Influence des modifications de l'équilibre source-puits sur les paramètres physiologiques et biochimiques chez l'Olivier (*Olea europaea* L.), sous bioclimat semi-aride de Tunisie

Afef Haouari

UNIVERSITEIT GENT

FACULTY OF BIOSCIENCE ENGINEERING

FACULTE DES SCIENCES DE SFAX

Dans les sciences, le chemin est plus important que le but.

Les sciences n'ont pas de fin. *(Erwin Chargaff)*

Promoteurs:

Prof. dr. ir. Marie-Christine Van Labeke, Département de Production Végétale, Université de Gand, Belgique

Prof. dr. Mohammed Chaieb, Département des Sciences de la vie, Unité de Recherche Diversité végétale & Ecosystèmes en Milieu Aride, Tunisie

Doyens:

Prof. dr. ir. Guido Van Huylenbroeck, Belgique

Prof. dr. Maher Mnif, Tunisie

Recteur de l'université de Gand, Belgique:

Prof. dr. Anne De Paepe

Président de l'université de Sfax, Tunisie:

Prof. dr. Ezzidine Bouassida

Influence des modifications de l'équilibre source-puits sur les paramètres physiologiques et biochimiques chez l'Olivier (*Olea europaea* L.), sous bioclimat semi-aride de Tunisie

Afef Haouari

Thèse soumise en vue de l'obtention du Titre de Docteur en

Sciences Biologiques Appliquées (Faculté des sciences en bio-ingénierie, Université de Gand)

Sciences Biologiques (Faculté des Sciences de Sfax)

Titre traduit en Néerlandais: Invloed van gewijgde source-sink relaties op de fysiologische en biochemische parameters bij olijf (*Olea europaea* L.) geteeld onder het semi-aride klimaat in Tunesië

Haouari A. (2013). Influence des modifications de l'équilibre source-puits sur les paramètres physiologiques et biochimiques chez l'Olivier (*Olea europaea* L.), sous bioclimat semi-aride de Tunisie. Thèse de Doctorat. Faculté des sciences en bio-ingénierie, Université de Gand, Belgique et Faculté des Sciences de Sfax, Tunisie. p186

ISBN 978-90-5989-665-9

L'auteur et les promoteurs autorisent la consultation de ce travail uniquement pour l'usage personnel. Toute autre utilisation est interdite par la loi d'impression. La reproduction d'une partie de ce travail ne doit se fait qu'avec l'accord au préalable de l'auteur.

Le jury d'examen

Promoteurs:

Prof. dr. ir. Marie-Christine Van Labeke, Département de Production Végétale, Université de Gand, Belgique

Prof. dr. Mohammed Chaieb, Département des Sciences de la Sie, Unité de Recherche Diversité Végétale & Ecosystèmes en Milieu Aride, Université de Sfax, Tunisie

Président:

Prof. dr. ir. Wim Verbeke, Département d'Economie Agricole, Université de Gand, Belgique

Rapporteurs:

Prof. dr. Monique Bodson, Laboratoire de physiologie végétale appliqué à l'horticulture, Université de Liège, Belgique

Dr. Dalenda Boujnah, Laboratoire d'amélioration de la productivité de l'olivier et la qualité du produit, Institut de l'olivier, Tunisie

Dr. ir. Veerle De Schepper, Département d'Ecologie Appliquée et de Biologie Environnementale, Université de Gand, Belgique

Examinateurs:

Prof. dr. ir. Kathy Steppe, Département d'Ecologie Appliquée et de Biologie Environnementale, Université de Gand, Belgique

Dr. Mohamed Braham, Laboratoire d'amélioration de la productivité de l'olivier et la qualité du produit, Institut de l'olivier, Tunisie

Remerciements

Soyons reconnaissants aux personnes qui nous donnent du bonheur, elles sont charmants jardiniers par qui nos âmes sont fleuries (Marcel Proust).

Un grand merci aux personnes qui ont cru en moi et qui m'ont permis d'arriver au bout de cette thèse.

Je tiens à exprimer mes vifs remerciements au professeur **Marie Christine Van Labeke** de la Faculté des sciences en bio-ingénierie, Université de Gand, Belgique qui fut pour moi une directrice de thèse attentive et disponible, malgré ses nombreuses charges. Sa compétence, sa rigueur scientifique et sa clairvoyance m'ont beaucoup appris. Ils ont été et resteront des moteurs de mon travail de recherche. Merci pour votre patience et vos précieux conseils. J'ai beaucoup apprécié travailler à vos cotés tant sur le plan scientifique que sur le plan humaine. Je garde toujours beaucoup de plaisir de discuter avec vous et à bénéficier de vos conseils.

Egalement, mes remerciements à mon directeur de thèse tunisien professeur **Mohamed Chaieb**, directeur d'unité de recherche Diversité végétale et Ecosystèmes en Milieu Aride (Faculté des sciences de Sfax, Tunisie). Je vous remercie d'avoir cru en mes capacités, merci pour le temps et la patience que vous m'avez accordés tout au long de ces années. Je vous remercie très sincèrement de m'encadrer et de me diriger sur le plan scientifique et social, merci de m'aider à suivre le bon chemin qui m'aboutit de terminer les travaux de recherches de ma thèse dans des bonnes conditions et merci de corriger le manuscrit de ma thèse.

Je remercie **WimVerbeke**, professeur à l'Université de Gand, qui m'a fait l'honneur d'exercer la fonction de président du jury de ma thèse. Mes remerciements vont également aux membres du jury pour toute l'attention qu'ils portent à ce travail: **Monique Bodson**, professeur à l'Université de Liège, **Kathy Steppe**, professeur à l'Université de Gand, **Dalenda Boujnah**, directrice de l'institut de l'olivier de Tunisie, **Mohamed Braham**, directeur de recherche à l'institut de l'olivier de Sousse-Tunisie, **Veerle De Schepper**, post-doctorante à l'Université de Gand.

Mes sincères remerciements et ma grande gratitude aussi vont à Dr. **Mohamed Braham** pour m'avoir accueilli dans son laboratoire à l'institut de l'olivier, Sousse durant 5 ans et de m'avoir permis d'intégrer et travailler avec son équipe de recherche. Egalement, je remercie la directrice générale de l'institut de l'olivier Dr. **Dalenda Boujnah** qui ma permis d'utiliser le spectromètre et le système d'analyse d'image de son unité de recherche.

Cette thèse a été faite dans le cadre d'un projet de coopération tuniso-belge "Gestion des plantations d'olivier de table selon le concept source-puits et pilotage de l'irrigation en fonction de l'état hydrique et nutritionnel de l'arbre." (Initiative propre ZEIN2006PR326), entre l'institut de l'olivier de Sousse et l'université de Gand, je remercie **VLIR** (Vlaamse Interuniversitaire Raad) pour le support financier de ce travail. Egalement je remercie les promoteurs du projet Prof. **Raoul Lemeur**, Dr. **Mohamed Braham,** Prof. **Kathy Steppe** et Prof. **Marie-Christine Van Labeke**

Je remercie très chaleureusement Dr. **Hachmi Chehab** et Dr. **Olfa Boussadia**, pour leur aide, leurs conseils et leurs discussions surtout au début de mon parcours de recherche. Merci Hachmi pour votre participation active à l'installation de mon protocole expérimental de thèse, merci d'avoir m'accompagner à la parcelle pour l'application de différents traitements.

J'exprime mes sincères remerciements à tous les ingénieurs et les techniciens qui ont participé à la réalisation de ce travail: **Fathi Ben Mariem**, **Wafa Boussita**, **Najet Boukrissa**, **Zoubier Mahjoub** et **Saloua Amari**, de l'institut de l'olivier-Tunisie, et **Mieke**, **Thea** et **Christophe** de la faculté des sciences en bio-ingénierie, Gand.

Un grand merci pour mes amis **Imen Hannachi**, **Besma Bader**, **Amani BCHIR**, **Hanan Safina**, **Amina Rwatbi**, **Mariem Ben Ahmed**, **Faten Rjiba**, **Rania**, **Hadi**, **Florin** et **Sami Hannachi**, pour leur aide et leur soutien avec mes meilleurs souhaits de réussite pour leur vie professionnelle et personnelle.

Enfin, J'adresse toute mon affection à ma famille, et en particulier à mes parents **Mohamed** et **Esghaira**, merci d'avoir fait de moi celle que je suis aujourd'hui. Merci à mes sœurs **Nawel**, **Ibtissem**, **Faouzia**, **Dhouha** et **Mouna** et à frère **Abdellatif**.

Gand, Décembre 2013 Afef Haouari

Table des matières

Liste des abréviations……... i

Introduction générale……... 1

Chapitre 1. Synthèse bibliographique……..……... 7

1.1 L'olivier……... 9

1.1.1 La culture de l'olivier dans l'antiquité…….. 9

1.1.2 Situation du secteur oléicole et du sous-secteur des olives de table……. 10

1.1.3 Description botanique et biologique…….. 12

1.1.3.1 Classification botanique……. 12

1.1.3.2 Description biologique……... 13

1.2 Relation source –puits…… 18

1.2.1 Concept source-puits……. 18

1.2.2 Assimilation, translocation et accumulation des carbohydrates…….. 19

1.2.3 Contrôle de l'assimilation photosynthétique…… 24

1.3 Manipulation des relations source-puits……. 26

1.3.1 Incision annulaire…….. 26

1.3.2 Eclaircissage…….. 27

1.3.3 Taille……. 28

Chapitre 2. Matériel et Méthodes généraux…….…… 31

2.1 Sites expérimentaux…… 33

2.2 Traitements appliqués……. 36

2.2.1 Application de l'incision annulaire……... 36

2.2.2 Application des rapports source- puits…….. 36

2.2.3 Décapitation……... 37

2.2.4 Eclaircissage manuel……. 38

2.3 Paramètres physiologiques…….……. 38

2.3.1 Echanges gazeux…….……. 38

2.3.2 Mesure de la fluorescence chlorophyllienne…… 39

2.3.3 Indice foliaire (Leaf Area Index: LAI)……. 40

2.4 Analyses biochimiques……..…. 41

2.4.1 Analyses des sucres……... 41

2.4.2 Dosage de l'amidon…….. 41

2.4.3 Mesure de la teneur en chlorophylle……. 43

2.5.3.1 Méthode biochimique……..... 43

2.4.3.2 Méthode non-destructive (SPAD)…… 43

2.5 Les paramètres de la croissance végétative et fructifère…… 44

Chapitre 3. Evolution saisonnière des échanges gazeux et des carbohydrates chez *Olea europaea* L. cv. Picholine dans le semi-aride tunisien…….. 45

3.1 Introduction…… 48

3.2 Matériel et méthodes……... 49

3.2.1 Site expérimental et matériel végétal…… 49

3.2.2 Paramètres mesurés……... 50

3.2.3 Analyse statistique……. 51

3.3 Résultats…….. 51

3.3.1 Variation saisonnière des échanges gazeux foliaires…… 51

3.3.2 Variation saisonnière des carbohydrates foliaires……. 55

3.4 Discussion…….. 57

3.4.1 Variation saisonnière des échanges gazeux foliaires……. 57

3.4.2 Variation saisonnière des carbohydrates foliaires…….. 59

3.5 Conclusion…… 60

Chapitre 4. Effets du rapport feuille/fruit et de l'incision annulaire sur les échanges gazeux, les carbohydrates et le développement des fruits du cultivar Picholine……..…… 63

4.1 Introduction…… 66

4.2 Matériel et méthodes……... 67

4.2.1 Site expérimental et matériel végétal…….. 67

4.2.2 Dispositif expérimental……... 67

4.2.3 Paramètres mesurés……..…….. 68

4.3.4 Analyse statistique……...……... 69

4.3 Résultats…….. 70

4.3.1 Effet de l'incision annulaire et de différents rapports feuille/fruit sur les échanges gazeux et la fluorescence chlorophyllienne……. 70

4.3.2 Effet de l'incision annulaire et de différents rapports feuille/fruit sur la teneur en carbohydrates…….. 75

4.3.3 Effet de l'incision annulaire et de différents rapports feuille/fruit sur la qualité des fruits…….. 81

4.4 Discussion…… 86

4.4.1 Variation saisonnière de la photosynthèse…… 86

4.4.2 Effet de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur les échanges gazeux……. 87

4.4.3 Effet du rapport feuille/fruit et l'incision annulaire sur la teneur en carbohydrates des feuilles et du bois…….. 88

4.4.4 Effet du rapport feuille/fruit et l'incision annulaire sur la qualité des fruits……. 89

4.5 Conclusion…… 90

Chapitre 5. Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la répartition des carbohydrates entre les organes sources et puits…… 91

5.1 Introduction……..……. 94

5.2 Matériel et Méthodes…….. 95

5.2.1 Site expérimental et matériel végétal…… 95

5.2.2 Dispositif expérimental…… 96

5.2.3 Paramètres mesurés…….. 97

5.2.4 Analyse statistique…… 98

5.3 Résultats…….……. 98

5. 3.1 Effets de la disponibilité en assimilats sur la croissance du puits végétatif …… 98

5. 3.2 Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la teneur en carbohydrates des organes sources et puits…… 99

5.3.3 Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur les échanges gazeux……. 104

5. 3.4 Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la croissance fructifère…….. 106

5.4 Discussion…… 108

5.5 Conclusion…… 110

Chapitre 6. Effets de la date d'application de l'incision annulaire et des rapports feuille/fruit sur la capacité photosynthétique, la teneur en carbohydrates et la qualité des fruits chez le cultivar Picholine……..... 113

6.1 Introduction…… 116

6.2 Matériel et Méthodes…….. 117

6.2.1 Site expérimental et matériel végétal…… 117

6.2.2 Dispositif expérimental…… …… 117

6.2.3 Paramètres mesurés……... 120

6.2.4 Analyse statistique……. 120

6.3 Résultats……... 120

6.3.1 Effets de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit à différentes dates sur les échanges gazeux…… 120

6.3.2 Effets de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit à différentes dates sur la teneur des feuilles et des fruits en carbohydrates……. 122

6.3.3 Effets de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit à différentes dates sur certains paramètres qualitatifs des fruits…… 126

6.4 Discussion…… 128

6.5 Conclusion……. 131

Chapitre 7. Effets de la réduction du niveau de production sur l'activité photosynthétique, la répartition des carbohydrates et la croissance végétative et fructifère du cultivar Besbassi…….. 133

7.1 Introduction…… 136

7.2 Matériel et méthodes……... 137

7.2.1 Site expérimental et matériel végétal…… 137

7.2.2 Dispositif expérimental……. 137

7.2.3 Paramètres mesurés……... 138

7.2.4 Analyse statistique…… 139

7.3 Résultats…….. 139

7. 3. 1 Effet de la réduction du niveau de production sur les paramètres physiologiques…… 139

7.3.2.1. Effet de la réduction du niveau de production sur les échanges gazeux……. 139

7.3.1.2 Effet de la réduction du niveau de production sur la fluorescence

chlorophyllienne…….. 140

7.3.2 Effet de la réduction du niveau de production sur les paramètres biochimiques……... 141

7.3.2.1 Concentration chlorophyllienne…….. 141

7.3.2.2 Teneur en carbohydrates……. 143

7.3.3 Effet de la réduction du niveau de production sur les paramètres agronomiques…….. 144

7.3.3.1 Croissance végétative……..... 144

7.3.3.2 Croissance fructifère…… 146

7.3.3.3 Paramètres des inflorescences……..... 148

7.4 Discussion…… 149

7.5 Conclusion…… 151

Chapitre 8. Conclusions générales et perspectives…….……... 152

Références bibliographiques……... 163

Résumé…….. 179

Abstract…… 182

Curriculum Vitae……. 183

Liste des abréviations

Symboles	Désignations	Unités
A_n	photosynthèse nette	µmol m^{-2} s^{-1}
ATP	adénosine-triphosphate	
C_i	concentration intercellulaire en CO_2	µmol mol^{-1}
Chl_a	concentration en chlorophylle a	µg ml^{-1}
Chl_b	concentration en chlorophylle b	µg ml^{-1}
CNS	carbohydrates non structuraux	mg g^{-1} MS
COI	conseil oléicole international	
cv.	cultivar	
DPV	déficit de pression de vapeur d'eau	kPa
E	transpiration	mmol $m^{-2}s^{-1}$
ET_0	évapotranspiration de référence	mm $jour^{-1}$
F'_0	fluorescence minimale sur feuille adaptée à la lumière	
F_0	fluorescence minimale sur feuille adaptée à l'obscurité	
F'_m	fluorescence maximale sur feuille adaptée à la lumière	
F_m	fluorescence maximale sur feuille adaptée à l'obscurité	
F_v/F_m	rendement quantique maximal du PSII	
F_v	fluorescence variable pour une feuille adaptée à l'obscurité	
g_m	conductance mésophyllienne	
g_s	conductance stomatique	mol m^{-2} s^{-1}
IC	cellules intermédiaires	
J	taux de transfert des électrons	
LAI	indice foliaire	
LMA	teneur en matière sèche (Leaf Mass per Area)	g m^{-2}
NADP	nicotinamide adénine dinucléotide phosphate	
NPQ	quenching non-photochimique	
MC	cellules mésophylliennes	
MS	matière sèche	
PAR	rayonnement photosynthétique actif	µmol photons m^{-2} s^{-1}
PSII	photosystème II	
Qp	quenching photochimique	
RI	indice de maturation (Ripening index)	
Rubisco	ribulose-1,5-diphosphate carboxylase/oxygenase	
Φ_{PSII}	rendement quantique du PSII	

Introduction générale

Introduction générale

L'olivier constitue la principale espèce fruitière plantée en Tunisie avec environ 1700.000 ha (30% des terres agricoles) selon les données de COI (2012). Grâce à ses capacités adaptatives à tous les étages bioclimatiques, cette espèce est présente à travers l'ensemble du territoire tunisien. Le secteur oléicole revêt une grande importance dans la politique économique tunisienne. Il représente presque 15% de la valeur totale de la production agricole finale. La majorité de la production des oliviers est destinée à l'extraction d'huile. Le secteur d'olivier de table a été considéré comme secondaire face à celui de l'olivier à huile. Ce sous-secteur, a connu, au cours des dernières décennies une extension importante et constitue actuellement l'un des secteurs à améliorer pour garantir un niveau élevé de production et de rentabilité avec une bonne qualité selon les normes internationales. Afin de rentabiliser la culture de l'olivier de table, une bonne connaissance des aspects physiologiques et biologiques, reliés au développement des fruits se révèle indispensable. En effet, le phénomène de l'alternance est particulièrement marqué sur les oliveraies cultivées sous climat semi-aride où dans les années de fortes productions, les fruits sont petits ce qui déprécie la qualité des olives de tables. L'année suivante la floraison et la récolte seront faibles. La forte charge en fleurs ou en fruits forme une source de compétition qui accentue l'alternance de production. Cette dernière, étant caractéristique de l'olivier, dépend des relations source-puits. L'olivier ajuste sa charge en fonction de ses réserves (Rodrigues et Margarida, 2010).

Les oliviers sont des arbres à feuilles persistantes et qui ont une production continue d'assimilats carbonés. Mais cependant, l'efficience photosynthétique foliaire est très fluctuante au cours du cycle végétatif (Diaz-Espejo et al., 2007). L'activité photosynthétique et le taux de la croissance sont étroitement liées à la disponibilité des photoassimilats, au rythme de synthèse et de translocation des carbohydrates, et à la force d'utilisation et d'accumulation des assimilats par les organes puits (Domingo et al., 2002). Les produits de la photosynthèse peuvent être utilisés par les organes sources ou transloqués vers d'autres parties de la plante. Les assimilats disponibles pour la translocation se repartissent entre des nombreux organes puits qui sont en compétitions. L'activité photosynthétique est soumise à l'influence de facteurs environnementaux, mais également elle est contrôlée par des facteurs

endogènes (génétiques, morphologiques et biochimiques) permanents ou temporaires. Ces facteurs peuvent être développés à la suite de la perturbation de l'équilibre source-puits (Paul et Foyer, 2001). L'organe source devient un facteur limitant lorsque la compétition entre les organes puits pour les assimilats carbonés est importante. Cette compétition est variable selon le stade de croissance des organes sources et puits. La qualité des fruits dépend de la disponibilité des photoassimilats, tel qu'il a été démontré par l'application de l'incision annulaire et l'éclaircissage chez des arbres fruitiers (Ben-Mimoun, 1996; Goldschmidt, 1992; Wünsche et al., 2000). L'incision annulaire (interruption temporaire de la circulation des sucres et des hormones de croissance et oriente leur migration vers les fruits), est une technique de taille fréquemment utilisée chez les arbres fruitiers dans le but d'améliorer la productivité et la qualité des fruits. La pratique de cette technique chez l'olivier est très limitée. Elle est utilisée comme solution partielle pour diminuer l'effet de l'alternance de production (Lavee et al., 1983).

La manipulation des relations source/puits a été rapportée chez plusieurs espèces mais chez l'olivier est encore peu développée, malgré l'importance de l'étude de l'équilibre source-puits au niveau de l'arbre pour une bonne gestion des vergers. En effet, la meilleure compréhension des relations source-puits et leurs effets sur l'activité photosynthétique et sur la croissance végétative et fructifère, peut être utile pour prévoir les effets des pratiques culturales affectant la charge en fruits (puits), la surface foliaire (source) et/ou les deux simultanément.

Cette étude a pour objectifs d'étudier les réponses physiologiques, biochimiques et agronomiques par différentes manipulations de l'équilibre source-puits appliquées chez *Olea europaea* L. cultivars 'Picholine' et 'Besbessi'. Dans le cadre de cette étude, un travail expérimental a été effectué durant quatre ans, en plein champ, dans deux vergers d'olivier de table, conduits en irrigué dans le semi aride tunisien. Le choix du cultivar Picholine et Besbessi comme support scientifique dans cette étude est basé sur leur importance comme principaux cultivars développés sur le territoire tunisien.

Ce document est structuré de huit chapitres. Le chapitre 1 présente une étude bibliographique sur laquelle la démarche globale de ce travail est fondée. Comment le travail a été réalisé était l'objectif du chapitre 2. Les résultats obtenus on été présentés dans cinq chapitres.

Dans le chapitre 3, nous avons suivi la variation saisonnière des échanges gazeux et de la teneur foliaire en carbohydrates du cultivar Picholine dans les conditions semi-arides de Tunisie pour la période allant d'avril à décembre 2010.

L'expérimentation de la première année consiste à l'application de l'incision annulaire chez le cultivar Picholine en phase d'alternance 'plus' (forte production), combinée à quatre charges en fruits portées par des rameaux fructifères décapités, dans l'objectif d'étudier l'effet de la disponibilité en assimilats carbonés obtenue par différents traitements appliqués après la nouaison sur l'assimilation photosynthétique, la qualité des fruits et l'accumulation des carbohydrates au niveau des feuilles et du bois, et vérifier l'hypothèse de la régulation de l'activité photosynthétique par les organes puits (chapitre 4). Pour évaluer l'influence du puits végétatif (croissance végétative apicale) et la comparer avec celle du puits fructifère, nous avons suivi les paramètres physiologiques, biochimiques et agronomiques le long du cycle fructifère du cultivar Picholine, sur des rameaux fructifères à croissance végétative continue et rameaux fructifères décapités (chapitre 5). Pour étudier la réponse de l'arbre à la disponibilité en assimilats en fonction du stade phénologique, nous avons appliqué l'incision annulaire combinée à deux charges en fruits à trois stades du cycle annuel du cv. Picholine (chapitre 6). Afin de caractériser la réponse de l'olivier à la réduction de la charge en fruits appliquée sur l'arbre entier, un éclaircissage manuel a été effectué après la nouaison chez le cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus'. La mesure des paramètres physiologiques et biochimiques a été faite à deux stades (durcissement du noyeu et véraison). La réponse agronomique a été suivie sur deux années, pour évaluer l'influence de la réduction de la charge sur la croissance végétative, et la floraison en année à faible production 'année moins' (chapitre 7). Enfin, les principaux résultats obtenus durant notre étude sur terrain et au laboratoire sont résumés dans le huitième chapitre, des perspectives de recherche, proposées à la fin de ce chapitre.

Chapitre 1

Synthèse bibliographique

Chapitre 1

Synthèse bibliographique

1.1 L'olivier

1.1.1 La culture de l'olivier dans l'antiquité

La culture de l'olivier aurait débuté il y a plus de 4 000 ans avant J-C, probablement en Crète, mais certains citent les Phéniciens comme ses premiers cultivateurs. Des amphores datant de 3500 avant J-C ont été retrouvées sur l'île de Crète (Therios, 2005). Encore que l'huile d'olive n'était pas conservée dans des amphores mais dans des jarres. Des traces sur les murs des tombes royales égyptiennes attestent également d'une culture ancienne dans cette partie de l'Afrique du Nord. L'olivier s'est peu à peu étendu à travers la Méditerranée, au gré des civilisations et des conquêtes. Sous l'empire romain, il permet aux conquérants de maintenir les pays conquis dans un certain calme en leur offrant de cultiver un produit à forte valeur ajoutée. L'olivier est un arbre immortel, il peut vivre plusieurs centaines d'années voire même 1000 ans (Photo 1.1). Il est symbole de la force et de sagesse dans la Grèce antique, l'olivier et son huile sont alors les rois des jeux olympiques (les vainqueurs se voyaient offrir non seulement une couronne en rameau d'olivier ainsi que des jarres remplies d'huile d'olive) et leur prestige n'aura de cesse de grandir au fur et à mesure de leur expansion.

De la Grèce à l'Espagne en passant par l'Egypte, l'Italie, la Tunisie, le Maroc ou la France, l'olivier va s'implanter durablement sur tout le pourtour méditerranéen jusqu'au XIXe siècle. Avec la période des grandes découvertes puis de la colonisation, l'olivier traverse même le détroit de Gibraltar pour voyager vers des pays plus "exotiques" comme la Californie, le Mexique, le Chili, l'Afrique du Sud ou l'Australie.

Photo 1.1: Olivier sur l'île grecque d'Ithaque, âgée de 1500 ans (Channel, 2006).

1.1.2 Situation du secteur oléicole et du sous-secteur des olives de table

Les forêts de l'olivier dans le monde sont essentiellement concentrées dans le circum méditerranéen. Le bassin méditerranéen constitue la région oléicole par excellence (98% des plantations mondiales d'oliviers), ce qui traduit l'importance de l'oléiculture dans cette partie du monde. La culture de l'olivier occupe dans le monde 8,9 millions d'hectares. La production mondiale est actuellement (campagne 2011/2012) de 5,7 millions de tonnes (COI, 2012). Des fluctuations considérables marquent la production oléicole. Celles-ci sont liées aux conditions climatiques et à l'alternance biologique. La production mondiale des olives de table au cours de la campagne 2011/2012 était de 2,6 millions de tonnes. La consommation mondiale a augmenté en moyenne de 6% par an au cours des 10 dernières années. Les principaux pays producteurs d'olive de table après l'Union Européenne avec 67 700 tonnes, sont la Turquie avec 19% et l'Egypte avec 14% de la production mondiale.

L'oléiculture tunisienne constitue l'un des principaux secteurs stratégiques de l'économie en général et de l'agriculture en particulier. La Tunisie est le pays oléicole le plus important du Sud de la méditerranée, et plus de 30% de ses terres agricoles sont consacrées à l'oléiculture. Elle compte plus de 74 millions de pieds sur une surface oléicole de 1,7 millions hectares (COI, 2012), repartis du Nord au Sud dans des conditions bioclimatiques très variées, avec 30% au Nord, 38% au Centre et 32% au Sud. Si on exclut l'Union Européenne, la Tunisie est la grande puissance mondiale dans le secteur de l'huile d'olive, avec une production de 150 000 tonnes.

Le secteur des olives de table en Tunisie a été considéré comme secondaire face à celui des olives à huile. Ce sous-secteur, a connu, au cours des dernières décennies une extension importante, et constitue actuellement l'un des secteurs à améliorer dans plusieurs zones du Nord et du Centre pour garantir un niveau élevé de production et de rentabilité. La Tunisie occupe la 14ème position dans la production d'olives de table avec 22 10^3 tonnes au cours de la compagne 2009/2010 (COI, 2010). Elle dispose d'un patrimoine assez riche en cultivars d'olivier de table. Le cultivar 'Meski' est le plus important avec 62% des plantations, suivi de le 'Picholine' (11%) et le'Besbessi' (6%) (Photo 1.2). Parmi les autres l'on cite le 'Beldi' et le 'Sahli'.

Le Cultivar Meski

Ce cultivar est peu vigoureux et présente une faible capacité rhizogène. Il est sensible à la sécheresse et aux sols calcaires, mais moyennement résistant à la tuberculose (*Mycobacterium tuberculosis*). Le Meski est le cultivar le plus apprécié aussi bien à l'échelle nationale que sur le marché international. Elle est caractérisée par une olive ronde de poids moyen de 3,5 g, d'un excellent aspect extérieur de couleur jaune pâle avec un taux en chair assez élevé. Le noyau est petit, lisse et se détache facilement du fruit. Ce cultivar est auto-incompatible, son avortement ovarien élevé et sa faible production (principaux inconvénients de ce cultivar) nécessitent des cultivars pollinisateurs comme les cultivars 'Besbessi' et 'Picholine'.

Le Cultivar Picholine

La 'Picholine' est un cultivar d'origine française, introduit en Tunisie en 1970 dans le cadre du projet FAO/SIDA/ONH. C'est un cultivar à double fin, on le récolte aussi bien en olive de table que pour l'extraction d'huile (rendement d'huile variant de 16 à 18 % du poids frais (http://www.gica.ind.tn)). Il se caractérise par la forme allongée de ses fruits et par son petit noyau. Il est charnu et a un bon goût et s'adapte parfaitement à la conservation. Ses fruits sont relativement petits. Le poids moyen du fruit est de l'ordre de 3,7 g. Il s'adapte bien aux conditions climatiques tunisiennes. Il est productif et résistant à beaucoup de maladies (Mehri et Helali, 1995).

Le Cultivar Besbessi

Le cultivar 'Besbessi' est caractérisé par des fruits de gros calibre, un noyau assez gros et adhèrent à la pulpe. La chair est épaisse et très amère nécessitant dans tous les cas un traitement à la soude caustique. Son poids est de l'ordre de 5,2 g. C'est un cultivar

pollinisateur de 'Meski'. Il se rencontre dans les régions de Zaghouan, Mornag, Tébourba et dans quelques oliveraies de Kairouan et du Cap Bon.

Photo 1.2: Fruits des principaux cultivars d'olivier de table en Tunisie (Pépinière Mabrouka: http://www.pepinieremabrouka.com)

1.1.3 Description botanique et biologique

1.1.3.1 Classification botanique

L'olivier est l'une des cultures les plus anciennes, appartenant à la famille des Oleaceae qui compte 30 genres, parmi lesquels il y a certaines plantes décoratives. L'espèce *Olea europaea* comporte de nombreux groupes et plus de 2600 cultivars. La famille des oléacées comprend d'autres genres, comme les lilas (*Syringa*), les troènes (*Ligustrum*) et les frênes (*Fraxinus*), ainsi que d'autres arbustes comme les forsythias et les jasmins. Selon la classification phylogénique APG III (The Angiosperm Phylogeny Group, 2009) l'olivier appartient au :

Règne: Plantae
Sous-règne: Tracheobionta
Division: Magnoliophyta
Classe: Magnoliopsida
Sous-classe: Asteridae
Ordre: Lamiales
Famille: Oleaceae
Genre: *Olea* L.
Espèce: *Olea europaea* L.

1.1.3.2 Description biologique

Aspect général et architecture de l'olivier

L'olivier est très rameux, au tronc noueux, au bois dur et dense, à l'écorce brune crevassée. Il peut atteindre vingt mètres de hauteur. Le tronc et les branches constituent le « bois » ou « squelette » de l'arbre ; leur rôle principal est le transport de sève brute et de sève élaborée. Du tronc sortent les branches principales sur lesquelles sont insérées les branches secondaires et sur celles-ci, à leur tour les tertiaires et pour finir les branches fines, d'ordre supérieur. A leur bout, ces dernières portent les pousses fructifères, dénommées « rameaux », qui, l'année d'après seront chargés de produire les fruits. Le printemps suivant, les bourgeons axillaires situés à l'aisselle des feuilles le long des pousses se développeront en inflorescences ainsi que des nouvelles pousses. Les trois modèles architecturaux de l'olivier récemment identifiés par Mezghani (2009), sont le modèle buissonnant, le modèle mixte et le modèle arborescent (figure 1.1).

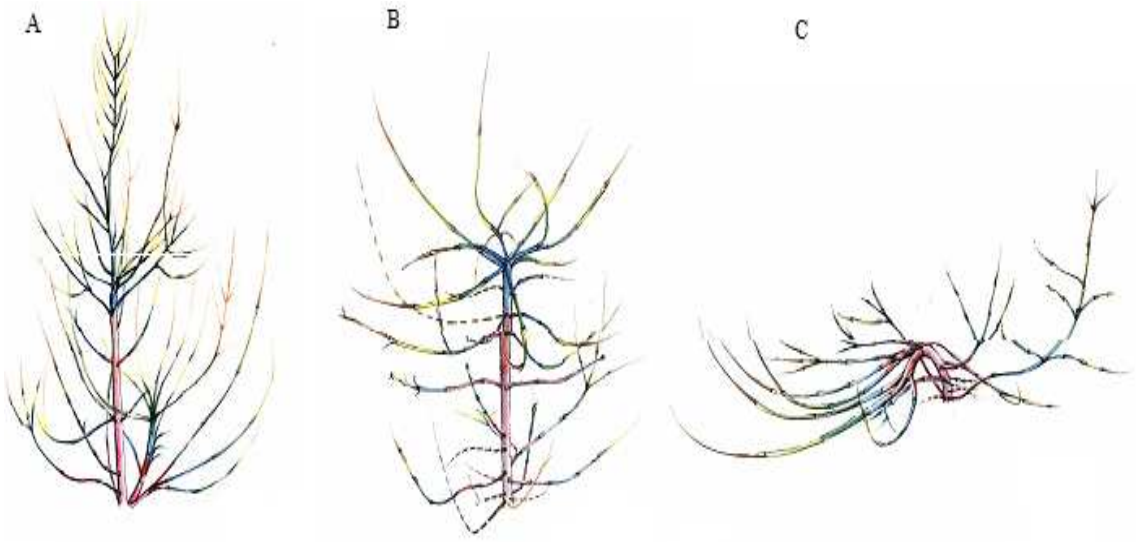


Figure 1.1: Trois modèles architecturaux de croissance de l'olivier : modèle buissonnant (A), modèle mixte (C) et le modèle arborescent (D) (Mezghani, 2009).

L'appareil végétatif et fructifère

Les feuilles sont opposées, ovales allongées, portées par un court pétiole, coriaces, entières, d'un vert foncé luisant sur la face supérieure, et d'un vert clair argenté avec une nervure médiane saillante sur la face inférieure. Les feuilles sont persistantes, elles vivent en moyenne trois ans, puis jaunissent et tombent principalement en été (Proietti, 1998). Les feuilles ont un certain nombre de fonctions y compris la photosynthèse et la transpiration. Le long de la vie

des feuilles, la photosynthèse augmente en parallèle avec l'augmentation de la surface foliaire jusqu'à un maximum puis diminue dans les feuilles sénescentes (Proietti, 1998; Marchi et al., 2005 a). C'est grâce à sa feuille que l'olivier peut survivre en milieu aride. Quant il pleut, les cellules foliaires s'allongent pour emmagasiner l'eau. En cas de sécheresse, les feuilles se rétractent et bloquent l'activité de photosynthèse au détriment des fruits (Angelopoulos et al., 1996; Giorio et al., 1999; Ben Ahmed et al., 2009).

Les fleurs sont blanches et regroupées en petites grappes de dix à vingt. Chaque fleur est formée de quatre pétales blancs, quatre sépales verts, deux étamines et deux carpelles, poussant à l'aisselle des feuilles au début du printemps sur les rameaux de deux ans. Le nombre de fleurs et leur distribution sur l'inflorescence sont spécifiques pour chaque cultivar, mais change d'une année à une autre (Lavee, 1996). La plupart des oliviers sont auto-fertiles, mais il y a aussi des arbres non auto-fertiles, qui doivent être plantés avec des cultivars pollinisateurs. Seulement 5 à 10 % des fleurs produiront des fruits pour une bonne production. Sur le nombre total des ovaires fécondés, seulement 25% sont restés après la chute des pétales, mais seulement 2% de l'ensemble des fleurs développeront en fruits qui atteignent la maturation (Troncoso et al., 1978). L'élimination de la moitie des inflorescences améliore la nouaison des autres (Lavee et al., 1996). La formation des fleurs passe par trois phases essentielles: l'induction suivie de l'évocation florale, l'initiation des primordiaux floraux, et enfin la différenciation et la croissance des ébauches florales. Chacune de ces phases est contrôlée par des processus internes et externes spécifiques (Connor et Fereres, 2005). L'initiation florale est contrôlée par des processus physiologiques complexes. L'époque de sa réalisation varie en fonction du cultivar, de l'irrigation et de la taille. Elle peut aussi varier en fonction de la fructification de l'arbre. La faible initiation florale accentue l'alternance de production (Cuevas et al., 1994). Le nombre et la qualité des fleurs représentent des indicateurs préalables pour une bonne production (Rapoport et al., 2012).

L'olivier développe un système racinaire essentiellement peu profond 60 à 100 cm à développement latéral, dont les racines principales débordent peu l'aplomb du feuillage, alors que les racines secondaires et les radicelles peuvent exploiter une surface du sol considérable. Le chevelu racinaire se limite en général au premier mètre où poussent des racines qui permettent l'alimentation hydrique de l'arbre en cas de sécheresse. Seules les radicelles émises au cours de l'année permettent l'absorption de l'eau. Parmi les principales fonctions des racines est le stockage de carbone et d'azote. Le carbone est stocké sous forme d'amidon et des sucres solubles (Sibbett et Ferguson, 2005).

Le fruit est une drupe, de forme sphérique ou elliptique et se compose de l'exocarpe, qui contient des stomates, le mésocarpe (partie charnue) qui est la partie comestible du fruit, et l'endocarpe (noyau), y compris la graine. Chaque olive s'est développée à l'aisselle d'une feuille, mais parfois on peut trouver deux ou trois olives par feuille. Le calibre de l'olive dépend du cultivar (Tombesi, 1999), de la charge en fruits (Inglese, 1999; Dag et al., 2009; Rosati et al., 2010; Trentacoste et al., 2010), de la fertilisation (Therios, 2005), de l'eau disponible (Martin-Vertedor et al., 2011) et des pratiques culturales. La maturité des olives s'effectue d'octobre à janvier selon l'espèce et les conditions climatiques. L'olivier produit sur le bois de l'année précédente (bois de deux années). Durant son développement, les olives subissent des changements dans la composition, la taille, la couleur et l'accumulation d'huile dans la pulpe en grande partie et dans le noyau (Conde et al., 2008). L'olive comporte 70-80% de mésocarpe, 9-27% d'endocarpe et 2-3% de graine. Au moment de récolte le mésocarpe contient 60% d'eau, 30% d'huile, 4% des sucres, 3% des protéines, les 3% restant constituent les fibres et les cendres. L'endocarpe contient 10% d'eau, 30% cellulose, 40% d'autres hydrates de carbone, et environ 1% d'huile, la graine comporte 30% d'eau, 27% d'huile, 27% glucides et 10% des protéines, (Hermoso et al., 1998). Les cultivars d'olives de table se distinguent par certaines caractéristiques à savoir: un rapport pulpe/noyau élevé allant de 5 à 12, une concentration élevée de sucre (5-6%), faible teneur en huile autour de 12-20 % du poids frais, à titre d'exemple les cultivars Meski et Besbessi comme principaux cultivars tunisiens, contiennent respectivement 18 et 20 % d'huile (Taamalli et al., 2006). La bonne dimension du fruit est le principal critère des olives de table (Therios, 2005). Au début de son développement, les olives contiennent des chloroplastes qui sont capables de fixer le CO_2 et participent à la couverture des besoins en sucres de ses cellules (Conde et al., 2008). Les différents composants des fruits sont contrôlés par des facteurs environnementaux et génétiques (Nergez et Engez, 2000), notamment la teneur en sucres et en huile, la différence entre les cultivars a été démontrée chez des cultivars d'olive à huile (Therios, 2005; Issaou et al., 2008) et d'olive de table (Issaou et al., 2008; Nergiz et al., 2009).

Cycle végétatif

L'olivier présente en conditions pluviales une croissance cyclique bi-modale à deux pics (figure 1.2). Le premier pic débute en mars pour continuer jusqu'au début de juin. La deuxième période de croissance intervient en septembre pour s'arrêter vers la fin du mois de novembre et elle est tributaire des réserves hydriques du sol, de la période thermique optimale et de l'abaissement de la température (Lavee, 1977). Sous climat frais, cet auteur a noté un

seul pic de croissance végétative et ceci est au mois d'aout. Les stades phénologiques sont spécifiques pour chaque espèces, mais la période de chaque stade varie en fonction des cultivars (Sanz-Cortés et al., 2002). Les principaux stades phénologiques sont (photo 1.3): le développement des feuilles (mi-mars jusqu'à la mi-novembre), le développement des inflorescences (mi-mars jusqu'à la fin avril), la floraison (début avril jusqu'à la fin mai), le développement des fruits (début mai jusqu'à la mi-octobre) et la maturation (début septembre jusqu'à la fin décembre) (Sanz-Cortés et al., 2002).

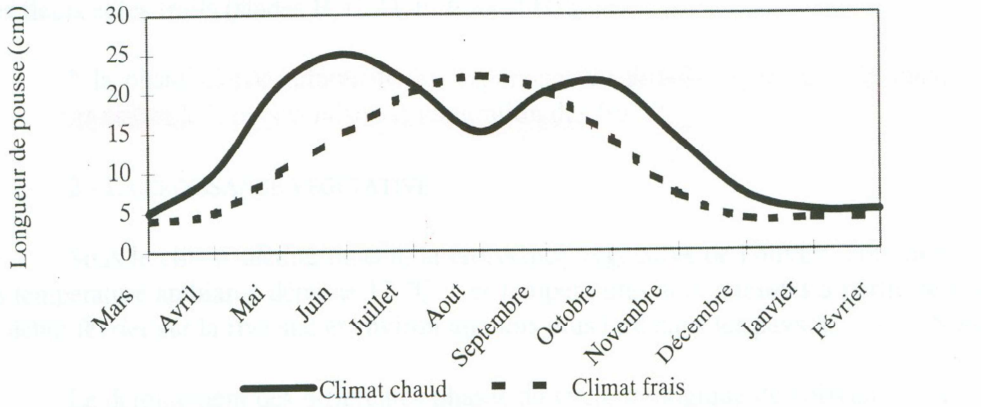


Figure 1.2: Cycle de croissance annuel chez l'olivier en milieu méditerranéen (Lavee, 1997).

Photo 1.3: Les stades repères de l'olivier : (A) stade hivernal; (B) réveil végétatif; (C) formation des grappes florales; (D) gonflements des boutons floraux; (E) différenciation des corolles ; (F) début de la floraison; (F1) plein floraison; (G) chutes des pétales; (H) nouaison; (I) grossissement des fruits (1er stade); (I1) grossissement des fruits (2ème stade) (Argenson et al., 1999).

Cycle fructifère

Durant la période de développement, les olives montrent des modifications dans la taille, la composition, la couleur, la texture, la saveur et dans leur sensibilité aux agents pathogènes. Les olives ont une croissance caractérisée par une courbe double sigmoïde, où l'on distingue trois stades de croissance. Le premier stade au cours du mois de juin et juillet est caractérisé par une croissance active correspondant à une multiplication cellulaire intense. Le poids de fruit augmente, principalement due à la croissance de l'endocarpe plus que le mésocarpe. Le deuxième stade est caractérisé par une croissance lente, et une évolution rapide de l'embryon et la sclérification de l'endocarpe, au cours du mois d'août et septembre. Le troisième stade correspond à la période de croissance active (octobre), avec grandissement cellulaire du péricarpe, et début de changement de la couleur du fruit du vert au bleu enfin au noir. Selon Lavee (1977), le cycle fructifère comporte cinq stades qui s'étalent sur 4-5 mois (figure 1.3).

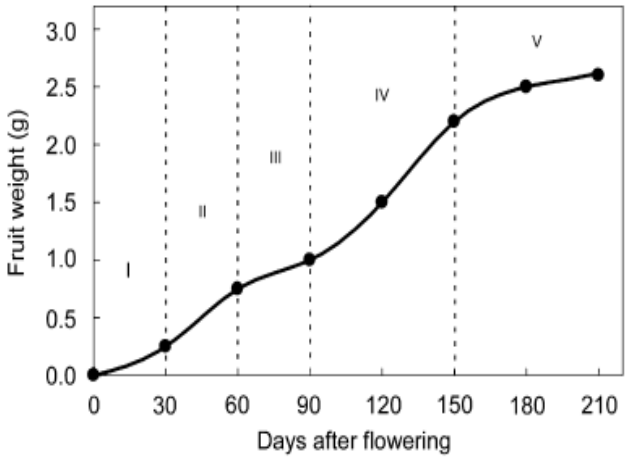


Figure 1.3: Stades de développement des olives. Stade I, fécondation et nouaison; stade II, développement du noyau; stade III, durcissement du noyau; stade IV, développement du mésocarpe; stade V, maturation (Lavee, 1996).

L'alternance de production

L'alternance de production est un aspect particulièrement important qui semble bien défini chez les arbres fruitiers. Il désigne une irrégularité de la production fructifère avec une succession d'une année à rendement élevé, et d'une année à rendement faible ou nul non limitante par les conditions climatiques de la période considérée. L'olivier à une forte tendance pour l'alternance de production. L'expression de l'alternance implique un certain nombre de changements dans l'activation et la répression des voies métaboliques endogènes (Lavee, 2007). L'alternance est dirigée par certains facteurs comme le stress hydrique,

conditions climatiques et les cultivars. Le facteur principal responsable de l'alternance de production est la relation source-puits (Tromp, 2000; Dag et al., 2010). La taille, l'irrigation et la fertilisation réduisent l'effet de l'alternance (Rallo, 2009).

1.2 Relation source –puits au niveau de l'arbre

1.2.1 Concept source-puits

Le concept source-puits est actuellement bien reconnu comme une approche pertinente pour comptabiliser et décrire les mécanismes de la répartition des hydrates de carbone et de la matière sèche dans les différents organes de l'arbre. La répartition des assimilats dépend des relations entre les organes sources et les organes puits. Ces relations privilégiées entre ces différents organes (feuilles, fruits, etc.), au cours du cycle de croissance sont soumises aux fluctuations des facteurs de l'environnement, et aux pratiques culturales en particulier l'irrigation, la fertilisation et notamment la taille. La relation source-puits et la régulation de l'allocation du carbone déterminent le rendement de la plante (Marchi et al., 2005 a). La principale relation source-puits au niveau de la plante est l'interaction entre les feuilles et les différents organes puits qui sont en compétition pour les assimilats (Figure 1.4).

La plante est un organisme phototrophe. Elle est à la fois hétérotrophe (puits) et autotrophe (source). Un organe ou un tissu qui produit plus d'assimilats qu'il n'est nécessaire pour maintenir son activité métabolique ou sa croissance est une source (Hopkins, 2003). Ce sont des exportateurs nets des sucres (Williams et al., 2000). L'activité des organes sources est contrôlée par plusieurs facteurs, y compris la physiologie de la plante ainsi que les facteurs environnementaux (Grossman et DeJong, 1995).

Un puits est un organe importateur ou consommateur des photoassimilats (Williams et al. 2000). Les racines, les tissus de la tige et les fruits en cours de développement sont les principaux tissus ou organes qui se comportent comme puits (Hopkins, 2003). La croissance des puits est contrôlée par leur capacité d'utilisation des produits photosynthétiques (Grossman et DeJong, 1995). La force d'un puits est sa capacité à importer les carbohydrates (Marchi et al., 2005 a et b). Elle est définie par Warren-Wilson (1972) comme étant la taille du puits multipliée par son activité (Force du puits= taille du puits × activité du puits) où la taille du puits est son poids sec et l'activité est son taux de croissance relatif. La capacité d'un

organe puits d'accumuler d'assimilats est déterminée par ses propriétés intrinsèques (Warren Wilson, 1972).

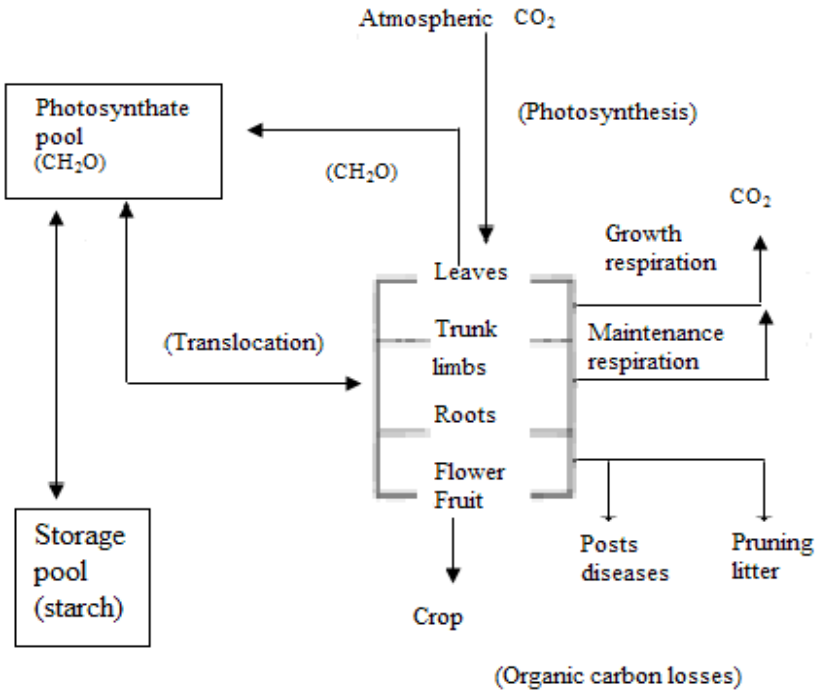


Figure 1.4: Schéma du bilan de carbone chez l'olivier (Sibbett et Ferguson, 2005).

1.2.2 Assimilation, translocation et accumulation des carbohydrates

La photosynthèse est un processus complexe, faisant intervenir des nombreuses étapes qui se déroulent dans les chloroplastes. Les premières réactions consistent à la conversation de l'énergie lumineuse en énergie chimiques sous forme d'ATP et NADPH. Les réactions secondaires consistent à la réduction de CO_2 via le cycle de Calvin-Benson- Basssham (figure 1.5). Les facteurs de l'environnement affectent les différentes étapes de la photosynthese d'une manière différente. De ce fait, les facteurs externes agissent indépendamment les uns des autres et le phénomène global obéit à la loi dite des "facteurs limitants" comme la lumière (Paul et Pellny, 2003; Ben Ahmed et al., 2007), le CO_2 (Paul et Foyer, 2001), la température (Chartzoulakis et al., 2000; Ben Ahmed et al., 2007), l'apport hydrique (Angelopoulos et al., 1996; Centritto et al., 2004; Ben Ahmed et al., 2009; Guerfel et al., 2009; Boussadia et al., 2008) et la nutrition minérale (Boussadia et al., 2010).

L'olivier est capable de tolérer la faible disponibilité en eau dans le sol, avec des changements morphologiques et physiologiques pour faire face au stress hydrique (Ben Ahmed et al., 2009;

Guerfel et al., 2009; Boughalleb et Hajloui, 2011). Une des premières réponses à la sécheresse est le changement du statut hydrique et l'assimilation photosynthétique (Lawlor et Cornic, 2002). La conductance stomatique est un facteur limitant de la photosynthèse en cas de stress hydrique modéré (Angelopoulos et al., 1996), mais en cas de stress sévère, la photosynthèse est limitée par des facteurs biochimiques (Angelopoulos et al., 1996; Giorio et al., 1999). La première réponse de la plante à un stress hydrique est une diminution de l'expansion cellulaire, d'une manière générale de l'activité des organes puits. Elle se traduit par une diminution de l'exportation des carbohydrates, et ainsi, son accumulation dans les cellules de la feuille (Ben Ahmed et al., 2009; Roussos et al., 2010).

Les produits de l'assimilation photosynthétique sont constitués essentiellement par les glucides, les protides et les lipides. Les assimilats synthétisés dans les cellules mésophylliennes de feuilles matures, sont les produits de croissance de tous les tissus non-photosynthétiques, y compris les feuilles en développement, les tiges, les racines, les fleurs et les fruits. Une grande partie des carbohydrates est synthétisée par le tissu foliaire, mais aussi il y a d'autres sources comme les cotylédons, les bourgeons, les rameaux, les fleurs et les fruits (Kozlowski et al., 1992). La synthèse des assimilats par les autres organes sources autres que les feuilles comme les fruits au début de leur développement (Connor, 2005), est peu importante par rapport aux assimilats foliaires (Conde et al., 2008). Au cours de leur développement, les fruits sont des forts puits qui nécessitent un apport contenu en assimilats.

Les olives sont alimentées essentiellement par les carbohydrates foliaires, pour la croissance et la synthèse d'huile. L'olivier est l'une de rares espèces qui sont capables de synthétiser les polyols (mannitol) et les oligosaccharides (raffinose et stachyose) comme produits finaux après la fixation du CO_2 par la photosynthèse foliaire. Ces sucres ainsi que le saccharose peuvent être exportés aux fruits pour satisfaire ses exigences métaboliques (Conde et al., 2008). Les sucres sont les principaux composants solubles dans les tissus des olives. Au niveau de la pulpe, le glucose, le fructose et le galactose représentent les principaux sucres. De même, le mannitol se présent avec des quantités assez importantes alors que, le saccharose et l'inositole apparaissent avec des faibles concentrations (Marsilio et al., 2001). La concentration la plus élevée en sucres s'observe à la maturation optimale. Dans les olives, les sucres fournissent une source importante d'énergie par des changements métaboliques (Oliveira et al., 2002) et agissent comme précurseurs pour la biosynthèse d'huile d'olive (Marsilio et al., 2001). L'accumulation d'huile dépend de la capacité des cultivars à métaboliser les substrats. La corrélation entre la teneur en carhohydates et en huile est

négative (Nergiz et Ergönö, 2009). L'acetyl-CoA produit de la décarboxylation oxydative du pyruvate dans la matrice de la mitochondrie, est le substrat de départ pour la synthèse des acides gras. Le pyruvate est le résultat de l'oxydation du glucose au niveau du cytosol par glycolyse. De même, la synthèse des acides organiques dépend de l'acetyl-CoA. Chez l'olivier la teneur en sucres, la synthèse d'huile et des acides organiques, sont en relation directe (Nergiz et Ergönö, 2009).

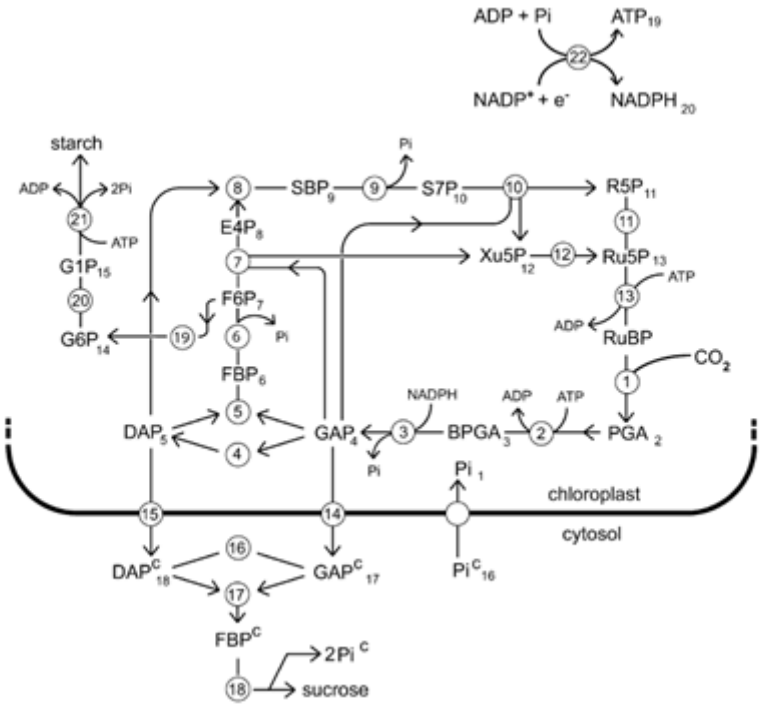


Figure 1.5: Modèle du cycle de Calvin. Le cycle se poursuit entre les 'substrats' CO_2 et lumière, et 'les produits' saccharose et amidon. La plupart des réactions du schéma sont localisées dans le chloroplaste, la synthèse du saccharose est réalisée dans le cytosol. (1) ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase; (2) 3-phosphoglycérate kinase; (3) glycéralaldhyde-3-phosphate déshydrogénase; (4) triose phosphate isomérase ; (5) 3+3 aldolase; (6) fructose 1,6-bisphosphatase; (7) 3,6 transcétolase; (8) 3+4 aldolase; (9) sédoheptulose -1,7-bisphosphatase; (10) 3,7 transketolase; (11) phosphopentose isomérase; (12) phosphopentose epimerase; (13) phosphoribulokinase; (14) échange transenvelope de GAP (vTR (GAP)); (15) échange transenvelope de DAP; (16) triose phosphate isomérase dans le cytosol; (17) 3+3 aldolase dans le cytosol; (18) synthèse de saccharose; (19) glucose- 6-phosphate isomérase; (20) phosphoglucomutase; (21) ADP-glucose pyrophosphorylase; (22) réduction du NADP et synthèse de l'ATP . DPGA: 1,3-bisphosphoglycerate; E4P: erythrose 4-phosphate; F6P: fructose 6-phosphate; FBP: fructose 1,6-bisphosphate; G3P: glyceraldehyde 3-phosphate; PGA: 3-phosphoglycerate; RuBP: ribulose 1,5-bisphosphate; Ru5P: ribulose 5-phosphate; R5P: ribose 5-phosphate; SBP: sedoheptulose 1,7-bisphosphate; S7P: sedoheptulose 7-phosphate; Xu5P: xylulose 5-phosphate. (Kreim et Giersch, 2007).

Le phloème assure le transport de la sève élaborée des organes photosynthétiques (sources) vers les autres organes (puits) (figure 1.6). Les tissus des organes sources produisent les carbohydrates, comme le saccharose par la fixation photosynthétique du CO_2 et le glucose par dégradation de l'amidon. Le transport des sucres à travers le phloème est le mécanisme qui assure aux organes puits un approvisionnement en sucres adéquat pour leur croissance et leur développent, et les transporteurs des sucres jouent un rôle principal dans cette distribution dans la plante entière (William et al., 2000). Les assimilats carbonés sont chargés dans les cellules du phloème par voies symplastique ou apoplastique pour les cellules hétérotrophes des organes puits. Les flux de sève phloémienne se font au sein de files de cellules vivantes (les éléments criblés), sous un gradient de pression hydrostatique (Kozlowski et al., 1992; Dinant, 2008). Cette sève est ainsi chargée de photoassimilats, essentiellement des sucres. Chez l'olivier, le mannitol et le saccharose sont les deux premiers sucres qui sont formés au niveau des tissus foliaires. Le mannitol est synthétisé à partir des mannose-6-phosphate dans le cytosol, puis transporté dans les vacuoles cellulaires. Chez cette esperce, 90% de la fraction soluble des sucres sont formées par le glucose et le mannitol (Tattini et al., 1996). Le mannitol constitue un important osmolyte assurant une forme de tolérance aux stress biotiques et abiotiques, tels que les stress salin et hydrique, dans les tissus des organes puits. Le mannitol est énergétiquement très efficient. Il assure la régénération de NADPH et un rendement élevé en ATP, par comparaison au catabolisme du saccharose et du glucose (Stoop et al., 1996). Le stachyose et le raffinose apparaissent plus tard, 10 minutes après la fixation du CO_2. Ils apparaissent au niveau des cellules intermédiaires. Le chargement phloémien du stachyose et du raffinose se fait à travers la voie symplastique par "polymer trapping" (Figure 1.6, Conde et al., 2008). Le saccharose et le galactinol synthétisés dans les cellules mésophylliennes (MC) diffusent dans les cellules intermédiaires (IC) et utilisés dans la synthèse du raffinose et du stachyose. Les oligosaccharides de la famille du raffinose sont transférés vers les éléments criblés par l'intermédiaire des plasmodesmes. Le saccharose et le mannitol peuvent être chargés dans le phloème par voie symplastique, ou encore par l'intermédiaire d'apoplaste. Le chargement apoplastique exige un transport du saccharose et du mannitol à partir du mésophylle et les récupérer dans le complexe SE/CC (éléments criblés/cellules compagnes). Le déchargement apoplastique du phloème implique l'existence des exportateurs d'oligosaccharide, du saccharose ou d'un polyol (non encore identifié) dans les organes puits. L'importation des photoassimilats dans les cellules de mésocarpe du fruit se produit à travers les plasmodesmes ou par les transporteurs de sucres (figure 1.6, Conde et al., 2008).

La répartition des photoassimilats entre organes sources et puits dépend des stades phénologiques de plante. La teneur en carbohydrates des feuilles et des fruits est variable le long de différents stades phénologiques (Cataldi et al., 2000; Ebrahimzadeh et al., 2000; Marsilio et al., 2001; Taamalli et al., 2006; Conde et al., 2008), et aussi diffère entre année à forte production (‘année plus’) et à faible production (‘année moins’) (Bustan et al., 2011).

Les photoassimilats nouvellement formés sont utilisés par les feuilles ou alors mises en réserves (Naschitz et al., 2010), afin d’être réutilisés directement et métabolisés ultérieurement. La formation des réserves dépend étroitement de la fabrication des assimilats par les sources et leur utilisation dans des lieux de consommation ou puits pour la croissance, la respiration, la sécrétion et les mécanismes de résistances à certains stress (Connor, 2005). Les carbohydrates en réserve jouent un rôle important dans le métabolisme, la croissance, la défense, la résistance au froid et le report ou la prévention de la mortalité des plantes (Kozlowski et al., 1992). La synthèse de l’amidon est favorisée lorsque la synthèse de saccharose est limitée. L’amidon foliaire peut être considéré comme un puits transitoire dans le cas d’un excès d’assimilats, qui ne peuvent pas être exportés et convertis en saccharose (Paul et Foyer, 2001). Chez l’olivier, les feuilles jouent un rôle important tant qu’organes de réserve, alors que les racines n’accumulent que des faibles quantités des carhohyrates. Les exigences des fruits en développement ont une grande influence sur la mise en réserve des carhohydrates. Sous conditions climatiques favorables, les oliviers accumulent des produits photosynthétiques pour assurer leur survivre sous facteurs extrêmes (Bustan et al. 2011).

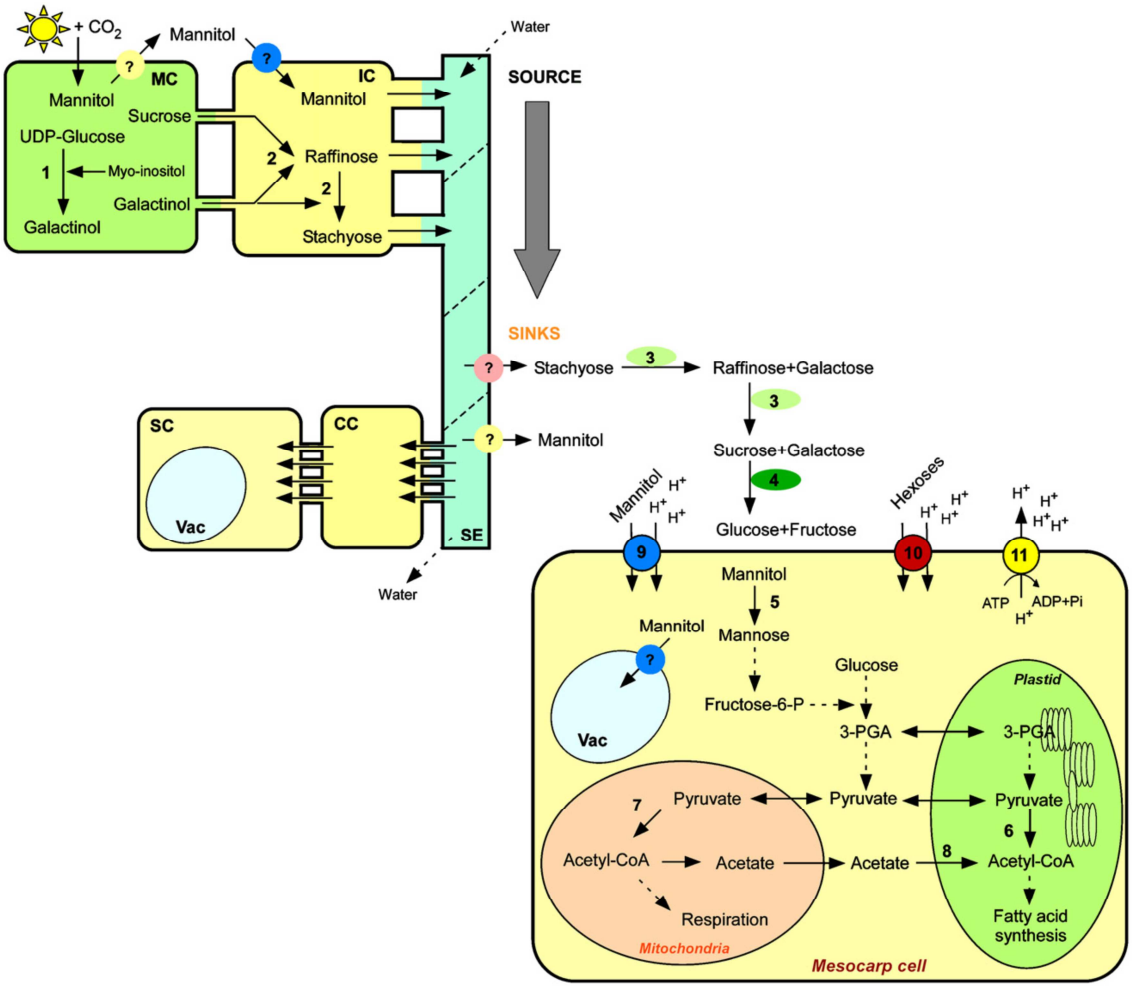


Figure 1.6: Le transport et la translocation transmembranaire des photoassimilats chez l'olivier (*Olea europaea* L.). IC: cellules intermédiaires; MC: cellules mésophylliennes; SE: éléments criblés ; CC: cellules compagnes; SC: cellules puits; (1) synthéase galactinol; (2) transférase; (3) alfa-galactoside; (4) l'invertase; (5) déshydrogénase mannitol; (6) pyruvate plastidiale déshydrogénase; (7) mitochondriale pyruvate déshydrogénase; (8) acétyl-CoA synthase; (9) OeMaT1; (10) OeMST2; (11) la membrane plasmique H^+-ATPase (Conde et al., 2008).

1.2.3 Contrôle de l'assimilation photosynthétique

La répartition des photoassimilats entre les organes puits peut être limitée à la fois par la capacité des sources à fournir des assimilats et la capacité des puits de les utiliser (Wareing et Patrick, 1975). L'utilisation des assimilats par les organes puits est contrôlée par des facteurs génétiques et/ou le stade phénologique (Grossman et DeJong, 1995).

Le niveau des carbohydrates foliaires est un régulateur important de l'activité photosynthétique. L'accumulation des carbohydrates au niveau des feuilles exerce un rétrocontrôle négatif sur l'assimilation photosynthétique (Krapp et al., 1991; Goldschmidt et

Huber, 1992; Paul et Foyer, 2001; Iglesias et al., 2002; Paul et Pellny, 2003; Proietti et al., 2006; He et al., 2011). La régulation de la photosynthèse par les métabolismes foliaires peut se produire à différentes étapes de la synthèse des assimilats photosynthétiques (figure 1.7).

Les mécanismes de rétrocontrôle sont compliqués et interactifs, impliquant des nombreux signaux qui résultent des métabolismes photosynthétiques, carboniques et azotés (Paul et Pellny, 2003). L'équilibre source-puits exige que le flux du carbone dans la source foliaire soit égal à la capacité d'utilisation du puits. Tout changement dans l'utilisation des assimilats par les puits doit être associé à un changement dans l'exportation par la source foliaire. Seul le déséquilibre à court terme peut être associé à une accumulation temporaire des assimilats, pour être par la suite remobilisé vers les organes puits (Farrar et al., 2000), qui s'associe à une réduction dans l'expression des gènes photosynthétiques (Jang et Sheen, 1994; Paul et Foyer, 2001). Ce changement est une forme d'adaptation mais à long terme les changements dans le statut des carbohydrates peuvent avoir des modifications sur la répartition des sucres entre les différentes parties de la plante (Koch, 1996).

L'effet immédiat de l'accumulation de l'amidon foliaire est la diminution de l'activité du Rubisco (Paul et Foyer, 2001). La réponse génique suite au changement du statut des carbohydrates est variée, certains gènes sont induits, d'autres sont refoulés et d'autres gènes sont peu affectés (Koch, 1996). Le contrôle de la photosynthèse par les photoassimilats se manifeste aussi à court terme par le recyclage de phosphate organique (Pi) (figure 1.7) (Goldschmidt et Huber, 1992). L'accumulation des sucres solubles dans les tissus foliaires suite à une réduction de la taille des organes puits, réduit la photosynthèse (Iglesias et al., 2002; Syvertsen et al., 2003; Urban et al., 2004). Cet effet est étroitement lié à la physiologie de la plante (Paul et Foyer, 2001) et dépend d'autres facteurs, comme la température et la nutrition minérale (Paul et Pellny, 2003). La réduction de la photosynthèse par la forte disponibilité des assimilats en absence des puits est le résultat de la fermeture des stomates, et la diminution de l'activité de ribulose-1,5-biphosphate carboxylase (Cheng et al., 2008). La régulation de la répartition des carbohydrates entre les organes sources et puits se traduit par la diminution de l'ARNms de stockage et d'utilisation des sucres, suite à la réduction de la teneur foliaire en carbohydrates (Koch, 1996).

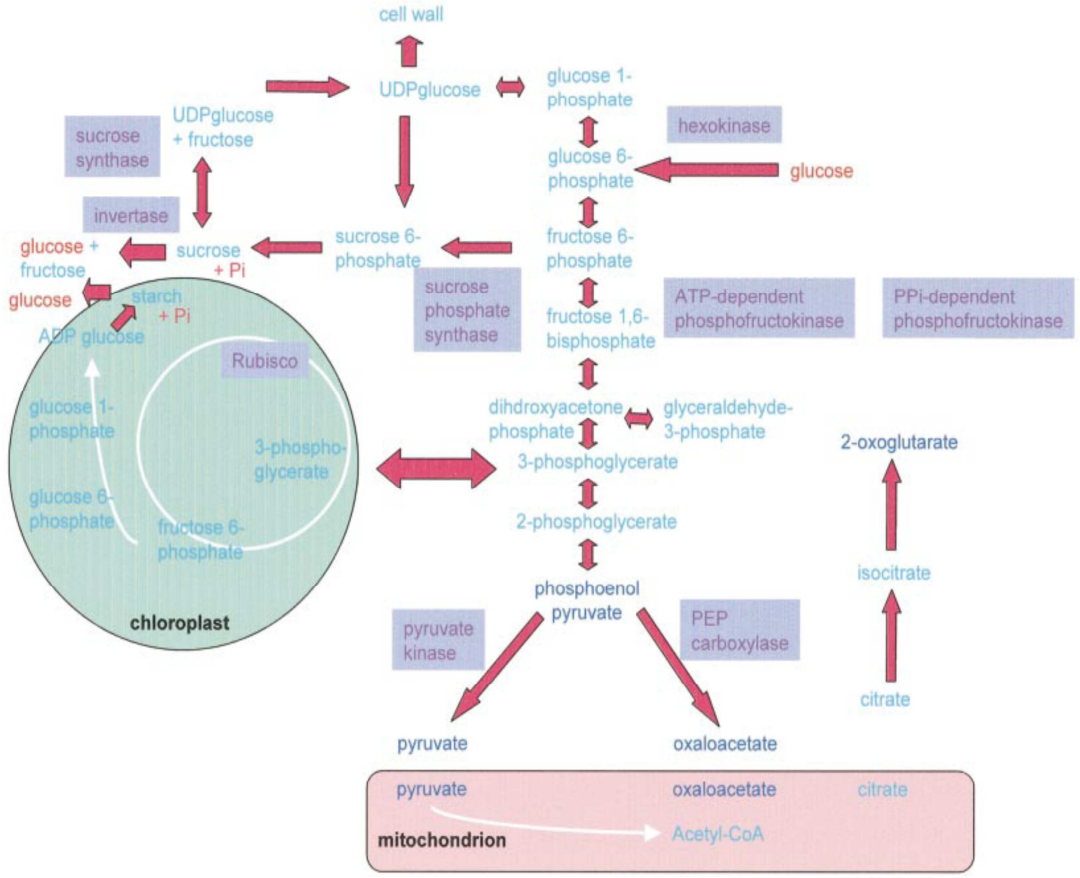


Figure 1.7: Le flux de carbone entre les hydrates de carbone, la glycolyse et la synthèse des acides aminés, fournissent le cadre de la régulation de la photosynthèse par les métabolismes. Les régulateurs de la photosynthèse (le glucose et le phosphate inorganique (Pi)) par rétroaction sont en rouge et en bleu les plus importantes formes de carbone pour la synthèse de l'acide aminé (Paul et Pellny, 2003).

1.3 Manipulation des relations source-puits

1.3.1 Incision annulaire

L'incision annulaire consiste à enlever un anneau d'écorce (phloème compris) d'une certaine largeur sur la circonférence de la branche ou du tronc d'un arbre, en laissant le xylème (bois) intact, jusqu'à ce que la cicatrisation soit effective. Le transfert des hydrates des carbones par le phloème est interrompu dans sa descente vers les racines ou les autres parties de la plante, sans avoir des effets sur le flux de sève brute à travers le xylème (Cheng et al., 2008).

Parmi les principaux effets de l'incision annulaire est l'accumulation des assimilats au dessus de la zone incisée. L'incision annulaire est une technique de taille utilisée chez les arbres fruitiers dans le but d'améliorer la productivité, le calibre, la précocité et la qualité gustative des fruits (Obeso, 1998; Wright, 2000; McNeil et Parsons, 2003; Hamada et al., 2009; Levin

et Lavee, 2005). L'incision annulaire est un moyen de contrôle de l'irrégularité de production (Niéyidouba et al., 2006; Talaie et al., 2006). La réponse de la plante via cette technique est variable selon le type de l'incision pratiquée (complète, partielle ou en spirale) (Khandaker et al., 2011), et aussi selon sa sévérité (largeur de la bande d'écorce enlevée) et selon la date de réalisation (Mataa et al., 1998; Proietti et Palliotti, 1999; Rivas et al., 2006; Niéyidouba et al., 2006). Après une période de l'application de l'incision annulaire, l'incision se cicatrise et des nouvelles couches cellulaires se forment (Pang et al., 2008; Hamada et al., 2009) (Photo 1.4). La régénération des faisceaux vasculaires dépend de plusieurs facteurs, y compris la sévérité et la date de l'application de l'incision (Talaie et al., 2006; Hamada et al., 2009). Cette opération peut être utilisée pour manipuler les relations source-puits, dans l'objectif d'étudier les effets de l'accumulation des photoassimilats sur le processus photosynthétique et la croissance des fruits (Iglesias et al., 2002; Urban et Léchaudel, 2005; Proietti et al., 2006; Fan et al., 2010; Boyd et Barnett, 2011). Par ce moyen, on contrôle l'intensité et les voies préférées de la sève élaborée, selon la capacité de synthèse de l'organe source et la force du puits.

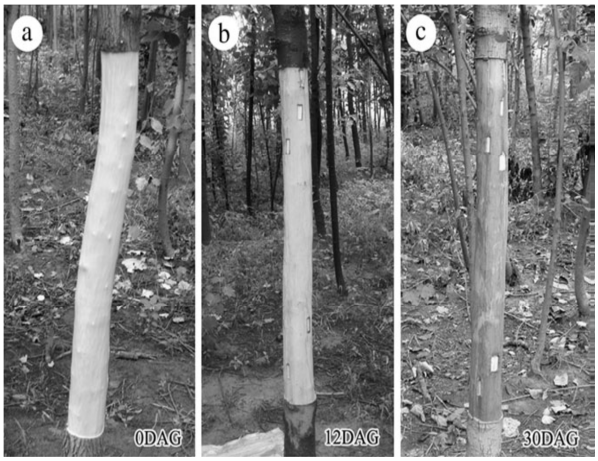


Photo 1.4: Régénération d'écorce après l'application de l'incision annulaire chez *Eucommia ulmoides oliver.* ; a): Apres l'incision la surface du tronc est lisse ; b): Après 12 jours, de l'application de l'incision annulaire, la surface du tronc devient floconneuse; c) Apres 20 jours de l'application de l'incision annulaire, la surface du tronc devient dure et sèche (Pang et al., 2008).

1.3.2 Eclaircissage

Parmi les principaux facteurs améliorateurs de la qualité des fruits d'olivier en général et des olives de table en particulier, on cite les rapports feuille/fruit élevés et l'éclaircissage précoce.

La charge en fruits est un paramètre quantitatif qui exprime le nombre des fruits par arbre. Elle est souvent définie comme étant le nombre des fruits par surface foliaire d'une unité de branche.

La charge en fruits est le facteur le plus important qui influence la taille et la qualité des fruits (Racskó, 2006). Les objectifs de l'éclaircissage sont la diminution du risque de cassure des branches chargées en fruits, l'augmentation du calibre des fruits, l'amélioration de la qualité des fruits et la stimulation de l'initiation florale pour la production de l'année suivante (Cuevas et al., 1994; Sibbett et Krueger, 1998; Iglese, 1999; Proietti, 2000; Lavee et Wodner, 2004; Lavee, 2007; Dag et al., 2010; Martin-Vertedor et al., 2011; Roussos et al., 2011). L'éclaircissage modifie les rapports feuille/fruit. Il réduit la compétition fructifère. Ainsi, tout changement dans les rapport feuille/fruit engendre des effets sur la croissance fructifère et l'activité photosynthétique (Proietti, 2003; Proietti et al., 2006). L'éclaircissage des fruits accentue la disponibilité des glucides pour les fruits restants (Roussos et al., 2011).

Généralement, l'éclaircissage des fruits peut être réalisé manuellement, mécaniquement ou par l'utilisation des méthodes chimiques. L'éclaircissage manuel est une suppression des fleurs ou des fruits (Baratta et al., 1992; Barone et al., 1994). Cette méthode consiste à laisser six à sept fruits par rameaux de 30 cm de longueur (Therios, 2005). L'éclaircissage mécanique ne permet pas à l'agriculteur d'obtenir une intensité d'éclaircissage souhaitée. L'éclaircissage des fruits par l'acide naphtalène (NAA) après la pleine floraison est couramment pratiqué pour l'amélioration du calibre des olives de table (Dag et al., 2009).

1.3.3 Taille

La taille est une technique d'arboriculture fruitière qui consiste à tailler les branches et les rameaux des arbres fruitiers, pour leur donner une forme particulière, permettant d'améliorer leur fructification en optimisant leur exposition à la lumière.

La taille est une mobilisation physique des carbohydrates en réserves par la réduction de la surface foliaire productrice des carbohydrates (Sibbett et Ferguson, 2005). Comme les arbres fruitiers, l'olivier réagit favorablement à la taille, qui assure une bonne aération et un bon éclairement, éléments indispensables au bon fonctionnement du feuillage. Elle oriente en autre les flux de sève vers les branches et les rameaux fructifères. Enfin la taille améliore l'état sanitaire des arbres (Loussert et Ferrat, 2010).

L'olivier est un arbre à feuillage persistant. Il a besoin de lumière toute l'année. L'efficience d'interception du rayonnement solaire utilisé pour la photosynthèse, la croissance végétative, la formation des bourgeons floraux et la qualité de fruits, dépend du volume de la canopée (Cherbiy-Hoffman et al., 2012). Le rendement de l'olivier est lié à la quantité de rayonnement photosynthétique actif (PAR), intercepté (Villalobose et al., 2006). La canopée dense diminue la fraction du rayonnement photosynthétique actif absorbée par la végétation ce qui a pour effet de réduire la production de l'arbre (Tombesi et al., 1999). La taille est une technique importante qui favorise l'interception de la radiation solaire dans la canopée (Cherbiy-Hoffman et al., 2012). Elle est également considérée parmi les techniques les plus utilisées pour la manipulation des relations source-puits (Boyd et Barnett, 2011).

Chapitre 2

Matériel et Méthodes généraux

Chapitre 2

Matériel et Méthodes généraux

2.1 Sites expérimentaux

Les expérimentations ont été installées dans deux parcelles: une parcelle située à Enfidha (2009, 2010) et une autre située à Sidi El Hani (2011, 2012).

La première parcelle est située au périmètre irrigué de l'Office des Terres Domaniales d'Enfidha (OTD). C'est un verger d'olivier de table notamment les cultivars 'Meski', 'Picholine' et 'Manzanille'. La parcelle a été installée depuis 1985 (36°07 N; 10°23 E; 23 m). Le sol de la parcelle est limono-sableux avec un teneur assez faible en matière organique (1.5 % MO). L'oliveraie expérimentale est équipée d'un système d'irrigation goutte à goutte. Les arbres sont irrigués trois fois par semaine (7 heures par jour) avec un débit de 10 l h^{-1}. Durant les différentes phases de la croissance, les oliviers ont reçu des fertilisants, le phosphore a été appliqué au mois de mars avec 60 kg ha^{-1}, le nitrate d'ammonium (150 kg ha^{-1}) et le potassium (300 kg ha^{-1}). Ils ont été appliqués durant le stade de la croissance végétative active (mars) et les stades de la croissance des fruits (juin, juillet et août).

La deuxième parcelle se localise dans la région de Sidi el Hani, Gouvernorat de Sousse, Tunisie (35°67'N; 10°32 E; 88 m). Le sol de la parcelle est limono-argileux pauvre en matières organiques. La parcelle est installée depuis 2003. Les oliviers de table (cultivars Besbessi, Picholine et Meski) sont plantés avec les amandiers. Durant la période estivale et automnale, les arbres sont irrigués une fois par semaine (deux heures par jour) avec une dose de 16 L h^{-1}. Apres la nouaison (mai), les arbres sont traitées par des fertilisants foliaires à base de chlorure de calcium et du potassium (8 L ha^{-1} de CAPFOL, Agronutrition, Carbonne, France, composé de 60 g L^{-1} P, 186 g L^{-1} Ca et 11 g L^{-1} Zn, et 5 L ha^{-1} de CIGOPHOL, Agronutrition, formé par 240 g L^{-1} P, 318 g L^{-1} K et 8 g L^{-1} B).

Les deux régions sont caractérisées par un climat semi-aride avec une saison sèche, et une saison des pluies. La pluie est repartie inégalement le long de l'année (tableau 2.1 et 2.2).

La parcelle d'Enfidha est le site expérimental de quatre essais qui font l'objet de chapitre 3; 4; 5 et 6 (figure 2.1). La parcelle de Sidi El Hani est le site d'un essai qui s'est étalé sur deux ans, dont le cultivar expérimenté est le Besbessi, les résultats ont été présentés dans le chapitre 7 (figure 2.2).

Photo 2.1: La parcelle expérimentale d'Enfidha (à gauche) et de Sidi el Hani (à droite).

Tableau 2.1: La variation mensuelle de la température moyenne et de la pluviométrie en 2009 et 2010 (Région d'Enfidha) et en 2011 (Région de Sidi El Hani). Les données de 2009 et 2010 sont enregistrées par la station météo installée dans la parcelle expérimentale d'Enfidha et les données de 2011 sont enregistrées par la station météo de Sidi el Hani.

		Jan.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
Température de l'air (°C)	2009	11,2	10,3	13,6	16,3	19,9	24,1	26,3	28,7	25,4	20,0	15,0	10,0
	2010	12,0	13,3	15,0	17,1	20,1	23, 3	28,0	30,0	29,0	18,0	14,0	12,0
	2011	12,0	13,0	16,0	16,0	19,0	25,0	30,0	32,0	28,0	21,0	15,0	9,0
Pluviométrie (mm/mois)	2009	21,0	17,0	80,0	34,0	7,0	10,0	0,0	19,0	60,0	13,0	32,2	19,0
	2010	17,0	2,1	73,0	25,0	2,5	0,1	0,2	0,2	50,0	81,0	60,0	5,4
	2011	20,0	15,0	90,0	40,0	7,0	10,0	0,0	10,0	60,0	13,0	300,0	120,0

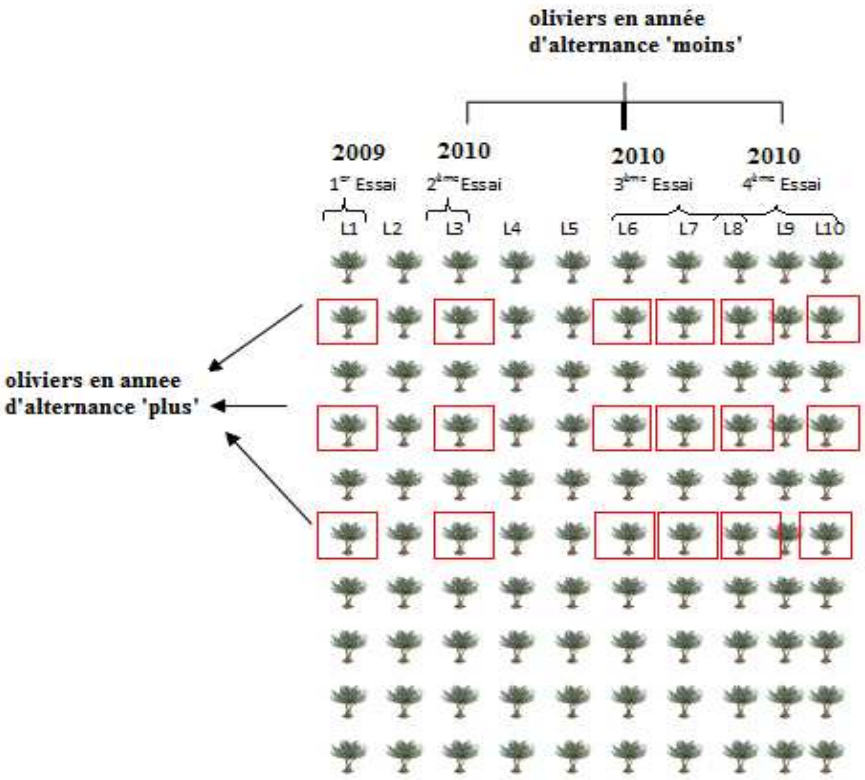


Figure 2.1: Représentation schématique de la parcelle d'Enfidha avec les différents essais. 1er essai : application de l'incision annulaire et quatre rapports feuille/fruit avec décapitation (chapitre 4), 2ème essai : suivi des certains paramètres durant un cycle annuel (chapitre 3), 3ème essai : application de l'incision annulaire et deux rapports feuille/fruit avec décapitation à trois stades différents (chapitre 6) et 4ème essai : application de l'incision annulaire et 2 rapports feuille/fruit avec et sans décapitation (chapitre 5).

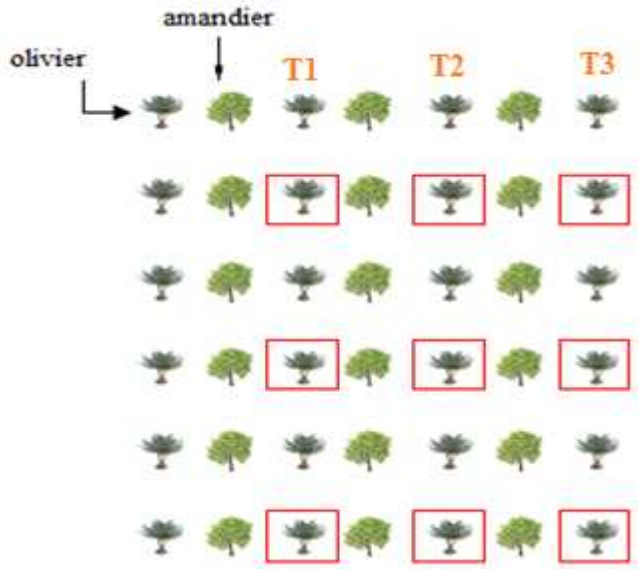


Figure 2.2: Représentation schématique de la parcelle de Sidi El Hani avec les différents traitements: trois charges en fruits appliquées sur le cultivar Besbessi (chapitre 7). T1: 100% de la charge initiale; T2 (50% de la charge initiale) et T3: 25% (25% de la charge initiale)

2.2 Traitements appliqués

2.2.1 Application de l'incision annulaire

L'incision annulaire est pratiquée sur le pourtour des branches. Elle consiste à enlever un anneau d'écorce et de liber, en incisant profondément jusqu'à l'aubier (le xylème reste intact) et en soulevant ensuite délicatement l'anneau (Photo 2.2 à gauche). La plaie est ensuite protégée par plusieurs tours de ruban adhésif (Photo 2.2 à droite). Pour réaliser les incisions, nous avons utilisé un greffoir.

Photo 2.2 : Réalisation de l'incision annulaire sur le pourtour de branche (à gauche) et protection de la plaie (à droite)

2.2.2 Application des rapports source- puits

L'application des rapports source-puits est une variation de la surface foliaire pour chaque puits. Dans notre étude les feuilles matures sont la source et les puits sont les grappes florales, les fruits, ainsi que les feuilles en phase de développement. Les rapports feuille/fruit ou feuille/grappe florale sont appliqués sur des rameaux fructifères (Photo 2.3). Les rameaux choisis ont des longueurs égales. La variation des rapports feuille/fruit a été obtenue par la variation de la charge en fruits du rameau fructifère par éclaircissage manuel. Les rapports source/puits les plus élevés correspondent aux rameaux les moins chargés en fruits (ou grappes florales). Les rapports les plus faibles correspondent aux rameaux qui ne sont pas éclaircis.

Photo 2.3: Marquage des rapports sur la branche (à gauche), rapport feuille/grappe florale (centre); rapport feuille/fruit (à droite).

2.2.3 Décapitation

La décapitation consiste à couper la partie végétative apicale des rameaux fructifères portant les différents rapports feuille/fruit. La partie coupée est celle nouvellement formée après le repos végétatif (figure 2.3). La décapitation a été réalisée au dessus de dernier nœuds de l'année précédente (année 'n-1'). La coupe a été faite par des ciseaux. Au moyen de ce traitement, nous avons arrêté la croissance longitudinale des rameaux.

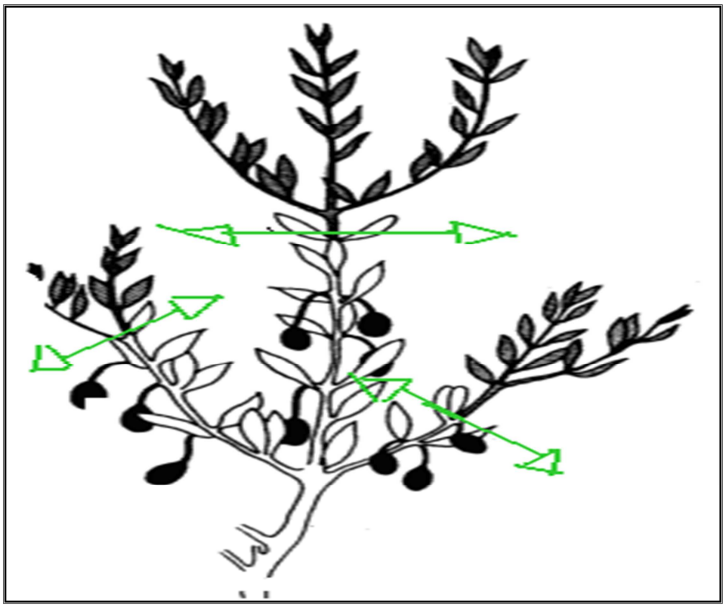


Figure 2.3: Décapitation des rameaux fructifères

2.2.4 Eclaircissage manuel

La réduction du niveau de production des oliviers se fait par éclaircissage manuel. Les différentes charges sont appliquées sur la totalité de l'arbre, en se basant sur la charge initiale. L'éclaircissage se fait d'une manière uniforme dans les différentes directions de l'arbre. Les arbres les plus chargés sont les arbres non éclaircis. Pour les arbres moyennement chargés la moitié des fruits est éliminée. Les arbres les moins chargés sont les arbres qui ont été fortement éclaircis.

2.3 Paramètres physiologiques

2.3.1 Echanges gazeux

Les échanges gazeux (photosynthèse nette A_n (µmol m^{-2} s^{-1}), la conductance stomatique g_s (mol $m^{-2}s^{-1}$), la transpiration E (mmol $m^{-2}s^{-1}$) et la concentration intercellulaire en CO_2 C_i (µmol mol^{-1}) ont été mesurés à l'aide d'un analyseur à gaz infrarouge (IRGA) portable (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA). L'utilisation de LICOR-LI 6400 nous permet de déterminer les conditions dans lesquelles la mesure des échanges gazeux sera effectuée. Nous pouvons régler la température de l'air, l'humidité relative, la concentration en CO_2 et l'intensité lumineuse.

Nos mesures des échanges gazeux ont été effectuées sous les conditions suivantes: une intensité lumineuse de l'ordre de 1500 µmol photons m^{-2} s^{-1}, la température a été maintenue à 25°C, l'humidité relative à 25 %, avec une concentration en CO_2 de 400 µmol mol^{-1}.

L'appareil de mesure comporte un analyseur de CO_2 qui mesure le débit du CO_2 intercellulaire dans le parenchyme palissadique de la feuille et le CO_2 atmosphérique. L'analyseur détermine les quantités du CO_2 à l'entrée et à la sortie des feuilles. L'appareil comporte aussi un capteur de l'humidité relative à l'entrée et à la sortie de la chambre de mesure. Un débitmètre massique sert à approvisionner en air le circuit et d'en mesurer le débit. Une pince foliaire ventilée munie des capteurs de température de l'air et de rayonnement photosynthétique actif (PAR) et aussi d'un dispositif de mesure infrarouge de la température de la surface foliaire, un calculateur et un système d'acquisition des données permettant leur transfert sur ordinateur.

Le principe de fonctionnement du dispositif de mesure des échanges gazeux repose sur la mesure différentielle du contenu de gaz de dioxyde de carbone et de vapeur d'eau entre l'entrée et la sortie d'une chambre d'assimilation. Ceci nécessite un parfait contrôle des

facteurs qui les influencent à savoir la température, l'intensité lumineuse, l'humidité et la concentration en CO_2.

L'équation de base pour calculer la photosynthèse nette est la suivante :

Photosynthèse nette = $[(CO_2)_{out} - (CO_2)_{int}]$ x débit de flux d'air/Surface foliaire (Eq 1)

Avec : Débit de flux d'air: le taux d'écoulement de l'air à l'intérieur de la chambre (mol s^{-1});
CO_{2int} : concentration de CO_2 de l'air à l'entrée de la chambre (µmol mol^{-1});
CO_{2out} : concentration de CO_2 de l'air à la sortie de la chambre (µmol mol^{-1}) ;
Surface foliaire : surface du feuillage de la plante dans la chambre (cm^2).

Photo 2.4: Système de mesure des échanges gazeux (LICOR-6400).

2.3.2 Mesure de la fluorescence chlorophyllienne

La mesure de la fluorescence chlorophyllienne est réalisée par un fluorimètre LICOR-6400 utilisant une source de lumière (light-emitting diode) LED avec 3 spectres (bleu, rouge et rouge lointain). La feuille à mesurer doit être gardée à l'obscurité, pendant 20 à 30 minutes avant de commencer les mesures et la succession des flashs des différents niveaux de lumières nécessaires pour chaque cinétique de mesure de la fluorescence.

Lorsque la feuille est mise à l'obscurité, le système photosynthétique se met au repos, si cette feuille est exposée à un flash lumineux, le système photosynthétique répond par un signal de fluorescence comportant deux phases, une phase d'augmentation très rapide de l'intensité de fluorescence d'une valeur initiale F_0 à une valeur maximale F_m. Une deuxième phase lente et descendante de l'intensité vers un état stationnaire F_s. Pour exciter le PSII on envoie un flash lumineux. L'énergie lumineuse qui ne peut pas être collectée par le PSII, déjà saturé, est alors réémise sous forme de fluorescence. Dans les conditions ambiantes et en présence de la

lumière, les centres réactionnels des photosystèmes sont fermés. Pour déterminer les niveaux d'excitation de ces photosystèmes, on mesure la fluorescence chlorophyllienne sous une lumière actinique. Cette étape nous permet d'obtenir les niveaux d'excitation minimale et maximale, dont les valeurs correspondants sont respectivement F_s (fluorescence stationnaire) et F_m' (fluorescence maximale en présence de la lumière). Dans le but de déterminer le quenching photochimique et non photochimique, la détermination du niveau d'excitation du système photosynthétique après une minute d'obscurité est nécessaire. Pour cela, on adapte la feuille à l'obscurité. Apres une minute, on excite la feuille par des photons et on mesure la fluorescence. La valeur de cette fluorescence est notée F_0'. Apres avoir mesuré tous les niveaux d'excitation (F_0, F_m, F_s, F_m' *et* F_0'), nous avons déterminé les paramètres suivants:

Rendement quantique maximal du PSII: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ (Eq 2)

Rendement quantique du PSII: $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s)/F'_m$ (Eq 3)

Taux de transfert des électrons: $J = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0{,}84 \times 0.5$ (Eq 4)

Quenching photochimique: $qP = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0)$ (Eq 5)

Quenching non-photochimique: $NPQ = (F_m - F'_m)/F_m$ (Eq 6)

F_v/F_m, Φ_{PSII} et J sont déterminés selon Genty et al. (1989), qP et NPQ selon calculés selon Bilger et Bjorkman (1990).

2.3.3 Indice foliaire (Leaf Area Index: LAI)

La mesure de l'indice foliaire a été effectuée par le SunScan Canopy Analysis System, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK. Le SunScan permet la détermination du bilan radiatif d'un couvert végétal : mesure du rayonnement incident et transmis dans la fraction PAR (Photosynthetically Active Radiation), calcule de l'indice foliaire et du coefficient de transmission. En option, un capteur d'analyse des fractions des rayonnements directs et diffus est proposé. De plus, des capteurs externes type 'quantum' permettent d'établir les références de niveau de rayonnement en dehors de la canopée. L'analyseur est constitué de deux parties : une sonde de longueur 100 cm, dans laquelle sont noyés des capteurs photodiodes linéairement répartis et une poignée de préhension ergonomique. La poignée comporte le bouton de déclenchement de la mesure. L'acquisition des données des capteurs se fait via l'interface série RS232 par un PC de poche avec un logiciel intégré.

2.4 Analyses biochimiques

2.4.1 Analyses des sucres

Les feuilles sont lavées à l'eau distillée et séchées à une étuve (Jouan) à une température de 70°C. Les fruits (pulpe ou exocarpe+mésocarpe) sont séchés à l'air libre jusqu'à un poids constant. Le matériel végétal est broyé finement afin d'obtenir des particules homogènes.

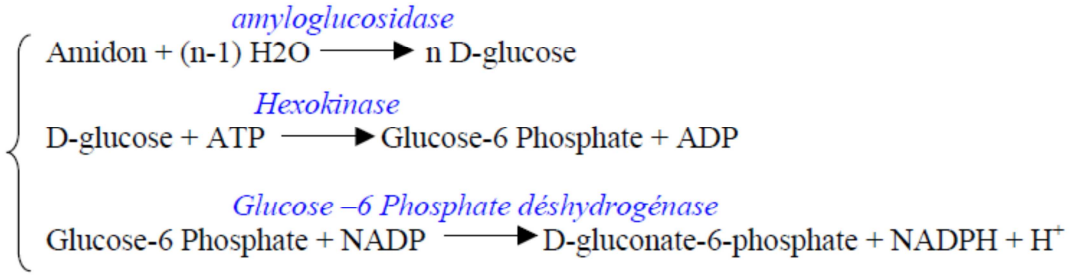
Environ 100 mg de poudre de différents échantillons sont ajoutés à 6 ml d'éthanol à 80%. Cette étape correspond à l'extraction à l'éthanol de la fraction de carbone soluble, principalement constituée de glucides. Le mélange est porté à 70°C dans un bain-marie pendant 10 min, puis 3 heurs à 45°C et ensuite centrifugé 5 min à 5000 g. Le culot résiduel a servi au dosage de l'amidon. Une quantité de 3ml de surnageant est récupérée et mélangée avec 150 mg PVPP (Polyvinylpolypyrrolidone), puis centrifugé 5 min à 5000 g. Les surnageants sont dilués par l'eau ultra pure pour le dosage des sucres solubles.

Le dosage du glucose, du fructose, du mannitol et du saccharose est réalisé par Chromatographie échangeuse d'anions à pH élevé avec détection ampérométrique pulsée (HPAEC/PAD; Waters). La séparation se fait par une colonne CarboPac MA1 (Dionex, une colonne analytique CarboPac MA1 (4×250 mm) avec une colonne de garde CarboParc MA1 (5×50 mm)). Cette colonne est emballée avec une résine échangeuse d'anions pelliculaires ayant une pression de 2000 PSI et une température de 22°C. Le solvant est constitué de soude (Fisher) à 50 mM en système isocratique avec un débit de 0,4 mL/min. La quantité d'échantillon injectée est de 10 µl. La détection est effectuée par ampérométrique pulsée avec une électrode de travail en or et utilisation de 4 potentiels.

2.4.2 Dosage de l'amidon

L'amidon doit être solubilisé avant de pouvoir être mesuré dans le test. Par contre, on élimine au préalable les matériaux insolubles qui pourraient être présents dans l'échantillon, grâce à un lavage avec de l'éthanol (80%) de la partie résiduelle après la récupération du surnageant pour l'analyse des sucres solubles. Pour vaporiser l'éthanol, le culot résiduel est laissé une nuit à l'air ambiant. Ensuite, on ajoute 5 ml de HCl (1 M), mélanger et laisser dans un bain marie à 95°C pendant 2 heures puis le mélange est agité et centrifugé 5 min à 5000 g, on récupère le surnageant et on refait cette étape une autre fois mais seulement avec 1 ml de HCl. Le mélange est transféré dans un Erlenmeyer pour ajuster le pH (7,6) en ajoutant de NaOH

(0,1 N). Il est ensuite laissé reposer une nuit et l'échantillon à tester est prélevé dans la phase supérieure de la solution. Après la solubilisation de l'amidon avec HCl, il est déterminé selon la méthode enzymatique (Boehringer, 1984). Cette méthode est basée sur la mesure de la réduction du $NADP^+$ en NADPH + H^+ par les molécules de glucose dans l'extrait, les réactions enzymatiques impliquées sont les suivantes:



Nous avons travaillé avec ATP, NADP et hexokinase provenant de Sigma-Aldrich, Belgique.

Le glucose résultant est dosé par spectrophotomètre UV-VISIBLE (Biotek Uvikon XL) à 340 nm. Dans chaque cuvette, nous avons mis 100 µl d'échantillon à tester avec 1820 µL de H_20. Pour le standard, nous avons utilisé le glucose (1 g/l). Dans les cuvettes (échantillons, standard et blanc), nous avons ajouté 1200 µl de mélange de réactifs (1000µl TRA-Buffer, 100µl NADP+, 100µl ATP). Le contenu des cuvettes est mélangé, puis laissé se décanter 3 minutes, et l'absorption est mesurée à 340 nm (Absorbance A1). Après la première lecture, nous avons ajouté dans les mêmes cuvettes 20 µl de hexokinase /glucose-6-fosfaatdehydrogenase. Le mélange est agité et incubé durant 15 minutes à la température ambiante, avant de le mesurer à 340 nm (Absorbance A2).

La formule générale pour le calcul des concentrations est la suivante :

C_{amidon}= [V*MW/ (ε*d*v*1000)]*$\Delta A_{d\text{-}glucose}$ (g/l)

Contenu en amidon = [C_{amidon}/poids d'échantillon (g)]*100 (en g/100g) (Eq 7)

Avec: V: volume final (ml)
v: volume d'échantillon (ml)
MW: masse molaire de la substance à doser
d: trajet de la lumière (largeur de cuvette en cm)
ε: coefficient d'extinction de NADPH à 340nm (6,3 L $mmol^{-1}$ cm^{-1})
$\Delta A_{d\text{-}glucose}$: $\Delta A_{échantillons}$ – ΔA_{blanc} avecΔA= A2-A1

Le TRA-Buffer utilisé pour préparer le mélange de réactifs est un tampon à base de TRA (Triethanolamine hydrochloride), pour préparer 500 ml de ce tampon nous avons mélangé 70 g de TRA + 1, 25 g de $MgSO_4 7 (H_2O)$ dans 400 ml de H_2O, puis, nous avons ajusté le pH avec le NaOH (5M) jusqu'à pH neutre (7,6) et enfin, nous avons rempli la fiole de 500 ml jusqu'au trait de jauge avec de l'eau distillée.

2.4.3 Mesure de la teneur en chlorophylle

2.4.3.1 Méthode biochimique

La concentration chlorophyllienne est évaluée selon la méthode citée par Boujnah (1997). Sur des feuilles matures, pour chaque traitement, nous prélevons 10 disques foliaires de 19,62 mm^2 chacun. Ceux-ci sont placés dans des tubes contenant 5 ml de N-N-diméthyleformamide. Ces tubes sont fermés, protégés par une couche de papier d'aluminium et placés à l'obscurité à une température de 4°C jusqu'à la décoloration complète des disques des feuilles. Les chlorophylles a et b sont déterminées à des longueurs d'onde de 663,8 nm et 646,8 nm (Porra et al., 1989) mesuré par spectrophotomètre (JENWAY 6505 UV/Vis) selon les formules suivantes :

$$Chl\ a = 12,7 * DO_{663,8} - 3,11 * DO_{646,8} \quad \text{(Eq 8)}$$

$$Chl\ b = 20,78 * DO_{646,8} - 4,88 * DO_{663,8} \quad \text{(Eq 9)}$$

2.4.3.2 Méthode non-destructive(SPAD)

L'indice chlorophyllien des feuilles est effectué avec un chlorophylle-mètre (SPAD 502 ; Konica Minolta). Le SPAD-502 réalise des mesures rapides de la teneur en chlorophylle sans endommager les feuilles des arbres. C'est un radiomètre manuel dont la mesure correspond à un rapport entre les réflectances de la feuille dans le rouge (650 nm) et le proche infrarouge (940 nm)

$$SPAD = [k \times \log 10 (IRT/IR0)] / (RT/R0) \quad \text{(Eq 10)}$$

Avec : SPAD = valeur délivrée par le chlorophylle-mètre (sans unité)
k= constante
IRT = Transmittance du PIR (950 nm), IR0=Puissance de lumière du PIR
RT= Transmittance du R (650nm), R0 =Puissance de lumière du R

2.5 Paramètres de la croissance végétative et fructifère

Les paramètres de la croissance végétative étudiés dans notre travail sont l'allongement des rameaux, la surface foliaire qui est déterminée par un système d'analyse des images (LI-3200, LI-COR Inc., Lincoln, USA) et LMA (Leaf Dry Mass per Area) qui se définit par le rapport du poids sec par la surface foliaire. Ce rapport est exprimé en g m^{-2}.

La qualité externe des olives est déterminée par le suivi de certains paramètres fructifères. La croissance diamétrale et longitudinale des fruits est mesurée par un pied à coulisse numérique type DIGIMATIC. Les poids frais et secs des fruits sont estimés par une balance électronique de précision au 0,1g. Le rapport pulpe noyau est déterminé par la mesure du poids frais de deux parties de fruit après dénoyautage. Le volume est déterminé par l'utilisation d'une éprouvette graduée et l'indice de maturation est calculé selon la formule suivante (Eq 11):

$$RI = \frac{(0N0) + (1N1) + (2N2) + (3N3) + (4N4) + (5N5) + (6N6) + (7N7)}{\sum_{i=0}^{7} Ni}$$

Avec : N_i représente le nombre des fruits pour chaque catégorie (Furferi et al., 2010).

Les sept catégories sont les suivantes 0: épicarpe vert brillant; 1: épicarpe vert- jaunâtre; 2: épicarpe vert- jaunâtre avec des taches noires ou rougeâtres; 3: épicarpe brun-rougeâtre; 4 : épicarpe pourpre-noirâtre ou noir et mésocarpe blanc; 5 : épicarpe pourpre-noirâtre ou noir et mésocarpe < 50% pourpre; 6 : épicarpe pourpre-noirâtre ou noire et mésocarpe 50% < pourpre > 100%; 7: épicarpe pourpre noirâtre ou noire et mésocarpe 100% pourpre.

Chapitre 3

Evolution saisonnière des échanges gazeux et des carbohydrates chez *Olea europaea* L. cv. Picholine dans les conditions semi-aride en Tunisie

Chapitre 3

Evolution saisonnière des échanges gazeux et des carbohydrates foliaires chez *Olea europaea* L. cv. Picholine dans les conditions semi-aride en Tunisie

Résumé

L'assimilation photosynthétique de l'olivier est contrôlée par de nombreux facteurs à la fois, des facteurs environnementaux et aussi des facteurs internes notamment l'âge de feuilles. La variation saisonnière des échanges gazeux et de la teneur foliaire en carbohydrates de l'olivier de table cultivar Picholine a été étudiée en 2010 sous bioclimat semi-arides de la Tunisie, durant la période allant d'avril à décembre. De même une caractérisation de l'activité photosynthétique en fonction de l'âge de la feuille a été faite, par la mesure de la photosynthèse nette de feuilles adultes (développées en 2009) et de feuilles jeunes de nouvelles pousses végétatives (développées en 2010). Durant la période estivale (juillet et août), les valeurs élevées de la température et le déficit de vapeur d'eau, et l'irrigation déficitaire (60% d'évapotranspiration (ET_0)) entraînent une diminution de 56% de la photosynthèse. Aux divers stades de mesure, la différence entre la photosynthèse des feuilles adultes et des feuilles jeunes est significative. A partir du mois d'août, l'activité photosynthétique des jeunes feuilles devient plus élevée par rapport aux feuilles adultes. Pour les deux types des feuilles, la teneur en glucose, saccharose et fructose est élevée durant le printemps et l'automne et diminue durant l'été. Par contre, au cours de la période estivale, la teneur en mannitol augmente de 44%, justifiant son rôle dans l'ajustement osmotique.

Mots clés: *Olea europaea*; photosynthèse; sucres solubles; amidon; stress hydrique.

3.1 Introduction

Dans le monde, le bassin méditerranéen constitue la région oléicole par excellence car on y trouve 98% des plantations mondiales d'oliviers. En effet le climat méditerranéen est caractérisé par une importante variabilité interannuelle et intra-saisonnière des températures et des précipitations. La disponibilité de l'eau dans le sol est le principal facteur limitant de la photosynthèse, en particulier dans les zones arides et semi-arides des régions à climat méditerranéen (Boyer, 1982).

La sclérophyllie est une adaptation typique de la végétation méditerranéenne aux contraintes de ce climat. L'olivier développe plusieurs caractères adaptatifs, d'ordre morphologique, physiologique et métabolique, participant à l'amélioration de la tolérance aux stress abiotiques. Le maintien d'un potentiel hydrique élevé dans la plante peut être induit par une réduction de la transpiration, qui s'effectue par la cuticule et les stomates incomplètement fermés (Bosabalidis et Kfidis, 2002). Le fonctionnement des stomates est déterminé par les facteurs climatiques et le statut hydrique de la plante. Les stomates contrôlent la perte en eau et l'assimilation photosynthétique (Angelopoulos et al., 1996; Centritto et al., 2005; Ben Ahmed et al., 2007; Boughalleb et Hajlaoui, 2011). La tolérance au stress hydrique entraîne la limitation de l'assimilation photosynthétique (Ben Ahmed et al., 2007; Boussadia et al., 2008).

Les oliviers ont une croissance à caractère rythmique avec trois vagues de croissance principales: deux printanières et une automnale (Mezghani et al, 2007). Au stade hivernal, l'olivier entre en repos végétatif, caractérisé par une faible activité métabolique. À partir du réveil printanier, l'arbre reprend son activité métabolique intense. Les feuilles de l'olivier sont persistantes; elles vivent entre deux et trois ans, puis elles jaunissent et tombent durant l'été de la troisième année. Tout au long de son développement, la photosynthèse augmente en parallèle avec l'augmentation de la surface foliaire jusqu'à un maximum, puis elle diminue chez les feuilles sénescentes (Proietti, 1998). Chez l'olivier, la capacité photosynthétique des feuilles dépend de la structure mésophyllienne plus que du rapport masse/surface foliaire et de l'allocation de l'azote (Marchi et al., 2008). Au cours de leur développement, les feuilles accumulent des pigments chlorophylliens et des protéines de la photophosphorylation et de la fixation du carbone, de même, la teneur en Rubisco (Ribulose 1,5-biphosphate carboxylase) augmente durant les différentes phases de la croissance (Maayan et al., 2008).

La feuille est un organe principal de production et de stockage des hydrates de carbone (Turgeon, 1989). Au cours de son développement, elle passe d'un organe puits consommateur d'assimilats carbonés à un organe source producteur d'assimilats photosynthétique (Marchi et al., 2005 a et b). Elle devient un organe source lorsque la quantité de carbone accumulée par photosynthèse est supérieure à celle nécessaire à la respiration et la croissance. La transition source-puits est un changement dynamique qui a des effets sur la structure et la fonction des tissus foliaires (Roberts et al., 1999). Chez l'olivier la transition source-puits se produit lorsque la feuille atteint 10 à 30% de son expansion complète (Marchi et al., 2005 a). Chez le pêcher, elle se produit entre 30 à 50% (Marchi et al., 2005 b) et chez l'avocat entre 80 à 100%, de son expansion complète (Schaffer et al., 1991).

Les feuilles activement fonctionnelles, constituent un bon témoin de la réaction de l'arbre car elles sont le siège des principales synthèses (Lichou et Audubert, 1989). L'évaluation de l'activité photosynthétique et du statut carboné de l'arbre par les analyses et les mesures foliaires est un complément utile au diagnostic des besoins de l'arbre et à la gestion appropriée des vergers des oliviers.

L'objectif de ce travail est d'étudier l'évolution saisonnière des échanges gazeux et la concentration foliaire en amidon, mannitol, glucose, fructose et saccharose chez la 'Picholine', cultivé sous bioclimat semi aride en Tunisie, et ceci pour deux types d'âges de feuilles (jeune et adulte).

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Site expérimental et matériel végétal

L'essai a été réalisé en 2010 dans une parcelle d'olivier de table en plein champ dans la région d'Enfidha (36°07 Nord; 10°23 Est; altitude de 23 m) (paragraphe 2.1). Notre étude a porté sur des oliviers cultivar 'Picholine' en année 'moins' plantés avec une densité de 7 x 7 mètres. Les oliviers sont issus de boutures herbacées et ont été plantés en 1988. L'irrigation apportée aux oliviers correspond à 60% de l'évapotranspiration de référence (ET_0) calculé selon Penman –Montheith (Allen et al., 1998) (Eq 12).

$$ET_0 = \frac{0.408\ \Delta\ (R_n - G) + \gamma \frac{900}{T + 273} U_2\ (e_a - e_d)}{\Delta + \gamma\ (1 + 0.34\ U_2)}$$

Avec : ET_0: évapotranspiration de référence (mm/jour)

R_n: radiation nette à la surface de la culture (MJ/m^2.jour)

G: flux de chaleur du sol (MJ/m^2.jour)

T: température moyenne à 2 m (°C)

U_2: vitesse du vent mesurée à 2m (m/s)

(e_a-e_d): déficit pression de vapeur (kPa)

Δ: Pente de la courbe de tension de vapeur (kPa/°C)

γ: Constante psychrométrique (kPa/°C)

0.34: coefficient du vent (s/m)

Les paramètres climatiques sont enregistrés par une station météorologique, installée dans la parcelle expérimentale (tableau 3.1). L'intensité d'irrigation a été ajustée quotidiennement en fonction des données climatiques du jour précédent. Le pilotage d'irrigation se fait à distance durant toute la période de l'étude expérimentale (à partir du mois d'avril 2010 jusqu'au mois de décembre 2010).

3.2.2 Paramètres mesurés

Le suivi de l'évolution saisonnière des échanges gazeux et de la teneur en carbohydrates a été effectué sur des feuilles adultes (portées par la partie supérieure de rameaux fructifères, développé en 2009) et des feuilles jeunes (portées par la partie inférieure de rameaux de l'année 2010). Les mesures de différents paramètres ont été effectuées à six dates (tableau 3.2), à partir de 22 avril 2010 (début du développement des boutons floraux) jusqu'au 06 décembre 2010 (maturité optimale des fruits) La photosynthèse nette (A_n µmol $m^{-2}s^{-1}$), la conductance stomatique (g_s mol $m^{-2}s^{-1}$), la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i µmol mol^{-1}) et la transpiration (E mmol $m^{-2}s^{-1}$) ont été mesurées entre 12:00 h et 13:00 h, à l'aide d'un système portatif de mesure des échanges gazeux (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA). A chaque date, les mesures ont été faites dans une seule direction (Sud-Est), sur cinq feuilles jeunes et cinq feuilles adultes par arbre (n=3).

Les feuilles sur lesquelles nous avons mesuré les échanges gazeux ont été récoltées et jointes à d'autres feuilles échantillonnées (n=20) dans la même direction et au même niveau de la frondaison, puis elles sont utilisées pour l'analyse des carbohydrates (amidon et sucres solubles) (paragraphe 2.4).

Tableau 3.1. Variation mensuelle de la température moyenne de l'air (°C), de la pluviométrie (mm) et de l'évapotranspiration de référence ET_0 (mm/jour), enregistrées par la station météo, installée dans la parcelle expérimentale d'Enfidha en 2010.

	Jan.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sep.	Oct.	Nov.	Déc.
T° moyenne de l'air (°C)	12,0	13,3	15,0	17,1	20,1	23, 3	28,0	30,0	29,0	18,0	14,0	12,0
Pluviométrie (mm/mois)	17,0	2,1	73,0	25,0	2,5	0,1	0,2	0,2	50,0	81,0	60,0	5,4
ET_0 (mm/jour)	29,0	31,0	32,0	53,0	63,0	67,0	97,0	100	61,0	57,0	32,0	25,0

Tableau 3.2. Température de l'air (°C) et déficit de pression de vapeur d'eau VPD (kPa) enregistrés par le LI-COR-6400, au moment des mesures des échanges gazeux.

	22 avril	06 mai	23 juillet	29 août	15 octobre	06 décembre
Température de l'air (°C)	23,0	25,0	38,0	34,0	22,0	21,0
VPD (kPa)	2,0	2,4	4,0	3,7	1,7	1,2

3.2.3 Analyse statistique

Les données sont présentées sous forme d'une moyenne de trois répétitions ± l'erreur standard. Pour les mesures des échanges gazeux, chaque répétition représente la moyenne de cinq mesures L'homogénéité des variances a été testée en utilisant le test de Levene. L'analyse de la variance et l'analyse de régression ont été effectuées par le logiciel SPSS version 16 (SPSS Inc., Chicago).

3.3 Résultats

3.3.1 Variation saisonnière des échanges gazeux foliaires

Pour les feuilles jeunes et adultes, les valeurs les plus élevées de la photosynthèse nette sont enregistrées au cours du mois d'avril (19,6 µmol $m^{-2}s^{-1}$) et mai (22,5 µmol $m^{-2}s^{-1}$), durant la période estivale (juillet et août) la photosynthèse nette diminue, puis nous avons enregistré une augmentation au cours du mois d'octobre et décembre **(**figure 3.1). La conductance stomatique, la concentration intercellulaire en CO_2 et la transpiration suivent le même rythme d'évolution saisonnière que la photosynthèse **(**figure 3.1). A tous les stades de mesure, la différence entre la photosynthèse nette (A_n) des feuilles adultes et jeunes est significative.

L'écart le plus élevé est observé au cours du mois d'avril. Il atteint 6,65 µmol $m^{-2}s^{-1}$. A partir du mois d'août, la photosynthèse des feuilles jeunes devient supérieure à celle des feuilles adultes, la différence en moyenne est de 2 µmol $m^{-2}s^{-1}$.

La corrélation entre la photosynthèse nette et la conductance stomatique pour les deux types de feuilles durant les différents stades de mesure est positive et hautement significative, le coefficient de détermination (R^2) est de l'ordre de 0,69 et 0,70 respectivement pour les feuilles adultes et jeunes (figure 3.2). De même, la corrélation entre la photosynthèse nette et la concentration intercellulaire en CO_2 est positive (R^2= 0,75 et 0,63, respectivement pour les feuilles matures et jeunes (figure 3.3).

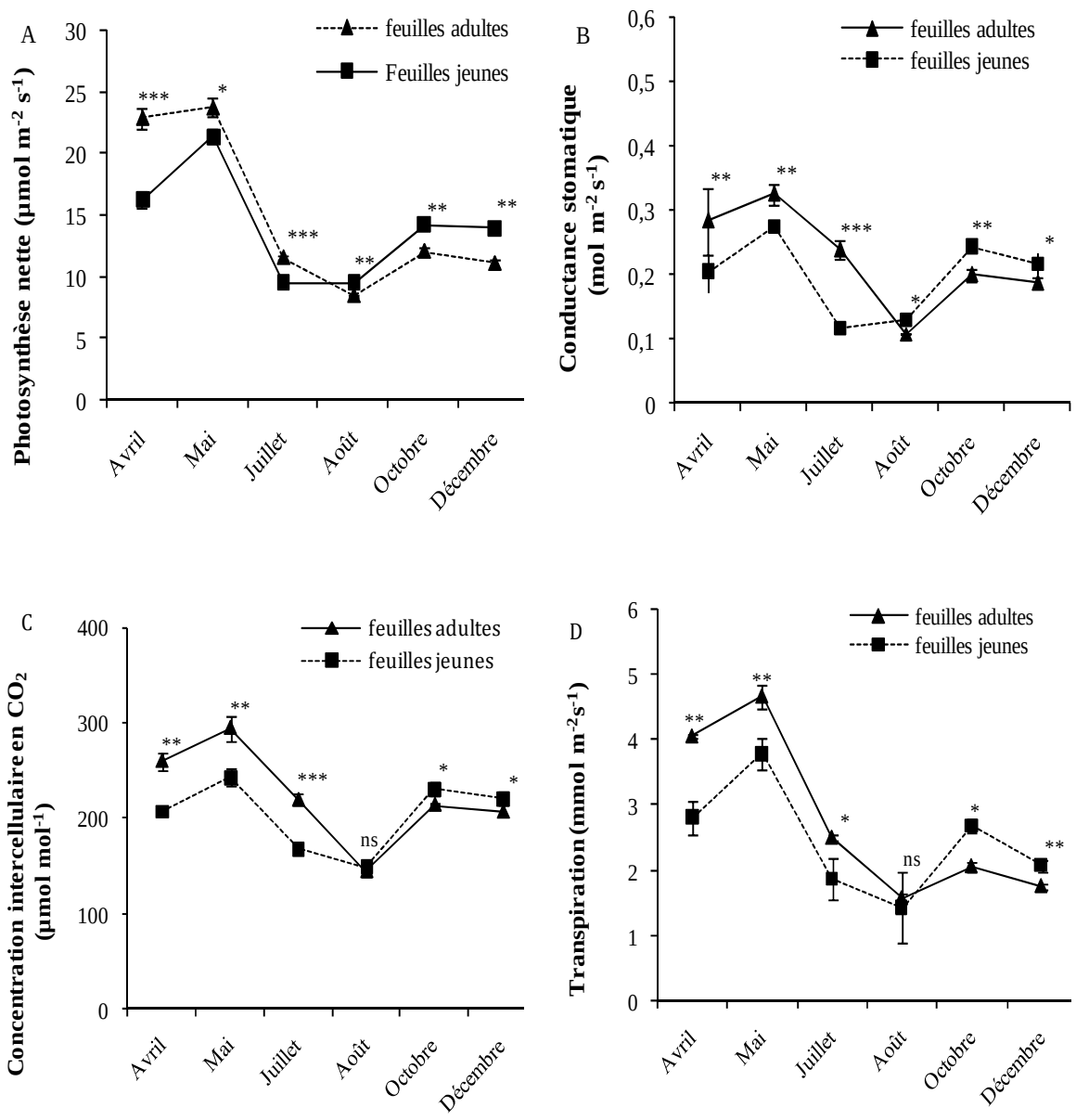


Figure 3.1: Evolution saisonnière de la photosynthèse nette (A), la conductance stomatique (B), la concentration intercellulaire en CO_2 (C) et la transpiration (D) mesurées sur des feuilles jeunes et adultes chez l'olivier cultivar Picholine. Les barres représentent l'erreur standard (n=3) et * indique l'effet de l'âge de feuilles à chaque date (ANOVA), P<0,05 (*); P<0,01(**) et P<0,001 (***).

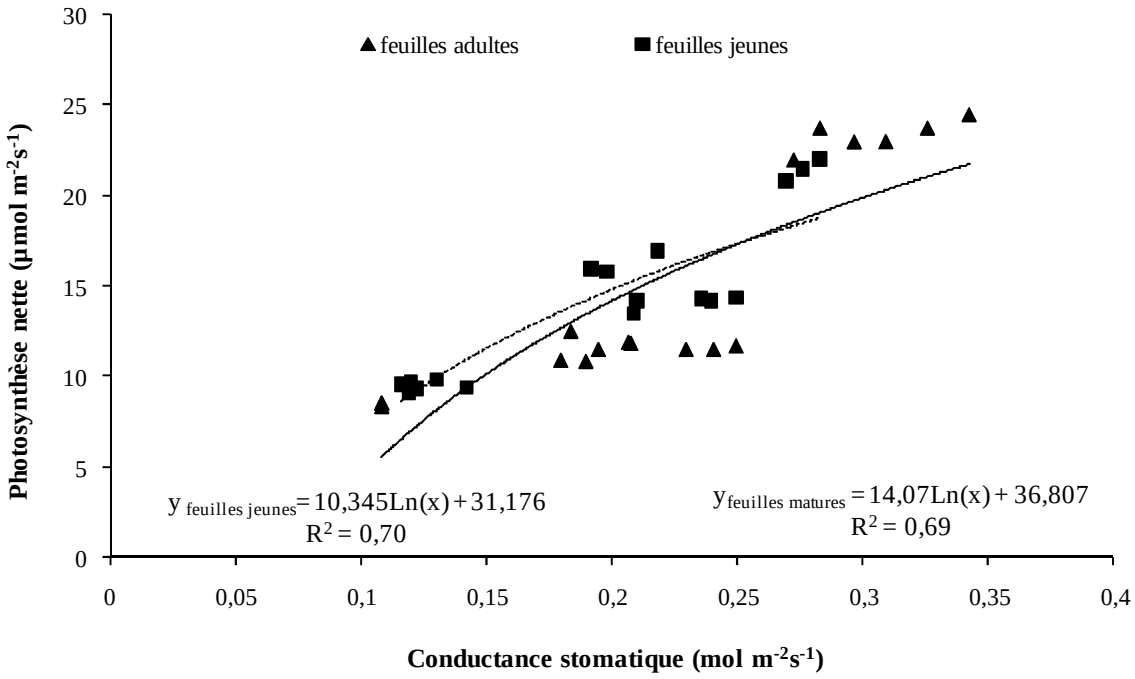


Figure 3.2: Corrélation entre la photosynthèse nette et la conductance stomatique, mesurées durant la période expérimentale (avril – décembre, 2010) sur des feuilles jeunes et adultes chez l'olivier cultivar Picholine.

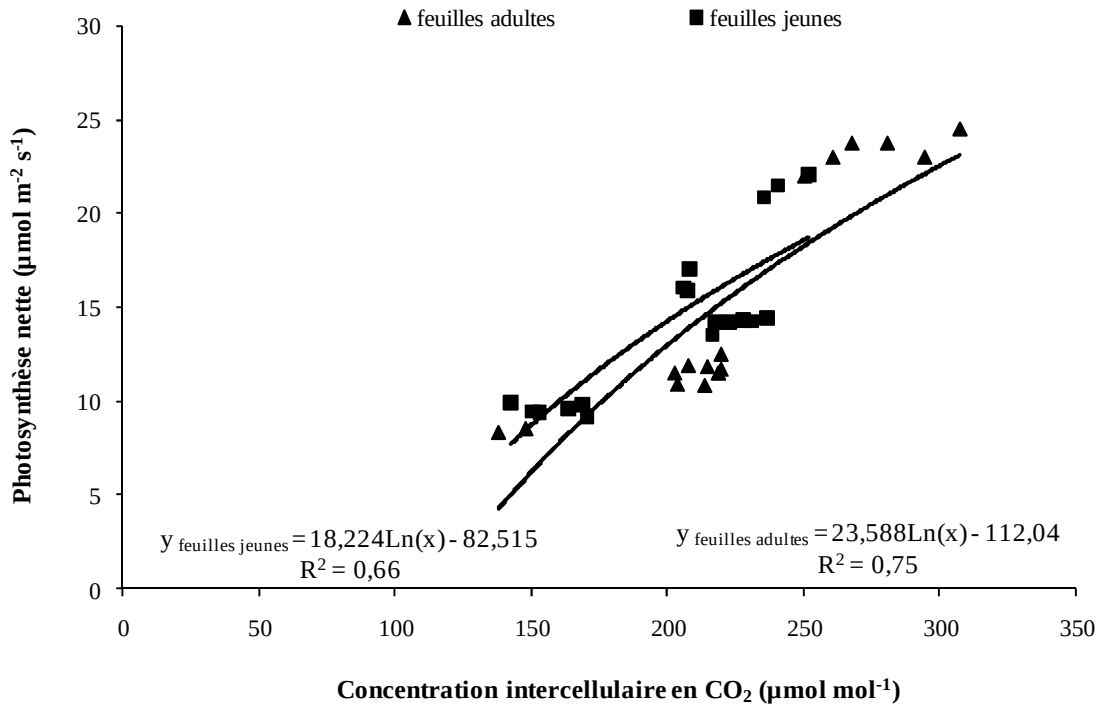


Figure 3.3: Corrélation entre la photosynthèse nette et la concentration intercellulaire en CO_2 mesurées durant la période expérimentale (avril – décembre, 2010) sur des feuilles jeunes et adultes chez l'olivier cultivar Picholine.

3.3.2 Variation saisonnière des carbohydrates foliaires

La figure 3.4 illustre l'évolution de l'amidon foliaire au cours de la saison à partir du mois d'avril jusqu'au mois du décembre. L'évolution saisonnière de l'amidon pour les deux types de feuilles est similaire. Les valeurs les plus élevées sont enregistrées au stade de maturation optimale des fruits (décembre) avec environ 21 mg g^{-1}MS. Les faibles valeurs sont observées durant la période estivale (juillet et août) avec environ 14 mg g^{-1} MS.

La différence entre la teneur en mannitol de feuilles adultes et jeunes est significative durant la période printanière (avril et mai) et automnale (octobre et décembre) (figure 3.5). Les valeurs les plus élevées pour les deux types des feuilles sont enregistrées au mois du juillet et août, elles sont en moyenne de l'ordre de 40 mg g^{-1} MS. Les valeurs les plus faibles sont observées durant la véraison (octobre) et la maturation optimale (décembre). L'évolution saisonnière de la teneur foliaire en glucose, saccharose et fructose est similaire (figure 3.5). A partir du mois d'avril jusqu'au mois du juillet, la teneur des feuilles adultes en sucres solubles est supérieure à celle des jeunes feuilles. Dès le mois d'octobre les valeurs des jeunes feuilles sont les plus élevées.

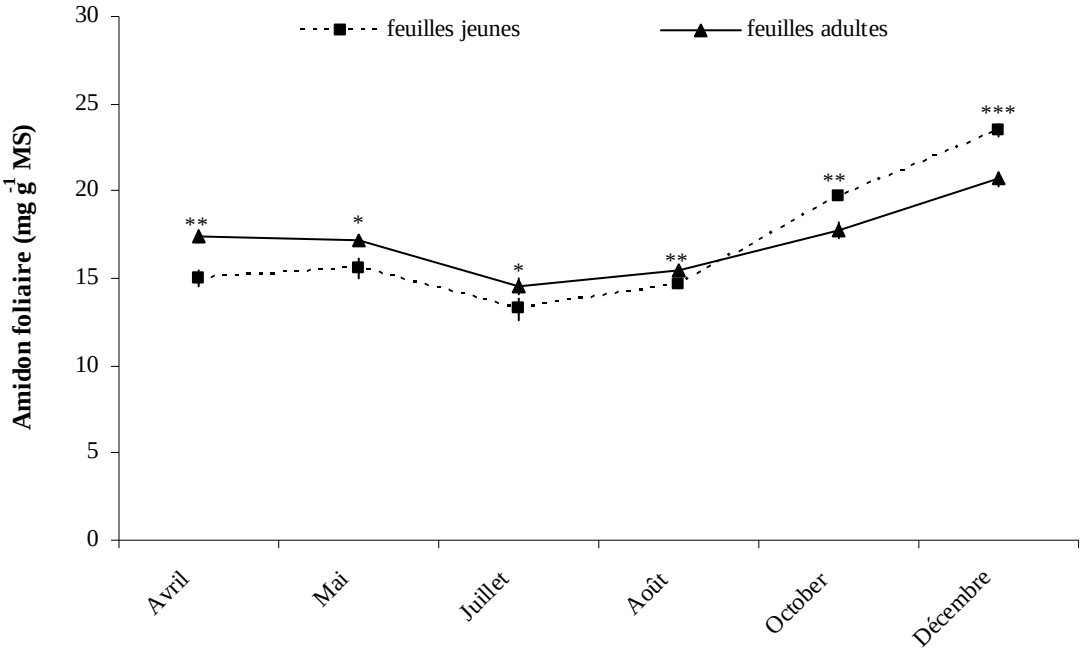


Figure 3.4: Evolution saisonnière de la teneur en amidon de feuilles jeunes et adultes chez l'olivier cultivar Picholine. Les barres représentent l'erreur standard (n=3) et * indique l'effet de l'âge de feuilles à chaque date (ANOVA), P<0,05 (*); P<0,01 (**) et P<0,001 (***).

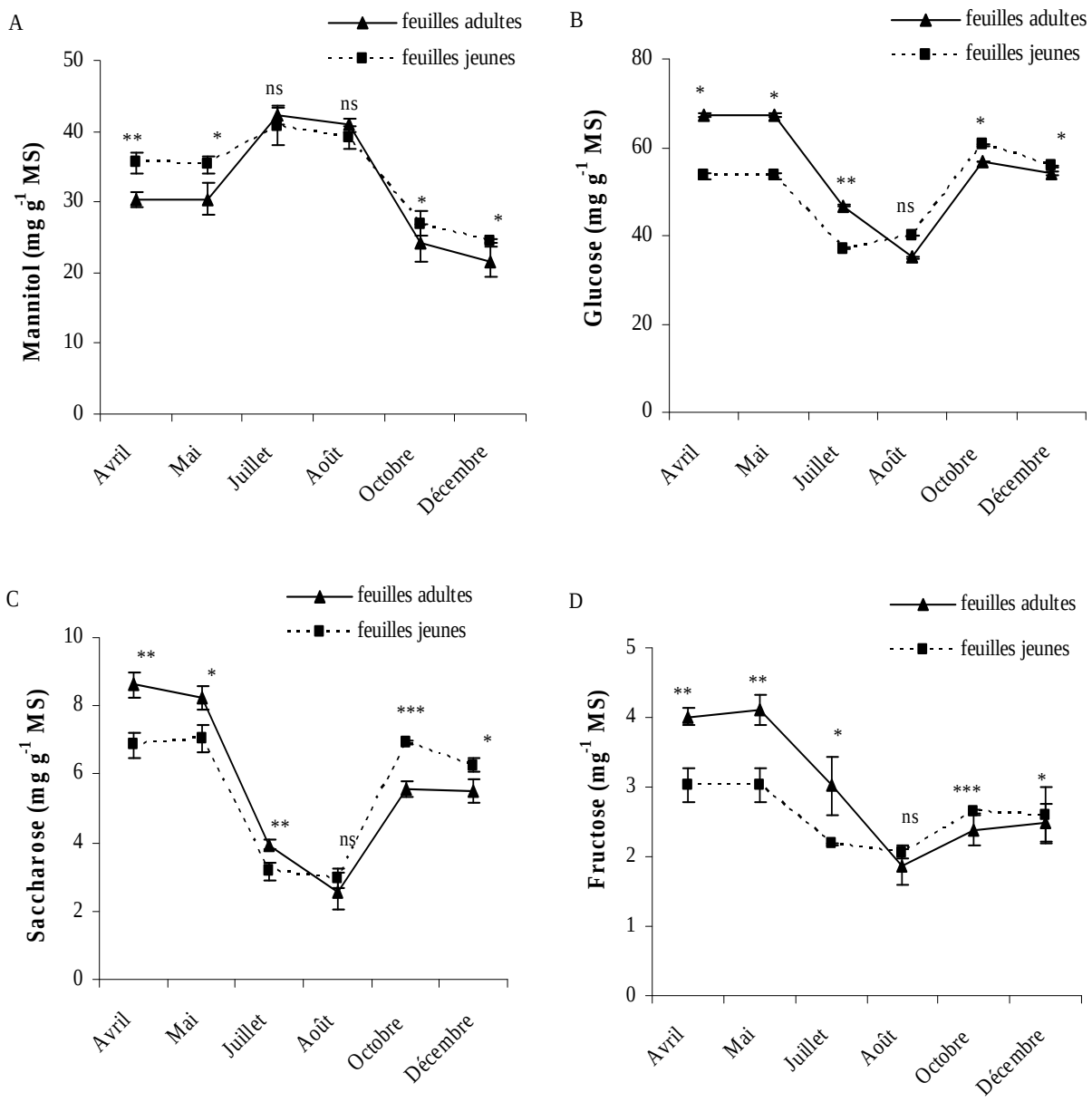


Figure 3.5: Evolution saisonnière de la teneur en glucose (A); mannitol (B); saccharose (C) et fructose (D) de feuilles jeunes et adultes chez l'olivier cultivar Picholine. Les barres représentent l'erreur standard (n=3) et * indique l'effet de l'âge de feuilles à chaque date (ANOVA), P<0,05 (*); P<0,01(**) et P<0,001 (***).

Le suivi de l'évolution de la teneur foliaire en carbohydrates non structuraux (CNS) (amidon+glucose+mannitol+fructose+saccharose) durant six mois (figure 3.6), montre que les valeurs les plus élevées sont observées à la première date de mesure (mois d'avril), la teneur est de l'ordre de 128 et 114 mg g^{-1} MS, respectivement pour les feuilles adultes et jeunes. Durant la première période de mesure (avril, mai et juillet), la teneur en CNS de feuilles adultes est supérieure à celle de feuilles jeunes avec une différence significative (P= 0,042;

0,022 et 0,018, respectivement au mois d'avril, mai et juillet). Une chute importante des CNS a été enregistrée au mois d'aout, la différence entre les deux types de feuilles n'est pas significative (P=0,105), il est de l'ordre en moyenne de 97 mg g^{-1} MS. Au mois d'octobre les CNS augmentent pour les deux types de feuilles, puis ils maintiennent le même niveau au mois de décembre, ils sont de l'ordre de 108 mg g^{-1} MS en moyenne pour les deux types de feuilles.

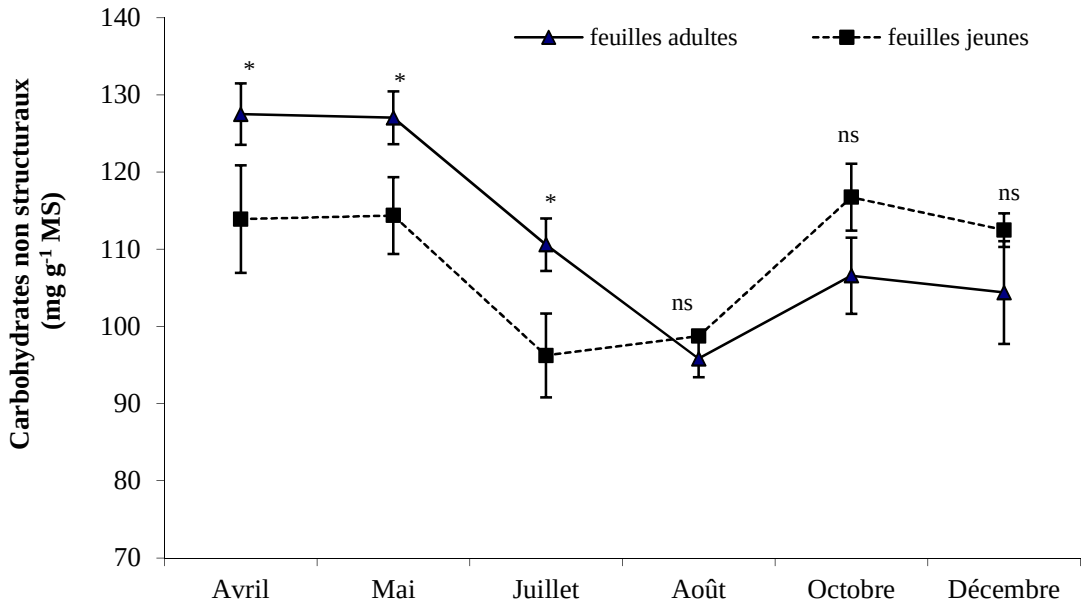


Figure 3.6: Evolution saisonnière de la teneur en carbohydrates non structuraux (sucres solubles et amidon) de feuilles jeunes et adultes chez l'olivier cultivar Picholine. Les barres représentent l'erreur standard (n=3) et * indique l'effet de l'âge de feuilles à chaque date (ANOVA), P<0,05 (*); P<0,01(**) et P<0,001 (***).

3.4 Discussion

3.4.1 Variation saisonnière des échanges gazeux foliaires

La photosynthèse foliaire montre une dynamique saisonnière très marquée (figure 3.1), présentant une augmentation significative au cours du printemps et l'automne, ainsi que des valeurs plus faibles pendant l'été. La photosynthèse nette atteint une valeur maximale au stade de croissance végétative active (avril et mai). La forte demande des organes puits à ce stade augmente l'activité photosynthétique. Des résultats similaires sont signalés chez le cultivar d'olive à huile 'Chemlali' en condition aride par Ben Ahmed et al. (2007). L'augmentation automnale de la photosynthèse coïncide avec la troisième vague de la croissance végétative.

L'état hydrique de la plante est étroitement lié à la température, l'humidité relative de l'air et la hauteur des précipitations (Angelopoulos et al., 1996; Ben Ahmed et al., 2007). La réduction de la conductance stomatique durant la période estivale (juillet et août) est liée à l'irrigation déficitaire (60% d'ET_0) et aux facteurs environnementaux tels que la température de l'air qui est supérieures à 34°C, le déficit de pression de vapeur d'eau (DPV =4 kPa) et l'ETP_0 élevée (tableau 3.1 et tableau 3.2). La fermeture des stomates est efficace pour réduire la transpiration (figure 3.1). En effet, pour maintenir un statut hydrique normal, l'olivier répond lors d'un déficit hydrique par la fermeture des stomates et la réduction de la transpiration (Giorio et al., 1999; Diaz-Espejo et al., 2007). La réduction de la photosynthèse comme conséquence de la fermeture des stomates (figure 3.2) est le résultat d'une faible diffusion de CO_2 (figure 3.3). La corrélation positive entre la photosynthèse nette et la conductance stomatique et entre la photosynthèse nette et la concentration intercellulaire en CO_2 est déjà montrée chez l'olivier en irrigué (Giorio et al., 1999; Ben Ahmed et al., 2007; Centritto et al., 2005; Boughalleb et Hajlaoui, 2011) et aussi en cas du déficit hydrique (Diaz-Espejo et al., 2007). Le contrôle stomatique de l'activité photosynthétique peut être induite aussi par le déficit en vapeur d'eau (DPV) (Diaz-Espejo et al., 2007). La variation saisonnière et journalière de DPV influence l'évolution des échanges gazeux. Chez le *Prosopis juliflora* bien irrigué, l'effet négatif du DPV se manifeste lorsqu'il dépasse 3 kPa, le déficit en vapeur d'eau diminue l'activité de la Rubisco et affecte l'efficience de carboxylation (Shirke et Pathre, 2004). Les limites stomatiques, mésophylliennes ou biochimiques de la photosynthèse dépendent du degré du déficit hydrique qui est variable au cours de la saison (Keenan et al., 2010). La variation saisonnière de la photosynthèse et de la conductance stomatique notée dans cette étude est similaire à celle constatée chez des jeunes oliviers cv. 'Kalamon' par Giorio et al. (1999), où pour les différentes doses d'irrigation, la photosynthèse et la conductance stomatique atteignent des valeurs minimales en juillet et août.

Les espèces à feuilles persistantes, comme l'olivier, possèdent un feuillage dont l'âge est variable. En effet, l'apparition des nouvelles pousses terminales et le débourrement des bourgeons axiaux commencent au mois de mars. L'assimilation photosynthétique des jeunes feuilles portées par la partie basale du rameau végétatif de l'année devient plus élevée par rapport à celle des feuilles adultes après plus de six mois de développement (figure 3.1). La capacité photosynthétique augmente en se rapprochant de l'expansion totale de feuilles (Marchi et al., 2008). Le développement de cellules mésophylliennes est associé à une augmentation de la teneur en chlorophylle (Scharffer et al., 1991; Marchi et al., 2005 a et b) et

en ribulose-1,5-diphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) (Marchi et al., 2008). D'autres travaux montrent que la photosynthèse faible des jeunes feuilles résulte des stomates non matures (Sams et Flore, 1982). Le développement des feuilles a des effets majeurs sur les potentialités photosynthétiques et les limitations de diffusion gazeux (Marchi et al., 2007).

3.4.2 Variation saisonnière des carbohydrates foliaires

L'analyse des sucres solubles des oliviers (figure 3.5) montre que le glucose et le mannitol sont les sucres les plus abondants et la teneur en fructose est la plus faible. Ces résultats sont similaires à ceux montrés dans d'autres travaux sur l'olivier (Nejad et Niroomand, 2007; Chehab et al., 2008; Conde et al., 2008; Boussadia et al., 2010; Bustan et al., 2011). La concentration foliaire en carbohydrates (amidon, glucose, mannitol, saccharose et fructose) montre une variation durant le cycle annuel. Cette variation dépend également de la variation intra-annuelle des conditions environnementales et du stade phénologique. Au cours du cycle biologique de l'olivier, la demande des organes puits (fleurs et fruits) peut influencer l'évolution de la teneur en carbohydrates (Bustan et al., 2011). Durant le printemps et l'automne, l'activité métabolique de l'olivier est importante, mais au cours de la période estivale elle est faible (Drossopoulos et Niavis, 1988). L'analyse de la teneur foliaire en carbohydrates non structuraux (figure 3.6) montre une réduction qui a été enregistrée durant les mois de juillet et août, cette période coïncide avec le stade de développent des fruits. Cette faible teneur foliaire peut être partiellement liée à la forte demande en assimilats de fruits pour assurer leur croissance. Des résultats similaires ont été démontés chez l'olivier à huile 'Barnea' par Bustan et al. (2011) qui ont montré une diminution de la plupart des sucres foliaires non structuraux avec le développement des fruits. La réduction des CNS est aussi liée à la stratégie adoptée par l'olivier vis-à-vis du stress hydrique, qui se traduit par la fermeture des stomates et par conséquence la réduction de l'assimilation photosynthétique (figure 3.1). Des résultats similaires ont été mentionnés par Chehab et al. (2007) chez l'olivier de table cv. Meski. Alors que, sous stress hydrique sévère, et avec une faible activité photosynthétique, l'olivier augmente sa capacité de synthétiser plus des sucres solubles, pour maintenir la translocation des assimilats vers leurs organes en croissance (Ben Ahmed et al., 2009).

Nos résultats montrent une augmentation de l'amidon foliaire durant le mois de décembre. Chez les espèces à feuilles persistantes, les feuilles constituent un orange de réserve

glucidique important ainsi que les tiges et le tronc, et l'amidon est considéré comme le constituant de réserve le plus abondant.

La teneur en amidon et en sucres solubles diffère entre les feuilles jeunes et adultes (figure 3.5-3.6). La teneur carbohydrates non structuraux augmente avec l'âge de la feuille (Marchi et al., 2005 a et b). Chez le cultivar 'Chemlali', les sucres des feuilles adultes sont plus élevés par comparaison aux jeunes feuilles (Ben Ahmed et al., 2008).

Le métabolisme des carbohydrates est aussi sensible aux conditions environnementales. Dans notre étude, la faible teneur en saccharose durant la période estivale peut être liée aux valeurs élevées du déficit en vapeur d'eau (4 kPa). Chez *Sabina*, un arbre à feuilles persistantes, l'activité de saccharose-phosphate synthase et la teneur en sucres solubles augmentent en hiver et diminuent pendant l'été (Chen et al., 2012). Chez *Prosopis juliflora*, les valeurs élevées de DPV réduisent le saccharose et la teneur en amidon par la réduction de l'activité du saccharose –phosphate synthétase (Shirke et Pathre, 2004). Le stress hydrique et thermique lié aux températures élevées au cours du mois du juillet et août (tableau 3.1) entraînent une augmentation de la teneur foliaire en mannitol (figure 3.5); ces valeurs élevées peuvent être le résultat des hautes températures (Connor et Fereres, 2005; Bustan et al., 2011). Des résultats similaires sont montrés chez deux espèces d'Oleaceae par Oddo et al. (2002) où une augmentation considérable du mannitol est enregistrée en été. Le mannitol a un rôle important dans la tolérance de la plante au stress biotique et abiotique (Stoop et al., 1996). Le déficit hydrique entraine une accumulation intercellulaire du mannitol, l'ajustement osmotique augmente la capacité de la plante à absorber de l'eau du sol dans des conditions très limitées par la stimulation de la croissance radiculaire (Pierce et Raschke, 1980). Chez l'olivier, Chehab et al. (2008) ont montré qu'une irrigation à 50 % ET_c (évapotranspiration culturale) diminue le fructose et augmente le mannitol par rapport à une irrigation à 100 % ET_c.

3.5 Conclusion

Dès le début du développement des boutons floraux jusqu'au stade de maturation optimale des fruits, le suivi de l'évolution des échanges gazeux du cultivar 'Picholine' en phase d'alternance "moins", montre une forte activité photosynthétique enregistrée durant la première période de la croissance végétative. Au cours de la période estivale, l'apport hydrique déficitaire (60% ET_0) et les facteurs environnementaux extrêmes (valeurs élevées de T° et DPV) réduisent la photosynthèse foliaire. Sous ces conditions, la diminution de la photosynthèse a été s'associée à une chute des carbohydrates foliaires totaux. Le stress

hydrique et les conditions contraignants, augmentent le mannitol et réduisent la teneur en sucres solubles. Nous avons montré que les feuilles adultes ont une activité photosynthétique plus importante que les feuilles de l'année jusqu'à ce que les jeunes feuilles atteignent l'âge de six mois, à ce stade la feuille termine le développement de ses différents organites. De même, la teneur des feuilles en carbohydrates parait variable en fonction de leur stade de développement et de besoins des organes sources.

Chapitre 4

Effets du rapport feuille/fruit et de l'incision annulaire sur les échanges gazeux, les carbohydrates et le développement des fruits du cultivar Picholine

Chapitre 4

Effets du rapport feuille/fruit et de l'incision annulaire sur les échanges gazeux, les carbohydrates et le développement des fruits du cultivar Picholine

Résumé

Les effets de l'incision annulaire et de rapports feuille/fruit sur les échanges gazeux, la teneur des feuilles et des tiges en carbohydrates et sur la qualité des fruits ont été étudiés chez l'olivier de table cultivar Picholine. Après la nouaison quatre rapports feuille /fruit (1feuille/0 fruit (1/0); 1 feuille/1 fruit (1/1); 2 feuilles/1 fruit (2/1) et 3 feuilles/1 fruit (3/1)) ont été appliqués sur des rameaux fructifères. Sur le même arbre les différents rapports ont été appliqués sur une branche incisée et une autre non incisée.

A trois stades de la croissance des fruits (développement du noyau, durcissement du noyau et véraison), le rapport feuille/fruit et l'incision annulaire significativement affectent la photosynthèse nette (A_n) et la conductance stomatique (g_s), mais ils n'ont aucune influence sur la concentration intercellulaire en CO_2 (Ci). Les rapports 1/0 et 3/1, diminue A_n et g_s. Cet effet est plus prononcé sur les branches incisées. Au mois d'août, la diminution de l'efficience photochimique de photosystème II et le taux de transfert des électrons du PSII indique un stress hydrique. Une corrélation négative entre l'amidon et la photosynthèse foliaire a été déterminée, ce qui indique une limitation de la photosynthèse par l'accumulation de l'amidon. L'application de 'incision annulaire après la nouaison sur une branche de premier ordre, amène à l'amélioration du calibre des olives. Au stade de maturation physiologique, le poids sec, la croissance diamétrale et longitudinale sont augmentés de 30 %; 12% et 11% respectivement, par comparaison aux branches non incisées.

Mots clés: relation source-puits, photosynthèse, fluorescence chlorophyllienne, sucres solubles, rapport feuille / fruit

4.1 Introduction

L'olivier (*Olea europaea* L.) est l'une des espèces les plus cultivées dans le bassin méditerranéen. Mais le secteur de l'olivier de table a été toujours considéré comme secondaire face à celui d'olivier à huile. La production d'olive de table (2,18 millions de tonnes en 2009) représente seulement 10% de la production totale du secteur oléicole. La production des olives de table est très fluctuante d'une année à l'autre. Cette variation est liée à plusieurs facteurs comme l'alternance, caractéristique physiologique de l'olivier, le niveau de précipitations et les techniques culturales appliquées. Une bonne qualité des olives de table devrait avoir un calibre et un rapport pulpe/noyau spécifique (Morales-Sillero et al., 2008, Rosati et al., 2009). La bonne qualité des olives est déterminée par des nombreux facteurs, tels que le cultivar, la fertilisation (Morales-Sillero et al. 2008), la dose d'irrigation (Proietti et Antognozzi 1996) et la taille (Ferguson et al., 1994).

Chez les arbres fruitiers, la charge influe fortement la qualité des fruits et a un important effet sur la production et la répartition de la matière sèche. L'effet positif de l'augmentation de la surface foliaire par fruit a été rapporté chez le manguier (Urban et Lechaudel, 2005**),** les agrumes (Mehouachi et al., 1995), l'olivier (Proietti et al., 2006) et la vigne (Santesteban et Bernardo Royo, 2006). Par contre, chez l'olivier aucune corrélation positive entre la charge élevée et la photosynthèse n'a pas été signalée (Proietti, 2000). Durant les années à forte charge, les fruits nécessitent un fort apport d'assimilats. Par conséquent, la croissance végétative est réduite et les produits de réserve sont mobilisés pour le développement des fruits (Ferguson et al., 1994).

L'incision annulaire est une technique bien connue pour améliorer la nouaison, la qualité et la quantité des fruits. Elle augmente aussi la différenciation des bourgeons floraux (Hamada et al., 2009). L'effet le plus immédiat de l'incision annulaire est l'arrêt du mouvement basal des assimilats dans le phloème, qui se traduit par une accumulation d'hydrates de carbone au dessus de la cicatrice (Proietti et Palliotti, 1999). La translocation et le stockage des produits de la photosynthèse est également, le principal facteur influençant la photosynthèse. En effet, la translocation nette produit l'accumulation des carbohydrates au niveau des feuilles et inhibe la photosynthèse. Ceci a été illustré chez l'olivier (Proietti et al., 2006), le pommier (Schechter et al., 1994), les agrumes (Iglesias et al., 2002) et le manguier (Urban et Léchaudel, 2005). Donc l'application de l'incision annulaire avec différents rapports feuille/fruit constitue un excellent système pour étudier les effets des changements des relations source-puits sur la photosynthèse foliaire (Ben Mimoun et al., 1996).

L'objectif principal de cette étude est d'approfondir nos connaissances sur la régulation de la photosynthèse par la charge en fruit et comme cela pourrait affecter la qualité des fruits. Les effets des différents rapports feuille/fruit sur les échanges gazeux, la concentration en carbohydrates des feuilles et des tiges et sur la qualité des fruits (teneur en glucides et calibre) ont été étudiés sur des branches incisées et non incisées d'olivier de table cultivar Picholine.

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 Site expérimental et matériel végétal

L'essai a été installé en plein champ, et la parcelle expérimentale est située au périmètre irrigué de l'office des terres domaniales d'Enfidha. Les oliviers étudiés sont plantés depuis 1988 avec un écartement en carrée 7m×7m, la densité du verger est de 204 individus ha^{-1}. Notre étude a été réalisée sur des oliviers cultivars Picholine en année d'alternance 'plus' durant la saison 2009.

4.2.2 Dispositif expérimental

L'étude a été réalisée sur trois arbres et sur chaque arbre, nous avons sélectionné deux branches de premier ordre dans la direction sud. Après la nouaison (05 mai 2009), quatre rapports feuille/fruit (1 feuille/0 fruit (1/0), 1 feuille/1 fruit (1/1), 2 feuilles/1 fruit (2/1) et 3 feuilles/1 fruit (3/1)) ont été appliqués sur des rameaux fructifères avec la suppression des pousses végétatives apicales. Chaque rapport feuille/fruit a été appliqué sur une vingtaine de rameaux fructifères par branche. Le 13 juillet 2009, nous avons pratiqué l'incision annulaire (figure 4.1) portant sur le pourtour de la branche jusqu'à l'aubier (paragraphe 2.2), et ceci est pour l'une de deux branches portant les rapports, l'autre reste intacte (figure 4.2). Le largueur de la bande du phloème enlevée est de 5 cm.

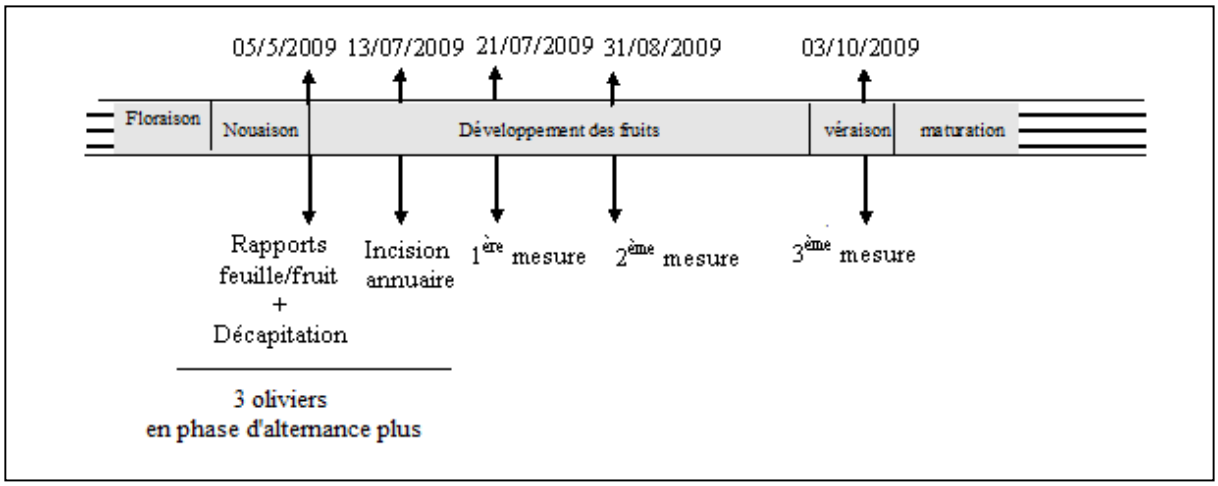


Figure 4.1: Représentation chronologique du dispositif expérimental (traitements et mesures).

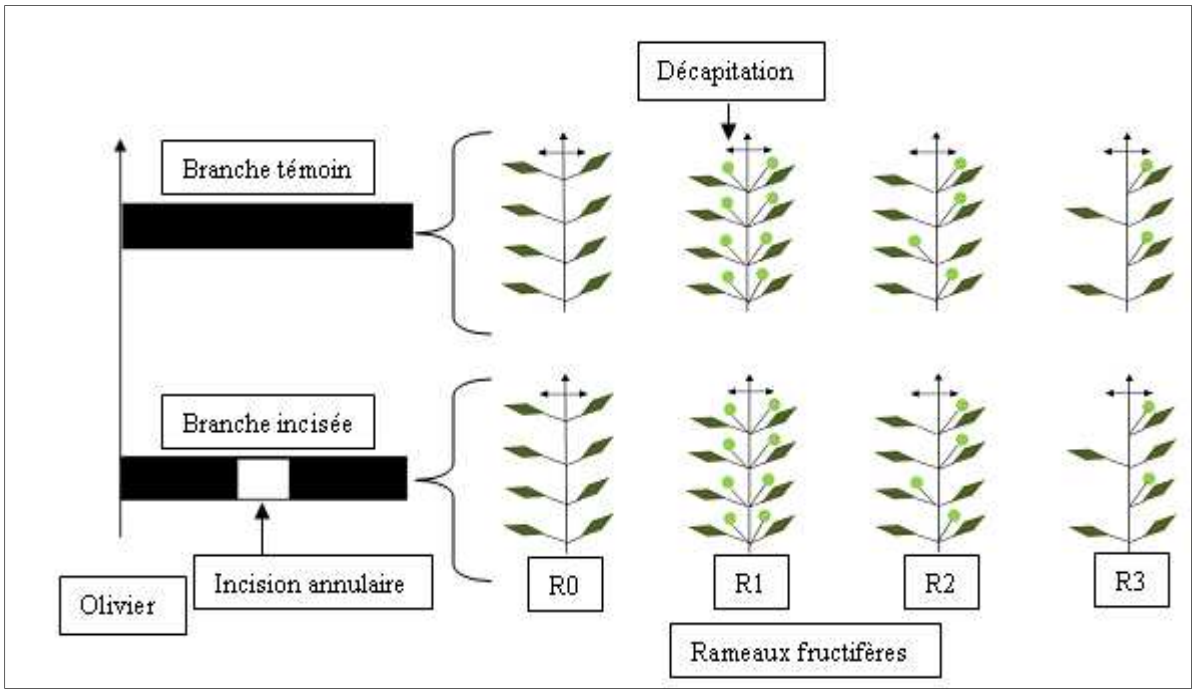


Figure 4.2: Représentation schématique des différents traitements (incision annulaire, rapports feuille/fruit et décapitation), les rapports feuille/fruit sont: R0 (1 feuille/0 fruit), R1 (1 feuille/1 fruit), R2 (2 feuilles/1 fruit) et R3 (3 feuilles/1 fruit).

4.2.3 Paramètres mesurés

Les paramètres des échanges gazeux (Photosynthèse nette (A_n) (µmol m^{-2} s^{-1}), conductance stomatique g_s (mol $m^{-2}s^{-1}$) et concentration intercellulaire en CO_2 C_i (µmol mol^{-1})) ont été

mesurés, à l'aide d'un analyseur à gaz infrarouge (IRGA) portable (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA). La mesure de la fluorescence chlorophyllienne a été réalisée par un fluorimètre LICOR-6400. Nous avons déterminé le rendement quantique maximal du PSII (F_v/F_m, Eq 2), le rendement quantique du PSII (Φ_{PSII}, Eq 3) et le taux de transfert des électrons (J, Eq 4) (paragraphe 2.3.2).

Les mesures des échanges gazeux et des paramètres de la fluorescence chlorophyllienne ont été réalisées entre 11:00 h et 13:00 h, sur trois feuilles adultes par rameau, et pour chaque traitement nous avons utilisés un seul rameau par arbre (3 arbres par traitement).

Après les différentes mesures des échanges gazeux, les feuilles utilisées, ont été coupées et leurs surfaces ont été déterminées par le système d'analyse d'image (LI-3200, LI-COR Inc., Lincoln, USA).

Apres chaque mesure des échanges gazeux et de la fluorescence chlorophyllienne, les rameaux sur lesquels nous avons effectué les mesures ont été coupés pour analyser la teneur des feuilles, du bois (tige du rameau fructifère) et des fruits (exocarpe+mesocarpe) en sucres solubles et en amidon. Les sucres solubles (glucose, fructose, mannitol et saccharose) ont été déterminés par chromatographie échangeuse d'anions, à pH élevé avec détection ampérométrique pulsée (HPAEC/PAD). L'amidon a été dosé par spectrophotomètre UV-VISIBLE, (Biotek Uvikon XL) à 340 nm.

Les fruits portés par les trois rameaux fructifères de chaque traitement ont été utilisés pour évaluer les effets de différents traitements sur certains paramètres qualitatifs (croissance diamétrale et longitudinale, poids frais et sec).

Tous les paramètres ont été mesurés à trois stades phénologiques du cycle fructifère (figure 4.1): i. développement du noyau (21 juillet), ii. durcissement du noyau (31 août) et iii. développement du mésocarpe (03 octobre).

4.2.4. Analyse statistique

L'analyse statistique des données a été réalisée, pour chaque variable, en faisant la moyenne de trois échantillons pour chaque traitement. L'homogénéité des variances a été testée en utilisant le test de Levene. Les effets de l'incision annulaire, de variation du rapport source/puits et de date sont analysés grâce à une analyse de la variance à trois facteurs

(ANOVA) avec le logiciel SPSS 16 (SPSS Inc., Chicago). La comparaison des moyennes par facteur a été faite par le test de Tukey HSD

4.3 Résultats

4.3.1 Effet de l'incision annulaire et de différents rapports feuille/fruit sur les échanges gazeux et la fluorescence chlorophyllienne

Les données figurant dans le tableau 4.1 montrent des différences significatives entre les valeurs de la photosynthèse nette (A_n), enregistrées à trois dates. Cette constatation est similaire pour la conductance stomatique (g_s). Les valeurs les plus faibles ont été enregistrées au mois d'août (valeur moyenne est de 9, 14 µmol $m^{-2}s^{-1}$), et les plus élevées au mois de juillet et octobre (valeur moyenne respectivement de 11,42 µmol $m^{-2}s^{-1}$; 10, 68 µmol $m^{-2}s^{-1}$).

L'effet de l'incision annulaire sur A_n est observé dès la première date de mesure. Ceci est valable pour les différents rapports feuille/fruit. La réduction de A_n par l'incision annulaire est maintenue tout au long de la période expérimentale. De même, les rapports feuille/fruit affectent significativement la photosynthèse nette. Les valeurs les plus faibles sont observées pour les rapports 1/0 et 3/1, et les valeurs les plus élevées sont enregistrées pour les rapports 1/1 et 2/1. L'incision annulaire et les rapports feuille/fruit n'ont pas d'influence sur la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i). Les valeurs de *Ci* sont en moyenne de l'ordre de 245 µmol mol^{-1}; 166 µmol mol^{-1}et 197 µmol mol^{-1}, respectivement en juillet, août et octobre.

La réponse de la conductance stomatique aux différents traitements est similaire à celle observée pour la photosynthèse. L'incision annulaire et les rapports feuille/ fruit influencent significativement g_s. Les valeurs de la conductance stomatiques des branches témoins sont plus élevées par rapport aux branches incisées. L'absence de fruits sur le rameau (1/0) traduit une chute de g_s. Une relation curviligne est observée entre A_n et g_s, avec un coefficient de corrélation R^2= 0,67 (figure 4.3), ce qui suppose une régulation stomatique de la photosynthèse nette indépendamment de l'incision annulaire ou des différents rapports feuille/fruit. La photosynthèse nette augmente avec la conductance stomatique jusqu'à un maximum de 13µmol $m^{-1}s^{-1}$. Au-delà de 15µmol $m^{-2}s^{-1}$, g_s n'a plus d'influence sur A_n.

La variabilité du F_v/F_m et Φ_{PSII} en fonction de traitements est faible. En effet le rendement quantique maximal du PSII (F_v/F_m) est compris dans l'intervalle [0,71-0,82] et le rendement quantique de PSII (Φ_{PSII}) varie entre 0,07 et 0,16. Alors que le taux de transfert des électrons

(*J*) varie entre 32 et 123. Pour les différents traitements, F_v/F_m, Φ_{PSII} et *J* diminuent au mois d'aout (tableau 4.2). Durant les mois du juillet et aout, l'incision annulaire n'a pas d'effet significatif sur le F_v/F_m (P= 0,107 et 0,104 respectivement en juillet et août), alors qu'à la dernière date de mesure, l'effet est hautement significatif (P<0,001). En juillet, l'incision annulaire diminue significativement Φ_{PSII} (P= 0,021) et *J* (P= 0,021), sans avoir d'influence sur ces paramètres aux mois de juillet et octobre.

Tableau 4.1: Effet de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s) et la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i), mesurées sur des feuilles matures de l'olivier cultivar Picholine en 'année plus'.

Date		Rapport feuille/fruit	A_n (μmol m^{-2} s^{-1})	g_s (mol m^{-2} s^{-1})	C_i (μmol mol^{-1})
Juillet	Branche témoin	1/0	9,87^{b}	0,09^{c}	229^{a}
		1/1	13,07^{a}	0,21^{a}	238^{a}
		2/1	13,16^{a}	0,19^{ab}	235^{a}
		3/1	12,97^{a}	0,17^{b}	234^{a}
	Branche incisée	1/0	8,17^{C}	0,10^{B}	248^{A}
		1/1	12,40^{A}	0,15^{A}	261^{A}
		2/1	11,33^{AB}	0,15^{A}	269^{A}
		3/1	10,66^{B}	0,12^{AB}	251^{A}
Août	Branche témoin	1/0	6,40 ^{b}	0,07^{b}	165^{a}
		1/1	11,09^{a}	0,13^{a}	173^{a}
		2/1	10,62^{a}	0,12^{ab}	170^{a}
		3/1	10,41^{a}	0,11^{ab}	167^{a}
	Branche incisée	1/0	5,36^{C}	0,05^{C}	162^{A}
		1/1	10,73^{A}	0,12^{A}	168^{A}
		2/1	9,68^{A}	0,11^{A}	167^{A}
		3/1	7,66^{B}	0,08^{B}	160^{A}
Octobre	Branche témoin	1/0	7,90^{b}	0,09^{b}	189^{a}
		1/1	12,86^{a}	0,13^{a}	196^{a}
		2/1	13,04^{a}	0,13^{a}	201^{a}
		3/1	12,70^{a}	0,12^{ab}	198^{a}
	Branche incisée	1/0	6,86^{D}	0,07^{C}	194^{A}
		1/1	12,63^{A}	0,11^{A}	201^{A}
		2/1	11,27^{B}	0,12^{A}	206^{A}
		3/1	9,94^{C}	0,09^{B}	191^{A}
Incision annulaire*			0.008	0.021	ns
Rapport feuille/fruit			0.000	0.003	ns
Date			0.010	0.000	0.000
Incision annulaire x rapport feuille/fruit			0.001	0.020	ns
Date x rapport feuille/fruit			0.030	0.040	ns

Les moyennes de la même colonne de chaque paramètre et pour chaque traitement, suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD). * Les quatre dernières lignes du tableau représentent la p-valeur (p-value) obtenue par l'analyse de variance à trois facteurs (ANOVA).

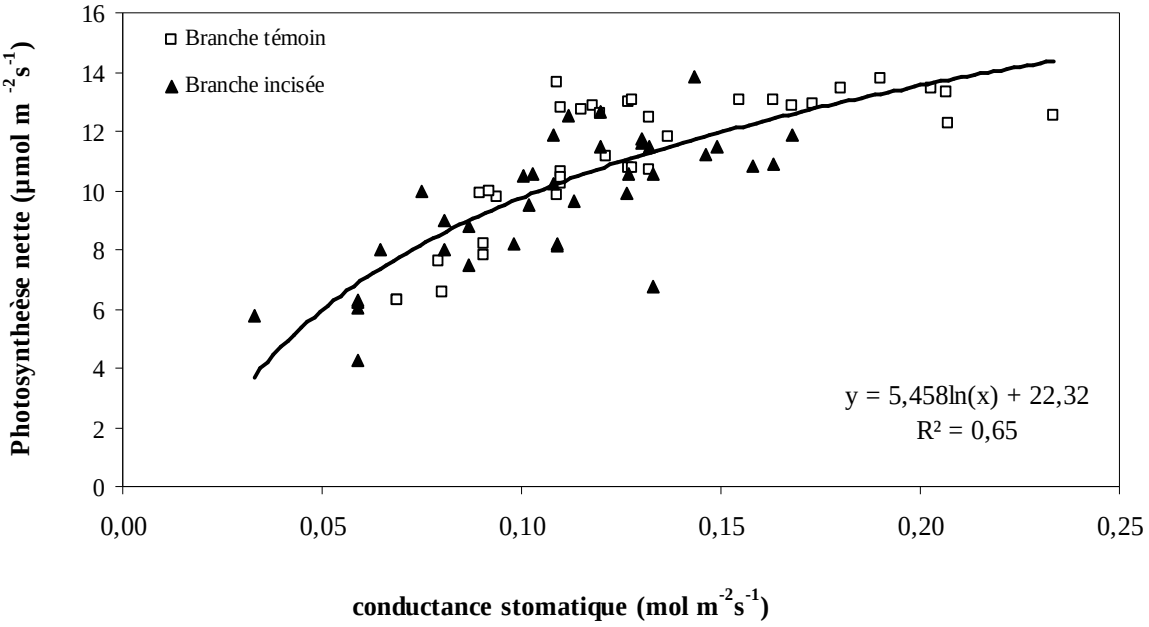


Figure 4.3: Corrélation entre la photosynthèse nette (A_n) et la conductance stomatique (g_s).

Tableau 4.2: Effet de l'incision annulaire et de variation du rapport feuille/fruit sur le rendement quantique maximal du PSII (F_v/F_m), le rendement quantique de PSII (Φ_{PSII}) et le taux de transfert des électrons (J), mesurés sur des feuilles matures de l'olivier cultivar Picholine en 'année plus'.

Date		Rapport feuille/fruit	F_v/F_m	Φ_{PSII}	J
Juillet	Branche témoin	1/0	$0,77^{b}$	$0,13^{a}$	$95,81^{a}$
		1/1	$0,79^{a}$	$0,16^{a}$	$123,37^{a}$
		2/1	$0,79^{a}$	$0,16^{a}$	$117,98^{a}$
		3/1	$0,81^{a}$	$0,12^{a}$	$91,20^{a}$
	Branche incisée	1/0	$0,76^{A}$	$0,13^{A}$	$94,55^{A}$
		1/1	$0,76^{A}$	$0,09^{A}$	$70,768^{A}$
		2/1	$0,76^{A}$	$0,09^{A}$	$70,77^{A}$
		3/1	$0,81^{A}$	$0,12^{A}$	$91,20^{A}$
Août	Branche témoin	1/0	$0,81^{a}$	$0,08^{bc}$	$63,24^{bc}$
		1/1	$0,78^{b}$	$0,15^{a}$	$111,16^{a}$
		2/1	$0,69^{c}$	$0,045^{c}$	$32,88^{c}$
		3/1	$0,77^{b}$	$0,13^{ab}$	$99,58^{ab}$
	Branche incisée	1/0	$0,76^{A}$	$0,08^{A}$	$64,88^{A}$
		1/1	$0,75^{A}$	$0,09^{A}$	$68,58^{A}$
		2/1	$0,73^{A}$	$0,07^{A}$	$55,02^{A}$
		3/1	$0,71^{B}$	$0,07^{A}$	$52,89^{A}$
Octobre	Branche témoin	1/0	$0,78^{a}$	$0,11^{a}$	$83,00^{a}$
		1/1	$0,79^{a}$	$0,11^{a}$	$89,61^{a}$
		2/1	$0,81^{a}$	$0,08^{a}$	$63,40^{a}$
		3/1	$0,82^{a}$	$0,18^{a}$	$139,48^{a}$
	Branche incisée	1/0	$0,76^{A}$	$0,13^{A}$	$93,95^{A}$
		1/1	$0,75^{A}$	$0,08^{A}$	$57,09^{A}$
		2/1	$0,76^{A}$	$0,07^{A}$	$55,34^{A}$
		3/1	$0,75^{A}$	$0,12^{A}$	$94,34^{A}$
Incision annulaire*			0.000	0.008	0.008
Rapport feuille/fruit			ns	ns	ns
Date			0.002	0.018	0.018
Incision annulaire x rapport feuille/fruit			0.001	0.14	0.026
Date x rapport feuille/fruit			0.00	0.143	0.143

Les moyennes de la même colonne de chaque paramètre et pour chaque traitement suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD). *Les quatre dernières lignes du tableau représentent la p-valeur (p-value) obtenue par l'analyse de variance à trois facteurs (ANOVA).

4.3.2 Effet de l'incision annulaire et des différents rapports feuille/fruit sur la teneur en carbohydrates

Les sucres foliaires les plus abondants sont le mannitol et le glucose, alors que le saccharose varie entre 3 et 6 mg g^{-1} MS et la teneur en fructose est inférieure à 4 mg g^{-1} MS (figure 4.5). Au niveau du bois, le fructose n'est pas détecté, la teneur en mannitol, glucose et saccharose varie entre 13 - 30 mg g^{-1} MS; 2 - 6 mg g^{-1}MS et 2 - 5 mg g^{-1}MS, respectivement (figure 4.6).

L'incision annulaire et les rapports feuille /fruit influencent significativement la teneur des feuilles et du bois en sucres solubles (tableau 4.6-tableau 4.7). L'incision annulaire accroit les niveaux de sucres solubles. Indépendamment de l'application de l'incision annulaire, les teneurs en sucres solubles les plus élevées des feuilles et du bois sont observées pour les rameaux sans fruits (1/0) et les rameaux les moins chargés en fruit (3/1).

L'accumulation de l'amidon dans les feuilles et le bois est significativement affectée par l'application de l'incision annulaire et des rapports feuille/fruit (tableau 4.2 et 4.3-tableau 4.5). La teneur la plus élevée en amidon est observée pour les rameaux sans fruits (1/0) et à faible charge (3/1) sur les branches témoins. Pour les différents traitements, la teneur la plus élevée de l'amidon est enregistrée durant le mois d'août, qui coïncide avec les valeurs les plus faibles de la photosynthèse nette.

L'incision annulaire entraine une accumulation plus importante d'amidon par rapport aux branches témoins. Une corrélation négative entre la teneur foliaire en amidon et la photosynthèse est observée avec un coefficient de corrélation R^2= 0,73 (figure 4.4). Cette corrélation indique une limitation non stomatique de la photosynthèse. Au troisième stade de la croissance des fruits (03 Octobre), l'incision annulaire augmente la teneur foliaire en amidon de 12%, 14%, 21% et 16%, respectivement pour les rapports 1/0; 1/1; 2/1 et 3/1.

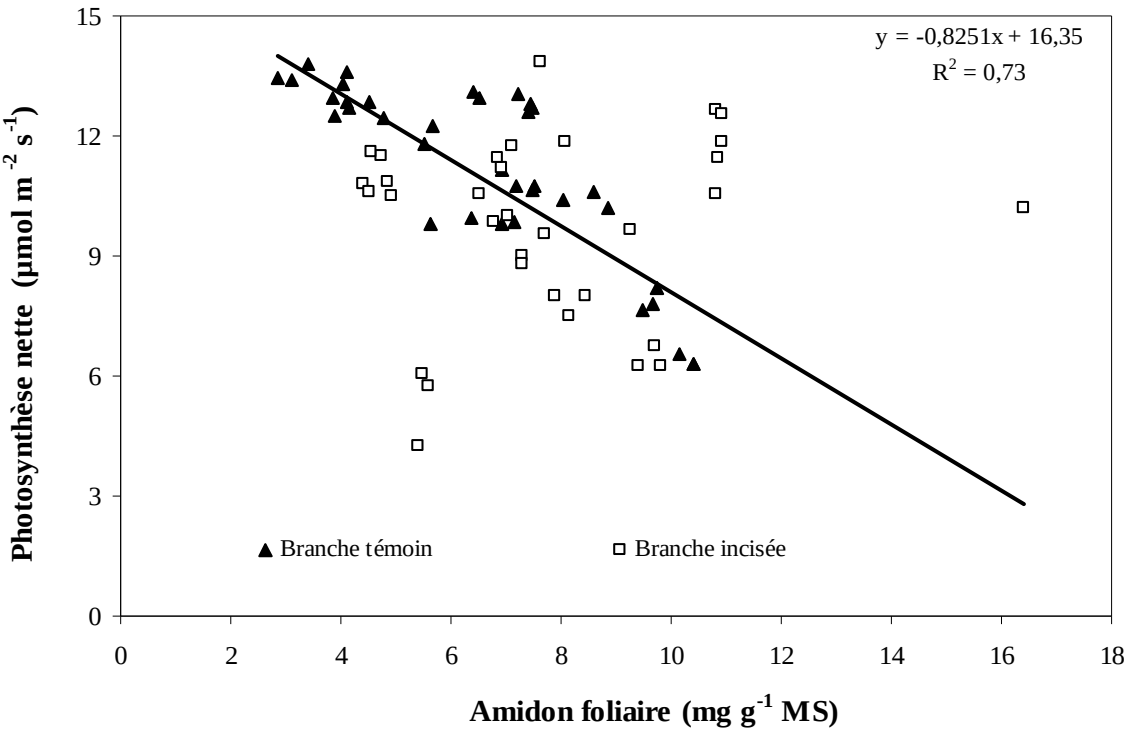


Figure 4.4: Corrélation entre la photosynthèse nette (A_n) et l'amidon foliaire.

Tableau 4.5: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur la teneur en amidon des feuilles, du bois et des fruits.

	Feuilles	Bois	Fruits
Incision annulaire	0,006	0,000	0,04
Rapport feuille/fruit	0,000	0,000	ns
Date	0,000	0,000	0,034
Incision annulaire x rapport feuille/fruit	ns	ns	ns

ns: non significatif

Tableau 4.3: Effet de l'incision annulaire et de la variation du rapport feuille/fruit sur l'amidon (mg g^{-1} MS) foliaire de l'olivier cultivar Picholine en 'année plus'.

	Branche témoin				Branche incisée			
	1/0	1/1	2/1	3/1	1/0	1/1	2/1	3/1
Juillet	6,4a±0,08^{a}	3,7±0,05^{b}	3,9±0,03^{b}	4,2±0,01^{b}	7,6±0,05^{A}	4,5±0,03^{B}	4,7±0,02^{B}	5,4±0,02^{B}
Août	10,3a±0,02^{a}	6,7±0,11^{b}	7,1±0,03^{b}	7,7±0,03^{b}	12,6±0,32^{A}	7,9±0,13^{B}	8,1±0,03^{B}	8,9±0,04^{AB}
Octobre	9,6a±0,01^{a}	5,8±0,11^{b}	5,3±0,15^{b}	7,1±0,06^{b}	10,80±0,10^{A}	6,7±0,02^{B}	7,2±0,02^{B}	8,4±0,18^{AB}

Les moyennes de la même ligne de branche témoin et branche incisée, suivies par la même lettre ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 4.4: Effet de l'incision annulaire et de variation du rapport feuille/fruit sur l'amidon (mg g^{-1} MS) du bois de l'olivier cultivar Picholine en 'année plus'.

	Branche témoin				Branche incisée			
	1/0	1/1	2/1	3/1	1/0	1/1	2/1	3/1
Juillet	8,4±0,19^{a}	7,1±0,10^{b}	7,5±0,27^{b}	9,2±0,27^{ab}	11,4±0,08^{A}	8.9±0,21^{C}	10,2±0,15^{B}	11,1±0,08^{AB}
Août	13,5±0,11^{a}	10,8±0,14^{b}	11.1±0,04^{b}	12,2±0,11^{ab}	15,7±0,22^{A}	11.9±0,28^{B}	12,3±0,12^{B}	13,4±0,10^{AB}
Octobre	12,8±0,12^{a}	8,1±0,28^{b}	7.6±0,10^{b}	10,1±0,20^{ab}	12,9±0,52^{A}	9.8±0,51^{C}	10,5±0,18^{B}	11,7±0,12^{B}

Les moyennes de la même ligne de branche témoin et branche incisée, suivies par la même lettre ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

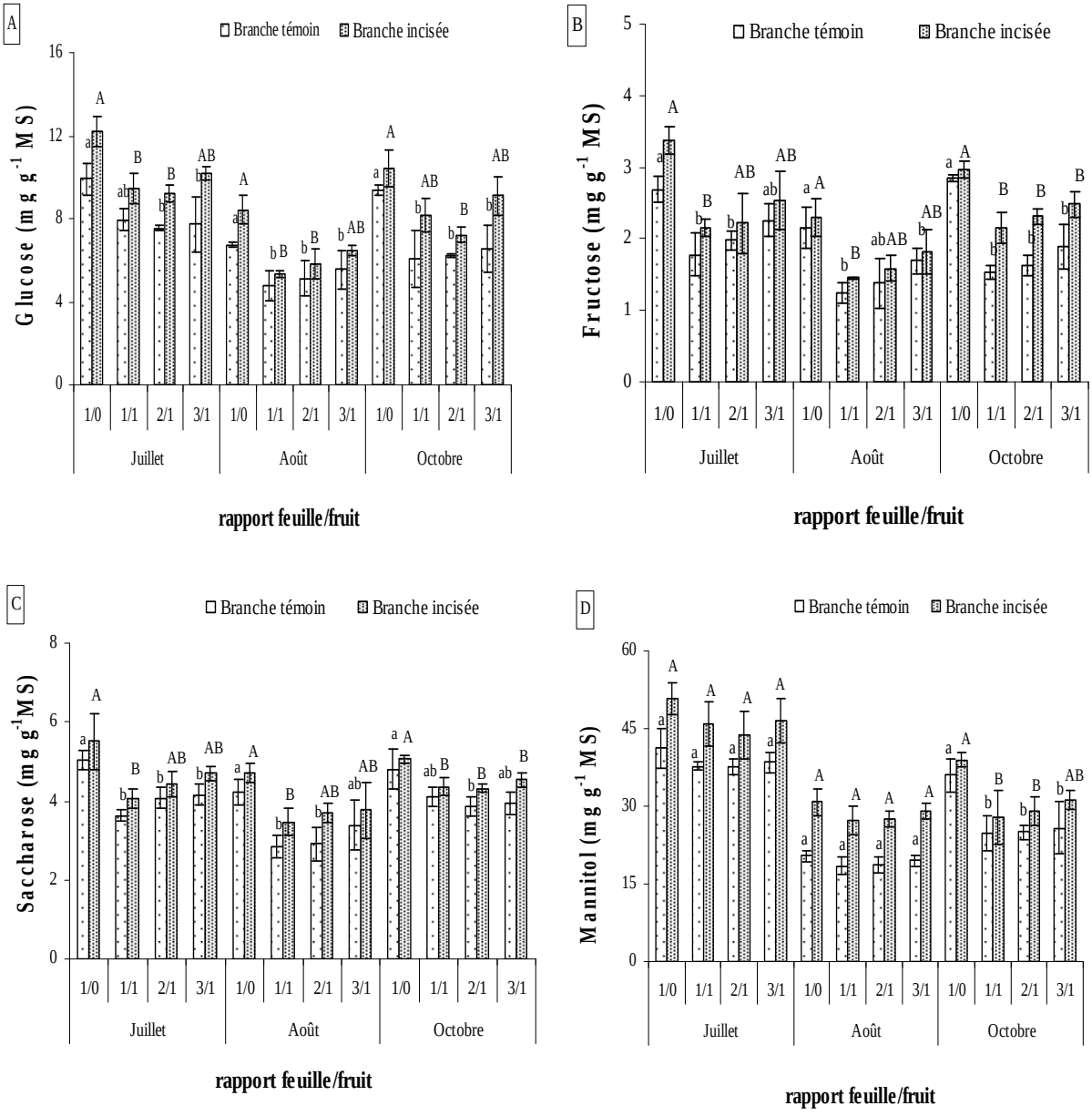


Figure 4.5: Effet de l'incision annulaire et de variation du rapport feuille/fruit sur la teneur foliaire en fructose (A), glucose (B), saccharose (C) et mannitol (D) (mg g^{-1} MS) chez l'olivier (*Olea europaea* L.) cv. Picholine. Les moyennes ± SE (n=3) suivies par des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (Test de Tukey HSD)

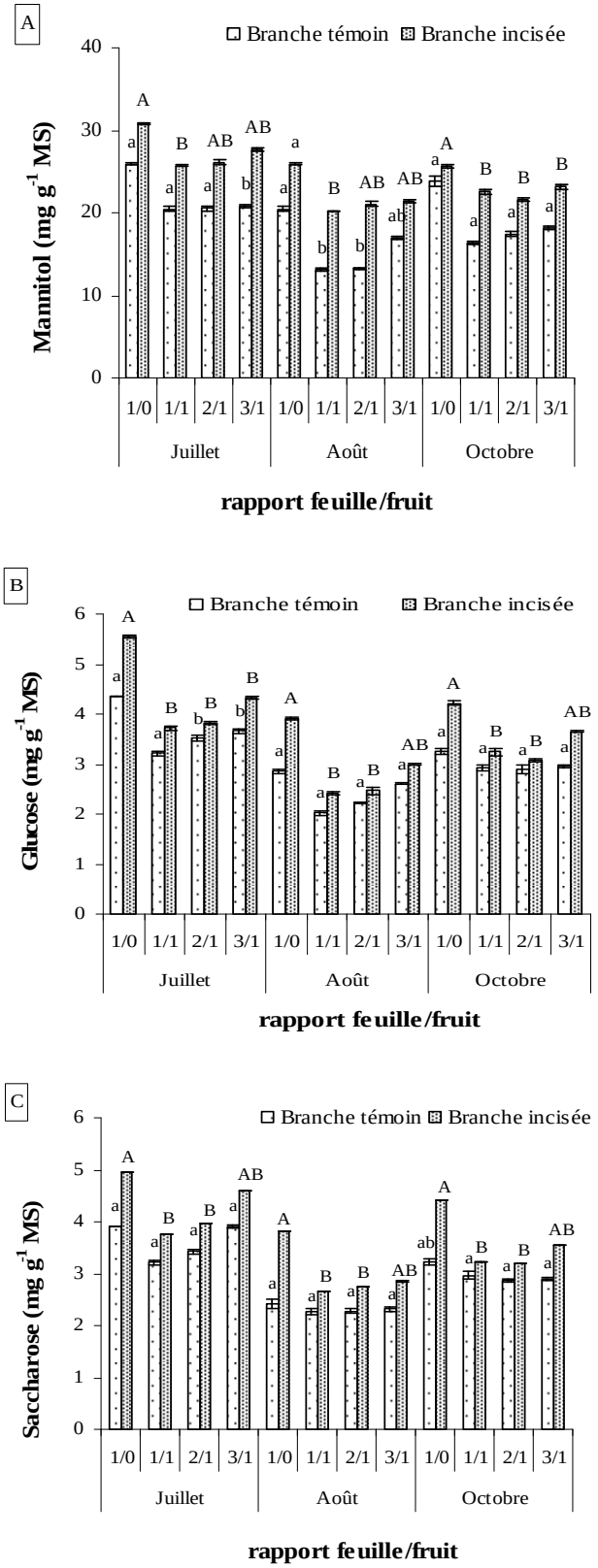


Figure 4.6: Effet de l'incision annulaire et de variation du rapport feuille/fruit sur la teneur du bois en mannitol (A), glucose (B) et saccharose (C) (mg g^{-1} MS) chez l'olivier (*Olea europaea* L.) cv. Picholine. Les moyennes ± SE (n=3) suivies par des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (Test de Tukey HSD).

Tableau 4.6: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur la teneur foliaire en mannitol, glucose, fructose et saccharose.

	Mannitol	Glucose	Fructose	Saccharose
Incision annulaire	0,001	0,001	0,006	0,005
Rapport feuille/fruit	ns	0,000	0,000	0,000
Date	0,000	0,000	0,000	0,000
Incision annulaire x rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns

ns: non significatif

Tableau 4.7: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur la teneur du bois en mannitol, glucose et saccharose.

	Mannitol	Glucose	Saccharose
Incision annulaire	ns	0,005	0,000
Rapport feuille/fruit	0,003	0,000	0,016
Date	0,044	0,000	0,000
Incision annulaire x rapportfeuille/fruit	ns	ns	ns

ns: non significatif

4.3.3 Effet de l'incision annulaire et de différents rapports feuille/fruit sur la qualité des fruits

Les rapports feuille/fruit n'ont pas d'influences significatives sur la teneur des fruits en sucres soluble (figure 4.7-tableau 4.9). Ces teneurs varient en fonction du stade de développement, le glucose et le saccharose diminuent progressivement avec la maturation. En revanche la teneur en mannitol et en fructose augment au cours du processus de maturation. Au début du mois d'octobre, la teneur en mannitol est plus élevée que celle du glucose, du fructose et du saccharose (figure 4.7). Aucun effet significatif de la charge en fruits n'a été observé sur l'amidon de la pulpe (tableau 4.8-tableau 4.5). Pour les différents traitements, la teneur la plus faible des fruits en amidon est enregistrée en octobre. Durant les trois stades de la croissance fructifère, l'incision annulaire accroit l'amidon des fruits.

L'incision annulaire et les rapports feuille/fruit améliorent le poids frais et sec des olives (figure 4.8). Au 3ème stade de la croissance des fruits, l'incision annulaire accentue le poids sec de 31%, 28 % et 32% respectivement pour les rapports 1/1; 2/1 et 3/1 par comparaison aux branches témoins. L'incision annulaire améliore de façon significative le calibre des

fruits, et ce durant les différents stades de la croissance fructifère (tableau 4.10). Sur la branche non incisée, l'effet du rapport feuille/fruit est moins prononcé sur le calibre des fruits par rapport à la branche incisée. Par contre, le rapport élevé (3/1) accroit le calibre des fruits sur branches incisées et non incisées. La croissance diamétrale et longitudinale s'accroît avec la réduction de la charge (rapport feuille/fruit élevé) sur branches incisées ou témoins.

Tableau 4.8: Effet de l'incision annulaire et de la variation du rapport feuille/fruit sur la teneur des fruits (mésocarpe) en amidon (mg g^{-1} MS) de l'olivier cultivar Picholine en 'année plus'.

	Branche témoin			Branche incisée		
	1/1	2/1	3/1	1/1	2/1	3/1
Juillet	8,5±0,50^{a}	8,7±0,11^{a}	8,1±0,17^{a}	9,7±0,23^{A}	9,6±0,10^{A}	9,9±0,03^{A}
Août	7,2±0,07^{a}	7,4±0,24^{a}	7,7±0,37^{a}	9,5±0,22^{A}	10,2±0,35^{A}	10,2±0,09^{A}
Octobre	6,6±0,19^{a}	6,8±0,03^{a}	6,5±0,09^{a}	7,4±0,11^{A}	8,2±0,02^{A}	8,2±0,24^{A}

Les moyennes de la même ligne de branche témoin et branche incisée, suivies par la même lettre ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

L'influence de l'incision annulaire sur la croissance diamétrale est plus prononcée au stade de développement du noyau (21 juillet) par comparaison au stade de durcissement du noyau (31 août) et de développement de mésocarpe (03 octobre). Au dernier stade de mesure, l'incision annulaire augmente la croissance longitudinale de 16%; 8% et 12% et la croissance diamétrale de 11,5%; 12% et 9% respectivement pour les rapports 1/1; 2/1 et 3/1.

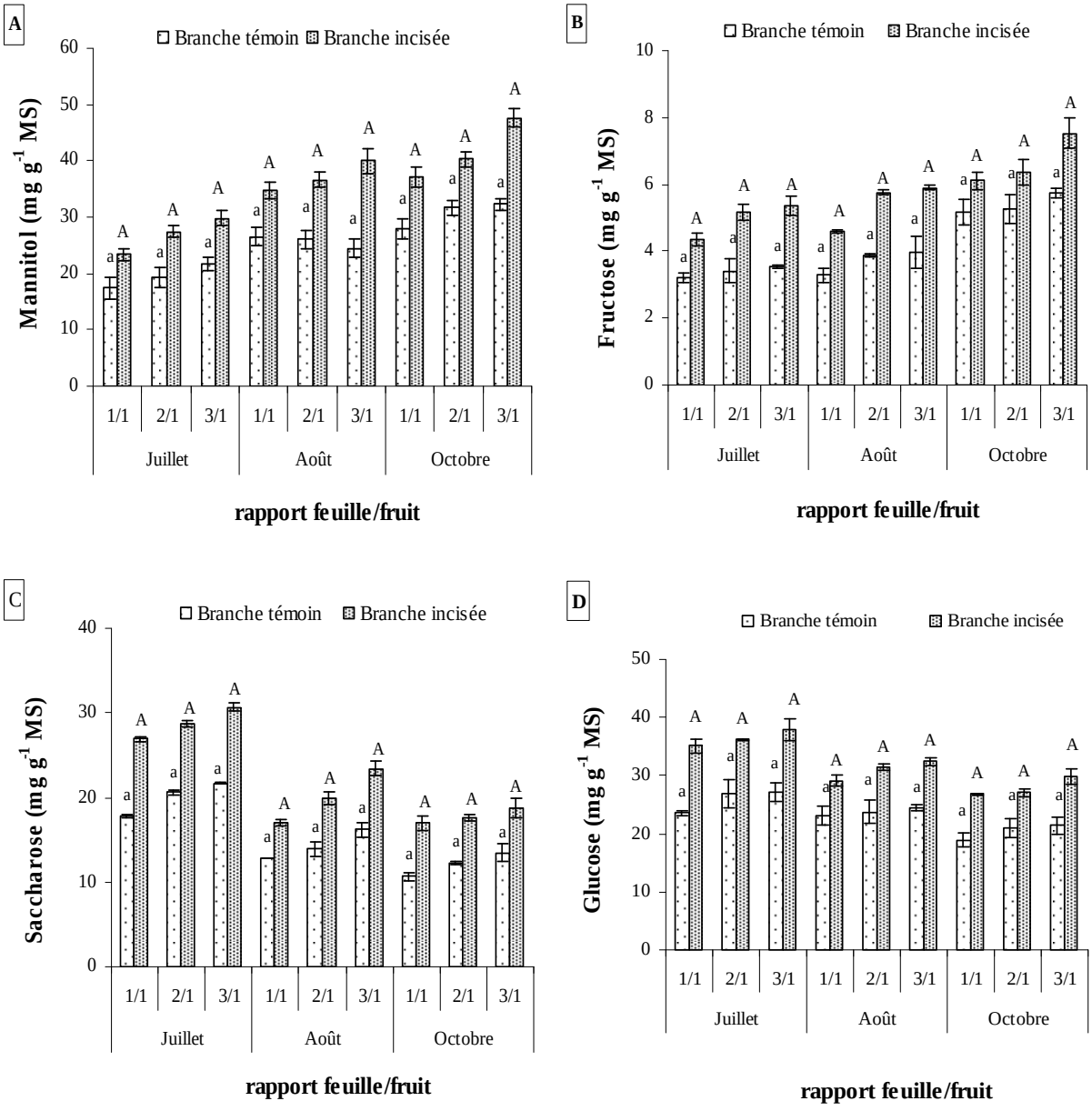


Figure 4.7: Effets de l'incision annulaire et de la variation du rapport feuille/fruit sur la teneur des fruits (mésocarpe) en mannitol (A), fructose (B), saccharose (C) et glucose (D), chez l'olivier (*Olea europaea* L,) cv. Picholine. Les moyennes ± SE (n=3) suivies par des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (Test de Tukey).

Tableau 4.9: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur la teneur des fruits en mannitol, glucose, fructose et saccharose.

	Mannitol	Glucose	Fructose	Saccharose
Incision annulaire	0,033	0,000	0,000	0,000
Rapport feuille/fruit	0,049	ns	ns	ns
Date	0,015	0,003	0,000	0,000
Incision annulaire x rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns

ns: non significatif

Tableau 4.10: Valeurs p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur Poids sec, poids frais, croissance longitudinale et diamétrale des olives.

	Poids sec	Poids frais	Croissance longitudinale	Croissance diamétrale
Incision annulaire	0,000	0,084	0,000	0,004
Rapport feuille/fruit	0,000	0,038	0,001	0,016
Date	0,000	0,000	0,000	0,000
Incision annulaire x rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns

ns: non significatif

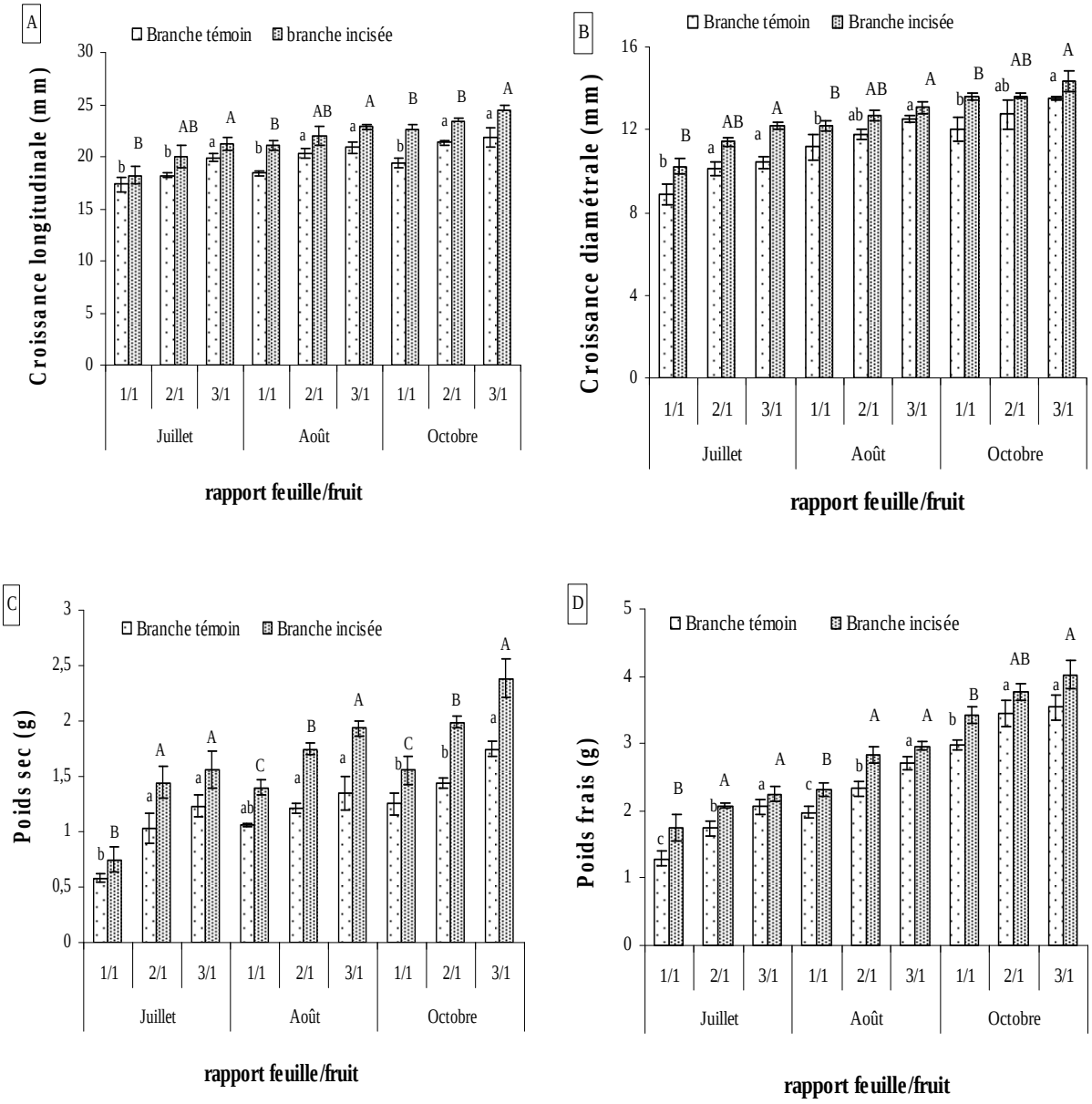


Figure 4.8: Effet de l'incision annulaire et de la variation du rapport feuille/fruit sur la croissance longitudinale (A); la croissance diamétrale (B); le poids sec (C) et le poids frais (D) de l'olivier (*Olea europaea* L,) cv. Picholine. Les moyennes ± SE (n=3) suivies par des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de 5% (Test de Tukey HSD).

4.4 Discussion

4.4.1 Variation saisonnière de la photosynthèse nette et des carbohydrates foliaires

Chez l'olivier, la photosynthèse est caractérisée par une variation saisonnière très marquée (chapitre 3). Cette variation peut être influencée par la température, quelle soit élevée ou faible, qui affecte l'intégrité des chloroplastes, la diffusion et la réflexion de la lumière. De même dans cet essai, les valeurs les plus élevées de la photosynthèse, la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2 sont enregistrées en Juillet et Octobre, le moment où la température moyenne de l'air est respectivement de 26°C et 20°C. Les valeurs les plus faibles sont observées au mois d'août (T° air =29°C).

En autre, une chute du rendement quantique du PSII et du taux de transfert des électrons a été observée durant le mois d'août. Ces données témoignent de l'installation d'un stress hydrique. La réduction du rendement quantique du PSII par le stress hydrique est observée chez l'olivier par Kasraoui et al. (2006), Boussadia et al. (2008) et Rousseaux et al. (2008) et chez d'autres espèces comme la vigne (Flexas et al., 1998), *l'Araucaria* (Rocha Liberato et al., 2006) et l'*Argania spinosa* développée sous bioclimat semi aride méditerranéen (Diaz-Barradas et al., 2010) La contrainte hydrique provoque une perturbation au niveau des réactions photochimiques de la photosynthèse, avec blocage du transfert d'électrons entre LHC et PSII (Angelopoulos et al., 1996). La diminution du taux d'assimilation du CO_2 dans les feuilles suite à la fermeture des stomates provoque une inhibition de la photosynthèse, ce qui engendre une augmentation de la dissipation de l'énergie d'excitation du PSII, entrainant des photo-endommagements des centres réactionnels du PSII (Angelopoulos et al., 1996).

Comme déjà démontré dans le chapitre 3, la diminution de l'assimilation photosynthétique sous conditions contraignantes caractéristiques du mois d'août provoque la réduction des sucres solubles. Alors que, nos données dans cet étude montrent que le déficit hydrique et les hautes valeurs de la températures ne provoquent pas l'augmentation du mannitol foliaire comme déjà noté chez ce cultivar en année d'alternance moins (chapitre 3), et comme elle a été observée par plusieurs auteurs (Stoop et al., 1996; Tattini et al., 1996; Ben Ahmed et al., 2009; Chehab et al., 2009). La réduction de la teneur foliaire en mannitol par le stress abiotique chez la Picholine en année d'alternance plus peut être attribué à la forte demande des organes puits des arbres à forte charge en fruits, vu l'importance du mannitol dans la translocation des métabolites et dans le métabolisme des fruits en développent (Conde et al. 2008). Ainsi que, nous avons remarqué une augmentation de la teneur foliaire en amidon, les

concentrations en année d'alternance plus (chapitre 4) ne sont que la moitié que celles enregistrées en année d'alternance moins (chapitre 3).

4.4.2 Effet de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur les échanges gazeux

L'incision annulaire et la faible charge en fruit (rapport feuille/fruit élevé) réduisent la photosynthèse nette (A_n) et la conductance stomatique (g_s). Pour les différents traitements, la diminution de la photosynthèse s'associe à la réduction de g_s. Ceci atteste d'un contrôle stomatique de la photosynthèse (Brodribb, 1996; Urban et al., 2004; Diaz-Espejo et al., 2007). Cette diminution n'a pas été accompagnée d'une augmentation de la concentration intercellulaire en CO_2. Proietti (2000), signale une diminution de C_i avec la réduction de A_n. Cela est expliqué par la fermeture des stomates comme conséquence de la diminution de g_s. Nos résultats sont différents de ceux de Syvertsen et al. (2003), Centritto et al. (2005) et Diaz-Espejo et al. (2007), qui ont montré une forte corrélation entre photosynthèse nette et la concentration intercellulaire en CO_2. La chute de la photosynthèse par la faible charge en fruits chez le *Mangifera indica* n'est pas associée à une réduction de la concentration intercellulaire en CO_2. Urban et al. (2004) impute cette diminution de la photosynthèse à une réduction des paramètres de la capacité photosynthétique. La diminution de A_n et g_s à la suite de l'application de l'incision annulaire et la faible charge en fruits peut être attribuée à l'accumulation des photoassimilats, ce qui implique un contrôle de A_n (Therios, 2005). L'accumulation des photoassimilats par la limitation de la capacité des organes puits, a un rôle important dans la régulation de la photosynthèse (Boussingault, 1868). Chez l'olivier cv. Frantoio, la réduction de A_n avec une C_i élevée par l'application de l'incision annulaire au niveau des rameaux fructifères avec un rapport feuille/fruit élevé, suggère que la dépression de la photosynthèse peut être le résultat d'un rétro -contrôle négatif de la photosynthèse par un tel processus (Proietti et al., 2006). Notre étude montre une corrélation négative entre l'amidon et la photosynthèse foliaire (forte teneur en amidon, faible photosynthèse). La manipulation sources-puits engendrant l'accroissement du rapport source/puits amène à une diminution de la photosynthèse nette, lorsque la production d'assimilats est supérieure à la capacité de leur consommation. Une sorte de stress dans ce cas se produite par accumulation du saccharose dans les feuilles (Proietti et Tombesi, 1990).

Nos résultats montrent que l'effet de la réduction de la demande des organes puits (incision annulaire, décapitation et réduction de la charge en fruit) est significatif à toutes les dates de mesure. Ces résultats sont identiques à ceux rapportés chez des arbres fruitiers par plusieurs auteurs tels que Ben Mimoun et al. (1996), Iglesias et al. (2002), Urbaine et Léchaudel (2005)

qui ont montré que la photosynthèse faible s'est associée à un rapport feuille/fruit élevé. Par contre, chez l'olivier, Proietti et al. (2006) montrent que sur les rameaux non incisés, aucune différence n'a été observée. Sur les rameaux incisés, A_n est plus faible pour un rapport feuille/fruit élevé. De même, la réduction de la taille du puits par la décapitation n'affecte pas A_n et g_s (Tashiro et al., 1993). La limitation du puits végétatif par décapitation augmente la capacité de développement d'autres puits. L'accumulation des photoassimilats dépend de l'équilibre entre la photosynthèse et l'utilisation ses produits par les processus de la croissance de la plante (Paul et Foyer, 2001).

4.4.3 Effet du rapport feuille/fruit et de l'incision annulaire sur la teneur en carbohydrates des feuilles et du bois

Dans notre étude, l'incision annulaire et le rapport feuille/fruit élevé augmentent la teneur des feuilles et du bois en carbohydrates. La perturbation de l'équilibre source-puits altère les carbohydrates foliaires (Iglesias et al., 2002). Cet effet est déjà rapporté chez l'olivier d'huile par Proietti (2006), qui a montré que la teneur foliaire en amidon et en sucres est plus élevée au niveau des rameaux incisés avec un rapport feuille/fruit élevé. Chez le *Citrus*, l'incision annulaire et l'éclaircissage provoquent l'accumulation des carbohydrates en particulier l'amidon (Goldschmidt, 1985; Mataa, 1998; Iglesias et al., 2002). La teneur élevée de l'amidon et des sucres solubles dans les rameaux sans fruits résulte de l'absence des puits. Urban et al. (2004), indiquent chez le manguier que la concentration en sucres non structuraux est plus élevée dans le cas d'une faible charge en fruits, par rapport à la charge élevée ce qui suggère que la forte teneur en carbohydrates est induite par l'accumulation photosynthétique résultant des changements des relations source-puits. Un rapport feuille/fruit élevé sur les branches incisées correspond à une modification dans l'équilibre source-puits. La production d'assimilats dépasse la capacité d'utilisation, ce qui produit l'accumulation des carbohydrates (Urbain et Léchaudel, 2005). L'augmentation du rapport feuille/fruit et la décapitation augmentent l'amidon des feuilles et du bois. Cette augmentation est due à la réduction de la consommation des carbohydrates par les puits.

L'accumulation de l'amidon dans le bois peut jouer un rôle de maintien de l'équilibre entre la production et la consommation des assimilats (Yoshioka et al., 1988). Chez l'olivier, l'amidon est la principale forme de stockage des carbohydrates (Braham, 1984). Les feuilles sont les principaux organes de stockage des sucres. De même, les tiges et le bois peuvent à leur tour être considérés comme organes d'accumulation des carbohydrates (Gupta et Kaur, 2000). La faible demande des organes puits provoque une accumulation de saccharose dans le phloème

des feuilles source. Ceci inhibe la décharge du phloème au niveau des puits, provoquant une accumulation mésophyllienne des sucres et une diminution de la photosynthèse (Chiou et Bush, 1998; Vaughn et al., 2002). La réduction de la photosynthèse par l'intermédiaire du saccharose est alors une forme de rétro-contrôle négatif de la photosynthèse (Sheen, 1990).

4.4.4 Effet du rapport feuille/fruit et de l'incision annulaire sur la qualité des fruits

Chez le *Citrus*, l'incision annulaire a été appliquée dans le bute d'augmenter la teneur en sucres des fruits (Rivas et al., 2006). De même, dans notre étude, nous avons montré que l'incision annulaire augmente la concentration des sucres (mannitol, glucose, saccharose et fructose) au niveau de la pulpe. Pour tous les traitements, les teneurs les plus élevés en mannitol et en fructose sont observés au 3ème stade de la croissance des fruits. Par contre, le saccharose et le glucose diminuent avec la maturation des fruits. Chez le cultivar Hojiblanca (olivier de table), Marsilio et al. (2001) ont indiqué que le glucose est le principal sucre soluble au niveau des fruits. Ce sucre diminue progressivement au cours de la maturation. Le saccharose diminue de façon remarquable à la véraison, alors que le fructose augmente considérablement avec la maturation. Le niveau le plus élevé en mannitol est détecté dans les olives noirs. Dans notre étude, au début de la période de maturation des fruits, le mannitol est l'élément le plus dominant pour tous les traitements. Le mannitol dans les olives peut être d'une importance particulière dans la transformation métabolique et la synthèse du produit de stockage spécifique de fruits (Wodner et al., 1988).

L'incision annulaire appliquée après la nouaison améliore le calibre et le poids des olives. Ceci est également observé chez l'olivier par Proietti et al. (2006), le citrus par Wright (2000), l'avocatier par McNeil et Parsons (2003) et *Ilex aquifolium* par Obeso (1998). La suppression de l'écorce (y compris) le phloème bloque le flux descendant des photoassimilats vers les racines. Ces produits photosynthétiques sont ensuite utilisés par la partie supérieure de l'arbre pour augmenter le taux de la nouaison (McNeil et Parsons, 2003). Chez la vigne, l'ajustement de la charge et la suppression des pousses végétatives sont effectués afin d'améliorer la qualité des fruits (Quereix et al., 2001). Dans notre cas, la réduction de la charge sur les rameaux fructifères améliore le développement des fruits. Chez le cultivar 'Carolea', Inglese (1999) souligne une interaction significative entre le développement du fruit et la charge des rameaux. Cette dernière affecte principalement le calibre du fruit grâce à des changements dans le taux de la croissance des fruits. Chez l'olivier, le poids frais des fruits augmente avec

le rapport source/puits. Il varie de 1,7 g fruit^{-1} pour les arbres à forte charge à 2,5 g fruit^{-1} en cas de faible charge (Trentacoste et al., 2010). Les fruits sont les puits majeurs sur un rameau fructifère et ils peuvent représenter plus de 65% de la matière sèche. Un rapport source/puits faible réduit la quantité des assimilats transloquées vers les organes puits. Ceci induit une concurrence entre les organes puits et limite leur taux de croissance, qui dépend aussi de la capacité de déchargements de métabolismes glucidiques transférés (Morandi et al., 2008).

4.5 Conclusion

Les résultats de la présente étude démontrent que l'incision annulaire entraine une réduction de la photosynthèse nette, de la conductance stomatique et de la concentration intercellulaire en CO_2. La diminution de la photosynthèse foliaire est surtout plus évidente sur les rameaux sans fruits. En autre, l'incision annulaire augmente la teneur en amidon et en sucres solubles dans les feuilles, tiges et fruits. Les résultats montrent que le rétro-contrôle de la photosynthèse foliaire du cultivar Picholine par la relation source/puits est fortement lié à l'accumulation des carbohydrates. L'application de l'incision annulaire après la nouaison a des effets positifs sur la qualité des fruits. De même, la forte réduction de la charge en fruits (rapport feuille /fruit elevé) sur le rameau des branches incisées et non incisées, améliore le poids et le calibre des fruits.

Chapitre 5

Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la répartition des carbohydrates entre les organes sources et puits

Chapitre 5

Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la répartition des carbohydrates entre les organes sources et puits

Résumé

Pour déterminer les effets de la variation en assimilats carbonés sur l'activité photosynthétique, la qualité des fruits et la teneur en carbohydrates des organes sources et puits, un essai a été installé en plein champs sur un cultivar d'olivier de table la 'Picholine'. La manipulation de la disponibilité en assimilats a été faite par l'application de l'incision annulaire, des rapports source/puits (1 feuille/1 fruit et 3 feuilles/1 fruit) sur des rameaux fructifères et la réduction de la taille des puits végétatifs par la décapitation des rameaux. Les résultats obtenus montrent que l'incision annulaire favorise la formation des nouvelles unités de croissance végétative, et augmente la teneur en matière sèche. La teneur foliaire en carbohydrates (sucres solubles et amidon) a été affectée par la réduction de la taille des puits végétatifs, et par la forte disponibilité des assimilats, induite par l'incision annulaire. Mais, l'effet de réduction de la taille du puits fructifère est négligeable. Par contre, aucune différence n'a été observée sur la teneur des olives en carbohydrates en fonction de différentes disponibilités en assimilats carbonés. Les échanges gazeux se sont montrés significativement différents entre les traitements. L'incision annulaire et la décapitation diminuent la photosynthèse nette, la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2. La surface foliaire disponible par fruit influence certains paramètres qualitatifs des fruits, avec un effet plus prononcé sur les branches incisées. L'activité photosynthétique et la qualité des fruits sont plus sensibles à la décapitation que le rapport feuilles/fruit. L'effet positif de la forte disponibilité des assimilats par incision annulaire est remarquable à différents stades du cycle annuel du cultivar Picholine.

Mots clés: Puits végétatif, photosynthèse, *Olea europaea*, sucres solubles, rapport pulpe/noyau

5.1 Introduction

Au niveau de la plante, les relations source-puits déterminent la répartition des assimilats entre les différents organes, donc la croissance, la productivité et la survie de la plante entière (Minchin, 2007). Les feuilles sont les principales sources d'assimilats. Les autres organes sont des puits. La force d'un puits est sa capacité d'utiliser les photoassimilats et de les procurer en cas de faible disponibilité (Minchin et Thorpe, 1996). Elle est déterminée par la taille du puits et l'activité des organes sources et puits (Connor et Fereres, 2005). De même, la force d'un puits est influencée par la disposition des feuilles le long du rameau. En effet, la translocation des assimilats par les feuilles vers les organes puits varie avec leur stade de développement. Les feuilles entièrement développées exportent les photoassimilats vers les jeunes feuilles. Les feuilles basales (adultes) les distribuent vers les racines, et les feuilles intermédiaires les envoient dans les deux directions (Marchi et al., 2005 b). Chez l'olivier les jeunes feuilles deviennent assimilatrices quant elles atteignent approximativement 10 à 30% de leur taille finale (Marchi et al., 2005 a), bien que leur photosynthèse reste inferieur à celle de feuilles âgées de plus d'un an jusqu'à elles atteignent environ 5-6 mois (chapitre 3). La teneur en carbohydrates des organes puits est contrôlée à la fois par le puits lui-même (taille) et par la source (surface foliaire) (Génard et al., 1996). Les effets de la taille des organes puits au niveau de l'arbre se traduisent de plusieurs manières, comme la réduction ou l'augmentation de la photosynthèse (Schlechter et al., 1994, Iglesias et al., 2002, Urban et al., 2004, Urban et Léchaudel, 2005, Proietti et al., 2006), l'amélioration de la translocation des assimiltas vers les organes puits (Dag et al., 2010; Martin-Verdor et al., 2011) et la forte production de matière sèche par unité de surface foliaire (Flore et Layne, 1999). La croissance végétative et le développement de nouveaux organes est sous la contrôle des facteurs internes (physiologiques) et externes (facteurs environnementaux) (Génard et al., 1998). Le flux d'assimilats entre organes sources et puits dépend du degré d'utilisation et de production des assimilats. Dans le cas d'un approvisionnement insuffisant pour la croissance et l'activité, les puits seront en compétition pour les assimilats avec des effets variables sur la productivité et la survie de la plante (Minchin et Thorpe, 1996). La concurrence entre les organes sources peut être pour les différentes utilisations d'assimilats carbonées (croissance, transpiration et protection) avec une priorité pour la protection (Minchin, 2007). Le rapport feuille/fruit est un indicateur de la taille de source par fruit. L'augmentation de la surface foliaire ou la réduction de la charge conduit à une bonne qualité des fruits (Flore et Lyne, 1996). Le calibre des olives est généralement déterminé par les relations source-puits (Grossman et DeJong, 1995).

Le développement des nouvelles pousses chaque année est essentiel pour le maintien du processus reproductif, en favorisant l'apparition des bourgeons floraux l'année suivante. Le développement des nouvelles pousses est souvent contrôlé par la disponibilité en photoassimilats (Dag et al., 2010). Chez l'olivier, la croissance des nouvelles pousses commence à la fin d'hiver/début du printemps et se poursuit jusqu'au mi-automne (Lavee, 2006). Le cultivar Picholine en conditions irrigués a une seule vague de croissance printanière-estivale très active entre les stades de floraison et de nouaison où elle atteint plus de 40% de son allongement total. Elle se ralentit entre la nouaison et le grossissement des fruits, suite à une compétition au profit des fruits, pour s'arrêter en automne (Bignami et al., 1993 cité par Mezghani, 2009). Le développement du rameau est en compétition trophique avec la croissance des fruits pour les assimilats nouvellement fournis ou qui sont en réserves au niveau des différents organes de l'arbre (Proietti et al., 2006). Au niveau d'un rameau fructifère, les fruits accaparent les photoassimilats néo-synthétisés par les feuilles les plus proches (Proietti et Tombesi, 1996). L'hypothèse du rétrocontrôle négatif de l'activité photosynthétique par la perturbation de la relation source-puits a été vérifiée par des nombreuses manipulations, y comprise l'incision annulaire (Tashiro et al., 1993; Urban and Léchaudel, 2005; Proietti et al., 2006; Wu et al., 2008), la variation de la charge en fruits (Palmer et al., 1997; Proietti, 2000; Wünsche et Palmer, 2000; Vaast et al., 2005; Wu et al., 2008), et la suppression de la croissance végétative apicale (Tashiro et al., 1993; Matloobi et al., 2008).

La régulation de l'équilibre entre croissance végétative et fructifère détermine la productivité de l'olivier. L'objectif de ce travail est d'étudier la régulation et l'allocation de carbone au niveau des branches modèles chez le cultivar Picholine. Pour cette étude nous avons modifié les relations source-puits par l'incision annulaire et la taille du puits végétatif et/ou fructifère. Cette connaissance est nécessaire pour mieux gérer les techniques culturales.

5.2 Matériel et Méthodes

5.2.1 Site expérimental et matériel végétal

L'essai a été conduit dans un verger d'olivier de table en 2010, localisé dans la région d'Enfidha (paragraphe 2.1). Les observations ont été réalisées sur le cultivar Picholine en

année d'alternance 'moins'. Les oliviers ont été plantés depuis 1988; ils sont issus de boutures herbacées, avec un écartement en carré de 7m x 7m.

5.2.2 Dispositif expérimental

Avant la floraison (02 avril 2010), nous avons repéré six arbres ayant une canopée uniforme. Sur chaque arbre nous avons marqué dans la même direction, deux branches du premier ordre. Sur l'une, nous avons pratiqué l'incision annulaire pourtant sur le pourtour jusqu'à l'aubier (paragraphe 2.2.1). L'autre branche reste intacte (témoin). Sur chaque branche, nous avons marqué vingt rameaux fructifères sur lesquels nous avons appliqué deux rapports feuille /grappe florale (1 feuille/1 grappe florale (1/1) et 3 feuilles /1 grappe florale (3/1)). Dans un objectif de réduire la taille du puits végétatif, nous avons décapité les rameaux fructifères qui portent les rapports source/puits, par la suppression des nouvelles pousses apicales. La décapitation a été réalisée sur trois arbres (figure 5.2 A), et la croissance apicale de trois autres arbres a été maintenue continue (figure 5.2 B). Après la nouaison (29 mai 2010), nous avons corrigé les rapports afin d'obtenir deux rapports feuille/fruit (1 feuille/1 fruit (1/1) et 3 feuilles /1 fruit (3/1)) (figure 5.1).

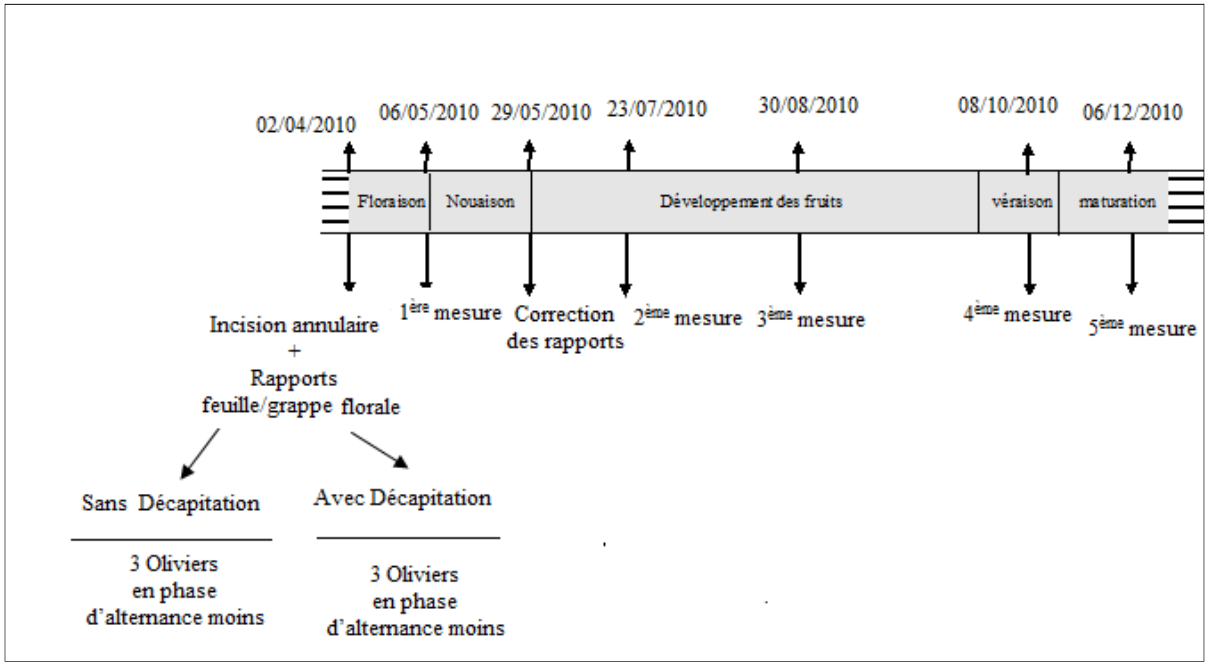


Figure 5.1: Représentation chronologique du dispositif expérimental (traitements et mesures).

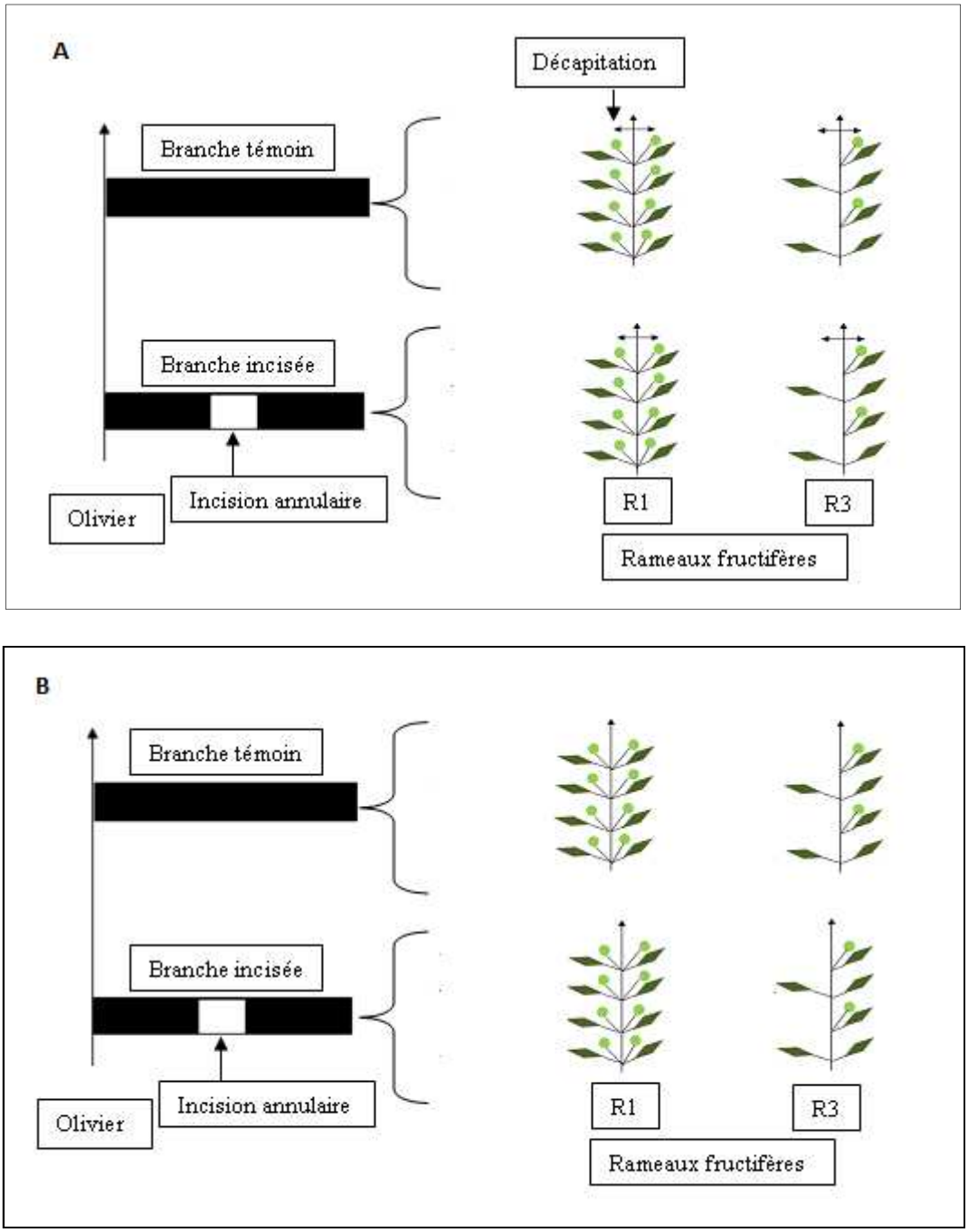


Figure 5.2: Représentation schématique des différents traitements (incision annulaire, rapports source/puits avec décapitation (A) et sans décapitation (B)). Avant la floraison les rapports sont: R1 (1 feuille/1 grappe florale), et R3 (3 feuilles/1 grappe florale), après la nouaison les rapports sont R1 (1 feuille/1 fruit) et R3 (3 feuilles/1 fruit).

5.2.3 Paramètres mesurés

Durant cinq stades du cycle phénologique annuel: i. début de la floraison (06 mai), ii. Premier stade de la croissance de fruits (23 juillet), iii. deuxième stade de la croissance de fruits (30 août), iv. véraison (18 octobre) et v. maturation optimale (06 décembre) (figure 5.1), nous

avons déterminé la photosynthèse nette A_n (µmol m^{-2} s^{-1}), la conductance stomatique g_s (mol $m^{-2}s^{-1}$) et la concentration intercellulaire en CO_2 C_i (µmol mol^{-1}). Les différents paramètres des échanges gazeux ont été mesurés entre 10:00h et 11:00h à l'aide d'un analyseur à gaz infrarouge (IRGA) portable (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA). Les mesures ont été effectuées sur trois feuilles adultes par rameau, et pour chaque traitement nous avons utilisé un seul rameau par arbre (3 arbres par traitement). Apres chaque mesure, les rameaux mesurés ont été coupés pour analyser la teneur en carbohydrates de feuilles et de fruits (amidon, mannitol, glucose, saccharose et fructose). Les sucres solubles sont déterminés par chromatographie échangeuse d'anions à pH élevé, avec détection ampérométrique pulsée (HPAEC/PAD) et l'amidon a été dosé par spectrophotomètre UV-VISIBLE, (Biotek Uvikon XL) à 340 nm. L'évaluation du calibre des fruits portés par les trois rameaux de chaque traitement a été effectuée par la mesure de la croissance diamétrale et longitudinale, le poids frais et secs, et le rapport pulpe/noyau (paragraphe 2.5). Au moment de l'installation de l'essai nous avons déterminé la longueur initiale des rameaux non décapités, ainsi que le nombre des feuilles et des nœuds. A l'issue de huit mois de l'application des différents traitements, nous avons mesuré l'allongement du rameau, le nombre et la longueur des nœuds et la teneur en matière sèche par unité de surface foliaire (LMA) de nouvelles pousses végétatives apparues.

5.2.4 Analyse statistique

Les données ont été traitées par le logiciel SPSS, version 16. Nous avons effectué l'analyse de variance (ANOVA) et les moyennes ont été séparées par le test de Tukey (Honestly significant différences, HSD) au seuil de 5%. Les résultats ont été représentés par les moyennes de trois répétitions ± les écarts types (SE, standard error).

5.3 Résultats

5. 3.1 Effets de la disponibilité en assimilats sur la croissance du puits végétatif

Le suivi de la croissance des rameaux fructifères portés par des branches incisées et des branches témoins (Tableau 5.1) montre un effet significatif de l'incision annulaire sur les différents paramètres de la croissance végétative (la teneur en matière sèche par unité de surface foliaire, l'allongement du rameau, la longueur et le nombre d'entre nœuds). Alors que,

l'allongement du rameau, le nombre et la longueur des entres nœuds ne sont pas sensibles aux rapports feuilles/fruit.

Sur les baranches incisées, le rapport feuille/fruit a des influences sur la teneur en matière sèche par unité de surface foliaire (LMA). Le rapport 3/1 avec incision annulaire augmente LMA de 11% par comparaison au rapport 1/1. Sur les branches témoins, l'augmentation est de 3%. L'application de l'incision annulaire avant la floraison permet un accroissement en longueur du rameau de 23% en moyenne, et ce pour les deux rapports, par comparaison aux rameaux portés par les branches témoins.

Au niveau des rameaux décapités et portés par les branches incisées, nous avons remarqué le développement d'une croissance végétative axillaire importante, cette croissance débute au premier stade de la croissance des fruits.

Tableau 5.1: Paramètres de la croissance de nouvelles pousses végétatives développées durant la période de l'application des différents traitements. Les paramètres sont mesurés à la fin de l'essai (mois de Décembre). LMA: c'est la teneur en matière sèche par unité de surface foliaire.

Traitement	Rapport	LMA (g m^{-2})	Allongement du rameau (cm)	Nombre d'entre-nœuds	Longueur d'entre-noeuds (cm)
Branche témoin	1/1	258,87±2,64^{c}	17,31±0,40^{b}	9,24±0,79^{b}	2,06±0,05^{b}
	3/1	267,33±3,51^{c}	17,54±0,47^{b}	8,95±0,09^{b}	2,12±0,11^{b}
Branche incisée	1/1	288,59±8,50^{b}	20,09±0,15^{a}	11,33±0,35^{a}	2,57±2,55^{a}
	3/1	320,19±4,72^{a}	21,13±0,20^{a}	11,66±0,57^{a}	2,55±0,05^{a}
Incision annulaire*		0,000	0,000	0,000	0,000
Rapport feuille/fruit		ns	ns	ns	ns
Incision annulaire x rapport feuille/fruit		ns	ns	ns	ns

Les moyennes de la même colonne de chaque paramètre suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles, au seuil de 5% (test de Tukey HSD).* Les trois dernières lignes du tableau représentent la p-valeur (p-value) obtenue par l'analyse de variance (ANOVA). ns: Effet non significatif.

5. 3.2 Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la teneur en carbohydrates des organes sources et puits

Les résultats de la teneur foliaire en sucres solubles (mannitol, glucose, saccharose et fructose) en fonction de la disponibilité en assimilats carbonés sont présentés par la figure 5.3 et le tableau 5.2. La teneur en mannitol n'est pas sensible à la variation du nombre des feuilles par fruit, mais pour les rameaux décapités un effet du rapport feuille/fruit sur la teneur en glucose et en fructose a été observé lors de certains stades de mesure. Le rapport élevé (3/1) accentue significativement la teneur en glucose et en fructose (figure 5.3 B et D). Durant les différents stades de mesure, la teneur en sucres solubles augmente par l'application de l'incision annulaire. L'effet de l'incision annulaire est plus prononcé pour les rameaux décapités par rapport aux rameaux non décapités. La différence entre rameaux décapités et non décapités diminue avec la maturation des fruits. Au mois de mai, l'incision annulaire accroit la teneur foliaire en sucres solubles totaux, en moyenne pour les deux rapports de 18% et 32% respectivement pour les rameaux non décapités et décapités. Au mois de décembre, l'augmentation est respectivement de 22% et 24% pour les rameaux non décapités et décapités.

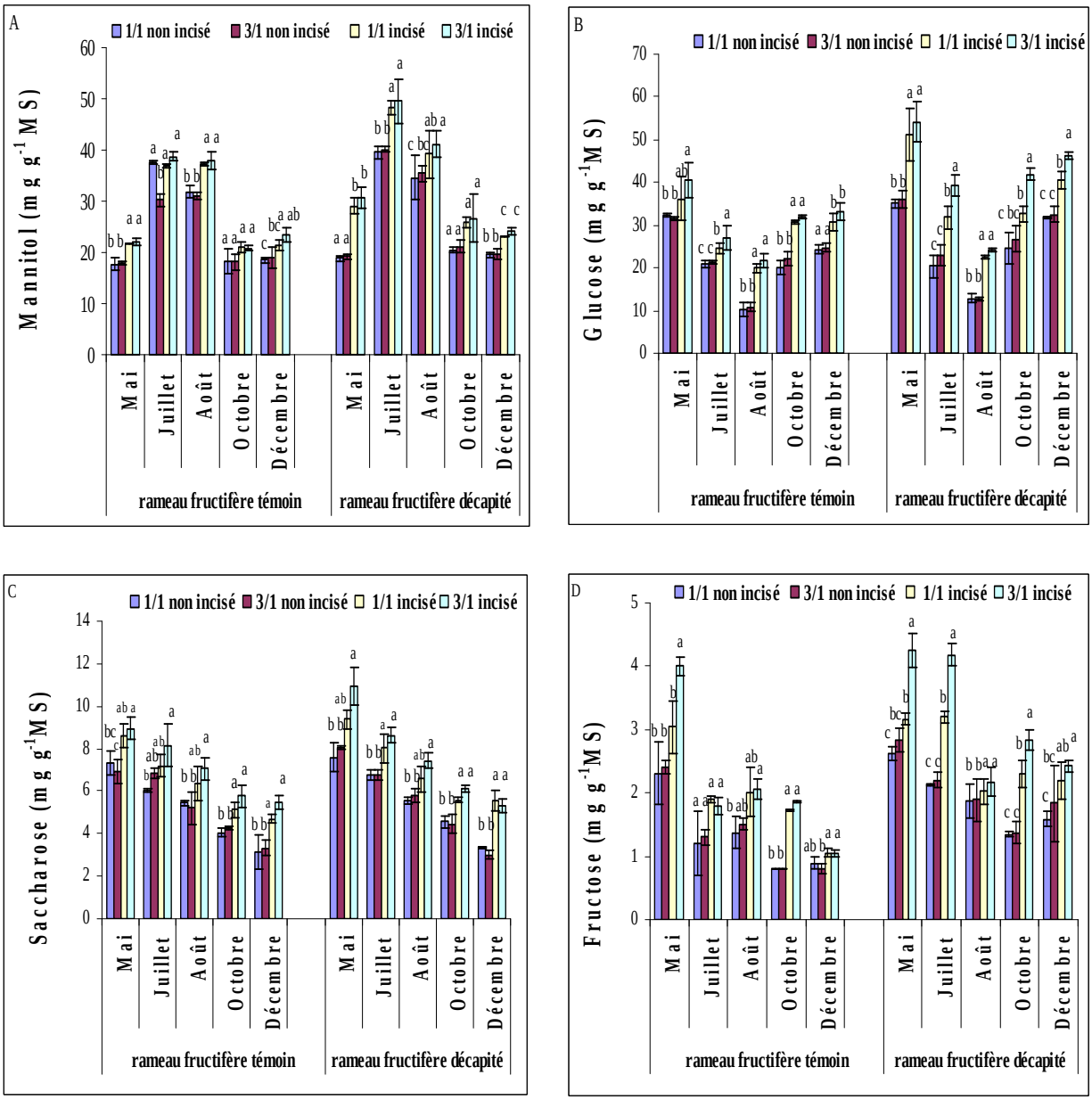


Figure 5.3: Teneur foliaire en mannitol (A), glucose (B), saccharose (C) et fructose (D) pour les différents traitements. Rapport 1 feuille/1 fruit sur branche non incisée (1/1 non incisée), rapport 3 feuilles/1fruit sur branche non incisée (3/1 non incisée), rapport 1 feuille/1 fruit sur branche incisée (1/1 incisée) et rapport 3 feuilles/1 fruit sur branche incisée (3/1 incisée). Les moyennes de chaque barre de diagramme, pour chaque mois suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre-elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Au travers des résultats représentés sur la figure 5.4, nous constatons que l'incision annulaire provoque une accumulation significative de l'amidon au niveau des feuilles (tableau 5.2). Les rapports feuille/fruit n'ont pas des effets significatifs sur l'amidon des rameaux portés par les branches non incisées. Le rapport élevé (3/1) augmente la teneur en amidon foliaire. Cette augmentation est plus prononcée pour les rameaux décapités et portés par les branches

incisées. La décapitation augmente la teneur foliaire en amidon par rapport aux rameaux non décapités. L'effet de la suppression du puits végétatif est plus prononcé pour le rapport élevé (3/1) des branches incisées avec une augmentation en moyenne pour les différentes dates, de l'ordre de 16%. Par contre, elle est de 9%, 13% et 13% respectivement pour les traitements 1/1 non incisé, 3/1 non incisé et 1/1 incisé. L'augmentation de la teneur en amidon en moyenne de différents traitements par la décapitation est plus importante au stade de véraison (octobre) et de maturation optimale (décembre). Elle est de l'ordre de 22%. Par contre, le taux d'augmentation de décapitation est de l'ordre de 7% en mai, 2% en juillet et 8% en août.

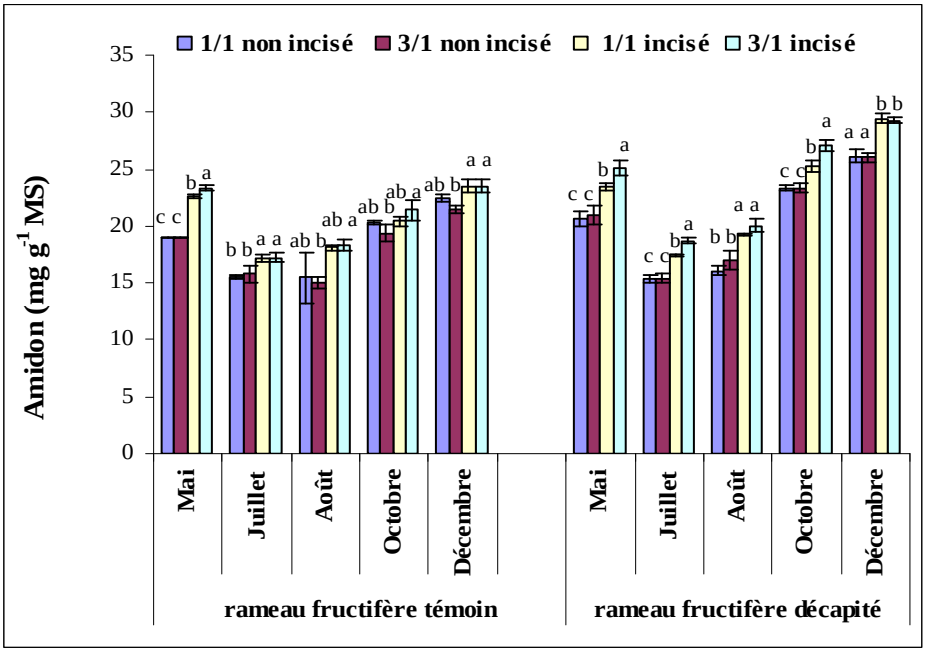


Figure 5.4: Teneur foliaire en amidon pour les différents traitements. Rapport 1 feuille/1fruit sur branche non incisée (1/1 non incisée), rapport 3 feuilles/1 fruit sur branche non incisée (3/1 non incisée), rapport 1 feuille/1 fruit sur branche incisée (1/1 incisée) et rapport 3 feuilles/1 fruit sur branche incisée (3/1 incisée). Les moyennes de chaque barre de diagramme pour chaque mois suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre-elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 5.2: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur la teneur foliaire en amidon, mannitol, glucose, saccharose et fructose.

	Amidon	Glucose	Mannitol	Saccharose	Fructose
Incision annulaire	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000
Décapitation	0,004	0,013	0,004	ns	0,000
Rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns	ns
Date	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

ns: Effet non significatif

À différents stades de la croissance fructifère, l'effet de la décapitation sur la teneur des fruits en amidon n'est pas significatif pour les branches témoins et incisées et ce pour les deux rapports feuille/fruit (figure 5.5). De même, l'application de l'incision annulaire et la variation du nombre des feuilles pour un fruit n'a aucun effet significatif, et ceci pour les rameaux décapités et non décapités. La teneur en amidon de la pulpe diminue avec la maturation des fruits (figure 5.5). Elle est de l'ordre de 15 mg g^{-1} MS au mois de juillet et de 5 mg g^{-1} MS au mois de décembre.

La teneur en sucres solubles (mannitol+glucose+saccharose+fructose, figure 5.5) montre une réduction durant les mois d'octobre et décembre. La teneur enregistrée en juillet et août est de l'ordre de 60 mg g^{-1} MS en moyenne pour les différents traitements et de 50 mg g^{-1} MS en octobre et décembre. Les données de figure 5.5 ne révèlent aucune différence significative entre les différents traitements. Durant les différents stades de mesure, l'effet de la décapitation n'est pas significatif (P= 0,433; P= 0,373; P= 0,973 et P= 0,128), et ce respectivement pour les traitements 1/1 non incisée, 3/1 non incisée, 1/1 incisée et 3/1 incisée.

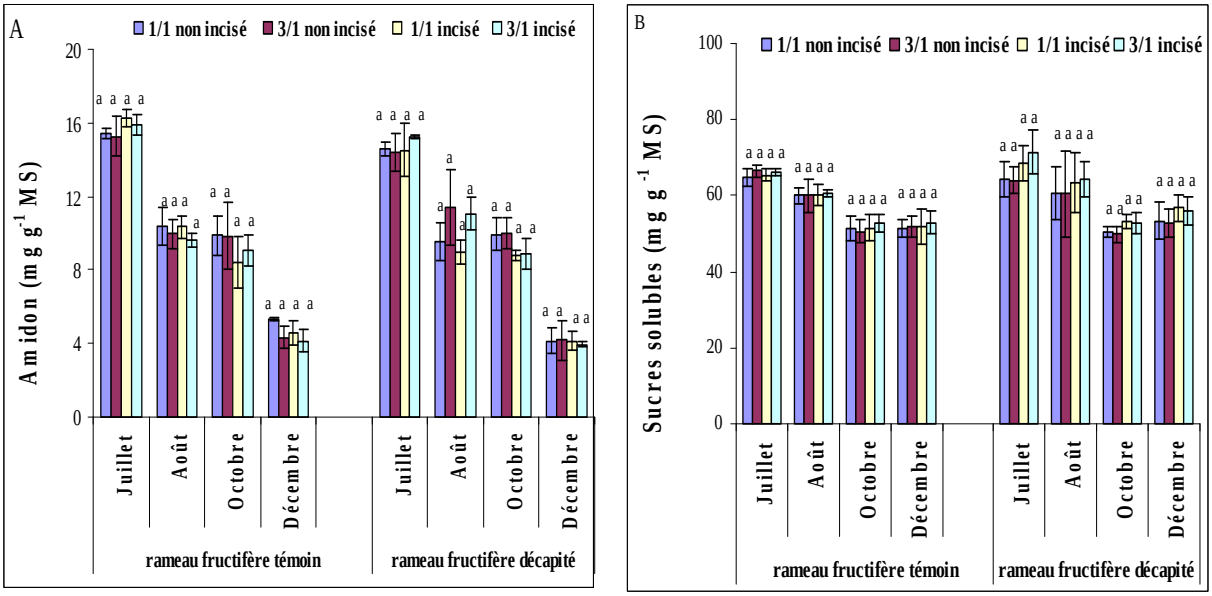


Figure 5.5: Teneur en amidon et en sucres solubles (mannitol +glucose+saccharose+fructose) des fruits (pulpe) pour les différents traitements. Rapport 1 feuille/1 fruit sur branche non incisée (1/1 non incisée), rapport 3 feuilles/1 fruit sur branche non incisée (3/1 non incisée), rapport 1 feuille/1 fruit sur branche incisée (1/1 incisée) et rapport 3 feuilles/1 fruit sur branche incisée (3/1 incisée). Les moyennes de chaque barre de diagramme pour chaque mois suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre-elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

5.3.3 Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur les échanges gazeux

L'observation des résultats des échanges gazeux (la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s), la transpiration (E) et la concentration intercellulaire en CO_2(C_i)) en fonction de la disponibilité en assimilats carbonés (figure 5.6-tableau 5.3) montre une diminution importante de A_n, g_s et E au cours des mois de Juillet et Août. La décapitation diminue la valeur de la photosynthèse nette. Cet effet est observé durant les différentes dates de mesure de tous les traitements. Sur les branches non incisées, la diminution de A_n est de 14% en moyenne pour les deux rapports et de 27% sur les branches incisées. La réduction de la photosynthèse par incision annulaire est plus prononcée pour les rameaux décapités. La diminution est de l'ordre de 8% et 9% respectivement pour les rapports 1/1 et 3/1, ayant une croissance végétative continue. Chez les rameaux décapités, la réduction de A_n est de 21% et 34% respectivement pour les rapports 1/1 et 3/1. L'effet de la décapitation sur la conductance stomatique en moyenne pour les deux rapports est de l'ordre de 29% et 45% respectivement pour les branches incisées et non incisées.

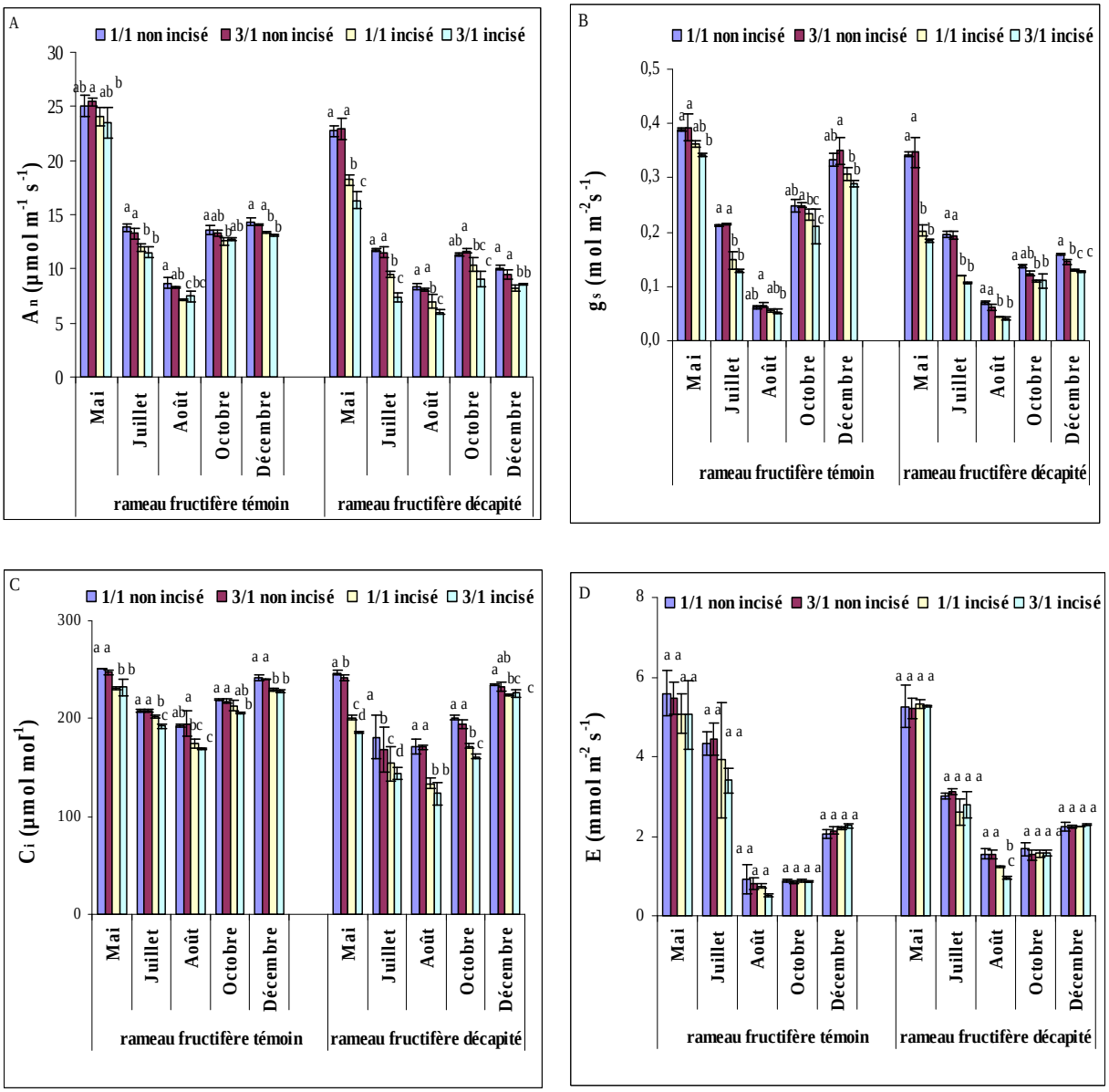


Figure 5.6: (A) Photosynthèse nette (A_n), (**B**) conductance stomatique (g_s), (**C**) concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) et (**E**) transpiration (E) mesurés sur des feuilles matures pour les différents traitements. Rapport 1 feuille/1 fruit sur branche non incisée (1/1 non incisée), rapport 3 feuilles/ fruit sur branche non incisée (3/1 non incisée), rapport 1 feuille/1 fruit sur branche incisée (1/1 incisée) et rapport 3 feuilles/1fruit sur branche incisée (3/1 incisée). Les moyennes de chaque barre de diagramme pour chaque mois suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre-elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 5.3: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s), la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) et la transpiration (E).

	A_n	g_s	C_i	E
Incision annulaire	0,043	0,013	0,000	ns
Décapitation	0,005	0,000	ns	ns
Rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns
Date	0,000	0,000	0,000	0,000

ns: Effet non significatif

5. 3.4 Effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur la croissance fructifère

Les résultats des paramètres de la croissance fructifère sont représentés par la figure 5.7 et tableau 5.4. Pour les rameaux décapités et non décapités, l'incision annulaire améliore les paramètres qualitatifs des fruits. La décapitation induit des effets positifs sur le poids sec et la croissance diamétrale et longitudinale qui se manifestent durant tous les stades de mesure. Pour le rapport pulpe/noyau cet effet n'apparaît pas durant les deux derniers stades. Alors que l'effet de l'augmentation de la surface foliaire par fruit a été enregistré durant toutes les dates de mesures. La réduction de la charge au niveau du rameau, provoque une augmentation en moyenne pour les branches incisées et témoins et aux différentes dates de mesures de 4%; 3%; 3% et 4%, respectivement pour le poids sec, le rapport pulpe/noyau, la croissance diamétrale et longitudinale, alors que la réduction de la taille du puits végétatif (décapitation) produit une augmentation de ces paramètres de 28%; 9%; 8% et 10%, respectivement pour le poids sec, le rapport pulpe/noyau, la croissance diamétrale et longitudinale. Sur les branches incisées et témoins, l'influence de l'augmentation du rapport feuille/fruit sur le calibre des fruits est plus prononcé pour les rameaux décapités que ceux à croissance végétative contenue. L'effet est aussi plus important sur les branches incisées que non incisées

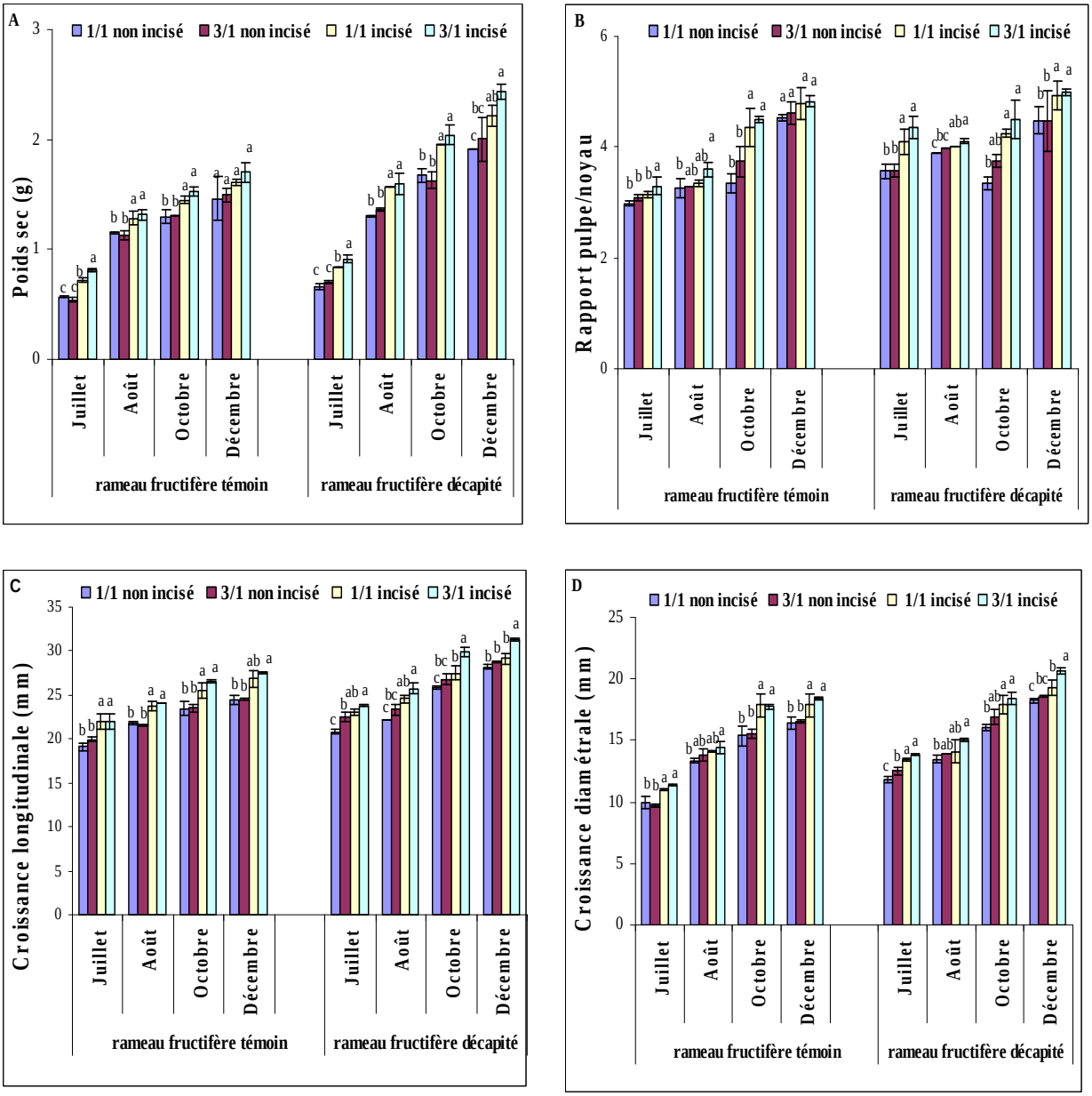


Figure 5.7: Poids sec (A), rapport pulpe/noyau (B), croissance longitudinale (C) et diamétrale (D) des olives pour les différents traitements. Rapport 1 feuille/1 fruit sur branche non incisée (1/1 non incisée), rapport 3 feuilles/1fruit sur branche non incisée (3/1 non incisée), rapport 1 feuille/1 fruit sur branche incisée (1/1 incisée) et rapport 3 feuilles/1 fruit sur branche incisée (3/1 incisée). Les moyennes de chaque barre de diagramme pour chaque mois suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre-elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 5.4: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur le poids sec, le rapport pulpe/noyau, la croissance longitudinale et diamétrale des olives.

	Poids sec	Rapport pulpe/noyau	Croissance longitudinale	Croissance diamétrale
Incision annulaire	0,016	0,000	0,011	0,000
Décapitation	0,000	0,003	0,024	0,000
Rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns
Date	0,000	0,000	0,000	0,000

ns: Effet non significatif

5.4 Discussion

Nos traitements qui mènent à la manipulation de la disponibilité en assimilats, entraînent des changements au niveau de la source foliaire et du puits fructifère.

Le développement adéquat des nouvelles pousses en année (n) est essentiel pour le processus de reproduction contenue, car elles servent pour le débourrement des nouveaux bourgeons et par conséquence la production de l'année suivante (n+1). La forte disponibilité en assimilats obtenue par l'application de l'incision annulaire avant la floraison améliore le développement de nouvelles pousses. Nos résultats indiquent une concurrence entre les différents puits végétatifs respectivement l'initiation des feuilles et le système racinaire pour une même charge en fruits. En autre, le rapport 3 feuilles/1 fruit, associé à l'incision annulaire (puits racinaire éliminé), augmente la teneur en matière sèche par unité de surface foliaire. Des résultats similaires ont été signalés chez l'olivier par Proietti et al. (2006). Dans cet étude, au niveau des rameaux décapités nous avons observé le développent des ramifications axillaires, alors que cela n'a été pas constaté pour le même traitement appliqué sur des oliviers en années d'alternance plus (chapitre 4). De même, chez d'autres arbres fruitiers la concurrence entre les puits végétatifs et fructifères en année d'alternance 'plus', est plus prononcée que celle en année 'moins' (Smith et Samach, 2013). En effet, une faible charge en fruits favorise la formation des réserves qui stimulent le développement des pousses axillaires en absence de la croissance apicale (Olesen et al., 2008). Les réserves carbonées réduisent donc la concurrence et équilibre la forte demande des organes puits (Olesen et al., 2008). Par contre si ces réserves sont faibles, la croissance des pousses végétatives peut être réduite et dominée par les fruits concurrents pour les mêmes ressources carbonés.

La variation de la teneur foliaire en carbohydrates durant les différents stades phénologiques est liée aux conditions climatiques et aux besoins des organes puits (Bustan et al., 2011). Les effets climatiques et phénologiques sont déjà discutés dans les chapitres 3 et 4.

La réduction de la taille du puits dans nos traitements s'associe à une augmentation de l'amidon au niveau des feuilles. La concentration élevée en sucres, produit une forte accumulation des glucides sous forme d'amidon comme aussi noté par De Schepper et Steppe (2011). Cette accumulation des carbohydrates foliaires par l'incision annulaire et la décapitation provoquent une forte inhibition de la photosynthèse. Aussi chez d'autres espèces fruitiers l'accumulation des assimilats et l'inhibition de leur translocation diminuent la photosynthèse (Flore et Layne, 1999; Wünsche et Palmer, 2000; Paul et Foyer, 2001). Selon plusieurs auteurs, cette réduction est liée à la diminution de la teneur en Rubisco (Koch, 1996; Jang et Sheen, 1994). D'autres auteurs attribuent cette réduction à la fermeture des stomates (Williams et al., 2000, Cheng et al., 2008), aussi observé dans cette etude (Figure 5.6) et à la destruction du système photosynthétique (Rivas et al., 2008). Dans notre essai la réduction de la photosynthèse est liée à la fermeture des stomates ainsi qu'à l'accumulation des carbohydrates comme déjà démontre en chapitre 4. En automne les rameaux non-décapités ont développé un puits végétative supplémentaire par rapport aux rameaux décapités et ceci mène à une augmentation de la conductance stomatique ainsi que la photosynthèse.

L'olivier est caractérisé par ce qu'on appelle 'comportement sectoriel'. Dans ce contexte Lavee (2007) ont remarqué que les branches à forte charge auront peu de la croissance végétative même si le reste de l'arbre est à faible charge en fruits et croissance végétative importante. L'analyse de nos résultats portant sur l'influence de l'augmentation de la surface foliaire par fruit (rapport feuille/fruit) sur la teneur foliaire en sucres solubles et en amidon pour la Picholine en phase d'alternance plus (chapitre 4) et en phase d'alternance moins (chapitre 5), montre que l'effet du rapport associé à la décapitation sur les branches incisées est moins prononcé pour les arbres à forte charge (chapitre 4). La présence des fruits sur la branche entière minimise donc les effets au niveau des rameaux modèles.

En général, les fruits sont alimentés par les métabolites foliaires (Condes et al., 2008). Durant les différents stades de développement, une série des transformations physiques et chimiques se produisent au niveau des fruits (Marsilio et al., 2001). Les sucres solubles ainsi que l'amidon se trouvent en grande concentration dans la pulpe de jeunes fruits.

La teneur des fruits en carbohydrates diminue au cours du mois d'octobre et décembre, ce qui coïncide avec le stade de la véraison et de maturation optimale. Ils diminuent avec la maturation et la synthèse des lipides. Dans notre essai les différents traitements (décapitation, incision, rapport) n'ont pas d'effet sur la teneur des fruits en carbohydrates. Ceci montre que les fruits sont des forts puits, car même en présence des autres puits végétatifs au niveau de l'arbre, ils attirent suffisamment des carbohydrates. En effet, la faible capacité des nouvelles pousses de mobiliser les carbohydrates est déjà montrée chez l'olivier (Nejad et Niroomand, 2007).

Bien que, l'application de l'incision annulaire et la décapitation n'ont pas des effets sur la teneur des fruits en sucres, ces traitements augmentent leur calibre ainsi que leur poids sec. De même, Famiani et al. (1995) ont rapporté que l'augmentation de la disponibilité en assimilats ou la force du puits, influence la taille des fruits plutôt que ses caractères qualitatifs. L'amélioration des paramètres qualitatifs des fruits, suite à l'application de l'incision annulaire est en accord avec les travaux de Proietti et al. (2006) chez l'olivier, et ceux de Wright (2000), Boyd et Barnett (2011), respectivement chez le citrus et la vigne.

Nous avons noté que la réduction de la taille du puits par décapitation favorise le développement des fruits portés par les rameaux décapités. Cette constatation a été vérifiée pour les branches isolées de l'arbre par l'incision annulaire et aussi pour les branches en communication avec le reste de l'arbre (non incisées). Selon Marchi et al. (2005), les feuilles de l'olivier commencent à participer dans la translocation des assimilats vers les organes puits à un stade précoce de leur développement. Malgré l'enlèvement de nouvelle pousse végétative du rameau fructifère, nous n'avons pas remarqué une chute dans la croissance des puits suite à la réduction de la taille des sources, indiquant que dans nos conditions expérimentales les jeunes feuilles sont des faibles sources et ont une capacité photosynthétique faible. Des résultats similaires nous les avons démontrés lors du chapitre 3.

5.5 Conclusion

En conclusion, les données obtenues montrent que la disponibilité en assimilats contrôle l'activité photosynthétique. L'application de l'incision annulaire avant la floraison diminue la photosynthèse, favorise la croissance des pousses végétatives apicales, augmente la teneur des sources (feuilles) en carbohydrates et améliore le calibre des fruits sans avoir des influences

sur leur teneur en sucres. Le puits végétatif (la croissance apicale) réduit l'effet négatif de l'incision annulaire sur la photosynthèse et ses influences bénéfiques sur les fruits. La décapitation favorise l'apparition des croissances végétatives axillaire à l'aisselle de feuilles matures portées par le rameau fructifère. La suppression des pousses végétatives apicale semble avoir des effets plus importants sur la teneur des feuilles et des fruits en sucres et sur la qualité des fruits que la réduction de la taille du puits fructifère. En présence de nouvelles pousses qui sont en développement, l'augmentation de la surface foliaire par fruit n'a pas des effets sur l'assimilation photosynthétique et la teneur en carbohydrates des feuilles et des fruits. En cas d'une faible disponibilité en assimilats, le rapport feuille/fruit n'a pas d'influence sur la croissance végétative et fructifère.

Chapitre 6

Effets de la date d'application de l'incision annulaire et des rapports feuille/fruit sur la capacité photosynthétique, la teneur en carbohydrates et la qualité des fruits chez le cultivar Picholine

Chapitre 6

Effets de la date d'application de l'incision annulaire et des rapports feuille/fruit sur la capacité photosynthétique, la teneur en carbohydrates et la qualité des fruits chez le cultivarPicholine

Résumé

A trois stades phénologiques du cycle annuel de l'olivier (gonflement des boutons floraux, nouaison et 2ème stade de la croissance des fruits) du cultivar Picholine en année d'alternance 'moins', nous avons appliqué l'incision annulaire sur des branches de premier ordre et deuxrapports feuille/fruit (1 feuille/1 fruit et 3 feuilles/1 fruit) sur des rameaux fructifères. Au stade de maturation optimale, nous avons évalué les effets de différents traitements sur les échanges gazeux, la teneur en carbohydrates et la qualité des fruits. Les résultats obtenus montrent que la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s), la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) et la transpiration (E) sont significativement influencées par la date d'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit. Les valeurs les plus élevées de A_n sont observées pour les traitements appliqués à la véraison, avec une accumulation importante de l'amidon et des sucres solubles au niveau des feuilles. L'effet de la date d'application de l'incision annulaire, et des rapports feuille/fruit sur la teneur des fruits en carbohydrates n'est pas significatif. L'augmentation de la surface foliaire par fruit combinée à l'incision annulaire appliquée à la nouaison entraine un effet plus prononcé sur les paramètres qualitatifs des fruits par rapport aux autres stades d'application. Alors que, l'incision annulaire pratiquée au 2ème stade de la croissance des fruits conduit à une faible augmentation du calibre des fruits, par comparaison aux traitements les plus précoces. Cependant, elle accélère la maturation des fruits.

Mots clés: Incision annulaire, rapport feuille/fruit, échanges gazeux, sucres solubles, indice de maturation

6.1 Introduction

Chaque stade phénologique du cycle annule de l'olivier est caractérisée par un ensemble des modifications physiologiques et biochimiques contrôlées par des facteurs internes et externes (Connor et Fereres, 2005). Les besoins trophiques des organes sources et puits sont variables en fonction du stade phénologique. Par conséquence, la disponibilité en assimilats carbonés aura des effets sur les organes puits en croissance (Patrick, 1989). La relation source-puits est parmi les principaux facteurs agissant sur le processus du développement des olives (Proietti et al. 2006; Rosati et al., 2010). La croissance des fruits implique une division cellulaire, une expansion des cellules et stockages des métabolites.

La concurrence pour les ressources disponibles entre les fleurs et entre les fruits se manifeste tout au long du cycle du développement de l'olivier et joue un rôle continu dans le processus de la croissance des organes reproducteurs (Lavee et al., 1999). La compétition à un stade précoce entre les fleurs contrôle la nouaison et le calibre final des olives (Rosati et al., 2010, 2002, Levin et Lavee, 2005). Alors que, la concurrence entre les fruits durant leur développement, conduit à des effets qui se manifestent surtout sur la qualité et la teneur en huile (Gucci et al., 2007, Dag et al., 2009, Rosati et al., 2009) et aussi sur la croissance végétative (Dag et al., 2010; Martin-Vertedor et al., 2011). La faible disponibilité en assimilats à la maturation aura des influences sur la productivité de l'année suivante (Martin-Vertedor et al., 2011, Dag et al., 2010)

Le calibre des olives de table est un critère essentiel pour valoriser économiquement une récolte. Elle dépend surtout de la taille et du nombre de cellules, bien que l'espace intercellulaire (Corelli-Grappardelli et Lakso, 2004). Dès l'ovaire jusqu'au fruit mature, la croissance des olives est due en grande partie à l'expansion des cellules plus que leur division (Rapoport et al., 2004). L'augmentation de la taille de la matière sèche de l'endocarpe augmente jusqu'au fin d'août et ensuite reste constant, la synthèse d'huile commence 60 jours après la plein floraison.

L'incision annulaire est un traitement qui modifie les relations source-puits, et empêche temporairement la translocation des assimilats, des hormones et des éléments nutritifs aux racines. Elle est souvent utilisée comme technique culturale chez les arbres fruitiers. Généralement, cette technique améliore la croissance végétative et fructifère (Di Vaio et al., 2001; McNeil et al., 2003; Proietti, 2003; Talaie et al., 2006; Seong-Tae et al., 2009), et augmente la teneur des fruits en sucres (Rivas et al., 2006). Elle accélère aussi la maturation

des fruits (Di Vaio et al., 2001; Seong-Tae et al., 2010), améliore la densité des fleurs et hâte la date de floraison (Talaie et al., 2006; Urban et Alphonsout, 2007).

Les interventions agricoles notamment la taille, l'éclaircissage et l'application de l'incision annulaire doivent être en relation avec les besoins et les comportements physiologiques et biologiques de l'arbre le long de son cycle reproductif et végétatif. D'où, la gestion adéquate des techniques culturales nécessite une identification des stades sensibles pour assurer l'efficacité des traitements.

Ce travail a été réalisé dans l'objectif d'étudier les effets de l'incision annulaire, et du rapport feuille/fruit, appliqués à trois stades critiques du cycle biologique (gonflement des boutons floraux, nouaison et 2ème stade de la croissance des fruits) du cultivar Picholine sur l'activité photosynthétique, la teneur des feuilles et des fruits en carbohydrates et le calibre des fruits. Enfin, on tentera d'évaluer l'influence de l'accumulation des carbohydrates au niveau des feuilles sur la photosynthèse en fonction du stade phénologique de l'olivier.

.

6.2 Matériel et Méthodes

6.2.1 Site expérimental et matériel végétal

L'essai est conduit dans un verger d'olivier de table localisé dans la région d'Enfidha (paragraphe 2.1). Il a été réalisé sur le cultivar Picholine en année d'alternance 'moins'. Les oliviers, objets de ce travail sont âgés de 24 ans; ils sont issus de boutures herbacées, avec un écartement en carré de 7m x 7m.

6.2.2 Dispositif expérimental

Avant la floraison, nous avons choisi neuf arbres ayant une végétation et une productivité (charge en grappes florales) uniforme. Sur chaque arbre, nous avons repéré deux branches de premier ordre. Une branche témoin, et une autre sur laquelle nous avons pratiqué l'incision annulaire portant sur le pourtour de la branche jusqu'à l'aubier. La sévérité (largeur de la bande de phloème enlevée) de l'incision est différente selon la date d'application. La largeur de la bande enlevée (photo 6.1) est de 7; 5 et 3 cm respectivement pour l'incision annulaire pratiquée avant la floraison (gonflement des boutons floraux, 02 avril 2010), directement après la nouaison (29 mai 2010) et avant la véraison (2ème stade de la croissance des fruits, 30

août). A chaque stade phénologique, l'incision annulaire a été réalisée sur une seule branche par arbre (figure 6.1). Cette opération a été pratiquée sur trois arbres par date.

Sur une branche incisée et une branche témoin par arbre, deux rapports source/puits (feuille/grappe florale ou feuille/fruit) ont été appliqués sur des rameaux fructifères (deux rameaux par traitement), avec la décapitation de la nouvelle pousse végétative (figure 6.2). Avant la floraison, les rapports sont 1 feuille/1 grappe florale (1/1) et 3 feuilles/ 1 grappe florale (3/1), après la nouaison et avant la véraison les rapports sont 1 feuille/1 fruit (1/1) et 3 feuilles/ 1 fruit (3/1). Après la nouaison (29 mai 2010), nous avons corrigé les rapports afin d'obtenir deux rapports feuille/fruit (1 feuille/1fruit (1/1) et 3 feuilles /1 fruit (3/1)) (figure 6.1). L'application de différents rapports et la décapitation ont été faites à trois dates et simultanément avec la pratique de l'incision annulaire.

Photo 6.1 : Incision annulaire complète à sévérité différente, appliquée au mois d'avril (7 cm, à droite), mois de mai (5 cm, au centre) et mois d'août (3 cm, à gauche).

Photo 6.2: Cicatrisation complète de la zone de l'incision.

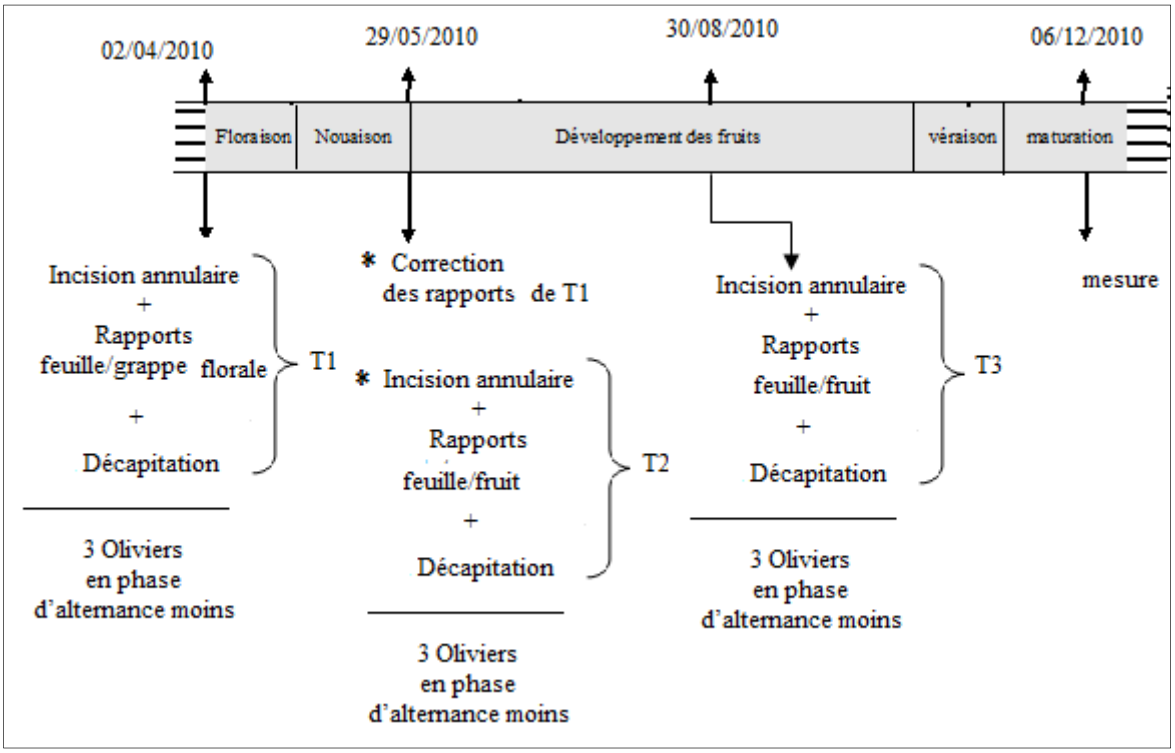


Figure 6.1: Représentation chronologique du dispositif expérimental (traitements et mesures). T1: traitements avant la floraison; T2: Traitements après la nouaison et T3: traitements avant la veraison

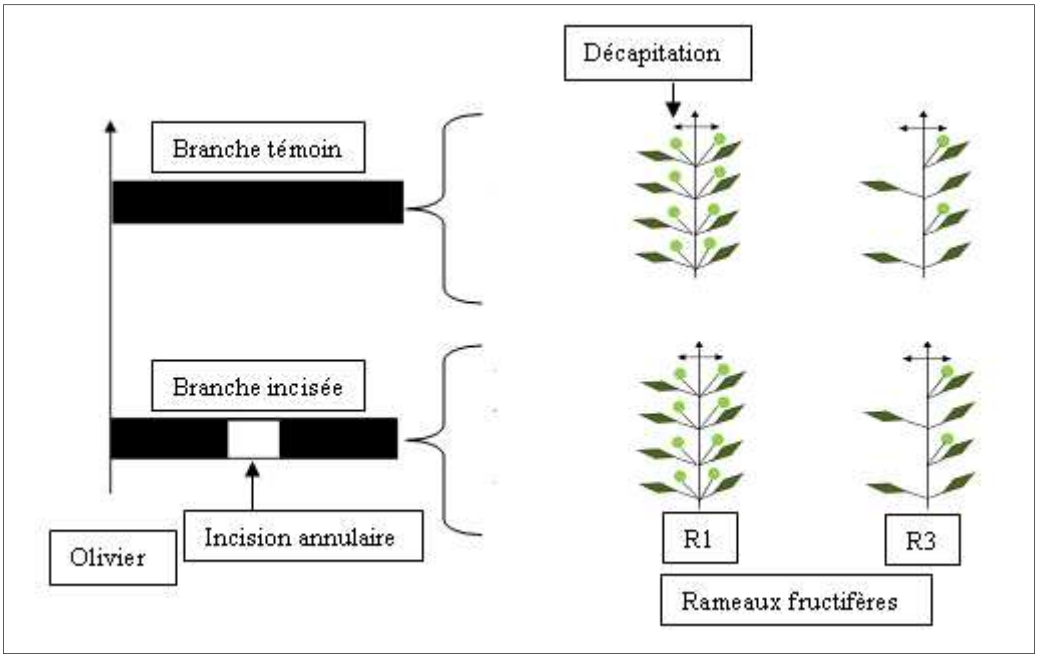


Figure 6.2: Représentation schématique des différents traitements (incision annulaire, rapports source/puits et décapitation). Avant la floraison les rapports sont: R1 (1 feuille/1 grappe florale), et R3 (3 feuilles/1 grappe florale), après la nouaison les rapports sont R1 (1 feuille/1 fruit) et R3 (3 feuilles/1 fruit).

6.2.3 Paramètres mesurés

Au stade de maturation optimale (06 décembre), les paramètres des échanges gazeux (la photosynthèse net A_n (µmol m^{-2} s^{-1}), la conductance stomatique g_s (mol $m^{-2}s^{-1}$), la concentration intercellulaire en CO_2 C_i (µmol mol^{-1}) et la transpiration E (mmol $m^{-2}s^{-1}$)), ont été mesurés sur des feuilles matures entre 10 :00h et 11 :00h à l'aide d'un analyseur à gaz infrarouge (IRGA) portable (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA). Les mesures des échanges gazeux ont été effectuées sur trois feuilles adultes par rameau, et pour chaque traitement nous avons utilisés un seul rameau par arbre (3 arbres par traitement). Apres les mesures des échanges gazeux, nous avons coupé les rameaux pour déterminer la teneur en carbohydrates (amidon, mannitol, glucose, saccharose et fructose) des feuilles et des fruits. Les sucres solubles ont été analysés par chromatographie échangeuse d'anions, à pH élevé, avec détection ampérométrique pulsée (HPAEC/PAD). L'amidon a été dosé par spectrophotomètre UV-VISIBLE, (Biotek Uvikon XL) à 340 nm. Les fruits portés par les rameaux fructifères ont été utilisés pour évaluer les effets de différents traitements sur certains paramètres qualitatifs (croissance diamétrale et longitudinale, poids sec, rapport pulpe/noyau et volume). L'indice de maturation (paragraphe 2.5) a été déterminé sur 100 fruits, échantillonnés sur la totalité de la branche témoin et de la branche incisée.

6.2.4 Analyse statistique

Les données ont été traitées par le logiciel SPSS, version 16. Nous avons effectué l'analyse de variance (ANOVA), et les moyennes ont été séparées par le test de Tukey (Honestly significant difference, HSD) au seuil de 5%. Les résultats sont représentés par les moyennes de trois répétitions ± les écarts types (SE, standard error).

6.3 Résultats

6.3.1 Effets de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit à différentes dates sur les échanges gazeux

L'observation des données du tableau 6.1 montre un effet significatif de la date d'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur les paramètres des échanges gazeux. Les valeurs les plus faibles de la photosynthèse nette sont enregistrées pour les arbres qui ont subi une application précoce (avant la floraison) de l'incision annulaire, et des différents rapports feuille/fruit. Alors que, les valeurs les plus élevées sont observées pour les traitements

appliqués cinq mois plus tard (avant la véraison). La réalisation de l'incision annulaire avant la floraison, après la nouaison et avant la véraison produit une réduction de A_n respectivement de 14% 28% et 29% en moyenne, pour les deux rapports par comparaison aux branches témoins.

De même, l'application de l'incision annulaire et pour les différentes dates affecte significativement g_s et C_i. L'analyse statistique a montré un effet non significatif de l'incision annulaire sur la transpiration, P=0,58; P=0,69 et P=0,41, respectivement pour l'incision annulaire avant la floraison, après la nouaison et avant la véraison.

Tableau 6.1: Effets de la date de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s), la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) et la transpiration (E) mesurées à la fin de l'essai expérimental (mois de Décembre). Les 1/1 non incisé (Rapport 1 feuille/1 fruit porté par une branche non incisée), 3/1 non incisé (rapport 3 feuilles/1 fruit porté par une branche non incisée, 1/1 incisé (rapport 1 feuille/1 fruit porté par une branche incisé et 3/1 incisé (rapport 3 feuilles/1fruit porté par une branche incisée).

Traitements	Stade de traitement	A_n (µmol m^{-2} s^{-1})	g_s (mol m^{-2} s^{-1})	C_i (µmol mol^{-1})	E (mmol $m^{-2}s^{-1}$)
1/1 non incisé	Avant la floraison	10,11±0,26^{c}	0,16±0,01^{b}	234,67±0,58^{c}	2,23±0,11^{a}
	Après la nouaison	11,81±0,81^{b}	0,19±0,01^{b}	270,67±1,15^{b}	2,17±0,06^{a}
	Avant la véraison	13,09±0,08^{a}	0,24±0,02^{a}	290,33±1,53^{a}	1,61±0,07^{b}
3/1 non incisé	Avant la floraison	9,45±0,46^{b}	0,15±0,01^{b}	232,00±4,62^{b}	2,25±0,04^{b}
	Après la nouaison	11,63±0,06^{a}	0,18±0,01^{a}	268,67±1,53^{a}	2,12±0,02^{a}
	Avant la véraison	13,01±0,2^{a}	0,19±0,02^{a}	270,00±5,00^{a}	1,45±0,28^{a}
1/1 incisé	Avant la floraison	8,24±0,26^{c}	0,13±0,01^{b}	224,33±0,58^{b}	2,23±0,01^{a}
	Après la nouaison	8,89±0,30^{b}	0,12±0,01^{b}	219,33±0,15^{b}	1,71±0,02^{b}
	Avant la véraison	11,05±0,06^{a}	0,15±0,01^{a}	247,67±7,02^{a}	1,27±0,03^{c}
3/1 incisé	Avant la floraison	8,59±0,05^{ab}	0,13±0,00^{b}	226,00±3,46^{a}	2,29±0,02^{a}
	Après la nouaison	7,81±0,21^{b}	0,13±0,01^{b}	183,23±2,74^{b}	1,65±0,03^{b}
	Avant la véraison	9,57±0,35^{a}	0,14±0,00^{a}	221,00±1,53^{a}	1,59±0,15^{b}
Incision annulaire*		0,000	0,000	0,000	ns
Rapport feuille/fruit		ns	ns	ns	ns
Date des traitements		0,001	0,007	0,041	0,000

Les moyennes de la même colonne de chaque paramètre et pour chaque traitement suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD). *Les trois dernières lignes du tableau représentent la p-valeur (p-value) obtenue par l'analyse de variance à trois facteurs (ANOVA). ns: non significatif

6.3.2 Effets de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit à différentes dates sur la teneur des feuilles et des fruits en carbohydrates.

La date d'application des rapports feuille/fruit (1/1 et 3/1) portés par les branches non incisées n'a pas d'effet sur la teneur foliaire en amidon (Tableau 6.2). Alors que, la date de réalisation de l'incision annulaire a un effet significatif sur l'amidon foliaire. Ceci est valable pour les deux rapports feuille/fruit (1/1 et 3/1). L'application des différents traitements avant la véraison montre une teneur plus élevée en amidon. Elle est de l'ordre de 29 mg g^{-1} MS, par comparaison aux valeurs observées pour les traitements appliqués avant la floraison et après la nouaison, et qui sont de même ordre (25 mg g^{-1} MS).

La détermination de la teneur foliaire en sucres solubles au stade de maturation des fruits, montre une teneur foliaire en glucose, mannitol et saccharose plus élevée pour les traitements appliqués avant la véraison par rapport aux autres stades d'application. Cette constatation n'est pas valable pour la teneur en fructose. Les teneurs en mannitol et glucose des traitements 1/1 et 3/1 non incisés, ne sont pas significativement différentes entre les dates. La pratique de l'incision annulaire avant la véraison entraine pour les deux rapports une augmentation en moyenne de 13%, 31% et 44%, respectivement du glucose, mannitol et saccharose, par rapport à l'incision annulaire appliquée avant la floraison et après la nouaison.

Tableau 6.2: Effets de la date d'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur la teneur foliaire en amidon, mannitol, glucose, saccharose et fructose. Les 1/1 non incisé (Rapport 1feuille/1 fruit porté par une branche non incisée), 3/1 non incisé (rapport 3 feuilles/1 fruit porté par une branche non incisée, 1/1 incisé (rapport 1 feuille/1 fruit porté par une branche incisé et 3 feuilles/1 fruit incisé (rapport 3/1 porté par une branche incisée). Les différents paramètres sont déterminés au stade de maturation optimal (mois de décembre).

Traitements	Stade de traitement	Amidon (mg g^{-1} MS)	Glucose (mg g^{-1} MS)	Mannitol (mg g^{-1} MS)	Saccharose (mg g^{-1} MS)	Fructose (mg g^{-1} MS)
1/1 non incisé	Avant la floraison	22,46±0,6^{a}	31,9±0,2^{a}	19,5±0,5^{a}	3,4±0,05^{a}	1,9±0,03^{a}
	Après la nouaison	21,80±1,04^{a}	31,6±1,4^{a}	21,1±0,1^{a}	3,2±0,10^{a}	1,5±0,01^{a}
	Avant la véraison	22,80±0,04^{a}	34 ,0±3,9^{a}	22,9±3,5^{a}	4,1±0,02^{a}	0,8±0,01^{b}
3/1 non incisé	Avant la floraison	23,01±0,85^{a}	32,5±1,8^{a}	19,7±1,1^{a}	3,0±0,02^{b}	1,9±0,02^{a}
	Après la nouaison	21,43±0,68^{a}	32,1±0,5^{a}	21,8±1,1^{a}	3,7±0,04^{b}	0,9±0,04^{b}
	Avant la véraison	23,01±0,61^{a}	34,9±1,4^{a}	29,0±7,1^{a}	4,7±0,05^{a}	1,3±0,03^{b}
1/1 incisé	Avant la floraison	25,14±0,14^{b}	40,6±2,1^{b}	23,1±0,1^{c}	5,6±0,05^{b}	2,1±0,03^{b}
	Après la nouaison	24,41±0,40^{b}	41,3±0,9^{b}	26,3±1,4^{b}	6,0±0,08^{b}	3,5±0,04^{a}
	Avant la véraison	29,41±0,40^{a}	46,5±1,2^{a}	33,1±0,1^{a}	7,6±0,03^{a}	1,5±0,01^{b}
3/1incisé	Avant la floraison	25,94±0,78^{b}	46,2±0,6^{b}	24,2±0,8^{c}	5,3±0,03^{c}	2,2±0,01^{b}
	Après la nouaison	25,98±0,11^{b}	47,8±1,6^{b}	29,3±0,6^{b}	6,2±0,01^{b}	3,4±0,04^{a}
	Avant la véraison	29,28±0,21^{a}	52,5±0,7^{a}	34,2±0,06^{a}	9,0±0,01^{a}	2,0±0,02^{b}
Incision annulaire*		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Rapport feuille/fruit		ns	ns	ns	ns	ns
Date des traitements		0,028	ns	0,000	0,014	ns

Les moyennes de la même colonne de chaque paramètre et pour chaque traitement suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD). *Les trois dernières lignes du tableau représentent la p-valeur (p-value) obtenue par l'analyse de variance à trois facteurs (ANOVA). ns: non significatif

Les résultats de la teneur des fruits (pulpe) en amidon et en sucres solubles (mannitol +glucose+saccharose+ fructose) sont présentés dans le tableau 6.3. La teneur en amidon n'est pas significativement affectée par la date de réalisation de l'incision annulaire et des rapports feuille/fruit. Pour les différents traitements, l'amidon des fruits varie entre 3 et 5 mg g^{-1} MS. La date d'application des traitements 1/1 non incisé, 3/1 non incisé et 1/1 incisé n'a pas d'effet significatif (P= 0,727; P=0,420 et P=0,066, respectivement pour les tratements 1/1 non

incisé, 3/1 non incisé et 1/1 incisé) sur la teneur des fruits en sucres solubles. Par contre, un effet hautement significatif (P<0,001) de la date d'application a été observé pour le 3/1 incisé. L'application de l'incision annulaire et la réduction de la charge en fruit (rapport 3/1) augmente la teneur en sucres solubles de 41%, en comparaison avec l'application des ces traitements avant la floraison et après la nouaison.

Tableau 6.3: Effets de la date d'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur la teneur des olives (pulpe) en amidon et sucres solubles. Les 1/1 non incisé (Rapport 1 feuille/1 fruit porté par une branche non incisée), 3/1 non incisé (rapport 3 feuilles/1 fruit porté par une branche non incisée, 1/1 incisé (rapport 1 feuille/1 fruit porté par une branche incisée et 3/1 incisé (rapport 3 feuilles/1fruit porté par une branche incisée). Les différents paramètres sont déterminés au stade de maturation optimal (mois de décembre).

Traitements	Stade de traitement	Amidon (mg g^{-1} MS)	Sucres solubles (mg g^{-1} MS)
1/1 non incisé	Avant la floraison	4,14±0,68[a]	53,3±4,9[a]
	Après la nouaison	4,26±1,79[a]	55,7±3,1[a]
	Avant la véraison	4,85±1,91[a]	55,1±2,7[a]
3/1 non incisé	Avant la floraison	4,16±1,08[a]	52,7±3,7[a]
	Après la nouaison	3,89±0,86[a]	53,9±1,2[a]
	Avant la véraison	4,63±1,61[a]	55,3±1,2[a]
1/1 incisé	Avant la floraison	4,15±0,50[a]	56,8±3,5[a]
	Après la nouaison	4,09±1,19[a]	58,9±2,8[a]
	Avant la véraison	5,96±0,80[a]	65,0±4,0[a]
3/1 incisé	Avant la floraison	3,96±0,15[a]	55,9±3,7[b]
	Après la nouaison	5,03±1,39[a]	59,1±0,8[b]
	Avant la véraison	5,22±0,77[a]	81,1±2,8[a]
Incision annulaire*		ns	0,001
Rapport feuille/fruit		ns	ns
Date des traitements		0,035	0,007

Les moyennes de la même colonne de chaque paramètre et pour chaque traitement suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD). *Les trois dernières lignes du tableau représentent la p-valeur (p-value) obtenue par l'analyse de variance à trois facteurs (ANOVA). ns: non significatif.

6.3.3 Effets de l'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit à différentes dates sur certains paramètres qualitatifs des fruits

La mesure des certains paramètres qualitatifs (poids sec, rapport pulpe/noyau, croissance diamétrale et longitudinale, volume et indice de maturation) au stade de maturation optimale des fruits (figure 6.3), montre une amélioration du calibre des fruits par l'application de l'incision annulaire à la fin du mois de mai (après la nouaison). Ceci est par comparaison aux effets de cette technique, lorsqu'elle est appliquée avant la floraison (avril) et avant la véraison (août). L'application du rapport 3/1 sans incision annulaire après la nouaison augmente la taille des fruits par rapport aux autres dates. Avant la véraison, l'influence de l'augmentation de la surface foliaire par fruit combiné à l'incision annulaire sur la croissance des fruits est moins importante par rapport aux traitements appliqués avant la floraison et après la nouaison.

La réalisation de l'incision annulaire augmente le poids sec des fruits de 19%; 24% et 25%, respectivement pour les stades d'application avant la floraison, après la nouaison et avant la véraison par rapport aux témoins (figure 6.3 A-tableau 6.4). L'incision annulaire augmente le rapport pulpe/noyau en moyenne pour les deux rapports de 11%; 15% et 10%, respectivement pour les dates d'application avant la floraison, après la nouaison et avant la véraison, par comparaison aux branches témoins (figure 6.3 B-tableau 6.4). L'effet de l'incision annulaire appliqué après la nouaison par rapport au témoin (non incisé) est plus prononcé sur la croissance longitudinale et diamétrale, par comparaison aux effets de l'incision annulaire réalisée avant la floraison et avant la véraison (figure 6.3 C et D-tableau 6.4).

La pratique de l'incision annulaire avant la véraison accélère la maturation des fruits (indice de maturation est de 5,77), par comparaison aux deux autres dates d'application (4,28 et 4,43 respectivement pour les traitements appliqués avant la floraison et avant la véraison) (figure 6.3 F-tableau 6.4).

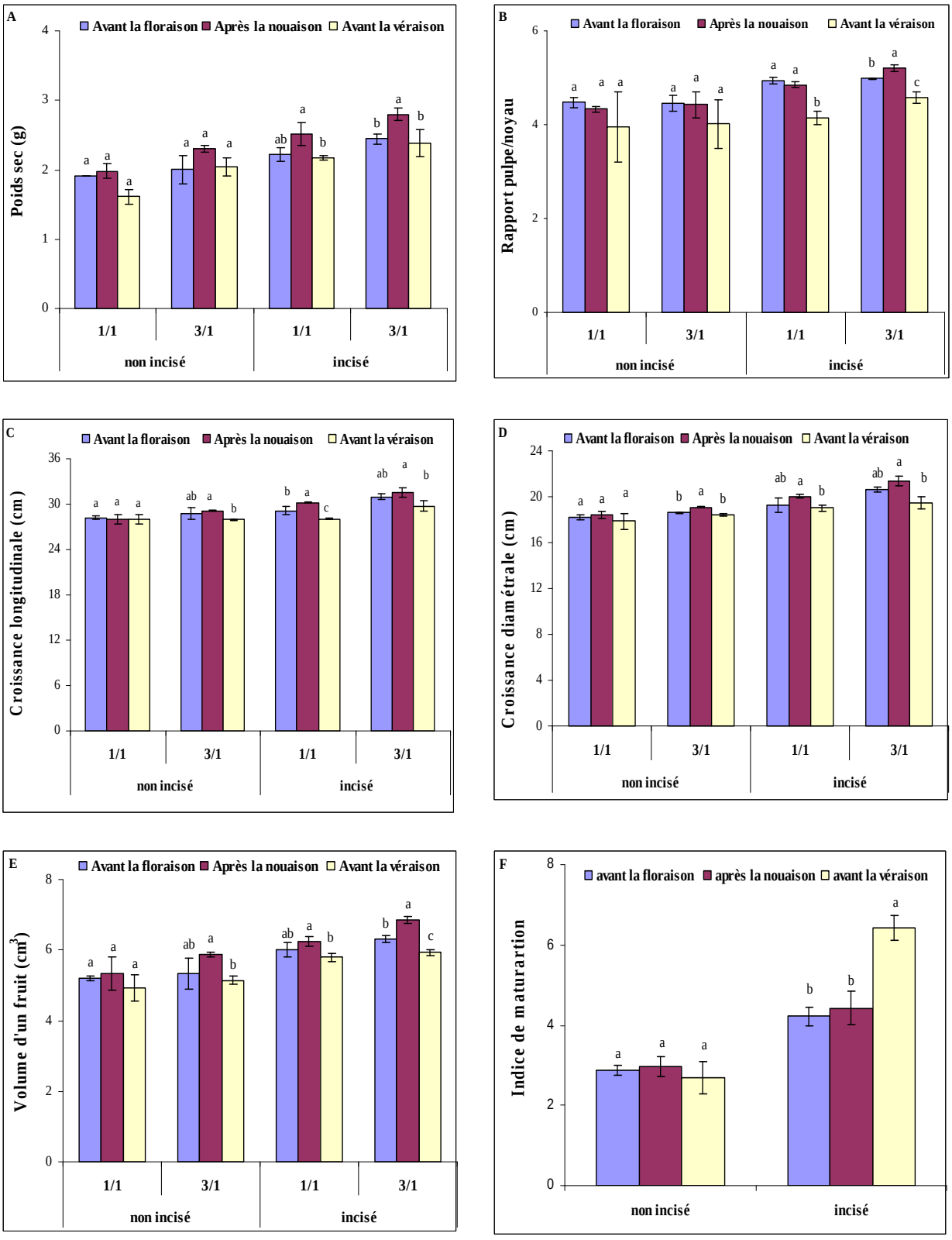


Figure 6. 3: Effets de la date d'application de l'incision annulaire et du rapport feuille/fruit sur le poids sec (A), rapport pulpe/noyau (B), croissance longitudinale (C) et diamétrale (D) volume (E) et indice de maturation (F) des olives. Les différents paramètres sont déterminés au stade de maturation optimal (mois de décembre). Les moyennes de chaque barre de diagramme suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entres elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 6.4: p-valeurs (p-value) obtenues par l'analyse de variance (ANOVA), indiquant l'effet des différents traitements sur le poids sec, rapport pulpe/noyau, croissance longitudinale et diamétrale, volume et indice de maturation des olives.

	Poids sec	Rapport pulpe/noyau	Croissance longitudinale	Croissance diamétrale	Volume	Indice de maturation
Incision annulaire	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Rapport feuille/fruit	ns	ns	ns	ns	ns	-
Date des traitements	0,000	0,002	0,037	0,033	0,021	ns

ns: non significatif

6.4 Discussion

L'application de l'incision annulaire et les rapports feuille/fruit à différents stades phénologiques ont une influence sur les aspects physiologiques et biologiques de l'olivier de table.

Les résultats des échanges gazeux (tableau 6.1) enregistrés au stade de maturation optimale des fruits montrent un effet significatif de l'incision annulaire, appliquée à trois stades (gonflement des boutons floraux, directement après la nouaison et au deuxième stade de la croissance des fruits). Tant que l'incision n'est pas cicatrisée, l'effet de l'incision est important, indépendamment de la date d'application. La cicatrisation complète de l'incision a été observée à la fin du mois de décembre (photo 6.2). L'incision annulaire réduit la photosynthèse nette, la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2. Des résultats similaires ont été notés précédemment (chapitre 4 et 5), et aussi des constatations similaires ont été signalées chez l'olivier (Proietti, 2006) et d'autres espèces fruitières (Iglesias et al., 2002; Urban et al., 2004; Urban et Alphonsout, 2007; Nebauer et al., 2011; Balck et al., 2012; Yan et al., 2011). Le contrôle de la photosynthèse est d'ordre stomatique vérifié par la réduction de la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2 et non stomatique justifié par l'accumulation des carbohydrates au niveau des feuilles (tableau 6.2). Ceci a été remarqué pour les différents stades d'application des traitements.

Nos résultats montrent un effet significatif de la date de la modification de la disponibilité en photoassimilats par l'incision annulaire, rapport feuille/fruit et décapitation sur les échanges gazeux. L'effet de l'incision annulaire à long terme, peut être attribué à des facteurs génétiques par la réduction de l'expression des certains gènes qui interviennent dans les réactions photosynthétiques (Koch, 1996; Paul et al., 2001; Cheng et al., 2008; Nebauer et al.,

2011). L'effet de la date d'application du rapport 1 feuille/1 fruit qui représente la charge naturelle de l'olivier peut être lié à la décapitation combinée au rapport feuille /fruit, vu que nous avons déjà démontré dans le chapitre 5 que la décapitation a des effets significatifs sur la photosynthèse.

L'accumulation de l'amidon et des sucres solubles au niveau des feuilles suite à la réduction de la taille des organes puits par l'incision annulaire, rapport feuille/fruit et décapitation, est similaire pour les différentes dates d'application. L'effet de l'incision annulaire sur la teneur foliaire en carbohydrates diminue avec la période d'application. Les teneurs déterminées deux mois après l'application sont plus élevées par comparaison à celles obtenues sept et huit plus tard. Les effets de la forte disponibilité en assimilats peuvent être réduits par la demande des organes puits en développement. Dans notre cas, vu l'absence du puits végétatif, les fruits forment le principal puits au niveau de la branche. Conde et al. (2008) ont noté que les exigences et les besoins des olives tant que principaux puits sont variables en fonction de leur stade du développement. La disponibilité de grandes quantités de photoassimilats en juillet affecte principalement la croissance de l'endocarpe, durant la période août-novembre, elle affecte la croissance du mésocarpe et la synthèse d'huile (Therios, 2005). En autre, la concurrence pour les assimilats peut influencer la productivité de l'année suivante. La forte teneur foliaire en carbohydrates (tableau 6.2) par l'incision annulaire tardive (2ème stade de la croissance des fruits) aura des effets sur la floraison de l'année suivante. En effet, la forte disponibilité des assimilats contrôle l'induction des bourgeons reproductive (Lavée, 2007). Chez l'olivier, l'induction des bourgeons floraux débute en octobre et se poursuit jusqu'à fin de février (Therios, 2005). Mais nous n'avons pas eu la possibilité de vérifier cette influence sur la formation des inflorescences en printemps 2011.

Chez le citrus, l'effet de l'application de l'incision annulaire diminue avec le temps (Rivas et al., 2006) car l'efficacité de l'incision s'annule avec la cicatrisation de l'incision. Dans notre étude, l'effet de la date n'est pas lié à la cicatrisation, puisque l'incision a été faite avec une sévérité différente de manière que la cicatrisation se fait dans un même intervalle du temps, en se basant sur les observations de l'essai réalisé en 2009 (chapitre 4).

L'évaluation de l'effet de l'incision annulaire et de l'augmentation de la surface foliaire par fruit, appliquées à trois stades sur la qualité des olives (figure 6.3) montre que les traitements appliqués directement après la nouaison ont des effets plus notables sur la qualité des fruits par rapport au traitement le plus précoce (gonflement des boutons floraux) et le plus tardif (deuxième stade de la croissance des fruits). Ces résultats montrent que les fruits sont plus

sensibles à la forte disponibilité des assimilats au premier stade de son développement caractérisé par une division et élargissement cellulaire intenses (Conde et al., 2008). Chez l'olivier, la croissance du mésocarpe est importante au début du cycle fructifère qui se caractérise par une division cellulaire intense (Rosati et al., 2012). En effet, la taille des fruits résulte du nombre des cellules, donc la faible ou la forte disponibilité en assimilats au stade de division cellulaire aura des effets sur le calibre final (Rosati, 2012). Le nombre des cellules est le facteur clé dans la détermination de la force d'un organe puits (Marcelis, 1996). La forte disponibilité en assimilats par incision annulaire associée à la décapitation indépendamment du stade d'application, accru la qualité des fruits. Durant les différents stades du cycle fructifère, les fruits sont influencés par la disponibilité en photoassimilats, mais l'accumulation de la matière sèche se fait avec une intensité différente selon le stade de développement (Proietti, 2003). Rosati et al. (2010) ont montré que le stade de nouaison est le plus sensible aux ressources carbonées. Alors que, la forte disponibilité des assimilats avant la floraison n'aura pas d'effet direct sur la qualité des fruits, plutôt elle réduit considérablement l'avortement des ovaires des olives (Seif et al., 2008).

L'incision annulaire la plus tardive (avant la véraison) augmente l'indice de maturation des fruits. Les fruits récoltés au mois de décembre pour l'incision précoce, ont un indice de maturation de l'ordre 4,5; alors que pour le traitement appliqué trois mois avant la récolte est de 5,7. Des résultats similaires ont été rapportés par Seong-Tae et al. (2010) qui ont montré que la date d'application de l'incision affecte la maturation des plaqueminiers. Durant ses phases du développent les olives vertes participent à la synthèse d'une partie des ses besoins en sucres (Conde et al., 2008). Alors qu'à la maturation, le niveau de chlorophylles diminue et sera remplacer par ce de caroténoïdes responsables de couleur noire du mésocarpe. Dans notre travail la valeur élevée de l'indice de maturation, liée à la forte disponibilité en assimilats au deuxième stade de la croissance des fruits, peut être due à la forte teneur en sucres solubles de la pulpe. Par conséquent, le niveau de chlorophylle de la pulpe semble être contrôlé par la teneur des fruits en sucres

6.5 Conclusion

Ce travail vérifie les effets de l'incision annulaire sur l'activité photosynthétique, la teneur en carbohydrates et la qualité des fruits indépendamment du stade d'application. L'augmentation de la surface photosynthétique par fruit, combinée à l'application de l'incision annulaire et la décapitation diminue la photosynthèse, et provoque une accumulation de l'amidon et des sucres solubles au niveau des feuilles. Tant que le flux de sève descendant est bloqué, l'effet régulateur de la photosynthèse par les photoassimilats s'accentue avec le temps, jusqu'à la cicatrisation complète. La forte disponibilité en assimilats carbonés par l'incision annulaire et la réduction de la taille du puits ne produit pas une accumulation de l'amidon dans les fruits. L'application de l'incision annulaire directement après la nouaison (mai) est le meilleur stade pour accentuer l'effet positif de cette technique sur la qualité des fruits. L'incision annulaire appliquée au second stade de la croissance des fruits (août) augmente l'indice de maturation.

Chapitre 7

Effets de la réduction du niveau de production sur l'activité photosynthétique, la répartition des carbohydrates et la croissance végétative et fructifère de cultivar Besbessi

Chapitre 7

Effets de la réduction du niveau de production sur l'activité photosynthétique, la répartition des carbohydrates et la croissance végétative et fructifère ducultivar Besbessi

Résumé

L'alternance biologique est une caractéristique de l'olivier qui fait que les années de forte récolte sont généralement suivies par celles de production plus faible. Dans le but d'étudier l'effet de la charge en fruit, sur l'activité physiologique, biochimique et agronomique, une étude a été réalisée sur l'olivier cultivar 'Besbessi' en année d'alternance "plus". Après la nouaison, nous avons appliqué trois charges en fruits par éclaircissage manuel (100%; 50%; et 25% de la charge initiale de l'olivier). L'éclaircissage sévère produit une réduction de la photosynthèse nette, la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2. La variation de la charge n'a pas des effets significatifs sur les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne. La taille du puits fructifère n'a pas d'influence sur la concentration foliaire en chlorophylle. La réduction de 75% de la charge initiale de l'arbre favorise l'accumulation de l'amidon au niveau des feuilles avec une concentration élevée en sucres solubles. La réduction de la charge initiale de l'arbre a un effet positif et significatif sur l'allongement des pousses de l'année en cours (2010) et sur le nombre des inflorescences du printemps de l'année suivante (2011). Le fort éclaircissage (25%) améliore le calibre et la teneur des fruits en carbohydrates. L'effet de l'éclaircissage modéré (50%) sur la capacité photosynthétique, la teneur foliaire en carbohydrates et la taille des fruits, se manifeste surtout au stade de maturation.

Mots clés: Olivier de table, charge en fruit, échanges gazeux, fluorescence chlorophyllienne, sucres solubles, rapport pulpe/ noyau.

7.1 Introduction

La production des oliviers de table est marquée par des oscillations annuelles conséquences des aléas climatiques et de l'alternance biologique. La charge en fruits est parmi les principaux facteurs qui favorisent l'alternance de production de l'Olivier (Tromp, 2000; Dag et al., 2010), par la perturbation de l'équilibre entre la croissance végétative et fructifère (Lavee, 2007; Dag et al., 2010). L'effet de la charge en fruits sur la croissance végétative et fructifère, ainsi que sur les réponses physiologiques de l'arbre est rapporté chez plusieurs espèces telles que l'olivier (Barone et al., 1994; Proietti, 2000; Lavee et Wodner, 2004; Lavee, 2007; Dag et al., 2010; Martin-Verdor et al., 2011), le pêcher (DeJong et Grossman, 1995; Berman et DeJong, 1996), le pommier (Nii, 1993; Gucci et al.,1994; Palmer et al., 1997; Naor et al., 2008), le cherimolier (Gonzalez et Cuevas, 2008), le citrus (Syvertsen et al., 2003), l'abricotier (Roussos et al., 2011) et chez le cerisier (Einhorn et al., 2011) .

L'accumulation des photoasssimilats au niveau des feuilles, suite à la faible demande des organes puits provoque une inhibition de la photosynthèse (Paul et Pellny, 2003). Chez le pommier et le citrus, l'inhibition de la photosynthèse foliaire par la forte disponibilité des produits photosynthétiques lors de l'absence des fruits dépend du stade phénelogique (Nii, 1993; Gucci et al., 1994; Syvertsen et al., 2003). Chez le pommier, Palmer et al. (1997) ont montré que la corrélation entre la charge en fruits et l'assimilation photosynthétique devient très importante lorsque la courbe de la croissance végétative et fructifère devient constante. La faible charge augmente la teneur en sucres des fruits d'abricotier (Roussos et al., 2011) et des feuilles de pommier (Nii, 1993). La réduction du niveau de production de l'olivier n'a aucun effet négatif sur l'activité photosynthétique (Proietti, 2000). Chez le cultivar 'Barnea' d'olive à huile la teneur en carbohydrates des feuilles, des branches et de l'écore ne diffère pas entre les arbres fortement chargés (année "plus") et les arbres faiblement chargés (année "moins") (Bustan et al., 2011).

Le calibre des olives dépend des plusieurs facteurs, y comprise la disponibilité des photo-assimilats, qui est étroitement liée aux relations source-puits (Proietti et al., 2006; Rosati et al., 2009). La réduction de l'effet de la forte charge sur le calibre des fruits par l'éclaircissage manuel est communément pratiquée chez les arbres fruitiers (Tromp, 2000; Kalis et Harris, 2007; Meland, 2009). Elle n'est pas fréquemment appliquée chez les oliviers. Le contrôle du potentiel de fructification des oliviers par éclaircissage manuel est nécessaire pour un bon calibre des olives de table (Baratta et al., 1992). L'éclaircissage chimique est une technique

qui fut utilisée pour l'amélioration du calibre des olives de table en année d'alternance 'plus' (Dag et al., 2009). Les deux dernières études sont réalisées dans des conditions bien irriguées mais dans les régions arides, la faible disponibilité en eau peut affecter la productivité de l'arbre.

Chez l'olivier l'effet du stress hydrique est bien étudié, mais l'influence de la manipulation des relations source-puits sous les conditions semi-arides est mal identifiée. L'objectif de ce travail est d'étudier l'effet de la variation du niveau de production par la réduction de la charge initiale de l'olivier de table cv. Besbessi développé dans les conditions semi-arides de la Tunisie, sur l'activité photosynthétique, la répartition des carbohydrates entre les organes sources et puits et sur la croissance végétative et fructifère.

7.2 Matériel et méthodes

7. 2. 1 Site expérimental et matériel végétal

L'essai a été mené en plein champ dans un verger des oliviers et des amandiers dans la région de Sidi el Hani, Gouvernorat de Sousse (Tunisie). L'étude a été réalisée sur le cultivar 'Besbessi'. Les oliviers objets de ce travail ont été plantés depuis 2003 avec un écartement de 10m×10m (100 arbres ha^{-1} intercalés par des amandiers). Ils sont issus des boutures herbacées. Au moment des expérimentations, les arbres sur lesquels nous avons appliqué les traitements sont en année d'alternance 'plus'.

7. 2. 2 Dispositif expérimental

Deux semaines après la nouaison (mi-juin), nous avons choisi neuf arbres uniformes, avec une couronne assez proche, le volume moyen de chaque arbre est de 2,65 m^2 et l'indice foliaire est de 3,76 (moyenne de quatre directions). Un éclaircissage manuel a été effectué sur la totalité de l'olivier pour obtenir trois charges en fruits:

- **Charge élevée**: 100% de la charge initiale (témoin);
- **Charge moyenne**: 50% de la charge initiale (élimination de 50% des fruits initialement portés par l'olivier);

- **Charge faible**: 25% de la charge initiale (élimination de 75% des fruits initialement portés par l'olivier).

7. 2. 3 Paramètres mesurés

Les paramètres physiologiques, biochimiques et agronomiques ont été mesurés au stade de durcissement du noyau (27 juillet 2011) et au stade de la véraison (29 septembre 2011).

La photosynthèse netteA_n (µmol m^{-2} s^{-1}), la conductance stomatique g_s (mol $m^{-2}s^{-1}$) et la concentration intercellulaire en CO2 C_i (µmol mol^{-1}) ont été mesurées sur des feuilles matures (trois feuilles par arbre) entre 10 :00h et 11 :00h, à l'aide d'un analyseur à gaz infrarouge (IRGA) portable (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA). Les échanges gazeux ont été mesurés à une intensité lumineuse de l'ordre de 1500 µmol photons $m^{-2}s^{-1}$, et une concentration en CO_2 de 400 µmol mol^{-1}. La mesure de la surface foliaire est réalisée par le système d'analyse d'image (LI-3200, LI-COR Inc., Lincoln, USA).

La mesure de la fluorescence chlorophyllienne est réalisée par un fluorimétre LICOR-6400. Nous avons déterminé le rendement photosynthétique du PSII (Φ_{PSII}, Eq 3), le taux de transfèrt des électrons (*J*, Eq 4), le quenching photochimique (qP, Eq 5) et le quenching non-photochimique (NPQ, Eq 6), (paragraphe 2.3.2).

La teneur en chlorophylle a été évaluée par une méthode biochimique (méthode de Singh, 1975) et par une méthode non destructive (SPAD). Les mesures par le SPAD sont réalisées dans la partie médiane de feuille, avec cinq feuilles par arbre. Les feuilles sont ensuite échantillonnées pour la détermination de la concentration chlorophyllienne (Eq 8 et Eq 9) selon la méthode biochimique (paragraphe 2.4.3).

A chaque mesure des échanges gazeux, nous avons effectué des prélèvements de feuilles adultes et de fruits de toute la périphérie de l'arbre et sur une hauteur de 1,5 m par rapport au sol. L'analyse des sucres solubles (glucose, fructose, mannitol et saccharose) a été déterminée par l'utilisation de la Chromatographie d'échange d'anions à pH élevé, avec détection ampérométrique pulsée (HPAEC-PAD). La teneur en amidon a été mesurée par spectrophotomètre UV-VSIBLE, Biotek Uvikon XL à 340 nm.

Au moment de l'installation de l'essai, nous avons repéré quatre rameaux fructifères par arbre, et ce dans les quatre directions, et nous avons déterminé la longueur initiale de ces rameaux, aussi que le nombre des feuilles et des nœuds. A chaque date de mesure, nous avons suivi l'allongement du rameau et le nombre des nœuds et des feuilles néoformés, de même ces paramètres ont été déterminés durant l'année suite (avril 2012).

Les paramètres de la croissance des fruits ont été mesurés sur une centaine de fruits par arbre. Les fruits ont été échantillonnés dans toutes les directions. La croissance diamétrale et longitudinale, le poids frais et secs, le rapport pulpe/noyau, le volume du fruit, ont été déterminés au stade de durcissement du noyau et de la véraison. L'indice de maturation (Eq 11) a été mesuré le 29 Septembre 2011.

Durant le printemps de la deuxième année de l'essai (30 avril 2012), le nombre des inflorescences/rameau, nombre des inflorescences/nœuds, nombre des fleurs/inflorescence et % des fleurs hermaphrodites, sont déterminés pour les différents traitements appliqués en juin 2011.

7.2.4 Analyse statistique

L'analyse statistique des données est réalisée pour chaque variable en faisant la moyenne des trois arbres (répétitions) pour chaque traitement. L'effet de la variation de charge est analysé grâce à une analyse de variance avec le logiciel SPSS 16 (SPSS Inc., Chicago). L'homogénéité des variances est testée en utilisant le test de Levene. La comparaison des moyennes est faite par le test de Tukey HSD au seuil de 5%.

7.3 Résultats

7. 3. 1 Effets de la réduction du niveau de production sur les paramètres physiologiques

7.3.1.1 Effets de la réduction du niveau de production sur les échanges gazeux

Les valeurs des échanges gazeux enregistrées au stade de durcissement du noyau et au stade de la véraison sont représentées dans le tableau 7.1. La réduction du niveau de la production de l'olivier diminue significativement la photosynthèse nette (A_n). La forte réduction de la charge (25%) réduit A_n de 20% et 22% par rapport au témoin (100%), et ce respectivement au premier et au deuxième stade de mesure. Au stade de durcissement du noyau, l'effet de la réduction de la moitié de la charge initiale de l'olivier (50%) est moins prononcé sur A_n,. L'abaissement est de l'ordre de 8% et au stade de la véraison est de 12%. De même, la réduction de la charge de 50% et 75%, diminue significativement la conductance stomatique par comparaison au témoin. Au stade de durcissement du noyau, la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) diminue de 6% et 13% respectivement pour les charges 50% et

25%. Au stade de la véraison, la réduction de C_i est de 7% et 9% respectivement pour l'éclaircissage moyen et sévère.

Tableau 7.1: Effets de la charge en fruits sur la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s) et la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) mesurés au stade de durcissement du noyau (27/7) et au stade de la véraison (29/9) sur des feuilles matures de l'olivier cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus'.

Date	Charge	A_n (µmol $m^{-2}s^{-1}$)	g_s (mol $m^{-2}s^{-1}$)	C_i (µmol mol^{-1})
27/07/2011	100%	14,70±0,39[a]	0,18±0,01[a]	248,92±1,73[a]
	50%	13,50±0,25[a]	0,15±0,01[b]	233,59±6,87[b]
	25%	11,79±1,00[b]	0,12±0,01[c]	216,88±4,77[c]
29/09/2011	100%	16,26±0,26[a]	0,20±0,01[a]	254,33±6,33[a]
	50%	14,49±0,75[b]	0,16±0,03[ab]	235,53±10,59[b]
	25%	12,54±0,90[c]	0,14±0,01[b]	233,30±2,65[b]

Les moyennes de la même colonne de chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

7.3.1.2 Effets de la réduction du niveau de production sur la fluorescence chlorophyllienne

Les résultats enregistrés au stade de durcissement du noyau et de la véraison montrent que la réduction de la charge en fruits de l'olivier n'a pas d'effet significatif sur les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne (tableau 7.2).

Les valeurs du rendement photosynthétique (Φ_{PSII}) et du taux de transfert des électrons (J_T) enregistrés pour les trois traitements à la fin du mois de juillet sont plus faibles par comparaison à celles enregistrées à la fin du mois de septembre ($P < 0.001$). La différence entre les deux dates est significative. De même, l'effet de la date sur le quenching photochimique (P= 0,031) et non quenching photochimique (P=0,024) est significatif.

Tableau 7.2: Effets de la charge en fruits sur le rendement photosynthétique de PSII (Φ_{PSII}), le taux de transfert des électrons (J_T), le quenching photochimique (*qP*) et non quenching photochimique (*NPQ*) mesurés au stade de durcissement du noyau (27/7) et de véraison (29/9) sur des feuilles matures de l'olivier cultivar Besbessi en 'année plus'.

	Charge	Φ_{PSII}	J_t	qP	NPQ
27/07/2011	100%	0,16±0,01[a]	102,6±3,72[a]	0,46±0,02[a]	2,72±0,30[a]
	50%	0,16±0,03[a]	100,3±7,62[a]	0,46±0,02[a]	2,65±0,14[a]
	25%	0,17±0,01[a]	105,1±6,89[a]	0,49±0,01[a]	2,28±0,11[a]
29/09/2011	100%	0,20±0,02[a]	125,23±6,63[a]	0,48±0,04[a]	2,15±0,11[a]
	50%	0,19±0,03[a]	119,35±3,87[a]	0,50±0,04[a]	2,37±0,24[a]
	25%	0,19±0,01[a]	121,42±2,10[a]	0,52±0,01[a]	2,33±0,01[a]

Les moyennes de la même colonne de chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

7.3.2 Effet de la réduction du niveau de production sur les paramètres biochimiques

7.3.2.1 La concentration chlorophyllienne

Les teneurs foliaires en chlorophylle a et b déterminées durant la période expérimentale sont représentées par la figure 7.1 (A et B). L'effet de la réduction du niveau de production n'est pas significatif sur la concentration foliaire en chlorophylle a (P=0,36 et 0, 40 respectivement au premier et au deuxième stade de mesure). De même, l'éclaircissage des oliviers n'a pas d'influence significative sur la concentration en chlorophylle b (P=0,81 et 0,31 respectivement au premier et au deuxième stade). Au stade de durcissement du noyau (27 juillet), la teneur foliaire en chlorophylle a et b est de l'ordre respectivement de 19 µg ml^{-1} et 11 µg ml^{-1}. Au stade de la véraison (29 septembre), la concentration en chlorophylle a et b est de l'ordre respectivement de 17 µg ml^{-1} et de 9 µg ml^{-1}.

Les valeurs de l'indice chlorophyllien, lues par le SPAD et la teneur foliaire en chlorophylle a et b enregistrées durant la période expérimentale, montrent une corrélation linéaire, positive et significative, avec un coefficient R^2 = 0,66 et 0,86 respectivement pour la chlorophylle a et b.

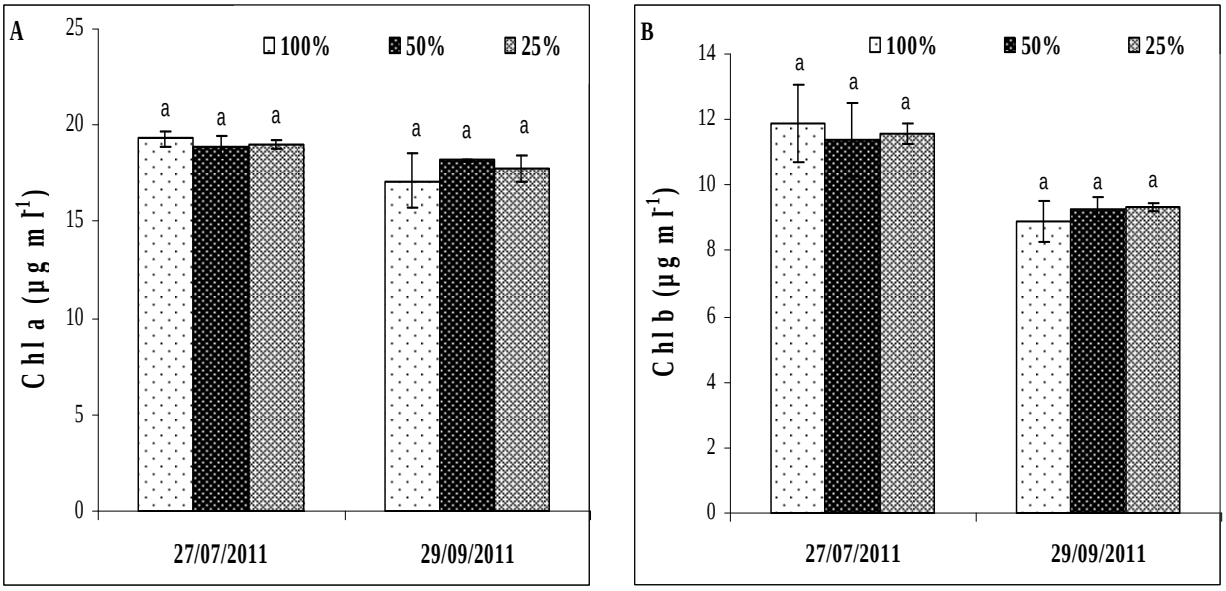


Figure 7.1: Effets de la charge en fruits sur la teneur foliaire en chlorophylle a (A) et chlorophylle b (B) de l'olivier cultivar Besbessi en 'année plus' déterminée au stade de durcissement du noyau et de véraison. Les moyennes de chaque barre de diagramme à chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entres elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

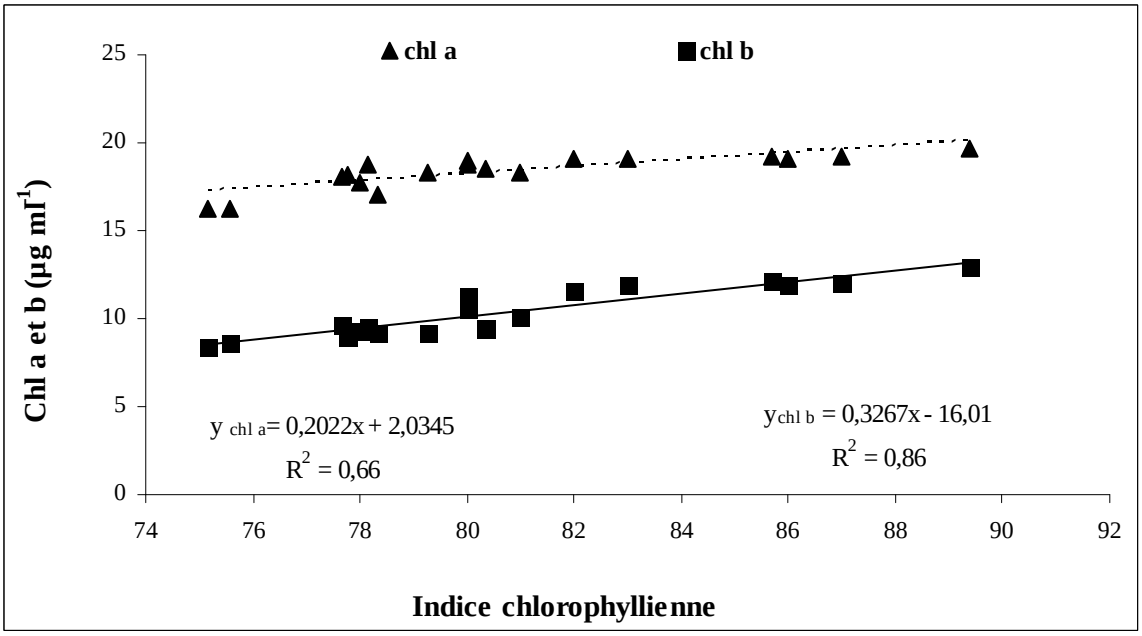


Figure 7.2: Corrélation entre l'indice chlorophyllien lu par le SPAD et la concentration en chlorophylle a et b déterminée par la méthode chimique de l'olivier cultivar Besbessi en année d'alternance plus'.

7.3.2.2 Teneur en carbohydrates

L'analyse de l'amidon foliaire de différents traitements au stade de durcissement du noyau et au stade de la véraison (tableau 7.3) montre un effet significatif de l'éclaircissage sur la teneur en amidon. La forte réduction des fruits favorise l'accumulation de l'amidon au niveau des feuilles de 41%, par comparaison au traitement témoin (100%). Au premier stade de mesure, la réduction de la moitié de la charge de l'arbre n'a pas d'effet sur l'amidon. Au stade de la véraison, les arbres faiblement chargés (25%) et moyennent chargés (50%) montrent une forte accumulation de l'amidon au niveau des feuilles. Les résultats des sucres solubles enregistrés aux deux stades, montrent que le glucose est le plus abondant. Les teneurs foliaires en mannitol enregistrées au mois de juillet sont plus élevées par comparaison avec les teneurs enregistrées au mois de septembre. L'effet du stade phénologique n'est pas significatif sur le glucose et le saccharose. Les arbres les moins chargés en fruits (25%) ont la teneur la plus élevée en mannitol et en glucose. Par contre, la teneur en saccharose est similaire pour les trois charges.

La teneur des fruits en sucres solubles (mannitol, glucose, fructose et saccharose) est plus élevée au stade de durcissement du noyau qu'au stade de la véraison (tableau 7.4). L'effet de l'éclaircissage est significatif. Toutefois, seul le fort éclaircissage (25%) améliore la teneur en sucres solubles. Au premier stade de mesure, la teneur en amidon augmente de 34% et 36% par comparaison au témoin, respectivement pour les traitements moyennement chargés (50%) et faiblement chargés (25%). Au deuxième stade, l'amidon augmente de 31% et 61% par rapport au témoin respectivement pour l'éclaircissage moyen et sévère.

Tableau 7.3: Effets de la charge en fruits sur la teneur foliaire en amidon, mannitol, glucose et saccharose de l'olivier cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus' déterminée au stade de durcissement du noyau et de la véraison.

	Charge	Amidon (mg g^{-1} MS)	Mannitol (mg g^{-1} MS)	Glucose (mg g^{-1} MS)	Saccharose (mg g^{-1} MS)
27/07/2011	100%	6,90±0,49^{b}	28,2±0,28^{b}	34,6±0,32^{c}	7,1±0,19^{a}
	50%	6,47±0,53^{b}	30,8±0,10^{b}	48,6±0,19^{b}	7,8±0,03^{a}
	25%	9,72±0,24^{a}	41,5±0,39^{a}	57,1±0,50^{a}	6,4±0,07^{a}
29/09/2011	100%	7,63±0,49^{b}	10,1±0,12^{b}	34,9±0,33^{b}	6,0±0,19^{a}
	50%	8,77±0,60^{ab}	13,5±0,19^{b}	43,7±0,32^{b}	6,3±0,09^{a}
	25%	9,69±1,02^{a}	23,7±0,54^{a}	68,5±0,58^{a}	8,5±0,10^{a}

Les moyennes de la même colonne de chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 7.4: Effets de la charge en fruits sur la teneur des olives (pulpe) en amidon, mannitol, glucose, fructose et saccharose de l'olivier cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus' déterminée au stade de durcissement du noyau (27/07) et de véraison (29/09).

	Charge	Amidon (mg g^{-1} MS)	Mannitol (mg g^{-1} MS)	Glucose (mg g^{-1} MS)	Fructose (mg g^{-1} MS)	Saccharose (mg g^{-1} MS)
27/07/2011	100%	4,99±0,28^{b}	23,4±0,7^{b}	31,8±1, 2^{b}	6,2±0,3^{b}	15,7±1,0^{b}
	50%	6,69±0,76^{a}	27,8±0,7^{a}	33,6±0,6^{ab}	6,7±0,7^{ab}	18,5±0,8^{b}
	25%	6,77±0,87^{a}	82,6±0,7^{a}	36,8±0,7^{a}	7,4±0,1^{a}	17, 0±0,8^{a}
29/09/2011	100%	3,20±0,26^{c}	9,2±0,3^{b}	25,5±1,9^{b}	5,6±0,3^{b}	5,5±0,3^{b}
	50%	4,20±0,60^{b}	10,4±1,7^{ab}	27,2±1, 0^{ab}	5,6±0,2^{b}	6,1±0,7^{b}
	25%	5,23±0,27^{a}	12,4±0,4^{a}	29,2±1,2^{a}	7,0±0,8^{a}	7,2±0,3^{a}

Les moyennes de la même colonne de chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD)

7.3.3 Effets de la réduction du niveau de production sur les paramètres agronomiques

7.3.3.1 Croissance végétative

Les valeurs des paramètres végétatifs figurant dans le tableau 7.5, représentent l'allongement du rameau, le nombre des nœuds et des feuilles néoformés après 13 semaines de l'application

des différentes charges en fruits. L'effet de la réduction de la charge en fruits sur la croissance des rameaux fructifères est significatif. L'allongement des rameaux des arbres à faible charge (25%) est de 2,61 plus important par rapport aux arbres non éclaircis (témoin). Les arbres qui subissent un éclaircissage moyen (50%) ont un allongement des rameaux de 1,95 cm plus élevé par comparaison au témoin. La réduction de 75% et 50% de la charge initiale de l'arbre favorise la néoformation des unités de croissance par l'augmentation du nombre des nœuds et des feuilles.

La réduction de la charge n'a pas d'effet significatif sur les paramètres de la croissance végétative de nouvelles pousses, développées à partir du réveil hivernal du cycle biologique suivant (février 2012) jusqu'au stade de gonflement des boutons floraux (30 avril 2012) (tableau 7.6).

Tableau 7.5: Effets de la charge en fruits sur les paramètres de la croissance végétative d'un rameau fructifère. Les valeurs de tableau représente l'allongement du rameau, le nombre des nœuds et des feuilles néoformés le long de la période expérimentale (22 Juin jusqu'au 29 Septembre) de l'olivier cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus'.

Charge	Allongement du rameau (cm)	Nombre des nœuds	Nombre des feuilles
100%	2,37±0,23[b]	2,00±0,43[b]	4,50±0,25[b]
50%	4,32±0,37[a]	3,25±0,25[a]	5,75±1,08[b]
25%	4,98±0,87[a]	3,91±0,62[a]	9,16±1,04[a]

Les moyennes de la même colonne suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

Tableau 7.6: Effets de la charge en fruits appliquée après la nouaison (Juin 2011) chez le cultivar Besbessi en 'année plus' sur l'allongement du rameau, le nombre des nœuds et des feuilles néoformés au cours de la reprise de la croissance végétative durant le printemps suivant (2012).

Charge	Allongement du rameau (cm)	Nombre des nœuds	Nombre des feuilles
100%	6,17±2,25[a]	6,67±0,55[a]	13,33±1,15[a]
50%	8,50±1,50[a]	6,00±0,00[a]	12,00±0,00[a]
25%	6,98±0,80[a]	5,67±1,53[a]	11,33±3,06[a]

Les moyennes de la même colonne suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

7.3.3.2 Croissance fructifère

L'effet de la charge en fruits sur les paramètres de la croissance fructifère, mesurés au stade de durcissement du noyau et au stade de la véraison est significatif (figure 7.3). La forte réduction de la charge initiale de l'arbre (25%) améliore le calibre des fruits, durant la période expérimentale (de 22 Juin jusqu'au 29 Septembre 2011). Elle provoque une augmentation de 34% de la longueur et de 55% du diamètre du fruit. Par contre, la forte charge (100%) et la charge moyenne (50%) provoquent une augmentation respectivement de 19% et 18% de la longueur, et de 42% et 38% du diamètre. Le poids frais (PF) d'un fruit pour les arbres les moins chargés passe de 0,8 g (22 juin) à 3,2 g (29 septembre). Pour les arbres témoins PF passe de 0,8 g à 2,4 g. L'effet de l'éclaircissage moyen sur la croissance des fruits est moins prononcé. Les valeurs les plus élevées du rapport pulpe /noyau, sont enregistrées pour les arbres qui subissent un éclaircissage sévère (25%). Au stade de durcissement du noyau, le rapport pulpe /noyau est de l'ordre de 1,9 et 2,8 au stade de la véraison.

L'indice de maturation est déterminé lors du début de changement de couleur vers le violet des fruits chez les arbres témoins. Les arbres faiblement chargés (charge 25%) ont un indice de maturation très élevé de 3,04. Par contre, pour les arbres fortement et moyennement chargés, l'indice de maturation est respectivement de 0,8 et 1,15 (figure 7.4).

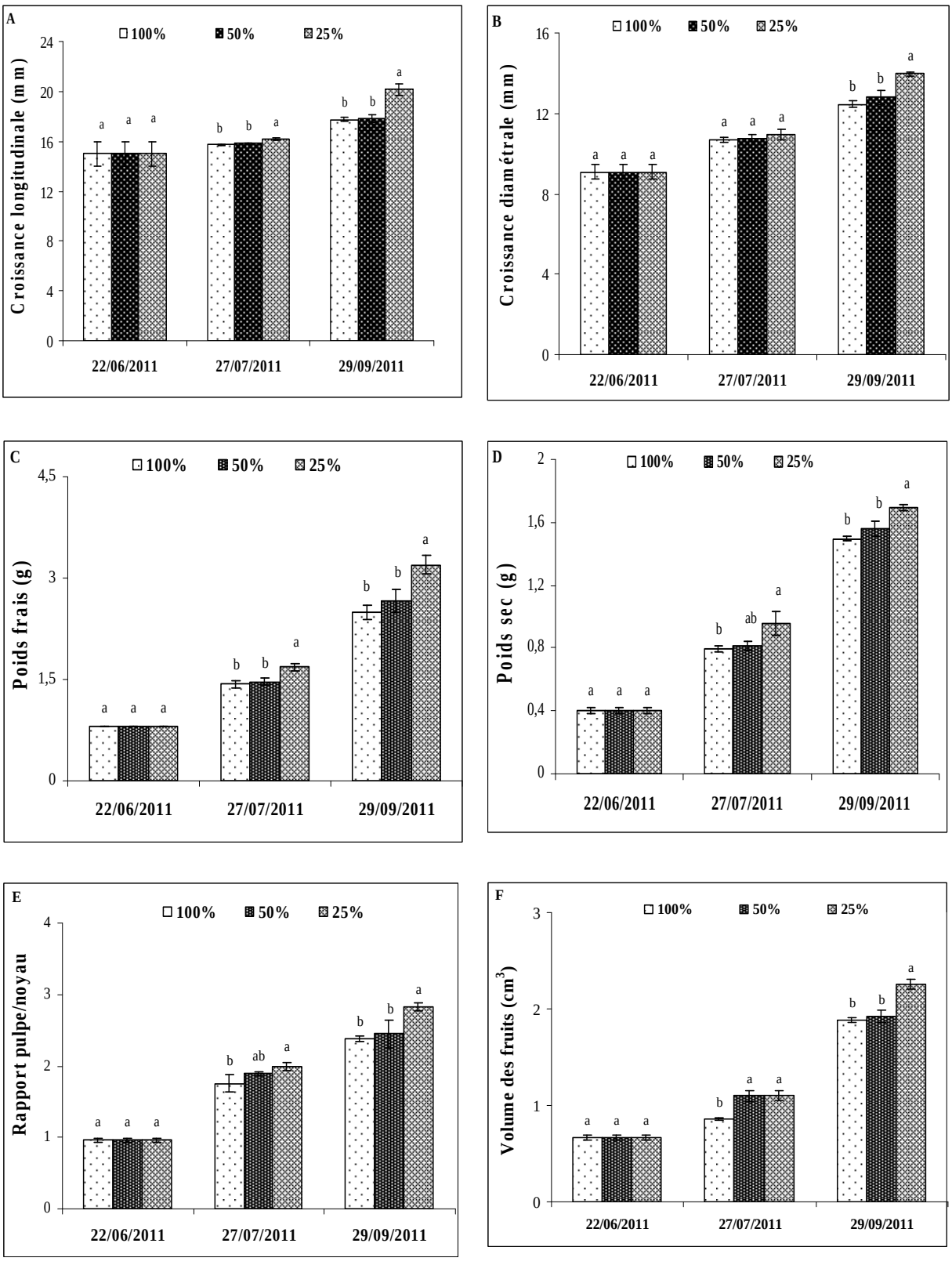


Figure 7.3: Effet de la charge en fruits sur la croissance longitudinale et diamétrale, le poids frais et sec, le rapport pulpe/noyau et le volume des fruits de l'Olivier cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus' mesurés au stade de durcissement du noyau et au stade de véraison. Les moyennes de chaque barre de diagramme à chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entres elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

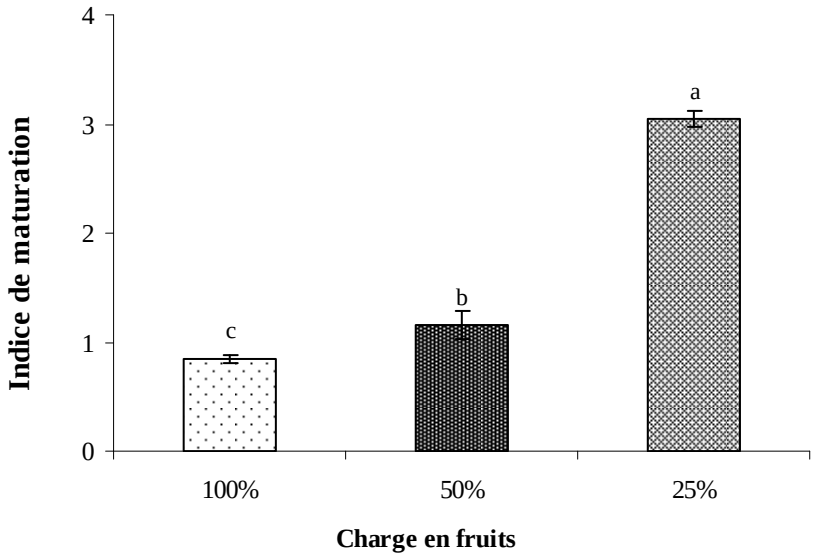


Figure7.4: Effet de la charge en fruits sur l'indice de maturation de l'olivier cultivar Besbessi en année d'alternance 'plus' déterminé au stade de la véraison. Les moyennes de chaque barre de diagramme à chaque date suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entres elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

7.4.3.3 Paramètres des inflorescences

L'éclaircissage sévère augmente le nombre des inflorescences par rameau fructifère et par nœuds mais n'a pas d'effet sur le nombre des fleurs par inflorescence et sur le pourcentage des fleurs hermaphrodites (tableau 7.7).

Tableau 7.7: Effets de la charge en fruits appliquée en 2011 sur le nombre d'inflorescence/rameau, le nombre d'inflorescences/nœuds, le nombre des fleurs/inflorescence et le pourcentage des fleurs hermaphrodites. Les différents paramètres sont déterminés en 2012 sur le cultivar Besbessi en année d'alternance 'moins'.

Charge	Inflorescence/rameau	Inflorescences/nœuds	Fleurs/inflorescence	% fleurs hermaphrodites
100%	2,33±1,15[b]	0,16±0,02[b]	17,33±2,52[a]	80±7[a]
50%	2,33±0,58[b]	0,29±0,06[b]	19,67±5,03[a]	84±3[a]
25%	4,67±0,58[a]	0,64±0,20[a]	20,33±1,15[a]	78±6.[a]

Les moyennes de la même colonne suivies par la même lettre, ne différent pas statistiquement entre elles au seuil de 5% (test de Tukey HSD).

7.4 Discussion

Nos résultats montrent une diminution de la photosynthèse nette (A_n) pour les arbres qui subissent un fort éclaircissage. Cette diminution est associée à une réduction de la conductance stomatique (g_s) et la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i). La chute de la conductance stomatique chez les arbres éclaircis par comparaison aux arbres témoins soumis aux mêmes conditions environnementales indique un contrôle interne de g_s par l'accumulation de l'amidon foliaire suite à la réduction du nombre de fruits. En effet nos résultats montrent une accumulation importante de l'amidon, mais aussi une forte teneur de feuilles en sucres solubles pour les arbres à faible charge en fruits, et ceci a été observé au stade de durcissement du noyau et de la véraison (tableau 7.3). Des résultats similaires sont montrés par Bustan et al. (2011), bien que l'effet de l'éclaircissage appliqué après la floraison sur la teneur foliaire en carbohydrates non structuraux, n'est apparue qu'à la fin du cycle reproductif. Des études chez le vigne, sous des conditions climatiques contrôlées montrent que l'absence des fruits diminue la photosynthèse et la conductance stomatique suite à l'accumulation des carbohydrates dans les feuilles (Quereix et al., 2001). Une forte corrélation entre l'accumulation de l'amidon foliaire et la photosynthèse est montrée Chez le caféier (Vaast et al., 2005), le pommier (Gucci et al., 1994; Palmer et al., 1997, Wünsche et Palmer, 2000), le cerisier (Flore et Layne, 1999) et les citrus (Iglesias et al., 2002). Heineke et al. (1992) ont rapporté que l'augmentation de la pression osmotique des cellules foliaires par l'accumulation des sucres provoque la fermeture des stomates, ce qui entraîne une inhibition de la photosynthèse. Selon les travaux de Krapp et al. (1991), l'accumulation des carbohydrates peut inhiber la photosynthèse par diminution du Rubisco, et d'autres enzymes du cycle de Calvin. La concentration foliaire en carbohydrates qui est en relation directe avec l'assimilation locale et la translocation peut modifier l'expression des gènes promoteurs photosynthétiques (Jang et Sheen, 1994). La concentration en carbohydrates peut provoquer l'activation de l'expression des gènes de composants photosynthétique et donc l'augmentation de la capacité photosynthétique lorsque le niveau des sucres diminue, ou la répression des gènes et donc l'inhibition de la photosynthèse lorsque le niveau des sucres dépasse la capacité métabolique ou exportatrice de la plante (Krapp et al., 1991; Paul et Foyer, 2001). De même la teneur en saccharose contrôle l'activité de transport de saccharose et donc le transport phloèmien (Ainsworth et Bush, 2011). Chez les citrus, Nebauer et al. (2011) ont montré que l'expression des gènes impliqués dans le métabolisme carboné, est modifiée 24 heures après la réduction de la taille du puits. L'effet négatif des puits fructifères sur l'assimilations

photosynthétique dépend de la présence ou l'absence d'autres puits compétitifs et du stade de croissance de ces organes (Palmer et al., 1997; Wünsche et Palmer, 2000). Par contre, chez le *Prunus avium*, la photosynthèse est affectée par des facteurs ontogéniques et environnementaux mais non pas par la charge en fruits (Roper et al., 1988). De même, chez l'olivier cv. Leccani, Proietti (2000) a montré que la réduction du nombre de fruits de l'arbre entier n'est pas évidente, pour inhiber l'activité photosynthétique des organes sources (feuilles). Dans cette étude, nous avons remarqué une différence entre les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne enregistrés au mois de juillet et septembre, les températures élevées du mois de juillet (32°C) entraîne un stress thermique modéré et provoque une inhibition de la photosynthèse. Les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne n'ont pas modifiés par la charge en fruits, ce qui indique aucun dommage apparent de l'appareil photosynthétique par l'éclaircissage. De même, chez les citrus, les différentes charges en fruits n'ont pas d'influence sur les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne (Syvertsen et al., 2003). Par contre, DaMatta et al. (2008) ont montré que l'éclaircissage diminue la photosynthèse et en parallèle modifie les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne. Les olives sont des forts puits avec une demande métabolique importante, leur développement est étroitement lié à la disponibilité en photoassimilats. Le glucose, le mannitol et le saccharose sont les sucres solubles les plus dominants dans le tissu foliaire de l'olivier (Cataldi et al., 2000). Cela a été constaté pour les différents traitements et aux deux dates de mesures de notre étude (Tableau 7.3). L'hydrolyse du glucose et du fructose se produit au niveau des puits où ces hexoses fournissent de l'énergie et agissent comme précurseurs pour la production d'huile d'olive. L'éclaircissage a un fort impact sur le taux de sucres des fruits, notamment pour l'éclaircissage sévère qui induit une fort augmentation de la teneur en mannitol, fructose, glucose et saccharose (Tableau 7.4). De la nouaison jusqu'à 90 jours plus tard, la teneur des olives en sucres solubles est en augmentation. Ensuite, elle diminue durant la maturation (Ebrahimzadeh et Seyyednejand, 2000). La teneur en sucres solubles des olives cv. Besbessi mesurée au stade de la véraison est inférieure à celle déterminée au stade de durcissement du noyau. Conde et al. (2008) ont montré que la teneur des olives en glucose diminue avec la maturation et l'accumulation des lipides, tandis que la teneur en mannitol est en augmentation continue. Dans cette étude, le mannitol diminue régulièrement au cours de la maturation et ceci est pour tous les traitements. En général, la teneur des olives en mannitol peut être utilisée comme indicateur du potentiel du cultivar pour la biosynthèse de l'huile (Marsillio et al., 2001). Le cultivar Besbessi est un olivier de table avec une teneur en huile de 18% (Taamalli et al., 2006), la réduction de la concentration en mannitol au stade de la

véraison peut être expliqué par la forte teneur des fruits en amidon comme composé principale de stockage. Les fruits sont des forts puits pour les assimilats durant tous les stades de la croissance fructifère (Proeitti, 2000). La forte disponibilité des assimilats après la nouaison, améliore le calibre des fruits. Nous avons constaté des effets positifs de la faible charge sur la qualité des fruits Figure (7.3 A-D). Aussi la maturation est plus précoce pour les arbres fortement éclaircis (Figure 7.4), des résultats similaires sont prouvés chez l'olivier par Trentacoste et al. (2010). Chez le cultivar Arbequina, Trentacoste et al. (2011) ont montré que le poids frais et le rapport pulpe/noyau sont influencés par la charge de l'arbre, le poids frais diminue de 50% pour les arbres très chargés par rapport aux arbres moins chargés. L'effet de l'éclaircissage sur le calibre des fruits est plus prononcé chez les oliviers en année d'alternance "plus" (Dag et al., 2009). La relation inverse entre le nombre de fruits par arbre et le poids des fruits a été bien étudier chez autres espèces fruitiers comme chez le abricot, le citrus et le pommier (Palmer et al., 1997; Wünsche et Palmer, 2000; Syvertsen et al., 2000; Meland, 2009; Roussos et al., 2011). Les fruits sont des puits prioritaires et la forte charge diminue la croissance végétative (Flore et Layne, 1999; Gucci et al., 2007). La concurrence entre les fruits et les nouvelles pousses est également présente chez le cultivar Besbessi. L'allongement du rameau diminue 50% sous une charge élevée en fruits (Tableau 7.5). L'éclaircissage moyen semble le plus efficace pour un équilibre entre la croissance végétative et le développement fructifère. La production de l'olivier est étroitement liée de la croissance végétative de l'année précédente. Les bourgeons fructifères se localisent sur les rameaux de l'année n-1 (Lavee, 2007). L'effet positif de la réduction du niveau de production de l'arbre entier se manifeste aussi durant le cycle reproductif suivant. La réduction sévère de la charge initiale du cultivar Besbessi provoque une augmentation de 50% du nombre des inflorescences par comparaison au témoin, mais l'éclaircissage moyen montre des effets moins prononcés.

7.5 Conclusion

La réduction du niveau de production initial des oliviers en année d'alternance 'plus' par éclaircissage manuel appliqué au stade du développement du noyau, produit une réduction dans l'utilisation des carbohydrates et l'accumulation de l'amidon au niveau des feuilles. L'inhibition de la photosynthèse par les photoassimilats se produit suite à une fermeture partielle des stomates et peut être liée à l'expression de gènes photosynthétiques. La

diminution de la photosynthèse n'est pas le résultat du dommage ou inactivation du PSII. L'amélioration du calibre des fruits nécessite un éclaircissage sévère qui assure une croissance végétative importante. La réduction de 75% de la charge initiale de l'olivier améliore le mise à fruit l'année suivante et diminue l'effet de l'alternance de production. La réduction de la moitié de la charge a des effets modérés sur la teneur foliaire en carbohydrates et sur le calibre des fruits, la limite de la photosynthèse a apparu au stade de la véraison.

Chapitre 8

Conclusions générales et perspectives

Chapitre 8

Conclusions générales et perspectives

Conclusions

L'oléiculture occupe une position particulière au sein de l'agriculture et de l'économie tunisienne. Les résultats obtenus par le Conseil Oléicole International (COI) n'ont pas cessé de signaler un accroissement de la production des olives à huile et de table, grâce aux grands efforts qui se poursuivent pour avoir des résultats satisfaisants. L'augmentation des superficies oléicoles, la création des nouvelles plantations et l'amélioration de la rentabilité des vergers nécessite, une meilleure compréhension du comportement physiologique de l'espèce en fonction des facteurs abiotiques et des pratiques culturales. Une gestion appropriée des vergers d'oliviers doit se baser sur une bonne connaissance des relations source-puits au niveau de l'arbre entier. La bonne maîtrise des interactions entres les organes sources et les organes puits permet d'optimiser la productivité de l'arbre. L'olivier est caractérisé par une forte alternance de production, ce phénomène physiologique forme l'une des contraintes économiques majeures dans le domaine de la production fruitière en général, et l'oléiculture en particulier. La charge en fruits est l'un des facteurs qui accentuent l'irrégularité biannuelle de production, par la perturbation de l'équilibre entre les processus végétatifs et reproducteurs. En effet, durant son cycle biologique, l'olivier produit et met en réserve une importante quantité des carbohydrates. La fluctuation du statut carboné dépend de plusieurs facteurs, y compris les conditions environnementales, stade de développement et les pratiques culturales. La mise en réserve des composés carbonés est un phénomène qui assure un équilibre entre l'assimilation et la translocation des carbohydrates. L'activité photosynthétique, la croissance végétative et le développement fructifère sont étroitement liés au statut carboné de l'arbre.

L'objectif de la présente étude est d'une part d'évaluer certains paramètres physiologiques, biochimiques et agronomiques, comme réponse à la manipulation de l'équilibre source-puits par l'éclaircissage, le rapport feuille/fruit, l'incision annulaire et la décapitation, et d'autre

part, d'étudier l'influence de l'incision annulaire et l'éclaircissage manuel comme étant deux techniques culturales, chez l'olivier de table.

La qualité des olives de table est un élément fondamental pour la commercialisation de ce produit. Elle dépend de l'assimilation et de la translocation des carbohydrates au niveau de l'arbre. Notre travail a été porté sur un cultivar local (Besbessi) et un autre étranger (Picholine) d'olives de table.

Dans cette étude nous avons suivi certains paramètres physiologiques (échanges gazeux, fluorescence chlorophyllienne), biochimiques (teneurs en sucres solubles, en amidon, et concentration chlorophyllienne) et agronomiques (croissance végétative et fructifère). Ces paramètres ont été évalués sous les différents traitements durant quatre années de recherche consécutives.

L'incision annulaire a été appliquée sur le pourtour d'une branche de premier ordre par enlèvement un anneau d'écorce et du phloème. Cette technique a été pratiqué sur le cultivar Picholine durant deux années successives (année plus et année moins). Les rapports feuille/fruit ont été pratiqués sur des rameaux fructifères chez le cv. Picholine. De même, la réduction de la taille du puits végétatif a été testée sur la Picholine. La variation de la charge sur l'arbre entier a été appliquée par éclaircissage manuel chez le cv. Besbessi.

A fin de caractériser le comportement physiologique du cultivar Picholine en interaction avec les facteurs environnementaux sous bioclimat semi- aride de la Tunisie, nous avons suivi durant un cycle annuel de développement, la variation des échanges gazeux et de la teneur foliaire en carbohydrates, en fonction des stades phénologiques chez l'olivier en année d'alternance moins. La Picholine montre une activité photosynthétique et métabolique maximale durant la première période de la croissance végétative. Durant la période estivale (juillet et août), les valeurs élevées de la température et du déficit de vapeur d'eau, et l'irrigation déficitaire entraînent une diminution de 56% de la photosynthèse nette. La teneur foliaire en glucose, saccharose et fructose est élevée durant le printemps et l'automne et elle diminue durant l'été. Par contre, au cours de la période estivale, la teneur en mannitol augmente de 44%, indiquant son rôle dans l'ajustement osmotique. Alors que, le stress abiotique entraine une réduction du mannitol de la Picholine en année d'alternance plus. Cette réduction peut être liée à la forte demande des organes puits des oliviers à forte charge, vu l'importance du mannitol dans la translocation des métabolites vers les fruits en développement. De même, le stress abiotique diminue l'amidon foliaire, cette diminution peut

être attribuée à une altération du processus de synthèse d'amidon. L'analyse de l'amidon foliaire chez des oliviers en année 'plus' et 'moins', nous permettons de constater que chez la Picholine en année 'plus' (à forte charge en fruit), l'amidon foliaire est la moitié de celle en année 'moins' (à faible charge en fruits), cela pourrait être expliqué par une forte translocation des photoassimilats vers les organes puits en croissance.

Dans le but d'estimer la contribution des jeunes feuilles portées par la végétation de l'année (n) dans la synthèse des assimilats transloqués vers les organes puits, nous avons suivi les échanges gazeux des feuilles jeunes en croissance et des feuilles adultes de l'année (n-1). Les résultats obtenus montrent que l'activité photosynthétique des feuilles jeunes reste inferieure à celle des feuilles adultes, jusqu'à ce qu'elles atteignent un âge d'environ six mois. A cette phase, les feuilles jeunes peuvent participer dans le maintien d'un niveau élevé en réserves carbonées de l'arbre entier pour faire face aux exigences des organes puits en croissance, tels que, les fruits en deuxième stade de leur cycle fructifère, les pousses végétatives (deuxième vague de la croissance végétative) et l'induction des bougeons reproductifs.

La manipulation de l'équilibre source-puits chez le cultivar Picholine par l'application de quatre charges en fruits sur des rameaux fructifères, la réduction de la taille du puits végétatif et l'interruption du flux descende de la sève élaborée, montre que l'application de l'incision annulaire après la nouaison (premier stade de développement des fruits) provoque une réduction de la photosynthèse nette et de la conductance stomatique. Par contre, elle augmente la teneur foliaire en amidon et en sucres solubles. L'effet des rapports feuille/fruit (1feuille/0 fruit; 1 feuille/1 fruit; 2 feuilles/1 fruit et 3 feuilles/1 fruit) se manifeste surtout s'ils sont combinés avec l'incision annulaire. L'effet de l'incision annulaire sur le rendement quantique de PSII (Φ_{PSII}) et le taux de transfert des électrons (J) a apparu seulement quelques jours après l'application de l'incision annulaire, par la suite cet effet n'est plus significatif. Alors que la réduction de la charge sur les rameaux n'a pas d'influence sur ces paramètres. De même, la variation de la charge au niveau de l'arbre entier chez le cv. Besbessi n'a pas d'effet sur Φ_{PSII} et J. Donc, la réduction de la taille du puits fructifère ne modifie pas ni le fonctionnement et la structure de PSII ni le flux des électrons au niveau de la chaine photosynthétique. Par contre, ces paramètres de la fluorescence chlorophyllienne sont sensibles au stress hydrique (irrigation déficitaire) et abiotique (T° de l'air et DVP). Cet effet se traduit par une chute de l'activité photosynthétique et de la teneur foliaire en carbohydrates non structuraux durant la période estivale.

L'absence des puits fructifères au niveau d'un rameau décapité diminue significativement la photosynthèse nette (A_n) et la conductance stomatique (g_s). Le rapport élevé associé à l'incision annulaire (3/1) produit une réduction de A_n et g_s. L'inhibition de la photosynthèse est attribuée à un contrôle stomatique, vérifié par la réduction de la conductance stomatique, mais également cette diminution peut être liée à un rétrocontrôle biochimique, suite à l'accumulation des sucres. L'augmentation de la surface foliaire disponible par fruit contribue à l'améliore de la qualité des fruits, avec un effet plus prononcé sur les branches incisées. L'effet de traitements (incision annulaire et rapport feuille/fruit) se manifeste à différents stades de la croissance fructifère et il paru similaire.

L'éclaircissage manuel soit qu'au niveau des rameaux ou sur l'arbre entier, montre un effet positif sur le calibre des fruits. Sur le rameau les fruits forment un fort puits pour les assimilats et s'alimente surtout par les feuilles portées par le même rameau. Grâce à cette spécificité de l'olivier nous pouvons justifier l'effet significatif de la réduction de la charge du rameau malgré la présence d'autres puits sur la totalité de la branche. Mais dans notre étude l'effet positif d'éclaircissage au niveau du rameau a été toujours associé à la décapitation.

Sur le rameau fructifère, la croissance des pousses végétatives forme un puits concurrent pour les fruits. La comparaison de l'effet de la charge en fruits sur des rameaux décapités et autres à croissance contenue, montre que la croissance apicale attire le surplus des assimilats et réduit l'intensité de l'éclaircissage.

La forte disponibilité en assimilats par l'incision annulaire combinée au rapport feuille/fruit élevé (1/1) et faible (3/1), favorise la formation des nouvelles unités de croissance végétative. La réduction de la taille des puits végétatifs (décapitation des rameaux), combinée à l'incision annulaire, a des effets bénéfiques sur la croissance des fruits, et ceci est remarquable à différents stades du cycle fructifère. Le puits végétatif (la croissance apicale) réduit l'effet négatif de l'incision annulaire sur la photosynthèse et néglige ses influences amélioratrices de la qualité des fruits. Au niveau de l'arbre entier seulement l'éclaircissage sévère (élimination de 75% de la charge initiale) qui amène à l'amélioration du calibre des fruits, ce que confirme la grande capacité de pousses végétatives d'utiliser les produits de la photosynthèse. Le bon développement de la croissance végétative durant l'année (n) attribut à l'amélioration de la productivité de l'année suivante (n+1). La réduction de 75% de la charge initiale du cv. Besbessi est efficace pour l'augmentation du nombre des inflorescences de l'année suivante.

La décapitation favorise le développement des nouvelles croissances axillaires mais la question qui se pose est ce que cette croissance peut servir pour le débourrement des bourgeons reproductifs de l'année suivante (n+1)? La réponse est non, puisque nous avons remarqué dans notre étude que cette croissance a apparue tard dans le cycle de développement annuel, en plus elle se caractérise par un taux de croissance faible, alors que, l'induction des bourgeons floraux débute en octobre de l'année (n).

Nous avons montré les effets de l'incision annulaire, de l'éclaircissage et de la décapitation Mais, quelle est la meilleure phase d'application de ces traitements et quelle est la spécificité dans la réponse physiologique de l'arbre à la disponibilité en assimilats apportée à différents stades? Cette question a été l'objectif de chapitre 6

L'application de l'incision annulaire à trois stades reproductifs du cycle annuel (gonflement des boutons floraux, 1er stade et 2ème stade de la croissance des fruits) de l'olivier cv. Picholine en année d'alternance moins, montre que la photosynthèse nette (A_n), la conductance stomatique (g_s), la concentration intercellulaire en CO_2 (C_i) et la transpiration (E) sont significativement influencées par la date d'application de l'incision annulaire. Tant que le flux de sève descendante est bloqué, l'effet régulateur de la photosynthèse par les photoassimilats est significatif, jusqu'à la cicatrisation complète de l'incision. Les effets de l'incision annulaire sur l'activité photosynthétique, la teneur en carbohydrates et la qualité des fruits sont remarquables, indépendamment du stade d'application. La forte disponibilité en assimilats par incision annulaire associée à la décapitation accru la qualité des fruits. Cette influence a été remarquée pour les différentes dates d'application, avec un effet plus prononcé pour les traitements pratiqués au 1^{èr} stade de la croissance fructifère, caractérisé par une division cellulaire intense. L'incision annulaire appliquée au deuxième stade de la croissance des fruits (août) augmente l'indice de maturation. L'accélération de la maturation par l'incision annulaire tardive est associée par une forte teneur des fruits en sucres solubles, ces résultats ouvrent une perspective sur la détermination des facteurs responsable de cette maturation avancée.

Les résultats obtenus au niveau d'un rameau fructifère restent-ils valables pour l'arbre entier? Pour répondre à cette interrogation nous avons testé l'effet d'éclaircissage sur la totalité de l'olivier cv. Besbessi.

L'application de trois charges différentes en fruits par éclaircissage manuel (100%; 50%; et 25% de la charge initiale de l'olivier) au niveau de l'olivier entier cv. Besbessi, au stade de

développement du noyau, montre que la réduction du niveau de production initial des oliviers entraine une réduction dans l'utilisation des carbohydrates par les puits fructifères. Ceci résulte une accumulation de l'amidon au niveau des feuilles. L'éclaircissage sévère (élimination de 75% de la charge initiale) produit une diminution de la photosynthèse, la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2. C'est le phénomène « limitation puits » qui s'accompagne d'une accumulation des carbohydrates dans les feuilles. Cette constatation a été vérifiée au niveau de la branche isolée de la totalité de l'arbre par l'incision et aussi au niveau des rameaux fructifères. L'inhibition de la photosynthèse par les photoassimilats se produit suite à une fermeture partielle des stomates, et peut être liée à l'expression de gènes photosynthétiques. Malgré les effets négatifs de l'éclaircissage sévère sur l'assimilation photosynthétique, il améliore le calibre des fruits et conduit à une croissance végétative importante. Donc, il participe à la mise à fruit l'année suivante, et par conséquence il diminue le phénomène de l'alternance de production.

Perspectives

A l'issue de ce travail de recherche, plusieurs perspectives concernant des aspects physiologiques et agronomiques restent encore à developper.

Dans notre travail, nous avons attribué l'inhibition de la photosynthèse à un contrôle stomatique, vérifié par la réduction de la conductance stomatique, ou aussi liée à des modifications dans l'expression des gènes codants pour les enzymes du métabolisme carboné. Cette constatation nécessite des analyses enzymatiques pour justifier l'effet de la disponibilité en assimilats sur l'activité photosynthétique.

Certains minéraux jouent un rôle clé dans le transport des sucres entres les différents organes sources et puits, donc la disponibilité et la translocation des minéraux influencent la translocation du carbone. Il sera intéressant d'étudier la relation source –puits en fonction de la nutrition minérale.

La relation entre la disponibilité de l'eau et le statut carboné est un élément fondamental pour la compréhension des limitations de la productivité de l'arbre dans les conditions semi-arides. C'est pourquoi il était nécessaire de combiner l'étude des relations source-puits avec l'irrigation.

L’étude des relations source-puits a été limitée aux deux cultivars d’olive de table. Il serait intéressant de manipuler les oliviers à huile et évaluer l’effet de la disponibilité en assimilats sur la lipogenèse et la qualité d’huile. L’application de l’incision a été réalisée sur la Picholine, considéré parmi les cultivars les plus vigoureux. Il serait toutefois nécessaire de le tester sur d’autres cultivars.

La modélisation des interactions entre sources et puits au niveau de l’arbre entier chez l’olivier peut fournir une base de données pour une bonne gestion des oliveraies et des interventions agricoles.

L’application de l’incision annulaire comme technique de taille dans l’oléiculture est très limitée. L’étude de cette technique sur deux cycles végétatifs reste insuffisante, il serait alors pertinent de suivre leurs effets et leurs conséquences à plus long terme.

Dans la présente étude, l’éclaircissage a été fait manuellement, mais cela est n’est pas possible sur le plan pratique, donc il est intéressant de tester l’éclaircissage chimique et voir son efficacité et son influence sur la production et la qualité des fruits.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

Allen R.G., Pereira L.S., Raes D., Smith M., 1998. Crop Evapotranspiration—Guidelines for computing crop wáter Requirements, Irrigation and Drain, Paper No. 56. FAO, Rome, Italy, 300 pp.

Ainsworth E. A., Bush D R., 2011. Carbohydrate Export from the Leaf: A Highly Regulated Process and Target to Enhance Photosynthesis and Productivity. Plant Physiology, 155, 64–69.

Angelopoulos K., Dichio B., Xiloynnis C., 1996. Inhibition of photosynthesis in olive tree (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. Journal of Experimental Botany 47, 1093-1100.

Argenson C., Regis C., Jonidon J.M., Vayesse P., 1999. L'Olivier.CTIFL (Centre technique interprofessionnelle des fruits et Légumes), 8-20.

Baratta B., Caruso T., Inglese P., 1992. Urea as thinning agent in olive: the influence of concentration and time of application. Journal of Horticultural Science 67, 219-224.

Barone E., Gullo G., Zappia R., IngleseP., 1994. Effect of crop load on fruit ripening and olive oil *(Olea europea* L.) quality. JournaI of Horticultural Science 69, 67-73.

Ben Ahmed C., Ben Rouina B. and M. Boukhris. 2007. Effects of water deficit on olive trees cv. Chemlali under field conditions in arid region in Tunisia. Scientia Horticulturae 113, 267–277.

Ben Ahmed C., Ben Rouina B., Sensoy S., Boukhris M., Ben Abdallah F., 2009. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. Environmental and Experimental Botany 67, 345–352.

Ben Mimoun M., Longuenesse J.J., Genard M. 1996. P_{max} as related to leaf: fruit ratio and fruits assimilate demand in peach. Journal of Horticultural Science 71,767-775.

Berman M. E., Dejong T. M., 1996. Water stress and crop load effects on fruit fresh and dry weights in peach (*Prunus persica*). Tree Physiology 16, 859-864.

Bilger W., Björkman O., 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbency changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. Photosynthesis Research 25, 173-185.

Boehringer S.A., 1984. Methods of enzymatic food analysis using single reagents. Mannheim: Boehringer Mannheim GmbH.

Bosabalidis A.M., Kofidis G., 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. Plant Science163, 375–379.

Black M.Z., Patterson K.J., Gould K.S., Clearwater M.J., 2012. Physiological responses of kiwifruit vines (*Actinidia chinensis* Planch. var. *chinensis*) to trunk girdling and root pruning. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science 40, 31-41.

Boughalleb F., Hajlaoui H., 2011. Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv Zalmati and Chemlali). *Acta Physiology Plant* 33, 53–65.

Boujnah D., 1997. Variations morphologiques, anatomiques et écophysiologiques en rapport avec la résistance à la sécheresse chez l olivier (Olea europaea .L). Thèse de doctorat d état Faculté des sciences agronomiques de Gand (Belgique).

Boussadia O., Ben Mariem F., Mechri B., Boussetta W., Braham M. and S. Ben El Hadj. 2008. Response to drought of two olive tree cultivars (cv. Koroneki and Meski). Scientia Horticulturae 116, 388-393.

Boussadia O., Steppe K., Zgallai H., Ben El Hadj S., Braham M., Lemeur R., Van Labeke M.C., 2010. Effects of nitrogen deficiency on leaf photosynthesis, carbohydrate status and biomass production in two olive cultivars 'Meski' and 'Koroneiki', Scientia Horticulturae 123, 336–342.

Boussingault J.B., 1868. Agronomie, chimie agricole et physiologie. 2nd ed. Paris: Mallet Bachelier, 236-312.

Boyer J.S., 1982. Plant productivity and environment. Science 218, 443-448.

Boyd L. M., Barnett A.M., 2011. Manipulation of whole-vine carbon allocation using girdling, pruning, and fruit thinning affects fruit numbers and quality in kiwifruit. Hortscience 46, 590-595.

Braham M. 1984. Evolution des réserves minérales et carbonées chez les variétés d'Olivier à huile « Chetoui » et « Chemlali » (*Olea europaea*. L). Mémoire de 3ème cycle de spécialisation Oleiculture - oleotechnie de l'INAT. 142 p.

Brodribb T., 1966. Dynamics of changing intercellular CO_2 Concentration (C_i) during drought and determination of minimum functional C_i. Plant physiology 111, 179-185.

Bustan A., Avni A., Lavee S., Zipori I., Yeselson Y., A. Schaffer A., Riov J., Dag A., Michael Ryan M., 2011. Role of carbohydrate reserves in yield production of intensively cultivated oil olive (*Olea europaea* L.) trees. Tree Physiology 31, 519-530.

Cataldi T. R. I., Margiotta G., Iasi L., Di Chio B., Xiloyannis C., BufoS. A., 2000. Determination of sugar compounds in olive plant extracts by anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection. Analytical Chemistry, 72, 3902-3907.

Centritto M., Wahbi S., Serraj R., Chaves M.M., 2005. Effects of partial rootzone drying (PRD) on adult olive tree (*Olea europaea*) in field conditions under arid climate II. Photosynthetic responses. Agriculture, Ecosystems and Environment 106, 303–311.

Channel R., 2006. Olive tree 1500yrq.jpg http://fr.wikipedia.org/wiki/Olea_europaea

Chartzoulakis K., Loupassaki M.H., Bertaki M., Androulakis I., 2002. Effects of NaCl salinity on growth, ion content and CO_2 assimilation rate of six olive cultivars. Scientia Horticulturae 96, 235-247.

Chehab H., Mechri B., Mariem F.B., Hammami M., Ben Elhadj S., Braham M., 2008. Effect of different irrigation regimes on carbohydrate partitioning in leaves and wood of two table olive cultivars (*Olea europaea* L. cv. Meski and Picholine). Agricultural water management. 96, 2 9 3 – 2 9 8.

Chen T., Pei H., Zhang Y., Qian Q., 2012. Seasonal changes in non-structural carbohydrates and sucrose metabolism enzymes in two Sabina species. Acta Physiol Plant 34,173–180.

Cheng Y.H., Arakawa O., Kasal M., Sawada S., 2008. Analysis of reduced photosynthesis in the apple leaf under sink-limited conditions due to girdling. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science 77, 115–121.

Cherbiy-Hoffmann S.U., Searles P. S., Hall A. J., Rousseaux C.M., 2012. Influence of light environment on yield determinants and components in large olive hedgerows following mechanical pruning in the subtropics of the Southern Hemisphere. Scientia Horticulturae 137, 36–42.

Chiou T.J., Bush D. R., 1998. Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning. Plant Biology 95, 4784-4788.

COI, 2010. Conseil oléicole international, Rapport récapitulatif sur le marché des produits oléicoles N°35-Janvier 2010.

COI, 2012. Conseil oléicole international, Newsletter marché N°66- Novembre 2012

Conde C., Delrot S., Gerós H., 2008. Physiological, biochemical and molecular changes occurring during olive development and ripening. Journal of Plant Physiology 165, 1545-1562.

Connor D.J., Fereres E., 2005. The physiology of adaptation and yield expression in olive. Horticulture Review 34, 155–229.

Corelli-Grappadelli L., Lakso A.N., 2004. Fruit development in deciduous tree crops as affected by physiological factors and environmental conditions, Acta Horticulturae 636, 425–441.

Cuevas J., Rallo L., Rapoport H.F., 1994. Crop load effects on floral quality in olive. Scientia Horticulturae 59, 123-130.

Dag A., Bustan A., Avni A., Lavee S., Riov J., 2009. Fruit thinning using NAA shows potential for reducing biennial bearing of 'Barnea' and 'Picual' oil olive trees. Crop & Pasture Science 60, 1124-1130.

Dag A., Bustan A., Avni A., Tzipori I., Lavee S., Riov J., 2010. Timing of fruit removal affects concurrent vegetative growth and subsequent return bloom and yield in olive (*Olea europaea* L.). Scientia Horticulturae 123, 469-472.

Da Matta F.M., Cunya R.L., Antunes W.E., Martins S.C.V., Araujo W.L., Fernie A.R., Moraes G.A.B.K., 2008. In field-grown coffee trees source–sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. New Phytologist 178, 348–357.

DeJong T.M., Grossman, Y.M., 1995. Quantifying sink and source limitations on dry matter partitioning to fruit growth in peach trees. Physiologia Plantarum, 95, 437- 443

De Schepper V., Steppe K., Van Labeke M.C., Lemeur R.,2010. Detailed analysis of double girdling effects on stem diameter variations and sap flow in young oak trees. Environmental and Experimental Botany 68, 149-156.

De Schepper V., Steppe K., 2011. Tree girdling responses simulated by a water and carbon transport model. Annals of Botany, 1 – 8.

Díaz-Barradas M.C., Zunzunegui M., Ain-Lhout F., Jáuregui J., Boutaleb S., Álvarez-Cansino L., Esquivias M. P., 2010. Seasonal physiological responses of *Argania spinosa* tree from Mediterranean to semi-arid climate. Plant Soil 337, 217–231.

Diaz-Espejo A., Nicolas E., Enrique FernándazJ., 2007. Seasonal evolution of diffusional limitations and photosynthetic capacity in olive under drought. Plant Cell and Environment 30, 922-933.

Dinant S., 2008. Phloème, transport interorgane et signalisation à longue distance. C. R. Biologies 331, 334–346.

Di Vaio C., Petito A., Buccheri M., 2001. Effect of girdling on gas exchanges and leaf mineral content in the "Independence" nectarine. Journal of Plant Nutrition 24, 1047-1060.

Domingo J.D., Ingacio I., Francisco R.T., Talon M., 2002. Regulation of photosynthesis through source: sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. Physiologia Plantarium 116, 563-572.

Drossopoulos J. B., Niavis C. A., 1988. Seasonal Changes of the Metabolites in the Leaves, Bark and Xylem Tissues of Olive Tree (*Olea europaea. L*) II. Carbohydrates. Annals of Botany 62, 321-327.

Ebrahimzadeh H., Seyyednejad M., Talaee A., 2000. Carbohydrate changes in olive during fruit ripening. Pakistan Journalof Botany 32, 121-129.

Einhorn T.C., Laraway D., Turner. J., 2011. Crop load management does not consistently improve crop value of 'Sweetheart Mazzard' sweet cherry trees. Horttechnology 21, 546-553.

Famiani F., Antognozzi E., Boco M., Tombesi A., Battistelli A., Mascatello S., Spaccino L., 1995. Effects of altered source-sink relationships on fruit development and quality in *Actinidia Deliciosa.* ISHS Acta Horticulturea 444, III international Symposium on Kiwifruit.

Fan P.G., Li L. S., Duan W., Li W. D., Li S.H., 2010. Photosynthesis of young apple trees in response to low sink demandunder different air temperatures. Tree Physiology 30, 313-325.

Farahani F., Peyvandi M., Hosseini -Mazinani M., 2008. Effect of sucrose and mannitol on in vitro regeneration of Iranian olive cv. 'Rowghani'. Acta Horticultura 191, 203-208.

Farrar J., Pollock C., Gallagher J., 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. Plant Science 154, 1–11.

Ferguson L., SibbettG. S., George C. M., 1994. Olive Production Manual. University of California, Division of Agriculture and Natural Resources, Oakland, CA. Publication 3353, 160 p.

Flexas J., Briantais J. M., Cerovic Z., Medrano H., MoyaI., 2000. Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grapevine leaves: A new remote sensing system. Remote Sensing of Environment 73, 283-297.

Flore J.A., Layne D.R., 1996. *Prunus*. In: Zamki, Schaffer, A.A.(Eds), Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships. Dekker, New York, pp. 825-849.

Flore J. A., LayneD. R., 1999. Photoassimilate production and distribution in cherry. HortScience 34, 1015-1019.

Franck N., Vaast P., Génard M., Dauzat J., 2006. Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*.Tree Physiology 26, 517–525.

Furferi R., Governi L., Volpe Y., 2010. ANN-based method for olive Ripening Index automatic prediction. Journal of Food Engineering 101, 318–328.

Genty B., Briantais J.M., Bakert N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthesic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysica Acta 990, 87-92.

Génard M., Souty M., 1996.Modeling the peach sugar contents in relation to fruit growth. Journal of the American Society for Horticultural Science 121, 1122-1131.

Génard M., Lescourret F., Ben Mimoun M., Besset J., Bussi C., 1998. A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level. II. Test and effect of source and sink factors in the case of peach. European Journal of Agronomy 9, 189-202.

Giorio P., Sorrentino G., d'Andria R., 1999. Stomatal behaviour, leaf water status and photosynthesis responses in field-grown olive trees under water deficit. Environmental and Experimental Botany 42, 95 -104.

Goldschmidt E.E., Aschkenazi N., Herzano Y., Schaffer A.A., Monselise S.P., 1985. A role for carbohydrate levels in the control of flowering in citrus. Scientia Horticulturae 26, 159-166.

Goldschmidt E.E., Huber S.C., 1992. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose and hexose sugars. Plant Physiology 99, 1443-1448.

González M., Cuevas J., 2008. Optimal crop load and positioning of fruit in cherimoya (Annona cherimola Mill.) trees. Scientia Horticulturae 115,129–134.

Grossman Y. L., DeJong T. M., 1995. Maximum vegetative growth potential and seasonal patterns of resource dynamics during peach growth. Annals of Botany 76, 473-482.

Gucci R., Xiloyannis C., Flore J.A., 1991. Gas exchange parameters, water relations and carbohydrate partitioning in leaves of field-grown *Prunus domestica* L. following fruit removal. Physiologia Plantarum 83, 497-505.

Gucci R., Corelli Grappadelli L., Tustin S., Ravaglia G., 1994. The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of ''Golden Delicious'' apple. Tree Physiology 15, 35- 40.

Gucci R., Lodolini E., Rapoport H. F., 2007. Productivity of olive trees with different water status and crop load. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 82, 648-656.

Guerfel M., Baccouri O., Boujnah D., Chaibi W., Zarrouk M., 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Scientia Horticulturae 119,257–263.

Gupta A. K., KaurN., 2000. Carbohydrate Reserves in plants: Synthesis and Regulation. Medical, p 372.

Hamada K., Ogata T., Fujiwara S., Hasegawa K., 2009. Healing process of the wounds of the branches of the Japanese persimmon that were caused by girdling, scoring, and strangulation. Scientia Horticulturae 120, 276–281.

Hammami S.B.M., Manrique T., Rapoport H.F., 2011. Cultivar based fruit size in olive depends on different tissue and cellular processes throughout growth, Scientia Horticulturae 130, 445–451.

Heineke D., Sonnewald U., Bussis D., Gunter G., Leidreiter K.,Wilke I., Raschke K., Wlllmitzer L., Heldt H.W., 1992. Expression of yeast-derived invertase in the apoplast of potato plants results in an inhibition of photosynthesis caused by an increase of the osmotic

pressure in leaf cells due to the accumulation of hexoses and amino acids, and affects an increase in the protein to starch ratio in the tubers. Plant Physiology 100, 301-308.

Hermoso M., Uceda M., Frías L., Beltrán G., 1998. El cultivo del olivo. Junta de Andalucia y Mundi-Prensa, Madrid. Maduracíon. p. 145-161. In: D. Barranco, R. Fernández-Escobar, and L. Rallo (eds.).

He J., Tan B.H.G., Qin L., 2011. Source-to-sink relationship between green leaves and green pseudobulbs of C3 orchid in regulation of photosynthesis. Photosynthetica 49, 209-218.

Hopkins W. G., 2003. Physiologie vegetale, de boeck, p221.

Hummel I., Pantin F., Sulpice R., Piques M., Rolland, G., Dauzat M., 2010. *Arabidopsis* plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme and gene expression analysis. Plant Physiol. 154, 357–372.

Iglesias D.J., Lliso L., Tadeo F.R., TalonM., 2002. Regulation of photosynthesis through source: sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. Physiology Plantarum 116, 563–572.

Inglese P., 1999. Fruit growth accumulation and ripening of the olive cultivar 'Carolea' in relation to fruit density. Acta Horticulturae 474, 265-268.

Issaoui M., Mechri B., Echbili A., Dabbou S., Yangui A., Belguith H., Trigui A., Hammami M., 2008. Chemomotric characterization of five Tunisian varietals of five *Olea europaea* L. olive fruit according to different maturation indices. Food Lipids 15, 277-296.

Jang J.C., Sheen J., 1994. Sugar Sensing in Higher Plants. The Plant Cell 6, 1665-1679.

Kalis S., Harris D., 2007. Producing table olives. Landlinks Press- Garddeninig- 328 pages

Kasraoui M.F., Braham M., Denden M., Mehiri H., Garcia M., Lamaze T., Attia F., 2006. Effet du déficit hydrique au niveau de la phase photochimique du PSII chez deux variétés d'olivier. C. R. Biologies 329, 98-105.

Keenan T., Sabate S., Gracia C., 2010. Soil water stress and coupled photosynthesis–conductance models: Bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis Agricultural and. Forest Meteorology. 150, 443–453.

Khandaker M.M., Hossain A.S., Osman N., Boyce A.N., 2011. Application of girdling for improved fruit retention, yield and fruit quality in syzgium samarangense under conditions. International Journal of Agricultura and Biology, 13, 18-24.

Koch K. E., 1996. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 47, 509–540.

Kozlowski T.T., 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. The Botanical Review 58, 107-222.

Krapp A., Paul Quick W., Stitt M., 1991. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase, other Calvin-cycle enzymes, and chlorophyll decrease when glucose is supplied to mature spinach leaves via the transpiration stream. Planta, 186, 58-69.

Kreim M., Giersch C., 2007. Measuring in vivo elasticities of Calvin cycle enzymes: Network structure and patterns of modulations. Phytochemistry 68, 2152–2162.

Lavee S., 1977. Biologie et physiologie de l'olivier. In: Plaza & Janes, eds. Encyclopédie mondiale de l'olivier. Madrid: Conseil oléicole international, 61-110.

Lavee S., Haskal A., Ben Tal Y.,1983. Girdling olive tree, a partial solution to biennial bearing. I. Methods, timing and direct tree response. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology 58, 209-218.

Lavee S., Rallo L., Rapoport H.F., Troncoso A., 1996. The floral biology of the olive: effect of flower number, type and distribution on fruit set. Scientia Horticulturae 66, 149- 158.

Lavee S., Harshemeh. H., Haskal A., Meni V. Wodner M., Ogrodovich A., Avidan B., Wiesman Z., Avidan N., Trapero Casas A., 1999. 'Maalot' a new orchard-resistant cultivar to peacock eye leaf spot (*Spilocaea oleagina* Cast.). Olivae 78, 51–59.

Lavee S., WodnerM. 2004. The effect of yield, harvest time and fruit size on the oil content in fruits of irrigated olive trees (*Olea europaea*), cvs. Barnea and Manzanillo. Scientia Horticulturae 99, 267–277.

Lavee S., 2007. Biennial bearing in olive (*Olea europaea*). Annales, Series Historia Naturalis. 17, 101-112.

Lawlor D. W., Cornic G., 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell and Environment 25, 275–294.

Léchaudel M., Génard M., Lescourret F., Urban L., Jannoyer M., 2005. Modeling effects of weather and source–sink relationships on mango fruit growth. Tree Physiology 25, 583–597.

Levin A. G., Lavee S., 2005.The influence of girdling on flower type, number, inflorescence density, fruit set, and yields in three different olive cultivars (Barnea, Picual, and Souri). Australian Journal of Agricultural Research 56, 827–831.

Liberato A.R.M., Gonçalves J. F. C., Chevreuil L. R., Junior A. R. N., Fernandes A. V., Junior U. M. S., 2006. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. Brazilian Journal Plant Physiology 18, 315-323.

Lichau J., Audubert A., 1989. L'arbricotier. Editions la Bayeusaine-Bayeux, p 386.

Loussert R., Ferrak A., 2010. Les tailles de l'olivier. Principes généraux. Agriculture du Maghreb. N°48.

Maayan I., Shaya F., Ratner K., Yair Mani Y., Lavee S., Avidan B., Shahak Y., Ostersetzer-Biran O., 2008. Photosynthetic activity during olive (*Olea europaea*) leaf development correlates with plastid biogenesis and Rubisco levels. Physiologia Plantarum 134, 547–558.

Marcelis L.F.M., 1996. Sink strenght as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant, Journal of Experimental Botany 47, 1281–1291.

Marchi S., Sebastiani L., Gucci R., Tognetti R., 2005 a. Changes in sink–source relationships during shoot development in olive. Journal of the American Society for Horticultural Science. 130, 631–637.

Marchi S., Sebastiani L., Gucci R., Tognetti R., 2005 b. Sink–source transition in peach leaves shoot development. Journal of the American Society for Horticultural Science 130, 928–935.

Marchi S., Tognetti R., Minnocci M., Borghi M., Sebastiani L., 2008. Variation in mesophyll anatomy and photosynthetic capacity during leaf development in a deciduous mesophyte fruit tree (*Prunus persica*) and an evergreen sclerophyllous Mediterranean shrub (*Olea europaea*). Trees 22, 559–571.

Marsilio V., Campestre C., Lanza B., De AngelisM., 2001. Sugar and polyol compositions of some European olive fruit varieties (*Olea europaea* L.) suitable for table olive purposes. Food Chemistry 72, 485-490.

Martín-Vertedor A. I., Pérez Rodríguez J. M., Losada H. P., Castiel E. F., 2011. Interaction responses to water deficits and crop load in olive (*Olea europaea* L. cv. Morisca) I.- Growth and water relations. Agricultural Water Management 98, 941- 949.

Mataa M., Tominaga S., Kozaki I., 1998. The effect of time of girdling on carbohydratecontents and fruiting in Ponkan mandarin (*Citrus reticulata* Blanco). Scientia Horticulturae 73, 203–211.

Matloobi M., Baille A., Gonzalez-Real M.M., Guiterrez Colomer R.P., 2008. Effects of sink removal on leaf photosynthesis attributes of rose flower shoots (*Rosa hybrida* L., cv. Dallas). Scientia Horticulturae, 118, 321-327.

Mehouachi J., Sernaa D., Zaragozaa S., Agustib M., Talon M., Primo-MilloE., 1995. Defoliation increases fruit abscission and reduces carbohydrate levels in developing fruits and woody tissues of *Citrus unshiu.* Plant Science 107, 189-197.

Mehri H., Helali R., 1995. Etude pomologique des principales variétés d'olives cultivées en Tunisie. Ezzaitouna. Numéro spécial. 45p.

Meland M., 2009. Effects of different crop loads and thinning times on yield, fruit quality, and return bloom in *Malus _ domestica* Borkh. 'Elstar'. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, ISAFRUIT Special Issue, 117–121.

Mezghani M., 2009. Déterminisme de la diversité caulinaire et radiculaire chez l'olivier (*Olea europaea* L.) et modélisation de la croissance - Approche morphogénétique. Thèse de doctorat en sciences agronomiques. Institut national agronomique de Tunisie.

McNeil R., ParsonsG., 2003. Girdling of Hass avocado trees to increase fruit yield and income in "off" years in a California coastal valley. Proceedings V World Avocado Congress (Actas V Congreso Mundial del Aguacate), 263-265.

Minchin P.E.H., Thorpe M.R., 1996. What determines carbon partitioning between competing sinks? Journal of Experimental Botany 47, 1293-1296.

Minchin P.E.H., 2007. Mechanistic modelling of carbon partitioning. Functional Structural Plant Modelling in Crop Production, 113-122.

Morales-Sillero A., Rapoport H., Fernández J.E., Troncoso A., 2008. Olive fruit pulp and pit growth under differing nutrient supply. Scientia Horticulturae 117, 182–184.

Morandi B., Grappadelli L. C., Rieger M., Bianco R. L., 2008. Carbohydrate availability affects growth and metabolism in peach fruit. Physiologia Plantarum 133, 229–241.

Naor A., Gal Y., Bravdo B., 1997. Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field-grown sauvignon blanc grapevines. Journal of Experimental Botany 48, 1675-1680.

Naor A., Naschitz S., Peres M. and Gal Y., 2008. Responses of apple fruit size to tree water status and crop load. Tree Physiology 28, 1255–1261.

Naschitz S., Naor A., Genish S., Wolf S., Goldschmidt E.E., 2010. Internal management of non-structural carbohydrate resources in apple leaves and branch wood under a broad range of sink and source manipulations. Tree Physiology 30, 715–727.

Nebauer S.G., Renau-Morata B., Guardiola J.L., Molina R. V., 2011. Photosynthesis down-regulation precedes carbohydrate accumulation under sink limitation in *Citrus*. Tree Physiology 31,169-177.

Nejad M.S., Niroomand A., 2007. Carbohydrate Content and its roles in alternate bearing in olive. Pakistan Journal of Biological Sciences 16, 2744-2747.

Nergiz C., Engez Y., 2000. Compositional variation of olive fruit during ripening. Food Chemistry 69, 55-69.

Nergiz C., Ergönö P.G., 2009. Organic acid content and composition of the olive fruits during ripening and its relationship with oil sugar. Scientia Horticulturae 122, 216–220.

Nii N., 1993. Fruiting effects on leaf characteristics, photosynthesis, and root growth in Peach trees. Journal ofthe Japanese Society for Hortcultural Science 62, 519-526.

Niéyidouba L., Mulualem T., Christer P.O., Sita G., 2006. Effects de l'incision annulaire sur la reproduction du karité (*Vitellaria paradoxo* C.F. Gaertn.) à Bondoukuy, Burkina Faso. Fruits 61, 303-312.

Obeso J. R., 1998. Effects of defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. Functional Ecology 12, 486–491.

Oddo E., Saiano F., Alonzo G., Bellini E., 2002. An investigation of the seasonal pattern of mannitol content in deciduous and evergreenspecies of the Oleaceae growing in Northern Sicily. Annals of Botany 90, 239-243.

Olesen T., Robertson D., Muldoon S., Meyer R., 2008. The role of carbohydrate reserves in evergreen tree development, with particular reference to macadamia. Scientia Horticulturae 117, 73–77.

Oliveira J., Rui M T., Geros H., 2002. Utilization and transport of glucose in *Olea europaea* cell suspensions. Plant Cell Physiol 43, 1510-1517.

Onguso J., Mizutani M. F., Sharif Hossain A.B.M., 2004. Effects of partial ringing and heating of trunk on shoot growth and fruit quality of peach trees. Botanical Bulletin of Academic Sinica 45, 301-306.

Palmer J.W., Giuliani R., Adams H.M., 1997. Effect of crop load on fruiting and leaf photosynthesis of 'Braeburn'/M.26 apple trees. Tree Physiology 17, 741-746.

Pang Y., Zhang J., Cao J., Yin S.Y., He X. Q., Cui, K. M., 2008. Phloem transdifferentiation from immature xylem cells during bark regeneration after girdling in *Eucommia ulmoides* Oliv. Journal of Experimental Botany 59, 1341–1351.

Patrick J. W., 1989. Assimilate partitioning in relation to crop productivity. HortScience 23: 33-40.

Paul M.J., Foyer C.H., 2001. Sink regulation of photosynthesis. Journal of Experimental Botany 52, 1383-1400.

Paul M. J., Pellny T.K., 2003. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. Journal of Experimental Botany 54, 539-547.

Pépinière Mabrouka**:** http://www.pepinieremabrouka.com

Pierce M., Raschke K., 1980. Correlation between loss of turgor and accumulation of abscissic acid detached leaves. Planta 148, 174-182.

Porra R.J., Thompson W.A., Kriedemann P.E., 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylle a et b extracted with four differentes solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. Biochimica Biophysica Acta 975, 384-394.

Proietti P., TombesiA., 1990. Effect of girdling on photosynthetic activity in olive leaves. Acta Horticulturae 286, 215-218.

Proietti P., Tombesi A., Boco M., 1994. Influence of leaf shading and defoliation on oil synthesis and growth of olive fruit. Acta Horticulturae 356, 272-277.

Proietti P., Antognozzi E., 1996. Effect of irrigation on fruit quality of table olives (*Olea europaea*), cultivar 'Ascolana tenera'. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science 24, 175-181.

Proietti P., Tombesi A., 1998. Translocation of assimilates and source-sink influences on productive characteristics of the olive tree. Advanced Horticultural Science 10, 11-14.

Proietti P., 1998. Gas exchange in senescing leaves of *Olea europaea* L. Photosynthetica 35, 579-587.

Proietti P., Palliotti A., 1999. Availability of assimilates and development of olive fruit. Acta Horticulturae 474, 297-300.

Proietti P., 2000. Effect of fruiting on leaf gas exchange in olive (*Olea europaea* L.). Photosynthetica 38, 397-402.

Proietti P., Famiani F., 2002. Diurnal and seasonal changes in photosynthetic characteristics in different olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Photosynthetica 40, 171-176.

Proietti P., Nasini L., Famiani F., 2006. Effect of different leaf-to-fruit ratios on photosynthesis and fruit growth in olive (*Olea europaea* L.). Photosynthetica 44, 275-285.

Quereix A., Dewar R.C., Gaudillere J. P., Dayau S., Valancogne C., 2001. Sink feedback regulation of photosynthesis in vines: measurements and a model. Journal of Experimental Botany 52, 2313 - 2322.

Racskó J., 2006. Crop load, fruit thinning and their effects on fruit quality of apple (*Malus domestica* Borkh.). Journal of Agricultural Sciences, Debrecen 24, 29-35.

Rallo L., 2009. Iberian olive growing in a time of change. Chronicle Horticulturae 49,15–17.

Rapoport H.F., Costagli G., Gucci R., 2004. The effect of water deficit duringearly fruit development on olive fruit morphogenesis. Journal of the American Society for Horticultural Science 129, 121–127.

Rapoport H. F., Hammami S. B.M., Martins P., Perez-Priego O., Orgaz F., 2012. Influence of water deficits at different times during olive tree inflorescence and flower development. Environmental and Experimental Botany 77, 227– 233.

Rejsková A., Patková L., Stodůlková E., LipavskáH., 2007.The effect of abiotic stresses on carbohydrate status of olive shoots (*Olea europaea* L.) under in vitro conditions. Journal of Plant Physiology 164, 174-184.

Rivas F., Erner Y., Alos E., Luan M., Almela V., Agusti M., 2006. Girdling increases carbohydrate availability and fruit-set in citrus cultivars irrespective of parthenocarpic ability. Journal of Horticultural Science and Biotechnology 81, 289–295.

Roberts A.G., Santa Cruz S., Boevink P., Roberts I.M., Sauer N., Oparka K.J., 1999. The sink-source transition in leaves- new insights. Plant molecular & cell biology. www.scri.ac.uk/scri/file/individualreports/1999/08**SINKS**O.PDF

Rocha Liberato M.A., de Carvalho Gonçalves F.J., Chevreuil R.L., da Rocha Nina Junior A., Varmes Fernandes A., Moreira dos Santos Junior U., 2006. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. Braz. Journal of Plant Physiology. 18, 315-323.

Rodrigues M. A., Margarida A., 2010. Analysis of yearly variation on olive yields and its relation to alternate fruiting. In 6th International Conference on Simulation and Modelling in the Food and Bio-Industry. Bragança. 202-205.

Rosati A., Zipancic M.,Caporali S., PadulaG., 2009. Fruit weight is related to ovary weight in olive (*Olea europaea* L.). Scienctia Horticulturae 122, 399–403.

Rosati A., Zipancic M., Caporali S., Paoletti A., 2010. Fruit set is inversely related to flower and fruit weight in olive (*Olea europaea* L.). Scientia Horticulturae 126, 200–204.

Rosati A., Caporali S., Paoletti A., 2012. Floral Biology: Implications for fruit characteristics and yield http://dx.doi.org/10.5772/51727.

Roper T.R., Keller J.D., Loescher W.H., Rom C.R., 1988. Photosynthesis and carbohydrate partitioning in sweet cherry: Fruiting effects. Physiologia Plantarum 72, 42-47.

Rousseaux M.C., Benedetti J.P., Peter Searles P.S., 2008. Leaf level responses of olive trees (*Olea europaea* L.) to the suspension of irrigation during the winter in arid region of Argentina. Scientia Horticulturae 115, 135- 141.

Roussos P. A., Denaxa N.K., Damvakaris T., Stournaras V., Argyrokastritis I., 2010. Effect of alleviating products with different mode of action on physiology and yield of olive under drought, Scientia Horticulturae 125, 700–711.

Roussos P. A., Sefferou V., Denaxa N.K, Tsantili E., Stathis V., 2011. Apricot (*Prunus armeniaca* L.) fruit quality attributes and phytochemicals under different crop load. Scientia Horticulturae, 129, 472-478.

Ruan Y.L., 1993. Fruit set, young fruit and leaf growth of *Citrus unshiu* in relation to assimilate supply. Scientia Horticulturae 53, 99-107.

Sams C.E., Flore J.A., 1982. The influence of age, position and environmental variables on net photosynthetic rate of sour cherry leaves. Journal of the American Society of Horticultural Science. 107, 339-344.

Santesteban L.G., Royo J.B., 2006. Water status, leaf area and fruit load influence on berry weight and sugar accumulation of cv. 'Tempranillo'under semiarid conditions. Scientia Horticulturae 109, 60–65.

Sanz-Cortés F., Martinez-Calvo J., Badenes M.L., Bleiholder H., Hack H., Llacer G., Meier U., 2002. Phenological growth stages of olive tree (*Olea europaea*). Annals of Applied Biology 140, 151-157.

Schaffer B., Whiley A.W., Kohli R.R., 1991. Effects of leaf age on gas exchange characteristics of avocado *(Persea americana* Mill.). Scientia Horticulturae, 48, 21-28.

Schechter I., Proctor J.T.A., Elfving D.C., 1994. Apple fruit removal and limb girdling affect fruit and leaf characteristics. Journal of the American Society for Horticultural Science 119, 157–162.

Seifi E., Guerin J., Kaiser B., Sedgley M., 2008. Inflorescence architecture of olive. Scientia Horticulturae 116, 273–279.

Sheen J., 1990. Metabolic repression of transcription in higher plants. Plant Cell 2, 1027–1038.

Seong-Tae C., Won-Doo S., Doo-Sang P., 2009. Effect of girdling dates on dry matter increase and reserve accumulations in permanent parts of 'Nishimurawase' Persimmon Trees. Korean Journal of Horticultural Science and Technology 27, 218-225.

Seyyednejad M., Ebrahimzadeh H., Talaie A., 2001. Carbohydrate content in olive Zard c.v. and alternate bearing pattern. International Sugar Journal 103, 84-87.

Shirke P. A., Pathre UV., 2004. Influence of leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in *Prosopis juliflora*. Journal of Experimental Botany 55, 2111–2120.

Sibbett G. S., Krueger W., 1998. Olive spray thinning guidelines. University of California. Division of agriculture and Natural resources. Publication 7238 (formerly 2475).

Sibbett G. S., Ferguson L., 2005. Olive production manual. Univercity of California. Agriculture and Natural Resourses. Publication 3353.

Smith H.M., Samach A., 2013. Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: Heavy fruit load dominates over vegetative growth. Plant Science 207, 158–167.

Stoop M.H.J., Williamson J.D., Phar M.D., 1996. Mannitol metabolism in plants: a method for coping with stress. Trends in Plant Science 1, 139–144.

Syvertsen J.P., 1994. Partial shoot removal increases net CO_2 assimilation and alters water relations of citrus seedlings. Tree Physiology 14, 497-508.

Syvertsen J. P., Goni C., Otero A., 2003. Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchnage of ‘Spring’ navel orange trees. Tree Physiology 23: 899-906.

Talaie A. R., Seyedi M., Panahi B., Khezri M., 2006. Effects of shoot girdling and urea combined with 6–benzyl adenine on abscission of inflorescence buds in “Ohadi” pistachio cultivar (*Pistacia vera* L.). International Journal of Agriculture and Biology 8, 474-475.

Taamalli W., Geuna F., Banfi R., Bassi D., Daoud D., Zarrouk M., 2006. Agronomic and molecular analyses for the characterisation of accessions in Tunisian olive germplasm collections. Electronic Journal of Biotechnology 9, 467-481.

Tashiro N., Gyokusen K., Yahata H., 1993. Effects of girdling and shoot apex removal on photosynthetic rate and stomatal conductance of detached *Cryptomeria japonica* shoots. Bulletin Kyushu University 67, 21-31.

Tattini M., Gucci R., Romani A., Baldi A., Everaro J.D., 1996. Changes in non-structural carbohydrates in olive leaves (*Olea europea* L.) during root zone salinity stress. Physiologia Plantarium 98, 117-124.

Turgeon R., 1989. The sink-source transition in leaves. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 40, 119–138

The Angiosperm Phylogeny Group, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society, 161, 105–121.

Therios, I. 2005. Olives. P. CABI Publishing, Wallingford, UK 409 p.

Tombesi A., Boco, M., Pilli, M., 1999. Influence of light exposure on olive fruit growthand composition. Acta Horticulturae 474, 255–258.

Trentacoste E. R., Puertas C. M., SadrasV. O., 2010. Effect of fruit load on oil yield components and dynamics of fruit growth and oil accumulation in olive (*Olea europaea* L.). European Journal of Agronomy 32, 249–254.

Tromp J., 2000. Flower-bud formation in pome fruits as effected by thinning. Plant Growth Regulators 31**,** 27–34.

Troncoso A., Prieto J., Liñán J., 1978. Aclareo químico de frutos en el olivar Manzanillo de Sevilla. Anales EdafologiayAgrobiologia 37, 881-893.

Urban L., Léchaudel M., Lu P., 2004. Effect of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in *Mangifera indica* L. Journal of Experimental Botany 55, 2075–2085.

Urban L., Léchaudel M., 2005. Effect of leaf-to-fruit ratio on leaf nitrogen content and net photosynthesis in girdled branches of *Mangifera indica* L. Trees 19, 564–571.

Urban L., Alphonsout L., 2007. Girdling decreases photosynthetic electron fluxes and induces sustained photoprotection in mango leaves. Tree Physiology 27, 345-352.

Vaast P., Angrand J., Franck N., Dauzat J., Génard M., 2005. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. Tree Physiology25, 753-760.

Vaughn M.W., Harrington G.N., BushD.R., 2002. Sucrose-mediated transcriptional regulation of sucrose symporter activity in the phloem. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 99, 10876–10880.

Vemmos S.N., Papagiannopoulou A., Coward S., 2012. Effects of shoot girdling on photosynthetic capacity, leaf carbohydrate, and bud abscission in pistachio (*Pistacia vera* L.). Photosynthetica 50, 35-48.

Villalobos F.J., Testi L., Hidalgo J., Pastor M., Orgaz F., 2006. Modelling potential growth and yield of olive (*Olea europea* L.) canopies. European Journal of Agronomy 24, 296–303.

Wareing P.F., Patrick J.W., 1975. Source-sink relations and the partition of assimilate in the plant. In: Photosynthesis and Productivity in Different Environments 481–499.

Warren-Wilson J., 1972. Control of crop processes. In Crop processes in controlled environments. 7-30.

Williams L. E., Lemoine R., Sauer N., 2000. Sugar transporters in higher plants – a diversity of roles and complex regulation. Trends in Plant Science 7, 1360 – 1385.

Wodner M., Lavee S., Epstein E., 1988. Identification and seasonal changes of glucose, fructose and mannitol in relation to oil accumulation during fruit development in *Olea europaea* (L.). Scientia Horticulturae 36, 47-54.

Wright G.C., 2000. Girdling ‘Fairchild’ mandarins and ‘Lisbon’ lemons to improve fruit size. This is a part of publication az1178: "2000 Citrus and deciduous fruit and nut research report," College of Agriculture and Life Sciences, the University of Arizona, Tucson, Arizona, 85721.

Wünsche J.N., Palmer J.W., 2000. Effects of crop load on fruiting and gas-exchange characteristics of 'Braeburn'/M.26 apple trees at full canopy. Journal of American Societyfor Horticultural Science 125, 93–99.

Wu B.H., Huang H.Q., Fan P.G., Li S.H., 2008. Photosynthetic responses to Sink–Source manipulation in five peach cultivars varying in maturity date. Journal of the American Society Horticultural Science 133, 278–283.

Yan S.T., Li X.D., Li W.D., Fan P.G., Duan W., Li S.H., 2011. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence response to low sink demand of tubers and roots in *Dahlia pinnata* source leaves. Biologia Plantarum 55, 83-89.

Yoshioka H., Nagai K., Aoba K., FukumotoM., 1988. Seasonal changes of carbohydrates metabolism in apple trees. Scientia Horticulturae 36, 219-227.

Zhang W.W., Fu X.Z., Peng L.Z., Ling L.L., Cao L., Ma X.H., Xie F., Li C., 2013 Effects of sink demand and nutrient status on leaf photosynthesis of spring cycle shoot in 'Newhall' navel orange under natural field conditions. Scientia Horticulturae. 150, 80-85.

Zhou R., Quebedeaux B., 2003. Changes in photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature apple leaves in response to whole plant source-sink manipulation. Journal of American Society Horticultural Science 128, 113-119.

Résumé

La culture de l'olivier en Tunisie est restée globalement une culture traditionnelle de faible rentabilité. Les causes de cette situation sont multiples, y compris les traitements culturaux archaïques, les cultivars inadéquats et l'alternance de production. De ce fait, une bonne connaissance des aspects physiologiques et biologiques de l'arbre, est d'une importance fondamentale pour une gestion raisonnable des pratiques agronomiques et un bon développement d'une oléiculture moderne. Il est impératif de déployer les efforts pour améliorer à la fois la productivité et la qualité des produits de l'olivier aux fins de faire face aux exigences de rentabilité, de qualité et d'adaptation aux attentes du marché.

La présente étude, porte sur une meilleure compréhension des relations sources-puits chez l'olivier par l'évaluation de certains paramètres physiologiques, biochimiques et agronomiques comme réponse à la manipulation de l'équilibre source-puits par l'application de l'incision annulaire et la réduction de la taille des puits fructifères (par éclaircissage) et végétatifs (par décapitation), et d'autre part, essayer d'étudier l'influence de l'incision annulaire et l'éclaircissage manuel comme techniques culturales, chez l'olivier de table.

Ce travail a été conduit durant quatre années consécutives (2009 à 2012), en plein champ, sous bioclimat semi-aride de Tunisie. Les deux cultivars expérimentés sont *Olea europaea* 'Picholine' et 'Besbessi'. L'incision annulaire, la décapitation et les rapports feuille/fruit ont été appliqués chez le cultivar Picholine. L'éclaircissage manuel a été effectué sur l'arbre entier chez le cultivar Besbessi. Durant la période expérimentale, nous avons tenté de mesurer l'assimilation photosynthétique, la répartition des assimilats au sein des feuilles, du bois et des fruits, et le développement des fruits.

Le suivi de la variation saisonnière des échanges gazeux et de la teneur foliaire en carbohydrates du cultivar Picholine sous bioclimat semi-aride de Tunisie, montre une forte activité photosynthétique durant la première période de la croissance végétative. Durant la période estivale, les hautes valeurs de la température, l'important déficit de vapeur d'eau et l'irrigation déficitaire occasionnent une diminution de 56% de la photosynthèse nette, avec une augmentation de 44% de la teneur foliaire en mannitol.

L'analyse de l'effet de l'incision annulaire et l'augmentation du rapport feuille/fruit, montre une diminution significative de la photosynthèse nette, la conductance stomatique et la concentration intercellulaire en CO_2. L'inhibition de la photosynthèse est attribuée à un contrôle stomatique, vérifié par la réduction de la conductance stomatique, mais également cette diminution peut être liée à un rétrocontrôle biochimique, suite à l'accumulation des carbohydrates. En effet, l'accumulation de l'amidon au niveau des feuilles a été associée à une réduction de la photosynthèse. Par conséquence, il serait primordial d'étudier les mécanismes biochimiques impliqués dans la régulation de la photosynthèse suite à la forte disponibilité des assimilats. La réduction de la photosynthèse n'est pas le résultat du dommage ou inactivation du PSII. En autre, l'incision annulaire et la réduction de la taille du puits fructifère n'ont aucun effet significatif sur les paramètres de la fluorescence chlorophyllienne.

La réduction de la taille du puits fructifère a un effet plus prononcé sur les paramètres des échanges gazeux par comparaison à celle du puits végétatif. Cependant, ce dernier favorise la ramification axillaire.

L'application de l'incision annulaire sur une branche de premier ordre chez le cultivar Picholine amène à l'amélioration du calibre des fruits. La date de réalisation de cette technique affecte significativement l'assimilation photosynthétique, ainsi que la qualité des fruits. Nos résultats montrent que la période la plus favorable pour ce traitement coïncide avec la fin de la nouaison, tandis que, l'incision annulaire tardive (un mois avant la véraison) accélère la maturation des fruits.

L'étude de l'effet de la variation de la charge en fruits au niveau de l'arbre entier, montre que l'‘éclaircissage sévère (élimination de 75% de la charge initiale), entraine une croissance végétative importante, une augmentation du calibre des fruits, mais également, une amélioration de la productivité de l'année suivante.

Mots clés: *Olea europaea* L.; échanges gazeux; relation source-puits; fluorescence chlorophyllienne; sucres.

Abstract

Olive cultivation in Tunisia involves mainly a traditional way of farming with low profitability. This is due to multiple factors, including nonexistent or ineffective cultivation techniques, the choice of the cultivars and the occurrence of alternate bearing. Also, a good knowledge of physiological and biological aspects of olive trees is of fundamental importance for proper management of agricultural practices and a future development of modern olive tree orchards. It is imperative to deploy efforts to improve the productivity and quality of olive products for coping to market expectations.

This study focuses on a better understanding of source-sink relations in olive trees by the evaluation of selected physiological, biochemical and agronomic parameters in response to girdling and reducing the size of sinks (by thinning and decapitation), and secondly, to study the influence of girdling and manual thinning as a cultivation techniques in olive production.

Experiments were performed during four years (2009 to 2012) in central Tunisia, a region characterized by a semi-arid climate. Two olive cultivars were used in this study, namely *Olea europaea* 'Picholine' and 'Besbassi'. Girdling, decapitation and leaf/fruit ratios were applied on the cultivar Picholine. Manual thinning was performed at whole-tree level using the cultivar Besbessi. During the experimental period, we have characterized the photosynthetic assimilation, the allocation of assimilates in leaves, wood and fruit, and the fruit development.

Monitoring the seasonal variation of gas exchanges and leaf carbohydrate content of Picholine under the semi-arid climate of Tunisia showed a high photosynthetic activity during the first phase of the vegetative growth flush in spring. During summer, high values of temperature and water vapor deficit, and deficit irrigation lead to a decrease of net photosynthesis by 56% and an increase of leaf mannitol content by 44%.

Our results showed a significant decrease of net photosynthesis, stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration, following the application of girdling, high leaf/fruit ratio and thinning. Photosynthesis inhibition was partially due to stomatal control as shown by

reduced stomatal conductance, but this decrease could also be related to a biochemical feedback caused by carbohydrate accumulation. Leaf starch accumulation was associated with reduced photosynthesis. It was also clear that the decrease of photosynthesis due to girdling or reducing the sink size (fruits) was not the result of damage or inactivation of PSII as no significant effect on chlorophyll fluorescence parameters were observed.

Reduction of the fruit sinks had a more pronounced effect on gas exchange parameters compared to the effects of vegetative sinks such as decapitation. But decapitation promotes axillary buds development and thus new vegetative sinks are formed.

Girdling on a first order branch of the cultivar Picholine improved the fruit size. The girdling date had a significant effect on both photosynthesis and fruit quality. Our results showed that the most favorable period for girdling is immediatly after fruit set while late girdling (one month before the veraison) accelerated fruit ripening.

Severe thinning at tree level (75% of initial yield has been removed), caused a significant vegetative growth, increased fruit size and contributed also to improved productivity in the following year.

Keywords: *Olea europaea* L.; gas exchanges; source-sink relationship; chlorophyll fluorescence; sugars.

Curriculum Vitae

Nom: Haouari

Prénom: Afef

Adresse: Rue de la république n°28 Kalaa Sghira 4021 Sousse

Date de naissance: 27/04/1981

Nationalité: tunisienne

Tél.: 00 216 20 264 910

Email: afefhaouari@yahoo.fr

Formations

2010- à aujourd'hui: Inscrite en doctorat en sciences biologiques à la faculté des sciences bio- ingénieur, université de Gand (Belgique) en cotutelle avec la faculté des sciences de Sfax (Tunisie).

2008: Diplôme de mastère en biologie et écophysiologie des organismes végétaux à la faculté des sciences de Sfax.

2005: Maîtrise en sciences de la vie et de la terre à la faculté des sciences de Sfax.

2001: Baccalauréat sciences expérimentales au lycée Romania Kalaa Sghira, Sousse.

Rapport de thèse

Mémoire de Mastère en biologie et écophysiologie des organismes végétaux: Etude de certains paramètres éco-physiologiques, biochimiques et nutritionnels chez l'Olivier (*Olea europaea L.* cv. Meski) soumis, à trois régimes hydriques.

Publications et activités scientifiques

Articles

-Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Katty Steppe, Mohamed Braham, Mohamed Chaieb, 2013. Fruit thinning affects photosynthetic activity, carbohydrate levels, shoot and fruit development of olive trees grown under semi-arid conditions. Functional Plant Biology. http://dx.doi.org/10.1071/FP13094.

-Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Hahmi Chehab, Fathi Ben Meriem, Katty Steppe and Mohamed Braham, 2011. Effect of leaf-to-fruit ratio and girdling on gas exchanges, fruit growth and carbohydrate contents at different stages of fruit-development of *Olea europaea* L. 'Picholine', Acta Horticulturae 924, 77-82.

-Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Hechmi Chehab, Mohamed Chaieb, et Mohamed Braham, 2010. Effets de la disponibilité en assimilats carbonés (rapport feuille/fruit) et du girdling sur les échanges gazeux, les carbohydrates et la croissance fructifère de l'Olivier (*Olea europaea* L. cv. Picholine). Actes des 17èmes Journées Scientifiques sur les Résultats de la Recherche Agricoles, Tunisie.

Communications Internationales

-Afef Haouari, Marie-Christine Van Labeke, Mohamed Chaiebet Mohamed Braham, 2013. Evolution saisonnière des échanges gazeux et des carbohydrates chez *Olea europaea* L. cv. Picholine dans les conditions semi-aride en Tunisie. 24 ème Forum International des sciences Biologiques et de Biotechnologie. 25-28 Mars 2013-Sousse-Tunisie. (Communication Oral)

-Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Fathi Ben Mariem, Raoul Lemeur, Mohamed Chaieb, Mohamed Braham, 2012. Etude de l'effet de la perturbation de l'équilibre Source-Puits par l'incision annulaire et l'éclaircissage sur leséchanges gazeux et les carbohyadrates chez l'Olivier (*Olea europaea* L.). 1er symposium international MED MAG Oliva 2012, 19-23 Février, Monastir. (Communication par affiche)

-Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Fathi Ben Meriem, Katty Steppe, Mohamed Braham, 2011. Leaf carbohydrates, shoot growth and fruit characteristics are influenced by girdling and fruit load in olive trees. Tunisian Japanese Symposium on Science, Society and Technology. 11 -13 Novmenbre, Sousse. (Communication par affiche)

-**Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Hahmi Chehab, Fathi Ben Meriem, Katty Steppe, Mohamed Braham, 2010.** Effect of leaf-to-fruit ratio and girdling on gas exchanges, fruit growth and carbohydrate contents at different stages of fruit development of *Olea europaea* L. 'Picholine'. 28th International Horticultural Congress Lisbon 2010. (Communication par affiche)

-**Afef Haouari, Hachmi Chehab, Fethi Ben Mariem, Mohamed Chaieb, Mohamed Braham, 2009.**Effet de trois doses d'irrigation sur le statut hydrique, les échanges gazeux et la fluorescence chlorophyllienne de l'Olivier (*Olea europaea* L. cv. Mesk). Olivebioteq 2009, Sfax –Tunisie. (Communication par affiche)

-**Afef HAOUARI, Amani Bchir, Fethi Ben Mariem, Wafa Ghariani, Najet Boukrissa, Mohamed Chaieb, Mohamed Braham, 2009**. Effet de trois doses d'irrigation sur le statut minéral de l'Olivier (*Olea europaea* L. cv. Mesk). La troisième édition d'Olivebioteq 2009, Sfax –Tunisie. (Communication par affiche).

-Hechmi Chehab, Afef Haouari, Amani Bchir, Fethi Ben Mariem, Zoubeir Mahjoub, Wafa Ghariani, Najet Boukrissa, Raoul Lemeur, Mohamed Braham, 2009. Pilotage automatique de l'irrigation de l'Olivier en intensif par le flux de sève xylèmique en utilisant la méthode à dissipation de chaleur. Olivebioteq 2009, Sfax –Tunisie. (Communication orale)

Communications nationales

-**Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Mohamed CHaieb, Mohamed Braham, 2011.** Contrôle de l'activité photosynthétique foliaire par la variation de la disponibilité en assimilats carbonés (la charge en fruits) et l'application du girdling chez l'Olivier (Olea europeae L.). 22ème forum des Sciences Biologiques de l'ATSB. 28-31 Mars 2011, Mahdia. (Communication par affiche)

-**Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Hechmi Chehab, Mohamed Chaieb, et Mohamed Braham, 2010.** Effets de la disponibilité en assimilats carbonés (rapport feuille/fruit) et du girdling sur les échanges gazeux, les carbohydrates et la croissance fructifère de l'Olivier (*Olea europaea* L. cv. Picholine). 17ème s Journées Scientifiques sur les Résultats de la Recherche Agricoles, Nabeul. (Communication orale)

- Afef Haouari, Marie Christine Van Labeke, Hechmi Chehab, Fathi Ben Mariem, Mohamed Chaieb, Mohamed Braham, 2010. Influence de l'incision

annulaire et de différents rapports feuille-fruit sur la répartition des assimilats dans les feuilles, le bois et les fruits de l'Olivier (*Olea europaea L.)* cultivar ' Picholine '. Journée Nationale : « l'Eau et l'Olivier » 10 Juin 2010, Sousse. (Communication par affiche)

-**Afef Haouari, Hechmi Chehab, Mohamed Chaieb, Marie Christine Van Labeke et Mohamed Braham, 2010.** Effet de l'incision annulaire et de variation du rapport Source-Puits sur la photosynthèse, les carbohydrates et la croissance des fruits chez l'Olivier (*Olea europaea* L. cv. Picholine). Association Tunisienne des Sciences Biologiques 21ème Forum, 15-18 Mars 2010- Mahdia. (Communication orale)