

Etude de la résistance à la diffusion gazeuse au niveau de l'épiderme foliaire du bananier (*Musa acuminata* Colla cv. *sinensis*) et de l'ananas (*Ananas comosus* (L.) Merr) en conditions naturelles

par B. AUBERT

Institut français de Recherches fruitières Outre-Mer

ETUDE DE LA RESISTANCE A LA DIFFUSION GAZEUSE
AU NIVEAU DE L'EPIDERME FOLIAIRE DU BANANIER
(MUSA ACUMINATA COLLA CV. SINENSIS) ET DE
L'ANANAS (ANANAS COMOSUS (L.) MERR) EN
CONDITIONS NATURELLES

B. AUBERT (IFAC)

Fruits, Jul.-aug. 1970, vol. 25, n° 7-8, p.495-507

RESUME - Des mesures de résistance à la diffusion gazeuse sur feuilles de bananier et d'ananas ont été réalisées en conditions naturelles au Cameroun en milieu et fin de saison sèche.

Trois méthodes différentes étaient mises en comparaison afin de définir un protocole d'expérimentation adapté aux conditions du climat tropical.

Ces études ont permis de mettre en évidence l'influence des facteurs hydriques sur la régulation stomatique du bananier. La "fermeture hydroactive" des stomates intervient lorsque le déficit de saturation est voisin de 10 p. cent. En conditions fortement humides, la pression de turgescence des cellules épidermiques peut gêner le fonctionnement normal des cellules de garde et conduire à une "fermeture hydropassive".

Sur ananas, l'ouverture nocturne des stomates a été confirmée. La présence ou l'absence d'un mulch en plastique noir intervient sur les rythmes de fermeture et d'ouverture.

Lors d'un précédent article paru dans cette même revue (*FRUITS*, vol. 24, n° 4, 1969) quelques éléments théoriques concernant la notion de résistance à la diffusion gazeuse suivis d'application à quatre plantes fruitières tropicales ou subtropicales avaient été présentés. Les recherches se sont poursuivies sur le terrain à l'aide d'un matériel portatif, ce qui a permis d'étudier en conditions normales de culture, certains aspects de la régulation stomatique du bananier et de l'ananas.

INTRODUCTION

La notion de résistance à la diffusion de matière ou d'énergie dans le complexe sol-plante-atmosphère permet de définir avec assez d'exactitude la réaction de la plante à son environnement. Ce concept, introduit pour la première fois en physiologie végétale par BROWN et ESCOMBE (1900), et repris plus récemment par PENMAN et SCHOFIELD (1951), puis GAASTRA (1959), connaît constamment de nouvelles applications, à tel point qu'il éclaire

d'une façon inattendue les phénomènes d'échange qui se déroulent dans le végétal, que ce soit à l'échelle de la cellule, de la feuille ou de la plante entière.

L'étude qui suit traite de la résistance à la diffusion gazeuse au niveau de l'épiderme foliaire de *Musa* et d'*Ananas* in situ. Le but de ce travail était de définir le comportement de ces plantes dans les conditions climatiques du Cameroun occidental.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les études sur bananier se sont déroulées au début et au milieu de la saison sèche, laquelle s'étend au Cameroun occidental sur trois mois complets (de fin novembre à fin février) et se caractérise par une absence quasi totale de précipitation. Les bananiers observés (*Musa acuminata* COLLA c.v. *sinensis* v.h. Giant Cavendish) faisaient partie d'une plantation de 7 mois d'âge, non irriguée et ayant débuté sa première floraison. Seules des plantes non encore fleuries étaient retenues.

Sur *Ananas comosus* (L.) MERR, les observations ont eu lieu en fin de saison sèche dans un essai comportant quatre traitements : deux variétés plantées soit sur film de polyéthylène, soit sur sol nu. Les travaux ont porté sur des plantes de G 32 - 33 âgées de 5 mois et demi.

L'étude de la résistance stomatique et cuticulaire sur feuille de bananier a été conduite simultanément selon trois méthodes :

- Etude du bilan énergétique de la feuille,
- Méthode écologique,
- Mesures au poromètre à diffusion de vapeur selon le principe décrit par WALLIHAN et VAN BAVEL (1965).

La comparaison de ces différentes techniques devait permettre de mettre au point un protocole d'expérimentation adapté au climat tropical et offrant le maximum de précision. Sur ananas, seul le poromètre reste utilisable en raison de la forte succulence des feuilles.

ÉTUDE DU BILAN ÉNERGÉTIQUE DE LA FEUILLE

Le principe de cette méthode consiste à com-

parer le bilan thermique de la feuille, à étudier avec celui d'une feuille dont la transpiration a été bloquée IMPENS (1966) et BERGER (1969). A cet effet, les deux faces de la feuille de bananier étaient enduites sur environ 20cm² d'un vernis à base d'acétate de cellulose séchant instantanément et formant une pellicule transparente et imperméable au-dessus de l'épiderme. Au bout d'une heure, il importe d'observer une zone fraîchement repeinte par suite de nécroses dues probablement au solvant acétonique qui entraîne un changement d'albedo. Les températures de surfaces de feuille (surface "sèche" ou surface "normale") étaient mesurées à l'aide de thermocouples en chromel-constantan de 8/100 de millimètre d'épaisseur, plantés dans la zone à étudier. Un psychromètre à aspiration type ASSMANN donnait les températures des thermomètres sec et mouillé au 2/10 de degré près. Il était alors possible de calculer la somme $r_a + r_f$ (*), c'est-à-dire la résistance à la diffusion de vapeur dans l'air r_a et au niveau de l'épiderme foliaire r_f (résultante de la résistance cuticulaire et stomatique des deux faces (**)).

(voir renvois page suivante).

«MÉTHODE ÉCOLOGIQUE»

Il suffit dans ce cas de découper une rondelle de feuille de surface connue dont on calcule la perte de poids dans un laps de temps de 10 à 15 minutes, par pesées sur une balance à torsion. Entre deux lectures, la rondelle doit être remplacée à l'endroit de son prélèvement et maintenue à l'aide de petites pinces (Photo 1). Un thermocouple placé au voisinage de cette ron-

(*) - La formule qui suit a été empruntée à BERGER - 1969. Elle est elle-même dérivée des travaux d'IMPENS - 1966.

$$r_a + r_f = \frac{E_f - e_a}{(4E\sigma T_0^3 + \frac{Q_{ev} \cdot \lambda}{E_p - e_a}) \Delta t} \cdot \frac{C_p \cdot \rho}{\lambda} \quad (1)$$

où : E_f = Pression de vapeur saturante à la température de la feuille (transpiration non bloquée) en mmHg.

E_p = Pression de vapeur saturante à la température d'une surface évaporante en mmHg.

e_a = Tension de vapeur dans l'air en mmHg.

Q_{ev} = Flux de chaleur latente (évaporation d'une rondelle de Piche) en cal. cm² mm-1.

$T_0 = \frac{T_1 + T_2}{2}$ T_1 = Température de la surface foliaire normale en °K

T_2 = Température de la surface foliaire "sèche" en °K

ε = émissivité de la feuille considérée ici égale à 1

σ = Constante de Boltzmann $8,132 \cdot 10^{-11}$ cal. cm-2 °K-4 mn-1

λ = Constante psychrométrique à 30° : 0,442 mmHg °K-1

Δt = $T_2 - T_1$

C_p = Chaleur spécifique de l'air : 0,24 cal g-1 °K-1

ρ = masse spécifique de l'air à 30° : 1,1492 10-3 g cm-3

$r_a + r_f$ sont exprimés en min cm-1

(**) - Toutes les valeurs de r_a et r_f dont il sera question plus loin ont été calculées pour la diffusion de vapeur d'eau.

La résistance à la diffusion du gaz carbonique r'_a et r'_f peut être obtenue en appliquant les coefficients suivants :

$$r'_a = 1,35 r_a$$

$$r'_f = 1,56 r_f$$

en admettant dans une première approximation que le gaz carbonique emprunte au niveau de l'épiderme les mêmes voies que la vapeur d'eau.

delle renseigne sur la température de la surface foliaire étudiée. Connaissant la tension de vapeur dans l'air et la pression de vapeur saturante au niveau de la feuille, il devient possible de calculer $r_a + r_f$ (*).

La valeur de r_a est calculée selon un procédé analogue, une rondelle de Piche verte remplaçant la rondelle de feuille (Photo 1). Il faut dans ce cas connaître la température de cette surface évaporante (**).

$$(*) - r_a + r_f = \frac{C_f - C_r}{\phi_m} \quad (11)$$

C_f = concentration de vapeur d'eau dans la feuille en mg cm-3

C_r = concentration de vapeur d'eau dans l'air en mg cm-3

ϕ_m = transpiration en mg cm-2 s-1

$r_a + r_f$ seront exprimés en s cm-1

$$(**) - r_a = \frac{C_p - C_r}{\phi'_m} \quad (111)$$

C_p = concentration de vapeur à la surface du papier buvard en mg cm-3

ϕ'_m = évaporation en mg cm-2 s-1

MESURES AU POROMÈTRE A DIFFUSION

Le poromètre utilisé pour ce travail a été fabriqué et étalonné à la Station centrale de Bioclimatologie de Versailles (INRA). Il présente quelques améliorations par rapport au modèle fabriqué par VAN BAVEL et al. La chambre de transpiration est en téflon, matériau imperméable et non poreux. Une thermistance située à l'intérieur de la chambre au centre de la cellule au Chlorure de lithium, permet de connaître exactement la température de cet élément sensible ce qui augmente la précision dans l'interprétation des résultats. L'appareil a été étalonné dans une gamme de températures comprises entre 24,5°C et 36,5°C. L'emploi de papier buvard trempé dans l'eau chaude au cours de l'étalonnage a permis de reproduire les écarts de température entre la feuille et l'air ambiant sur une échelle allant de -1 à +3°C. Etant donné la très forte humidité relative qui règne en climat tropical, l'usage du poromètre est cependant délicat par vent supérieur à 5 m. s-1. Par ailleurs, pour obtenir un dessèchement rapide de la sonde, il a été nécessaire d'aménager un réservoir de Silicagel supplémentaire.

Avant d'entreprendre les mesures, il importe de vérifier que la surface foliaire à étudier est parfaitement sèche. Cette condition n'est pas toujours réalisée dans le couvert végétal de la bananeraie au lever du jour. Le feuillage est souvent détrempé par suite d'une forte condensation nocturne (face supérieure des feuilles) et la rosée ne se dissipe complètement que vers 9-10 heures du matin, quelquefois même plus tard si le temps vient à se couvrir en début de matinée.

Sur le terrain, les trois méthodes décrites



Photo 1 - Vue d'ensemble de la feuille de bananier au moment des mesures de r_f

Au premier plan de gauche à droite :

- rondelle de feuille destinée à la mesure de la transpiration,
- rondelle de Piche humectée destinée à la mesure de l'évaporation,
- thermocouple placé entre deux rondelles de Piche collées et humectées pour la mesure de E_p (I) et C_p (III).

Au second plan de gauche à droite :

- thermocouple planté dans la feuille (mesure de E_f (I) et C_f (II))
- thermocouple planté dans une zone recouverte d'acétate de cellulose (mesure de T et Δt (I)).

En arrière plan : Sonde du poromètre.

Remarque : Les disques sont maintenus à l'aide de petites pinces dans le même plan que celui de la feuille, ceci afin d'éviter des erreurs de couche limite. Ce système est valable pour une ventilation inférieure ou égale à 3 m/s environ.

ci-dessus étaient utilisées en même temps, ce qui nécessitait la présence d'au moins deux manipulateurs. Les appareils de mesure étaient disposés à 1,50 m du sol sur des supports mobiles (Photo 2). Des empreintes de stomate étaient régulièrement prélevées (décollement d'un film d'acétate de cellulose) et répertoriées.

Des photos de ces empreintes prises au microscope à fort grossissement étaient confrontées aux mesures de résistance à la diffusion gazeuse obtenues dans le même temps. Lors des études sur bananier, des mesures de DPD (méthode SHARDAKOV) et de déficit de saturation (méthode CATSKY, 1965) informaient sur l'état d'hydratation des tissus examinés.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

BANANIER

a) **Précision des mesures :** sur la figure 1 sont regroupées quelques valeurs enregistrées au cours de plusieurs séries de mesures. Les résultats obtenus selon les trois méthodes sont convergents si l'écart de température entre la feuille et l'air ambiant ne s'élève pas au-dessus de 3,5°C. Lorsque les tissus foliaires sont exposés au rayonnement solaire direct et surchauffés (écart de 7 ou 8°C), les résultats fournis par le poromètre s'écartent notablement de ceux obtenus par la méthode écologique ou celle

du bilan thermique. Les écarts maxima de r_f relevés sur ces deux dernières méthodes s'élèvent à 1,0 s.cm⁻¹ pour des différences de température entre l'air et la feuille allant de -1°C à +2°C ; entre +2°C et +4°C, ils sont de 3,2 s.cm⁻¹ et au-delà de +4°C ils atteignent 6,1 s.cm⁻¹. Dans la même gamme de température les écarts maxima existant entre la moyenne des r_f des deux précédentes méthodes et le r_f du poromètre sont respectivement de 0,8 s.cm⁻¹ et 1,0 s.cm⁻¹ et 7,2 s.cm⁻¹. Il est donc impossible, avec les techniques mises en oeuvre ici, de connaître exactement la résistance à la diffusion gazeuse d'épidermes foliaires exposés au soleil. Si le temps est couvert, même légèrement, ou si la feuille étudiée est ombrée préalablement (durant 5 à 10 minutes) la précision peut être de l'ordre de 1 s.cm⁻¹ ce qui, pour des études sur le terrain, reste acceptable.

b) **Etude du couvert végétal de la bananeraie :** Les valeurs de r_f à différents niveaux du couvert végétal de la bananeraie au cours d'une journée type de milieu de saison sèche (fin décembre) ont été regroupées sur la figure 2. Le matin, vers 7 h 30 c'est-à-dire environ 1 heure après le lever du soleil, la valeur de r_f dans tous les étages de la végétation est comprise entre 7 et 9 s.cm⁻¹, ce qui correspond à une ouverture extrêmement réduite de l'ostiole, indiscernable par observation microscopique. Ce phénomène peut paraître étrange au premier abord puisque toutes les conditions sont théoriquement remplies pour favoriser une ouverture maximale des stomates. Différents auteurs ont cependant fait état de cette anomalie à plusieurs reprises (DARWIN, 1898, STÅLFELT, 1956, RASCHKE et KUHL, 1969). Elle a été désignée sous le terme de "fermeture hydropassive" (STÅLFELT, 1929 et LEMEE, 1956) et s'explique par la forte poussée mécanique qui

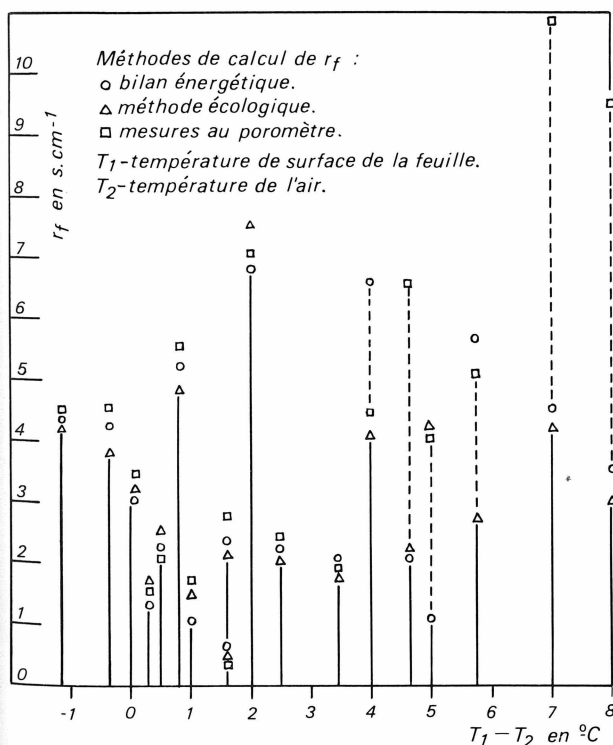


FIGURE 1 — INFLUENCE DES ECARTS DE TEMPERATURES ENTRE LA FEUILLE ET L'AIR AMBIANT SUR LES VALEURS DE r_f OBTENUES SELON TROIS METHODES.

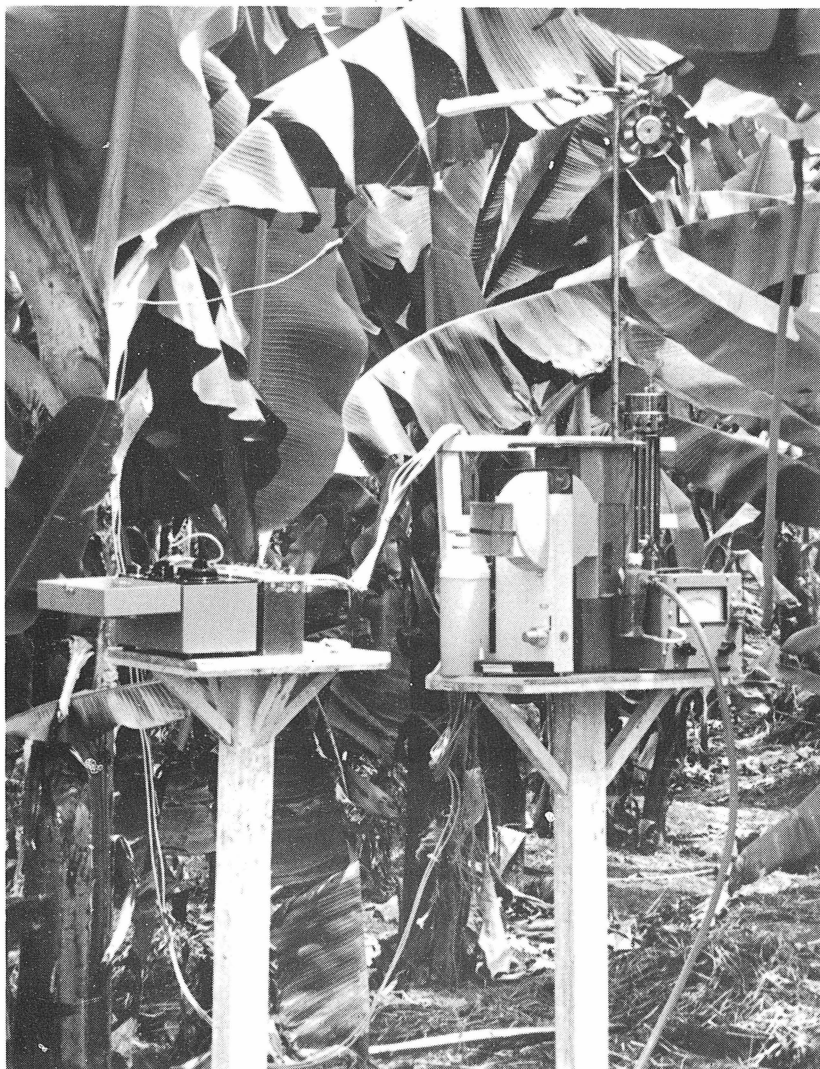


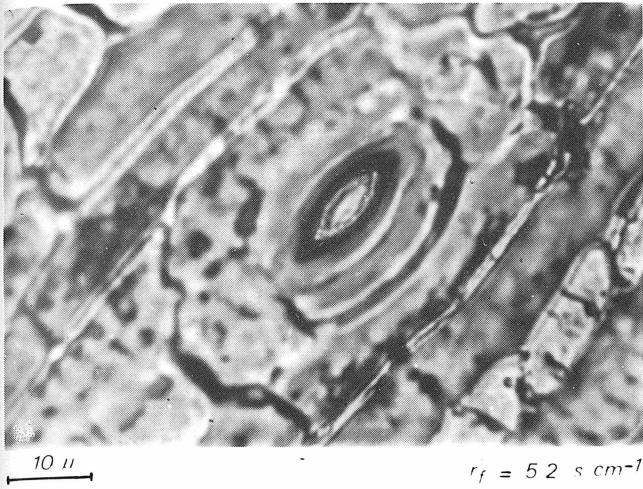
Photo 2 - Vue d'ensemble des appareils de mesure.

De gauche à droite :

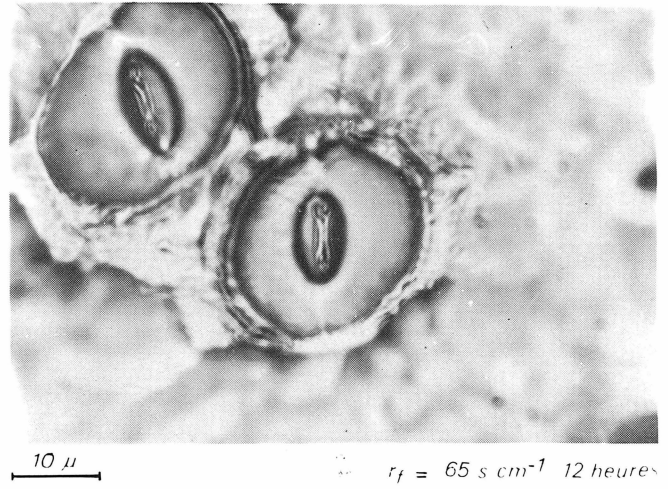
- potentiomètre manuel MECI,
- contacteur relai 8 touches,
- balance à torsion portative,
- psychromètre,
- psychromètre ASSMANN.

A l'étage supérieur :

- pile solaire linéaire,
- anémomètre.



$r_f = 52 \text{ s cm}^{-1}$



$r_f = 65 \text{ s cm}^{-1}$ 12 heures



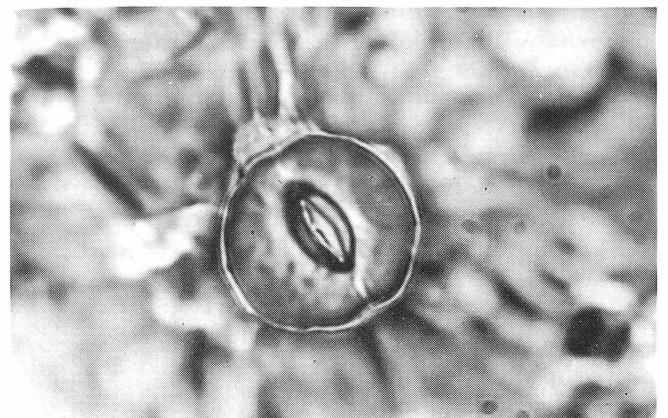
$r_f = 23 \text{ s cm}^{-1}$



$r_f = 24 \text{ s cm}^{-1}$ 8h.30



$r_f = 1,4 \text{ s cm}^{-1}$



$r_f = 5,4 \text{ s cm}^{-1}$ 4 heures

PLANCHE I - EMPREINTES DE STOMATES DE BANANIER (face inférieure)
 La mise au point est faite dans la partie profonde de l'ostiole. Les stomates ont été choisis comme représentatifs d'une population montrant tous les degrés d'ouverture. (L'ouverture en phase est rare en conditions naturelles).

PLANCHE II - EMPREINTES DE STOMATES D'ANANAS
 Mise au point dans la zone profonde de l'ostiole.
 (Mêmes remarques générales que pour les stomates de bananier).

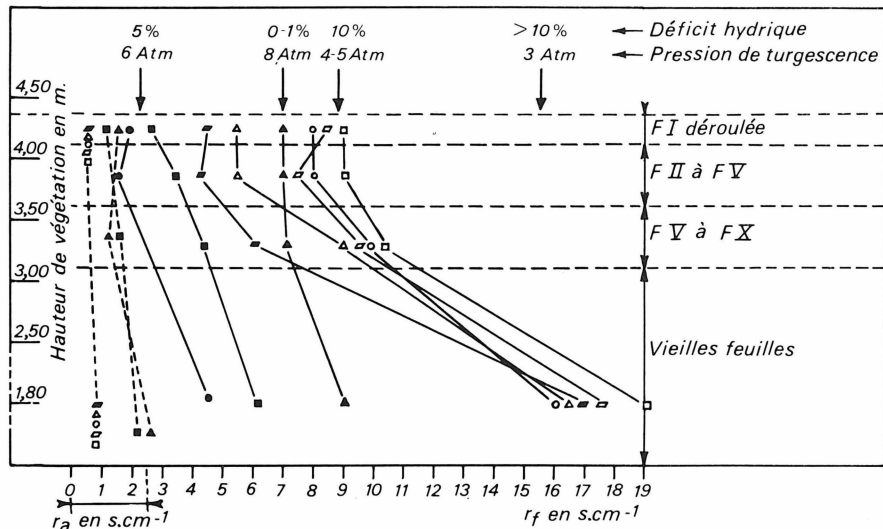


FIGURE 2 — RESISTANCE STOMATIQUE r_f ET RESISTANCE DANS L'AIR r_a , AU SEIN DU COUVERT VEGETAL DE LA BANANERAIE. (r_a ---- r_f —)

(▲ 7h30 ■ 9h ● 10h ▣ 12h ▲ 13h □ 15h ○ 16h ▢ 18h30)

Chaque point représente la moyenne d'au moins 5 valeurs obtenues sur une période de 10 jours environ.

s'exerce sur les cellules de garde lorsque les tissus foliaires sont pleinement turgescents. Même si toutes les conditions de lumière, de température et de teneur en CO₂ sont favorables, l'ostiole ne peut s'ouvrir normalement en raison de cette poussée exercée par les cellules voisines. La "fermeture hydropassive" des stomates de bananier a été mise en évidence en laboratoire sur des échantillons de limbe placés en conditions contrôlées (AUBERT et CATSKY, 1969). Elle se manifestait lorsque les échantillons étaient mis à photosynthétiser en atmosphère saturée d'humidité et se traduisait de deux façons :

- une ouverture moindre de l'ostiole,
- un temps d'ouverture plus grand lorsqu'on éclaire l'échantillon après un séjour en phase obscure (60 minutes contre 30 minutes à 45 p. d'humidité relative).

Les résultats obtenus dans les conditions naturelles du climat tropical humide montrent que le phénomène de "fermeture hydropassive" peut être très important aux premières heures de la journée, lorsque la plante en fin de nuit a retrouvé sa complète turgescence. Si l'on considère que la pression osmotique Π , au niveau de la feuille de bananier est relativement stable même en cas de déficit hydrique (environ 10 atmosphères SHMUELI, 1953), il devient possible de chiffrer la pression de turgescence P qui, tout au long de la journée s'applique au

niveau de la feuille, connaissant le potentiel hydrique Ψ de cette feuille. L'équation nous donne : $P = \Pi - \Psi - \tau$ (τ , le potentiel matriciel peut être négligé ici).

Au lever du jour, les valeurs de Ψ relevées au sein du couvert végétal sont le plus souvent inférieures ou égales à 2 atmosphères. La pression de turgescence qui vient équilibrer la poussée exercée par les cellules de garde pour l'ouverture de l'ostiole peut donc être estimée à 8 atmosphères.

A ce moment de la journée, la rigidité du limbe, dont la surface est très grande et la charpente peu équipée en tissus de soutien, doit être mise à l'actif de cette forte pression de turgescence. Vers 9-10 heures, un léger déficit hydrique de 4-5 p. cent apparaît en même temps que le potentiel hydrique Ψ atteint une valeur voisine de 4 atmosphères. La pression de turgescence autour des cellules de garde se relâche et les stomates s'ouvrent plus intensément ("ouverture hydropassive", r_f est voisin de 1 s.cm⁻¹ dans les étages supérieurs de la végétation mais sur les vieilles feuilles ne descend pas en-dessous de 4, 5 s.cm⁻¹ (*).

(*) - Les stomates des vieilles feuilles présentent très souvent des ostioles encombrés de débris mycéliens (J. BRUN, communication orale) ce qui pourrait être une explication à ces valeurs de r_f relativement élevées.

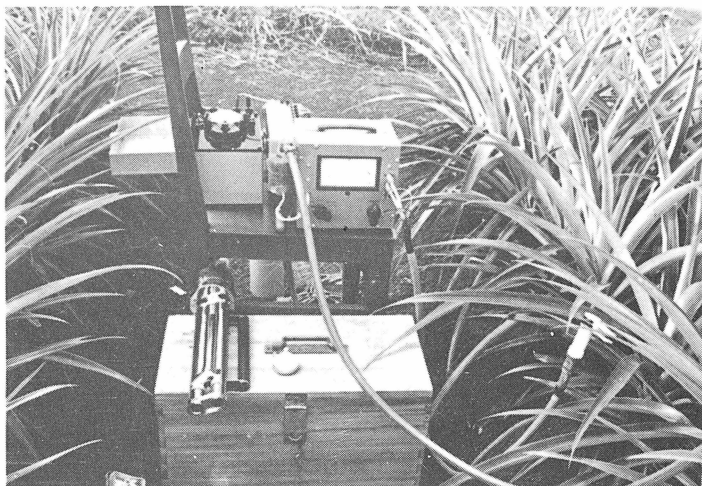


PLANCHE III - ETUDE DE LA REGULATION STOMATIQUE AU SEIN D'UNE CULTURE D'ANANAS, PAR MESURES AU POROMETRE.

A midi, le déficit hydrique augmente brusquement dans les étages inférieurs de la végétation et la pression de turgescence n'y est plus que de 3 atmosphères par suite de l'élévation du potentiel hydrique. Les vieilles feuilles sont repliées autour de la nervure centrale et leurs stomates sont complètement fermés sur les deux faces (rf voisin de 20 s.cm⁻¹). Dans les étages supérieurs, le déficit hydrique peut devenir voisin de 10 p. cent ce qui conduit à un début de repliement des limbes et de fermeture des stomates. Le repliement des limbes paraît être un bon indice d'augmentation de la résistance stomatique dans le milieu de la journée. Mais il est à remarquer qu'une forte turgescence en début de matinée peut revêtir la même signification. Dès que l'angle formé par les deux demi-limbes avoisine 120°, les stomates sont en phase de fermeture. Plus cet angle diminue, plus la résistance stomatique augmente, le déficit hydrique tendant à faire s'affaïsser l'ensemble des tissus foliaires, y compris

ceux de la zone épidermique (donc les cellules de garde); il y a dans ce cas "fermeture hydroactive" des stomates.

On voit que finalement l'ouverture complète de l'ostiole nécessite un léger déficit hydrique résultant d'une position d'équilibre, le plus souvent passagère entre l'offre (débit maximal d'eau fournie par les racines), et la demande (pertes par évapotranspiration).

Cet équilibre ne se trouve réalisé en milieu de saison sèche que quelques heures dans la matinée. Ceci permet par extrapolation de dresser un schéma de la régulation stomatique du bananier au Cameroun, à différentes époques de l'année (tableau 1). Les anomalies de croissance telles que le raccourcissement des gaines foliaires provoquant "l'engorgement" et peut-être, dans une certaine mesure "la pulpe jaune", pourraient être la conséquence d'une régulation stomatique momentanément défectueuse par suite d'un excès ou d'un défaut d'alimentation hydrique.

TABLEAU I
Influence des facteurs hydriques sur la régulation stomatique du bananier au Cameroun

	Lever du jour	Matin	Midi	Après-midi	Effets sur la végétation
Saison pluvieuse juillet-août-septembre	Fermeture hydropassive	Fermeture hydropassive	Fermeture hydropassive ± accentuée	Ouverture hydroactive (éventuelle)	défavorable : engorgement
Milieu de saison sèche Fin de saison pluvieuse octobre-novembre- décembre	Fermeture hydropassive	Ouverture hydropassive et hydroactive	Fermeture hydroactive	Ouverture hydroactive (éventuelle)	favorable
Fin de saison sèche février-mars	Ouverture hydroactive	Fermeture hydroactive	Fermeture hydroactive	Fermeture hydroactive	défavorable : engorgement prononcé
Intersaison avril-mai-juin	Fermeture hydropassive	Ouverture hydropassive et hydroactive	Ouverture hydroactive	Ouverture hydroactive	favorable

c) Résistances stomatiques sur faces supérieure et inférieure de la feuille de bananier : La résistance stomatique de la face supérieure peut prendre exceptionnellement des valeurs en-dessous de 10 s.cm⁻¹ (tableau 2). Elle est le plus souvent voisine de 40 s.cm⁻¹. Les échanges gazeux de cette face sont environ 10 fois moindre que ceux de la face opposée. Si

donc un contrôle artificiel de la résistance à la diffusion gazeuse est recherché au sein du couvert végétal (usage de substances antitranspirantes, ou de produits activant l'ouverture des stomates) il importera de traiter préférentiellement les étages supérieurs de la végétation et, à ce niveau, la face inférieure des feuilles.

TABLEAU 2

Résistance stomatique de feuilles I et II du bananier "Grande Naine". Comparaison des faces supérieure et inférieure à différentes heures de la journée

	F I			F II			Heures
	Face sup. rs1	Face infér. rs2	Résultante $r_f = \frac{rs1 \times rs2}{rs1 + rs2}$	Face sup. rs1	Face infér. rs2	Résultante $r_f = \frac{rs1 \times rs2}{rs1 + rs2}$	
	39,50	6,57	5,64	28,60	5,45	4,57	9 h 00
	39,90	4,32	3,89	67,50	2,38	2,29	9 h 45
	13,90	2,19	1,89	14,00	1,22	1,12	10 h 30
	8,27	3,54	2,47	15,30	2,54	2,10	11 h 15
	72,20	3,42	3,26	38,47	4,62	4,12	12 h 00
	67,80	5,65	5,21	71,04	6,33	5,81	13 h 00
	76,00	6,80	6,24	67,21	5,92	5,44	15 h 00
	87,50	2,15	2,09	73,84	4,88	4,57	17 h 00
Moy.	50,63	4,33	3,83	46,9	4,16	3,63	

ANANAS

Pour cette étude, il s'agissait de comparer une plantation d'ananas cultivés sur couverture de polyéthylène du sol et une autre plantation sur sol nu. Très tôt une différence de végétation est apparue et s'est considérablement accentuée au cours de la saison sèche (4 mois après la plantation).

Dans l'essai sur sol nu, le poids de la feuille D (indice mensuel couramment utilisé en culture d'ananas) changeait très peu, parfois même restait stationnaire, alors que dans l'essai sur plastique on constatait une augmentation régulière de ce poids. Il semblait intéressant de noter si cette différence de croissance traduisait un mode de régulation stomatique particulier dans l'un ou l'autre cas. Sachant que l'activité stomatique chez l'ananas est surtout nocturne (EKERN, 1965) et qu'elle présente des variations importantes suivant l'âge des feuilles (CHEN et LIAW, 1968), des mesures de résistance à la diffusion gazeuse ont eu lieu au niveau du 1/3 supérieur de la feuille D, sur un cycle de 24 heures. Durant la journée, les surfaces foliaires qui faisaient l'objet de la mesure étaient ombrées pendant environ 10 minutes et de nuit on a choisi un temps couvert pour éviter les inconvénients dus à la rosée. Le résultat de ces mesures a été regroupé sur la figure 3.

Les différences de résistance à la diffusion gazeuse sont très importantes dans le milieu

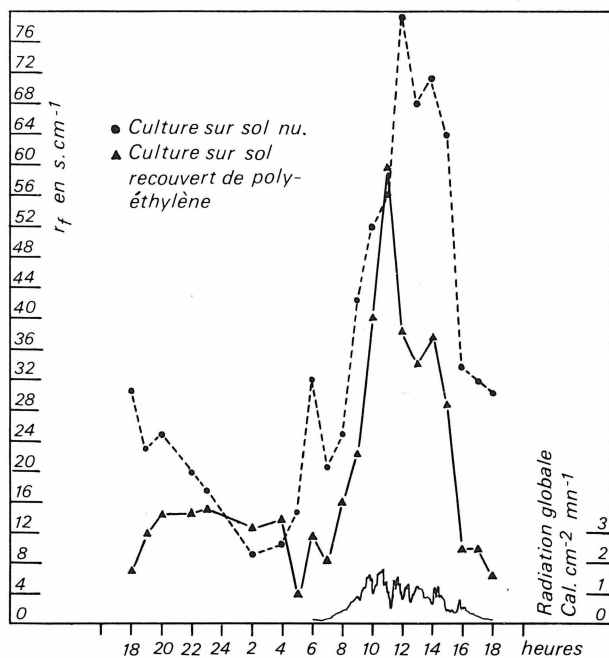


FIGURE 3 — REGULATION STOMATIQUE AU NIVEAU DE LA FEUILLE D D'ANANAS G 32-33 SUR UN CYCLE DE 24 HEURES.

de la journée, quoique pour la croissance de la plante leur signification soit plus grande le matin et le soir lorsque r_f est voisin de son minimum. Les plantes se développant sur plastique réalisent une économie d'eau ; leurs stomates s'ouvrent précocement le soir (16 heures) et restent ouverts plus longtemps le matin tandis que sur sol nu, par suite d'un déficit hydri-

que accentué, les valeurs de r_f à ces deux moments de la journée sont jusqu'à quatre fois plus fortes. L'ouverture maximale des stomates a lieu entre 4 et 5 heures du matin sur plastique, et à deux heures du matin sur sol nu.

Si une bonne ouverture des stomates prédis-

pose à la réussite du traitement hormonal de floraison, cette technique serait plus facile à réaliser sur les cultures avec plastique puisqu'elle pourrait avoir lieu à la tombée du jour ou le matin vers cinq heures, alors que dans l'autre cas, ce traitement devrait avoir lieu dans le milieu de la nuit.

CONCLUSION

Les quelques résultats exposés précédemment restent incomplets car ils se rapportent à une seule saison. Des études sur plusieurs cycles de végétation permettront de vérifier les hypothèses émises. Il serait utile à cet égard de mettre au point une méthode précise et rapide d'estimation d'ouverture des stomates (par exemple la méthode d'infiltration) qui s'adapterait à toutes les situations rencontrées sur le terrain (feuilles légèrement humides ou

exposées au soleil), et que l'on étalonnerait en valeurs absolues à l'aide du matériel utilisé ici.

Pour se rapprocher le plus possible d'une observation en continu, il est indispensable d'effectuer un grand nombre de lectures dans les délais les meilleurs puisque l'on sait que l'activité des stomates est soumise à des fluctuations perpétuelles.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les personnes du Centre de Recherches d'Ekona qui ont participé à la réalisation des travaux de terrain, ainsi que Mme GUERS du laboratoire de Palinologie de la Faculté des Sciences de Yaoundé qui a bien voulu mettre son laboratoire à notre disposition pour réaliser les photos de stomates.

Nous remercions également MM. CATSKY et de PARCEVAUX de la Station centrale de Bioclimatologie de l'INRA pour la correction et la critique de ce document.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT (B.) et CATSKY (J.) - 1969. Photosynthesis and transpiration of banana leaf samples in a controlled environment. *Tropical Ecology* 10 (2) 259-269.
- AUBERT (B.) et CATSKY (J.) - 1970. The onset of photosynthetic CO₂ influx in banana leaf segments as related to stomatal diffusion resistance at different air humidities. *Photosynthetica* 4, (sous presse).
- BERGER (A.) - 1969. Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus annuus* L. *Oecol. Plant*, 4, 123-154.
- BROWN (H.J.) et ESCOMBE (F.) - 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B 193, vol. 223.
- CATSKY (J.) - 1965. Leaf disc method for determining water saturation deficit. F.E. ECKARDT (Ed.) *Methodology of Plant Ecophysiology*, Proc Montpellier Symp., 1962, *Arid Zone Res.* XXV UNESCO 1965.
- CHEN (C.Y.) et LIAW (Y.S.) - 1968. A study of the stomatal movement habitat in pineapple. *Agric. Assoc. China* (Taipei, Taiwan) n° 64, 23-29.

- DARWIN (F.) - 1898. Observations on stomata.
Phil. Trans. Roy. Soc. London B 190, 531-621.
- EKERN (P.C.) - 1965. Evapotranspiration of pineapple in Hawaii.
Plant Physiol., 40, 736-739.
- GAASTRA (P.) - 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance
Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen 59, n°13 p. 1-68.
- IMPENS (I.I.) - 1966. Leaf wetness, diffusion resistances and transpiration rates of bean leaves (*Phaseolus vulgaris* L.) through comparison of "wet" and "dry" leaf temperatures.
Oecol. Plant, 1. 327-334.
- LEMEE (G.) - 1956. Aspect écologique de la régulation stomatique de la transpiration.
Bull. Soc. franc. Physiol., 2, 29-38.
- PENMAN (H.L.) et SCHOFIELD (R.K.) - 1951. Some physical aspects of assimilation and transpiration.
Symp. Soc. exp. Biol., 5, 115-129.
- RASCHKE (K.) et KUHL (U.) - 1969. Stomatal responses to changes in atmospheric humidity and water supply. Experiments with leaf sections of Zea mays in CO₂ - free air.
Planta (Berl.) 87, 36-48.
- STALFELT (M.G.) - 1929. Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz.
Planta, 8, 287.
- STALFELT (M.G.) - 1956. Die Stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen
Handbuch der Pflanzenphysiologie (W. RUHLAND, ed.) vol. III, 351-426. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- VAN BAVEL (C.H.M.), NAKAYAMA (F.S.) et ERRLER (W.L.) - 1965. Measuring transpiration resistance of leaves.
Plant Physiol., 40, 535-540.
- WALLIHAN (E.F.) - 1964. Modification and use of an electric hygrometer for estimating relative stomatal apertures.
Plant Physiol., 39, 86-90, 1964.

