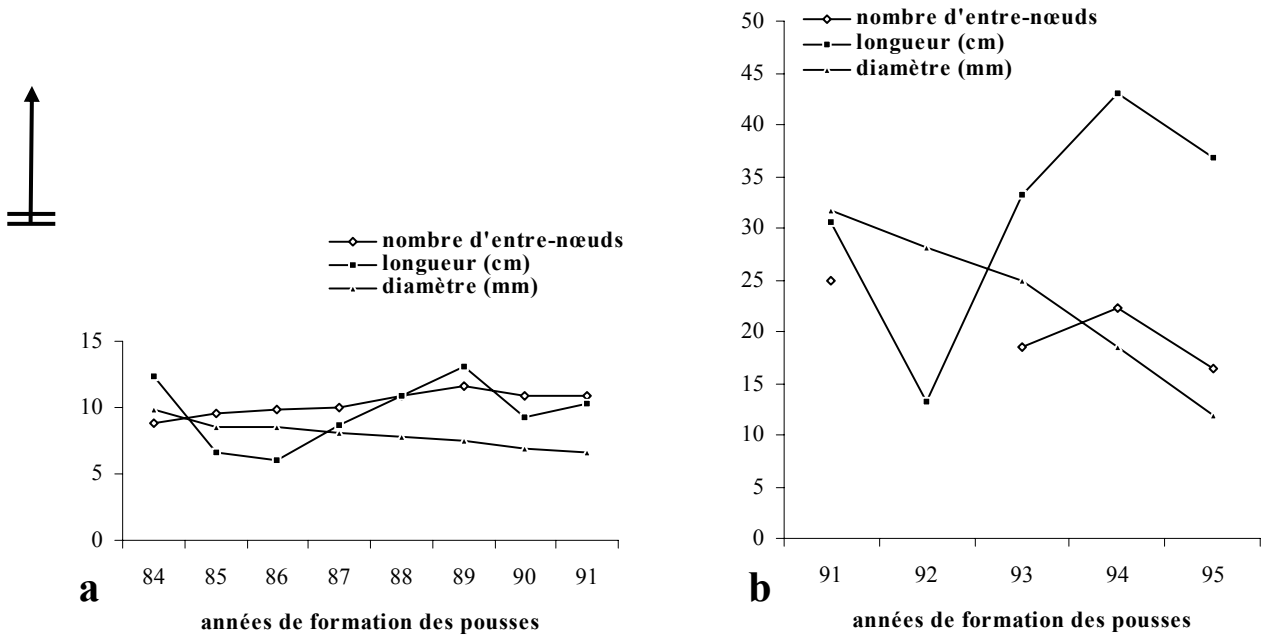


fig. 1

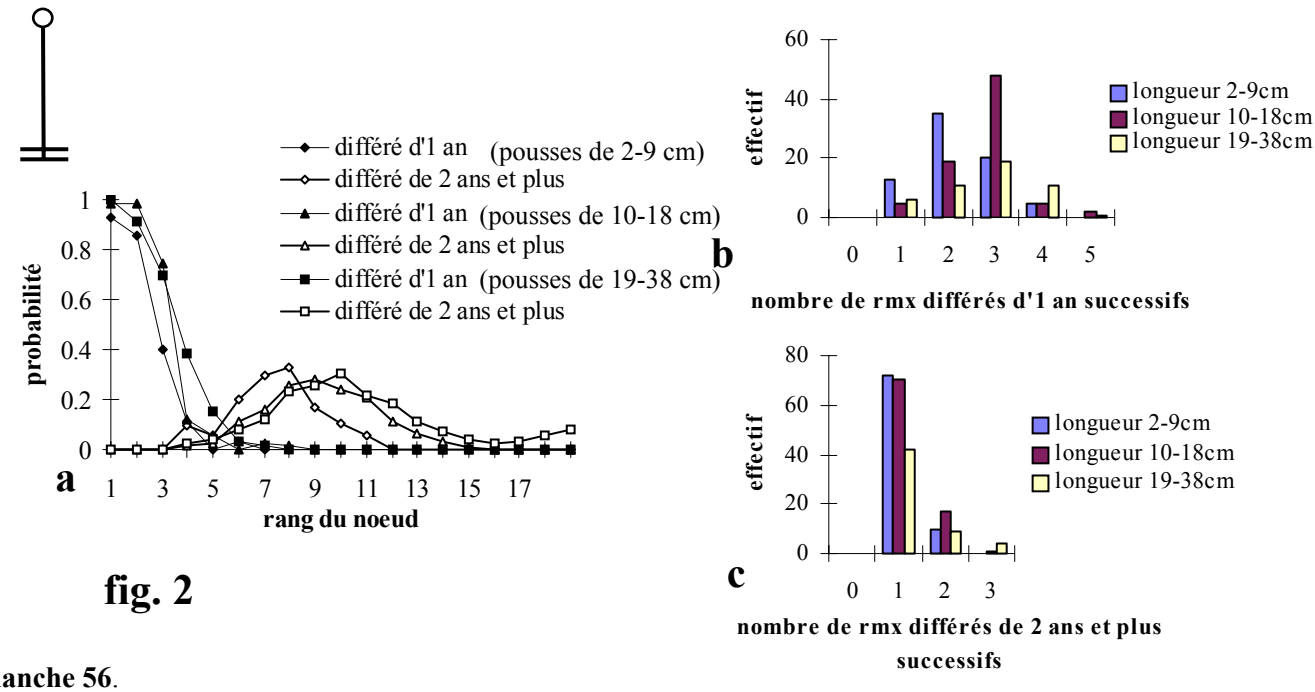


fig. 2

Planche 56.

Figure 1. Nombre moyen d'entre-nœuds, longueur moyenne et diamètre basal moyen en fonction de l'année de formation des pousses annuelles pour des individus de *Juglans regia* d'âge comparable poussant en sous-bois (**a**) et en milieu ouvert (**b**).

Figure 2. Répartition des rameaux après une mort des axes sur des pousses annuelles florifères monocycliques de *Juglans regia* de longueur croissante : 2-9cm, 10-18 cm et 19-38 cm. Probabilité d'observation d'un rameau en fonction du rang du nœud du sommet à la base des pousses (**a**) ; distribution du nombre de rameaux successifs différés d'un an (**b**), du nombre de rameaux successifs différés de 2 ans (**c**).

1992 pour toutes les pousses annuelles. Par l'analyse du diamètre basal des pousses successives du tronc, on caractérise la forme cylindrique du tronc des individus (**pl. 56, fig. 1a**).

La croissance de ces individus à été comparée à la croissance des individus de *Juglans regia* âgés de 5 ans (site de Poët-Laval) poussant en milieu ouvert. Le tronc de jeunes arbres âgés de 5 ans poussant en milieu ouvert possède des pousses annuelles monocycliques successives dont la valeur des paramètres de croissance est nettement plus grande. Par ailleurs, cette valeur évolue nettement au cours des premières années de croissance (**pl. 56, fig. 1b**). Par l'analyse du diamètre basal des pousses successives du tronc, on caractérise la forme conique du tronc des individus (**pl. 56, fig. 1b**).

5.1.4. Variation de la structure des pousses annuelles après le dépérissement des axes

Dans la partie basse de la cime d'un individu de *Juglans regia*, adulte et dépérissant âgé de 25 ans (site de L'Albenc), suite à la mort des pousses annuelles de l'extrémité des axes en 1989, des rameaux à développement différés de 2 à 5 ans selon l'année de croissance des pousses porteuses ont été émis au printemps suivant et correspondent à des structures réitérées.

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles

Les pousses annuelles porteuses, monocycliques et florifères, présentent en moyenne 14±2 entre-nœuds et une longueur moyenne de 13,5±7,5 cm (effectif : 186 pousses). Les structures réitérées âgées de 2 ans sont constituées d'une pousse végétative monocyclique ayant en moyenne 12±4 entre-nœuds et une longueur de 4,3±5,0 cm suivie, soit, d'une pousse florifère monocyclique avec en moyenne 12±1,0 entre-nœuds et une longueur de 7,9±4,9 cm. (effectif : 240 pousses), soit, d'une pousse végétative monocyclique ayant 10±2 entre-nœuds et une longueur moyenne de 2,4±2,4 cm (effectif : 48 pousses). La longueur moyenne des pousses monocycliques composant les complexes réitérés est nettement plus petite que celle des pousses séquentielles et porteuses.

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de plus de 2 ans

La répartition des rameaux à développement différé a été étudiée sur des pousses florifères monocycliques âgées de 4 à 7 ans. Les pousses de l'échantillon ont été analysées indépendamment de l'année de croissance et regroupées en trois classes de longueur croissante : 2-9cm (effectif : 70 pousses), 10-18 cm (effectif : 74 pousses) et 19-38 cm (effectif : 42 pousses). Les nombres moyens d'entre-nœuds des pousses sont respectivement 12±1, 14±1 et 16±2.

Les rameaux séquentiels (c'est-à-dire différés d'un an) sont acrotones tandis que les rameaux à développement différé de 2 ans et plus sont mésotones à basitones sur les pousses florifères

monocycliques (**pl. 56, fig. 2a**). Les pousses annuelles de 10-18 et 19-38 cm possèdent en moyenne 1 rameau séquentiel de plus que les pousses de 2-9 cm (**pl. 56, fig. 2b**). Par contre, leur nombre moyen de rameaux à développement différé de 2 ans et plus est similaire (**pl. 56, fig. 1c**).

5.2. *Juglans nigra*

5.2.1. Variation de la structure des pousses annuelles au cours de l'ontogénie

5.2.1.1. Plant de un an

En pépinière (site de L'Albenc), pour une même année de croissance, les plants montrent une pousse végétative mono- ou bicyclique. Les pousses bicycliques ont une zone d'entre-nœuds courts associés à des feuilles à limbe réduit. Pour les deux types de pousses, la distribution du nombre d'entre-nœuds par pousse s'ajuste correctement à une loi binomiale. Entre ces deux types pousses, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne varient peu (**tabl. 32**).

Tableau 32. Dimensions des pousses mono- et bicycliques de plants d'un an de *Juglans nigra* (année 1989).

Effectif (« E ») de l'échantillon ; nombre moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« Nb en ») et longueur moyenne (±écart-type) des pousses.

Pousses monocycliques			Pousses bicycliques		
E	Nb en	Longueur (cm)	E	Nb en	Longueur (cm)
77	32±4	63,1±12,9	145	32±5	62,3±13,2

5.2.1.2. L'arbre adulte

Sur un individu de *Juglans nigra* âgés de 30 ans (site de Gennes), la croissance des trois dernières pousses annuelles de branches basses a été analysée. L'extrémité de ces branches est constituée de modules composés de 2 ou 3 pousses annuelles. Toutes les pousses annuelles florifères ou végétatives sont monocycliques. Les pousses florifères (effectif=43, 12±2 entre-nœuds, 6,3±3,0 cm) ont un nombre moyen d'entre-nœuds et une longueur moyenne similaires à ceux des pousses végétatives (effectif=57, 12±4 entre-nœuds, 7,3±6,6 cm).

5.2.2. Variation de la structure des pousses annuelles en fonction de la position architecturale

5.2.2.1. En fonction de la position des rameaux sur la branche

Les échantillons de pousses analysées proviennent d'un individu de *Juglans nigra* âgé de 5 ans (site de Manduel).

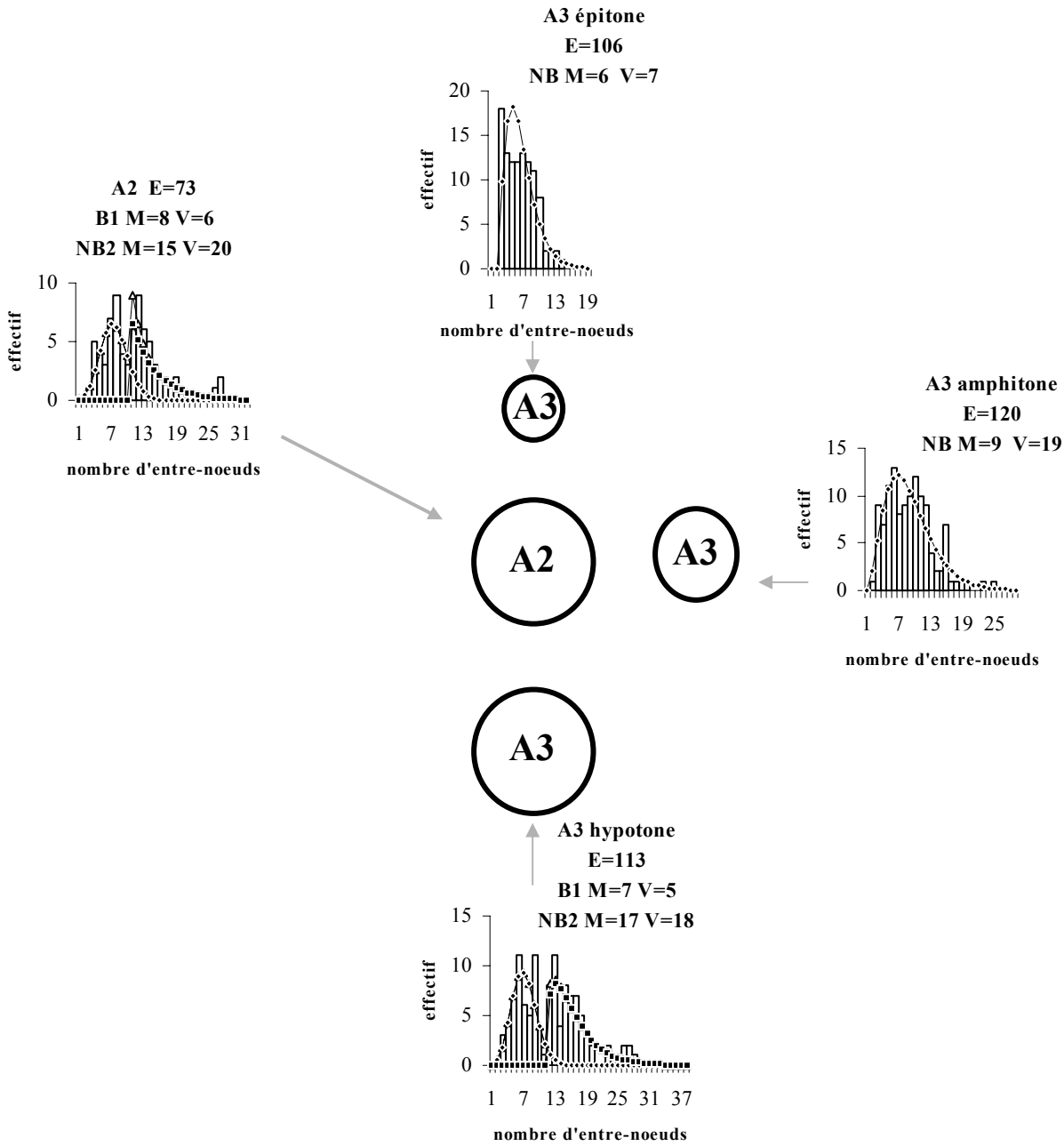


Planche 57. Evolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles en fonction de leur position architecturale sur les branches pour un individu de *Juglans nigra* âgé de 5 ans.

E : effectif ; M : moyenne ; V : variance; B1 : première loi binomiale du mélange; B2 : deuxième loi binomiale du mélange ; NB2 : deuxième loi binomiale négative du mélange.

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles

Les distributions du nombre d'entre-nœuds par pousse annuelle des branches et des rameaux positionnés sur la face inférieure des branches sont relativement proches. Le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses diminue progressivement entre les rameaux positionnés sur la face inférieure (rameaux hypotones), ceux localisées sur la face latérale (rameaux amphitones) et ceux positionnés sur la face supérieure (rameaux épitones) des branches (**pl. 57**). Les longueurs moyennes des rameaux hypotones, amphitones et épitones diminuent graduellement et sont respectivement : 29,0±26,2, 14,8±18,9 et 5,3±7,4 cm. La longueur moyenne (23,2±21,7 cm) des pousses des branches porteuses est proche de celle des pousses des rameaux hypotones.

5.2.2.2. En fonction de la réitération immédiate

Les échantillons de pousses analysées proviennent d'individus de *Juglans nigra* âgés de 14 ans (site de l'Ile d'Arçin). La croissance des deux dernières années d'axes dominants du sommet de la cime a été étudiée. Le sommet de leur cime est constitué de fourches dont la première composante correspond à l'axe porteur et la deuxième composante à un axe latéral relais mis en place par un processus de duplication de l'axe porteur.

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles

Les distributions du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles végétatives monocycliques sont bimodales pour les deux composantes de la fourche. Le nombre moyen d'entre-nœuds est légèrement plus grand pour les pousses annuelles des axes porteurs. La longueur moyenne des pousses constitutives des axes porteurs est 85,8±21,8 cm. tandis que celle des pousses constitutives des axes relais est 58,5±24,3 cm.

Les deux composantes de la fourche portent des rameaux végétatifs et florifères. Le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses de chaque type de rameaux est similaire entre les deux composantes (**pl. 58**). La longueur moyenne des pousses végétatives portées par les axes porteurs est 19,2±19,2 cm tandis que celle des pousses végétatives portées par les axes relais est 13,8±10,4 cm. Les pousses florifères portées par les axes porteurs ont une longueur moyenne de 6,8±10,4 cm, similaire à celle de 6,1±2,8 cm des pousses florifères portées par les axes relais.

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Les pousses annuelles de l'axe relais (A2 relais) et de l'axe porteur (A1) montrent un nombre moyen de rameaux similaire pour des pousses ayant un nombre d'entre-nœuds comparable. Sur les pousses annuelles végétatives, le nombre moyen de rameaux augmente avec le nombre d'entre-nœuds des pousses porteuses (**tabl. 33**).

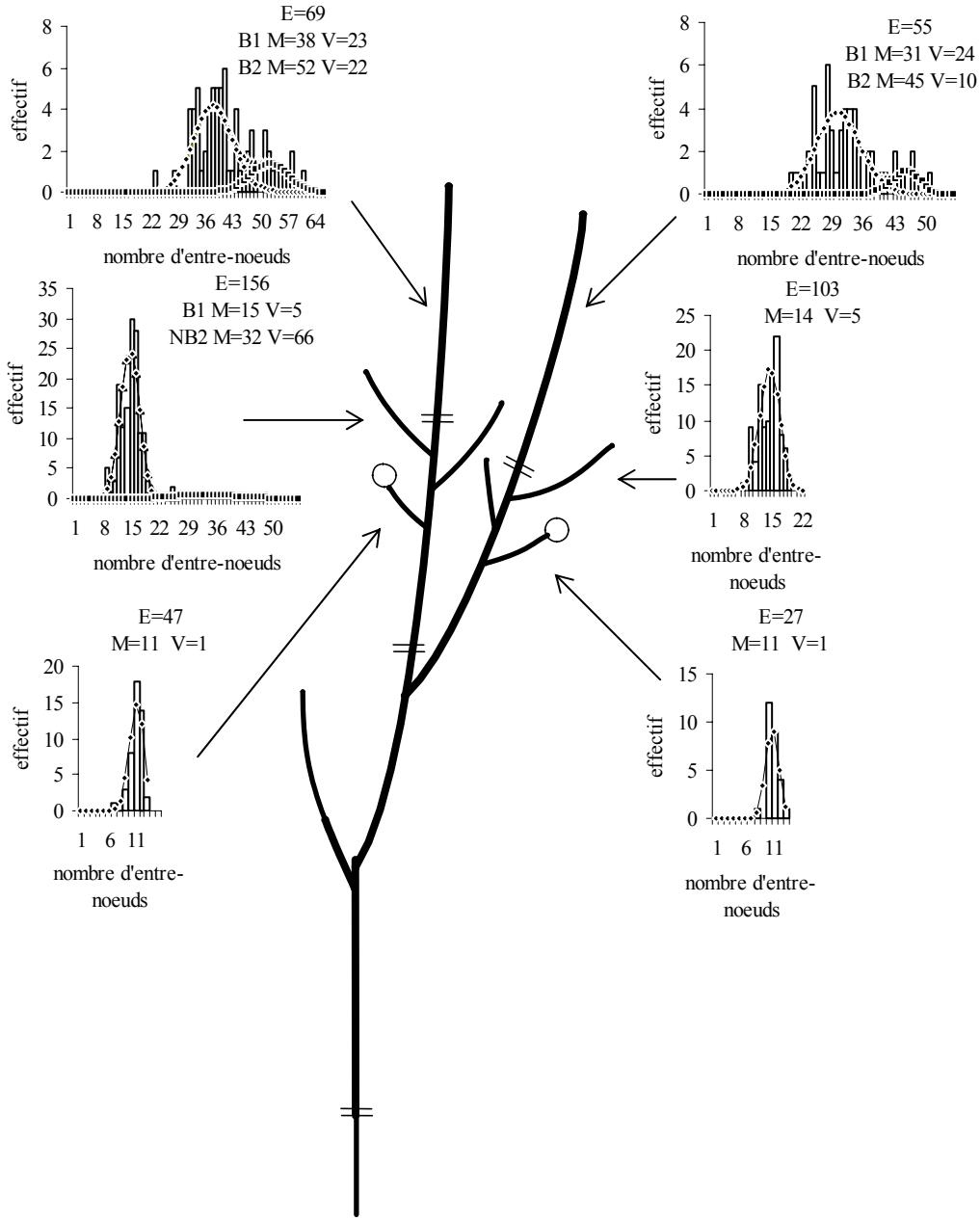


Planche 58. Evolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles en fonction de leur position architecturale pour des individus de *Juglans nigra* âgés de 14 ans.

E : effectif ; M : moyenne ; V : variance; B1 : première loi binomiale du mélange; B2 : deuxième loi binomiale du mélange ; NB2 : deuxième loi binomiale négative du mélange.

Tableau 33. Structure des pousses annuelles de *Juglans nigra*, individu âgé de 14 ans, en fonction de leur position architecturale et de leur longueur.

Effectif (« E ») de l'échantillon ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), de rameaux totaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau différé d'un an (« rm diff »).

Position et longueur de la pousse	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx	Rang 1er rm diff
A1 de 28-36 en	13	33±2	27±4	6±3	4±1
A1 de 37-57 en	25	41±4	31±4	10±4	5±2
A2 relais de 24-36 en	22	31±4	25±5	6±4	6±3
A2 relais de 37-48 en	12	42±4	34±4	8±3	7±4

5.2.2.3. En fonction de la position dans la couronne de l'arbre

Les échantillons de pousses proviennent des mêmes individus que ceux du paragraphe précédent.

Pour la même année de croissance, les pousses florifères monocycliques qui composent les rameaux courts du sommet de la cime possèdent un nombre moyen d'entre-nœuds de 11±1, qui est proche de celui (12±1) des pousses des rameaux courts positionnés sur les branches basses. En revanche, la longueur moyenne des pousses florifères monocycliques décroît de 6,8±2,2 cm, pour les rameaux courts du sommet de la cime, à 4,9±1,5 cm, pour les rameaux situés sur les branches basses. Une différence de vigueur (longueur des pousses) est donc observée entre les rameaux courts positionnés au sommet de la cime et les rameaux courts positionnés sur les branches basses.

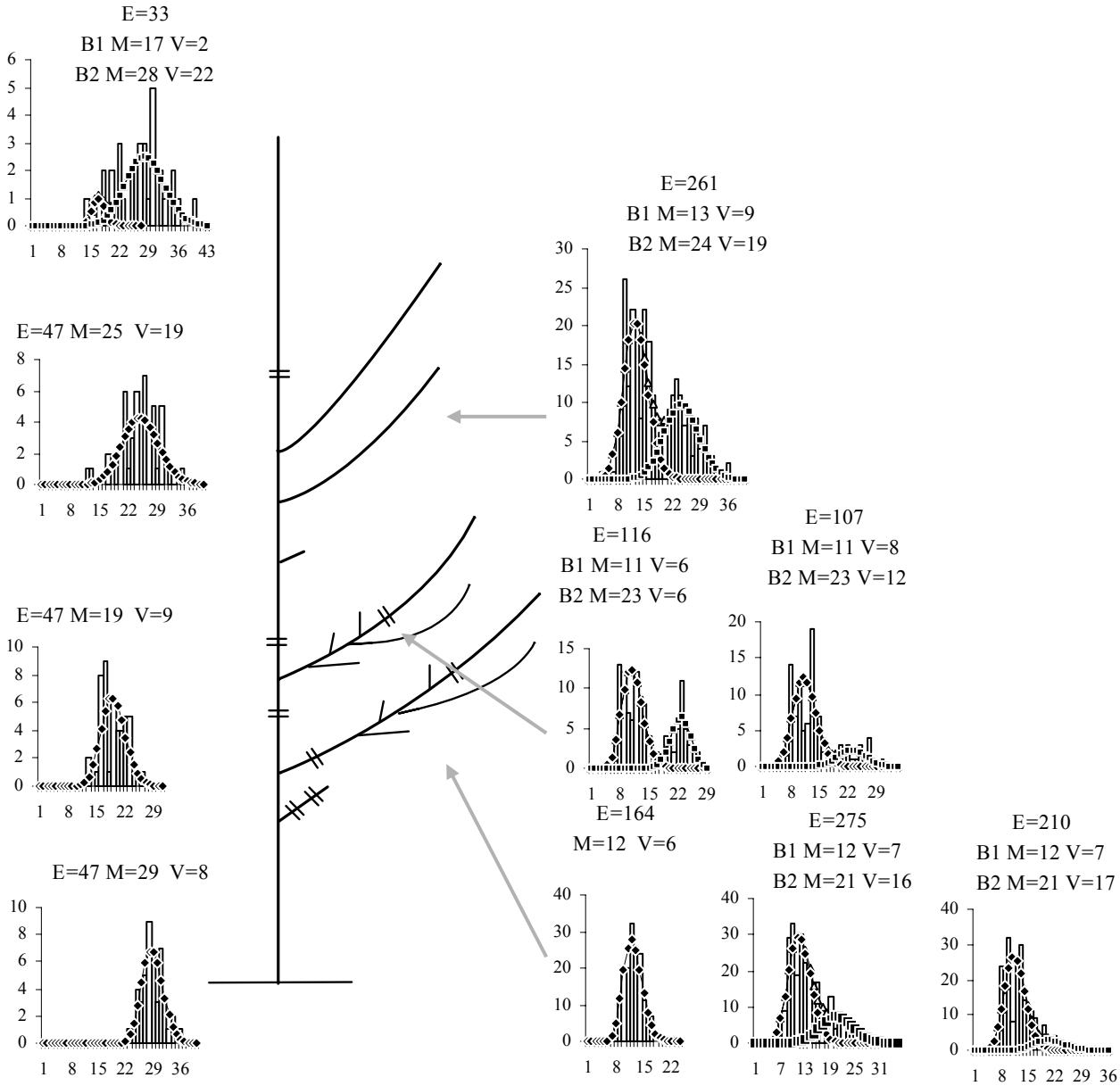


Planche 59. Evolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds (en abscisse) des pousses annuelles du tronc (à gauche) et des branches (à droite) en fonction de leur année de croissance sur des individus d'hybride MJ209xRA âgés de 4 ans.

Dans la représentation schématique de l'arbre, les longueurs sont proportionnelles à la longueur moyenne des pousses annuelles observées. E : effectif ; M : moyenne ; V : variance. Effectif de pousses en ordonnées.

Première (B1) et deuxième loi binomiale (B2) du mélange. (=) : arrêt de croissance hivernal.

5.3. Noyers hybrides interspécifiques

5.3.1. Variation de la structure des pousses annuelles au cours de l'ontogénie

5.3.1.1. Plant d'un an d'hybride MJ209xRA

En pépinière (site de L'Albenc), pour une même année de croissance, les plants montrent une pousse végétative mono- ou bicyclique. Les pousses bicycliques montrent une zone d'entre-nœuds courts associés à des feuilles à limbe réduit. Pour les deux types de pousses, la distribution du nombre d'entre-nœuds par pousse s'ajuste correctement par une loi binomiale. Pour les deux années de croissance : le nombre de paires de cataphylles à la base des plants (la paire de cotylédons incluse) est identique et le nombre moyen d'entre-nœuds varie peu entre les deux types de pousses annuelles ; les pousses bicycliques sont cependant légèrement plus courtes que les pousses monocycliques (**tabl. 34**).

Tableau 34. Caractéristiques des pousses mono- et bicycliques des plants de un an d'hybride MJ209xRA.

Effectif (« E ») de l'échantillon, nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) de paires de cataphylles basales (« p. cataph. ») et d'entre-nœuds (« en ») des pousses, longueur moyenne (±écart type) des pousses.

	Pousses monocycliques				Pousses bicycliques			
Année	E	Nb p. cataph.	Nb en	Longueur (cm)	E	Nb p. cataph.	Nb en	Longueur (cm)
1989	44	4±1	28±4	69,2±9,0	56	4±1	28±3	67,0±8,7
1991	848	4±1	29±4	67,2±12,6	117	4±1	30±3	63,5±12,2

5.3.1.2. Jeune arbre : édification du tronc et mise en place des premières branches

Les échantillons de pousses analysées proviennent d'individus d'hybride MJ209xRA de 4 ans.

Le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses annuelles du tronc diminue l'année de transplantation (1992) puis tend à augmenter au cours des années suivantes (1993 et 1994) (**pl. 59**).

Le rang moyen du premier rameau, compté à partir du sommet de la pousse, reste constant. La position des rameaux sur la pousse ne varie donc pas. Le nombre moyen de rameaux émis sur la pousse annuelle formée en 1993 est plus grand que le nombre moyen de rameaux émis sur les pousses formées en 1991 et en 1992 (**tabl. 35**).

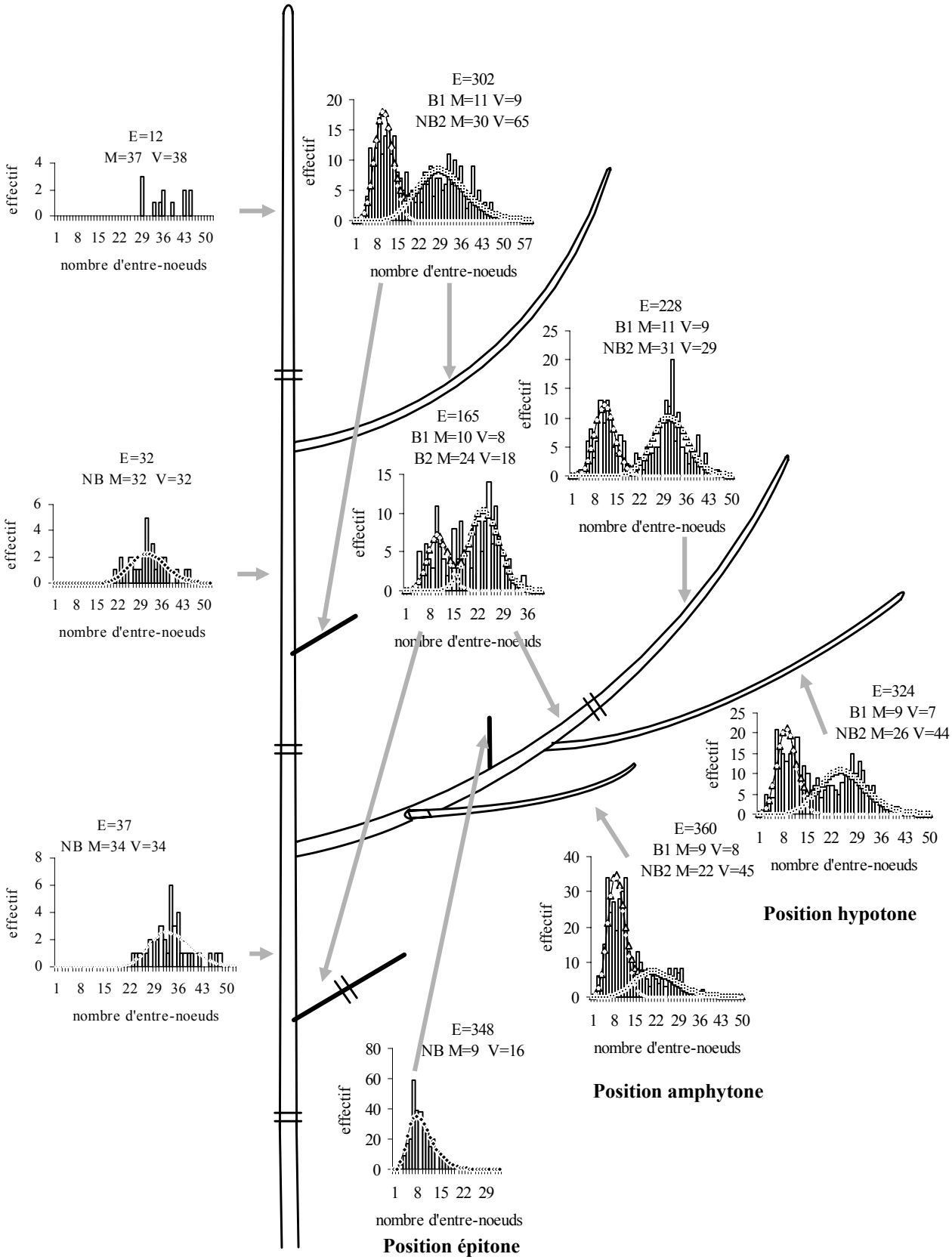


Planche 60. Evolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles en fonction de leur position architecturale dans l'arbre pour des individus d'hybride MJ209xRA âgés de 6 ans.

Les rameaux sont groupés en fonction de leur orientation sur les branches (hypotone, amphitone et épitone).

E : effectif ; M : moyenne ; V : variance.; B1 : première loi binomiale du mélange; NB2 : deuxième loi binomiale négative du mélange. (=) arrêt de croissance hivernal.

Tableau 35. Evolution de la structure des pousses annuelles végétatives successives du tronc de l'hybride MJ209xRA (individus âgés de 4 ans en 1994).

Effectif de l'échantillon (« E ») ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl ») et de rameaux (« rmx », rameaux courts et longs) ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) du premier rameau.

Année de croissance des pousses	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx	Rg 1er rameau
1991 (1ère pousse)	30	29±3	16±5	6±3	6±3
1992 (2ème pousse)	34	19±3	14±4	3±3	7±3
1993 (3ème pousse)	34	24±5	16±3	8±4	7±2

Au niveau du premier étage de branches, la distribution du nombre d'entre-nœuds de la première pousse annuelle des branches est unimodale avec une moyenne petite puis elle devient bimodale pour les étages de branches successifs suivants (**pl. 59**). Coordonnée à l'augmentation du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles du tronc, on observe une augmentation du nombre d'entre-nœuds des premières pousses annuelles des branches.

5.3.2. Variation de la structure des pousses annuelles en fonction de la position architecturale

Sur des individus d'hybride MJ209xRA âgés de 6 ans (site de Pertuis), les trois dernières années de croissance ont été analysées pour les trois catégories d'axes : tronc, branches et rameaux.

5.3.2.1. En fonction de l'ordre de ramification des axes

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles

Les distributions du nombre d'entre-nœuds par pousse du tronc et des branches sont bimodales. Le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses courtes (première composante de la distribution) portées par le tronc (A1) est très proche de celui des pousses courtes portées par les branches (A2). Le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses longues (deuxième composante de la distribution) composant les branches est similaire à celui des pousses longues portées sur la face inférieure des branches (**pl. 60**).

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Le rang moyen du premier rameau à partir du sommet des pousses annuelles est relativement similaire entre le tronc, les branches et les rameaux. La position médiane de la zone ramifiée sur la pousse reste relativement constante entre les trois catégories d'axes. Le nombre moyen de rameaux par pousse diminue progressivement du tronc (A1), aux branches (A2), puis aux rameaux (A3) hypotones et amphitones (**tabl. 36**). Les rameaux épitones ne sont généralement pas ramifiés.

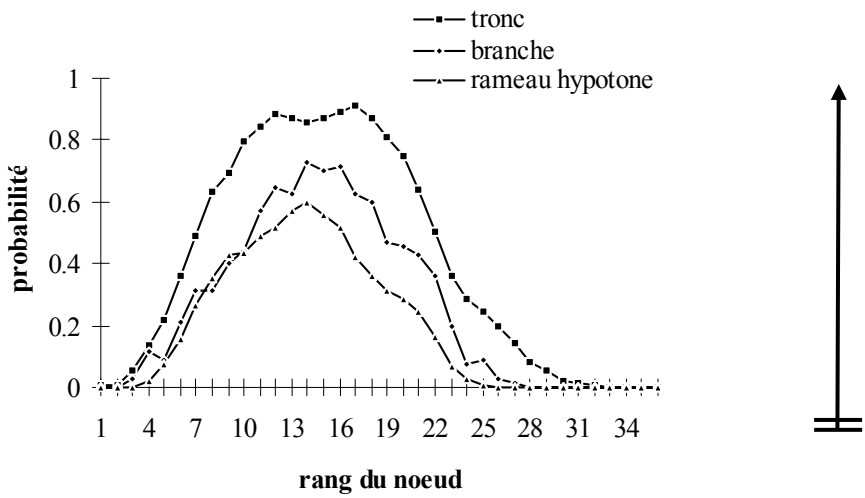


Planche 61. Probabilité d'observation d'un rameau en fonction du rang du nœud porteur du sommet à la base de pousses annuelles possédant 30 à 36 entre-nœuds pour chaque catégorie d'axes : tronc, branche et rameau hypotone pour des individus d'hybride MJ209xRA âgés de 6 ans.

Tableau 36. Variations de la structure des pousses annuelles (« PA ») d'hybrides MJ209xRA en fonction de l'ordre de ramification (« A1, A2, A3 ») et de l'année de croissance de la pousse.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), de rameaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau (« 1er ram »).

Position et année de croissance des PA	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx	Rg 1er ram
PA1988, PA1989, PA1990 de A1	66	33±6	19±5	14±5	6±2
PA1989 de A2 portées par PA1988 de A1	233	25±5	18±4	7±4	7±2
PA1990 de A2 portées par PA1988 de A1	145	32±6	22±4	9±5	7±3
PA1990 de A2 portées par PA1989 de A1	165	33±7	25±2	7±5	8±4
PA1990 de A3 hypotones portées par PA1989	154	27±6	21±5	5±3	8±3
PA1990 de A3 amphitones portées par PA1989	76	22±7	18±5	4±3	7±3

Sur ces mêmes individus, les pousses annuelles ayant de 30 à 36 entre-nœuds ont été regroupées pour chaque type d'axes : A1, A2 et A3. Cet intervalle de valeurs du nombre d'entre-nœuds de la pousse est en effet commun aux trois types d'axes, et les effectifs échantillonnés sont suffisants pour l'analyse. La position de la zone ramifiée sur la pousse est identique sur le tronc, les branches et les rameaux hypotones. En revanche, pour un même rang de nœud (compté à partir du sommet de la pousse), la probabilité de ramification diminue avec l'augmentation de l'ordre de ramification (**pl. 61**). Le nombre de rameaux par pousse diminue tandis que le nombre de bourgeons latents augmente graduellement (**tabl. 37**).

Tableau 37. Variations de la structure de pousses annuelles (« PA ») d'hybrides MJ209xRA ayant de 30 à 36 entre-nœuds, en fonction de l'ordre de ramification : tronc, branches et rameaux.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de bourgeons latents (« bl »), de rameaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau (« 1er ram »).

Position de la pousse annuelle	E	Nb en	Nb bl	Nb rmx	Rg 1er ram
Tronc (années 1988-1989-1990)	37	33±2	18±3	14±3	6±2
Branche (année 90)	77	32±2	23±3	9±4	7±3
Rameau hypotone (année 90)	49	32±2	25±3	7±3	8±3

5.3.2.2. En fonction de la position des rameaux sur la branche

Distribution du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles

Pour ces mêmes individus, sur les branches, l'évolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses en fonction de leur position sur la branche porteuse montre une diminution puis une disparition du deuxième mode de la distribution entre les pousses hypotones,

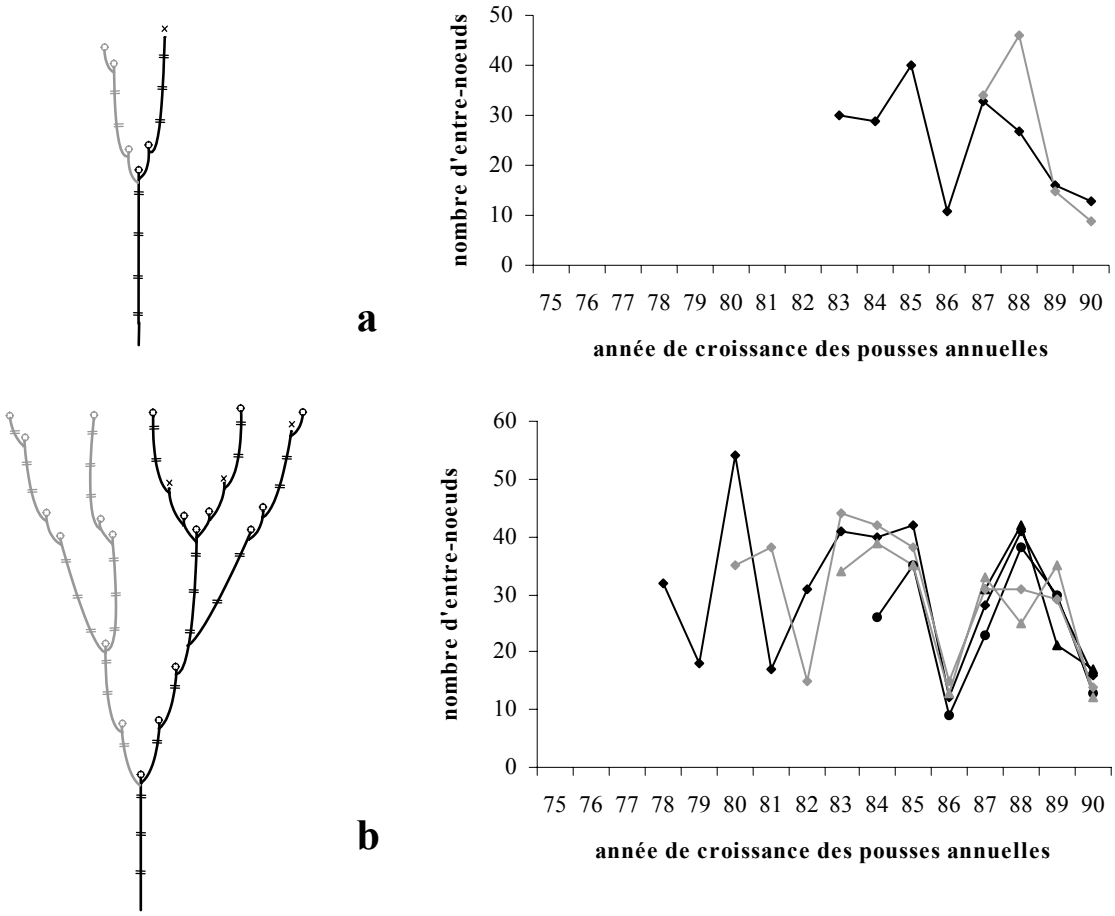


Planche 62. Représentation schématique de la structure de la cime et nombres d'entre-nœuds des pousses annuelles successives des axes dominants correspondant pour deux individus représentatifs d'hybride NG23xRA âgés de 20 ans.

Chaque courbe représente une composante de la fourche. (=) : arrêt hivernal de croissance ; (o) : inflorescence terminale.

amphitones et épitones (**pl. 60**). Ce mode correspond au nombre moyen d'entre-nœuds des pousses longues. Les longueurs moyennes des pousses sont respectivement 51,3±47,8, 23,3±33,1 et 9,3±14,5 cm selon leur position hypotone, amphitone ou épitone. Une diminution de la longueur moyenne des pousses est donc observée des rameaux hypotones, aux rameaux amphitones puis épitones.

Nombre et répartition des rameaux sur la pousse annuelle de 2 ans

Les rameaux épitones sont courts et ne sont généralement pas ramifiés. Les rameaux hypotones et amphitones portent un premier rameau à un rang moyen similaire et un nombre moyen de rameaux par pousse très proche (**tabl. 36**).

5.3.3. Variation entre individus de même âge et dans un même site

Cette étude concerne 4 individus adultes d'hybride NG23xRA âgés de 20 ans (site de Cales) en phase d'édification de leur cime. Ces individus ont été comparés de deux manières : du point de vue de la structure des pousses annuelles successives des axes dominants, et du point de vue de la structure de deux types morphologiques de pousses annuelles pour une année de croissance donnée.

5.3.3.1. Structure des axes dominants

Deux types architecturaux d'arbres ont été distingués en fonction de la complexité de la structure de leur cime :

- les individus 1 et 2 possèdent une cime composée d'une seule fourche maîtresse. Les pousses annuelles successives des deux composantes de la fourche montrent un nombre d'entre-nœuds similaire pour une même année (**pl. 62a**).
- les individus 3 et 4 possèdent une cime résultant de 2 duplications successives. Elle est donc composée d'une première fourche dont chaque composante montre une deuxième fourche. Les pousses annuelles successives de chaque composante ont généralement un nombre d'entre-nœuds similaire pour une même année de croissance. La sexualité femelle se manifeste généralement les mêmes années sur chaque composante principale des fourches de la cime (**pl. 62b**). L'année 1986 correspond à une année de sécheresse pendant la période de croissance des plantes. En conséquence, on observe des pousses annuelles de petite taille.

5.3.3.2. Structure des pousses annuelles des deux dernières années de croissance

Les variations de structure (nombre d'entre-nœuds et longueur) de pousses monocycliques florifères et végétatives ont été analysées pour les 4 individus décrits précédemment pour les années 89 et 90 qui correspondent aux 2 dernières années de croissance mesurées. Ces

pousses sont localisées à la périphérie de la cime. Afin de comparer statistiquement deux distributions, le test de Student a été appliqué pour les distributions du nombre d'entre-nœuds (loi normale) et le Test de Wilcoxon-Mann-Whitney (test non paramétrique) pour les distributions de longueur de pousses (loi non normale).

Tableau 38. Variation inter-individuelle de la taille des pousses monocycliques florifères d'hybrides NG23xRA pour des individus de 20 ans dans un même site (Cales).

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en ») et longueur moyenne (±écart-type) des pousses annuelles en fonction de l'individu porteur et de l'année.
Sur une même colonne, les valeurs d'un même paramètre non significativement différentes à p≥0,01 sont annotées par la même lettre.

	Pousse monocyclique florifère 1989				Pousse monocyclique florifère 1990			
N° individu	E	Nb en	E	Longueur (cm)	E	Nb en	E	Longueur (cm)
1	257	12±2 [a]	512	9,2±7,6 [a]	497	12±2 [a]		5,7±5,0 [a]
2	272	12±2 [a]	382	14,6±9,0 [b]	712	11±1 [c]	738	9±7,5 [bc]
3	105	14±2 [b]	213	11,4±6,7 [c]	168	13±1 [c]	168	7,1±4,7 [db]
4	124	14±2 [b]	472	15,6±8,6 [b]	472	13±2 [c]	479	7,6±5,4 [dc]

Tableau 39. Variation interindividuelle de la taille des pousses monocycliques végétatives d'hybrides NG23xRA pour des individus de même âge (20 ans) dans un même site (Cales).

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées ; nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en ») et longueur moyenne (±écart-type) des pousses annuelles en fonction de l'individu porteur et de l'année.
Sur une même colonne, les valeurs d'un même paramètre non significativement différentes à p≥0,01 sont annotées par la même lettre.

	Pousse monocyclique végétative 1989				Pousse monocyclique végétative 1990			
N° individu	E	Nb en	E	Longueur (cm)	E	Nb en	E	Longueur (cm)
1	75	12±4 [a]	75	9,1±14	19	9±3 [a]	22	3,2±3 [a]
2	227	13±3 [a]	227	15,2±16,8	44	9±2 [a]	52	4,2±6 [a]
3	28	21±6 [b]	49	31,3±31,1	6	18± 12[b]	36	11±21 [b]
4	125	16±5 [b]	131	20,6±22,2	23	13±3 [b]	25	10,5±12,4 [b]

La comparaison des distributions de nombre d'entre-nœuds des pousses monocycliques florifères ne montre généralement pas de différence entre les individus 1 et 2, d'une part, et entre 3 et 4 d'autre part (**tabl. 38**). Le même résultat a été trouvé pour les pousses monocycliques végétatives (**tabl. 39**). Pour l'année 1990, les différences entre les distributions de longueur de pousses ne sont pas significatives entre les individus 3 et 4 pour les pousses florifères et entre les individus 1 et 2, d'une part, et les individus 3 et 4 d'autre part, pour les pousses végétatives (**tabl. 38** et **39**).

Pour un même type de pousses et pour une même année de croissance, des variations de structure de pousses entre individus sont observées. Néanmoins, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne des pousses annuelles des individus 1 et 2, d'une part, et les individus 3 et 4, d'autre part, sont proches. Chaque ensemble d'individus montre, par ailleurs, des architectures de cime comparables comme cela a été décrit précédemment (**pl. 62**).

5.3.4. Influence de la mort du bourgeon terminal de la pousse annuelle sur la répartition des rameaux

Dans une même plantation (site de Poët-Laval), deux lots d'individus d'hybride MJ209xRA âgés de 2 ans ont été observés : un lot d'arbres intacts et un lot d'arbres dont le bourgeon terminal du tronc a été supprimé en mars 1993 avant le débourrement printanier. Dans une autre plantation (site d'Antagnac), deux lots d'individus d'hybride MJ209xRA âgés de 3 ans ont également été observés : un lot d'arbres intacts et un lot d'arbres dont le bourgeon terminal du tronc a été supprimé en mars 1994. Le nombre et la position des rameaux ont été analysés sur les pousses annuelles intactes et sur celles dont le bourgeon terminal avait été supprimé.

Pour les pousses annuelles ayant subi la suppression du bourgeon terminal, les distributions du nombre de bourgeons successifs dans la partie apicale et dans la partie basale des pousses sont nettement décalées entre elles. Les rameaux se développent dans la partie apicale des pousses ayant subi la suppression du bourgeon terminal (**pl. 63**). Les rangs moyens du premier nœud ramifié sont 2 pour les pousses des individus âgés de 2 ans et 3 pour les pousses des individus âgés de 3 ans. Le nombre moyen de rameaux des pousses sans bourgeon terminal est plus grand que celui des pousses intactes pour des pousses de structure comparable (**tabl. 40**).

Tableau 40. Variation de la structure des pousses annuelles du tronc d'hybrides MJ209xRA (âgés de 2 et 3 ans) en fonction de la suppression du bourgeon terminal.

Effectif (« E ») de pousses échantillonnées, nombre (« Nb ») moyen (±écart-type) d'entre-nœuds (« en »), de rameaux (« rmx ») ; rang (« Rg », compté à partir du sommet de la pousse annuelle) moyen (±écart-type) du premier nœud portant un rameau.

Type de pousses annuelles	E	Nb en	Nb rmx	Rg 1er rameau
Pousses intactes d'individus de 2 ans	29	17±4	2±2	8±3
Pousses d'individus de 2 ans : apex mort	38	16±4	5±2	2±2
Pousses intactes d'individus de 3 ans	34	24±5	8±4	7±1
Pousses d'individus de 3 ans : apex mort	41	26±6	11±4	3±1

La suppression avant le débourrement printanier du bourgeon terminal de la tige entraîne le développement de rameaux acrotones sur la pousse annuelle et une augmentation du nombre de rameaux par pousse annuelle.

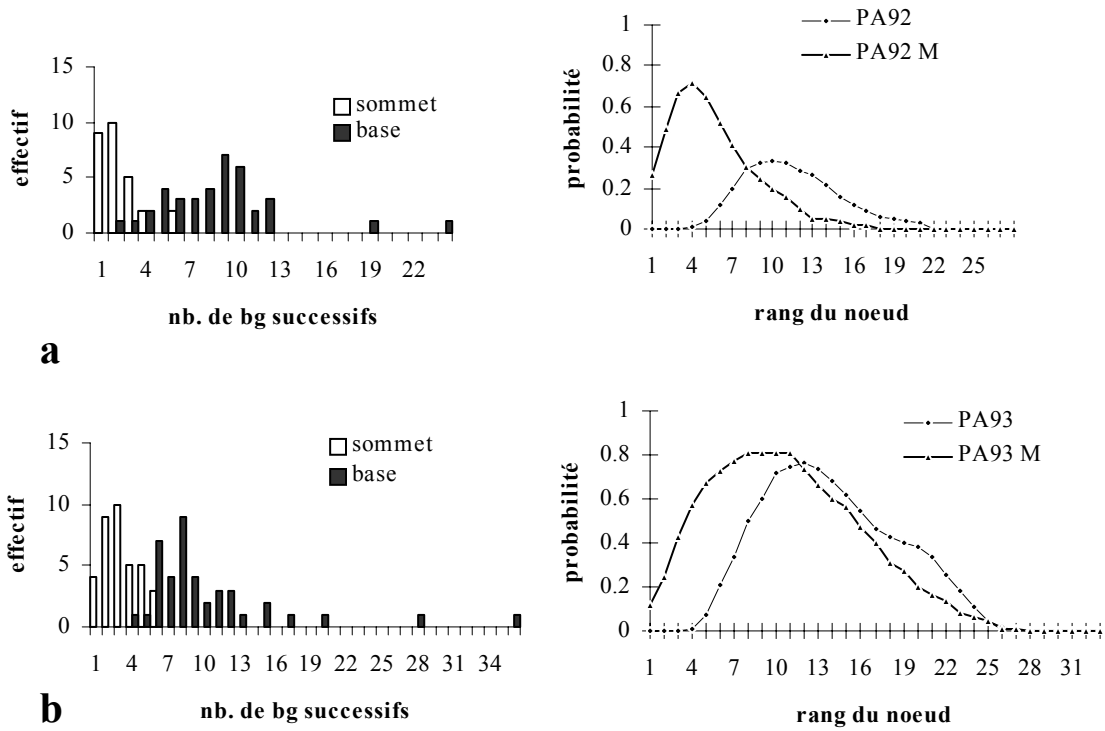


Planche 63. Influence d'une mort d'apex sur le nombre et la répartition des rameaux sur la pousse annuelle. Distributions du nombre de bourgeons successifs du sommet et de la base des pousses sans apex et probabilité d'observation d'un rameau en fonction du rang du nœud (compté du sommet à la base des pousses) avec (PA92et PA93) et sans apex (PA92 M et PA93 M) (MJ209xRA).
(**a**) pour les individus de 2 ans ; (**b**) pour les individus de 3 ans.

Les pousses émises sur les individus âgés de 2 ans (en 1992) se distinguent des pousses émises sur les individus âgés de 3 ans (en 1993) par un nombre moyen d'entre-nœuds et une longueur moyenne plus petits. Pour les premières, la probabilité de ramification d'un nœud est plus élevée pour les pousses sans bourgeon terminal que pour les pousses intactes. Par ailleurs, la zone ramifiée est nettement décalée entre les deux types de pousses (**pl. 63**). Pour les pousses émises sur les individus âgés de 3 ans, la probabilité de ramification d'un nœud est similaire entre les pousses sans bourgeon terminal et les pousses intactes (**pl. 63**). Une pousse annuelle courte réagit sensiblement plus fortement en nombre de rameaux émis à la mortalité du bourgeon terminal.

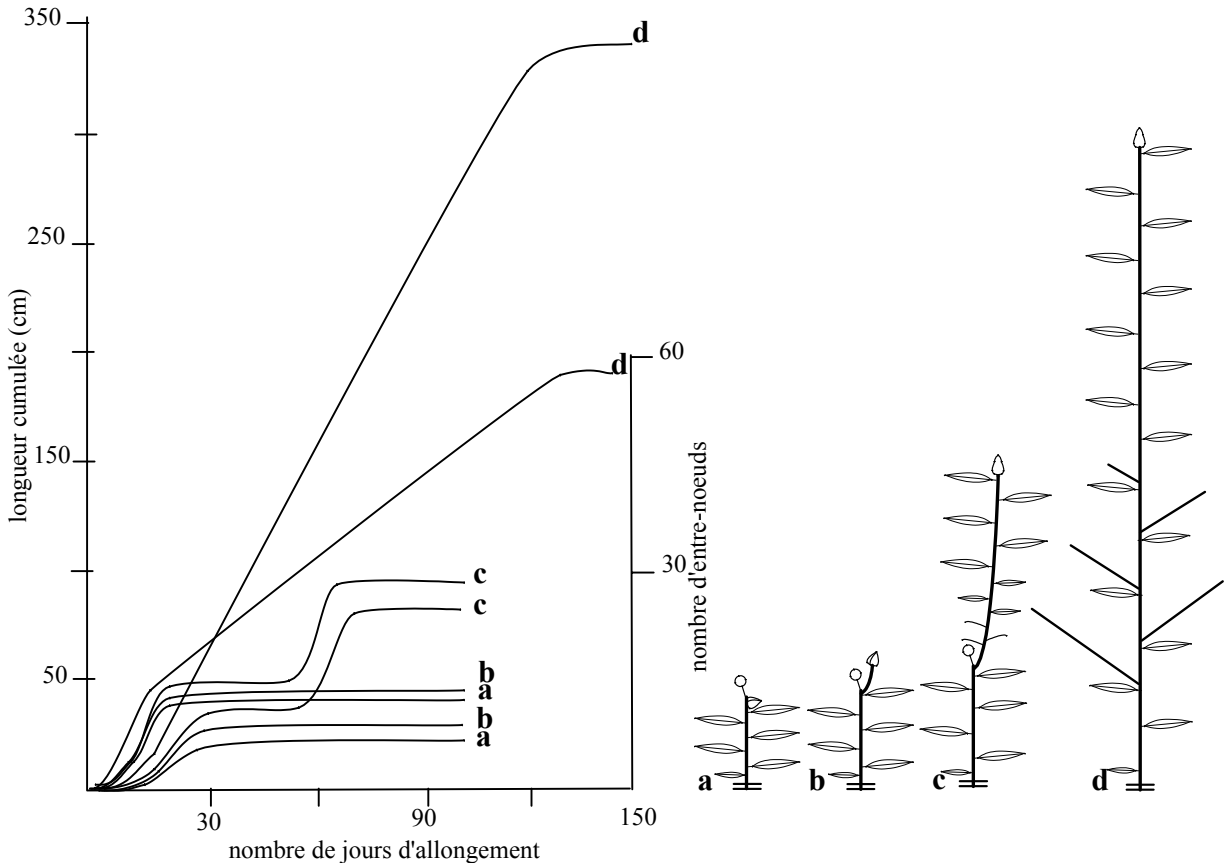


Planche 64. Représentation schématique de l'allongement cumulé en longueur (trait plein) et en nombre d'entre-nœuds cumulés (trait pointillé) en fonction du type de pousses annuelles.

Pousse florifères monocycliques sans (**a**) et avec œil à cou (**b**), pousses florifères bicycliques (**c**) et pousses issues de greffe (**d**).

QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION

Nos résultats montrent une diversité dans l'expression du mode de développement des Noyers tant au niveau de la structure globale de l'arbre qu'au niveau de la structure des pousses annuelles qui constituent les modules ou les axes. Cependant, il apparaît que certaines caractéristiques morphologiques sont invariantes tandis que d'autres montrent des variations qualitatives ou quantitatives en fonction de facteurs endogènes (position architecturale, stade ontogénétique ou génétique) ou exogènes (intensité du couvert, mort d'apex).

Dans un premier chapitre, nous caractérisons les modes de croissance et de ramification des Noyers ainsi que les variations observées entre les génotypes étudiés. Dans un deuxième chapitre, les variations des modalités de croissance et de ramification des pousses annuelles sont décrites en fonction du stade de développement architectural de l'arbre. Les variations architecturales attribuées au milieu seront discutées dans le troisième chapitre.

1. CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES POUSSES ANNUELLES DES NOYERS

1.1. Mode de croissance

1.1.1. Mode d'allongement

Pour les pousses florifères de *Juglans regia* variété Lara, nos résultats ont montré que l'allongement annuel s'effectue soit de manière continue sur une courte durée, 3 semaines, soit de manière rythmique au cours de deux phases d'un mois en moyenne séparées par une phase de repos qui varie de 3 semaines à un mois (**pl. 64 a, b** et **c**). Entre les pousses florifères monocycliques sans ou avec œil à cou et les pousses bicycliques, on a observé une augmentation progressive du taux d'allongement de la pousse printanière (**pl. 64 a** et **b**).

Pour des pousses vigoureuses, telles que les pousses issues de greffe, l'allongement se déroule de manière ininterrompue sur une période qui dure jusqu'à 4 mois (**pl. 64 d**). Sur ces tiges, trois types de rameaux à développement immédiat ont été observés en fonction de leur dynamique d'allongement : des rameaux longs à une ou deux vagues d'allongement séparées par un ralentissement de croissance plus ou moins marqué et des rameaux courts à une vague d'allongement extrêmement brève. Dans des conditions de croissance identiques, certaines pousses issues de greffe se sont allongées sur une période plus courte et de manière rythmique avec une phase de repos de croissance au cours de la période d'allongement.

Chez diverses variétés de *Juglans regia*, la présence d'une ou deux vagues d'allongement séparées par un arrêt de croissance plus ou moins marqué a également été observée sur des pousses annuelles végétatives (Assaf, 1966 ; Dreyer, 1984) ou florifères (Dreyer, 1984) ou encore sur des rejets de souche de l'année (Bonhomme, 1977 ; Mauget, 1976 ; Mauget et *al.* , 1980 ; Favier, 1978). Chez de jeunes plants de *Juglans nigra* et d'hybride NG23xRA ainsi que sur des pousses issues de greffe d'hybride NG23xRA, les travaux de Jay-Allemand (1985) ont aussi montré la présence de plusieurs vagues d'allongement successives séparées par un arrêt ou un ralentissement de croissance au cours d'une saison de végétation.

Le ralentissement de croissance est un phénomène commun à d'autres espèces d'origine tempérée comme le Charme (Champagnat et *al*., 1961), le Hêtre (Fromard, 1982), le Bigaradier (Nozeran et *al*., 1983) ou le Pommier (Zanette, 1991) dans des conditions naturelles de croissance. Ce ralentissement a aussi été décrit en conditions de croissance contrôlées, chez le Bigaradier et le Mandarinier (El-Morsy, 1991) ou le Chêne (Lavarenne et *al*., 1971). On retrouve ce type de fonctionnement du méristème chez des espèces d'origine tropicale (Comte, 1993 ; Scaronne, 1969). Comte (1993) montre que l'arrêt net et le ralentissement de croissance plus ou moins marqué ne sont pas deux modes de fonctionnement différents mais seulement des variations d'un même phénomène de croissance rythmique.

Le fait d'émettre plusieurs vagues d'allongement au cours d'une période de croissance est fréquent chez de nombreuses espèces originaires des régions tempérées (*cf.* § 2.2.1.2 de la première partie). Chez certaines espèces de Chênes (Dickson, 1994 ; Heuret, 1998) ou de Pins (Debazac, 1966 ; Kremer, 1992), le polycyclisme s'exprime systématiquement sur des individus jeunes et adultes. Dans le genre *Pinus*, le nombre d'unités de croissance par pousse annuelle est un caractère distinctif entre certaines espèces (Debazac 1966, Leroy 1999). A un stade de développement de l'arbre donné, le nombre d'unités de croissance par pousse annuelle est similaire entre les différents génotypes de Noyers étudiés.

Chez les Noyers jeunes et adultes, le polycyclisme est fortement lié à la vigueur de l'individu et aux conditions climatiques annuelles (notamment à la pluviométrie des mois de Juin et Juillet). Chez de jeunes individus d'hybride MJ209xRA, on a observé la mise en place d'une deuxième ou d'une troisième vague d'allongement à la suite d'un élagage systématique des rameaux au cours de la période de croissance (Sabatier et *al*., 1999). Le polycyclisme déterminé par un traumatisme a également été mis en évidence sur le Merisier (Caraglio, 1996).

1.1.2. Préformation et néoformation des pousses annuelles

Morphologie des bourgeons

Chez les génotypes de Noyers étudiés, le bourgeon hivernal terminal des pousses végétatives possède des cataphylles foliacées et charnues (« bourgeon nu » au sens de Bell, 1991). Le bourgeon hivernal terminal de l'œil à cou et les bourgeons hivernaux latéraux présentent des cataphylles non foliacées, rondes et coriaces (« bourgeon écaillleux » au sens de Bell, 1991). Dode (1906) avait, déjà, mentionné ces deux types de bourgeons, nu et écailleux, chez le Noyer.

Les bourgeons printaniers montrent également des cataphylles non foliacées mais elles sont plus longues et plus fines que celles du bourgeon hivernal. La différence de forme des cataphylles du bourgeon entre deux vagues d'allongement successives a aussi été décrite chez *Quercus rubra* L. (Collin et *al*., 1996). Chez *Eurya japonica* Thunb., une variation de forme des organes les plus externes du bourgeon a été observée en fonction de la saison de formation du bourgeon (Nitta et Ohsawa, 1998).

Les bourgeons hivernaux qui contiennent les ébauches foliaires de la future pousse printanière et les bourgeons printaniers qui, eux, sont constitués des ébauches foliaires de la future pousse estivale se différencient ainsi par leur morphologie.

Pousses annuelles entièrement préformées

La similarité des distributions du nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon hivernal et du nombre de feuilles de la pousse printanière en fin d'allongement permet de déduire la nature préformée de la pousse printanière. La préformation de la pousse printanière a été mise en évidence pour des pousses annuelles florifères et végétatives de *Juglans regia*. La pousse estivale des pousses florifères bicycliques est entièrement préformée dans le bourgeon printanier.

Pousses annuelles constituées d'une partie préformée et d'une partie néoformée

La présence d'une portion de tige néoformée — au sens de « portion de tige non présente dans le bourgeon avant le débourrement » (Caraglio et Barthélémy, 1997) — a été démontrée pour des pousses végétatives terminales du tronc de jeunes Noyers hybrides, MJ209xRA (*cf.* ∋ 4.1.2. de la troisième partie). Chez les Noyers, les pousses monocycliques végétatives vigoureuses sont constituées d'une portion de tige préformée et d'une portion de tige néoformée. Entre deux années de croissance et entre des individus âgés de 2 et 3 ans, le nombre moyen d'organes foliaires préformés varie de 14 à 17 et le nombre de feuilles néoformées de 9 à 11. La petite variation du nombre de feuilles préformées est liée au fait que les arbres sont en phase d'établissement. Tandis que la variation du nombre de feuilles néoformées peut provenir du stade ontogénique des individus mais également des conditions

climatiques de l'année de croissance. Des variations du nombre de feuilles néoformées en fonction de l'âge et des conditions environnementales de croissance ont également été observées pour de jeunes individus de *Fraxinus pennsylvanica* variété *subintegerrima* (Vahl) Fern. (Davidson et Remphrey, 1994 ; Remphrey et Davidson, 1994).

Variation du contenu du bourgeon hivernal

Sur des branches de jeunes individus de *Juglans regia* variété « Lara » âgés de 4 ans, le bourgeon hivernal terminal des pousses florifères bicycliques contient un nombre moyen d'organes foliaires de 15 (3 cataphylles et 12 ébauches foliaires en moyenne) et le bourgeon hivernal axillaire situé immédiatement sous l'inflorescence terminale des pousses monocycliques est composé en moyenne de 17 organes foliaires (4 cataphylles et 13 ébauches foliaires en moyenne). Pour des pousses végétatives de *Juglans regia* (variété « Lozeronne ») terminales du tronc d'individus âgé de 8 ans, 16 organes foliaires en moyenne (4 cataphylles et 12 ébauches foliaires en moyenne) sont présents dans le bourgeon hivernal terminal. Le nombre moyen d'organes foliaires préformés dans le bourgeon hivernal est relativement peu variable en fonction de la nature de la pousse et de sa position architecturale. A notre connaissance, peu de travaux sont consacrés à l'étude des variations du contenu du bourgeon en fonction de l'ontogénie de la plante. Cependant, Remphrey et Davidson (1994) ont montré que le contenu du bourgeon terminal de jeunes individus de 2 ans était identique à celui du bourgeon d'individus matures de *Fraxinus pennsylvanica* L.

Pour des pousses de *Juglans regia* variété « Parisienne », 6 à 7 ébauches foliaires sont présentes dans des bourgeons hivernaux axillaires (Rivals, 1965). Dans des bourgeons axillaires de pousses végétatives de *Juglans regia* variété « Lozeronne », nous avons observé un nombre moyen d'ébauches foliaires variant de 5 à 7 en fonction de la position des bourgeons axillaires sur la pousse annuelle. Rivals (1965) note que, pour chaque espèce, il existe un nombre maximum d'ébauches foliaires dans les bourgeons hivernaux et que les nombres 9, 10 et 11 sont très fréquents dans les bourgeons de nombreuses espèces fruitières appartenant à des familles différentes. La constance du nombre d'ébauches foliaires a été aussi observée dans le bourgeon terminal pour des individus de différentes espèces par Champagnat *et al*. (1986). Pour ces auteurs, le nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon varie de 8 à 12. Une revue non exhaustive des études du contenu du bourgeon hivernal terminal d'individus de diverses espèces montre, en fait, que le nombre maximum d'ébauches foliaires varie de 4 à 28 en fonction des espèces. Néanmoins, une grande fréquence des nombres compris entre 9 et 16 est observée (**tabl. 41**).

Tableau 41. Contenu du bourgeon hivernal terminal pour quelques espèces d'après divers auteurs.

Espèces	Nombres d'ébauches foliaires dans le bourgeon hivernal terminal
Acer platanoïdes L.	2 à 3 paires (Moore, 1909)
Acer saccharum Marshall	6 à 8 (Steingraeber, 1982)
Acer pseudoplatanus L.	5 paires en moyenne (Gardère, 1993)
Aesculus hippocastanum L.	4 à 5 paires (Moore, 1909)
Liriodendron tulipifera L.	7 à 9 (Moore, 1909)
Carya ovata (Miller) K. Koch	5 à 7 (Moore, 1909)
Salix fragilis L.	#13 (Moore, 1909)
Salix alba L.	#13 (Moore, 1909)
Populus tremuloïdes Michaux	5 à 9 (Moore, 1909)
Fraxinus americana L.	3 à 4 paires (Moore, 1909)
Fraxinus americana L.	6 à 11 paires (Gill, 1971)
Fraxinus pennsylvanica Marshall var. *subintegerrima*	12 ou 14 en moyenne (Remphrey et *al*., 1994)
Malus domestica Borkh. Cox's Orange Pippin	9 à 11 (Abbott, 1977)
Malus domestica Borkh Grany Smith	10 à 20, rameau long (Pena, 1995)
Malus domestica Borkh Grany Smith	8 à 14, rameau court (Pena, 1995)
Nothofagus pumilio Blume	13 à 22 (Souza et *al*., 1999)
Persea americana Miller	17 en moyenne (Thorp et *al*. 1994)
Quercus rubra L.	13 à 27 (Bettefort, 1994)

1.1.3. Rapports entre l'organogenèse et l'allongement

Au printemps, la portion de tige préformée dans le bourgeon hivernal se déploie puis s'allonge. Pendant ce temps, le méristème forme de nouvelles ébauches foliaires qui s'allongeront, soit au cours de la vague d'allongement printanière de l'année suivante (pousse monocyclique), soit au cours de la vague d'allongement estivale (pousse bicyclique). Dans le premier cas, la totalité des ébauches foliaires de la future pousse printanière et l'ébauche de l'inflorescence terminale sont présentes dans le bourgeon début Juillet (**pl. 65, fig. 1a**). Dans le deuxième cas, la portion de tige nouvellement formée se déploie mi-Juin et, simultanément, de nouveaux organes foliaires sont initiés dans le bourgeon. Début Août, le méristème apical a formé la totalité des ébauches foliaires de la future pousse printanière et s'est transformé en ébauche d'inflorescence femelle (**pl. 65, fig. 1b**). Dans les deux cas, les phases d'organogenèse et d'allongement de la pousse se déroulent au même moment mais sont attribuées à des portions de tige successives. Ces résultats ont été mis en évidence chez *Juglans regia* variété Lara mais un comportement identique est trouvé sur les autres génotypes de *Juglans*.

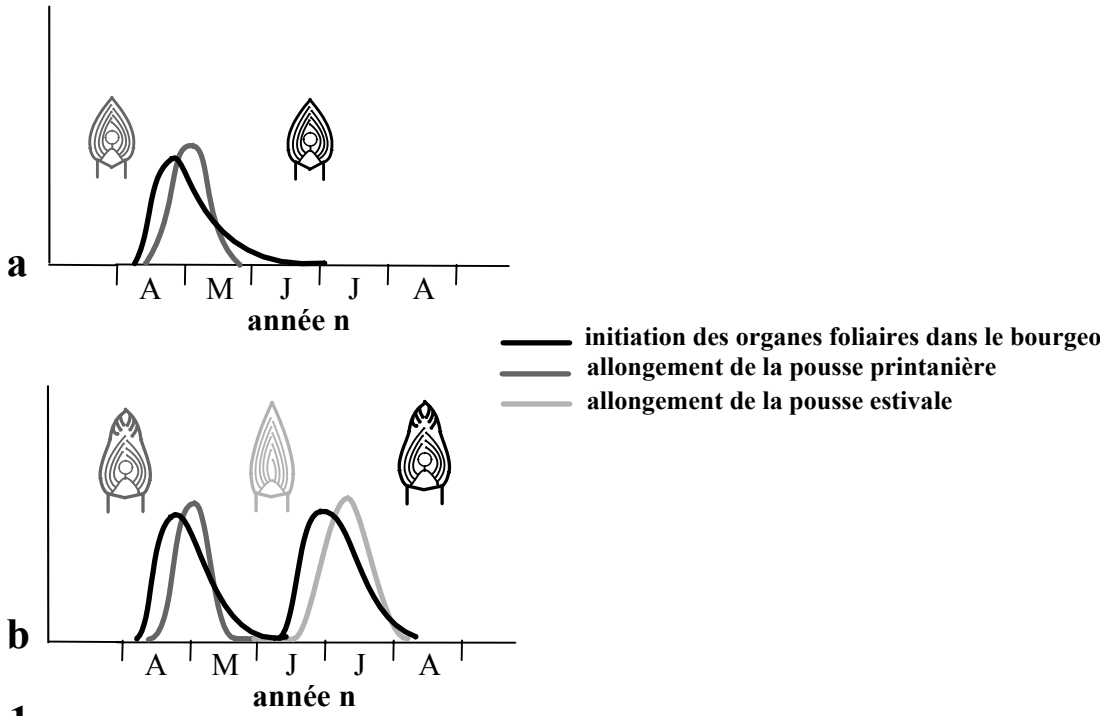


fig. 1

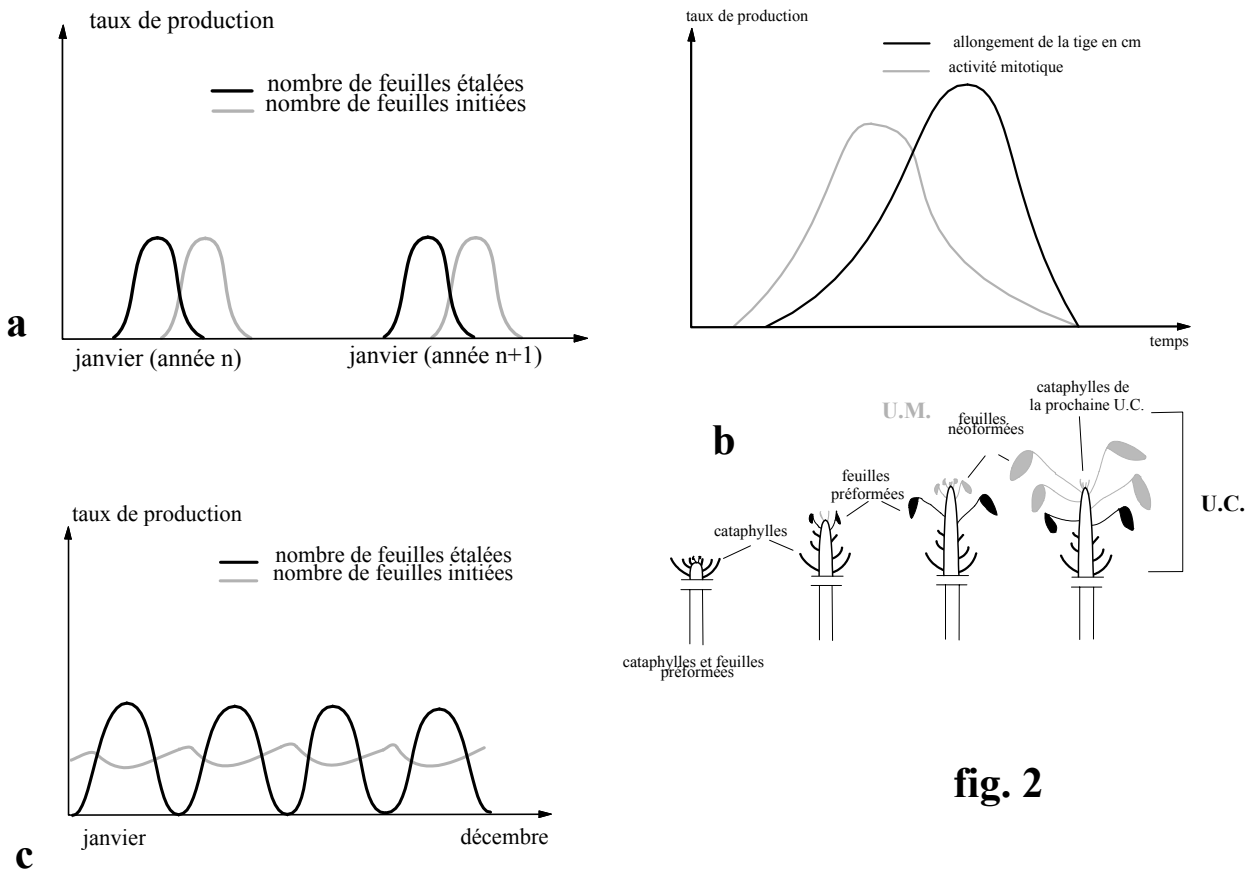


fig. 2

Planche 65 . Rapport entre l'organogenèse et l'allongement.

Figure 1. Représentation schématique des types de bourgeons et des dynamiques d'allongement et d'organogénèse de pousses annuelles florifères monocycliques (**a**) et bicycliques (**b**) chez *Juglans regia* variété « Lara ».

Figure 2. Chez *Fraxinus americana* L. (**a**), chez *Hevea brasiliensis* L. (**b**) et chez *Camellia thea* Link.(**c**) (d'après respectivement Gill, 1971; Hallé et Martin, 1968; Bond, 1942; repésentés par Caraglio et Barthélémy, 1997).

Le même comportement dans les rapports entre l'organogenèse et l'allongement observé chez *Juglans regia* a été montré chez le Pommier (Abbot, 1977), chez *Theobroma cacao* L. (Greathouse et *al*., 1971), chez *Lacistema aggregatum* (Berg.) Rusby ou chez *Leandra rufescens* (DC) Cogn. (Comte, 1993). Pour ces espèces, l'activité d'organogenèse est forte au début de la phase d'allongement de la tige puis elle diminue lorsque l'allongement atteint sa valeur maximale. Chez d'autres espèces, comme de nombreux Pins (Parke, 1959 ; Cannell, 1976 ; Owens et *al.*, 1977 ; Pillai, 1978 ; Hejnowicz, 1995), *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. Mâle (Bompar, 1974), *Populus trichocarpa* Torrey et A. Gray (Critchfield, 1960), *Fraxinus americana* L. (Gill, 1971), le Lilas (Champagnat et *al*., 1986) ou *Fagus sylvatica* L. (Fromard, 1982), la phase de forte activité d'organogenèse a lieu en fin d'allongement des tiges (**pl. 65, fig. 2a**).

Lorsque les unités de croissance sont constituées d'une partie préformée et d'une partie néoformée, comme pour *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. (Hallé et Martin, 1968) ou pour des pousses longues de *Populus trichocarpa* (Critchfield, 1960), les organes foliaires préformés sont initiés lors de l'allongement de l'unité de croissance précédente (**pl. 65, fig. 2b**). Pendant l'allongement des organes néoformés, les organes qui s'allongeront à la base de l'unité de croissance suivante sont mis en place dans le bourgeon. Chez le Noyer, lorsque les organes néoformés sont présents, ils sont probablement initiés dès le déploiement des feuilles et le début d'allongement de la tige au printemps.

Contrairement aux espèces décrites précédemment, certaines espèces ne montrent pas d'arrêt mais seulement un ralentissement d'activité pendant la phase d'organogenèse. Ces espèces comme *Camellia thea* Link. (Bond, 1942), *Mangifera indica* L. (Parisot, 1985) ou, en conditions de croissance contrôlées, *Quercus pedunculata* Ehrh. (Champagnat *et al*., 1986) et *Q. rubra* L. (Collin *et al.*, 1996), montrent une forte activité d'organogenèse au début de la phase d'allongement de la pousse (**pl. 65, fig. 2c**).

1.2. Structure des pousses annuelles d'un an

1.2.1. Marqueurs morphologiques du mode de croissance

Chez *Juglans regia* variété « Lara », la phase de repos intra-annuelle de l'allongement se traduit par la mise en place d'une zone de longues cataphylles très rapprochées les unes des autres sur les pousses florifères comme sur les pousses végétatives. Ceci a également été observé sur des pousses végétatives de l'hybride MJ209xRA. Les analyses conjointes de la dynamique de l'allongement annuel et de la longueur des entre-nœuds successifs de la base au sommet des pousses a permis de vérifier qu'un ralentissement de croissance correspondait bien à une réduction ponctuelle de la longueur de l'entre-nœud sur la pousse (*cf.* ∋ 4.1.1. de la troisième partie).

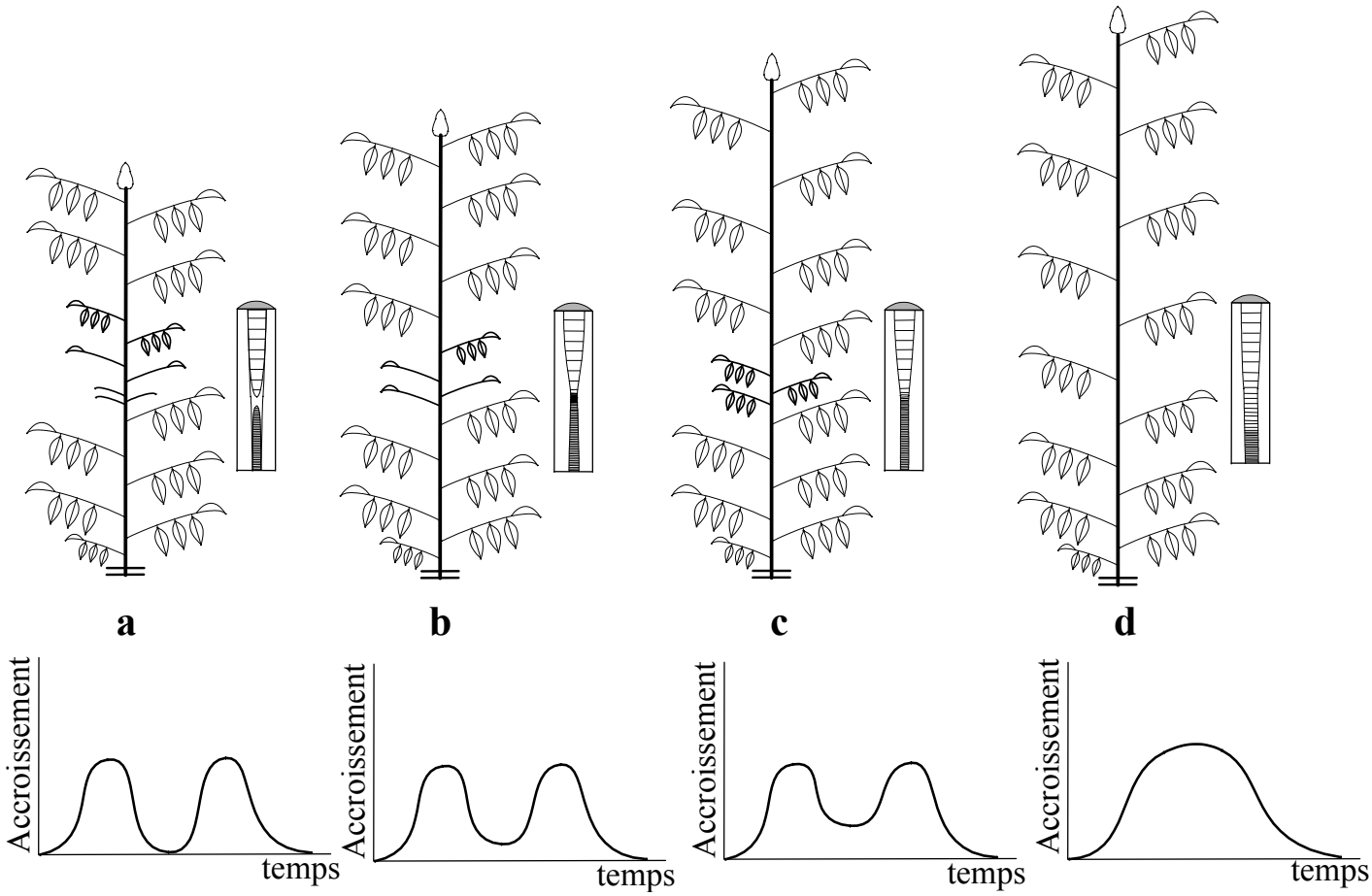


Planche 66 . Représentation schématique de la relation entre les modalités d'allongement, la structure des pousses et la structure de la moelle au niveau de la partie médiane de la tige pour des pousses annuelles végétatives.

a : pousse bicyclique présentant un arrêt de croissance intra-annuel; **b** et **c** : pousse bicyclique montrant un ralentissement de croissance plus ou moins marqué ; **d** : pousse monocyclique.

Sur des pousses annuelles végétatives ou florifères de *Juglans regia* variété « Pedro », Dreyer (1984) a également observé la mise en place d'une zone d'organes foliaires de petite taille séparées par des entre-nœuds courts à la suite d'une phase de croissance ralentie. Ce trait morphologique est commun également à plusieurs espèces d'origine tempérée (Champagnat et *al*, 1961 ; Lavarenne, 1965 ; Bompar, 1974 ; Nozeran et *al*., 1983 ; Feraud, 1986 ; Collin et *al*., 1995 ; Collin et *al*, 1996 ; Lauri et *al*., 1995).

Chez les Noyers, la diminution de la longueur des entre-nœuds et de la taille des feuilles est d'autant plus marquée que le ralentissement de croissance est fort (**pl. 66b** et **c**).

Le ralentissement de croissance peut avoir lieu à la fin du printemps et/ou au milieu de l'été. Dans le premier cas, la zone d'entre-nœuds courts est proximale sur la pousse annuelle tandis que, dans le deuxième cas, elle est distale sur la pousse annuelle. Pour chaque zone, la position en rang de nœuds à partir de la base de la pousse est invariante pour un génotype donné. Elle est généralement proche entre les pousses végétatives de *Juglans regia* et de l'hybride MJ209xRA. Par contre, elle est décalée de quelques entre-nœuds vers la partie distale de la pousse annuelle pour *Juglans nigra*.

Chez les Noyers, la rythmicité intra-annuelle de l'allongement de la tige se traduit non seulement par des marqueurs externes (structure des feuilles et réduction de la longueur des entre-nœuds) mais aussi par des caractéristiques anatomiques telles que la structure (cloisonnée ou pleine) et le diamètre de la moelle de la tige au niveau de la zone d'arrêt ou de ralentissement de croissance (**pl. 66a, b** et **c**). Des fluctuations de diamètre de moelle entre deux unités de croissance ont également été observées sur des axes de plusieurs espèces forestières tropicales (Edelin, 1993 ; Sanoja, 1992), ou sur des pousses annuelles de *Quercus petraea* (Matt.) (Heuret, 1998). Nos résultats montrent également que le resserrement de la moelle est d'autant plus marqué entre deux unités de croissance successives que les longueurs moyennes des entre-nœuds de la première unité de croissance et des entre-nœuds de la zone de ralentissement sont petites. Par ailleurs, nous avons mis en évidence une variation de diamètre et de densité des cloisons de la moelle entre la première et la deuxième unité de croissance. La période d'allongement et/ou la vitesse d'allongement de l'unité de croissance auraient donc une incidence sur la structure de la moelle.

Les marqueurs morphologiques indiquant un arrêt de croissance inter-annuel, intra-annuel ou un ralentissement de croissance sont similaires entre *Juglans regia*, *Juglans nigra*, et les hybrides NG23xRA et MJ209xRA.

Des variations de la longueur des entre-noeuds et de la forme des feuilles sont observées entre la première et la deuxième unité de croissance de pousses bicycliques végétatives ou florifères. Des différences morphologiques entre deux unités de croissance successives ont été également décrites sur des pousses de *Pinus halepensis* Miller et *Quercus ilex* L. (Caraglio et Barthélémy, 1997) ou sur des pousses de *Quercus robur* (Drénou, 1994). Par des analyses

morphomètriques (accroissement en longueur et en diamètre de l'entre-nœud et surface foliaire), des variations morphologiques ont été quantifiées entre les premières et deuxièmes unités de croissance pour des pousses végétatives et florifères de *Malus x domestica* Borkh. (Lauri et Térouanne, 1995).

1.2.2. Nombre d'entre-nœuds de l'unité de croissance et de la pousse annuelle

Nature de la loi du nombre d'entre-nœuds

Pour des pousses florifères mono- et bicycliques, nous avons mis en évidence que les pousses printanières et estivales sont préformées respectivement dans le bourgeon hivernal ou printanier et que l'allongement des pousses s'arrête sensiblement au même moment pour un ensemble de pousses homologues. La distribution finale du nombre d'entre-nœuds de chaque unité de croissance s'ajuste correctement par une loi de probabilité binomiale.

Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus chez *Populus nigra* L. (Caraglio et *al*., 1990), chez *Prunus avium* L. (Reffye et *al*., 1991b) ou chez *Fagus sylvatica* L. (Reffye et *al*., 1993). Un autre type de fonctionnement du méristème caractérisé par un arrêt de l'allongement, provenant de la mort du méristème édificateur, échelonné dans le temps a été analysé pour *Prunus armeniaca* L. (Reffye et *al*., 1991b) et pour *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Reffye et *al*., 1991a). La loi du nombre d'entre-nœuds se traduit alors par la combinaison d'une loi binomiale et d'une loi géométrique.

Les résultats de la modélisation de la croissance de différents types de pousses annuelles ou d'unités de croissance montrent une unité dans la nature de la loi de croissance et que seuls ses paramètres sont modifiés en fonction de l'ontogénie ou bien de la position architecturale pour un génotype particulier de *Juglans*. L'invariance de la nature de la loi de croissance apparaît non seulement au sein d'une espèce, comme cela a déjà été révélée pour plusieurs espèces (Caraglio et *al.*, 1990 ; Reffye et *al*., 1991a et b), mais également au sein du genre comme nos résultats le montrent.

Variations du nombre d'entre-nœuds entre les première et deuxième unités de croissance des pousses bicycliques

Le nombre d'entre-nœuds de la première unité de croissance est, le plus souvent, égal ou inférieur à celui de la deuxième unité de croissance des pousses végétatives de *Juglans regia*, *J. nigra* et d'hybride MJ209xRA. Pour un ensemble de pousses homologues, le nombre d'entre-nœuds de la première unité de croissance est plus stable que celui de la deuxième unité de croissance. Les mêmes tendances sont retrouvées pour les pousses florifères de *Juglans regia*.

La variation du nombre d'entre-nœuds entre deux unités de croissance est commune à d'autres espèces comme *Quercus rubra* (Guérard et *al*., 1999), de *Q. petraea* (Heuret, 1998) ou de *Fagus sylvatica* (Nicolini, 1998).

Variations du nombre d'entre-nœuds entre les pousses annuelles mono- et bicycliques

Pour un même génotype, dans des conditions de croissance identiques, le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses monocycliques longues est généralement identique à celui des pousses bicycliques. Un comportement différent est observé sur le Chêne (Guérard et *al*., 1999) ou le Hêtre (Nicolini, 1998) pour lesquels, les pousses monocycliques possèdent en moyenne moins d'entre-nœuds que les pousses bicycliques.

Pour le plant d'un an, dans des conditions de croissance identiques, pour des pousses mono- et bicycliques, une variation de l'ordre de quelques entre-nœuds est trouvée entre des pousses annuelles de *Juglans nigra*, d'hybride MJ209xRA et de *J. regia*. Des variations de nombre d'entre-nœuds ont été mises en évidence entre des semis de cinq espèces de *Nothofagus* (Raffaele et *al*. 1998).

1.2.3. Répartition des productions axillaires sur la pousse annuelle d'un an

Types de productions axillaires

Chez les Noyers, un bourgeon unique ou bien deux à trois bourgeons sériés sont présents à l'aisselle d'une feuille. Le nombre de bourgeons à l'aisselle d'une feuille tend à varier de trois à un au cours de l'ontogénie. Le bourgeon le plus volumineux se rencontre toujours dans la position la plus distale par rapport à l'insertion de la feuille. C'est celui qui se développe lors de la ramification. Le deuxième bourgeon ne donne naissance à un rameau que si le rameau issu du premier bourgeon est élagué (Sabatier et *al*., 1999) ou mort. L'aptitude du deuxième ou troisième bourgeon à se développer se manifeste surtout chez les jeunes arbres.

Les bourgeons sériés se rencontrent chez les espèces du genre *Juglans*, mais aussi dans les genres *Carya* et *Pterocarya* de cette même famille.

Pour tous les génotypes, lorsque la sexualité se manifeste, une combinaison de bourgeons axillaires et d'inflorescences mâles ou bien uniquement des inflorescences mâles peuvent se trouver à l'aisselle d'une feuille. Les combinaisons les plus fréquentes sont un bourgeon et une ou deux inflorescences mâles ou deux bourgeons et une inflorescence mâle. Les bourgeons végétatifs sont positionnés, le plus souvent, au-dessus des inflorescences mâles par rapport à l'insertion de la feuille.

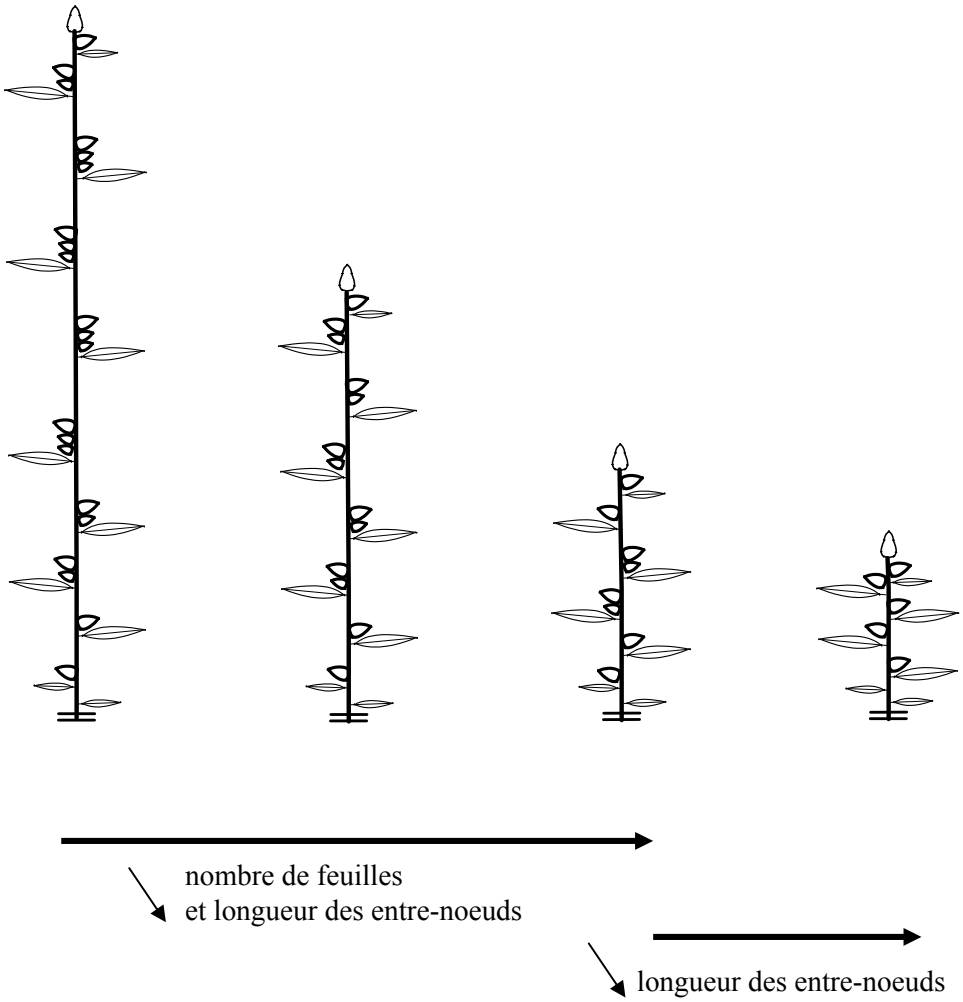


Planche 67. Représentation schématique de l'évolution du nombre de bourgeons axillaires à l 'aisselle d 'une feuille en fonction de la diminution du nombre de feuilles et de la longueur des entre-nœuds de pousses annuelles végétatives monocycliques.

Répartition des différentes productions axillaires en relation avec les types d'organes foliaires

De la base au sommet d'une pousse annuelle, les premiers entre-nœuds sont associés à une cataphylle ou à une petite feuille, les suivants sont longs et généralement associés à une feuille et les plus distaux sont plus courts et associés à une petite feuille. Une variation du nombre de bourgeons axillaires et du nombre d'inflorescences mâles est observée en fonction du rang du nœud porteur. La répartition des types de combinaisons entre la nature des organes foliaires et le nombre de bourgeons axillaires et d'inflorescences mâles est organisée en zones successives homogènes sur la pousse annuelle. De telles séquences organisées en zones successives dont chacune montre un mélange de types de combinaisons des productions axillaires sont correctement représentées par un modèle de type semi-chaîne de Markov cachée. Ce type de modèle permet de révéler et de représenter la régularité et l'invariance de phénomènes biologiques en prenant en compte plusieurs paramètres morphologiques.

Les pousses végétatives monocycliques montrent une zone basale de cataphylles associées ou non à un bourgeon, une zone médiane de feuilles qui, en fonction de la vigueur (nombre et longueur d'entre-nœuds et longueur) des pousses annuelles, peut être divisée en plusieurs zones correspondant chacune à une combinaison particulière de productions axillaires et une zone apicale de petites feuilles associées à un bourgeon. Pour des pousses ayant un grand nombre de feuilles et de grandes longueurs d'entre-nœuds, la zone de feuilles est composée de trois zones : une zone de feuilles associées à deux bourgeons sériés, une zone de feuilles associées à trois bourgeons et une zone de feuilles associées à deux bourgeons. Avec la diminution du nombre de feuilles et de la longueur des entre-nœuds successifs de la pousse, le nombre de feuilles associées à trois bourgeons diminue jusqu'à devenir nul. Puis, le nombre de feuilles associées à deux bourgeons diminue. Les pousses de petite taille possèdent des feuilles associées à un seul bourgeon (**pl. 67**).

Les pousses végétatives bicycliques montrent une structure plus complexe que les pousses végétatives monocycliques. Chez *Juglans nigra*, la zone d'ente-nœuds courts est caractérisée par des feuilles associées à deux bourgeons sériés. Sept zones successives ont été observées : deux zones basales courtes successives de cataphylles et de petites feuilles, une zone de feuilles associées à un bourgeon et une inflorescence mâle, une zone de feuilles associées à deux bourgeons, une zone de feuilles associées à trois bourgeons, une zone de feuilles associées à deux bourgeons et une zone apicale de petites feuilles associées à un bourgeon. Lorsque le nombre d'entre-nœuds et la longueur des pousses annuelles diminue, la longueur en nombre de nœuds de chacune des trois zones médianes décroît. Dans le cas de pousses peu vigoureuses de *Juglans regia*, la zone de feuilles de la deuxième unité de croissance présente uniquement deux bourgeons sériés.

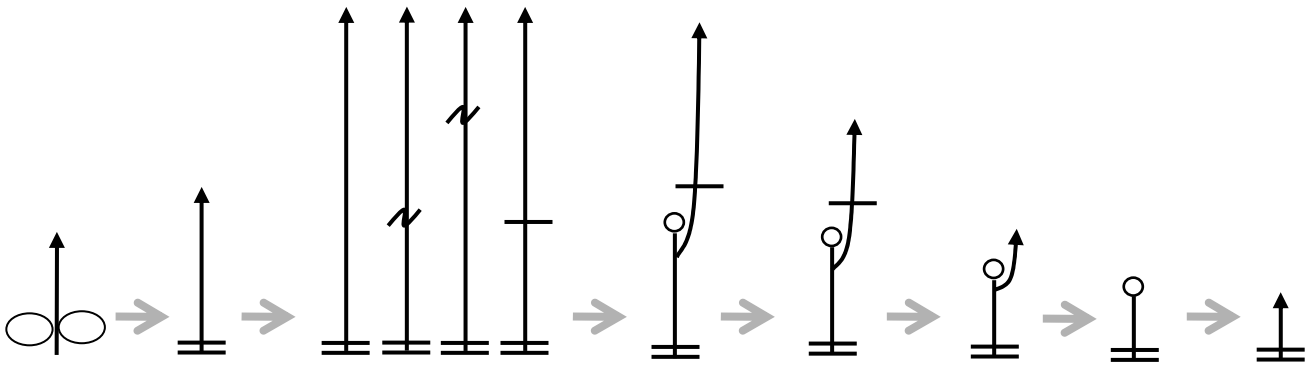


Planche 68. Représentation schématique des étapes de différenciation morphologique de la pousse annuelle chez le Noyer.

(o) : inflorescence femelle terminale; (-) : arrêt intra-annuel de croissance. (**”**) : ralentissement de croissance intra-annuel; (=) : arrêt inter-annuel de croissance

Les pousses florifères monocycliques de *Juglans regia* montrent quatre zones successives : une zone de cataphylles, une zone de petites feuilles associées à un bourgeon, une zone de feuilles associées à un bourgeon et une inflorescence mâle ou à deux inflorescences mâles et une zone apicale de petites feuilles associées à un bourgeon. Les pousses de même vigueur (nombre d'entre-nœuds et longueur d'entre-noeuds) d'hybride NG23xRA se caractérisent par un bourgeon axillaire supplémentaire à chaque nœud.

La position médiane des inflorescences mâles sur les unités de croissance est relativement invariante en fonction de la nature, végétative ou florifère, des pousses, de l'âge des arbres porteurs et du génotype. Sur les pousses bicycliques, les inflorescences mâles sont localisées généralement sur la première unité de croissance.

1.2.4. Séquence de différenciation des pousses annuelles

Chaque type de structure des pousses annuelles traduit un âge physiologique des méristèmes édificateurs bien précis. Ainsi, chez les Noyers, on peut caractériser la séquence de différenciation de la pousse annuelle (**pl. 68**). Les étapes de différenciation morphologique de la pousse annuelle s'effectuent au cours de l'ontogénie ou de manière plus rapide, en fonction de la position sur la branche porteuse ou bien sous l'influence de l'ordre de ramification de l'axe porteur. Chez l'Orme du Japon (Reffye et *al*. 1991a), le Merisier (Reffye et *al*., 1991b) ou le Peuplier noir (Caraglio et *al*., 1990), le vieillissement des structures émises se réalise aussi sous l'influence de l'ontogénie mais également en fonction de leur position sur l'axe porteur qui traduit le phénomène d'acrotonie.

1.3. Mode de développement et répartition des rameaux sur la pousse annuelle

Chez les Noyers, le mode de développement des rameaux est normalement différé d'un an. Cependant, sur des pousses végétatives extrêmement vigoureuses, des rameaux à développement immédiat sont formés (*cf.* ∋ 4.1.1.2. de la troisième partie). Sur les pousses florifères, on peut rencontrer un type particulier de rameaux à développement immédiat : l'oeil à cou (*cf.* **pl. 18 fig. 1** ; **pl. 25 fig. 1**). A la suite du dépérissement des axes, des rameaux se développent deux à plusieurs années après l'année de formation de la pousse annuelle porteuse (*cf.* ∋ 4.2.2. de la troisième partie). Chaque mode de développement des rameaux est lié à une position particulière sur la pousse annuelle.

1.3.1. Rameaux à développement différé

Relation entre le contenu des bourgeons axillaires et l'expression de la ramification

Pour des pousses végétatives du tronc de *Juglans regia,* le nombre moyen d'ébauches d'organes foliaires dans les bourgeons axillaires varie de 11 à 16 en fonction du rang de leur nœud porteur sur la pousse annuelle. Le nombre d'organes foliaires préformés est plus élevé

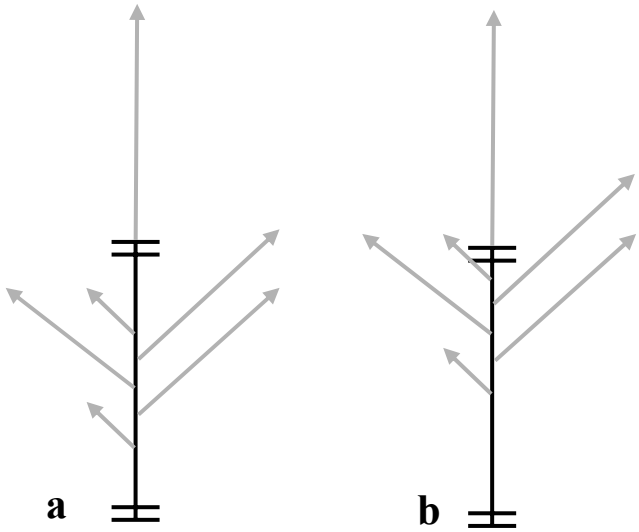


fig. 1

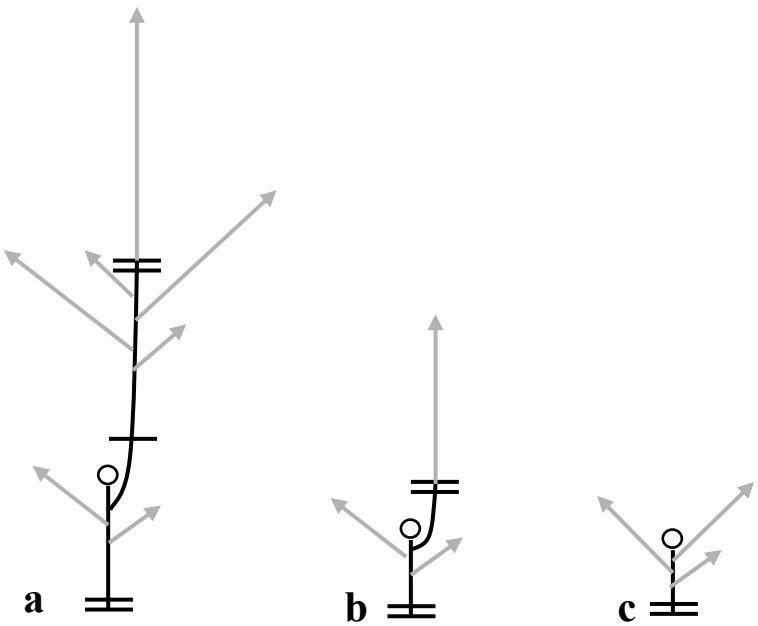


fig. 2

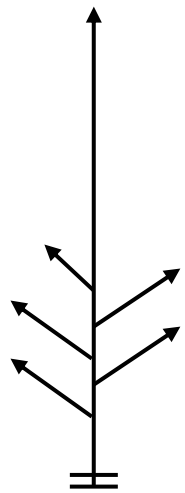


fig. 3

Planche 69. Représentation schématique de la répartition des rameaux sur des pousses annuelles de Noyers.
Figure 1. Répartition des rameaux à développement différé d'un an (en trait gris) sur des pousses végétatives monocycliques de *Juglans regia* et d'hybride MJ209xRA (**a**) ou de *Juglans nigra* et d'hybride NG23xRA (**b**).
Figure 2. Répartition des rameaux à développement différé d'un an (en trait gris) sur des pousses florifères bicycliques (**a**), monocycliques avec œil à cou (**b**) et monocycliques sans œil à cou (**c**).
Figure 3. Pousses végétatives montrant des rameaux à développement immédiat.

dans les bourgeons latéraux, qui donnent naissance aux rameaux à développement différé d'un an, dans la partie médiane des pousses annuelles végétatives porteuses que dans les bourgeons latéraux restant dormants.

Sur des pousses végétatives de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Souza et *al*., 1999), ou sur des modules de *Persea americana* Miller (Thorp et *al.*, 1994), le nombre d'ébauches d'organes foliaires du bourgeon axillaire évolue selon un gradient décroissant du sommet à la base des pousses. Dans ce cas, les bourgeons en position distale se développent en rameaux. Sur des branches de jeunes individus d'*Acer pseudoplatanus* L., le nombre d'organes foliaires augmente dans les bourgeons axillaires en positon médiane de la pousse annuelle. Ceux-ci sont suceptibles de donner naissance aux rameaux. A cette variation en fonction de la position du nœud est associée une variation en fonction de la position hypotone ou épitone du bourgeon sur le nœud (Gardère, 1993 ; Raimbault, 1998). L'hypotonie caractérise la ramification chez l'Erable.

Ces quelques résultats montrent que la position et le gradient de vigueur des rameaux sur les pousses annuelles sont déterminés avant le débourrement des bourgeons. La position des rameaux sur les pousses est le résultat de facteurs endogènes.

Rameaux à développement différé d'un an

La zone ramifiée est continue et entourée de deux zones de bourgeons latents sur les pousses annuelles végétatives des différents génotypes de Noyer. Le rang moyen du premier rameau à partir du sommet de la pousse varie relativement peu entre 6 et 9 pour les différents types de pousses végétatives de *Juglans regia* (variétés Lozeronne, Solèze et Parisienne) et d'hybride MJ209xRA tandis qu'il varie entre 4 et 7 pour les différents types de pousses végétatives de *Juglans nigra*. Chez l'hybride NG23xRA, la valeur de ce paramètre varie entre 4 et 6 pour l'échantillon de pousses étudiées. La zone ramifiée tend à être plus distale sur les pousses végétatives d'hybride NG23xRA que sur celles d'hybride MJ209xRA. Sur les pousses végétatives, la zone ramifiée est donc localisée dans la partie médiane pour *J. regia* et pour l'hybride MJ209xRA (**pl. 69, fig. 1a**), tandis qu'elle est plus apicale chez *J. nigra* et chez l'hybride NG23xRA (**pl. 69, fig. 1b**).

Les rameaux se développent préférentiellement sur les 1er, 2ème ou, plus rarement, 3ème nœud à partir du sommet des pousses florifères pour *Juglans regia* et pour l'hybride NG23xRA. Pour *Juglans nigra*, ils apparaissent plutôt sur les 2ème, 3ème ou 4ème nœud à partir du sommet de la pousse annuelle. La zone ramifiée est acrotone sur les pousses portant une inflorescence terminale (**pl. 69, fig. 2**) pour tous les génotypes. Cependant, chez *Juglans nigra*, le premier rameau se développe sur le deuxième nœud sous l'inflorescence terminale. Dans la plupart des cas, aucun bourgeon axillaire n'est visible à l'œil nu sur le premier nœud.

En règle générale, les pousses monocycliques végétatives courtes (nombre d'entre-nœuds généralement inférieur à 14) ne sont pas ramifiées. Pour les autres types de pousses végétatives et pour la deuxième unité de croissance des pousses florifères bicycliques, le nombre de nœuds ramifiés et la probabilité de ramification d'un nœud (pour un même rang de nœud) augmentent avec le nombre d'entre-nœuds des pousses porteuses. La variation du nombre de rameaux par pousse annuelle est fortement liée à la vigueur de la pousse porteuse.

Sur de jeunes arbres, la mort du bourgeon terminal hivernal de pousses végétatives entraîne une augmentation de la longueur de la zone ramifiée dans la partie apicale de la pousse annuelle et du nombre de rameaux émis (*cf.* ∋ 4.2.1. de la troisième partie).

La position des rameaux à développement différés d'un an sur la pousse annuelle est généralement acrotone ou mésotone sur la pousse annuelle pour les espèces arborescentes à croissance rythmique (Caraglio et Barthélémy, 1997).

Rameaux à développement différé de plus d'un an

Chez les Noyers, les rameaux à développement différé de plus d'un an se développent à partir de bourgeons latents localisés dans la partie médiane à basale de pousses annuelles. A la suite d'une perturbation environnementale ou de la mort des axes, le développement de bourgeons latents positionnés dans la partie basale des pousses annuelles, des axes ou de l'arbre, est fréquent chez les arbres (Champagnat et *al.* 1971 ; Barnola et Crabbé, 1991 ; Barthélémy et *al*., 1992 ; Drénou, 1994). Ces bourgeons latents sont généralement à l'origine des complexes réitérés différés (Edelin, 1984 ; Barthélémy et *al*., 1992 ; Drénou, 1994).

D'autre part, nos résultats montrent que le nombre de rameaux acrotones différés d'un an par pousse annuelle florifère est plus grand que le nombre de rameaux basitones différés de plus d'un an par pousse. Pour les unités de croissance florifères, le nombre de rameaux augmente de 2 à 3 avec un accroissement de longueur des pousses porteuses. A la suite d'un dépérissement, le nombre (en moyenne 1) de rameaux à développement différé de deux ans et plus par pousse ne varie pas avec l'augmentation de la longueur des pousses porteuses. En fonction du moment de développement, la quantité de rameaux émis varie.

1.3.2. Rameaux à développement immédiat

Rameaux à développement immédiat sur les pousses végétatives

Sur des tiges de *Juglans regia* variété Lara issues de greffe, il a été montré qu'une valeur seuil d'allongement des tiges doit être atteinte pour que des rameaux à développement immédiat soient produits (Sabatier et *al*., 1999). La relation entre la vitesse d'allongement de la tige et la production de rameaux à développement immédiat est connue chez de nombreuses espèces ligneuses (Champagnat, 1954 ; Powel et *al*., 1986 ; Puntieri et *al*., 1998 ; Tomlinson et *al*., 1973 ; Sabatier et Barthélémy, 1999).

Les rameaux à développement immédiat se développent dans la partie basale à médiane des pousses selon un gradient de vigueur décroissant de la base vers le sommet (**pl. 69, fig. 3** ; Sabatier et *al*., 1999). La localisation basitone à mésotone de la ramification à développement immédiat a également été montrée chez de nombreuses espèces ligneuses tempérées (Champagnat, 1947, 1954, 1965 ; Champagnat et *al*., 1961 ; Costes et *al*., 1997 ; Lauri, 1991 ; Remphrey et *al*., 1985 ; Rivals, 1965). Des rameaux à développement immédiat ont été observés sur la face inférieure de pousses annuelles de branches d'*Acer pseudoplatanus*. Dans ce cas, ils résultent du processus d'hypotonie (Gardère, 1993).

Les yeux à cou

A la suite de la floraison terminale, des yeux à cou suivis ou non d'une deuxième vague de croissance se développent immédiatement sur les 1er ou 2ème nœuds sous l'inflorescence femelle. Les rameaux à développement différé d'un an apparaissent alors sur les 3ème ou 4ème nœuds (**pl. 69, fig. 2a** et **b**). Ces petits axes mis en place suite à la transformation du méristème en inflorescence sont observés, entre autres, chez de nombreuses Vochysiaceae (Sanoja, 1992), chez plusieurs Lauraceae (Sanoja, 1992), chez *Solanum subinerme* Jacq (Barthélémy, 1988), chez *Malus domestica* (Lauri et Térouanne, 1995), chez *Aesculus hippocastanum* L. (Caraglio, comm. pers.) ou chez *Acer monspelliensis* L.

Chez les Noyers, deux types de rameaux à développement immédiat, déterminés par une forte vitesse de croissance, apparaissent à des stades de différenciation de l'arbre distincts et se différencient par leur répartition sur la pousse annuelle. La position basitone des rameaux à développement immédiat caractérise le développement monopodial des axes tandis que la position acrotone des yeux à cou est liée au mode de développement sympodial de la pousse porteuse.

1.4. Variations morphologiques interspécifiques

Les phénomènes de pré- et néoformation ont été analysés uniquement sur *Juglans regia* et l'hybride MJ209xRA. Etant donné que la nature de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles végétatives monocycliques est similaire entre les différents génotypes de Noyers, on peut émettre l'hypothèse que les modalités d'organogenèse des pousses sont similaires pour tous les génotypes étudiés. Le nombre de feuilles préformées des pousses annuelles est sensiblement similaire entre les différents génotypes. Les modalités d'allongement des pousses annuelles sont identiques pour tous les génotypes.

Une variation minime (de l'ordre de quelques entre-nœuds) du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles végétatives est observée entre les génotypes pour les axes vigoureux des

arbres jeunes et adultes. Ces différences semblent provenir de variations du nombre d'entre-nœuds néoformés.

Le mode de développement des rameaux est le même pour tous les génotypes. La zone ramifiée est plus distale sur les pousses annuelles végétatives de *Juglans nigra* que sur celles de *Juglans regia.* La position des rameaux sur les pousses annuelles d'hybride MJ209xRA est proche de celle observée sur les pousses de *Juglans regia* tandis que celle des rameaux sur les pousses d'hybride NG23xRA est plutôt semblable à celle observée sur les pousses de *Juglans nigra.* Par ailleurs, on a montré des variations de la longueur de la zone ramifiée entre les variétés « Lara » et « Pedro » de *Juglans regia*, dites à « fructification terminale », et les variétés « Solèze » et « Parisienne », dites à « fructification latérale » (Ducousso et *al*., 1995). Des variations dans l'organisation de la ramification sur les pousses annuelles ont été également observées entre certaines variétés de Pommier (Costes et Guédon, 1997).

2. EVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DES POUSSES ANNUELLES AU COURS DU DEVELOPPEMENT DES ARBRES

2.1. Plant d'un an

A la base des plants de *Juglans regia* et des hybrides MJ209xRA et NG23xRA, la phyllotaxie des cataphylles insérées au-dessus des cotylédons est opposée tandis qu'elle est alterne spiralée sur les plants de *Juglans nigra*. Ce critère morphologique est couramment utilisé en pépinière pour séparer de manière précoce les Noyers hybrides et les Noyers noirs (Jay-Allemand et *al*., 1990). Les feuilles, elles, sont réparties de manière alterne spiralée quel que soit le génotype. Les plants de *Juglans regia* possèdent 7 à 9 paires de cataphylles tandis que les plants des hybrides MJ209xRA et NG23xRA n'en présentent que 3 à 5.

Cette disposition opposée des premiers organes foliaires au-dessus des cotylédons est rencontrée chez de nombreuses espèces à phyllotaxie alterne (Caraglio et Barthélémy, 1996).

2.2. Jeune arbre : édification du tronc et mise en place des premières branches

En pépinière, dans les mêmes conditions de croissance et pour une année donnée, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne pour des pousses augmentent entre des individus de 1 et 2 ans. En plantation, on observe une diminution de la taille de la pousse l'année de transplantation du plant. Au cours des années suivantes, le nombre moyen d'entre-nœuds et la longueur moyenne des pousses annuelles végétatives successives du tronc s'accroissent progressivement avec l'augmentation de l'âge du jeune arbre. Ce phénomène a été quantifié chez *Juglans regia* et MJ209xRA et observé qualitativement chez des individus

de *Juglans nigra* présents dans le même site que MJ209xRA. Des modifications ponctuelles de la taille de la pousse annuelle dues à la perturbation de la transplantation ont également été observées chez d'autres espèces comme le Chêne rouge (Guérard et *al*., 1999), le Merisier ou le Pin laricio (Caraglio, comm. pers.). Chez ce dernier, des pousses courtes peuvent être émises pendant de nombreuses années.

Chez de jeunes hybrides MJ209xRA, l'analyse du nombre d'entre-nœuds et la longueur des pousses successives émises par le tronc et les branches a permis de mettre en évidence une évolution coordonnée entre le tronc et la première pousse à la base des branches de la valeur de ces paramètres. Cette évolution progressive de la taille des pousses est typique de la phase d'établissement des arbres. Elle a été mise en évidence chez de nombreuses espèces des régions tempérées dont l'Erable et l'Orme (Troll, 1937), *Fraxinus excelsior* L. (Barthélémy et *al*. 1997), *Pinus pinaster* Ait. (Coudurier et *al*., 1994), *Fagus sylvatica* L. (Nicolini, 1998), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Heuret, 1998) et aussi sur une espèce tropicale comme *Gossypium hirsutum* L. (Reffye et *al*., 1999).

Le jeune arbre poursuit son développement. Les pousses annuelles du tronc sont monocycliques et de grande taille. Elles portent des branches et des rameaux courts qui se répartissent de part et d'autre et au milieu des branches. Les pousses annuelles des branches sont plus fréquemment monocycliques que bicycliques. Elles possèdent un nombre d'entre-nœuds légèrement inférieur ou égal à celui des pousses annuelles du tronc. Les pousses annuelles des branches se ramifient l'année qui suit leur formation. Elles portent préférentiellement des rameaux longs sur leur face inférieure et sur leur face latérale et des rameaux courts sur leur face supérieure. Les rameaux longs ont une structure identique à celle des branches et les rameaux courts constitués de pousses monocycliques sont semblables aux rameaux courts portés par le tronc.

Chez les Noyers, entre le tronc, les branches et les rameaux longs hypotones, le nombre d'entre-nœuds et la longueur des pousses annuelles varie peu. En revanche, dans la zone ramifiée des pousses, la probabilité de ramification d'un nœud est plus élevée pour un même rang de nœud sur le tronc que sur les branches ou les rameaux hypotones. L'influence de l'ordre de ramification apparaît plus marqué sur la valeur des paramètres de ramification que sur celle des paramètres de croissance.

L'hypotonie permet l'extension latérale des branches chez *Juglans regia*, *J. nigra* et chez leurs hybrides interspécifiques. C'est le cas pour des individus, jeune et adulte, chez de nombreuses espèces d'arbres (Caraglio et Barthélémy, 1997). Ce phénomène a été analysé chez *Acer pseudoplatanus* L. (Champagnat, 1947 ; Gardère, 1993 ; Raimbault, 1998) et chez le Frêne (Caraglio et Barthélémy, 1997), chez *Vochysia meridensis* Marcano-Berti (Sanoja, 1992) ou chez *Machilus thunbergii* (Sieb. et Zucc.) Kosterm (Takyu, 1998). Ce mode de développement des branches a été caractérisé sous le terme de « plagiotropie par apposition »

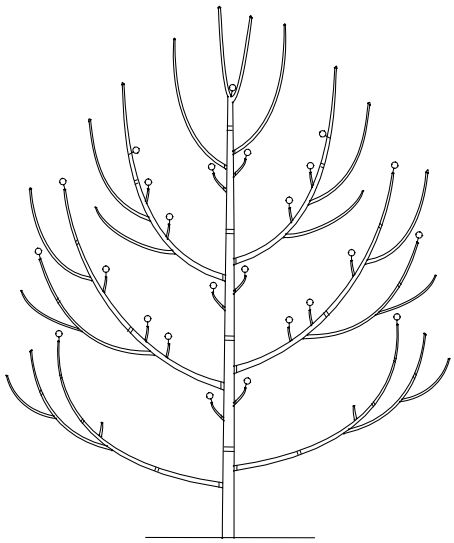


fig. 1

tronc	branche	rameau
phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée
direction de croissance verticale	direction de croissance redressée à oblique	direction de croissance sans préférence
ramification mésotone	ramification mésotone et hypotone	ramification acrotone et sans préférence
pousses annuelles longues	pousses annuelles longues	pousses annuelles courtes
porte la sexualité	porte la sexualité	porte la sexualité

fig. 2

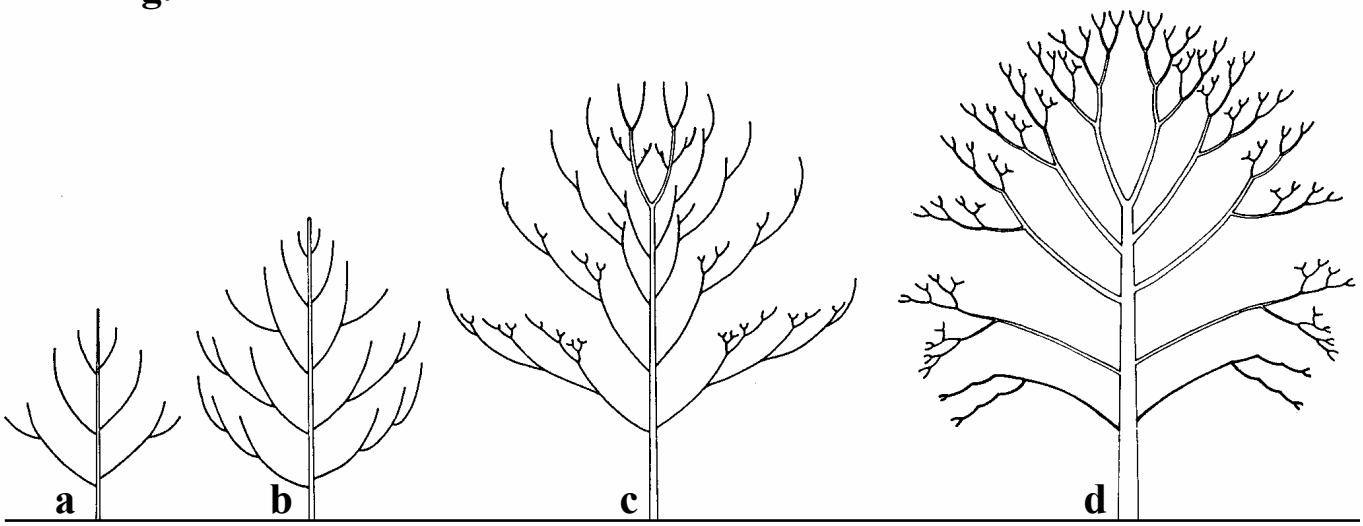


Planche 70. Unité architecturale et séquence du développement architectural de *Juglans regia.*
Figure 1. Unité architecturale et caractéristiques des différents catégories d'axes composant l'unité architecturale.
Figure 2. Séquence de développement du jeune arbre à l'arbre adulte ayant atteint son développement maximal. Les ordres ultimes de ramification ne sont pas représentés.

(c'est-à-dire que les rameaux se développent par la juxtaposition des parties horizontales et proximales des axes relais et la partie distale au-dessus du relais a une croissance indéfinie) entre autres, chez *Terminalia* ssp (Fisher, 1978) et de « plagiotropie par substitution » (c'est-à-dire que les rameaux se développent par la juxtaposition des parties horizontales et proximales des axes relais et la partie distale au-dessus du relais a une croissance définie par la transformation du méristème en inflorescence) chez *Magnolia* ssp (Hallé et *al*., 1978).

2.3. Jeune arbre : apparition de la floraison et unité architecturale

La floraison se manifeste au même moment, vers 5 à 8 ans environ, pour les individus de *Juglans regia*, *Juglans nigra*, et d'hybrides MJ209xRA et NG23xRA poussant dans de bonnes conditions. Notons toutefois que certains individus de *Juglans regia* originaires d'Asie Centrale fleurissent dès l'année de semis (Germain et *al*., 1997). Ces auteurs décrivent également, pour ces génotypes, la présence de deux à plusieurs floraisons successives au cours de la même année de croissance.

Lorsque les axes portent une inflorescence femelle terminale, leur développement initialement monopodial, devient sympodial. Lorsque le mode de ramification est sympodial, 1 à 3 axes relais se développent : l'un d'entre eux se place dans le prolongement du tronc ou des branches, les deux autres axes deviennent respectivement des branches ou des rameaux. Sur certains individus de *Juglans regia,* deux relais dominants peuvent se mettre en place dès les premières floraisons.

A ce stade de développement de l'arbre, les pousses annuelles sont florifères le plus souvent bicycliques sur le tronc et les branches tandis qu'elles sont monocycliques sur les rameaux.

L'arbre présente une structure simple entièrement hiérarchisée autour du tronc. Il exprime ainsi son unité architecturale composée de 3 catégories d'axes : le tronc, les branches et les rameaux (**pl. 70, fig. 1** et **fig. 2b ; pl. 71, fig. 1** et **fig. 2b ; pl. 72, fig. 1** et **fig. 2b**). Le tronc est orthotrope, sympodial et à ramification rythmique. Les branches sont localisées sur les nœuds de la partie médiane, pour *Juglans regia*, ou distale, pour *Juglans nigra*, et ont les mêmes caractéristiques de croissance et de ramification que le tronc. Les rameaux sont portés par le tronc et les branches. Lorsqu'ils fleurissent, les rameaux sont alors composés d'une succession de petits modules acrotones.

Le nombre de catégories d'axes composant l'unité architecturale est invariant entre les différents génotypes de Noyers étudiés. Par contre, certains caractères morphologiques décrivant les trois catégories d'axes sont différents entre *J. regia* et *J. nigra* . Il s'agit de la direction de croissance des branches (**pl. 70, fig.1** et **pl. 71, fig. 1**) ou de la position de la ramification sur le tronc (*cf.* ∋ 1.4.2. de cette partie). A ce stade de développement de l'arbre, pour les différents génotypes étudiés, le tronc et les branches sont constitués de pousses annuelles végétatives mono- ou bicycliques ayant un grand nombre d'entre-nœuds ou de

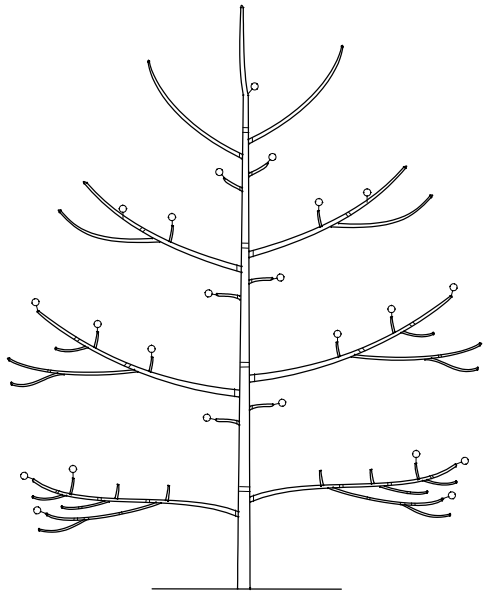


fig. 1

tronc	branche	rameau
phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée
direction de croissance verticale	direction de croissance oblique, s'affaissant avec l'âge	direction de croissance sans préférence
ramification acrotone	ramification acrotone et hypotone	ramification acrotone et sans préférence
pousses annuelles longues	pousses annuelles longues	pousses annuelles courtes
porte la sexualité	porte la sexualité	porte la sexualité

fig. 2

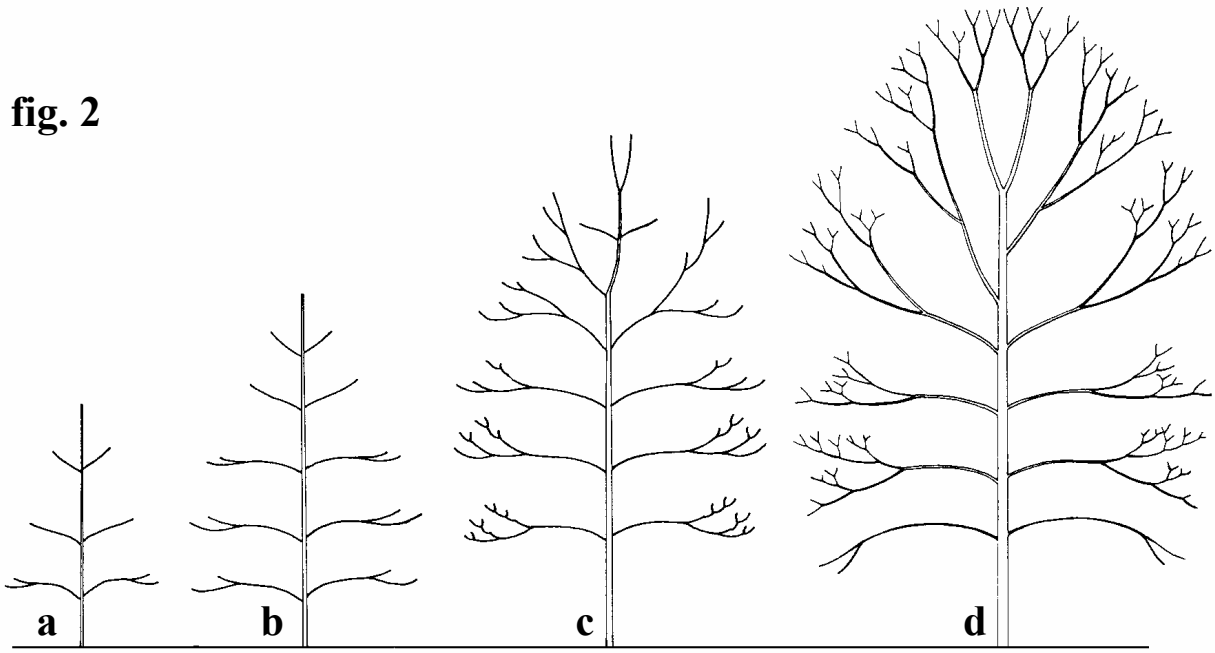


Planche 71. Unité architecturale et séquence du développement architectural de *Juglans nigra.*
Figure 1. Unité architecturale et caractéristiques des différents catégories d'axes composant l'unité architecturale.
Figure 2. Séquence de développement du jeune arbre à l'arbre adulte ayant atteint son développement maximal. Les ordres ultimes de ramification ne sont pas représentés.

pousses florifères bicycliques. Les rameaux sont composés de pousses monocycliques végétatives ou florifères possédant un petit nombre d'entre-noeuds.

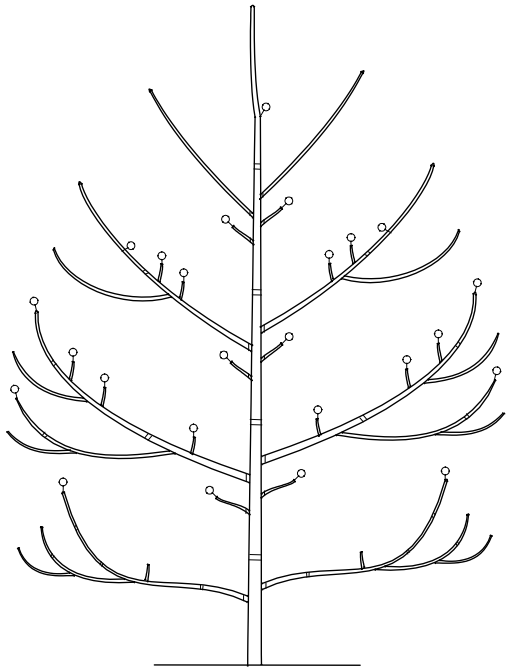
2.4. Arbre adulte : édification de la cime

A ce stade de développement de l'arbre, toutes les catégories d'axes sont affectées par la floraison et leur développement est entièrement sympodial. La première floraison sur le tronc peut entraîner la mise en place de la première fourche chez *Juglans regia*. Chez *J. nigra* ou chez les hybrides NG23xRA et MJ209xRA, à la suite de la première floraison sur le tronc, un seul axe relais dominant se met généralement en place dans le prolongement du tronc. Ce phénomène peut se reproduire un petit nombre de fois au cours des floraisons successives. Le tronc est alors formé d'une succession linéaire de modules orthotropes. A un moment déterminé par l'individu et par les facteurs du milieu, une fourche persistante se forme au sommet du tronc. Le processus de duplication ou de réitération immédiate permettant l'édification de la cime, intervient plus rapidement dans le temps et dans l'espace pour *J. regia* que pour *J. nigra* ou les Noyers hybrides d'où une forme de houppier plus élancée pour ces deux derniers que pour *J. regia* (**pl. 70, fig. 2c ; pl. 71, fig. 2c ; pl. 72, fig. 2c**).

L'analyse de la distribution du nombre de pousses annuelles par module pour des individus adultes d'hybride NG23xRA a montré une évolution de la valeur de ce paramètre en fonction de la position du module sur l'axe et en fonction de la catégorie d'axes. Ces évolutions de la structure des modules ont également été observées pour d'autres espèces sympodiales comme *Isertia coccinea* Vahl. (Barthélémy, 1988). Pour une même position architecturale et pour un stade de développement de l'arbre comparable, les modules constituant les branches et les rameaux de *Juglans regia* sont le plus souvent constitués d'une à deux pousses annuelles successives tandis qu'ils montrent généralement deux à trois pousses annuelles pour *J. nigra*. Le Noyer hybride, NG23xRA, montre des modules dont le nombre de pousses annuelles constitutives est proche de celui de *J. regia*.

Dans la cime d'arbres adultes de *Juglans nigra*, entre deux composantes (axes porteurs et axes relais) d'une fourche, la variation du nombre moyen d'entre-nœuds et du nombre de rameaux par pousse annuelle est minime. Le nombre moyen d'entre-nœuds des pousses végétatives ou florifères des rameaux est sensiblement le même entre les rameaux portés par chaque composante de la fourche. La ressemblance de la structure des pousses annuelles successives a été observée entre les deux brins des fourches principales a également été mise en évidence pour des individus d'hybride NG23xRA. La duplication ou réitération immédiate se traduit par la mise en place d'axes dont les pousses annuelles constitutives montrent une structure similaire à celle des pousses composant l'axe porteur. Une similarité de comportement morphogénétique lié à la duplication a été montrée théoriquement par Barthélémy et *al*. (1997) .

fig. 1



tronc	branche	rameau
phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée
direction de croissance verticale	direction de croissance oblique	direction de croissance sans préférence
ramification mésotone	ramification mésotone et hypotone	ramification acrotone et sans préférence
pousses annuelles longues	pousses annuelles longues	pousses annuelles courtes
porte la sexualité	porte la sexualité	porte la sexualité

fig. 2

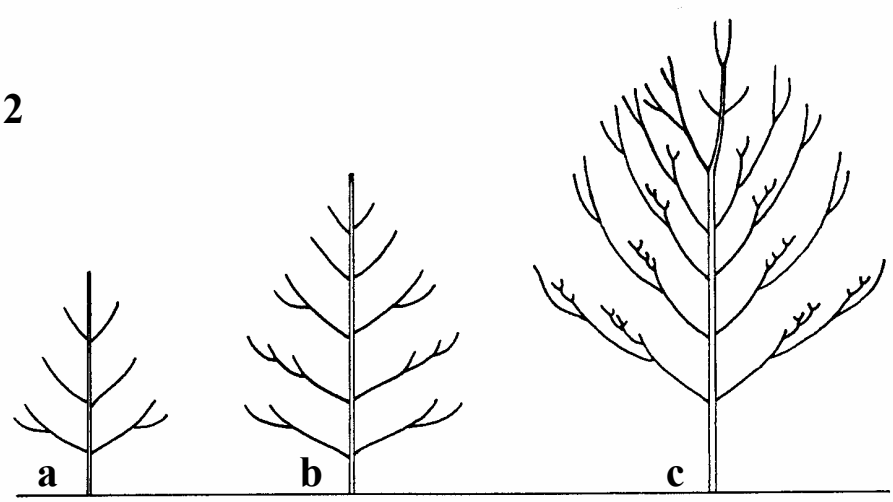


Planche 72. Unité architecturale et séquence du développement architectural de Noyers hybrides interspécifiques.

Figure 1. Unité architecturale et caractéristiques des différents catégories d'axes composant l'unité architecturale.

Figure 2. Séquence de développement du jeune arbre à l'arbre adulte édifiant sa cime.

Les ordres ultimes de ramification ne sont pas représentés.

La comparaison de la structure de pousses monocycliques florifères ou végétatives courtes de la périphérie de la cime fait apparaître des différences significatives du nombre d'entre-nœuds et de la longueur des pousses annuelles entre des individus adultes d'hybride NG23xRA de même âge poussant dans un même site. Ces différences sont observées entre deux individus se distinguant par le nombre de fourches dominantes successives formées dans leur cime. La structure d'un même type de pousses peut varier entre individus en fonction de l'architecture de la cime.

Au cours de la phase d'augmentation de l'ampleur de la cime, une évolution de la structure des pousses annuelles émises est observée. Sur les axes orthotropes dominants de la cime de *Juglans regia*, l'augmentation de l'âge des arbres porteurs se traduit par une disparition des pousses végétatives bicycliques puis monocycliques, par la mise en place uniquement de pousses florifères bicycliques puis monocycliques. Les pousses florifères monocycliques montrent un nombre d'entre-nœuds invariant tandis que leur longueur diminue progressivement. Coordonnée à ces modifications des axes dominants, une évolution de la structure des pousses des axes latéraux est observée et se traduit par une disparition de l'aptitude des pousses florifères monocycliques à émettre un œil à cou puis par une réduction de la longueur des pousses florifères monocycliques. Avec l'augmentation de l'âge des individus, la diminution de la longueur des pousses courtes végétatives et florifères s'accompagne d'une modification du nombre de bourgeons axillaires et d'inflorescences mâles présents à l'aisselle d'une feuille.

La diminution progressive de la valeur de ces différents paramètres morphologiques des pousses traduit le vieillissement des structures émises qui apparaît coordonné entre les différents méristèmes successifs édificateurs des axes. Au cours de l'ontogénie de l'arbre, la structure des axes orthotropes tend à converger vers celle des axes latéraux. L'influence de l'ordre de ramification sur la morphologie des pousses annuelles produites est de moins en moins forte comme cela a été quantifié chez quelques espèces (Barthélémy et *al*., 1997).

L'évolution de la morphologie des pousses annuelles au cours du vieillissement des axes est commune à de nombreuses espèces que leur développement soit monopodial ou sympodial (Barthélémy et *al*., 1997). Au cours du développement du Hêtre, les pousses courtes émises montrent des changements de nombre d'entre-nœuds, de diamètre, de surface foliaire et d'anatomie foliaire (Nicolini, 1997). Pour l'Orme du Japon, Reffye et *al*. (1991a) ont montré une diminution progressive de la longueur moyenne des entre-nœuds, de la fréquence du polycyclisme, de l'aptitude des méristèmes à la néoformation ou au développement de rameaux à développement immédiat. Sur d'autres espèces, il a été observé une diminution du nombre de vagues d'allongement par année au cours de l'ontogénie de la plante (Champagnat et *al*., 1961 ; Cobb. et *al*., 1985 ; Lavarenne, 1965 ; Njoku, 1963, 1964 ; Von Wülisch et Muhs, 1986). Des modifications de l'expression de la croissance sont également visibles sur des plantes tropicales (Comte, 1993). A un autre niveau d'organisation, celui du métamère,

une évolution de la longueur et la surface de section de l'entre-nœud, de la surface foliaire et de la vitesse de croissance de l'entre-nœud a été mise en évidence en fonction de l'ontogénie chez quelques plantes tropicales (Lauri, 1988 ; Lauri et *al*., 1991).

Au terme de ce stade de développement de l'arbre, le Noyer adulte possède une cime arrondie dont la périphérie est composée de structures sympodiales courtes et homogènes (**pl. 70, fig. 2d ; pl. 71, fig. 2d**). Les pousses annuelles sont monocycliques et, très fréquemment, florifères. Elles portent en moyenne un à deux rameaux acrotones. Le nombre moyen de 12 entre-nœuds est constant pour les génotypes étudiés. Les pousses végétatives sont généralement peu nombreuses possèdent également en moyenne 12 entre-noeuds. Notont également qu'un nombre d'entre-nœuds sensiblement similaire est retrouvé pour des pousses annuelles du sommet de la cime d'arbres adultes pour d'autres espèces comme l'Orme du Japon (Reffye et *al*., 1991a) ou le Hêtre (Nicolini, 1997). La présence de structures identiques entre elles à la périphérie de la cime d'un arbre caractérise généralement l'arbre ayant atteint son développement maximal (Barthélémy et *al*. 1992 ; Barthélémy et *al*., 1997). L'unité architecturale minimale est composée généralement d'une pousse végétative suivie d'une pousse florifère chez les Noyers. La structure de l'unité architecturale minimale est extrêmement réduite comme c'est le cas chez de nombreuses espèces qui possèdent une unité architecturale composée de catégories d'axes peu différenciées entre elles (Barthélémy, 1988).

2.5. Arbre âgé et sénescent

Chez les deux espèces du genre *Juglans* étudiées, l'affaissement des extrémités des branches s'accompagne du développement de complexes réitérés à développement différé dans la partie supérieure de la zone de courbure. Ces complexes réitérés différés de 2 à plusieurs années se développent à partir de bourgeons latents situés dans la partie proximale des pousses annuelles (*cf.* ∋ 1.4.4 de cette partie). L'extension de la cime se poursuit alors par un phénomène d'empilement de complexes réitérés dont la taille se réduit au cours des réitérations successives. Au terme de cette étape de développement, l'arbre possède un houppier au contour discontinu et composé de petites cimes plus ou moins individualisées.

Chez le Noyer, tandis que le phénomène d'hypotonie intervient dans la construction des axes latéraux des arbres jeune et adulte, l'épitonie est à l'origine du développement des axes réitérés de l'arbre âgé. Ce phénomène d'épitonie à la suite de la mort de l'extrémité des axes est observé au cours du vieillissement d'un grand nombre d'espèces arborescentes qu'elles montrent un développement monopodial ou sympodial (Hallé et *al*., 1978 ; Barthélémy et *al*., 1992 ; Sanoja, 1992 ; Raimbault et *al*., 1993 ; Drénou, 1994 ; Barthélémy et al., 1997 ; Caraglio et Barthélémy, 1997).

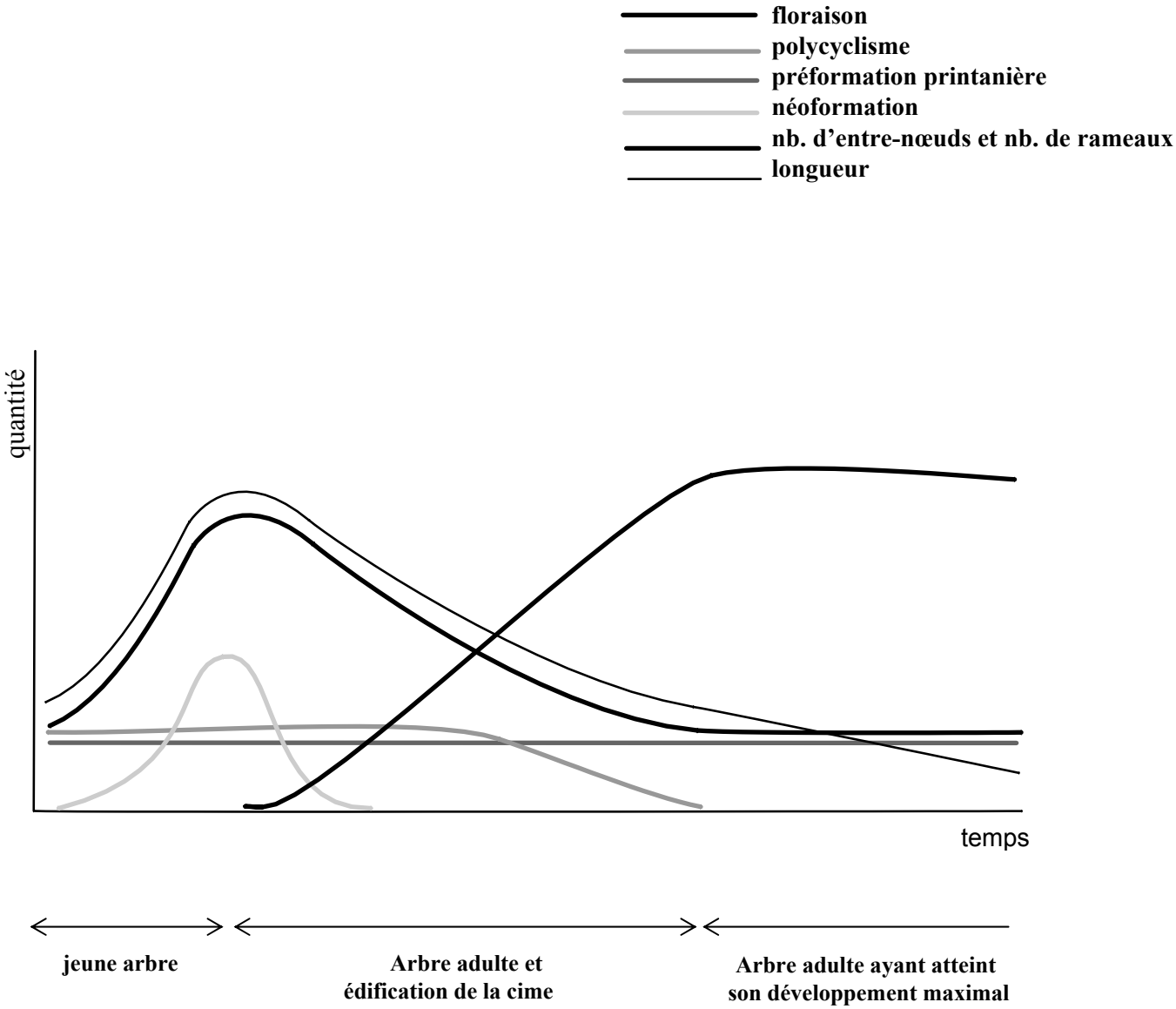


Figure 73. Représentation schématique de l'évolution de différentes caractéristiques morphologiques des pousses annuelles successives d'un axe principal au cours du développement des Noyers.

Au cours des phases ultérieures de son développement, suite à la mort de parties de branches de plus en plus volumineuses, l'arbre, comme cela a été observé chez des individus de *Juglans nigra,* met en place des complexes réitérés qui ont tendance à se développer de plus en plus bas sur l'arbre et qui montrent une structure d'autant plus grande qu'ils apparaissent plus bas sur l'arbre. Ce phénomène est commun sur l'arbre âgé à de nombreuses espèces (Barthélémy, 1988 ; Barthélémy et *al*., 1992).

2.6. Variations interspécifiques de l'architecture

Comme pour de nombreuses espèces forestières (Hallé et *al*. 1978 ; Edelin, 1984 ; Barthélémy et *al*., 1992), la séquence du développement architectural des deux espèces de Noyer étudiées se résume de la manière suivante : le jeune arbre exprime son unité architecturale et montre une forme pyramidale, puis l'arbre développe progressivement sa cime par le processus de duplication et possède une cime au contour arrondi (**pl. 70** et **pl. 71**). Enfin, à la suite de la mort de l'extrémité des axes, l'arbre régénère la partie manquante de la cime par le processus de réitération différée et montre une régression progressive de sa cime. La séquence de développement des Noyers montre les mêmes grandes étapes morphologiques de différenciation que celles rencontrées pour d'autres espèces à développement sympodial (Barthélémy, 1988 ; Caraglio et Edelin, 1990 ; Edelin, 1991 ; Sanoja, 1992) et que celles observées pour des espèces à développement monopodial (Barthélémy et *al*., 1992 ; Barthélémy et *al*., 1997 ; Caraglio, 1996 ; Edelin, 1984 ; Nicolini, 1997). Le développement architectural du Noyer montre une phase monopodiale, puis une phase sympodiale montrant une différenciation entre les axes et enfin une phase sympodiale caractérisée par une équivalence des axes entre eux. Comme cela a été décrit chez quelques espèces sympodiales (Barthélémy, 1986 ; Edelin, 1991 ; Sanoja, 1992), la différenciation de l'architecture sympodiale s'effectue de manière progressive.

L'analyse quantitative de la croissance et de la ramification des pousses annuelles aux différents stades de développement des arbres permet de tracer l'évolution de la structure des pousses annuelles successives d'un axe principal au cours de l'ontogénie des arbres. La valeur des paramètres de croissance et de ramification des pousses annuelles évoluent de manière précise, ordonnée et graduelle (**pl. 73**). Cette évolution des caractèristiques morphologiques des pousses annuelles est commune à tous les génotypes étudiés du genre *Juglans*. L'évolution du nombre d'entre-nœuds, de la longueur ou du nombres de rameaux des pousses annuelles obtenus sur les Noyers est comparable à celle du nombre d'entre-nœuds ou du diamètre des pousses annuelles décrite chez *Fagus sylvatica* (Nicolini, 1997). La modélisation quantitative des processus de croissance et de ramification permet également d'évaluer la

variabilité morphologique pour un groupe de pousses homogènes. Cette variabilité diminue au cours des phases de différenciation des arbres.

Entre les deux espèces de *Juglans* étudiés, la variabilité architecturale est principalement caractérisée par la phyllotaxie des premiers organes foliaires du semis, par une différence dans l'orientation des branches sur l'arbre jeune, par le nombre de pousses annuelles constituant les modules sur l'arbre adulte et par le moment d'expression de la réitération immédiate du tronc. Le moment d'apparition de la floraison peut être modifié par la provenance chez *Juglans regia*. Les variations architecturales observées reposent sur des modifications quantitatives des événements morphologiques fondamentaux.

La variation de l'expression de la réitération immédiate a également été mise en évidence entre certaines espèces de la famille des Vochysiaceae (Sanoja, 1992). Caraglio (1999) démontre aussi que l'expression de la réitération caractérise les variations architecturales observées entre les deux espèces tropicales, *Coussapoa latifolia* Aublet et *C. angustifolia* Aublet. Cet auteur montre que, pour chacune de ces espèces, on peut rencontrer des individus terrestres dont la séquence de développement se réalise entièrement au sol et des individus hémi-épiphytes qui, après germination sur un arbre, poursuivent leur développement en émettant des racines vers le sol et présentent ainsi une phase de développement terrestre. Pour les deux types d'individus, les variations interspécifiques de l'architecture aérienne sont essentiellement observées au niveau du processus de réitération.

Chez *Juglans nigra*, nous avons montré que le moment d'établissement de la première fourche importante varie dans le temps et dans l'espace entre individus de même âge poussant dans un même site. L'expression de la réitération immédiate semble être sous contrôle génétique. Les variations entre individus de l'expression de la réitération immédiate, du nombre et de la dimension des fourches édifiées dans la cime de l'arbre ont été observées chez des espèces tropicales (Loup, 1994 ; Durand, 1999). Une variabilité intraspécifique de l'orientation des branches a également été mise en évidence sur des espèces tropicales (Loup, 1994). Chez *Cupressus sempervirens* et *C. arizonica*, Barthélémy et *al*. (1999) montrent que la rectitude et le redressement des branches, l'homogénéité et l'hétérogénéité des types de branches d'un même individu et l'importance de la réitération, expliquent en partie la variabilité intraspécifique observée chez ces espèces.

3. INFLUENCE DU MILIEU SUR LE DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DES NOYERS

L'analyse architecturale d'individus de *Juglans regia* poussant en milieu forestier permet de décrire les variations de la séquence de développement de cette espèce entre le

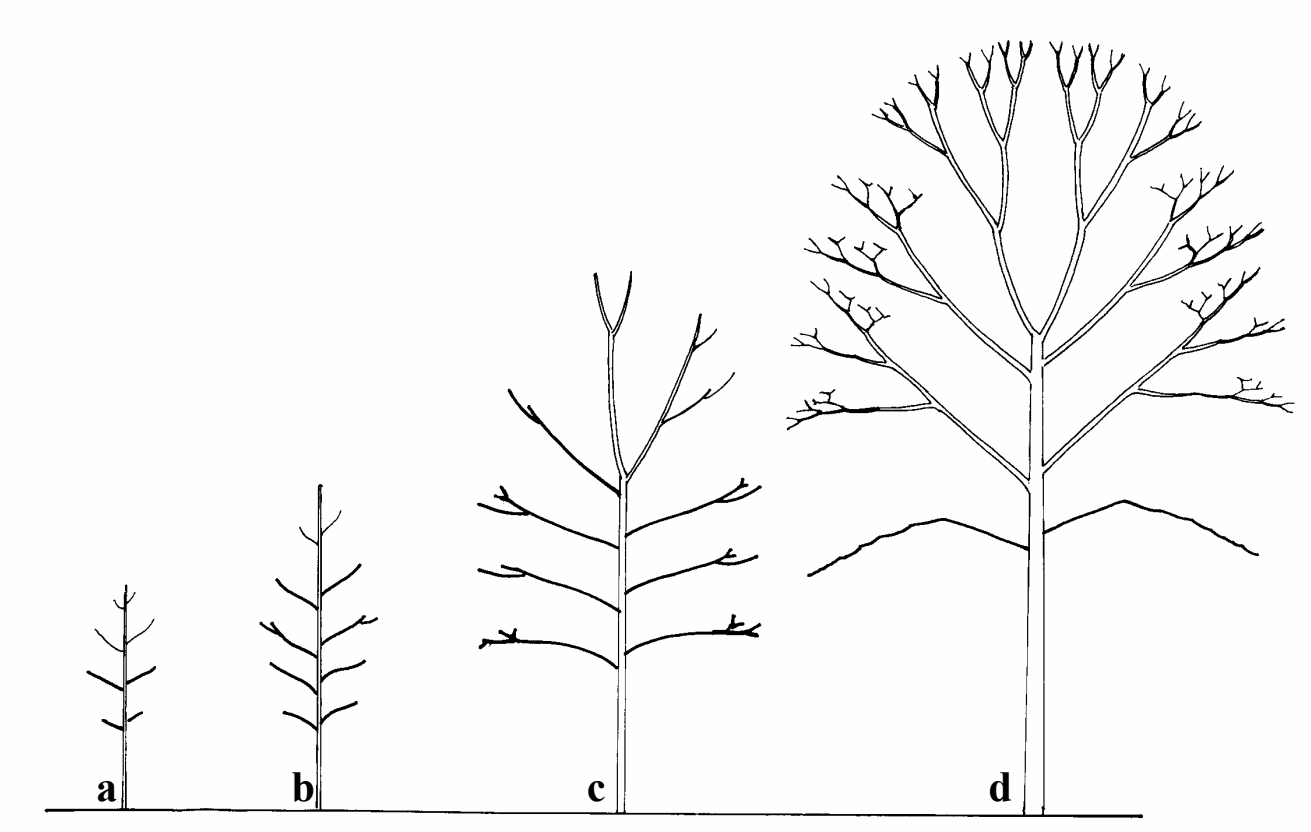


Planche 74. Séquence du développement architectural de *Juglans regia* en trouée forestière.
Séquence de développement du jeune arbre à l'arbre adulte ayant atteint son développement maximal. Les ordres ultimes de ramification ne sont pas représentés.
a et **b**: jeune arbre et mise en place des premières branches;
c : arbre adulte et établissement de la première fourche;
d : arbre adulte montrant de petites structures sympodiales homogènes à la périphérie de sa cime.

milieu ouvert et la trouée forestière. Lorsque l'arbre se trouve dans une trouée, son tronc, comme en pleine lumière, le tronc porte une succession d'étages de branches. Ces branches ont une direction de croissance horizontale (**pl. 74a** et **b**) et non oblique comme en pleine lumière. La première floraison se manifeste plus tard qu'en milieu ouvert et, le plus souvent, ne provoque pas la mise en place d'une fourche importante (**pl. 74c**). Après l'établissement de la première fourche importante qui dépend de l'individu et des facteurs du milieu, l'édification de la cime se réalise par une succession de duplications de l'axe porteur. L'angle des premières fourches mises en place est plus fermé que pour un individu poussant en milieu ouvert. La périphérie de la cime de l'arbre adulte ayant atteint son développement maximal est composée de petites structures sympodiales homogènes (**pl. 74d**).

De jeunes individus d'hybride MJ209xRA poussant avec un abri latéral ligneux se trouvent dans des conditions lumineuses comparables à celle d'individus se développant dans une trouée forestière. L'abri latéral influe sur la croissance du tronc et des branches. La réduction de croissance annuelle des branches entraîne une modification de leur direction de croissance et une diminution de l'expression de l'hypotonie. L'élagage naturel des branches les plus basses est d'autant plus rapide que la végétation environnante est dense et proche du tronc. Le moment d'apparition de la sexualité est retardé dans le temps et dans l'espace.

Sous couvert forestier dense, les pousses annuelles du tronc de jeunes individus de Noyers sont monocycliques et végétatives pendant de nombreuses années. Les valeurs moyennes du nombre d'entre-nœuds, de la longueur et du diamètre basal des pousses sont nettement plus faibles et plus stables selon les années de croissance successives que celles observées pour des arbres poussant en pleine lumière. La structure de l'arbre est réduite à une tige rarement ramifiée. La miniaturisation de la structure des individus dans des conditions lumineuses de sous-bois a été décrite, entre autre, pour de jeunes individus d'*Acer pseudoplatanus* L. (Gardère, 1995), de *Fagus sylvatica* L. (Nicolini et Caraglio, 1994 ; Nicolini, 1997), d'une espèce tropicale, *Humboldtia brunonis* Wall. (Durand, 1999) et observé chez *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière. Ce phénomène a également été observé pour certaines espèces de forêt des régions tempérées chaudes (Takyu, 1998).

Pour le Noyer, essence de lumière, la densité du peuplement influe sur le moment et la position d'expression des différents événements morphologiques (apparition de la sexualité, expression de l'unité architecturale, édification de la cime) qui modifient l'architecture de l'arbre au cours de l'ontogénie. Comme cela a été décrit pour des individus de *Prunus avium* L. (Caraglio, 1996) ou de *Fagus sylvatica* (Nicolini, 1997), chez *Juglans regia*, la première fourche persistante se forme plus haut sur le tronc en trouée forestière qu'en milieu ouvert. De ce fait, les arbres montrent des cimes plus élancées et des hauteurs de bille plus importantes.

Une accélération du processus d'édification de la cime, a été observée en milieu ouvert comparé au milieu forestier chez des espèces forestières tropicales (Edelin, 1984 ; Sanoja,

1992). Barthélémy (1988) a observé sur certaines espèces tropicales que l'influence des facteurs externes peut agir sur la vitesse d'expression de la séquence de différenciation aboutissant à la formation des premières fleurs. Cet auteur montre que l'intensité lumineuse n'influe pas sur la nature de la séquence de différenciation de l'espèce mais joue sur la vitesse de son expression.

Nos observations sur les Noyers sont en accord avec l'idée que l'environnement n'influe pas sur la nature profonde de la séquence de développement de la plante mais module son expression quantitative (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé et *al*., 1978 ; Barthélémy 1988, 1991 ; Barthélémy et *al*., 1997 ; Nicolini, 1997 ; Grosfeld et *al*., 1999). Nozeran et *al*. (1983) ont observé que le rythme de croissance de nature endogène pouvait être modulé par des facteurs externes. Ce même phénomène a été observé pour certaines espèces tropicales (Comte, 1993).

4. CONCLUSIONS

Au cours de sa vie, le développement de l'arbre suit une succession d'étapes morphologiques, selon une séquence précise et ordonnée. Ceci se traduit par une évolution graduelle des caractéristiques morphologiques des différentes entités élémentaires qui composent la structure des axes de l'arbre : métamère, unité de croissance ou pousse annuelle. Par ailleurs les traits morphologiques de ces différentes entités évoluent en fonction de leur position sur la pousse annuelle et dans l'arbre.

Les caractéristiques morphologiques communes aux deux espèces, *Juglans regia* et *J. nigra*, sont la position de la sexualité, le mode de croissance des pousses annuelles, le mode de développement des rameaux, le mode d'édification des branches et le mode de développement monopodial puis sympodial de l'arbre. Ces deux espèces se distinguent essentiellement, l'une de l'autre, par la phyllotaxie des premiers organes foliaires à la base du semis, par la direction de croissance des branches sur le jeune arbre, par la structure des modules composant les axes et par le moment dans l'espace et dans le temps d'établissement de la première fourche importante sur le tronc qui détermine le début de la phase d'expansion de la cime de l'arbre adulte. Au niveau d'organisation de la pousse annuelle, les deux espèces se différencient principalement par la position des rameaux sur les pousses annuelles végétatives.

Les Noyers hybrides présentent des caractères morphologiques proches de ceux de *Juglans nigra*, et d'autres, communs à ceux de *Juglans regia*. A la base des semis de Noyer hybride, la phyllotaxie des premiers organes foliaires est opposée comme celle observée à la base de semis de *Juglans regia*. Le nombre de paires de cataphylles est plus petit pour les plants d'hybrides que pour les plants de *Juglans regia*. La structure des modules de l'hybride NG23xRA est semblable à celle des modules de *Juglans regia.* Par la répartition des rameaux sur la pousse annuelle végétative, l'hybride NG23xRA est proche de *Juglans nigra* et

l'hybride MJ209xRA se rapproche plutôt de *Juglans regia*. Pour de jeunes individus d'hybride MJ209xRA, nous avons observé trois types d'arbres en fonction de l'orientation de leurs branches : (1) semblable à celle de *Juglans regia,* (2) semblable à celle de *Juglans nigra* et (3) intermédiaire entre les deux espèces. Chez les hybrides, on retrouve les caractères morphologiques de l'un ou l'autre des parents. Des variations quantitatives de ces caractères sont observées entre l'hybride et les parents.

Les conditions d'éclairement dans lesquelles se développe l'individu influent de manière quantitative sur les modes de croissance et de ramification des pousses annuelles et sur l'architecture de l'arbre. Les variations architecturales observées proviennent principalement de l'orientation des branches, de l'expression de l'hypotonie et du développement des branches chez le jeune arbre. Chez l'arbre adulte, les variations architecturales reposent sur la manifestation de la floraison, sur le moment d'établissement de la première fourche importante et sur l'ampleur de la cime. Le comportement spécifique de l'établissement de la première fourche sur le tronc est modulé par le milieu. Les conditions d'éclairement modulent l'expression de la séquence de développement des Noyers. Quand le milieu forestier joue un rôle de gainage autour de l'arbre, chacune des étapes morphologiques de la séquence de développement de l'arbre est retardée dans le temps et dans l'espace. Quand l'arbre se développe sous une canopée forestière, l'arbre passe très rapidement de l'état juvénile à l'état adulte.

Chez les Noyers, la nature de la séquence de différenciation de l'arbre est invariante. Par contre certaines caractéristiques architecturales varient de manière quantitative. La direction de croissance des branches du jeune individu est modifiée par le génotype et par les facteurs du milieu. L'expression de l'hypotonie qui contribue au développement des branches est modifiée par les facteurs du milieu. Le moment d'apparition de la sexualité est fortement modifié par les facteurs du milieu mais varie également en fonction de la provenance de l'espèce. Le moment dans le temps et dans l'espace de l'expression du processus de duplication sur le tronc qui est à l'origine de l'édification de la cime varie en fonction du génotype, de l'individu ou des facteurs du milieu. Dans la cime de l'arbre, la taille des structures mise en place entre deux duplications successives diminue avec l'âge de l'arbre mais cette évolution peut être accélérée ou ralentie en fonction de facteurs environnementaux.

Le mode de croissance des pousses annuelles et la nature des marqueurs morphologiques du mode de croissance sont invariants. Par contre, la valeur des paramètres de croissance tels que le nombre d'entre-nœuds, le nombre d'entre-nœuds néoformés, le nombre d'unités de croissance par pousse annuelle et la longueur des pousses annuelles, varie en fonction de la position architecturale de la pousse, de l'individu, de l'ontogénie et en fonction des facteurs du milieu (conditions climatiques et lumineuses). Le mode de développement différé ou

immédiat des rameaux varie en fonction de l'ontogénie. La répartition des rameaux sur les pousses annuelles est modifiée par le mode de développement monopodial ou sympodial de la pousse annuelle. Sur les pousses végétatives, la position des rameaux est déterminée par le génotype tandis que le nombre de rameaux par pousse annuelle est fortement lié à la croissance de la pousse porteuse.

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

Les concepts et les méthodes utilisés ont permis d'appréhender l'influence de facteurs endogènes (âge, position architecturale des pousses annuelles, variation phénotypique intra- et interspécifique) et de facteurs exogènes (influence de la densité du peuplement) sur les modalités de croissance et de ramification des Noyers à différents niveaux d'organisation (unité de croissance, pousse annuelle, module et axe). La complémentarité des méthodes utilisées se traduit par la mise en évidence de correspondances entre les stades du développement architectural de l'arbre et les variations morphologiques des types de pousses annuelles émises ou bien à un autre niveau, entre les variations morphologiques des pousses annuelles et la dynamique d'allongement de la pousse. Les modèles statistiques utilisés dans ce travail ont permis de représenter les évolutions du mode de croissance des pousses annuelles et de l'organisation précise des différents types d'organes foliaires et des différents types de productions axillaires (bourgeon végétatif et inflorescence mâle) sur la pousse annuelle âgée d'un an ou plus. La connaissance de la variabilité des caractéristiques morphologiques des pousses annuelles au cours de l'ontogénie des arbres permet de progresser dans la compréhension des mécanismes impliqués dans le développement de la plante. Les résultats obtenus fournissent également une connaissance de base, fondamentale, pour de futures recherches sur le fonctionnement intégré de l'arbre et devraient être couplés, dans le futur, à une analyse des mécanismes physiologiques sous-jacents.

Par ailleurs, les résultats que nous avons obtenus nous permettent désormais de constituer un « axe de référence » (Reffye et *al*., 1991) qui représente successivement toutes les étapes de différenciation possibles de la pousse annuelle en fonction de l'ontogénie de l'arbre. Il nous sera ainsi possible de simuler le développement de l'arbre dans un environnement fixe et de générer des maquettes tridimensionnelles de Noyers dans un but de visualisation de paysage ou pour de validation de modèles écophysiologistes.

Entre génotypes, les variations morphologiques observées reposent de manière quantitative sur le mode de croissance, sur la répartition des rameaux sur les pousses annuelles végétatives et la structure des modules composant les axes. Elles sont dues également à la direction de croissance des branches et à l'expression de la réitération immédiate. La plupart de ces paramètres bien qu'ils semblent résulter d'un contrôle génétique peuvent être modulés par des facteurs exogènes. La connaissance de la variabilité qualitative et quantitative de l'architecture de l'arbre permet de déterminer des caractères morphologiques pertinents pour distinguer des écotypes ou des variétés. Chez les Noyers étudiés, nos résultats montrent que la

répartition des rameaux sur la pousse annuelle végétative d'un an est invariante en fonction de l'ontogénie, de la position architecturale et du milieu, mais qu'elle varie en fonction du génotype. Elle peut être modifiée de manière ponctuelle par un traumatisme. Cette caractéristique morphologique semble donc pertinente pour discriminer des génotypes, indépendamment de leur environnement. Les premières données obtenues dans ce travail donnent une base pour la sélection de critères morphologiques et architecturaux pertinents à prendre en compte dans les protocoles de notation de forme des arbres utilisée dans les programmes d'amélioration génétique des Noyers. Ils fournissent également des éléments de comparaison et d'analyse à considérer dans l'analyse de la transmission de ces mêmes caractères par des méthodes de génétique quantitative.

Afin d'affiner l'analyse de la variabilité phénotypique intra- et interspécifique, il sera utile de faire appel aux méthodes de comparaison d'arborescences actuellement développées par Ferraro et Godin (1998). Ces méthodes permettent de rechercher des caractères phénotypiques discriminant des groupes d'individus et de calculer une distance morphologique intergroupe. Ce calcul peut être effectué sur tout ou partie de la plante et prendre en compte les différents niveaux d'organisation du végétal. Pour appliquer cette méthode de comparaison, il est nécessaire de prendre en compte, pour chacun des génotypes étudiés, des individus au même stade de développement et poussant dans des conditions de milieu identiques. Les analyses coordonnées de la diversité morphologique par la méthode décrite précédemment et de la diversité génétique obtenue par des méthodes de génétique quantitative devraient permettre de progresser dans la sélection de marqueurs phénotypiques.

Malgré l'hétérogénéité du matériel végétal étudié en terme de sites d'étude et d'âge des individus, les connaissances du développement architectural global de l'arbre, des gradients morphogénétiques qui s'expriment au cours de la vie de l'arbre et la notion d'âge physiologique des méristèmes édificateurs ont permis de sélectionner des échantillons d'individus comparables. A partir de ceux-ci, nous avons réalisé des comparaisons entre génotypes de Noyer. Ce travail révèle que la meilleure manière d'aborder la variabilité morphologique entre des génotypes est d'analyser le développement d'individus issus de clones afin de diminuer les variations individuelles observées. L'échantillonnage des pousses annuelles d'une seule catégorie d'axes, le tronc, semble suffisant pour identifier les modalités de croissance et de ramification spécifiques au génotype. Pour valider nos résultats et la part des caractères morphologiques due à chacun des parents et retrouvée chez les individus hybrides, il faudrait envisager de travailler sur des plantations comparatives de descendances, de croisements et de clones installées récemment par l'INRA.

La connaissance de la séquence de développement de l'espèce et des caractéristiques morphologiques des pousses annuelles et la caractérisation de leur variabilité — d'une espèce à l'autre, au cours de l'ontogénie et en fonction de certaines conditions écologiques —, permettent, d'une part, d'établir un diagnostic de l'état de développement de l'arbre à un

moment donné et, d'autre part, de comprendre certains des facteurs importants pour l'élaboration de la qualité de l'arbre (dans une perspective de production de bois). Nos résultats sur les Noyers montrent ainsi que le moment de formation de la première fourche importante, moment qui détermine la hauteur de la bille finale exploitable, varie en fonction du génotype mais également en fonction de la nature et de la densité du peuplement forestier. Ces observations fournissent ainsi un outil d'aide à la décision des sylvicultures les plus appropriées au développement de l'arbre. Ceci va dans le sens de la tendance actuelle qui conseille la plantation de noyer à bois avec un accompagnement ligneux (Becquey, 1997b).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbott D.L., 1977. Fruit-bud formation in Cox's orange pippin. *Annals Report for 1976-1977, Long Ashton Research Station*, pp 167-176.

Allen G.S., Owens J.N., 1972. *The life History of Douglas Fir*. Environment Canada Forest Service, Ottawa, Canada, 139 p.

Ashby E., 1949. De la forme des feuilles et de leur rapport avec l'âge physiologique des plantes. *Endeavour*, **8**(29) : 18-25.

Assaf R., 1966. *Etude sur la croissance des rameaux de diverses espèces fruitières (Organisation des bourgeons, modalité de croissance, aptitude à la rhizogenèse et constitution minérale des noeuds et des mérithalles successifs)*. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Toulouse, France, 100 p.

Baillaud L., Courtot Y., 1955. Temps et rythmes chez les végétaux. *Annales Françaises de Chronométrie*, **9**(2) : 87-102.

Barczi J.F., Reffye de P., Caraglio Y., 1997. Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale : le logiciel AMAPsim. *In*: Bouchon J., de Reffye P., Barthélémy D. (Eds), *Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux*. Science Update, INRA Editions, Paris, France, pp 205-254.

Barnola P., Crabbé J., 1991. La basitonie chez les végétaux ligneux. Déterminisme et variabilité d'expression. *In*: Edelin C. (Ed.), *L'arbre : biologie et développement*, 2ème Colloque International sur l'Arbre, Montpellier, 10-15 septembre 1990, *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, pp 381-396.

Barthélémy D., 1986. Establishment of modular growth in a tropical tree : *Isertia coccinea* Vahl. (Rubiaceae). *Phylosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B Biological*, **313** : 89-94.

Barthélémy D., 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique*. Thèse de doctorat, USTL, Montpellier, 262 p.

Barthélémy D., 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica*, **39** : 309-323.

Barthélémy D., Blaise F, Fourcaud T., Nicolini E., 1995. Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives. *Revue Forestière Française*, **XLVII**, n° hors Série : 71-96.

Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E., 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *In*: Bouchon J., de Reffye P., Barthélémy D. (Eds), *Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux*. Science Update, INRA Editions, Paris, France, pp. 89-136.

Barthélémy D., Caraglio Y., Drénou C., Figureau C., 1992. Architecture et sénescence des arbres. *Forêt-Entreprise*, **83** : 15-35.

Barthélémy D., Edelin C., Hallé F., 1989. Architectural concepts for tropical trees. *In*: Holm-Nieslen L.B. and Balsler H. (Eds), *Tropical Forests. Botanical dynamics, speciation and diversity*, Academic Press, London, pp 89-100.

Barthélémy D., Grosfeld J., Bouroulet F., Ducatillon C., 1999. Biologie, croissance et développement. *In*: E. Teissier Du Cros (Ed.), *Le Cyprès, Guide pratique*, Studio Leonardo, Florence, Italie, pp 27-35.

Barthélémy D., Sabatier S., Pascal O., 1995. Le développement architectural du noyer commun *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Forêt-Entreprise*, **103** : 61-68.

Barthélémy D., Sabatier S., Pascal O., 1997. Le développement architectural du noyer noir *Juglans nigra* L. (Juglandaceae). *Forêt-Entreprise*, **115** : 40-47.

Barthélémy D., Sabatier S., 1999. Architectural characters of Walnut trees : inter- and intraspecific variations. *In*: Jay-Allemand C. (Ed.), *European Development of Walnut Trees for wood and Fruit Production as an Alternative and Extensive System to Agricultural Crops*, European Commission (sous presse).

Becquey J., 1995. Relance des plantations : pourquoi un progamme spécifique aux noyers à bois ? *Forêt-Entreprise*, **103** : 32-39.

Becquey J., 1997a. *Les noyers à bois*. Collection « Les guides du sylviculteur », IDF, Paris, 143 p.

Becquey J., 1997b. Des noyers en forêt, pourquoi pas ? *Forêt-Entreprise*, **115** : 27-31.

Bell A.D., 1986. The simulation of branching pattern in modular organisms. *Phylosophical Transactions of the Royal Society of London, Serie B Biological*, **313** : 143-159.

Bell A.D., 1991. *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, 341 p.

Bettefort D., 1994. *Organogenèse et croissance juvénile du Chêne rouge d'Amérique en conditions naturelles (*Quercus rubra *L.)*. Mémoire pour l'obtention du diplôme d'ingénieur des techniques agricoles, ENITA, Bordeaux, 80 p.

Bompar J.L., 1974. Morphologie et ontogenèse du rameau plagiotrope du *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. mâle. *Revue Générale de Botanique*, **81** : 5-39.

Bond T.E.T., 1942. Studies in the vegetative growth and anatomy of the Tea plant (*Camellia thea* Link.) with special reference to the phloem. I. The flush shoot. *Annals of Botany*, **34** (9) : 183-216.

Bonhomme M., 1977. *Influence de la lumière sur la croissance et la morphogenèse de la pousse annuelle Noyer (*Juglans regia *L.)*. Mémoire de fin d'études de l'ESITPA, Le Vaudreuil, France. 45 p.

Borchert R., 1969. Unusual shoot growth pattern in a tropical tree, *Oreopanax* (Arialaceae). *American Journal of Botany*, **56**(9) : 1033-1041.

Bouroulet F., Barthélémy D., Ducatillion C., Liminiana J.C., Reffye de P., 1995. Etude de la croissance et de la ramification de différentes formes de Cyprès : *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). *In:* Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier, 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France, pp 253-272.

Bugnon P., Bugnon F., 1951. Feuilles juvéniles et pousses multinodales chez le Pin maritime. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **86** : 18-23.

Bujon P., 1994. *Modalités de croissance et de ramification de la pousse annuelle et de leurs influences sur la fourchaison chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii *(Mirb.) Franco) dans les stades juvéniles*. DEA de Biologie Forestière, Université Nancy I, 19p.

Burtin P., Jay-Allemand C., Charpentier J.P., Janin G., 1998. Natural wood colouring process in Juglans sp. (*J. nigra*, *J. regia* and hybrid *J. nigra* 23 x *J. regia*) depends on native phenolic compounds accumulated in the transition zone between sapwood and heartwood. *Trees*, **12** : 258-264.

Cannell M.G.R., Thompson S., Lines R., 1976. An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. *In*: Cannell M.G.R. and Last F.T. (Eds.), *Tree Physiology and Yield Improvement*, Academic Press, London, New-York, pp 173-205.

Caraglio Y, 1996. Le développement architectural du merisier. *Forêt Entreprise,* **107** : 72-80.

Caraglio Y. 1999. Polymorphisme architectural en fonction du milieu chez deux espèces du genre *Coussapoa* L. (Cecropiaceae). *In*: *L'arbre : biologie et développement* Colloque International, Montpellier (FRA), 11-16 Sept. 1995. (sous presse)

Caraglio Y., Barthélémy D., 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *In:* Bouchon J., Reffye de P., Barthélémy D. (Eds), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, Sciences Update, Editions INRA, Paris, France, pp 11-88.

Caraglio Y., Barthélémy D., 1996. Variations phyllotaxiques chez les végétaux. *In* : Groupe d'Etude de l'Arbre, *Activité méristèmatique caulinaire : de la cytologie et de la biologie moléculaire à la morphogenèse*, 10ème Colloque, 16-17 avril 1996, Angers, pp 104-119.

Caraglio Y., Edelin E., 1990. Architecture et dynamique de croissance du Platane. *Platanus hybrida* Brot. (Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). *Bulletin de la Société Botanique de France*, *Lettres Botaniques:* **137**(415): 279-291.

Caraglio Y., Elguero E., Mialet I., Rey H., 1990. *Le peuplier, modélisation et simulation de son architecture,* Populus nigra L. *et cultivars*. Rapport annuel, convention IDF/CIRAD, Unité de modélisation des plantes, Montpellier, 164 p.

Caraglio Y., Godin C., Costes E., Barthélémy D., 1998. Mesure er représentation des plantes. *In* : *Architecture et Modélisation en Arboriculture Fruitière,* 11ème Colloque sur les Recherches Fruitières INRA-CTIFL, 5-6 mars 1998, Montpellier, pp 22-32.

Champagnat P., 1947. Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. *PHM Revue Horticole*, **19** : 335-341.

Champagnat P., 1954. Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Revue de Cytologie et Biologie Végétales*, **15**(1) : 1-51.

Champagnat P., 1965. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. *Encyclopedia of Plant Physiology*, **15**(1) : 1106-1171.

Champagnat P., Allary S., et Randier A.M., 1961. La ramification de la pousse herbacée du Charme et le problème des rameaux anticipés et des pousses de la St-Jean. *Bulletin de la Société Botanique de France*, *Mémoires,* **108** : 81-92.

Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S., 1986. Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. *In* : Compte rendu du Colloque International sur l'Arbre, 9-14 septembre 1985, Montpellier, *Naturalia Monspeliensia*, n° h.s. pp. 279-302.

Champagnat P., Payan E., Champagnat M., Barnola P., Lavarenne S., Bertholon C., 1986. La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés en conditions contrôlées et

uniformes. *In* : Compte rendu du Colloque International sur l'Arbre, 9-14 septembre 1985, Montpellier, *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série: 303-337.

Charlot G., Germain E., Prunet P., 1988. *Le Noyer. Nouvelles techniques*. CTIFL, Paris, 41 p.

Chevalier A., 1941. Variabilité et hybridité chez les noyers. Notes sur des *Juglans* peu connus, sur l'*Annamocarya* et un *Carya* d'Indochine. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale*, n°241-242: 477-509.

Cobb S.W., Miller A.E., Zahner R., 1985. Recurrent shoot flushes in Scarlet oak stump sprouts. *Forest Science*, **31** : 725-730.

Colin F., Barthélémy D., Ribeyrolles L., 1995. Influence de la densité de plantation sur quelques caractéristiques dendrométriques, morphologiques et architecturales de la provenance Istebna II (Pologne) de *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae). *In* : Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier, 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France, pp 209-235.

Collin P., Badot P.M., Millet B., 1996. Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L., cultivé en conditions contrôlées. *Annales des Sciences Forestières*, **53** : 1059-1069.

Collin P., Badot P.M., Barnola P., Millet B., 1995. Etude de la croissance et du développement chez le frêne commun, *Fraxinus excelsior*, cultivé en conditions contrôlées. *Canadian Journal of Botany*, **73** : 1464-1470.

Comte L., 1993. *Rythmes de croissance et structures spatiales périodiques d'arbres tropicaux. Exemple de cinq espèces de forêt équatoriale*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier II, 449 p.

Costes E., Guédon Y., 1996. Modeling the annual shoot structure of the apricot tree (cv Lambertin) in terms of axillary flowering and vegetative growth. *In* : Habib R. and Blaise P. (Eds), 4th International Symposium on *Modelling in Fruit Trees and Orchard Management*, Avignon (France), 4-8 septembre 1995. *Acta Horticulturae*, **416** : 21-28.

Costes E., Guédon Y., 1997. Modelling the sylleptic branching on one-year-old trunks of apple cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **122**(1) : 53-62.

Costes E., Guédon Y., Jay M., Audubert A., Lichou J., 1995. Modeling of apricot flowers and fruits distribution in relation to shoot organization and tree architecture. *In* : 10th International Symposium on *Apricot Culture,* Izmir (Turquie), 20-24 septembre 1993, *Acta Horticulturae*, **384** : 291-295.

Cottignies A., 1985. *Dormance et croissance active chez le Frêne*. Thèse d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Coudurier T., Barthélémy D., Chanson B., Courdier F., Loup C., 1995. Modélisation de l'architecture du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae). *In:* Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier, 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France, pp 209 - 235.

Cox D.R., 1962. *Renewal Theory*. Chapman and Hall, 142 p.

Cremer K.W., 1976. Daily patterns of shoot elongation in *Pinus radiata* and *Eucalyptus regnans*. *New Phytologist*, **76** : 459-468.

Critchfield W.B., 1960. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. *American Journal of Botany*, **47** : 699-711.

Critchfield W.B., 1971. Shoot growth and heterophylly in *Acer*. *Journal of the Arnold Arboretum*, **52** : 240-266.

Davidson C.G., Remphrey W.R., 1994. Shoot neoformation in clones of *Fraxinus pennsylvanica* in relation to genotype, site and pruning treatments. *Trees*, **8** : 205-212.

Debazac E.F., 1966. Développement de la ramification. Les modalités de la croissance en longueur des Pins. *Mémoire de la Société Bototanique de France*, **114** : 3-14.

Dickson R.E., 1994. Croissance en hauteur et polycyclisme chez le chêne rouge. *In* : Timbal, J., Kremer, A., Le Goff, N., Nepveu, G. (Eds), *Le chêne rouge d'Amérique*, Editions INRA, Paris, pp 131-140.

Dode L.A., 1906. Contribution à l'étude du genre *Juglans*. *Bulletin de la société Dendrologique de France*, **2**: 67-98.

Drénou C., 1994. *Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérés et tropicaux*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 263 p.

Dreyer E., 1984. *Comportement d'une plante pérenne soumise à des contraintes hydriques : réponses physiologiques de jeunes Noyers à des périodes de sécheresse*. Thèse de Doctorat, Université de Clermont II, France, 160 p.

Ducatillion C., Bouroulet F., Barthélémy D., 1995. Premières observations sur la variabilité architecturale de jeunes individus de *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). *In:* Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (France), 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France, pp 237-251.

Ducousso I., Sabatier S., Barthélémy D., Germain E., 1995. Modélisation du mode de ramification et de fructification chez quelques variétés de Noyers à fruit *Juglans regia* L. *In:* Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (France), 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France, pp 91-108.

Durand M., 1999. *Apport de l'analyse architecturale des arbres dans l'étude des forêts tropicales sempervirentes*. *Cas d'une forêt dense humide du Sud de l'Inde*. Thèse de doctorat, USTL, Montpellier, 313 p.

Edelin E., 1977. *Images de l'architecture des Conifères*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 255 p.

Edelin E., 1986. Stratégie de réitération et édification de la cime chez les Conifères. *In* : Edelin (Ed.), 1er Colloque international sur l'Arbre, Montpellier, 9-14 septembre 1985, *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, pp 251-266.

Edelin E., 1984. *L'architecture monopodiale : exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse d'Etat, USTL, Montpellier, 255 p.

Edelin E., 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *In*: C. Edelin (Ed.) : *L'arbre, biologie et développement*, 2ème Colloque International sur l'Arbre, Montpellier, 10-15 septembre 1990, *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série: 127-154.

Edelin E., 1993. Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. *In*: Groupe d'Etude de l'Arbre, *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*, Angers, 25-26 mars 1993, pp 13-23.

El-Morsy A.A., 1991. *Croissance rythmique et micropopagation in vitro chez le bigaradier (Citrus aurantium) et le mandarinier (Citrus deliciosa T.)*. Thèse Doctorat, Université de Franche-Comté, Besançon, 114 p.

Fady B., Lefèvre F., 1995. Breeding for walnut trees for wood production in France : updated general work program. Workshop of European Union AIR/Walnut project, 27-30 March 1995, Thessaloniki, Grèce, pp 18-23.

Favier J.F., 1978. *Corrélations entre organes chez le Noyer (*Juglans regia *L. cv Franquette)*. Mémoire de fin d'études, ENITA, Bordeaux, France. 55 p.

Farmer R.E. Jr., 1975. Growth and assimilation rate of juvenil northern red oak: effects of ligth and temperature. *Forest Science*, **21** : 373-381.

Feraud C., 1986. Quelques aspects de la croissance et du développement du Chêne vert (*Quercus ilex L.*). *In* : Edelin C. (ED.), 1er Colloque International de l'Arbre, 9-14 septembre 1985, Montpellier, *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, pp 385-398.

Ferraro P., Godin C., 1998. A distance measure between plant architectures based on the comparison of their topological structures. *In*: Second International Workshop on *Functional-Structural Tree Models*, 12-15 October 1998, Clermont-ferrand, 11 p.

Fischer J.B., 1978. A quantitative analysis of *Terminalia* branching. *In:* Tomlinson P.B. and Zimmermann M.H (Eds.) : *Tropical Trees as Living Systems*, Cambridge University Press New-York, pp 285-320.

Fisher J.B., Honda H., 1977. Computer simulation of branching pattern and geometry in Terminalia Combretaceae, a tropical tree. *Botanical Gazette*, **138** : 377-384.

Friesner R.C., 1943. Correlation of elongation in primary, secondary, and tertiary axes of *Pinus strobus* and *P. resinosa*. *Butjer University, Botanica Studies*, **6** : 1-9.

Fromard L., 1982. *Croissance rythmique et variabilité chez le Hêtre (Fagus sylvatica L.)*. Mémoire de DEA, Université Clermont-Ferrand II; France. 53 p.

Garavel L., 1959. *La culture du Noyer*. J.B. Baillière et fils, Paris, 285 p.

Gardère I., 1993. *Influence de la position du bourgeon d'un an sur sa morphologie et son évolution. Etude de l'Erable sycomore,* Acer pseudoplatanus *L.*. Mémoire de fin d'études, ENITHP, Angers, 84 p.

Gardère I., 1995. *Influence de l'intensité du couvert sur le développement architectural de jeunes Erables sycomores* Acer pseudoplatanus *(Aceraceae)*. Mémoire de DEA de Biologie Forestière, Université Nancy I, 19 p.

Germain E., 1988. Main characteristics of the populations and varieties of french Walnut (*Juglans regia* L.). International Conference on Walnut, Yalova (Turkey), pp 89-94.

Germain E., 1992. Le noyer. *In*: A. Gallais et H. Bannerot (Eds), *Amélioration des espèces végétales cultivées, objectifs et critères de sélection*, INRA, Paris, pp 620-632.

Germain E., 1997. Genetic improvement of the persian walnut (*Juglans regia* L.). *In:* Gomes Pereira J.A. (Ed.), Proceedings of the 3rd International Walnut Congress, *Acta Horticulturae*, **442** : 21-31.

Germain E., Delort F., Kanivets V., 1997. Precocious maturing walnut populations originating from Central Asia : their behaviour in France. *In:* Gomes Pereira J.A. (Ed.), Proceedings of the 3rd International Walnut Congress, *Acta Horticulturae*, **442** : 83-89.

Gill A.M., 1971. The formation, growth and fate of buds of *Fraxinus americana* L. *Dans* Central Massachusetts. *Harvard Forest Paper*, **20** : 1-16.

Godin C., Caraglio Y., 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*, **191** : 1-46.

Godin C., Costes E., Caraglio Y., 1997a. Exploring plant topology structure with the AMAPmod software : an outline. *Silva Fennica*, **31**(3) : 355-366.

Godin C., Guédon Y., Costes E., Caraglio Y., 1997b. Measuring and analyzing plants with the AMAPmod software. *In:* Michalewicz M.T. (Ed.), *Plants to ecosystems - Advances in Computational Life Sciences*, CSIRO Australia, [2nd International Symposium on Computer Challenges in Life Science, février 1996, Melbourne (Australie)] : 53-84.

Godin C., Guédon Y., Costes E., 1999. Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie*, **19** : 161-328.

Greathouse D.C., Laetsch W.M., Phinney B.O., 1971. The shoot growth rhythm of a tropical tree, *Theobroma cacao*. *Biotropica*, **3**(2) : 109-124.

Grosfeld J., Barthélémy D., Brion C., 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. *In:* Kurmann M.H. and Hemsley A.R. (Eds.), *The Evolution of Plant Architecture*, Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp 109-122.

Guédon Y., 1997a. Modélisation de séquences d'événements décrivant la mise en place d'éléments botaniques. *In:* Bouchon J., de Reffye P., Barthélémy D. (Eds.), *Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux*, Science Update, INRA Editions, Paris, France, pp 187-202.

Guédon Y., 1997b. L'algorithme EM : principe et application aux données de comptage. *In*: *Données comptage*, Séminaire Biométrie, septembre 1997. Document de travail de la Délégation, Biométrie et Mathématiques appliquées, CIRAD, n° 3-97, 215-234.

Guédon Y., Costes E., 1997. Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. *In*: Bouchon J., Reffye de P. Barthélémy D. (Eds), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, Sciences Update, Editions INRA, Paris, France, pp 1739-202.

Guédon Y., Costes E., 1999. A statistical approach for analysing sequences in fruit tree architecture. *In*: 5th International Symposium in Computer Modelling in Fruit Research and Orchad Management, Wageningen, Netherlands, july 1998 (to be published in *Acta Horticulturae*).

Guédon Y., Barthélémy D., Caraglio Y., 1999. Analyzing spatial structures in forests tree architectures. *In* : Amaro A. and Tomé M. (Eds),*Empirical and process-based models for forest tree and stand growth simulation*, Oeiras, Portugal, 21-27 sept. 1997, Salamandra, Lisbon, 23-42

Guérard N., Barthélémy D., Cabanettes A., Courdier F., Trichet P., Willm J., 1999. Influence de la compétition herbacée sur la croissance et le développement de jeunes Chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra* L., Fagaceae) en plantation. (soumis au *Canadian Journal of Forest Research*).

Hallé F., Edelin C., 1986. L'analyse architecturale des arbres. *In* : 6ème Colloque sur les recherches fruitières, Bordeaux, 10-11 décembre 1986, CTIFL, INRA, Paris, pp 5-19.

Hallé F., Martin R., 1968. Etude de la croissance rythmique chez Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. EUPHORBIACEAE-CROTONOIDEES). *Adansonia, ser. 2*, **8**(4) : 475-502.

Hallé F., Oldeman R.A.A., 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson Ed., Paris, 178 p.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B., 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin, 441 p.

Hallé F., Ng F.S.P., 1981. Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malaysian Forester*, **44**(2-3) : 222-233.

Hejnowicz A, Obarska E., 1995. Structure and development of vegetative buds, from the lower crown of *Picea abies*. *Annales des Sciences Forestières* **52**: 433-447.

Heuret P., 1998. *Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile (*Quercus petraea *(Matt.) Liebl., Fagaceae)*. Mémoire de DEA, Université Nancy I, 20 p.

Heywood V.H., 1993. *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, New York, 336 p.

Janin G., 1993. Les travaux de la recherche sur le bois de noyer. *Forêt-Entreprise*, **91** : 61-64.

Jay-Allemand C., 1985. *Les marqueurs biochimiques de la juvénilité chez le Noyer (*Juglans nigra *et* Juglans nigra *x* Juglans regia*)*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 275 p.

Jay-Allemand C., 1991. Recherches menées sur les noyers à bois : amélioration et culture *in vitro*. *Forêt-Entreprise*, **77** : 42-48.

Jay-Allemand C., Burtin P., Charpentier J.P., Duroux L., Label P., Couée I., Breton C., Janin G., Bonnet-Masimbert M., 1996. Mécanismes physiologiques et moléculaires de la formation du bois de cœur. Biotechnocentre, 9ème Journée Scientifiques, Seillac, 24-25 Novembre 1996, 1 p.

Jay-Allemand C., De Pons V., Doumas P., Capelli P., Sosssountzov L., Cornu D., 1991. Formation de racines *in vitro* à partir de cotylédons de noix (*Juglans* sp.) : un modèle d'étude de la rhizogenèse chez les espèces ligneuses. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série 3*, **312** : 369-375.

Jay-Allemand C., Dufour J., Germain E., 1990. Détection précoce et rapide des Noyers hybrides interspécifiques (*J. nigra* x *J. regia*) au moyen de critères morphologiques. *PHM, Revue Horticole*, **311** : 39-41.

Kahn S., 1975. *Remarques sur l'architecture végétative dans ses rapports avec la systématique de la biogéographie*. Mémoire de DEA, USTL, Montpellier. 59 p.

Keller R., 1992. *Les familles des dicotylédones ligneuses tropicales et leur identification à l'aide d'une clef fondée sur les seuls caractères végétatifs*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier.

Koslowski T.T., 1971. *Growth and development of trees. Vol. 1: Seed germination, ontogeny and shoot growth*. Academic Press, New-York, 443 p.

Koslowski T.T., Clausen J.J., 1966. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. *Canadian Journal of Botany*, **44** : 827-843.

Koslowski T.T., Ward R.C., 1957. Seasonal height growth of conifers. *Forest Science*, **3**(1) : 61-66.

Koslowski T.T., Ward R.C., 1961. Shoots elongation characteristics of forest trees. *Forest Science*, **7** : 357-368.

Kramer P.J., 1943. Amount and duration of growth of various species of tree seedlings. *Plant Physiology*, **18** : 239-251.

Kremer A., 1992. *Décomposition de la croissance en hauteur du Pin maritime (*Pinus pinaster *Aït.) : architecture génétique et application à la sélection précoce*. Thèse de Doctorat, Université de Paris XI, 124 p.

Kremer A., Nguyen A., Lascoux M., Roussel G., 1990. Morphogenèse de la tige principale et croissance primaire du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *In*: *De la forêt cultivée à l'industrie de demain*, Actes du 3ème Colloque Sciences et Industries du Bois, 14-15 mai 1990, Bordeaux, ARBORA, tome II, pp 333-349.

Lacointe A., Améglio T., Kajji A., Daudet F.A., Cruiziat P., Archer P., Frossard J.S., 1997. Carbon and water fluxes in vegetating 3-year-old walnuts. *In*: Gomes Pereira J.A. (Ed.), Proceedings of the 3rd International Walnut Congress, *Acta Horticulturae*, **442** : 153-158.

Lauri P.E., 1988. *Le mouvement morphogénétique, approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 282 p.

Lauri P.E., 1991. Données sur l'évolution de la ramification et de la floraison du pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch) au cours de sa croissance. *Annales des Sciences Naturelles, série Botanique*, **11** : 95-103.

Lauri P.E., Térouanne E., 1991. Eléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison : le cas d'espèces tropicales du modèle de Leuwenberg. *Canadian Journal of Botany,* **69**, 2095-2112.

Lauri P.E., Térouanne E., 1995. Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus* x *domestica* Borkh.) au cours d'une saison de végétation. *Canadian Journal of Botany*, **73** : 1471-1489.

Lavarenne S., 1965. *Recherche sur la croissance des bourgeons de Chêne et de quelques autres espèces ligneuses*. Thèse de Doctorat, Université de Clermont-Ferrand, France, 200 p.

Lavarenne S., Champagnat P., Barnola P., 1971. Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivés en chambre climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes. *Bulletin de la Société française de Physiologie végétale*, **118** : 131-162.

Le Dizès S., Cruiziat P., Lacointe A., Sinoquet H., Le Roux X., Balandier P., Jacquet P., 1997. A model for simulating structure-function relationshipis in walnut tree growth processes. *Silva Fennica*, **31**(3) : 313-328.

Leroy C., 1999. *Comparaison de la croissance chez de jeunes individus de pin de Brutie (*Pinus brutia *Ten.) et de pin pignon (*Pinus pinea *L.) : aspects morphologiques et quantitatifs*. Mémoire d'initiation à la recherche, Maîtrise, USTL, Montpellier, 12 p.

Lespinasse J.M., 1977. *La conduite du pommier. Type de fructification. Incidence sur la conduite de l'arbre*. INRA, UNVUFLEC, 80 p.

Li Dunfa, Zhang Xianling, Liu Shangfu, 1986. Growth rhythm of ten species of trees and their environments. *Journal of Ecology*, **5**(1) : 22-25.

Loup C., 1994. *Essai sur le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres. Le cas de quelques espèces tropicales*. Thèse de doctorat, USTL, Montpellier, 412 p.

Mabberley D.J., 1987. *The Plant-Book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, 707 p.

Mac Granahan G.H., Leslie C., 1990. Walnuts (*Juglans*). *In*: *Genetic resources of temperate fruit and nut crops*, *Acta Horticulturae*, **290**(2) : 907-951.

Macdonald A.D., Mothersill D.H., 1983. Shoot development in *Betula papyrifera*. I. Short-shoot organogenesis. *Canadian Journal of Botany*, **61** : 3049-3065.

Macdonald A.D., Mothersill D.H., Caesar J.C., 1984. Shoot development in *Betula papyrifera*. III. Long-shoot organogenesis. *Canadian Journal of Botany*, **62** : 437-445.

Moore E., 1909. The study of winter buds with reference to their growth and leaf content. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **37**(3): 117-145.

Manning W.E., 1978. The classification within the Juglandaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **65** : 1058-1087.

Manchester S.R., 1981. *Fossil history of the Juglandaceae*. PhD thesis, Indiana University, Department of Biology, USA, 209 p.

Mauget J.C., 1976. Croissance et ramification de la pousse de l'année de jeunes Noyers (*Juglans regia* L.). *Physiologie Végétale*., **14**(2) : 215-232.

Mauget J.C., 1984. Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (*Juglans regia* L., cv. « Franquette »). Conséquence sur la morphogenèse de l'arbre. *Agronomie*, 4 (6), 507-515.

Mauget J.C., Germain E., 1980. Dormance et précocité de débourrement des bourgeons de quelques cultivars de Noyer (*Juglans regia* L.). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **290**, 135-138.

Marino J., 1996. *Caracteristicas morfologicas y variabilidad arquitectural en el desarrollo inicial del Nire : Nothofagus antarctica (G. Forster) Oersted (Fagaceae)*. Tesis de Licenciatura, CRUB, Universitad Nacional del Comahue, Argentine, 94 p.

Masotti V., Barthélémy D., Mialet I., Sabatier S., Caraglio Y., 1995. Etude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière. *In*: Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier, 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France : 175-189

Nicolini E., 1997. *Approche morphologique du développement du Hêtre (*Fagus sylvatica *L.)*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 185 p.

Nicolini E., 1996. Développement architectural et installation de la fourche chez le hêtre européen *Fagus sylvatica* L. *Forêt Entreprise*, **110** : 37-46.

Nicolini E., Caraglio Y., 1994. L'influence de divers critères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. *Canadian Journal of Botany*, **72** : 1723-1734.

Nicolini E., 1998. Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L. Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany*, **76** : 1232-1244.

Nitta I., Ohsawa M., 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals of Botany*, **81** : 115-129.

Njoku E., 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observation on mature trees. *Journal of Ecology*, **51**, 617-624.

Njoku E., 1964. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. II. Observation on seedlings. *Journal of Ecology*, **52**, 19-26.

Nozeran R., Demni S., Bouzid S., Rossignol-Bancilhon L., 1983. Analyse du comportement morphogénétique de jeunes bigaradiers (*Citrus aurantium* L., Rutacées). *Bulletin de la Société Botanique de France*, *Lettres Botaniques*, **130**(2) : 109-129.

Oldeman R.A.A., 1972. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Thèse d'Etat, USTL, Montpellier, 247 p.

Oldeman R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoire 73, ORSTOM, Paris, 204 p.

Owens J.N., Molder M, Langer H., 1977. Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot extension as they relate to date and temperature sums. *Canadian Journal of Botany*, **55** : 2728-2745.

Parisot, E., 1985. *Etude de la croissance rythmique chez les jeunes Manguiers (*Mangifera indica*)*. Thèse de Doctorat, Université de Clermont-Ferrand II, France, 156 p.

Parker R.V., 1959. Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*. *The American Journal of Botany,* **46**, 110-118.

Payan, E., 1982. *Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes Chênes pédonculés (*Quercus pedunculata *Ehrh.)*. Thèse de Doctorat, Université de Clermont-Ferrand II, France, 102 p.

Pascal O., 1991. *Le Noyer noir,* Juglans nigra *L., éléments de son architecture*. Rapport convention CIRAD/IDF, pp 45.

Pena G., 1995. *Contenu hivernal des bourgeons de Pommier*. Mémoire de maîtrise, USTL, Montpellier, 10 p.

Powel G.R., Vescio S.A., 1986. Syllepsis in *Larix laricina* : occurrence and distribution of sylleptic long shoots and their relationships with age and vigour in young plantation-grown trees. *Canadian Journal of Forest Research,* **16** : 597-607.

Prat H., 1936. Sur la correspondance entre la structure des pousses de pins et les cycles saisonnier. *In*: *Livre Jubilaire dédié au Prof. Lucien Daniel*, Oberthur, Rennes, 1-19

Prevost M.F., 1967. Architecture de quelques Apocynaceae ligneuses. *Bulletin de la Société Botanique de France*, *Lettres Botaniques*, **114**, 24-36.

Prevost M.F., 1978. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. *In*: Tomlinson P.B. and Zimmermann M.H. (Eds.), *Tropical trees as living systems*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 223-231.

Prunsinkiewicz P., Remphrey W.R., Davidson C.G., Hammel M.S., 1994. Modeling the architecture of expanding *Fraxinus pennsylvanica* shoots using L-Systems. *Canadian Journal of Botany*, **72** : 701-714.

Puntieri J., Barthélémy D., Martinez P., Raffaele E., Brion C., 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany*, **76** : 673-685.

Puntieri J., Barthélémy D., Martinez P., Raffaele E., Brion C., 1999. Growth and branching patterns of annual shoots of young trees of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Blume (Nothofagaceae). *Naturalia Monspeliensa*, n° hors série (sous presse).

Raffaele E., Puntieri J., Martinez P., Marino J., Brion C., Barthélémy D., 1998. Comparative morphology of annual shoots in seedlings of five *Nothofagus* species from Argentinian Patagonia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série 3*, **321** : 305-311.

Rauh W., 1939. Uber Gesetzmässigkeit der Werzweitung und deren Bedeutung Für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft*, **52** : 86-111.

Raimbault P., Tanguy M., 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1ère partie : une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Revue Forestière Française*, XLV, 2, 97-116.

Raimbault P., 1998. *L'hypotonie, mécanisme de sélection des axes du méristème à l'architecture de l'arbre entier, chez l'érable sycomore,* Acer pseudoplatanus. Thèse de Doctorat, Université d'Angers, 248 p.

Reffye de P., 1979. *Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesenteur. Application au* Coffea robusta. Thèse d'Etat, Université de Paris-Sud, centre d'Orsay, 194 p.

Reffye de P., Dinouard P., Barthélémy D., 1991a. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae) : la notion d'axe de référence. *In*: Edelin (Ed.), 2ème Colloque internatinal sur l'Arbre, Montpellier, 10-15 septembre 1990, *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, pp 251-266.

Reffye de P., Elguero E., Costes E., 1991b. Growth units construction in trees : a stochastic approach. *Acta Biotheorica*, **39** : 325-342.

Reffye de P., Blaise F., Guédon Y., 1993. Modélisation et simulation de la croissance des plantes. *Revue du Palais de la Découverte*, **209** : 23-48.

Reffye de P., Blaise F., Chemouny S., Jaffuel S., Fourcauld T., Houllier F., 1999. Calibration of a hydraulic architecture-based growth model of cotton plants. *Agronomie* **19** : 265-280.

Remphrey W.R., Davidson C.G., 1994a. Shoot preformation in clones of *Fraxinus pennsylvanica* in relation to site and year of bud formation. *Trees*, **8**: 126-131.

Remphrey W.R., Davidson, C.G., 1994b. Shoot and leaf growth in *Fraxinus pennsylvanica* and its relation to crown location and pruning. *Canadian Journal of Forest Research*, **24** : 1997-2005.

Remphrey W.R., Neal, B.R., Steeves T.A., 1983. The morphology and growth of *Arctostaphylos uva-ursi bearberry :* an architectural model simulating colonizing growth. *Canadian Journal of Botany,* **61**: 2451-2458.

Remphrey W.R., Powell GR., 1984. Crown architecture of *Larix laricina* saplings: shoot preformation and neoformation and their relationships to shoot vigour. *Canadian Journal of Botany*, **62** : 2181-2192.

Remphrey W.R., Powell G.R., 1985. Crown architecture of *Larix laricina* saplings: sylleptic branching on the main stem. *Canadian Journal of Botany*, **63** : 1296-1302.

Rivals P., 1965. Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, **12** : 655-686.

Rivals P., 1966. Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, **13** : 91-122.

Roloff A., 1985. *Morphologie der Kronentwicklung von* Fagus sylvatica *L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicherweise neuartiger Veränderungen*. Thèse de Doctorat, Georg-August-universität, Göttingen, 56 p.

Rossignol L., Rossignol M., 1985. Architecture et tendances évolutives dans le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, *Adansonia*, **1** : 67-80.

Sabatier S., Barthélémy D., 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany*, **84** : 387-392.

Sabatier S., Barthélémy D., Becquey J., Perrier S., 1999. Taille et architecture chez de jeunes Noyers hybrides (MJ209xRA). *Forêt- Entreprise* (sous presse).

Sabatier S., Barthélémy D., Ducousso I., Germain E., 1995. Nature de la pousse annuelle chez le Noyer commun, *Juglans regia* L. var. Lara (Juglandaceae). *In:* Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier, 23-25 Novembre 1993, Les Colloques n° 74, INRA Editions, Paris, France, pp 109 - 123.

Sabatier S., Barthélémy D., Ducousso I., Germain E., 1998a. Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. « Lara » (Juglandaceae). *Canadian Journal of Botany*, **76** : 1253-1264.

Sabatier S., Barthélémy D., Ducousso I., Germain E., 1999. Allongement et morphologie de pousses annuelles issues de greffe chez le Noyer commun, *Juglans regia* L. cv. « Lara » (Juglandaceae). *Canadian Journal of Botany,***77** : 1595-1603.

Sabatier S., Ducousso I., Guédon Y., Barthélémy D., Germain E., 1998b. Structure de scions d'un an de Noyer commun, *Juglans regia* variété Lara, greffés sur trois porte-greffe (*Juglans nigra, J. regia, J. nigra* x *J. regia). In* : *Architecture et Modélisation en Arboriculture Fruitière,* 11ème Colloque sur les Recherches Fruitières INRA-CTIFL, 5-6 mars 1998, Montpellier, pp 75-84.

Sanoja E., 1992. *Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiacaea*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 404 p.

Scarrone F., 1965. Rôle respectif des rythmes endogènes et des facteurs climatiques dans la croissance du manguier (*Mangifera indica* L.). *Comptes Rendus des Scéances de l'Académie des Sciences, groupe 11*, **260** : 3469-3472.

Späth H.L., 1912. *Der Johannistrieb*. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde, Friedrich-Wilhems-Universität, Berlin, Paul Parey Ed., 91 p.

Steingraeber D.A., 1982. Heterophylly and neoformation of leaves in sugar maple (*Acer saccharum*). *American Journal of Bot*any, **69**(8) : 1277-1282.

Souza M.S., Puntieri J.P., Barthélémy D., Brion C., 1999. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Fagaceae). *Annals of Botany* **85** : 1-9.

Takyu M., 1998. Shoot growth and tree architecture of saplings of the major canopy dominants in a warm-temperate rainforest. *Ecological research*, **13** : 55-64.

Thiébaut B., Puech S., 1984. Développement du Hêtre commun. Morphologie et architecture de l'arbre. 2ème partie : le développement des arbres. *Revue Forestière Française*, **36**(1) : 45-58.

Thorp G.T., Aspinall D., Sedgley M., 1994. Preformation of node number in vegetative and reproductive proleptic shoot modules of *Persea* (Lauraceae). *Annals of Botany*, **73** : 13-22.

Tepper H.B., 1963. Leader growth of young Pitch and Shortleaf Pines. *Forest Science*, **9**(3) : 344-353.

Tomlinson P.B., Gill A.M., 1973. Growth habits of tropical trees: some guiding principles. *In* Meggers J.B., Ayensu E.S. and Duckworth W.D. (Eds): *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*, Smithsonian Inst. Press, Washington, pp 129-143.

Troll W., 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin, Borntraeger, Band 1, Teil 1.

Walters J., Soos J., 1963. Shoot growth patterns on some British Columbia conifers. *Forest Science*, **9** : 49-56.

White J., 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10** : 109-145.

Wühlisch G. von, Muhs H.J., 1986. Influence of age on sylleptic and proleptic free growth of Norway spruce seedlings. *Silva Genetica*, **35**(1) : 42-48.

Zanette F., 1981. *Recherches descriptives et expérimentales sur la morphogenèse des systèmes aériens et racinaires de quelques porte-greffes de pommier*. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Clermont-Ferrand II, France, 159 p.

Zigarevic I.A., 1959. The biology of the vegetative growth in bearing olive trees. *Subtrop Kul'tury*, **4** : 70-82.

ANNEXES

Articles parus ou à paraître sur le sujet de la thèse.

ANNEXE 1. Le développement architectural du noyer commun *Juglans regia* L. (Juglandaceae)

Article paru en 1995 dans *Forêt-Entreprise*, **103** : 61-68.

ANNEXE 2. Le développement architectural du noyer noir *Juglans nigra* L. (Juglandaceae)

Article paru en 1997 dans *Forêt-Entreprise*, **115** : 40-47.

ANNEXE 3. Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. « Lara » (Juglandaceae)

Article paru en 1998 dans *Canadian Journal of Botany*, **76** : 1-12.

ANNEXE 4. Allongement et morphologie de pousses annuelles issues de greffe chez le Noyer commun, *Juglans regia* L. cv. « Lara » (Juglandaceae)

Article à paraître (accepté en 1999) en 2000 dans *Canadian Journal of Botany*.

Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyer : *Juglans regia* L., *J. nigra* L. et de deux Noyers hybrides interspécifiques.

L'analyse architecturale et l'analyse statistique de la morphologie des pousses annuelles ont permis de caractériser les modes de croissance (préformation, néoformation et polycyclisme) et de ramification des Noyers au cours de leur développement. Les Noyers étudiés sont *Juglans regia*, *Juglans nigra* et de deux de leurs hybrides interspécifiques, *Juglans major* 209 x *Juglans regia* et *Juglans nigra* 23 x *Juglans regia*. Au cours du développement des Noyers, l'évolution des valeurs des paramètres de croissance et de ramification s'effectue de manière précise selon des gradients morphogénétiques connus. Les variations morphologiques interspécifiques reposent essentiellement sur la répartition des rameaux sur les pousses annuelles végétatives et sur la direction de croissance des branches sur le jeune arbre. Elles sont dues à la structure des modules et au moment d'expression de la réitération immédiate, processus déterminant l'édification de la cime, sur l'arbre adulte. Les facteurs du milieu modifient de manière quantitative les étapes de différenciation morphologiques spécifiques. La connaissance de critères morphologiques susceptibles d'être sous contrôle génétique est essentiel en amélioration et sélection des arbres. Les caractèristiques morphologiques des pousses annuelles évoluent de manière précise et ordonnée en fonction de la position architecturale et au cours de l'ontogènie des arbres. Ces résultats peuvent être la base d'une meilleur connaissance des bases physiologiques de l'architecture de l'arbre.

Mots clés : *Juglans regia*, *Juglans nigra*, Noyers hybrides interspécifiques, variabilité architecturale, variabilité morphologique, pousse annuelle, croissance, ramification

Architectural analysis method has allowed us to describe the main morphological features and the development sequence *Juglans regia*, *Juglans nigra* and two of their interspecific hybrids. Statistical analysis of morphological data of annual shoots allowed us to quantify the growth and branching pattern at different stages of tree development. The variability of main architectural and morphological features has been characterised according to tree ontogeny, to genotype and to environmental factors. The value of growth and branching parameters of annual shoots vary according to the differentiation stages of tree. The architectural interspecific variations concern the branch orientation and the structure of axes whereas the developmental pattern of axes categories is not modified. The environmental factors modulate the expression of the architectural sequence of development of the tree.