

Description et modélisation de la croissance et du développement du pommier (*Malus x domestica* Borkh.)

I. Structure la plus probable de l'arbre jeune

Viviane Planchon ⁽¹⁾, Jean-Jacques Claustrioux ⁽²⁾, Jacques Crabbé ⁽³⁾

⁽¹⁾ Section Biométrie, Gestion des Données et Agrométéorologie. Ministère de la Région Wallonne. Centre de Recherches agronomiques de Gembloux. Rue de Liroux, 9. B-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : planchon@cra.wallonie.be

⁽²⁾ Unité de Statistique et informatique. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgique).

⁽³⁾ Professeur honoraire. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgique).

Reçu le 26 septembre 2002, accepté le 4 février 2003.

À partir de l'observation de l'ensemble ou d'un nombre représentatif de rameaux de pommiers des variétés Cox's Orange Pippin et Jonagold croissant en forme libre, un système de codification précis a été conçu pour repérer et localiser de façon rapide et non ambiguë toute unité de croissance. D'un suivi approfondi conduisant au relevé systématique des observations, un schéma structural le plus probable de jeunes arbres de un à cinq ans a été établi. La similitude de ces schémas est frappante pour les deux variétés étudiées et ce malgré les différences de port, de mode de floraison et de productivité. Leur développement se déroule en deux phases : une première d'édification de la "charpente", marquée par un régime d'alternance de floraison, et une seconde de renforcement des étages de ramification, où la floraison tend à se répéter entraînant une sympodisation croissante des branches. Cette structure de base constitue une référence par rapport à laquelle peuvent s'évaluer les écarts de développement apportés par le porte-greffe, la charge de fruits ou des interventions de type taille.

Mots-clés. Malus, architecture, syllepsie, prolepsie, croissance, modélisation.

Description and modelisation of growth and development of apple tree (*Malus x domestica* Borkh.). I. Most probable structure of young tree. Based on the observation of all or, at least, a large number of shoots growing on unpruned apple trees, cv. Cox's Orange Pippin and Jonagold grafted on EM9, an original codification system has been conceived. It allows to locate and identify quickly and unequivocally any shoot or growth. From a comprehensive collection of such codified observations, the most probable structure of young one to five year old trees has been established, with the amount and characters of the different observed shoot types. Both varieties display very similar gross structures, despite minor differences in form, flowering mode and productivity. The development of the trees occurs in two phases. The first one builds up a frame composed by the trunk and several storied sets of branches. Flowering is rather strictly alternate during this phase. The second one consists in the reinforcement of the branches by axillary growth, but even more by sympodial branching due to increasing and repeated terminal flowering. This basic structure provides a reference to appreciate changes in tree development brought about by rootstock, fruit load or training practices.

Keywords. Apple tree, architecture, syllepsis, prolepsis, growth, modelisation.

1. INTRODUCTION

La compréhension du mode d'édification de l'arbre fruitier, dans son double aspect de formation de la charpente et d'apparition des sites de floraison et de fructification, est indispensable pour aider la production fruitière à progresser dans le contexte socio-économique. Le vieux problème des relations entre développements végétatif et génératif se repose

toujours ; il est souvent évoqué mais rarement sous l'aspect dynamique qui convient.

En effet, depuis longtemps, on disposait de descriptions morphologiques, précises mais statiques, de l'arbre fruitier. Elles distinguaient essentiellement les axes caulinaires en rameaux longs et rameaux courts et indiquaient leur distribution selon l'âge du bois porteur et leur localisation sur celui-ci (Bijhouwer, 1924 ; Abbott, 1970 ; Crabbé, 1984 ;

Pratt, 1990). Plus récemment, on a tenté de distinguer ces types de rameaux de manière plus dynamique, en se servant de caractéristiques de leur croissance (Pagès *et al.*, 1993 ; Barlow, 1994 ; Lauri, Terouanne, 1996). Dans le même temps, chez le pommier, étaient réalisées d'intéressantes approches sur les modes de ramification et de fructification et leurs potentiels de production respectifs (Lespinasse, 1977 ; Lauri, Lespinasse, 1993 ; Lespinasse, Delort, 1993 ; Crespel *et al.*, 1999 ; Lespinasse, Lauri, 1999). Enfin, pour autant qu'elles incorporent dans leurs modèles des paramètres biologiques, voire physiologiques, du développement caulinaire (Bouchon, 1995), les tentatives de modélisation de la croissance et de l'architecture des arbres apparaissent prometteuses (Costes *et al.*, 1995 ; Génard *et al.*, 1995 ; Lauri, Costes, 1995).

Notre approche, tout en utilisant les moyens de l'informatique pour permettre le traitement statistique d'un nombre considérable de données d'observation, a consisté en un suivi précis du devenir de la ramification de jeunes pommiers en forme libre et, à partir de là, à établir une image de l'arbre le plus probable.

Puisque chaque espèce arborescente se conforme à un "modèle architectural" défini et descriptible avec quelques caractères majeurs de sa ramification (Hallé, Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978), il était, en effet, permis de penser *a priori* qu'une structure largement convergente devait apparaître, malgré de multiples variations de détail possibles.

Le présent article s'attache à décrire les grands traits du développement de l'appareil caulinaire de l'arbre – tronc et étages de branches – durant ses cinq premières années de croissance. Un second article (Planchon *et al.*, 2003) précisera les caractéristiques et la distribution spatiale et temporelle des modes de croissance et des sites de floraison.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Choix des variétés

Les variétés de pommiers étudiées sont Cox's Orange Pippin (COP) et Jonagold (JG) greffés sur porte-greffe nanifiant EM9. Le choix de ces variétés correspond à des motivations à la fois économiques et botaniques.

En effet, l'importance économique de ces variétés n'est pas négligeable en terme de superficie des vergers belges, avec prédominance de la variété Jonagold (55,5 %) et une présence stable de la variété Cox's Orange Pippin (4,5 %). Le porte-greffe EM9 est aussi le plus fréquemment utilisé en Belgique.

La classification de Lespinasse (1977) prenant en compte la vigueur relative et l'angle d'insertion des branches, permet de distinguer les modes de

ramification et de floraison des différentes variétés. Nos deux variétés sembleraient intermédiaires entre les types II et III de cet auteur avec une excurrence de ses branches successives plus prononcée pour la variété Cox's Orange Pippin. En terme d'organisation spatiale de l'arbre, l'*excurrence* correspond à la production de branches latérales par l'axe principal entraînant la formation d'une couronne en forme de cône, avec un axe central bien défini (**Figure 1**). Par contre, dans le cas de la *décurrence*, les branches latérales de l'arbre croissent aussi rapidement ou même plus rapidement que le bourgeon terminal de l'axe principal, de telle sorte que, suite à des bifurcations répétées, l'axe central disparaît éventuellement et une couronne large et diffuse est formée (Zimmerman, Brown, 1971 ; Anonyme, 2002).

2.2. Parcelles expérimentales

Septante arbres de chacune des variétés Cox's Orange Pippin, Jonagold et d'une troisième variété non présentée dans cet article ont été plantés au Département Biotechnologie de Grand-Manil (Centre de Recherches agronomiques de Gembloux), sur une parcelle préalablement labourée. Les arbres plantés étaient des scions d'un an, ramifiés et greffés sur EM9. Les arbres ont été disposés en blocs aléatoires complets à raison de 7 lignes de 30 arbres, à 4,5 m d'interligne et 3 m d'interplant. Les plants fournis ont été traités en pépinière à la Promaline, de manière à former de nombreux rameaux sylleptiques. À l'issue d'une analyse architecturale initiale, ces scions ont été soumis à un élagage préalable afin de mieux répartir

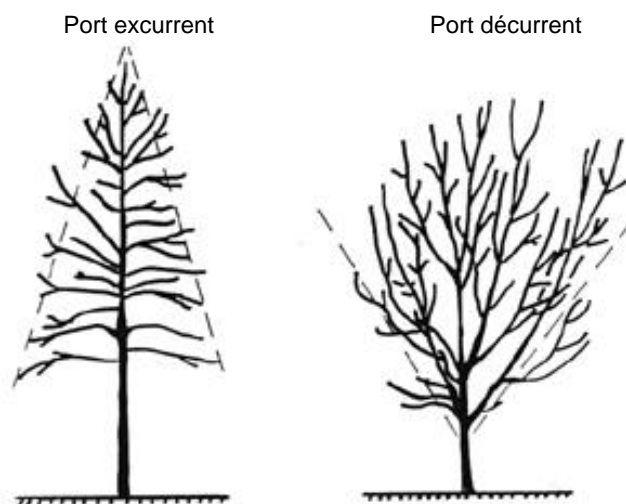


Figure 1. Organisation spatiale de la ramification d'un arbre : représentation schématique des ports excurrent et décurent (Anonyme, 2002) — *Spatial organisation of tree ramification: representation of excurrent and decurrent growth habit (Anonymous, 2002).*

spatialement ces rameaux. Leur nombre trop élevé a été réduit à huit chez Cox's Orange Pippin et à six chez Jonagold.

Les arbres ont ensuite pu croître en forme libre, sans aucune intervention de taille, à l'exception de quelques corrections afin de maintenir un axe principal (tronc) unique.

2.3. Observations effectuées

Chaque accroissement annuel de la ramification, appelé unité de croissance, a été dûment identifié selon sa nature : sylleptique, proleptique et allongement (**Figure 2**).

Les rameaux d'origine *sylleptique* ou *rameaux sylleptiques* (Crabbé, 1987) sont issus de méristèmes axillaires d'un rameau initial, dans ce cas-ci, du tronc ; ces méristèmes n'ont pas marqué de temps d'arrêt depuis leur initiation et n'ont donc pas formé de bourgeon au préalable. Ces rameaux se ramifient donc simultanément avec l'axe porteur et sont également appelés "pousses anticipées" ; le bois porteur des pousses sylleptiques est donc la pousse de l'année. La "syllepsie" correspond à la production de rameaux sylleptiques.

Les rameaux d'origine *proleptique* ou *rameaux proleptiques* sont issus des méristèmes axillaires forcés au repos, dans nos régions principalement en raison de la saison hivernale, et formant un bourgeon qui n'évoluera en pousse feuillée qu'après un temps de repos variable. La nature du bois porteur des pousses proleptiques est donc une pousse d'un an. La "prolepsie" correspond à la production de rameaux proleptiques.

L'allongement principal de l'axe est issu du méristème terminal du rameau initial également forcé au repos durant la période hivernale (Crabbé, 1987).

Des mesures visant à collecter les informations sur le déroulement de la croissance en forme libre ont été réalisées pendant cinq ans. Les observations dites "de la première année de croissance" correspondent à celles recueillies en fin de première année d'observations. La première année de croissance s'étant déroulée en pépinière, les observations en fin de première année de croissance consistent à décrire l'état initial des arbres. Ces observations portent principalement sur le type de pousse, l'ordre, la longueur et le nombre de nœuds de chacun des rameaux. En ce qui concerne la floraison, chacune des inflorescences observées a été notée en position soit terminale, soit axillaire, avec, dans ce dernier cas, la position exacte du bouquet floral sur le rameau.

Au cours des trois premières années, tous les arbres plantés ont été analysés dans leur entièreté. Lors de la quatrième année, seuls cinq arbres de chaque variété ont fait l'objet de mesures de

croissance afin d'alléger le travail d'observation sur le terrain. Enfin, la dernière année, seules cinq branches maîtresses avec leurs ramifications ont été répertoriées sur chacun de ces cinq arbres : deux d'origine sylleptique, deux d'origine proleptique et l'allongement principal de l'arbre.

Divers rameaux ont été distingués selon leur origine architecturale et ont été répertoriés en types d'unités de croissance selon les principes décrits ci-après.

Les lettres utilisées dans la codification ont la signification suivante :

- T = axe principal d'ordre un (tronc) ;
- S = pousse sylleptique ;
- P = pousse proleptique ;
- A = pousse proleptique d'allongement.

Ainsi, toute unité de croissance est désignée par une séquence de lettres représentant la succession des axes à parcourir depuis la base de l'arbre jusqu'à la pousse (**Figure 3**).

Dans le cas des pousses de bourse, on fait suivre la lettre désignant le type de pousse par une apostrophe ('). On néglige donc, dans ce cas, le fait que la pousse de bourse représente un ordre de ramification supérieur d'une unité à celui de l'axe inflorescentiel.

Il est à souligner que cette codification permet de connaître rapidement l'âge de l'arbre auquel apparaît une unité de croissance et l'ordre de celle-ci. L'âge correspond au nombre de symboles de la séquence, à l'exception des S. De même, l'ordre se déduit du nombre de symboles de la séquence, en excluant les allongements A. Les **figures 3** et **6** présentent des exemples concrets. Les rameaux successivement formés latéralement sur le tronc - TS, TP, TAP, TAAP, etc. - sont à l'origine respectivement des étages I, II, III, IV, etc. de ramification.

Toutes les données collectées ont été encodées à l'aide d'un tableur sur micro-ordinateur PC compatible. Pour permettre l'exploitation et l'analyse des données, les fichiers "textes" générés ont ensuite été convertis en fichiers spécifiques du logiciel statistique utilisé (SAS).

3. RÉSULTATS

Pendant cinq ans, un nombre impressionnant de données a été engrangé suite au relevé précis des données de croissance et de floraison, à savoir plus de 300.000 données. Le dépouillement de ces observations a donné lieu à une répartition des rameaux par types de pousse et par année (**Figure 3**), ce qui permet de comprendre le devenir des bourgeons terminaux et axillaires et ainsi de tracer l'évolution de ces bourgeons d'une année à l'autre.

3.1. Description des plants d'un an issus de pépinière

Suite à l'analyse architecturale de l'état initial des arbres observés, la longueur moyenne des huit rameaux sylleptiques chez Cox's Orange Pippin est de 29,6 cm (**Tableau 1**) tandis que chez Jonagold, les six rameaux sylleptiques présentent une longueur moyenne de 34,3 cm, avec des nombres moyens de nœuds respectivement de 13 et 12. La longueur moyenne de l'axe principal est de 124,5 cm chez Cox's Orange Pippin et de 137,7 cm chez Jonagold et le nombre moyen de nœuds est respectivement pour ces deux variétés de 50 et 46.

Quatre zones de bourgeons sont observées sur les scions initiaux. Ces zones correspondent aux variations du contexte de dominance apicale rencontrées sur un axe long, telles que classiquement décrites (Crabbé, 1984, 1987 ; Costes *et al.*, 1995). On observe de la base à l'apex (**Figure 2**) :

- une zone de bourgeons végétatifs de la soudure de greffe aux nœuds 10 et 13 chez Cox's Orange Pippin et Jonagold.
- une zone de syllepsie correspondant à la période de croissance la plus active du scion (entrenœuds longs). Les bourgeons terminaux des rameaux sylleptiques sont floraux pour la plupart.
- une zone florale qui est étroite chez Cox's Orange Pippin (nœuds 28 à 45) mais plus large chez Jonagold (nœuds 25 à 48).

Tableau 1. Dimensions moyennes et caractéristiques des axes des arbres en fin de première année (avant transplantation et élagage de régularisation) — *Average dimensions and characteristics of tree axes at the end of the first year (before transplantation and pruning).*

	Cox's Orange Pippin		Jonagold	
	Moy.	Écart-type	Moy.	Écart-type
Longueur moyenne de l'axe principal T (cm)	124,5	8,9	137,7	7,9
Nombre moyen de nœuds de l'axe principal	50,3	3,3	46,0	3,0
Nombre moyen par arbre de rameaux sylleptiques	8,4	0,8	5,9	1,7
Longueur moyenne par arbre des rameaux sylleptiques (cm)	29,6	3,6	34,3	6,9
Nombre moyen de nœuds des rameaux sylleptiques	13,1	1,0	11,6	1,8

- une zone de prolepsie qui est bien exprimée chez Cox's Orange Pippin (nœuds 35 à 50) mais plus étroite chez Jonagold.

Les trois dernières zones de bourgeons ont une incidence non négligeable sur le devenir architectural du pommier.

3.2. Description des arbres en fin de deuxième année de croissance

La répartition des rameaux par types de pousse (**Figure 3**) a permis de réaliser un schéma structural le plus probable du pommier pour chacune des années de croissance observée. Sur ces images, chaque section d'axe est accompagnée du type de pousses le plus probable et de la valeur de sa fréquence relative. Il faut remarquer que les autres possibilités apparaissent le plus souvent avec des fréquences nettement plus faibles. De plus, pour chacune des variétés, deux branches réelles d'origine sylleptique et deux d'origine proleptique, avec leurs prolongements et ramifications, ont été schématisées à l'échelle (**Figures 4 et 5**). Quelques exemples de codification sont indiqués sur les figures.

Rameaux issus de la zone de syllepsie (1^{er} étage). La **figure 3** montre que, pour la zone de syllepsie, le type dominant des rameaux d'allongement est TSA' chez Cox's Orange Pippin et Jonagold, ceci étant dû au nombre élevé d'inflorescences terminales sur les rameaux sylleptiques initiaux. On note cependant un nombre de rameaux beaucoup plus élevé chez Cox's

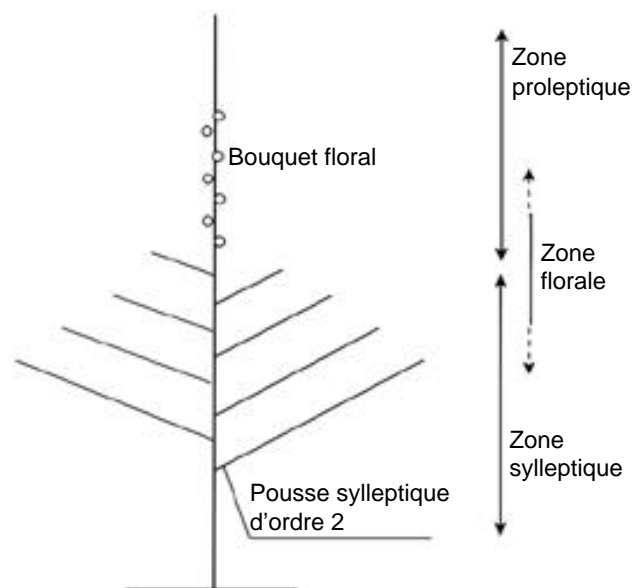


Figure 2. Zonation des scions initiaux — *Position of initial nursery stocks.*

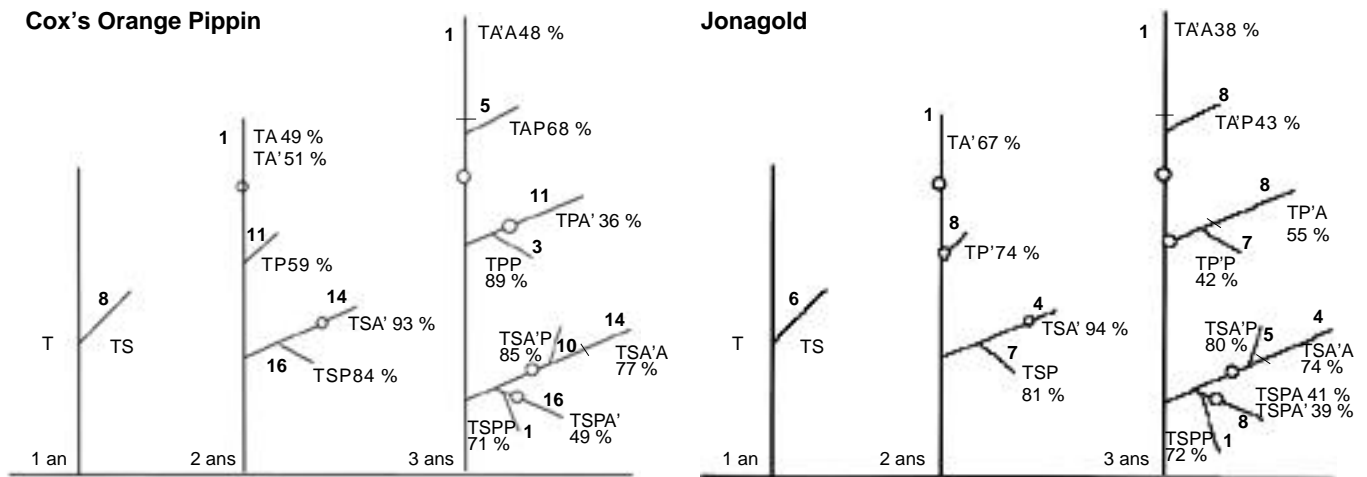


Figure 3. Évolution de la structure la plus probable des arbres, durant les trois premières années (évaluation basée sur 70 arbres par variété). Pour chaque nouvelle unité de croissance sont indiqués : la fréquence absolue moyenne par arbre (caractère gras), le symbole et la fréquence relative (%) du type de pousse le plus probable. Les cercles à la base de pousses désignent les pousses inflorescentielles (pousses de bourse) — *Evolution of the most probable structure of trees, during the first three years (evaluation based on 70 trees per variety). For each new growth unit, average absolute frequency per tree (bold character), symbol and relative frequency (%) of the most probable shoot type are indicated. The inflorescential shoots are marked at their base by a circle.*

Orange Pippin que chez Jonagold, tous types confondus. Cette évolution s'explique premièrement par le fait que, chez Cox's Orange Pippin, deux voire trois pousses de bourse se développent par rameau sylleptique, tandis que chez Jonagold, il n'en apparaît qu'une seule. Deuxièmement, les rameaux sylleptiques les plus courts se sont bien développés chez Cox's Orange Pippin tandis qu'ils n'ont pas évolué chez Jonagold. Ces pousses d'allongement sont de longueur relativement courte du fait du choc de transplantation. Les schémas de branches sylleptiques (**Figure 4**) montrent, pour l'un des exemples de Cox's Orange Pippin donnés, la présence de deux pousses de bourse TSA'.

Contrairement aux prolongements terminaux, les rameaux axillaires (TSP), portés par les rameaux sylleptiques, sont le plus souvent issus de bourgeons végétatifs pour les deux variétés. On constate à nouveau un nombre bien plus élevé de rameaux axillaires chez Cox's Orange Pippin que chez Jonagold (**Figure 3**).

Rameaux proleptiques formant le 2^e étage. La zone de prolepsie a donné lieu chez Cox's Orange Pippin au développement de rameaux d'origine végétative (TP). Chez Jonagold, par contre, la zone est moins garnie, mais ce sont les pousses de bourse (TP') qui dominent. Les images réelles de branches d'origine proleptique (**Figure 5**) en fournissent une illustration.

Allongement de l'axe principal. Près de 40 % des Cox's Orange Pippin provenant de pépinière présentaient un avortement apical. Le prolongement

de l'axe principal a dû être construit de ce fait à partir du rameau proleptique le plus distal. À l'issue de cette opération, l'allongement de l'axe principal est fait, de façon quasi égale, de pousses d'origine végétative et générative. Par souci de simplification, néanmoins, nous le désignerons respectivement par TA et TA'.

Chez Jonagold, les prolongements de l'axe principal étaient le plus souvent des pousses de bourse (TA').

3.3. Description des arbres en fin de troisième année de croissance

À l'issue de la troisième année de croissance, 32 types de pousses peuvent être distingués. En effet, chacun des huit types de pousses observés la deuxième année peut porter à nouveau 4 types de pousses différents : pousse d'allongement, pousse proleptique, pousse de bourse d'allongement ou encore pousse de bourse latérale.

Rameaux issus de la zone de syllepsie (1^{er} étage). Au cours de la troisième année de croissance, le caractère végétatif domine, le type TSA'A est donc majoritaire pour les deux variétés indiquant ainsi un phénomène d'alternance de floraison. Une nette différence de ramification se manifeste à nouveau pour les deux variétés avec une tendance à la production de pousses d'allongement nettement plus importante chez Cox's Orange Pippin que chez Jonagold. Alors que 14 rameaux sont produits par arbre de la variété Cox's Orange Pippin, seuls quatre prolongements apparaissent chez Jonagold.

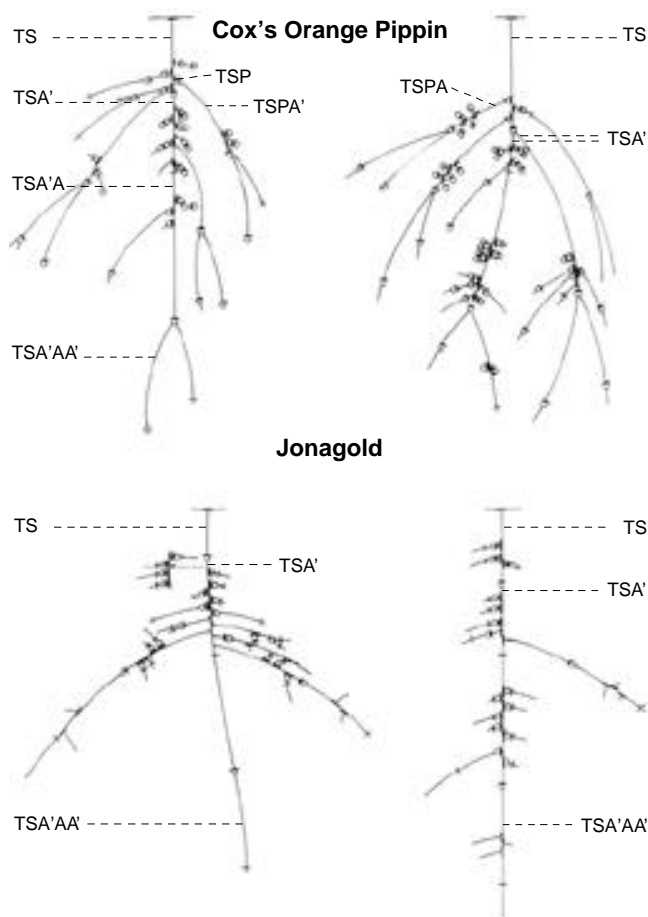


Figure 4. Représentation schématique de branches réelles de cinq ans, d'origine sylleptique (étage I). Les limites d'unités de croissance annuelles sont indiquées par un trait barrant l'axe. Les cercles à la base de pousses désignent les pousses inflorescencielles (pousses de bourse) — *Schematic representation of five year real shoots from sylleptic origin (stage I). Limits of annual growth units are indicated by a line crossing the axis. The circles at the base of shoots mark the inflorescencial shoots ("bourse" shoots).*

Les rameaux axillaires provenant des pousses TSA' sont eux aussi principalement végétatifs (TSA'P) pour les deux variétés et sont deux fois plus nombreux chez Cox's Orange Pippin que chez Jonagold.

La **figure 4** illustre parfaitement les remarques énoncées ci-dessus. En effet, chacun des rameaux apparus la troisième année a produit des pousses d'origine végétative tant en position d'allongement qu'en position axillaire. Grâce à ces figures, dessinées à l'échelle, on se rend compte que les rameaux axillaires sont très courts dans la majorité des cas.

Les prolongements des rameaux proleptiques d'ordre 3 sont le plus souvent d'origine florale (TSPA') chez Cox's Orange Pippin, tandis que, chez Jonagold, les types dominants sont équitablement répartis. La remarque concernant l'ampleur de la ramification chez Cox's Orange Pippin est encore applicable pour ces dernières pousses.

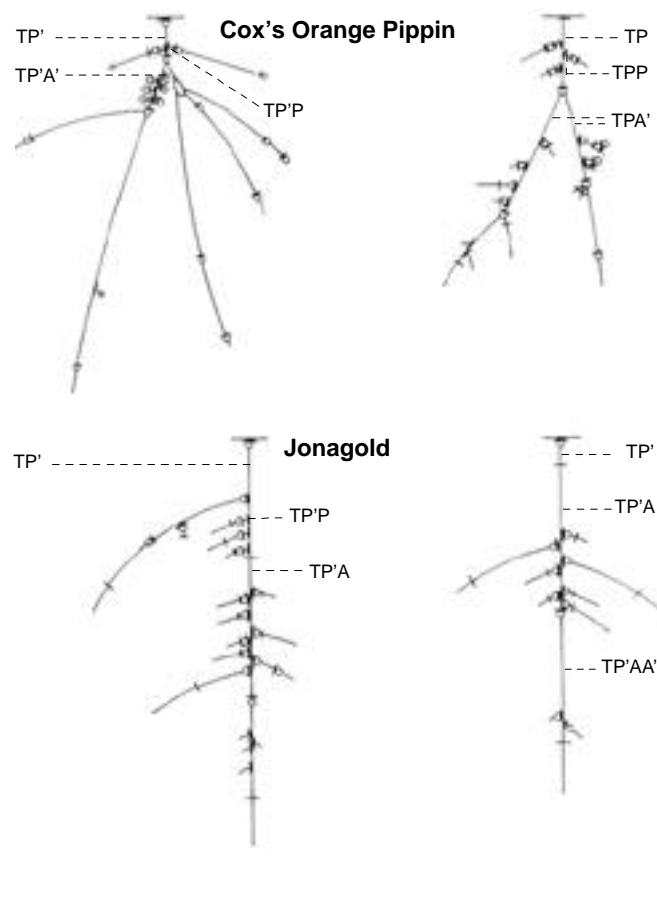


Figure 5. Représentation schématique de branches réelles de quatre ans, d'origine proleptique (étage II). Les limites d'unités de croissance annuelles sont indiquées par un trait barrant l'axe. Les cercles à la base de pousses désignent les pousses inflorescencielles (pousses de bourse) — *Schematic representation of four year real shoots of proleptic origin (stage II). Limits of annual growth units are indicated by a line crossing the axis. The circles at the base of shoots mark the inflorescencial shoots ("bourse" shoots).*

Les quelques rameaux axillaires issus de ces mêmes rameaux sont d'origine végétative (TSPP). Leur nombre peu élevé indique un affaiblissement de la ramification axillaire d'ordre 4 tant pour Cox's Orange Pippin que pour Jonagold. De fait, aucun de ces rameaux n'est présent sur les images de branches réelles (**Figure 4**).

Rameaux proleptiques formant le 2^e étage. Les rameaux se développant au niveau des prolongements des pousses proleptiques d'ordre 2 sont le plus souvent issus de pousses de bourse et forment ainsi des rameaux TPA'. Chez Jonagold, ce sont des rameaux d'origine végétative (TP'A) qui prolongent les pousses de bourse de la deuxième année. Remarquons donc ici encore l'effet d'alternance. Les deux branches de la variété Jonagold, représentées en **figure 5**, illustrent parfaitement ces remarques, tandis que pour

Cox's Orange Pippin, une seule est de type TPA' avec production de deux pousses de bourse.

Les rameaux axillaires le plus souvent rencontrés sont, pour les deux variétés, issus de bourgeons végétatifs (TPP ou TP'P), comme le montre la **figure 5**. À l'inverse de ce qui était rencontré précédemment, Jonagold produit beaucoup plus de rameaux axillaires que Cox's Orange Pippin dans cette zone de prolepsie : sept rameaux axillaires sont observés chez Jonagold tandis que Cox's Orange Pippin n'en présente que trois par arbre.

Allongement de l'axe principal. Pour les deux variétés, le prolongement est majoritairement végétatif et le type TA'A y est rencontré principalement.

Les rameaux axillaires sont majoritairement de type TAP chez Cox's Orange Pippin par suite d'une apparition importante de rameaux proleptiques sur les rameaux TA. Chez Jonagold, on obtient également des rameaux d'origine végétative de type TA'P.

3.4. Description des arbres en fin de quatrième année de croissance

La **figure 6** reprend la répartition des différents types de pousses pour les cinq arbres suivis lors de la quatrième année de croissance. Les types dominants, suivis de leurs pourcentages, ainsi que le nombre de rameaux tous types confondus par arbre, ont été relevés de la même manière que pour les 70 arbres du début de l'expérience. Une comparaison rapide de la **figure 3** (évaluation sur 70 arbres) et de la **figure 6** (évaluation sur cinq arbres) montre quelques minimes différences quant à la fréquence d'apparition des diverses unités de croissance, pour les deux variétés. Par contre, une assez large uniformité existe quant au type dominant d'unité de croissance, aux différents niveaux.

Nous pouvons donc considérer que le changement de mode d'évaluation, auquel le développement des arbres nous a contraints, n'altère pas les principales conclusions quant à la structure la plus probable de l'arbre et à son évolution.

Rameaux issus de la zone de syllepsie (1^{er} étage). Chez Cox's Orange Pippin comme chez Jonagold, c'est le type TSA'AA' qui est surtout rencontré. Chacun des rameaux d'origine sylleptique de la **figure 6** a produit une, voire même deux pousses de bourse la quatrième année. Le nombre de rameaux par arbre est cependant très différent d'une variété à l'autre, Cox's Orange Pippin ayant une forte tendance à développer cet étage sylleptique.

De même, les types de rameaux axillaires issus des pousses TSA'A sont identiques pour les deux variétés, à savoir, TSA'AP'. On observe en effet, sur les images réelles (**Figure 5**), des pousses de bourse directement

insérées sur les rameaux TSA'A. Enfin, 38 rameaux axillaires se sont développés par arbre chez Cox's Orange Pippin, tandis que chez Jonagold seuls 15 rameaux sont apparus.

De nombreux rameaux TSA'P ont formé des prolongements issus de pousses de bourse chez chacune des variétés. Par contre, ils n'ont développé que peu de rameaux axillaires.

Les allongements des rameaux de type TSPA' sont, chez Cox's Orange Pippin, d'origine générative, de même chez Jonagold mais dans une moindre mesure. De même, les ramifications axillaires, situées sur ces pousses TSPA', sont issues de pousses de bourse et sont de type TSPA'P' pour les deux variétés.

Rameaux proleptiques formant le 2^e étage. Les prolongements issus des pousses TPA' chez Cox's Orange Pippin et TP'A chez Jonagold sont majoritairement issus de pousses de bourse, ce qui donne des rameaux de type TPA'A' chez Cox's Orange Pippin et TP'AA' chez Jonagold (**Figure 6**). Les nombres de rameaux par arbre sont quasi équivalents pour les deux variétés.

De même, pour les ramifications axillaires, des rameaux d'origine végétative sont apparus sur les rameaux cités et les types de pousse obtenus sont respectivement TPA'P et TP'AP' chez Cox's Orange Pippin et Jonagold. Ces ramifications sont également en nombre important.

Les rameaux issus des pousses TPP sont peu nombreux. Une nette diminution des ordres 3 et 4 est évidente à partir de ces pousses.

Rameaux proleptiques formant le 3^e étage. Des rameaux issus de pousses de bourse sont apparus à l'extrémité des rameaux TAP et TA'P chez Cox's Orange Pippin et Jonagold. Par contre, les ramifications axillaires, ici d'ordre 3, sont à nouveau peu nombreuses.

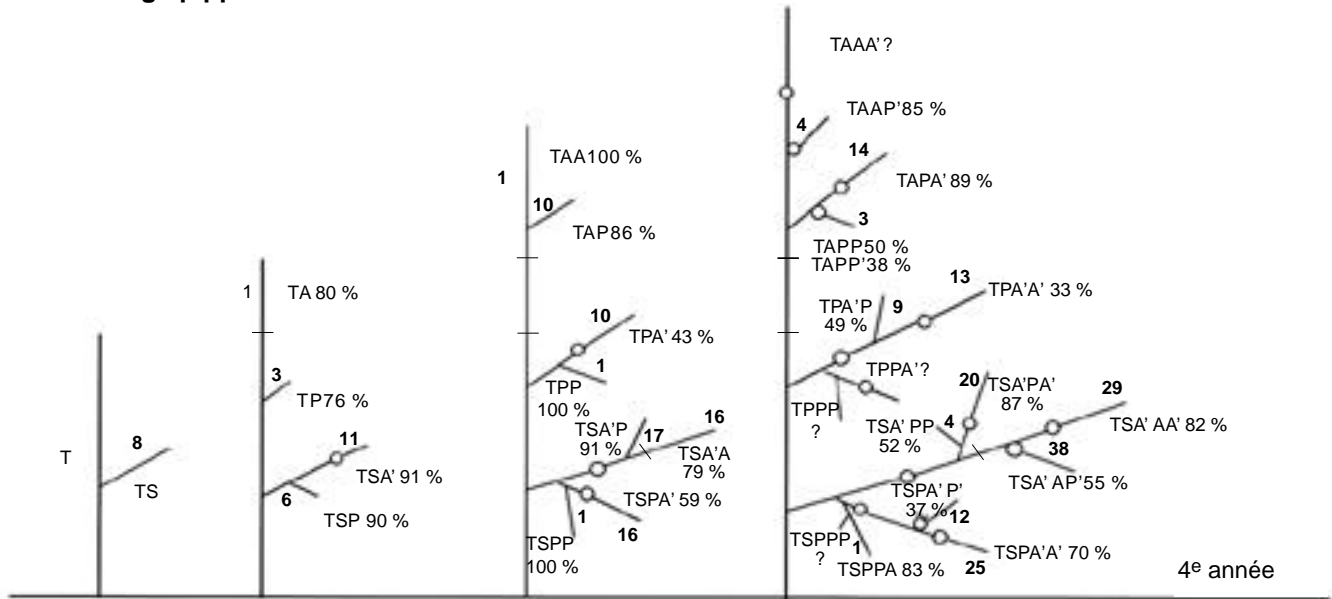
Allongement de l'axe principal. Malheureusement, chez Cox's Orange Pippin, les prolongements terminaux ont été cassés par le vent et aucun pourcentage n'est dès lors calculable. Chez Jonagold, des rameaux de type TA'AA' sont apparus chez quatre des arbres observés.

Des pousses de bourse sont apparues en position axillaire et les types de pousse TA'AP' se retrouvent dans la majorité des cas.

3.5. Description des arbres en fin de cinquième année de croissance

En cinquième année, sur les cinq arbres déjà étudiés l'année précédente, deux branches d'origine sylleptique (TS avec prolongements et ramifications jusqu'au 5^e ordre), deux d'origine proleptique (TP

Cox's orange pippin



Jonagold

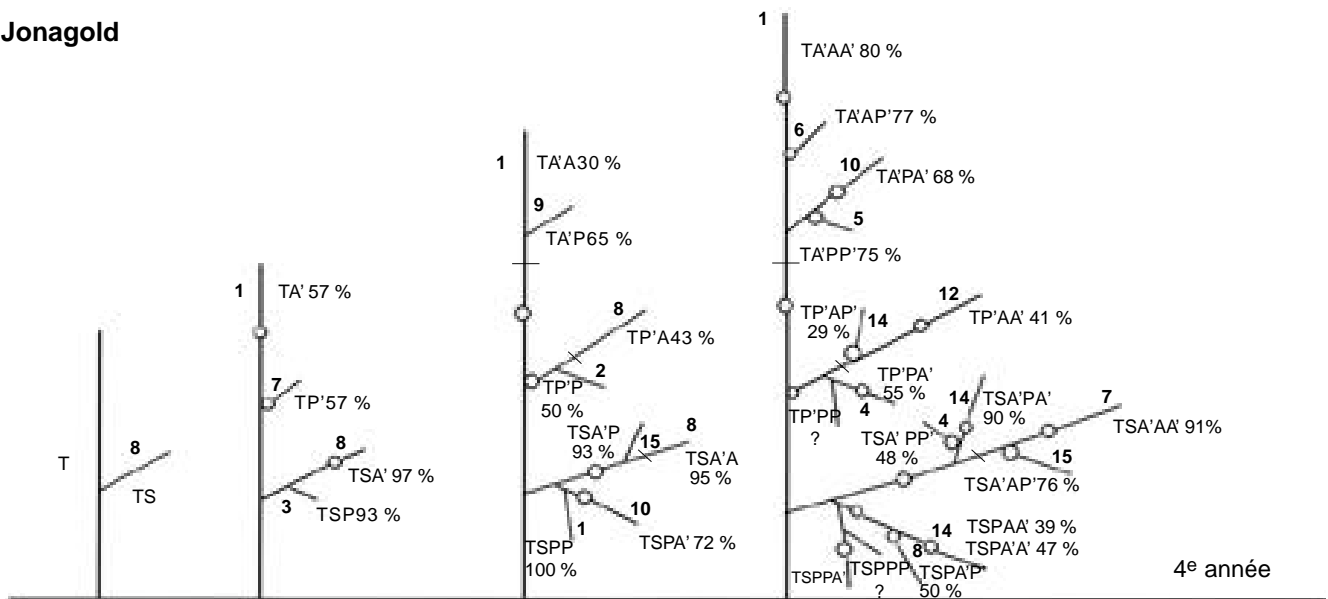


Figure 6. Évolution de la structure la plus probable des arbres, durant les quatre premières années (évaluation basée sur cinq arbres représentatifs par variété). Indications cf. figure 2. Un "?" signale une fréquence relative non évaluable par manque d'effectif — *Evolution of the most probable structure of trees, during the first four years (evaluation based on five representative trees per variety). Indications cf. figure 2. A "?" announces an assessable relative frequency due to a lack of observations.*

avec prolongements et ramifications jusqu'au 4^e ordre), ainsi que les têtes (étages III et IV et prolongement du tronc) ont seules pu être analysées complètement. Le **tableau 2** présente un inventaire partiel des types de pousse relevés.

Les séquences d'unités de croissance, déjà dominantes en quatrième année, se retrouvent

évidemment les mieux représentées, avec des prolongements et des ramifications variés. De nombreux types théoriquement possibles n'existent pas de ce fait.

Chez Cox's Orange Pippin, les prolongements sont le plus souvent des pousses inflorescentielles, les ramifications des pousses végétatives. Chez Jonagold,

Tableau 2. Effectifs des différents types d'unités de croissance apparus en cinquième année, dénombrés sur cinq prolongements du tronc (y compris les étages III, IV et V), dix complexes sylleptiques (étage I) et dix complexes proleptiques (étage II). En caractères gras : effectif total du type. En caractères ordinaires : effectifs de la séquence la plus fréquente. (N.B. le 5^e ordre, pratiquement inexistant, est omis) — *Number of various growth types units appeared in the fifth year, counted on five prolongations of the trunk (including stages III, IV and V), ten sylleptic complexes (stage I) and ten proleptic complexes (stage II). In bold characters: total number of the type. In ordinary characters: number of the most frequent sequence. (N.B. the 5th order, practically non-existent, is omitted).*

Cox's Orange Pippin				Jonagold			
Ordre 1	Ordre 2	Ordre 3	Ordre 4	Ordre 1	Ordre 2	Ordre 3	Ordre 4
TAAAA 8 AAA'A' 6	TSAAAA 26 A'AA'A'23	TSPAAA 43 PA'A'A' 19	TSPPAA 0	TAAAA 5 A'AA' 4	TSAAAA 7 A'AA'A' 4	TSPAAA 17 PA'AA' 5	TSPPAA 4 P'PA'A 4
			TSPPAA 20 PA'PA' 6				TSPPAA 15 PA'PA' 13
			TSPPAA 11 PA'A'P 6				TSPPAA 25 P'A'A'P 12
		TSAPAA 59 A'PA'A 45	TSAPAA 22 A'PPA' 19			TSAPAA 42 A'PA'A 37	TSAPAA 19 A'PP'A 18
			TSAPAA 11 A'PA'P 10				TSAPAA 21 A'PA'P 21
		TSAAPA 79 A'AP'A 47	TSAAPP 4 A'APP 3			TSAAPA 49 A'AP'A 43	TSAAPP 4 A'APP 4
		TSAAAP 18 A'AA'P 10				TSAAAP 35 A'AA'P 33	
	TPAAA 42 PA'A'A' 19	TPPAA 13 PPA'A 5	TPPPA 0		TPAAA 10 P'AA'A 4	TPPAA 12 P'PA'A 7	TPPPA 0
			TPPAA 0				TPPAA 0
		TPAPA 67 PA'PA' 36	TPAPP 2 PA'PP 2			TPAPA 68 P'AP'A 26	TPAPP 9 P'A'P'P 3
		TPAAP 11 PA'A'P 6				TPAAP 25 P'AA'P 9	
	TAPAA 100 APA'A' 75	TAPPA 78 APPA' 58	TAPPP 0		TAPAA 46 A'PA'A 28	TAPPA 49 A'PP'A 40	TAPPP 3 A'PP'P 3
		TAPAP 38 APA'P 22				TAPAP 28 A'PA'P 27	
	TAAPA 27 AAP'A' 15	TAAPP 4 AAP'P 2			TAAPA 37 A'AP'A 24	TAAPP 3 A'APP 2	
	TAAAP 4 AAA'P' 4				TAAAP 24 A'AA'P 21		

les pousses végétatives apparaissent nettement dominantes dans les deux positions. Chez la première, un régime de répétition de la floraison paraît donc s'installer, tandis que le régime d'alternance semble se poursuivre encore chez la seconde.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Au vu des images reproduisant la structure la plus probable de l'arbre (**Figures 3 et 6**), l'architecture des deux variétés de pommier étudiées apparaît très semblable. Elle est dominée par une prolepsie à rythme annuel qui donne naissance à des étages de

branches. À cette périodicité annuelle se superpose un rythme endogène de croissance à périodicité plus courte, dont l'effet essentiel est de hiérarchiser les ramifications en leur imposant des arrêts de croissance échelonnés au long de la saison de végétation (Crabbé, 1984). La syllepsie intervient de manière essentielle, à la suite du traitement reçu en première année, en pépinière : elle forme alors un premier étage, en réponse à des conditions assurant une vitesse de croissance élevée et un plastochrone court (Champagnat, 1954 ; Pagès *et al.*, 1993 ; Génard *et al.*, 1995 ; Lauri, Costes, 1995). Hors de la première année, la syllepsie n'apparaît plus que sporadiquement

sur les axes longs prolongeant la charpentière des étages et le tronc : son importance architecturale reste négligeable.

En ce qui concerne le développement global de leur ramification, les deux variétés étudiées réagissent différemment. Les **figures 7** et **8** présentent les accroissements de longueur annuels cumulés par étage

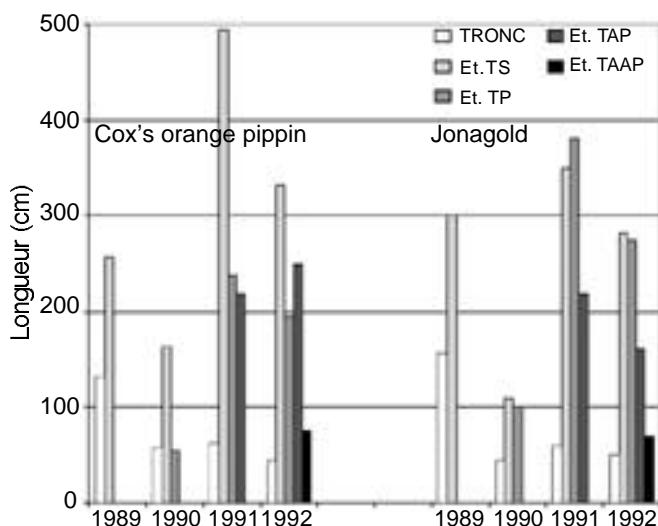


Figure 7. Accroissements annuels cumulés par étage de ramification des longueurs (cm) des rameaux — *Annual cumulated increases of shoot lengths (cm), by stage of ramification.*

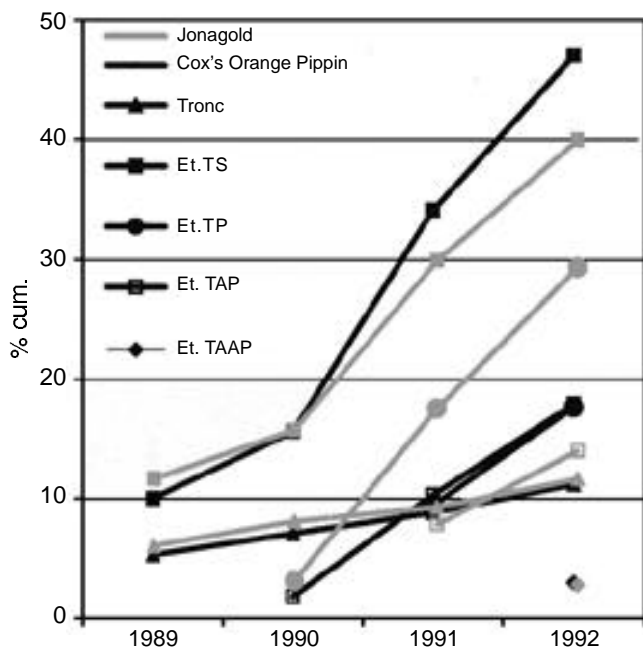


Figure 8. Accroissements cumulés par étage de ramification des longueurs de rameaux, exprimés en % de la longueur cumulée de tous les axes en quatrième année — *Cumulated increases of shoots lengths by stage of ramification, expressed in % of cumulated length of all the axes in the fourth year.*

de ramification respectivement en centimètres et en pourcentage de la longueur cumulée finale des axes pour les quatre premières années de croissance. Ces figures montrent que Cox's Orange Pippin tend à développer et à étaler à l'horizontale son premier étage de branches d'origine sylleptique. Après une stagnation en deuxième année, due à la transplantation, cet étage, formé dès la pépinière, se renforce considérablement en troisième et quatrième années. Par contre, après le même choc de transplantation, Jonagold commence d'emblée, en troisième année, à développer son deuxième et même son troisième étage, d'origine proleptique, et maintient fortement cette tendance en quatrième année. Au bout des quatre ans, les deux variétés ont, avec une structure générale assez semblable, une silhouette différente, plutôt excurrente pour Cox's Orange Pippin, plutôt décurrente pour Jonagold, ce qui correspond respectivement aux ports "basitone" et "acrotone" au sens où Lespinasse (1977) utilise ces termes.

L'impact de la taille pourra soit accentuer, soit restreindre ces tendances. Les deux variétés étudiées sont d'ailleurs différemment traitées par les arboriculteurs, avec le souci de régulariser la production (Planchon *et al.*, 2003).

Au niveau de toutes les unités de croissance, quels que soient l'étage ou l'ordre considérés, on peut observer une même forme de distribution des longueurs ou des nombres de nœuds qui reflète les durées de croissance de la pousse. On peut y distinguer les types classiques de rameaux courts et de rameaux longs, à une ou deux vagues de croissance ou à croissance continue (Crabbé, 1984). Ces distinctions n'ont pas à être approfondies ici, dans la mesure où nous nous intéressons à la structure végétative générale de l'arbre où seuls les rameaux longs ont de l'importance. Nous y reviendrons, dans un second article (Planchon *et al.*, 2003), pour leur impact sur la floraison.

La ramification des branches, depuis leur naissance au niveau du tronc, s'accomplit de manière nettement différente pour les deux variétés étudiées. Chez Cox's Orange Pippin, un processus de sympodisation, lié à la floraison terminale et la production fréquente de plusieurs pousses de bourse (deux à trois), prédomine et non une ramification latérale à partir des bourgeons axillaires. Ce dernier processus n'intervient massivement et pour la première fois, qu'en troisième année sur des branches du premier étage. Un axe sylleptique issu de l'axe principal en pépinière (TS), donne ainsi naissance, en troisième année, à 14 apex fonctionnels en moyenne. Au contraire, Jonagold se ramifie moins intensément et de façon relativement plus abondante par développement d'axillaires. Un axe sylleptique ne donne plus ici qu'une moyenne de quatre apex fonctionnels. Ces tendances différentes se retrouvent au niveau des étages de branches suivants.

Au niveau de chaque étage de ramification, né à partir du tronc et se développant comme indiqué ci-dessus, un phénomène d'alternance de floraison est manifeste sur les éléments qui poursuivent l'allongement du système "branche". Cette alternance a son origine dans la nature – végétative ou inflorescentielle – du bourgeon initial du système et cette nature résulte directement – avec des différences variétales – du traitement Promaline subi en pépinière pour l'obtention de plants d'un an ramifiés.

Les seules différences nettes observées, entre les deux variétés étudiées, dans la structure la plus probable de l'arbre de quatre ans, affectent de ce fait le deuxième étage (TP). Jonagold, contrairement à Cox's

Orange Pippin, commence celui-ci le plus souvent par une pousse de bourse, à cause de l'abondante floraison sur bois d'un an du plant de pépinière. Ces différences semblent néanmoins devoir s'estomper rapidement, au fil des années et dans les ramifications d'ordre 3.

Le degré de ramification atteint par les arbres en croissance libre est nettement limité (**Figure 9**). Le nombre total de ramifications augmente très rapidement, d'année en année, de l'ordre 1 à l'ordre 3. L'ordre 4, et plus encore l'ordre 5, déclinent ensuite. On peut ainsi prédire un arrêt de la ramification. L'encombrement des branches autour du tronc et l'ombre qu'elles se portent mutuellement en paraissent des causes importantes mais non exclusives. La

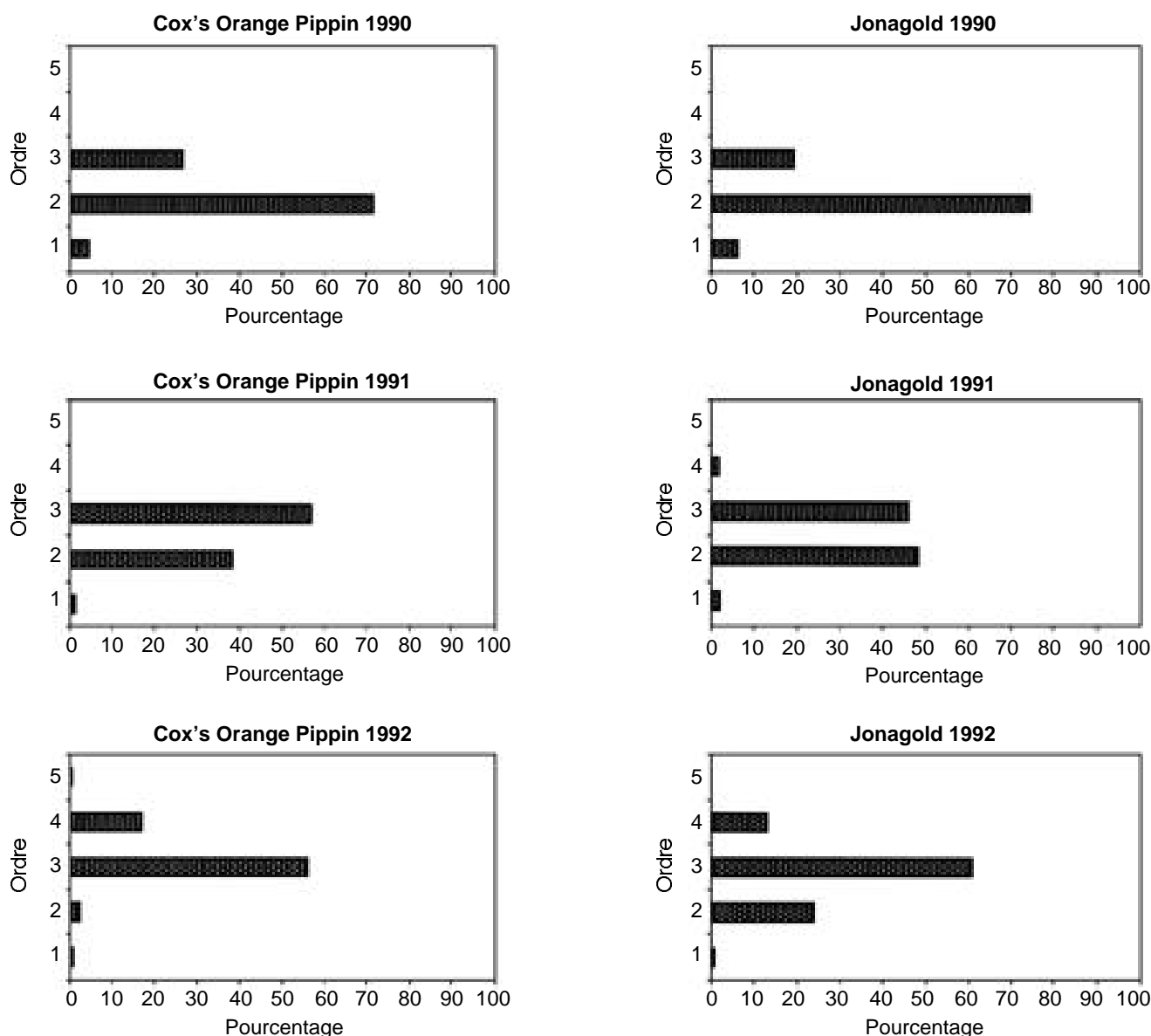


Figure 9. Évolution du pourcentage de rameaux par ordre de ramification de la deuxième à la quatrième année — *Evolution of the percentage of shoots by order of ramification from the second to the fourth year.*

multiplication des apex en croissance, d'une part, et la répétition de la floraison - fructification, "bourse sur bourse", dans les ordres élevés, d'autre part, sont sans doute encore plus déterminants : ils modifient progressivement le processus de ramification, un mode sympodial se substituant à terme au mode monopodial initial.

La classification du pommier dans les modèles architecturaux proposés par Hallé et Oldeman (1970), s'avère donc changeante avec l'âge : l'arbre jeune est incontestablement un modèle de Rauh, mais la floraison terminale envahissante le fait évoluer vers celui de Scarrone. En forme libre et jusqu'à cinq ans, il présente peu ou pas de réitération.

On peut aussi reconnaître deux phases distinctes dans l'édification de l'arbre. Une première, qui couvre approximativement les trois premières années, correspond essentiellement à la mise en place de la "charpente" de l'arbre (tronc et trois premiers étages). L'apparition de quelques ramifications acrotones et vigoureuses sur les branches maîtresses (TS, TP) est tardive, mais affectée sans doute par le choc de transplantation. La seconde phase est marquée, pendant les deux à trois dernières années de nos observations, par un renforcement des étages : allongement et ramification des branches maîtresses par de nombreuses pousses en majorité courtes à moyennes, souvent d'origine inflorescentielle. La première phase montre, en matière de floraison, un régime d'alternance. En seconde phase, la répétition de la floraison semble progressivement devenir la règle. La fructification fréquente et abondante va dès lors commencer à freiner la croissance du pommier greffé sur EM9, porte-greffe nanifiant, et son développement en hauteur sera aisément limité par les interventions de l'arboriculture.

Remerciements

Nous désirons remercier l'Administration de la Recherche et du Développement, Recherche contractuelle subventionnée (DG6) du Ministère des Classes moyennes et de l'Agriculture qui a subsidié cette recherche de 1990 à 1995 et le Département de Biotechnologie (C.R.A., Gembloux) qui a fourni terrain et traitements des parcelles expérimentales. La recherche a été réalisée grâce à la collaboration scientifique de Messieurs M. Gillet, H. Prévot et P. Van Lerberghe. L'appui technique a été assuré par Madame B. Thewis et Messieurs B. Marchal, P.A. Marchand et JP. Smal.

Bibliographie

Abbott DL. (1970). The role of budscales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. In Luckwill LC., Cutting CV. (eds). *Physiology of Tree*

Crops. New York: Academic Press, p. 65–81.

Anonyme (2002). Thesaurus de termes de morphologie et de morphogenèse des arbres. Compte-rendu du séminaire du Groupe d'Étude de l'Arbre, Saint-Flour, 3-4 mai 2000.

Barlow PW. (1994). From cell to system: repetitive units of growth in the development of roots and shoots. In Iqbal M. (ed.). *Growth patterns in vascular plants*. Portland, USA: Dioscorides Press, p. 19–58.

Bijhouwer J. (1924). De periodiciteit van de knop ontwikkeling bij den appel. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 27, p. 1–64.

Bouchon J. (1995). Présentation de l'action d'intervention sur programme sur l'architecture des arbres fruitiers et forestiers. In Bouchon J. (éd.). *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris : INRA, p. 7–16.

Champagnat P. (1954). Recherches sur les "rameaux anticipés" des végétaux ligneux. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 37, p. 175–208.

Costes E., Lauri PE., Lespinasse JM. (1995). Modélisation de la croissance et de la ramification chez quelques cultures de pommier. In Bouchon J. (éd.). *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris : INRA, p. 27–39.

Crabbé J. (1984). Vegetative vigor control over location and fate of flower buds in fruit trees. *Acta Hort.* 149, p. 55–63.

Crabbé J. (1987). *Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative*. Bruxelles : IRSIA, 116 p.

Crespel B., Larrive G., Lauri PE., Lespinasse JM., Ramonguilhem M. (1999). L'avenir de la branche fruitière. L'extinction des coursonnes. Dossier conduite du pommier. *Réussir Fruits Légumes* 173, p. 28–31.

Génard M., Pagès L., Kervella J. (1995). Modélisation de la ramification sylleptique chez le pêcher. In Bouchon J. (éd.). *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris : INRA, p. 81–89.

Hallé F., Oldeman RAA. (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris : Masson, 178 p.

Hallé F., Oldeman RAA., Tomlinson PB. (1978). *Tropical trees and forests; an architectural analysis*. Berlin: Springer Verlag, 441 p.

Lauri PE., Costes E. (1995). Processus de croissance et ramification anticipée chez le pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch). In Bouchon J. (éd.). *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris : INRA, p. 61–67.

Lauri PE., Lespinasse JM. (1993). The relationship between cultivar fruiting-type and fruiting-branch characteristics in apple tree. *Acta Hort.* 349, p. 259–263.

Lauri PE., Terouanne E. (1996). Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus x domestica* Borkh) au cours d'une saison de végétation. *Can. J. Bot.* 73, p. 1471–1489.

Lespinasse JM. (1977). La conduite du pommier. Types de

- fructification et incidence sur la conduite de l'arbre. Paris : INVUFLEC.
- Lespinasse JM., Delort JF. (1993). Regulation of fruiting in apple. *Acta Hortic.* **349**, p. 239–246.
- Lespinasse JM., Lauri PE. (1999). Intérêt agronomique de la branche fruitière du pommier pour une production régulière et de qualité. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.* **31** (3), p. 161–166.
- Pagès L., Génard M., Kervella J. (1993). Analyse quantitative du développement végétatif du système aérien de jeunes pêchers (*Prunus persica* L. Borkh). *Agronomie* **13**, p. 135–144.
- Planchon V., Clautriaux JJ., Crabbé J. (2003). Description et modélisation de la croissance et du développement du pommier (*Malus x domestica* Borkh) : II. Caractéristiques et distribution spatiale et temporelle des sites de floraison. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **7** (2), à paraître.
- Pratt C. (1990). Apple trees: morphology and anatomy. *Hortic. Rev.* **12**, p. 265–305.
- Zimmerman MH., Brown CL. (1971). *Trees: structure and function*. Berlin: Springer Verlag, 336 p.
- (23 réf.)