

Aperçu sur les relations croissance-nutrition minérale chez l'ananas

par

P. MARTIN-PRÉVEL

Institut français de Recherches fruitières Outre-Mer.

La technique du diagnostic foliaire connaît depuis plusieurs années une faveur croissante, en vue d'une meilleure rationalisation de l'emploi des engrais minéraux. Son principe est de sonder l'état d'alimentation minérale d'une plante cultivée, à un ou plusieurs moments de sa vie, au moyen de l'analyse chimique d'un organe convenablement choisi ; cet organe est en général une feuille, parce que la feuille est « le laboratoire de la plante ». Mais pour pouvoir appliquer valablement la méthode, il faut d'abord mettre en évidence les lois du fonctionnement de ce laboratoire ; ces lois présentent des variations entre les diverses espèces végétales et, à l'intérieur d'une même espèce, suivant le stade de développement et suivant les différentes catégories de feuilles. La présente étude a pour but d'apporter quelques lumières sur le rôle, au cours de la vie du plant d'ananas, de la succession des feuilles atteignant chacune l'état adulte au moment des observations (feuilles « D ») ; nous essaierons d'en tirer des conclusions pour la mise au point ultérieure du diagnostic foliaire de cette plante.

I. RÉALISATION PRATIQUE DE CETTE ÉTUDE

On a suivi mensuellement l'évolution des caractères morphologiques et chimiques (éléments minéraux majeurs) des feuilles « D » successives émises par des lots très homogènes de plants d'ananas croissant dans les conditions écologiques et pédologiques de la Moyenne Guinée, avec trois formules très différentes de fertilisation minérale : engrais-type — formule très enrichie en potasse — pas d'engrais.

Dans un précédent article, C. PY (9) a présenté les résultats d'un essai intitulé « IV-54 » ; l'essai « V-54 », dont nous présentons ici les résultats, faisait partie de la même série d'essais conçue et réalisée par C. PY en 1954 à la Station Centrale de l'I. F. A. C. Nous ferons ici état simultanément des études et des conclusions de cet auteur (concernant l'essai V-54) et des nôtres propres.

Cet essai V-54 était voisin sur le terrain de l'essai IV-54 et a été assujéti à peu près aux mêmes conditions générales ; le lecteur pourra donc se référer utilement à l'article de C. PY s'il désire compléter les indications que nous donnons ci-dessous.

1. Schéma de l'essai.

Traitements. — L'essai V-54 avait pour but d'étudier le comportement de l'ananas, dans les conditions de culture habituelles de la Station Centrale, sous l'influence des trois formules de fertilisation minérale données dans le tableau I :

1) Engrais dit équilibré, de formule 1-1-2 considérée à l'époque comme peu éloignée de la normale.

2) A partir du même équilibre, dose de potasse triplée (formule 1-1-6).

3) Témoin sans engrais.

Pratiquement, l'interprétation des résultats visera surtout à dégager :

a) l'évolution du témoin au cours du temps (effets de l'âge du plant et du climat saisonnier) ;

b) les effets de l'engrais-type (différences entre les traitements 1 et 3) ;

c) les effets de la triple dose de potasse (différences entre les traitements 2 et 1).

Dispositif. — Quatre répétitions en blocs de Fisher classiques, parcelles de 156 pieds observés plus 144 pieds de bordure, soit au total $12 \times 300 = 3\ 600$ pieds.

TABLEAU I.
Détail des formules fertilisantes
(en grammes par pied).

Trai- te- ment	N, P ₂ O ₅ , K ₂ O en g			engrais commercial en g		
	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	Sulfate d'ammo- niac	Phos- phate d'am- moniac	Sulfate de potasse
1	4,25	4,25	8,5	13,2	8,0	17,7
2	4,25	4,25	25,5	13,2	8,0	53,1
3	0	0	0	0	0	0

Plantation en lignes jumelées aux écartements habituels de $40 \times 30 \times 100$, soit une densité de 38 500 pieds environ à l'hectare. Chaque parcelle comprenait cinq doubles lignes de 60 pieds chacune et avait donc une longueur de 10 m et une largeur de 7,5 m ; les deux doubles lignes extrêmes, plus quatre pieds à chacune des extrémités des trois autres, constituaient les bordures. L'ensemble était d'un seul tenant sur le terrain, les quatre blocs se présentant donc comme quatre travées successives de quinze doubles lignes chacune.

Sol. — Sol ocre de coteau, sablo-argileux, acide, de texture assez grossière (sol à ananas typique de la région).

Avant la plantation, ce sol a reçu uniformément un phosphate naturel riche en chaux (30 % de P₂O₅) à la dose de 500 kg/ha environ.

Matériel végétal. — Rejets de tige (cayeux) de la variété Cayenne lisse, type guinéen, d'un poids frais à la plantation compris entre 400 et 500 g. Cet essai a bénéficié d'une homogénéité de végétation exceptionnellement bonne.

Opérations culturales.

Plantation le.	19 août 1954
1 ^{re} application d'engrais (la moitié de la dose totale) le.....	25 septembre 1954
2 ^e application d'engrais (l'autre moitié de la dose) le	30 mars 1955

Autres soins habituels : désherbages régulièrement effectués, une application de sulfate de zinc pour prévenir la carence de cet élément, traitements réguliers au parathion pendant toute la période de pullulation des cochenilles.

Traitement de floraison à l'acétylène	
le	15 août 1955
Traitement acétylène des non-fleuris	
le	31 octobre 1955

2. Conduite des observations.

a) **Prélèvements de feuilles.** — On a placé dans chaque parcelle dix repères, un tous les quatorze pieds observés. Le 15 octobre 1954 a été prélevée la feuille « D » du premier plant après chaque repère ; le 15 novembre, la feuille « D » du deuxième plant après chaque repère ; le 15 décembre, la feuille « D » du troisième plant, et ainsi de suite jusqu'au 15 octobre 1955. Lors de chaque prélèvement, les pieds échantillonnés étaient marqués à la peinture pour éviter toute erreur ultérieure. Dans le cas où un pied était manquant, wilté ou aberrant, on prélevait une feuille « D » sur l'un des seize pieds observés non compris entre les repères ($10 \times 14 = 140$, une parcelle = 156 pieds observés). Chaque parcelle a ainsi fourni mensuellement un lot de dix feuilles « D » destiné aux mensurations et analyses ; un prélèvement identique a été fait sur les rejets lors de la plantation.

Les prélèvements de feuilles et les mensurations (*longueur, largeur maxima, largeur à mi-longueur, largeur-écartement, surface, poids frais*) ont été effectués par F. AHAMADA, assistant du secteur « Recherches » de la Section « Ananas » de la Station Centrale, sous la direction de C. PY et suivant les techniques décrites par celui-ci dans son article déjà cité (9).

Les analyses chimiques ont été principalement réalisées par M^{me} R. TISSEAU, technicienne-chimiste au laboratoire de Physiologie Végétale de la Station Centrale. L'azote a été dosé par la méthode KJELDAHL (avec minéralisation en présence de glucose pour éviter les pertes en nitrates, catalyseur : 100 SO₄K₂, 20 SO₄Cu, 1 Se) ; le phosphore par colorimétrie du phospho-vanado-molybdate (FLEURY et LECLERC (4)) ; le potassium et le calcium par photométrie de flamme après échange d'ions (6) ; le magnésium par la méthode complexométrique que nous décrirons prochainement dans cette Revue.

On notera que deux des prélèvements de feuilles sont postérieurs au traitement acétylène ; ce ne sont donc plus de véritables feuilles « D » au sens où l'on entend ce terme à l'I. F. A. C., et ces deux derniers prélèvements devront toujours être considérés à part.

b) **Floraison.** — Au moment du premier traitement acétylène (août 1955), on a relevé le nombre de pieds ayant déjà fleuri naturellement, et calculé ainsi le pourcentage de *prématurés*. Au moment du second traitement acétylène, soit deux mois et demi plus tard, on a compté les pieds ayant fleuri à la suite du premier traitement et calculé ainsi le *pourcentage de floraison* provoquée.

c) **Récolte des fruits.** — Au moment de la récolte, on a procédé pour chaque plant aux observations suivantes :
= *hauteur de la tige fructifère* (de la base du fruit au niveau du sol)

= *diamètre de la tige fructifère* à environ 2 cm en dessous de la basedu fruit. Ces deux observations doivent leur importance au fait qu'elles conditionnent en grande partie la verse, facteur de dépréciation notable (coups de soleil, fruits dissymétriques, etc.) ; la verse est mesurée par la = *verticalité du fruit*. On donne la note 2 au fruit res-

tant vertical à maturité, la note 1 au fruit qui s'incline au voisinage de 45°, et la note 0 au fruit qui se couche à l'horizontale ou au-delà

= nombre de *rejets « sortis »* au moment de la récolte du fruit
= *poids* du fruit

TABEAU II
Principaux résultats agronomiques

caractère mesuré	moyennes traitements			plus petite diff. signif.	test de F (a)	effets des engrais		remarques
	1	2	3			1-3 % de 3 (b)	2-1 % de 1 (b)	
% de prématurés	3,57	2,05	0,41	2,01	*	+770 d	(-42,6) (f)	2 non signif. par rapp. à 3
% de floraison provoquée	81,46	93,17	65,45	10,0	**	+24,5 f	+14,4 f	
précocité	12/2	11/2	29/2	non étudié		(++)	(+)	date moyenne de récolte
Hauteur tige fructifère (cm) ...	38,97	46,70	26,12	1,30	**	+37,5 d	+19,6 d	mesurée du sol à la base du fruit
Diamètre tige fructifère (cm) ...	2,04	2,49	1,47	0,05	**	+38,1 f	+22,6 f	
Verticalité	0,58	1,43	0,43	non étudié		(+) (f)	(+++)(f)	explications dans le texte
Poids moyen fruit (kg)	1,534	1,709	0,753	0,095	**	+103 f	+11,4 f	fructif. corresp. au trait. acétyl.
% craquelure	22,57	11,47	17,56	non étudié		(+28,5) (d)	(-49,2) (f)	2 favorable par rapport à 3
Extrait sec (E) % ...	12,78	13,31	11,00	0,61	**	+16,2 f	+ 4,1 f	
Acidité (A)	9,10	11,92	8,15	0,86	**	+11,6 f	+31,0 d	1 et 3 pas assez acides
Rapport E/A	1,40	1,12	1,35	0,17	**	(+3,7) (d)	-20,0 d	mais 2 trop acide
Rejets sortis à la récolte (%pieds) ..	18,21	33,67	4,67	non étudié		(+290) (f)	(+79,4) (f)	
Rejets récoltés au 15/10/56 (%pieds)	181,4	240,1	61,56	62,69	*	+196 f	+32,6 f	rejets pouvant être replantés immédiat.
Rejets récoltés du 15/10/56 au 16/2/57 (%pieds)	84,3	121,5	21,0	non étudié		(+332) (f)	(+44,1) (f)	rejets devant être stockés jusqu'aux premières pluies (en culture non irriguée)
Total rejets pour cent pieds	265,7	361,6	82,56	non étudié		(+224) (f)	(+36,1) (f)	

(a) - * significatif au seuil 5 %
** significatif au seuil 1 %

(b) - f effet favorable
d effet défavorable

*, **,

+++ action positive plus ou moins marquée

Les chiffres et indications de ces colonnes sont mis entre parenthèses lorsque le résultat n'est pas significatif ou lorsque le calcul statistique n'a pas été effectué.

TABEAU III
Caractères biométriques des feuilles "D" (au moment du traitement acétylène)

Caractère mesuré	Moyennes traitements			Plus petite différence significative	Test de F (a)	Effets des engrais	
	1	2	3			1-3 % de 3 (b)	2-1 % de 1 (b)
longueur (cm)	95,07	98,67	80,47	4,80	**	+ 18,1	(+ 3,8)
largeur maximum (mm)	58,10	61,72	46,00	1,32	**	+ 20,8	+ 6,2
largeur à mi-longueur (mm)	54,20	57,82	43,82	0,91	**	+ 23,7	+ 6,7
largeur-écartement (mm)	42,80	44,67	33,72	1,69	**	+ 26,9	(+ 4,4)
surface (cm ²)	477,25	523,77	326,85	23,84	**	+ 31,5	+ 9,7
poids frais (g)	82,77	95,92	49,67	4,78	**	+ 40,0	+ 15,9

(a) - ** hautement significatif (seuil 1 %)

(b) - les nombres sont entre parenthèses lorsqu'ils ne sont pas significatifs

= *diamètre et hauteur* du fruit

= présence ou absence de *craquelure* (« accident » qui déprécie le fruit).

De plus, sur l'ensemble des fruits récoltés le même jour

dans chaque parcelle, la teneur en *extrait sec (E)* et l'*acidité (A)*, ainsi que le *rapport E/A*, ont été déterminés au laboratoire de Technologie de la Station Centrale, dirigé par R. HUET, ingénieur-chimiste.

d) **Récolte des rejets.** — Dans chaque parcelle, on a récolté et dénombré chaque mois les rejets parvenus à un poids suffisant (300 à 400 g environ).

Calculs statistiques. — A l'exception des calculs relatifs aux analyses foliaires, que nous avons dû faire nous-même pour des raisons d'ordre pratique, tous les calculs statistiques de cet essai ont été effectués au Siège social de l'I. F. A. C. par P. PÉLEGRIN.

On a d'abord analysé les variances et calculé les plus petites différences significatives (au seuil de 5 %) pour chaque grandeur étudiée à chaque prélèvement ; cette analyse a servi de base à toute l'interprétation. Puis on a

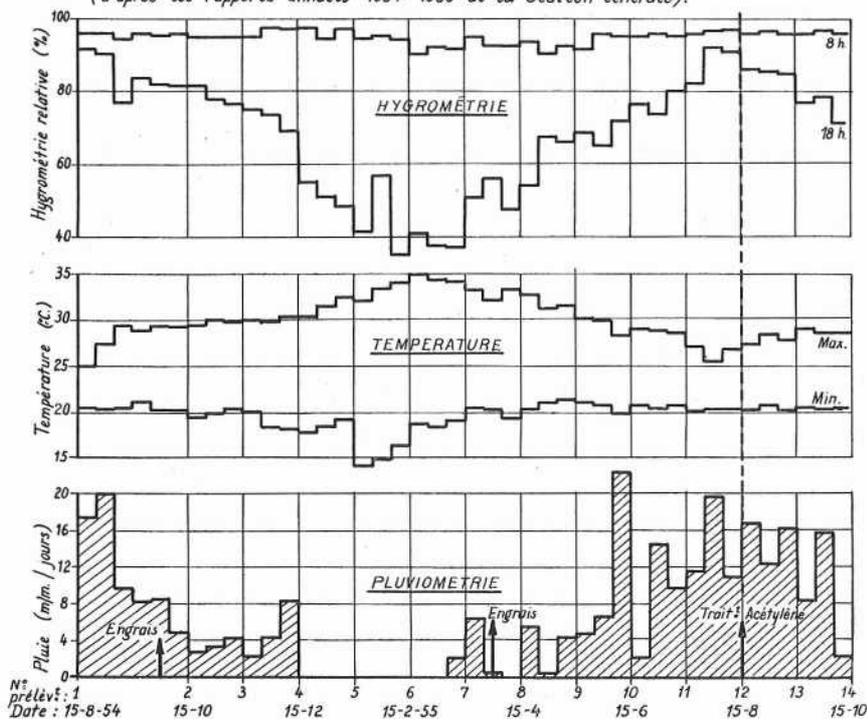
calculé, pour chaque grandeur étudiée, la plus petite différence significative dans l'interaction traitement X prélèvement ; elle permet de comparer entre eux deux points quelconques de la famille des courbes correspondantes, et pour ne pas surcharger les figures cette P. P. D. S. est la seule indiquée sur les graphiques.

3. Bases d'interprétation.

Le but pratique des mensurations et analyses des feuilles est de *prévoir*, pour si possible l'améliorer, le *rendement quantitatif et qualitatif* (au sens le plus large) des parcelles

FIGURE 1 - PRINCIPALES DONNEES CLIMATIQUES (moyennes par décades)

(d'après les rapports annuels 1954-1955 de la Station Centrale).



étudiées, et en même temps de mettre en évidence au cours du temps les facteurs agissant sur ce rendement. Nous prendrons donc comme données de référence, pour les interprétations, les résultats intéressant le producteur, d'une part, et tout ce qui agit sur ces résultats, d'autre part.

a) Analyse des facteurs.

1) Facteurs *fixes* dans le cas de l'essai, ou facteurs « au départ » : matériel de plantation, nature du sol (v. ci-dessus).

2) Facteurs *variant dans le temps* seulement, identiques d'une parcelle à l'autre ;

== *contrôlés* : les opérations culturales (v. ci-dessus)
 == *non contrôlés* : ce sont essentiellement les facteurs climatiques, dont l'importance en Guinée est extrême. On trouvera sur la figure 1 un résumé des principales données climatiques concernant la durée de l'essai à la Station Centrale ; faute de données chiffrées, le vent, l'insolation et la luminosité ne figurent pas sur ce graphique. Résumons l'ensemble :

— plantation de l'essai effectuée pendant la saison des pluies 1954,

— saison sèche s'étendant approximativement d'octobre-novembre 1954 à mai 1955. En octobre-novembre, l'hygrométrie reste au voisinage de 100 % pendant la nuit

mais commence à baisser dans la journée, et chaque mois reçoit environ 120 mm de pluie répartis en une quinzaine de précipitations. Après une unique tornade de 83 mm le 6 décembre, il ne tombe plus une goutte de pluie jusqu'au 14 mars, et l'hygrométrie baisse très nettement : c'est la pleine saison sèche, avec une très forte luminosité et des journées de vent d'est (harmattan) ; les nuits sont fraîches fin janvier et début février. En mars-avril, les cultures ont bénéficié d'une série de tornades importantes (143 mm en mars), alors que, les années normales, il ne tombe qu'une quantité d'eau insignifiante pendant ces deux mois. Cette saison sèche a donc été exceptionnellement bénigne. La période de transition vers la saison des pluies a été constituée par avril-mai (au lieu de mai-juin habituellement), avec une remontée sensible de l'hygrométrie et des précipitations s'élevant à 57 mm pour avril et 126 mm pour mai ;

— saison de pluies de juin à octobre 1955. Les mois de juin, juillet, août et septembre ont reçu chacun environ 400 mm de pluie, avec une hygrométrie voisine de la saturation de juillet à septembre, une luminosité très faible en juillet-août. Octobre 1955, avec 241 mm de pluie et une nette diminution de l'hygrométrie (déjà amorcée en septembre), fut à nouveau un mois de transition ;

— saison sèche à partir de novembre 1955, pendant la période de croissance des inflorescences et de maturation des fruits.

3) Facteurs spécifiques des différents *traitements* : ce sont ici, par définition, les trois formules d'engrais utilisées.

Lorsqu'on exprime les résultats sous forme de courbes, les facteurs fixes déterminent le point de départ et contribuent à l'orientation générale des familles de courbes ; les facteurs variant dans le temps provoquent les fluctuations des familles de courbes ; enfin, les traitements différencient entre elles les courbes de chaque famille. Ce schéma est évidemment assez simplifié (il faudrait y ajouter toutes les interactions), mais il nous a paru indispensable de le suivre pour disposer d'une méthode logique d'interprétation.

La pédologie dans son acception dynamique et la physiologie de la plante sont les mécanismes intermédiaires entre ces différentes catégories de facteurs et les manifestations de la plante que nous avons étudiées.

b) Résultats agronomiques de l'essai.

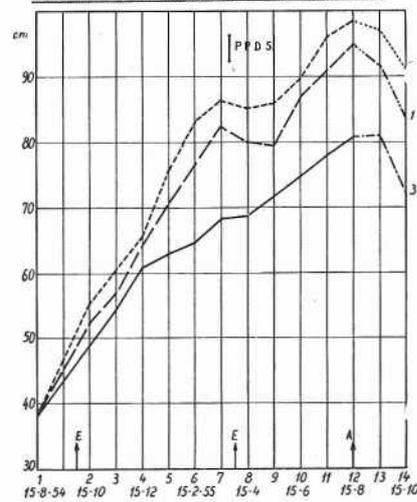
L'ensemble des résultats intéressant le producteur, ce que nous appelons le rendement au sens large, a été concentré dans le tableau II : on y voit comment, par rapport au témoin, les différentes formules d'engrais contribuent ou non à accroître les bénéfices. En ce qui concerne les observations sur les fruits, seule figure dans ce tableau la production consécutive au premier traitement acétylène, c'est-à-dire récoltée entre fin janvier et fin mars 1955. Le poids des fruits ultérieurs a été relevé et étudié statistiquement, il donne des résultats semblables à ceux

du tableau ; mais leurs caractères chimiques, qui ont été également étudiés, ne présentent plus d'intérêt pour cette étude, car, du fait de la reprise des pluies et du décalage de dates de récolte entre les différentes parcelles, les variations dues aux conditions saisonnières ont dominé sur les variations dues aux traitements et donneraient lieu à des conclusions erronées.

Ces résultats se résument ainsi :

1) *Effets de l'engrais-type*. — L'effet principal est l'augmentation du rendement en tonnage : le poids moyen est le double de celui du témoin, en même temps que le pourcentage de floraison est sensiblement accru. On ne peut pas dire si la réduction du temps de maturation est due direc-

FIGURE 2 - LONGUEUR DES FEUILLES "D" SUCCESSIVES.



tement à l'engrais ou si elle n'en est qu'un effet indirect ; on sait en effet que plus un fruit est gros, plus il mûrit rapidement, et il y a trop peu de fruits d'un poids analogue dans les deux traitements pour que l'on puisse se risquer à une comparaison limitée à ces fruits. L'extrait sec montre que les fruits de ce traitement 1 devaient être plus savoureux que ceux du témoin, mais, tout comme ceux-ci, ils auraient tendance à manquer d'acidité : 1,40 est à peu près la limite supérieure admissible pour le rapport E/A. Seules actions défavorables : le pourcentage de floraison prématurée, neuf fois plus élevé (mais restant très faible) ; la hauteur de la tige fructifère, qui a sans doute empêché l'augmentation du diamètre de cette tige d'améliorer plus nettement la verticalité ; et enfin le pourcentage de fruits craquelés, passant de 18 à 23.

En bref, malgré quelques effets défavorables sur la qualité du fruit, l'application de 4,25 g d'azote, 4,25 g de P_2O_5 et 8,5 g de K_2O se montre éminemment rentable et amène la production à un niveau proche de son optimum. La production de rejets, triplés par rapport au témoin, amène encore un bénéfice appréciable.

2) *Effets de la dose triple de potasse*. — En même temps

que le pourcentage de floraison est encore accru, le poids moyen passe de 1,5 à 1,7 kg ; cette augmentation est, en elle-même, encore intéressante dans la conjoncture actuelle. Le poids moyen commercial optimum se situe vers 1,5 kg, mais avec un poids moyen effectif de 1,5 kg à la récolte on a un certain nombre de fruits très petits qui se vendent à très bas prix ; tandis qu'avec une moyenne de 1,7 kg à la récolte les inexportables sont surtout des fruits trop gros, qui se vendent mieux que les trop petits à la conserverie ou sur le marché local. Le pourcentage de floraison prématurée, toujours faible, est intermédiaire entre celui du témoin et celui du traitement 1. L'augmentation de diamètre de la tige fructifère prévaut sur son augmentation de hauteur et améliore considérablement la verticalité des fruits ; en même temps, le pourcentage de fruits craquelés redescend en dessous de celui du témoin. Mais, en raison du fort diamètre de la tige fructifère, le cœur de ces fruits devait être fibreux ; et si l'extrait sec est

encore légèrement amélioré par rapport au traitement 1, l'acidité est devenue beaucoup trop forte.

En bref, l'addition de 17 g supplémentaires de K_2O à l'engrais-type a provoqué des effets divergents sur les fruits. Relevons également l'augmentation de la production de rejets. L'ensemble de ces effets ressortit à un bénéfice supplémentaire d'environ 15 f pour une dépense de 0,83 f (35,4 g de sulfate de potasse) aux cours actuels, sans augmenter sensiblement les frais généraux. L'opération était donc encore très rentable, mais on peut affirmer que la formule 2 s'écartait nettement de l'optimum agronomique.

D'après la comparaison de ces trois traitements, on peut dire que, dans les conditions de cet essai, la meilleure formule aurait compris environ 5 g d'azote et 12 à 15 g de potasse. C'est à peu près celle qui est utilisée maintenant à la Station Centrale de l'I. F. A. C., avec une répartition différente dans le temps.

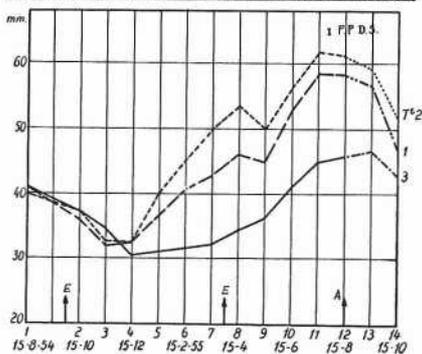
II. OBSERVATIONS BIOMÉTRIQUES SUR LES FEUILLES « D » SUCCESSIVES

Les six grandeurs étudiées : longueur, largeur maximum, largeur à mi-longueur, largeur-écartement, surface, poids frais, montrent toutes des variations significatives aussi bien dans le temps qu'entre les différents traitements. Les courbes des figures 2 à 7 représentent l'évolution dans le temps des moyennes par traitement.

1. Évolution du témoin.

Trois grandeurs augmentent graduellement de la plantation au traitement acétylène, jusqu'à atteindre à peu près le double de leur valeur initiale : la longueur, la sur-

FIGURE 3 - LARGEUR MAXIMUM DES FEUILLES "D" SUCCESSIVES

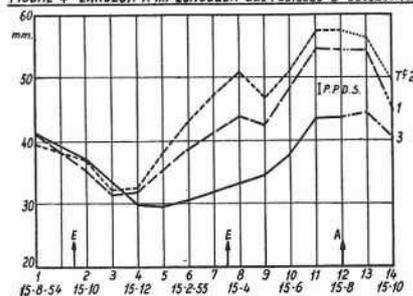


face et le poids ; les trois autres oscillent autour de lignes horizontales.

La croissance en longueur marque un ralentissement pendant la période de grande sécheresse, puis reprend

après les premières pluies. La surface et le poids n'augmentent que faiblement jusqu'aux premières pluies, beaucoup plus rapidement ensuite.

FIGURE 4 - LARGEUR A MI-LONGUEUR DES FEUILLES "D" SUCCESSIVES



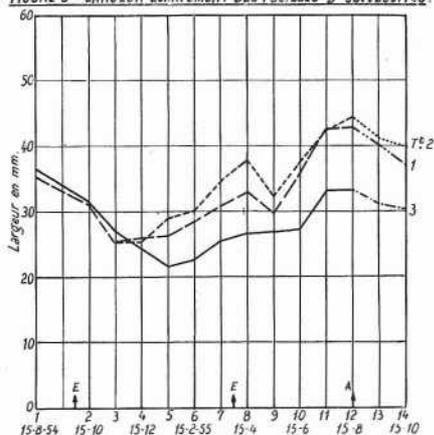
Les trois largeurs diminuent fortement pendant les quatre à cinq mois qui suivent la plantation, puis amorcent une remontée qui se voit ralentie par la sécheresse ; cette remontée s'affirme lors de l'installation du régime des pluies (mai-juin), et les largeurs sont ensuite stabilisées en juillet-août, au moment où le sol et l'atmosphère sont saturés d'eau.

2. Effets de l'engrais-type.

Les courbes commencent à s'écartier les unes des autres après les prélèvements du 15 novembre ou du 15 décembre, soit deux à trois mois après la première application d'engrais. L'écart le plus important se situe en général en mars-avril, soit six mois après l'apport d'engrais, c'est-à-dire

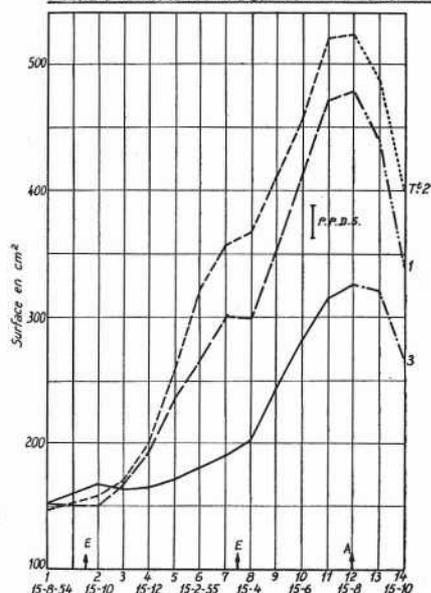
lorsque parviennent au stade « D » les feuilles qui étaient en train de commencer leur existence au moment de l'application d'engrais. Les écarts se réduisent ensuite, et la croissance des plants ayant reçu de l'engrais se ralentit

FIGURE 5 - LARGEUR-ÉCARTEMENT DES FEUILLES "D" SUCCESSIVES.



plus nettement que celle des témoins vers la période de plus grande sécheresse : soit qu'ils soient plus sensibles à cette sécheresse, soit plutôt que l'effet de l'engrais sur les feuilles « D » diminue. Il se peut que l'absorption de l'engrais ne soit pas terminée à ce moment et soit entravée

FIGURE 6 - SURFACE FOLIAIRE DES FEUILLES "D" SUCCESSIVES

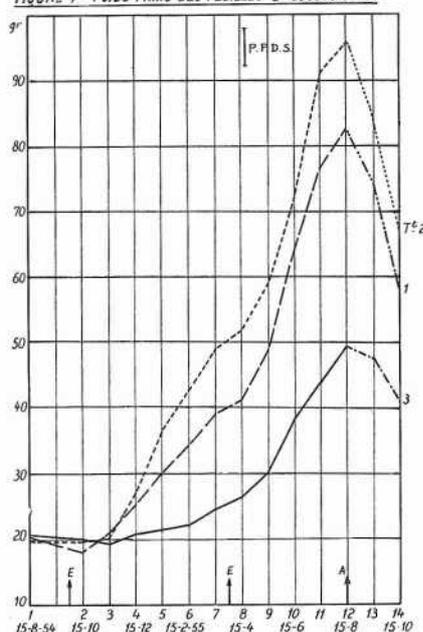


par le manque d'eau, mais il est plus probable (et les résultats d'analyses exposés ci-dessous semblent le confirmer) que son absorption soit terminée et que l'effet principal de cet engrais soit, à terme, d'avoir augmenté la masse foliaire accumulée.

Les courbes enregistrent un nouvel écart par rapport à

celles du témoin à la suite de la seconde application d'engrais, mais cette fois les réactions des feuilles sont plus rapides et plus accentuées. Elles se manifestent après un à deux mois seulement et sembleraient devoir également atteindre leur maximum plus rapidement : on ne peut l'affirmer puisque le traitement acétylène est intervenu quatre mois et demi après cette deuxième application d'engrais, mais à cette date toutes les courbes du traitement 1 étaient à peu près parallèles à celles du traitement 3 (longueur exceptée).

FIGURE 7 - POIDS FRAIS DES FEUILLES "D" SUCCESSIVES.



3. Effets de la dose triple de potasse.

On retrouve, beaucoup moins accentuées, les mêmes différences entre les courbes des traitements 2 et 1 qu'entre les courbes des traitements 1 et 3 ; les longueurs ne sont cependant que rarement significativement supérieures à celles du traitement 2. Les 17 g supplémentaires de K_2O ont donc exercé un effet indéniable, quoique peu prononcé, sur la croissance foliaire, prélude à leur action sur le poids du fruit.

Conclusions.

Le tableau III résume les effets des traitements engrais sur les mensurations, à la date du traitement acétylène ; les courbes montrent que toutes ces grandeurs semblent à ce moment tendre vers une relative stabilisation. Après le traitement acétylène, les caractéristiques des pseudo-feuilles « D » sont toutes plus faibles : la croissance foliaire est ralentie au bénéfice de celle de l'inflorescence.

L'ensemble de ces mesures confirme de façon très nette

les conclusions tirées par C. PY dans son étude sur la croissance de l'Ananas :

— *intérêt de la feuille « D »* pour l'observation pratique de cette croissance ; parmi les caractéristiques morphologiques des feuilles « D » successives, les considérations qui précèdent et l'examen des nombreuses données statistiques que le lecteur nous excusera certainement de ne pas repro-

duire in extenso montrent que les plus intéressantes à suivre sont :

— *le poids*, qui traduit surtout l'état de développement de l'ensemble du plant, et :

— *la largeur à mi-longueur*, qui rend compte avec le plus de sensibilité des réactions de la plante aux divers facteurs extérieurs.

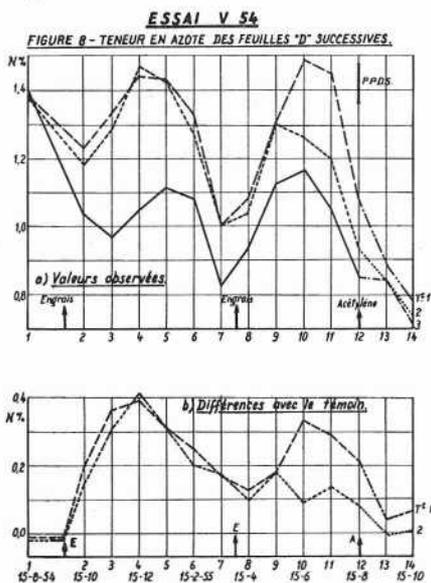
III. LES ÉLÉMENTS MAJEURS DANS LES FEUILLES « D » SUCCESSIVES

Les déterminations de N, P, K, Mg, Ca ont été faites, pour chaque échantillonnage, sur la totalité des dix feuilles « D » provenant d'une même parcelle. Tous les résultats sont exprimés par rapport au poids de matière sèche.

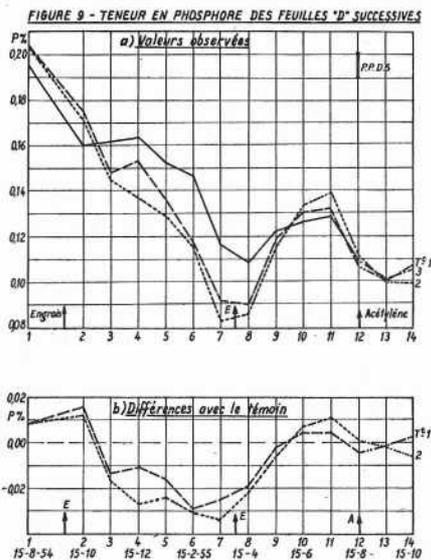
1. Teneurs des feuilles en N, P, K, Ca, Mg.

a) *Évolution du témoin.* — Les cinq éléments accusent tous au début une baisse de teneur, celle de l'azote étant la plus accusée et la plus étendue dans le temps (diminution d'un tiers en trois mois), et celle du magnésium la moins accentuée (chute d'un dixième).

initiale, ne semble donc pas varier sous l'influence directe de l'âge du plant, mais est par contre très sensible aux conditions extérieures. Le *phosphore* (fig. 9) et le *calcium* (fig. 11) présentent des courbes de même forme, mais dont l'axe n'est plus horizontal ; c'est-à-dire qu'aux actions climatiques se superpose un appauvrissement ou un enrichissement progressif au fur et à mesure que le plant vieillit. Si nous osons cette comparaison, les courbes du phosphore et du calcium chez le témoin affectent l'allure d'un chameau montant ou descendant un plan incliné.



Ensuite, trois éléments se montrent très sensibles aux variations saisonnières du climat, avec des portions de courbes ascendantes dans les périodes de transition et des portions descendantes dans les périodes extrêmes : fin de saison sèche et plein hivernage. La courbe la plus typique est celle de l'azote (fig. 8), dessinant assez bien le cou et les deux bosses d'un chameau ; cet élément, hormis la baisse

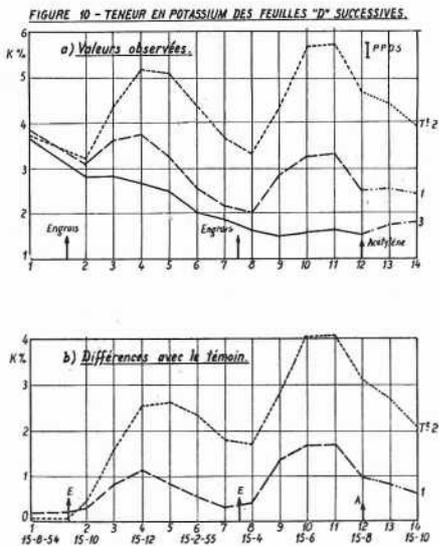


Sur le *potassium* (fig. 10), les influences saisonnières ne sont pas significatives, et sur le *magnésium* (fig. 12) elles ne se manifestent plus du tout. Après l'appauvrissement initial pendant l'enracinement du rejet, on n'observe plus qu'une diminution ou une augmentation graduelle au fur et à mesure que le plant prend de l'âge ; le potassium tend à se stabiliser autour de son minimum, et le magnésium autour de son maximum, à partir du mois de mai.

Si l'on additionne les teneurs des trois éléments cationiques K + Ca + Mg converties en milliéquivalents pour

cent grammes (1), on voit (fig. 13) que la diminution du potassium l'emporte sur l'augmentation du calcium et du magnésium ; les oscillations saisonnières qui sont principalement le fait du calcium restent perceptibles sur la courbe.

b) Effets de l'engrais-type. — Lors de la première application d'engrais, l'absorption de l'azote et du potassium est pratiquement immédiate : dès le prélèvement suivant, vingt jours plus tard, les teneurs sont respectivement de 18 % et 11 % supérieures à celles du témoin (très significatif pour l'azote, à peine en dessous du seuil de probabilité de 5 % pour le potassium). D'après les courbes de



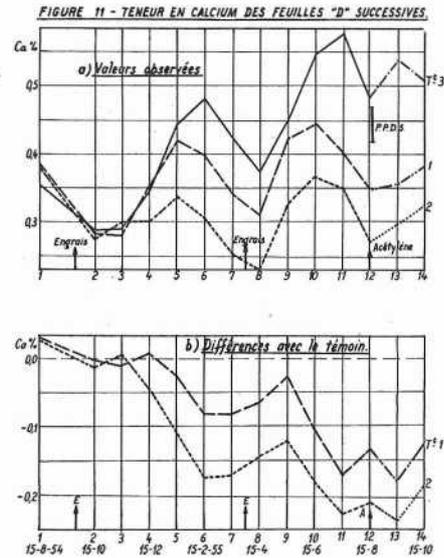
différences avec le témoin, le maximum d'absorption de ces deux éléments dans les feuilles « D » se situe en décembre, deux mois et demi après l'apport d'engrais ; puis on assiste, toujours par rapport au témoin, à une décroissance très régulière, et les différences tendent à s'annuler.

Alors qu'on devrait s'attendre à une figure analogue pour le phosphore, on assiste au contraire à une diminution de teneur des feuilles « D » à partir de novembre, et cette diminution atteint 20 % de la valeur du témoin en février-mars. Il y aurait donc à première vue antagonisme entre le phosphore et l'un au moins des deux autres éléments de la fumure. La chute du calcium et du magnésium par rapport au témoin est tout à fait normale, c'est le classique antagonisme intercationique ; si les courbes sont

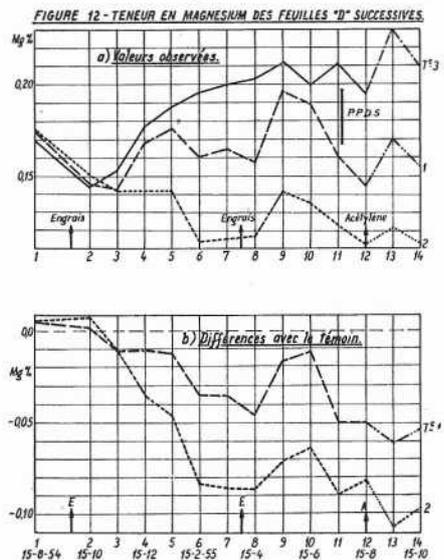
(1) Rappelons que le milliéquivalent, comme son nom l'indique, est la millième partie de l'équivalent, plus exactement de l'équivalent-gramme, *unité ionique*. Dans toute réaction chimique intervenant entre ions, donc dans pratiquement toute la physiologie de l'alimentation minérale, la notation équivalente est la seule qui autorise à additionner entre eux des éléments différents.

1 meq = 39 mg K (1 milli-atome-gramme) = 20 mg Ca ou 12 mg Mg (1/2 milli-atome-gramme, car ces éléments sont divalents).

plus irrégulières pour le magnésium que pour le calcium, cela tient vraisemblablement à la plus forte erreur expérimentale dans le dosage de cet élément. A cette erreur près, les diminutions des deux alcalino-terreux sont de



même importance relative et atteignent environ 20 % du témoin. Mais ces diminutions sont décalées par rapport à l'augmentation du potassium et de l'azote : elles apparaissent seulement, et brusquement, une fois que ces deux



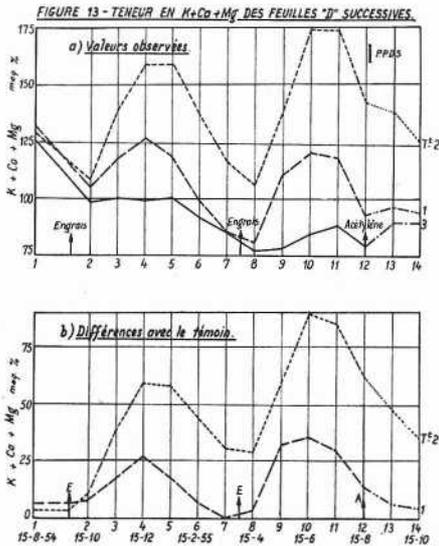
éléments ont atteint leur maximum. D'autre part, cette baisse ne suffit pas à compenser la hausse du potassium, et l'on voit sur la figure 13 que la courbe de la somme $K + Ca + Mg$ présente la même allure que celle du potassium, l'amplitude relative des écarts étant seulement atténuée.

Lors de la deuxième application d'engrais, on observe en gros les mêmes effets que lors de la première application en ce qui concerne l'azote, le potassium, le calcium et le magnésium. Notons cependant que l'augmentation de teneur en azote est un peu moins accentuée, tandis

parvenant toujours pas à compenser l'augmentation du taux de potassium dans la somme cationique.

Si la teneur en azote n'est pas significativement inférieure à celle du traitement 1 jusqu'à la seconde application d'engrais, deux mois après celle-ci s'en écarte nettement et tend à se rapprocher plus rapidement de celle du témoin ; il semblerait donc y avoir, lors de cette seconde application, un antagonisme entre le supplément de potasse et l'azote.

Pour le phosphore, on ne peut relever qu'une tendance (non significative au seuil 5 % pour chaque prélèvement) du traitement 2 à faire diminuer le taux de cet élément dans les feuilles « D » par rapport au traitement 1, et seulement à la suite de la première application d'engrais ; cette tendance s'annule ensuite.



qu'au contraire l'augmentation de teneur en potassium est plus forte que la première fois. En même temps, la chute des taux de calcium et de magnésium est plus accentuée et plus rapide, mais elle ne parvient pas plus qu'auparavant à masquer l'augmentation du potassium dans la somme des cations.

Par contre, cette fois-ci le taux de phosphore augmente sous l'effet de l'engrais et rejoint celui du témoin.

c) Effets de la dose triple de potasse. — C'est évidemment sur la teneur en potassium que le traitement 2 provoque l'effet le plus spectaculaire : après chacune des deux applications d'engrais, l'augmentation par rapport au témoin atteint, à peu près en même temps que pour le traitement 1, un plafond égal à 2,4 fois celui de l'augmentation de teneur sous l'effet du traitement 1. Cet accroissement est donc presque proportionnel à la dose de potasse administrée, laissant supposer que la plante, avec un taux de potassium atteignant 350 % de celui du témoin, n'est pas encore saturée en cet élément ! Mais, après leur maximum, au lieu de converger vers un même point de l'axe des abscisses, les courbes de différences des traitements 1 et 2 avec le témoin redescendent parallèlement ; autrement dit, alors que la vitesse d'augmentation du taux de potassium des feuilles « D » croît presque linéairement avec la dose administrée, la vitesse de diminution de ce taux ne dépend pas du maximum atteint.

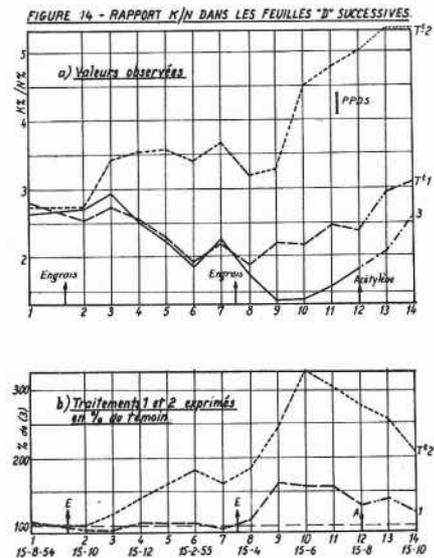
L'effet dépressif sur le calcium et le magnésium est évidemment accru par rapport à celui du traitement 1, donnant des courbes qui enveloppent celles-ci à peu près parallèlement : chute plus précoce et plus accusée, mais ne

2. Rapports des éléments entre eux.

Nous étudierons seulement :

- le rapport du potassium à l'azote
- les proportions réciproques du potassium, du calcium et du magnésium.

Remarquons également que, chez le témoin, le rapport de la somme cationique (K + Ca + Mg en milliéquivalents %) au phosphore est sensiblement constant et égal à 100 meq pour 155 mg : en prenant pour les deux graphiques des échelles convenables (même longueur pour 100 meq de K + Ca + Mg et pour 155 mg = 15 meq de P) on



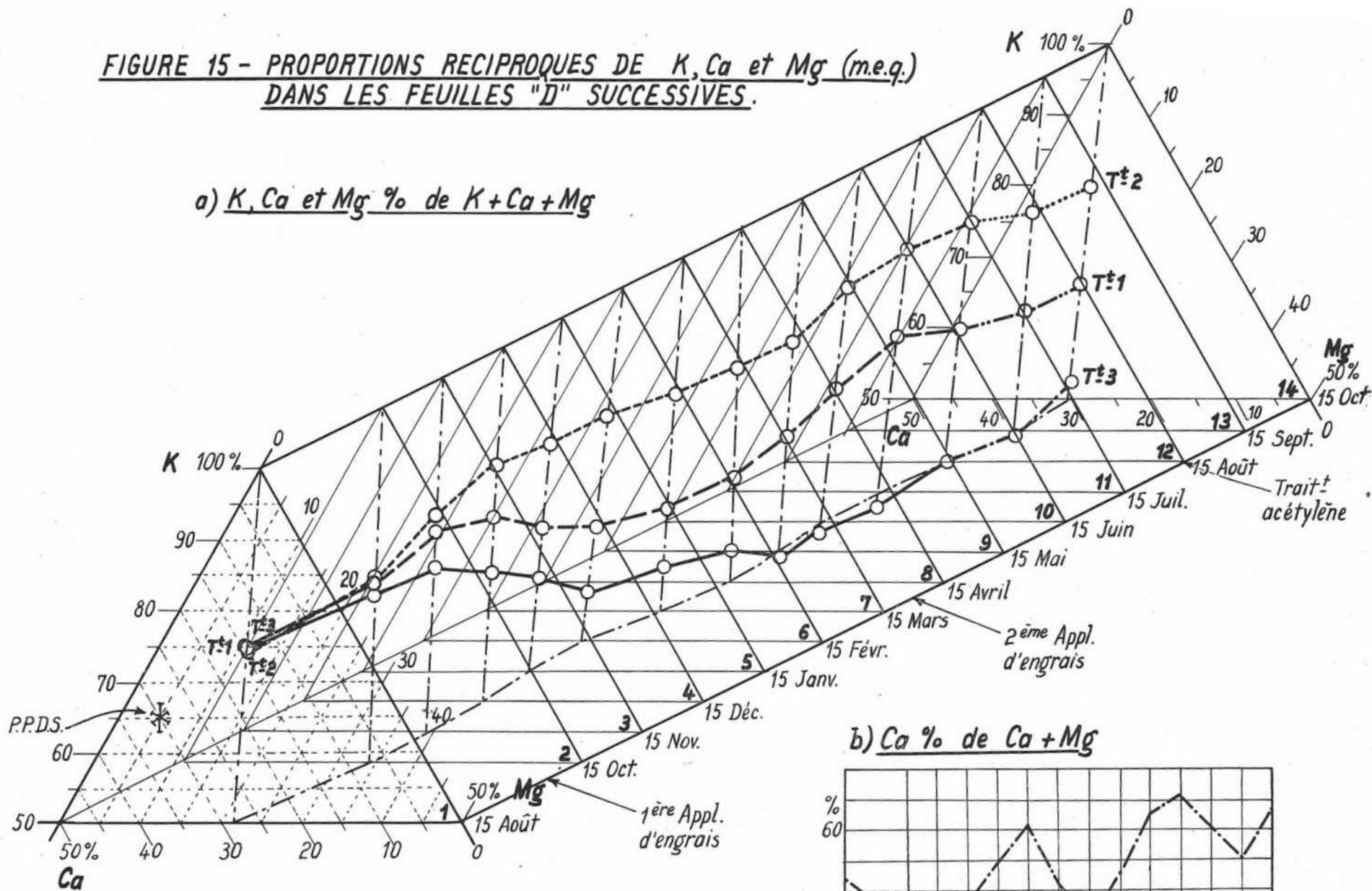
obtiendrait pour le témoin deux courbes superposables. Le parallélisme de ces deux alimentations en l'absence d'apport artificiel d'éléments nutritifs mérite d'être noté.

a) Rapport K/N. (Cf. fig. 14.)

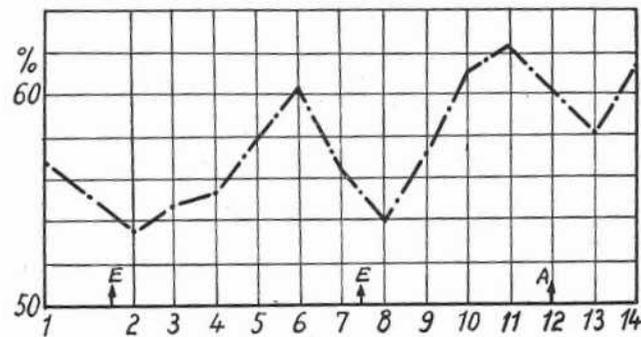
Chez le témoin, on a d'abord un palier, montrant que pendant l'enracinement du rejet l'appauvrissement de la

**FIGURE 15 - PROPORTIONS RECIPROQUES DE K, Ca et Mg (m.e.q.)
DANS LES FEUILLES "D" SUCCESSIVES.**

a) K, Ca et Mg % de K+Ca+Mg



b) Ca % de Ca + Mg



plante en ces deux éléments est du même ordre d'importance ; puis on enregistre deux cuvettes successives avec tendance générale descendante, conséquences des oscillations de l'azote et de la décroissance du potassium.

Avec l'*engrais-type*, la courbe suit très étroitement celle du témoin jusqu'à la seconde application d'engrais, puis elle s'en écarte : l'assimilation du potassium dans les feuilles « D » se fait à ce moment avec un meilleur rendement que celle de l'azote. Au moment du traitement acétylène, l'équilibre K/N initial est à peu près retrouvé, alors que le témoin se trouve en dessous ; la courbe dans son ensemble est plus régulière que celle du témoin.

Avec la *dose triple de potasse*, le rapport K/N fait évidemment un bond après chaque apport d'engrais, et la courbe finit par se perdre dans les hauteurs. Le quotient K/N (traitement 2) : K/N (témoin) monte la première fois jusqu'à 1,8 et la seconde fois jusqu'à 3,2 (fig. 14 b).

b) Proportions réciproques de K, Ca et Mg. (Cf. fig. 15.)

Nous avons utilisé la classique représentation triangulaire (1), en ne conservant pour chaque triangle que la partie située au-dessus de la droite $K = 50\%$ de façon à faciliter la lecture du graphique. Après avoir tracé un triangle pour chaque prélèvement de feuilles, nous avons relié les points figuratifs les uns aux autres, ainsi que les sommets des triangles ; l'ensemble de la figure donne ainsi une représentation dans l'espace des proportions réciproques de K, Ca et Mg et de leur évolution dans le temps, au moyen de trois courbes contenues dans les limites d'un prisme triangulaire. Il importe de ne pas perdre de vue l'évolution simultanée de la somme $K + Ca + Mg$ (fig. 13).

Pendant la période de reprise du plant, jusqu'en novembre, les proportions initiales de 75-14-11 % se maintiennent chez le *témoin*, alors que la somme des trois éléments diminue : ils sont tous trois drainés avec la même intensité vers les organes en croissance. Il se produit ensuite, au cours de la première « bosse de chameau » inclinée de la somme des cations, une chute assez régulière

(1) Rappelons-en le principe : on utilise le fait que dans un triangle équilatéral la somme des trois perpendiculaires abaissées d'un même point sur les côtés du triangle est égale à la longueur du côté. Si on divise cette longueur en 100 parties égales, l'ensemble des points contenus dans le triangle représente toutes les combinaisons possibles de trois nombres dont le total reste toujours égal à 100 ; ce sont ici K % de $K + Ca + Mg$, Ca % de $K + Ca + Mg$ et Mg % de $K + Ca + Mg$ (en milliéquivalents naturellement).

de la proportion du potassium ; elle va se stabiliser autour de 50 % à partir du 15 mai, malgré les oscillations de cette somme. Avec les deux traitements engrais, on voit immédiatement augmenter la proportion du potassium par rapport au total, et les écarts sont très significatifs dès le 15 novembre ; chez les plants ayant reçu de l'*engrais-type*, elle redescendra jusque vers 64 % au cours de la saison sèche, et après la seconde application remontera vers 70-72 %. Avec la *dose triple de potasse*, elle n'oscille plus qu'entre 80 et 84 %.

Si nous examinons maintenant les proportions du calcium et du magnésium, nous voyons que, à l'erreur expérimentale près, elles sont à chaque prélèvement strictement les mêmes pour les trois traitements : en remplaçant les points figuratifs par de petits cercles dont le rayon est égal à la plus faible des trois erreurs probables, on voit que sur chaque triangle une droite passant par le sommet $K = 100\%$ coupe les trois cercles correspondant aux trois traitements ; et cette erreur expérimentale est faible.

Ce résultat, tout à fait remarquable, montre que dans les feuilles « D », alors que le calcium et le magnésium ont un comportement assez différent en fonction des variations saisonnières du climat, l'antagonisme du potassium apporté par l'engrais agit avec exactement la même force vis-à-vis de ces deux éléments. La figure 15 b, avec une seule courbe pour les trois traitements, n'est autre qu'une amplification de la « trace », sur le plan horizontal $K = 0\%$ contenant les bases des triangles (vu par en dessous), de la succession de ces droites passant par le sommet K ; nous y retrouvons encore une fois un « profil de chameau ».

L'évolution dans le temps des proportions relatives des trois cations se résume donc ainsi :

— la croissance du plant et le climat saisonnier sont seuls à déterminer le rapport Ca/Mg,

— la croissance fait décroître progressivement le rapport $K/Ca + Mg$ (indice classique de sénilité), tandis que les apports de potasse le relèvent.

3.

Après le traitement acétylène, les points relatifs aux pseudo-feuilles « D » tendraient à constituer un prolongement analogue aux courbes déjà obtenues, si l'on excepte un ressaut dans les taux de calcium et de magnésium au mois de septembre 1955. Il n'y a donc pas apparemment de grande perturbation immédiate de l'alimentation minérale à la suite du traitement de floraison.

IV. MÉCANISMES DE L'ALIMENTATION ET DE LA CROISSANCE FOLIAIRE

Sans prétendre échafauder à partir des seuls résultats de cet essai une théorie complète de l'alimentation minérale de l'ananas, il est possible d'en tirer des indications et des bases de travail ; d'autres essais, en cours ou à venir, les préciseront ensuite.

1. Méthodologie.

Que peut-on attendre des études sur les feuilles « D » ? Un examen a priori nous fera entrevoir les possibilités et les limites de ce genre d'investigation.

a) Remarques préliminaires.

L'ananas est une plante en rosette typique. Chaque feuille se forme au pôle apical de la tige, au centre du bouquet déjà formé par les feuilles plus anciennes. L'émission de nouvelles feuilles se poursuit, à un rythme variable mais sans interruption, tout le long de la vie végétative ; par suite, au fur et à mesure qu'une feuille grandit, elle est si l'on peut dire chassée du centre de la rosette par ses cadettes. Au bout de six mois environ, elle a terminé sa croissance et franchit le stade « D », avant d'aller grossir la catégorie « C » des auteurs hawaïens (5).

N'oublions donc jamais que nos courbes ne représentent pas l'évolution au cours du temps d'une même feuille qui s'enrichirait ou s'appauvrirait, grandirait ou diminuerait ; elles représentent, à chaque échantillonnage, la façon dont le plant vient de réaliser ses possibilités dans la fabrication d'une nouvelle feuille.

b) Caractères cumulatif des observations faites sur une feuille « D ».

La fabrication d'une nouvelle feuille n'est pas instantanée ; au cours des six mois que dure son élaboration, les « possibilités » du plant et la susceptibilité de la feuille ont le temps de varier, de même que l'orientation de ces « possibilités » (le plant pouvant les employer à d'autres usages que la fabrication des feuilles). Ceci rend l'interprétation beaucoup plus délicate.

Une représentation de forme mathématique permettra de mieux saisir ce qui se passe.

Une grandeur quelconque A mesurée sur une feuille représente la somme des effets de tous les facteurs ayant influé simultanément sur cette grandeur depuis la naissance de cette feuille, soit :

$$A(t) = \int F_A(t) dt$$

La fonction $F_A(t)$ se décompose ainsi :

1) Les divers facteurs dont nous avons donné ci-dessus une analyse sommaire sont autant de fonctions du temps ; soit, en prenant la date de la plantation comme origine : $f_1(T), f_2(T)$...

2) Le plant réagit à chacun de ces facteurs d'une manière variable suivant son âge T : cela revient à appliquer à chaque facteur un coefficient physiologique fonction de T : $\varphi_1(T), \varphi_2(T)$...

3) Il pourrait consacrer une plus ou moins grande part de cette réaction à la fabrication des feuilles, ce que nous traduisons par un deuxième coefficient fonction de T : $\psi_1(T), \psi_2(T)$...

4) Cette réaction physiologique se répercute sur la feuille considérée d'une manière variable avec son stade de différenciation, c'est-à-dire en fonction de son âge propre t. Pour celui-ci, nous prendrons comme origine le moment T_D où cette feuille franchira le stade « D » (t varie donc de - 6 mois environ à + 6 à 10 mois, est égal à zéro au stade « D ») :

$$t = T - T_D$$

Nous introduirons donc un troisième coefficient fonction de t, mais celui-ci sera spécifique de la grandeur étudiée : $\alpha_1(t), \alpha_2(t)$... pour la grandeur A ; $\lambda_1(t), \lambda_2(t)$... pour la longueur L, etc.

Pour une même feuille prise à n'importe quel moment de sa vie, la grandeur A sera donc une fonction du type :

$$A(t) = \int_{(-6 \text{ mois})}^{t'} \left[\begin{matrix} f_1(T) \varphi_1(T) \psi_1(T) \alpha_1(t), \\ f_2(T) \varphi_2(T) \psi_2(T) \alpha_2(t), \dots \end{matrix} \right] dt$$

Au stade « D », avec le changement de variable $t = T - T_D$, on a :

$$A_D = \int_{(T_D - 6 \text{ mois})}^{T_D} \left[\begin{matrix} f_1(T) \varphi_1(T) \psi_1(T) \alpha_1(T - T_D), \\ f_2(T) \varphi_2(T) \psi_2(T) \alpha_2(T - T_D), \dots \end{matrix} \right] dT$$

En faisant varier le paramètre T_D dans cette intégrale, on obtient la courbe de la grandeur A pour les feuilles « D » successives.

Il ne faudra jamais perdre de vue ce fait que, sur une feuille « D », on observe le résultat des actions subies par cette feuille pendant les six mois précédents, traduites d'une manière variable au cours de ces six mois.

c) Effet cumulatoire à long terme.

De toute évidence, l'ensemble de la masse foliaire adulte joue un rôle déterminant dans la vie de l'ananas ; or cette masse n'est autre que l'accumulation de toutes les feuilles passées les unes après les autres par le stade « D ». Tout facteur agissant à un moment donné sur les feuilles « D » pourra donc agir également sur toute la vie ultérieure de la plante, car ces feuilles font désormais partie des « possibilités » du plant, et par conséquent sur les feuilles « D » à apparaître : c'est un peu la même chose qu'un placement à intérêts composés.

Dans notre équation, certains au moins des termes $\varphi(T)$ sont eux-mêmes des fonctions partielles des termes f . La loi de croissance de l'ensemble du plant s'apparente ainsi à une loi chimique d'autocatalyse, comme nous aurons l'occasion de le rappeler plus loin.

On sait bien d'ailleurs qu'une plante ayant souffert à un moment quelconque de sa vie donne toujours, toutes choses égales par ailleurs, une moins belle récolte : sans cela il serait inutile de soigner les cultures avant leur fructification ! Il n'y a pas de raison pour qu'il n'en soit pas de même quant aux feuilles, et cette remarque sur l'effet de « capitalisation » des feuilles « D », sans préjudice des autres arrière-effets pouvant être enregistrés parallèlement par les autres parties de l'ananas, permet de mieux comprendre l'enchaînement des faits.

d) Application.

1) Tout travail de recherche dans le domaine de la physiologie doit tendre à définir des lois de fonctionnement de l'organisme végétal. Les combinaisons et interactions de ces lois aboutissent le plus souvent à des résultats très complexes, mais ces lois prises une par une sont en général simples ; un schéma tel que celui que nous venons de tracer aide à en isoler les effets individuels, en s'appuyant sur l'analyse des facteurs exposée ci-dessus.

Les fonctions $f(T)$ sont en principe connues ou mesurables, mais il est évidemment impossible d'explicitier toutes les fonctions des types $\varphi(T), \psi(T)$ et $\alpha(t)$, fonctions statistiques du reste et non point algébriques, qui au surplus ne peuvent être entièrement indépendantes les unes des autres ; nous ne pouvons pas présumer non plus de la manière dont les groupes $f_1\varphi_1\psi_1\alpha_1, f_2\varphi_2\psi_2\alpha_2$... combinent leurs effets (addition, multiplication, etc.), c'est pourquoi nous les avons seule-

ment séparés par une virgule dans la formule. Mais par des comparaisons limitées de résultats, mettant en jeu le plus petit nombre possible d'inconnues à la fois, nous pouvons espérer expliciter certaines d'entre elles en réduisant les autres à l'état de constantes.

Dans ce dessein il est nécessaire, pour chaque cas particulier, de s'appuyer sur des hypothèses de travail, suggérées par l'observation ou par les lois générales de la physiologie végétale. (Une loi générale n'a jamais une valeur absolue, et, lorsqu'on l'applique à une plante déterminée, on est obligé de la considérer comme une hypothèse tant qu'elle n'a pas été vérifiée).

Nous sommes amené ici à formuler l'hypothèse fondamentale suivante : les processus de formation et de vieillissement d'une feuille en fonction de l'état général du plant d'ananas sont identiques tout au long de la vie végétative de ce plant ; autrement dit, nous considérerions la feuille d'ananas comme *un organe autonome, croissant en fonction du potentiel total de la plante et suivant une loi propre invariable*. La feuille « D » traduirait donc l'état physiologique de l'ananas, avec un décalage et un étalement dans le temps comme nous l'avons vu, mais avec une fidélité égale tout le long de la vie végétative.

Les termes $\psi(T)$ seraient donc des constantes, et les termes $\alpha(t)$ seraient donc indépendants de leur origine T_D ; par suite, tous les termes

$$\int_{(T_D - 6 \text{ mois})}^{T_D} \psi(T) \alpha(t) dT$$

pourraient être considérés comme des constantes caractéristiques du clone d'ananas étudié ; les courbes relatives aux feuilles « D » ne seraient plus que des fonctions des termes $f(T)$ (facteurs extérieurs) et $\varphi(T)$ (physiologie de l'ensemble du plant d'ananas). On devine l'intérêt d'une telle simplification.

Cette hypothèse est suggérée par le fait que les feuilles « D » successives sont des organes de même âge physiologique, produits par un méristème qui, lui, a par définition un âge physiologique nul quel que soit l'âge du plant ; et par la courbe en S régulière obtenue par C. P. SIDERIS (10) pour le poids total d'un plant d'ananas cultivé en conditions constamment favorables, courbe s'apparentant à celle d'une réaction chimique d'autocatalyse. Les courbes de poids foliaire obtenues par C. PY s'y apparenteraient également, abstraction faite d'irrégularités imputables à l'action momentanée de facteurs défavorables. Ceci tendrait bien à prouver que l'activité du méristème, et par suite les feuilles « D » sont bien l'expression fidèle du potentiel total du plant. Nous nous avançons plus loin dans le domaine hypothétique en étendant cette loi à l'ensemble des observations sur feuilles « D » et à l'effet des variations des facteurs extérieurs.

Cette hypothèse fondamentale est, explicitement ou non, à la base de tout le travail entrepris à l'I. F. A. C. sur la croissance (A. SILVY, C. PY) et sur le diagnostic foliaire de l'ananas. Tous les essais se référant à ce travail ont pour but, unique ou partiel, de la vérifier ou de la modifier dans ses différents domaines, et d'en exploiter les conséquences pratiques.

2) Pour tirer des feuilles « D » tous les enseignements possibles, il y aurait une infinité d'observations à opérer, et on ne peut que sélectionner les plus importantes. Dans cette sélection, il est indispensable de conserver un lien entre les divers caractères choisis, de façon à permettre des recoupements sans lesquels on risque de laisser échapper des manifestations essentielles de la feuille « D » ; l'oubli d'un caractère important pourrait faire conclure faussement à la validité ou à la non-validité de l'hypothèse de travail.

Dans cette étude-ci, il nous manque malheureusement deux observations dont l'importance n'est apparue qu'après coup, au cours de notre travail d'interprétation :

= le rythme des émissions foliaires ; un plus grand pouvoir de synthèse de matière vivante chez l'ananas pourrait en effet se traduire aussi bien par une multiplication des feuilles que par une augmentation de leurs caractères individuels (de même qu'on augmente aussi bien le débit d'une canalisation en accroissant la vitesse d'écoulement qu'en accroissant le diamètre)

= le rapport poids sec/poids frais des feuilles, qui aurait permis de relier les observations morphologiques aux déterminations chimiques (effectuées par rapport au poids sec pour d'impérieuses raisons pratiques et théoriques). Nous en avons fait une estimation, d'après les résultats d'un autre essai (1955-56). Ce procédé n'est évidemment pas rigoureux et supprime toute possibilité de calcul statistique, mais nous pouvons cependant, avec les réserves qui s'imposent, en tirer des conclusions ; les variations du rapport poids sec/poids frais sont en effet faibles par rapport aux écarts enregistrés pour les autres grandeurs.

2. Réactions de croissance aux variations de la nutrition.

Nous avons pu remarquer, après chaque apport d'engrais, des réactions se manifestant dans toutes les grandeurs morphologiques et chimiques des feuilles « D ». Ces réactions présentent toutes :

— un caractère progressif : elles s'étendent sur plusieurs mois,

— un maximum plus ou moins éloigné dans le temps.

C'est l'illustration du caractère cumulatif des observations sur feuilles « D ».

Lors de la première application d'engrais, on peut remarquer que :

= pour les teneurs en azote, en potassium et en $K + Ca + Mg$, la réaction semble s'amorcer immédiatement après l'apport d'engrais, et atteindre son maximum environ deux mois et demi plus tard,

= pour le phosphore, le calcium, le magnésium et toutes les mensurations, les réactions commencent à se manifester environ deux mois et demi après l'apport d'engrais, et atteignent leur maximum environ cinq à six mois après cet apport, soit *trois mois après le maximum d'effet sur l'azote et le potassium*.

Un tel parallélisme ne peut être l'effet du hasard. C. PY a constamment observé que le maximum de réaction morphologique des feuilles « D » à un facteur quelconque se situait en général trois à quatre mois plus tard.

Toujours d'après C. PY, l'évolution des caractéristiques morphologiques d'une feuille, de sa naissance au stade « D », correspondrait à des courbes en S (du moins lorsque l'ananas se trouve dans des conditions stables et normales) ; c'est d'ailleurs une loi quasi universelle de la croissance. La *vitesse de croissance* suivrait donc une courbe en cloche, obtenue de la courbe en S par dérivation (fig. 16), ayant son maximum en son milieu c'est-à-dire vers le troisième mois. Pour la longueur par exemple, notre formule se réduit donc à :

$$L(t) = \int F \Phi \Psi \lambda(t) dt$$

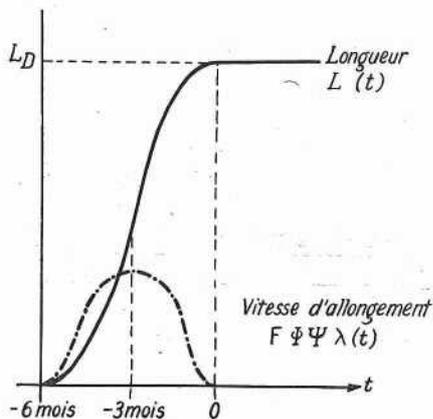


Figure 16 — Courbe en S et courbe en cloche (théoriques)

Nous pouvons en effet négliger les variations des termes φ et ψ , et les termes j sont constants par hypothèse.

Une autre loi biologique est la suivante : lorsqu'un facteur vient modifier la vitesse de croissance d'un végétal ou d'un organe, il agit *proportionnellement à la vitesse préexistante* (cette loi s'applique seulement aux facteurs agissant par une sorte d'effet de masse, et non aux substances de type hormonal) ; il n'y a pas de raison de penser qu'elle n'est pas valable ici, en ce qui concerne l'action du climat et des éléments minéraux. On voit immédiatement qu'un facteur se manifestant au temps T au pôle végétatif de l'ananas exercera un effet maximum sur les feuilles pour lesquelles, à ce moment-là, $t = -3$ mois : ce sont les feuilles qui franchiront le stade « D » au temps T + 3 mois.

L'allongement de ce délai au-delà de 3 mois peut s'expliquer par le *temps de réponse* de la plante elle-même : par exemple, pour qu'un changement de la luminosité ambiante arrive à se manifester au pôle végétatif, il faut que les modifications de la photosynthèse dans les organes verts aient eu le temps de se répercuter sur l'approvisionnement en produits photosynthétiques du méristème. Ici, il faut que la plante absorbe l'engrais et le hisse jusqu'au sommet de sa tige : on le voit alors se manifester dans les feuilles déjà au stade « D » en même temps qu'il commence à agir sur les plus jeunes.

La succession de deux phases apparaît ainsi très nettement. Dans une première phase, la plante absorbe l'azote et la potasse et en augmente progressivement la concentration dans les courants nutritifs en direction du méristème ; la croissance va commencer à s'activer, mais nous ne le voyons pas sur les feuilles passant à ce moment au stade « D », car elles ont déjà terminé leur croissance ; par contre, elles s'enrichissent en azote et potassium. Cette

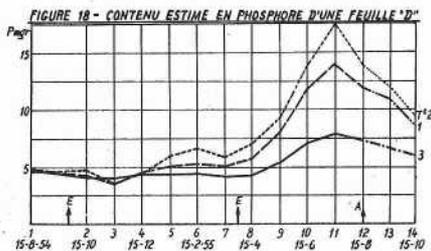
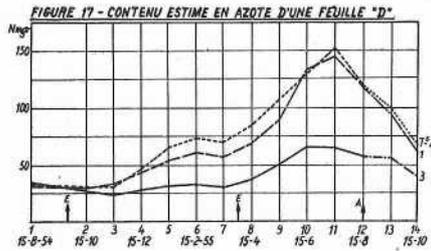
première phase dure environ deux mois et demi. Dans la seconde phase, les feuilles qui passent par le stade « D » au moment de chaque échantillonnage ont accompli la majeure partie de leur croissance avec une fourniture accrue d'azote et de potassium, et ont pu y réagir en augmentant leur masse de matière vivante ; par suite, les teneurs en azote et potassium tendent à revenir à leur niveau initial.

Pour voir la combinaison de ces deux effets, nous avons estimé le contenu de chaque feuille « D » successive en azote et en potassium, en multipliant ses teneurs en ces deux éléments (cf. fig. 8 et 10) par son poids sec, estimé comme nous l'avons dit ci-dessus. Les figures 17 et 19 montrent que le « flux » d'azote et de potassium dans les feuilles « D » atteint son maximum environ cinq mois après l'application d'engrais et demeure ensuite stationnaire (si nous avions pu tenir compte également du nombre de feuilles passant par le stade « D », ce palier aurait vraisemblablement été remplacé par une portion de courbe légèrement descendante). Ce flux dans les feuilles « D » peut traduire effectivement la pénétration de l'engrais dans la plante, avec simplement un décalage dû à la distance parcourue par la sève enrichie ; cette pénétration durerait donc plusieurs mois. L'engrais pourrait aussi pénétrer rapidement dans la plante, le métabolisme général de celle-ci le redistribuant ensuite plus régulièrement au pôle végétatif : par exemple les feuilles « D » des prélèvements 3, 4 et 5 peuvent libérer par la suite leur excédent d'azote et de potassium (à rapprocher de l'effet cumulatoire dont nous parlions plus haut).

Après la deuxième application d'engrais, les choses se passent plus rapidement : les deux phases se chevauchent, et sur les courbes des figures 17 et 19 le palier est remplacé par un sommet assez aigu. Ce sommet serait d'ailleurs probablement plus aplati si nous avions pu tenir compte du nombre de feuilles, et si nous avions eu connaissance du véritable poids sec. Quoi qu'il en soit, la plus grande rapidité de la réaction de croissance des feuilles « D » peut se rattacher à deux causes majeures :

— le plant, plus âgé que lors de la première application, pourrait orienter différemment ses courants nutritifs et faire augmenter les taux d'azote, phosphore et potassium plus rapidement dans les feuilles en voie de croissance que dans les feuilles « D » (le phosphore présente, lors de cette deuxième application, un comportement semblable à celui de l'azote et du potassium). L'âge du plant pourrait n'agir qu'indirectement : l'engrais apporté à des pieds très jeunes est déposé surtout à leur pied et sera absorbé principalement par les racines, à partir du sol ; apporté à des pieds de sept mois et demi, il est déposé à peu près entièrement à la base des feuilles et il y persiste assez longtemps ; il est donc absorbé probablement par les parties basales des feuilles, et pourrait ainsi modifier l'orientation naturelle des courants nutritifs. On notera cependant que les différences avec le témoin, dans les feuilles « D », mettent le même temps que la première fois pour atteindre leur

maximum : si la plante favorisait davantage ses jeunes feuilles il devrait y avoir en même temps un changement dans les feuilles « D ».



— La croissance au mois de mai-juin-juillet est extrêmement rapide (reprise brutale de végétation après les premières pluies) ; c'est pour cette raison que le taux d'azote croît moins que lors de la première application, la quantité absorbée se trouvant répartie dans un plant plus grand, avec des feuilles en formation plus grandes. A la rapidité de croissance plus élevée doit correspondre une réaction de croissance plus prompte.

Dans les formules telles que

$$L(t) = \int F \Phi \Psi \lambda(t) dt$$

nous ne pouvons plus considérer le terme Φ comme constant, car la reprise brutale de végétation signifie une augmentation rapide de certains au moins des termes $\varphi(T)$. Le sommet de la courbe en cloche se trouve de ce fait déporté vers la droite, et le maximum d'effet sur les feuilles « D » est avancé d'autant.

Dans le cas d'une modification des courants nutritifs, ce serait le terme Ψ qui ne serait pas constant.

La première explication, qui infirmerait en partie notre hypothèse fondamentale, est donc inutile ; nous aurons cependant l'occasion de revenir sur ces particularités de l'absorption.

L'équilibre d'azote de l'ananas.

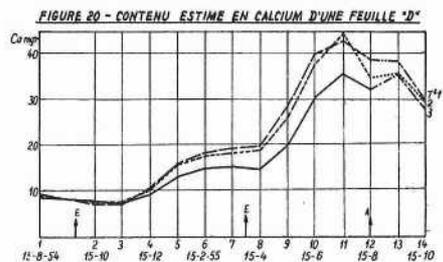
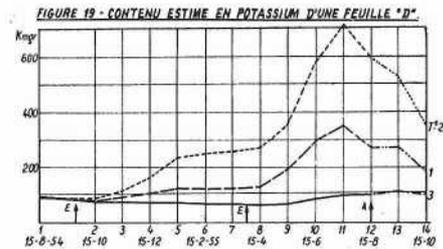
Quel est le principal responsable de ces actions sur la croissance ? L'examen des courbes montre que c'est indiscutablement l'azote, ainsi que les divers essais de l'I. F. A. C. l'avaient déjà mis en évidence ; le potassium agit également, mais dans une moindre mesure.

Pendant la réaction de croissance, nous voyons en effet le taux d'azote dans les feuilles « D » tendre à redescendre rapidement jusqu'à son niveau initial (fig. 8 b), alors que le taux de potassium redescend moins vite et reste large-

ment excédentaire (fig. 10 b). Et cette loi ne s'applique pas seulement aux effets de l'engrais : chez le témoin, chaque fois que le taux d'azote augmente (sous l'effet du climat saisonnier), on peut constater que la partie ascendante de la courbe dure seulement trois mois (fig. 8 a) ; une redescente s'amorce alors, en même temps que la réaction de croissance se manifeste (fig. 2 à 7).

Nous énonçons donc la loi suivante : lorsque la teneur en azote des feuilles « D » s'élève au-dessus d'une certaine valeur (environ 1,0 %), l'ananas réagit par une augmentation de croissance foliaire, qui se manifeste avec un décalage de trois mois et tend à ramener le taux d'azote des nouvelles feuilles « D » au voisinage de cette valeur. Il est probable que l'inverse a lieu lorsque la teneur en azote descend au-dessous de 1,0 % mais nous ne pouvons pas l'affirmer.

De tels mécanismes de régulation ont déjà été signalés chez d'autres plantes, en particulier chez le blé où existe l'« équilibre de tallage » (1) : il régularise son taux d'azote, au moment du tallage, en formant un nombre de brins plus ou moins grand ; une régulation analogue existe éga-



lement dans les étapes ultérieures du développement du blé (cf. travaux de Y. COÏC). Plus généralement, cette loi est valable dans une certaine mesure pour toutes les plantes, du moins tant que l'azote est le principal facteur limitant ; pour cette raison, on tend actuellement à prendre en considération la synthèse de manière vivante parallèlement à la teneur en azote dans le diagnostic foliaire : c'est ainsi que les chercheurs de l'I. R. H. O. utilisent depuis peu, pour l'arachide, l'« indice total en azote » ou quantité d'azote présente dans 50 feuilles (8).

3. Absorption des éléments minéraux et nature des antagonismes.

A la lumière de ces constatations, nous pouvons maintenant revenir sur l'évolution des cinq éléments majeurs.

a) Phosphore.

Nous avons observé plus haut deux comportements différents pour le phosphore de l'engrais : lors de la première application sa teneur dans les feuilles « D » diminue, lors de la seconde application elle augmente. Ce peut être dû aussi bien à un changement du métabolisme interne du plant qu'à une absorption entravée la première fois et non la seconde.

Si nous admettons, comme nous l'avons indiqué ci-dessus, une absorption de l'engrais essentiellement racinaire lors de la première application, essentiellement foliaire lors de la seconde, il est probable que la nature des antagonismes ne soit pas la même dans les deux cas. L'absorption par la base des feuilles revêt a priori un caractère passif, imbibition des tissus par l'eau de pluie ou de rosée qui a dissous l'engrais. Au contraire, l'absorption par les racines fait intervenir beaucoup plus l'activité propre de la plante ; par suite, il y a à la fois *compétition* entre les éléments, et *sélection* par la racine. On conçoit donc que le sulfate d'ammoniac ou le sulfate de potasse, ou les deux, entravent la pénétration du phosphore par absorption racinaire et n'entravent pas sa pénétration par absorption foliaire.

Mais revoyons ce qui se passe exactement au niveau des feuilles « D » ; nous combinerons pour cela la teneur en phosphore et le poids sec estimé (v. fig. 18). En réalité, même après la première application d'engrais, la quantité totale de phosphore contenue dans une feuille « D » augmente, du moins si l'on observe les effets de l'engrais sur une période de six mois (nous ne pouvons dire si la légère baisse observée en novembre existe réellement) ; au niveau des feuilles « D », il n'y a donc pas d'antagonisme véritable vis-à-vis du phosphore, mais un simple *effet de dilution*. Cela n'exclut pas la possibilité d'un véritable antagonisme au niveau des racines : pour assurer le débit accru du phosphore exigé par l'accroissement foliaire, la plante pourrait avoir puisé dans les réserves de ses autres organes.

b) Azote.

Avec la dose triple de potasse, nous avons également observé une diminution de teneur en azote par rapport au traitement engrais-type, lors de la deuxième application. D'après les courbes de contenu en azote, cette chute n'est imputable qu'à l'*effet de dilution* : l'accroissement du volume foliaire sous l'effet de la potasse est beaucoup plus sensible lors de cette seconde application. A l'inverse, lors de la première application, la triple dose de potasse, sans accroître la teneur des feuilles « D » en azote, a augmenté la quantité réelle d'azote absorbée par ces feuilles.

c) Potassium.

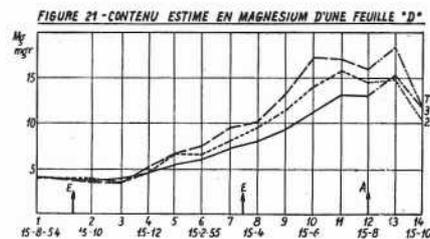
La différence entre absorption foliaire et absorption racinaire expliquerait assez bien pourquoi le taux de potas-

sium augmente beaucoup plus fortement lors de la seconde application d'engrais : dans le sol, la potasse subit une fixation partielle qui en diminue l'efficacité, et pour pénétrer dans la racine elle subit la concurrence de la chaux et de la magnésie. Cela n'exclut pas que l'âge de la plante puisse exercer par ailleurs une action favorable sur l'absorption ou l'assimilation du potassium.

d) Calcium et magnésium.

Pour ces deux éléments, nous constatons uniquement les effets de la fumure N-P-K sur leur absorption naturelle à partir du sol, puisqu'ils n'interviennent pas dans les différents traitements.

Examinons d'abord, dans leur ensemble, les effets de



l'engrais-type sur le contenu en calcium et magnésium d'une feuille « D » : sur les figures 20 et 21, les courbes du traitement 1 ne s'écartent de celles du traitement 3 que pour passer au-dessus ; la diminution des teneurs s'explique donc uniquement par un *effet de dilution*, commandé par la réaction de croissance (avec la même réserve que pour le phosphore en ce qui concerne les effets à d'autres niveaux que celui des feuilles « D »). Au niveau des feuilles « D » il n'y a pas de véritable antagonisme vis-à-vis du calcium et du magnésium. Au contraire, selon toute probabilité, l'absorption de l'engrais a accru l'entrée dans la plante du calcium et du magnésium du sol : soit par une action positive sur le volume racinaire, soit par un accroissement de son efficacité. Il se pourrait d'ailleurs que cet effet positif traduise la prédominance d'une action positive de l'azote sur une action négative du potassium.

Mais si nous comparons maintenant l'effet de la dose triple de potasse à celui de l'engrais-type, un *antagonisme véritable* apparaît, au niveau des feuilles « D » : les courbes de contenu en calcium et magnésium, sans toutefois rejoindre celles du témoin, se situent en dessous de celles du traitement 1. Il ne fait aucun doute que l'augmentation de teneur en potassium des diverses parties de la plante sous l'effet de cette très forte dose de potasse a freiné l'entrée globale du calcium et du magnésium au niveau des racines, même si cette augmentation de teneur avait pour origine une pénétration du potassium par la voie foliaire.

L'alignement des points sur la figure 15 n'en est que plus intéressant à observer ; s'il est normal qu'un simple effet de dilution diminue dans les mêmes proportions les concentrations de Ca et Mg, il est beaucoup plus inattendu

qu'un antagonisme vrai agisse de même. Nous sommes donc porté à admettre que les différences de comportement propre de ces deux éléments ont pour origine soit les différences d'activité de leurs ions dans le sol (l'activité

des ions calcium serait alors très fortement influencée par les conditions saisonnières), soit l'existence d'une forte corrélation entre l'absorption de l'azote du sol et celle du calcium.

V. PERSPECTIVES OFFERTES AU DIAGNOSTIC FOLIAIRE DE L'ANANAS

Le stade « D » est le seul stade foliaire qui comporte à la fois une définition précise et un critère pratique, d'emploi facile et valable pendant toute la vie végétative de l'ananas. Nous n'avons donc guère d'autre choix possible pour appliquer la technique du diagnostic foliaire à cette plante ; reste à déterminer le parti qu'on peut en tirer.

1. La feuille « D » comme indicateur de la nutrition minérale.

Une étude commencée en 1955, consistant en l'analyse, à divers âges, de toutes les parties du plant préalablement pesées, a pour but d'établir le bilan général des éléments minéraux chez l'ananas ; il précisera donc les relations existant entre la feuille « D » et le reste du plant. Dès maintenant, nous pouvons constater l'existence d'un *lien logique et cohérent* entre l'ensemble des caractères de ces feuilles d'une part, l'ensemble des faits connus ou probables d'autre part. L'étendue de ce lien déterminera le champ d'application du diagnostic foliaire de l'ananas, et son degré de rigidité en déterminera le degré de rigueur ; nous sommes conduit à considérer :

= la *sensibilité* de la feuille « D », exprimant sa faculté de traduire les diverses variations de l'état physiologique de l'ananas ;

= sa *fidélité*, consistant pour un plant d'un âge donné, en une traduction identique par la feuille « D » d'une même modification physiologique de l'ananas ;

= la *constance* de cette fidélité aux divers âges du plant ; cette qualité suppose déjà réalisées les deux précédentes et exprime la portée pratique de notre hypothèse fondamentale de travail.

Nous allons rechercher la manifestation de ces trois qualités, qui ne sont autres que celles d'un instrument de mesure en physique (la troisième signifiant que cet instrument, tel qu'un tableau de contrôle avec ses divers cadrans, reste toujours connecté de la même façon), dans les aspects principaux de l'alimentation minérale et de l'emploi des engrais.

a) Cinétique de l'alimentation minérale.

1) *Alimentation naturelle* (à partir du sol). — Les courbes relatives au témoin, nous l'avons vu, laissent entrevoir la superposition de deux actions, l'une progressive, l'autre oscillante. L'explication est si évidente que nous

l'avons indiquée dès l'exposé des résultats bruts : autour d'une ligne générale régulière, dessinée par l'âge du plant en fonction des « facteurs fixes », les facteurs climatiques provoquent des fluctuations. (Les opérations culturales ont consisté à lutter régulièrement contre les parasites et adventices, et interviennent donc comme des facteurs fixes.) En effet, même si la fidélité de la feuille « D » varie au cours du temps, il n'y a aucune raison pour que cette variation ne soit pas elle-même progressive, et ne se contente pas de modifier l'allure générale des courbes. On part d'un premier équilibre nutritif, celui de la feuille « D » du rejet, pour aboutir à un deuxième équilibre, celui de la feuille « D » du plant prêt à fructifier.

Dans cette évolution avec l'âge de la plante peuvent aussi bien se manifester la physiologie de l'ananas lui-même que l'appauvrissement du sol en un ou plusieurs éléments. Par exemple, nous ne pouvons dire si le sol s'est relativement plus appauvri en potassium qu'en calcium et magnésium, ou si c'est la plante qui, en vieillissant, a absorbé relativement moins de potassium et plus des deux autres cations ; ou encore, si elle a seulement modifié la distribution de ces trois éléments dans les courants dirigés vers les feuilles en voie de croissance. A la lumière de ce que l'on sait des lois générales de la nutrition minérale, et en comparant le témoin avec les deux traitements engrais, les deux premières explications, d'ailleurs nullement exclusives, apparaissent les plus vraisemblables ; et justement la troisième serait la seule à s'opposer à notre hypothèse de travail.

De même pour les variations saisonnières de l'azote. Il est probable que les conditions climatiques extrêmes (grande sécheresse, saturation en eau) ralentissent la nitrification et, par suite, l'absorption d'azote par l'ananas ; il est possible, aussi bien, que le manque ou l'excès d'eau, en perturbant les fonctions physiologiques de la plante, entravent cette absorption. On pourrait encore supposer que l'azote, absorbé en égale quantité, ne puisse plus parvenir au niveau des feuilles en voie de croissance ; même dans ce cas, la suite nous permet de penser que cet azote non assimilé par les feuilles « D » serait définitivement bloqué et inutilisable pour la croissance ; les feuilles « D » semblent donc bien toujours traduire les « possibilités » réelles de la plante quant à l'azote.

2) *Époques d'application des engrais*. — Les dates d'épandage choisies dans cet essai étaient, d'après l'expérience des années précédentes, les plus favorables en vertu

des conditions climatiques de la campagne 1954-55. Dans les feuilles « D », on constate que les augmentations d'alimentation minérale ou de croissance dues aux engrais coïncident avec les augmentations provoquées par le climat saisonnier. Les feuilles « D » reflètent donc les données de l'expérience, d'après lesquelles c'est à ces moments que l'ananas est le plus apte à assimiler.

b) Dynamique de l'absorption des engrais.

1) *Coefficients d'efficacité.* — Peut-on espérer établir une proportionnalité entre les résultats d'analyse des feuilles « D » et les doses d'éléments à apporter ? Le potassium est ici le seul élément à figurer à deux niveaux dans les traitements, mais nous constatons, lors des deux épandages, une élévation du taux de potassium 2,4 fois plus élevée avec la dose triple qu'avec la dose simple. On peut donc présumer que la relation inverse soit vraie, et espérer, compte tenu des observations sur le poids sec, définir les besoins en potasse d'après le taux de potassium dans les feuilles « D ».

Pour l'azote, la loi d'équilibre que nous avons mise en évidence aboutit à la même constatation.

Nous nous garderons bien sûr de généraliser hâtivement ces résultats issus de données si fragmentaires, retenant seulement la simplification et le développement considérables que leur vérification pourra apporter à l'application pratique du diagnostic foliaire.

2) *Équilibre nutritif.* — Rappelons d'abord, avec M. FERRAND, qu'« il faut abandonner l'idée génératrice d'erreur de l'existence d'une fumure équilibrée N-P-K ou autre pouvant s'appliquer a priori à une espèce cultivée » (3). Que les quantités de N, P₂O₅ et K₂O présentes dans un engrais soient ou non du même ordre de grandeur, cela n'a aucune importance, car un engrais n'est pas une fin en lui-même : c'est un supplément ou complément de nourriture, destiné à amener une plante donnée dans des conditions de milieu données à son optimum d'alimentation minérale. Cet optimum doit être vu « de l'intérieur de la plante » et consiste alors en une concentration optimale de chaque élément assortie de proportions convenables entre les divers éléments. Nous entendons par « équilibre nutritif » d'une plante à un moment donné, l'ensemble des proportions actuellement existantes entre les concentrations des divers éléments minéraux dans la plante, que cet équilibre soit favorable « équilibré » ou non.

Dans le présent essai, nous avons indiqué que la formule 1 manquait un peu d'azote et beaucoup de potasse ; elle est équilibrée en ce seul sens que, par rapport au témoin, elle augmente surtout la récolte en quantité et n'apporte pas de grands changements qualitatifs. La formule 2 était par contre beaucoup trop forte en potasse et provoquait donc un grave déséquilibre, en sens inverse du précédent. Que voyons-nous dans les feuilles « D » ? Le rapport K/N ne s'écarte guère de celui du témoin pour le traitement 1, alors que pour le traitement 2 il ne cesse de monter ; le rapport K/Ca + Mg, de 75/25 au départ,

aboutit au moment du traitement acétylène à 68/32 pour le traitement 1, 84/16 pour le traitement 2 et 50/50 pour le traitement 3. Tout ceci traduit assez bien les différents équilibres ou déséquilibres ; l'engrais dit « équilibré » maintient approximativement le statu quo par rapport au point de départ ; et il y a tout lieu de penser qu'avec une formule amenant les ananas à leur véritable équilibre nous aurions obtenu pour ces rapports K/N et K/Ca + Mg des valeurs caractéristiques de l'optimum de nutrition.

Nous passons volontairement ici sous silence les équilibres vis-à-vis du phosphore ; le rôle de cet élément ressort très mal de cette étude, il est probable que nous nous trouvons dans la zone au-dessus des besoins phosphorés de l'ananas.

c) Les feuilles « D » successives dans la recherche de l'optimum nutritif.

La *sensibilité* de la feuille « D » apparaît donc très grande. Sa *fidélité* à un moment donné se montre également excellente dans toutes ces manifestations, autant qu'on puisse en juger d'après les résultats de cet essai et leur analyse statistique (nous nous excusons encore une fois de ne pas reproduire les tableaux d'analyse de la variance et des coefficients de variation). La *constance* de cette fidélité dans le temps ne peut être établie par cet essai ; toutefois, les faits observés tendraient en général à étayer notre hypothèse fondamentale, ils ne lui sont en tout cas jamais opposés.

Il se pourrait cependant qu'elle s'avère inexacte par la suite. L'ananas pourrait par exemple, à certaines époques, mettre en réserve une plus grande partie de ses « possibilités » pour les utiliser lors de la fructification, au lieu de les employer toujours dans les mêmes proportions à la fabrication de feuilles nouvelles ; c'est peut-être ce qui se passe à l'approche de la floraison naturelle, lorsque les différentes caractéristiques morphologiques des feuilles « D » atteignent les valeurs-plafonds signalées par C. PY (elles ne semblent pas avoir été atteintes dans cet essai-ci). Dans ce cas, il ne serait plus correct de comparer l'un à l'autre les points successifs d'une même courbe ; la sensibilité et la fidélité de la feuille « D » nous permettraient cependant toujours de comparer entre eux, à une même date, des plants ayant subi des traitements différents, et par suite de définir, pour chacune des feuilles « D » à prélever à un certain stade de la vie de l'ananas, un ensemble de valeurs correspondant à l'optimum de nutrition. C'est dans une optique semblable que nous avons continué à opérer des prélèvements après le traitement acétylène.

Mais si, comme il y a tout lieu d'en présumer, la fidélité de la feuille « D » reste constante au cours de la vie végétative de l'ananas, le champ ouvert au diagnostic foliaire de l'ananas sera beaucoup plus vaste, car l'évaluation de l'état d'alimentation, la détermination de la fumure et les prévisions sur la quantité et la qualité de la récolte, au lieu de relever exclusivement de l'empirisme, disposeront de bases quasi mathématiques.

Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, les composantes

essentielles de l'optimum de nutrition de l'ananas vu à travers les feuilles « D » semblent être :

1) *La quantité totale d'azote* présente dans les feuilles franchissant le stade « D » dans un intervalle de temps fixe, par exemple un mois : produit de la teneur en azote par le poids sec d'une feuille « D » et par le nombre de feuilles « D » émises en un mois. (On peut avoir facilement une estimation de ce dernier nombre en comptant périodiquement les feuilles plus jeunes que la feuille « D » et visibles au cœur de la rosette : ce sont les feuilles qui passeront par le stade « D » dans les 3 mois 3/4 à venir.)

2) *Les équilibres* des teneurs des autres éléments, par rapport à la teneur en azote d'abord, puis entre elles.

La quantité totale d'azote permettra surtout les prévisions sur la récolte en quantité, les équilibres permettront surtout les prévisions sur la qualité de la récolte.

2. Problèmes pratiques du diagnostic foliaire.

a) Mode d'échantillonnage.

On sait que les Hawaïens (cf. NIGHTINGALE (7), etc.) utilisent pour le diagnostic foliaire de l'ananas le tiers médian longitudinal de la partie basale, non chlorophyllienne, des feuilles « D ». La définition qu'ils donnent des feuilles « D » est d'ailleurs beaucoup moins précise, il s'agit d'une catégorie de six à douze feuilles, dites « actives », dont la feuille « D » définie par A. SILVY (12) et C. PY serait la plus jeune ; leur définition n'est plus la même après la fructification du plant ; mais ils conservent la dénomination « D » (11).

Il n'y a pas lieu d'opposer cette technique d'échantillonnage avec celle que nous avons utilisée ici. D'une part, nous n'avons encore aucun résultat permettant de les comparer (sensibilité, fidélité, constance, variabilité d'un plant à un autre et, sur un même plant, d'une feuille à une autre). D'autre part, elles sont liées l'une à l'autre et pourraient bien se compléter ; la méthode hawaïenne consiste, en somme, à effectuer un échantillonnage secondaire par rapport à la feuille « D », semblable à l'échantillonnage primaire que constitue la feuille « D » par rapport à l'ensemble de l'ananas.

Mais l'étude qui précède permet déjà de conclure à la validité de l'échantillonnage par feuilles « D » entières, et laisse augurer d'une représentativité excellente ; les possibilités que semble offrir la combinaison de l'analyse chimique avec quelques observations biométriques très simples lui donneraient un champ d'application beaucoup plus étendu dans le domaine des prévisions quantitatives et qualitatives de récolte et dans celui du calcul des formules d'engrais.

b) Époques d'échantillonnage.

Pour la pratique du diagnostic foliaire de l'ananas, contrairement à celui du bananier, il ne nous apparaît pas nécessaire de faire intervenir la notion d'allométrie qui

permet de mettre en évidence les étapes du développement végétatif (cf. J. DUMAS (2)) ; les deux cultures ne se conduisent et ne se comportent en effet pas du tout de la même façon. Cultivé en carrés homogènes où les pieds se développent et, grâce au traitement de floraison, fleurissent tous en même temps, l'ananas apparaît beaucoup plus sensible aux conditions extérieures (engrais et climat) qu'à ses propres sous-phases de développement ; nous devons donc, pour chaque parcelle à étudier, effectuer des prélèvements de feuilles « D » au hasard sur l'ensemble de la parcelle, à certaines dates fixées d'après les conditions agronomiques et climatiques.

Nous distinguerons grossièrement deux cas :

1) *Travaux de recherche* : utilisation du diagnostic foliaire pour suivre pas à pas l'alimentation minérale de l'ananas en fonction de certains facteurs. L'idéal dans ce cas serait d'effectuer des prélèvements fréquents et régulièrement espacés, deux fois par mois par exemple, de façon à tracer toutes les courbes point par point ; mais si l'on veut limiter le nombre des échantillons à analyser, pour permettre par exemple à un même laboratoire de suivre un plus grand nombre d'essais, on pourra se contenter des dates correspondant aux maxima et minima des courbes. Ce ne serait pas facile pour l'étude des teneurs des feuilles « D », car les courbes ont des variations brutales, et les divers maxima et minima des unes ne coïncident pas avec ceux des autres ; mais en utilisant les combinaisons poids secs-teneurs en azote, les variations sont douces et les dates concordent beaucoup mieux. Dans les conditions de l'essai V-54, les époques d'échantillonnage seraient :

— deux à trois mois après plantation (fin de la période de reprise),

— février-mars (début de la grande sécheresse),

— 1^{er} avril (reprise végétative à la suite des premières pluies),

— 15 juillet (l'atmosphère devient saturée d'humidité),

— traitement acétylène.

2) *Comme guide pratique de fertilisation*, le diagnostic foliaire de l'ananas doit tenir compte du fait que les dates d'épandage des engrais sont imposées chaque année par les conditions climatiques (en culture non irriguée du moins). L'utilisation de la combinaison poids sec-teneur en azote-nombre de feuilles nous permettra sans doute d'ici quelques années (lorsqu'un nombre suffisant de chiffres aura été réuni) d'utiliser le schéma suivant :

— détermination de la dose et de la composition de l'engrais pour la première application, au moyen d'une analyse faite à ce moment-là (on tiendra compte également de l'analyse du sol, mais surtout pour les apports d'amendement et fumure de fond avant plantation),

— contrôle facultatif de l'absorption de cet engrais, au moment de l'installation de la grande sécheresse,

— détermination de la dose et de la composition de l'engrais pour la seconde application, en fonction d'une part d'une analyse effectuée à ce moment (rendant compte de l'état d'alimentation de la plante consécutivement à la

première application et à l'effet de la saison sèche), d'autre part de la date et de la destination choisies pour la récolte (le poids moyen et les critères qualitatifs à rechercher n'étant pas tout à fait les mêmes pour la conserverie, l'exportation en frais, la vente locale, etc.),

— contrôle facultatif au moment de la saturation en eau (15 juillet),

— dernier contrôle au moment du traitement de floraison, pour avoir les ultimes prévisions sur la récolte ; il n'a d'ailleurs pas été prouvé catégoriquement qu'il soit alors trop tard pour apporter, par exemple, un supplément de potasse.

On remarquera que ces dates sont pratiquement les mêmes que dans le cas précédent.

CONCLUSION

Bien que limité dans son objet à la comparaison de trois traitements engrais simples (engrais-type, dose de potasse triplée, pas d'engrais), l'essai V-54 a fourni d'abondantes indications tant théoriques que pratiques, permettant une orientation décisive de la suite de nos travaux sur l'alimentation minérale de l'ananas.

Sur le plan théorique, il a mis en évidence un mécanisme physiologique essentiel pour cette plante : la régulation assez étroite du taux d'azote dans le tissu foliaire adulte, au moyen d'une augmentation proportionnée du taux de croissance des jeunes feuilles ; cet *équilibre d'azote* expliquerait l'action déterminante de la fertilisation azotée sur le poids du fruit. Un mécanisme semblable ne fonctionne que très partiellement en ce qui concerne le taux de potassium ; la surconcentration persistante de cet élément dans les tissus, imparfaitement compensée par une diminution du calcium et du magnésium, expliquerait l'action exercée principalement sur les caractères qualitatifs du fruit par la fertilisation potassique, en tout premier lieu sur l'acidité : c'est en réaction à l'alcalinisation que l'ananas fabriquerait les ions acides organiques que l'on retrouvera dans le fruit.

Cette étude a également permis d'entrevoir les principaux antagonismes entre éléments (potassium sur azote, azote ou potassium sur phosphore, potassium sur calcium et magnésium) et leur nature véritable (effet de dilution ou antagonisme vrai), ainsi que les variations des teneurs de ces éléments en fonction de l'âge de l'ananas et du climat saisonnier.

Sur le plan des applications, il a montré l'intérêt immédiat et les possibilités escomptables d'un diagnostic foliaire de l'ananas utilisant la combinaison de l'analyse de feuilles « D » entières avec certaines observations morphologiques, notamment le *poids* et le *rythme de sortie* des feuilles « D ». Cet indicateur traduit fidèlement toutes les actions déterminantes subies par la plante, et les qualités quasi-mathématiques qu'il semble posséder permettent d'en augurer une grande précision dans les domaines de la fixation de la fumure à employer et des prévisions qualitatives et quantitatives de récolte.

Le fait que cette étude ait été réalisée dans les conditions pédo-climatiques particulières à la moyenne Guinée limite à ce cadre local quelques-unes de ses conclusions strictement pratiques ; mais par contre l'incidence des deux saisons guinéennes sur le déroulement de cet essai a permis des observations conduisant à des interprétations de portée beaucoup plus générale, qu'un climat plus favorable n'aurait sans doute pas aussi bien mis en évidence.

Enfin, sur un tout autre plan, cet essai confirme l'intérêt des études très limitées dans leur objet mais conduites avec un matériel *très homogène*, un ensemble complet d'observations, et la collaboration des chercheurs des diverses branches.

Foulaya, novembre-décembre 1958.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) CARLES (J.), SOUBIES (L.) et GADET (R.). — L'équilibre de talage du blé. *C. R. Ac. Sc.*, **237** (25), 1748 (1953).
- (2) DUMAS (J.). — Contribution à l'étude du développement du Bananier nain. *Fruits*, **10** (8), 301 (1955).
- (3) FERRAND (M.). — Fumure équilibrée et alimentation équilibrée des cultures. *Oléagineux*, **11** (7), 437 (1956).
- (4) FLEURY (P.) et LECLERC (M.). — La méthode nitro-vanado-molybdique de Misson pour le dosage colorimétrique du phosphore. *Bull. Soc. Chi. Biol.*, **25** (4-6), 201 (1943).
- (5) KRAUSS (B. H.). — Anatomy of the vegetative organs of the pineapple. *Bot. Gaz.*, **110** (2), 159 et (3), 333 (1948).
- (6) MARTIN PREVEL (P.). — Dosage de K, Ca et Na par photo-

métrie de flamme dans le matériel végétal. *Fruits*, 12 (2), 59 (1957).

- (7) NIGHTINGALE (G. T.). — Nitrate an carbohydrates reserves in relation to nitrogen nutrition of pineapple. *Bot. Gaz.*, 103 (3), 409 (1942).
- (8) PRÉVOT (P.) et OLLAGNIER (M.). — Méthode d'utilisation du diagnostic foliaire. In : Analyse des plantes et problèmes des fumures minérales, p. 177. (*I. R. H. O.*, Paris, 1957.)

- (9) PY (C.). — Étude sur la croissance de l'ananas en Guinée. *Fruits*, 13 (1), 3 (1959).
- (10) SIDERIS (C. P.) et KRAUSS (B. H.). — The growth of pineapple plants in complete water cultures with either ammonia or nitrate salts. *Growth*, sept. 1937 (19), 204.
- (11) SIDERIS (C. P.), KRAUSS (B. H.) et YOUNG (H. Y.). — Assimilation of ammonium and nitrate nitrogen by pineapple plants. *Plant physiol.*, 13 (3), 489 (1938).
- (12) SILVY (A.). — Travaux cités par C. Py, v. référence (9).

PLANTEURS,
l'emploi judicieux
de l'amendement CALCO-MAGNÉSIE

DOLOSAL

— Active l'action des engrais
— Augmente vos rendements

Produits des SALINS DU CAP VERT
— 39, allées de Chartres, BORDEAUX —

**CONTRE LA MOISSISSURE
DES AGRUMES**

SUPER-PENTABOR N

— SANS DANGER —

S. A. BORAX FRANÇAIS
64, rue des Mathurins, PARIS 8^e
ET DROGUERIES D'AFRIQUE DU NORD

**LES
PRODUCTEURS FRANÇAIS**

fabriquent tous les

ENGRAIS AZOTÉS

pour l'ANANAS



**SYNDICAT PROFESSIONNEL
DE L'INDUSTRIE DES ENGRAIS AZOTÉS**

58. Av. Kléber PARIS 16^e Tél. KLE 78-72

**ANTIPARASITAIRES
"QUINO"**

HCH - LINDANE - 2,4 D - MCPA - 2,4,5 T
HEPTACHLORE - QUINOLATE - BRACONOX

INSECTES - MALADIES - MAUVAISES HERBES

**PLANTATIONS - ÉLEVAGE
BOIS et GRUMES - HYGIÈNE**

DISTRIBUTEURS EXCLUSIFS :

- S.C.O.A. (Service technique) DAKAR, BAMAKO, CONAKRY, ABIDJAN, COTONOU, LOMÉ, DOUALA, FORT LAMY
- C.C.S.O. (Service techn.) BRAZZAVILLE, BANGUI, POINTE NOIRE
- C.C.D.G. (Service technique) LIBREVILLE, PORT GENTIL
- ASSELIN & Cie - FORT-DE-FRANCE
- HUYGHUES-DESPOINTES - POINTE-A-PITRE
- FRAISE & Cie - TANANARIVE

LA QUINOLÉINE
43, Rue de Liège, PARIS (8^e) - EUR. 50-80

