

Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez *Ananas comosus* (L.) MERR.

A. N'GUESSAN*

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA RESISTANCE
A LA SECHERESSE CHEZ *ANANAS COMOSUS* (L.) MERR.

A. N'GUESSAN.

Fruits, Mars 1985, vol. 40, n° 3, p.183-190.

RESUME - L'analyse des signatures spectrales des segments de limbe d'*Ananas comosus* à l'aide du spectrophotomètre VARIAN CARY 17 D équipé d'une sphère intégrante a été faite sur des «feuilles D». Deux cultivars : Cayenne lisse et Péroléra et un de leurs hybrides ont été étudiés. On a suivi l'effet de leur dessèchement naturel sur leur réflectance.

La feuille d'ananas a une signature spectrale différente de celles des plantes non succulentes :

a - dans le proche infrarouge : les valeurs de réflectance et de transmittance sont maximales (soit respectivement 55-60 p. 100 et 20-25 p. 100 et constantes entre 750 et 900 nm ; elles décroissent fortement entre 900 et 1.300 nm avec deux dépressions accentuées à 960 et 1160 nm.

b - dans le moyen infrarouge : on a une absorption presque totale dans les pics d'absorption de l'eau : 94 p. 100 à 1440 nm et 95 p. 100 à 1900 nm.

La face supérieure de Cayenne lisse réfléchit plus dans le visible et moins dans le proche infrarouge que celle de Péroléra, l'hybride a un comportement intermédiaire.

La présence des trichomes à la face inférieure se traduit par une forte réflectance de celle-ci.

La déshydratation progressive des segments de limbe montre que Cayenne lisse a une réflectance plus faible à 1440 nm que Péroléra. Il semble donc plus résistant à un stress hydrique prolongé. Cette observation mérite d'être vérifiée dans les conditions naturelles avec des mesures au sol ou aéroportées : on pourra ainsi mieux connaître le degré de résistance à la sécheresse d'un cultivar ou d'un hybride dans une région climatique donnée.

INTRODUCTION

La presque totalité de l'énergie solaire parvenant au sol est comprise dans un spectre qui va de 290 nm à 4000 nm en atmosphère claire ; ce spectre peut être divisé en trois bandes (GAUSMAN et al, 1978 ; BALDY et TRIGUI 1981) :

- le visible (400 nm - 750 nm) : fortement absorbé par les végétaux pour la photosynthèse, il est faiblement réfléchi et transmis.

- le proche infrarouge (750 nm à 1300 nm) : fortement réfléchi et transmis par les feuilles, il est influencé par la structure cellulaire de celles-ci.

- le moyen infrarouge (1300 nm - 2500 nm) : les propriétés optiques de la feuille sont susceptibles de fluctuer selon leur teneur en eau.

La réponse spectrale d'un objet qui a absorbé de l'énergie se compose des trois paramètres suivants (Loi de Kirchhof) : R_λ , T_λ et A_λ qui permettent d'écrire l'équation :

$$R_\lambda + T_\lambda + A_\lambda = 1$$

* - IRFA - 01 B.P. 1740 - ABIDJAN 01 - R.C.I.

avec R_λ = la réflectance (rapport de l'énergie réfléchie à l'énergie incidente).

T_λ = la transmittance (rapport de l'énergie transmise à l'énergie radiative reçue).

A_λ = l'absorptance (rapport de la quantité d'énergie absorbée à la quantité d'énergie incidente).

Au niveau de la feuille, les propriétés de réflexion, de transmission et d'absorption sont étroitement dépendantes de la teneur en pigments (chlorophylle, carotène, xanthophylle), de la structure, de l'état de turgescence, etc. BOWDEN cité par GAUSMAN et al (1978).

Les estimations de biomasse (quantité de matière végétale produite par unité de surface de terrain) sont nécessaires en agriculture pour contrôler les modèles de prévision de rendement. La télédétection constitue une technique appropriée à ce genre d'étude (N'GUESSAN, 1982). On peut caractériser la biomasse à partir de l'énergie solaire réfléchie si on connaît les propriétés optiques des feuilles (REBELLA, 1975).

Diverses méthodes spectrophotométriques étudiant diverses bandes spectrales intéressantes ont été mises au point pour ces mesures au sol (GAUSMAN et al, 1978 b, VARLET-GRANCHER et BONHOMME 1971).

Une étude plus fine des propriétés optiques des feuilles au laboratoire s'est avérée nécessaire avant d'aller au champ, d'où l'intérêt de ce travail sur l'Ananas. Chez l'ananas la feuille a une forme lancéolée très allongée, sa section transversale montre une forme incurvée en gouttière. Elle est constituée de la face supérieure à la face inférieure par : (figure 1), (KRAUSS, 1949, cité par PY et al., 1984).

- l'épiderme supérieur est recouvert d'une épaisse cuticule ;
- l'épais tissu aquifère est le lieu de stockage de l'eau et du malate synthétisé à partir de la fixation nocturne du gaz carbonique ;
- le mésophylle est composé de faisceaux vasculaires, de canaux d'aération et de cordons de fibres ; il est bordé par les cellules hypodermiques ;
- l'épiderme inférieur comporte les stomates. Il est recouvert de trichomes, petits poils écailleux en forme de champignons. Outre leur rôle important dans l'absorption de l'eau et des solutions minérales, ces trichomes augmentent la réflectance de l'énergie incidente par chaque feuille: EKERN (1965 a) cité par BARTHOLOMEV et KADZIMIN (1977).

Les feuilles disposées en rosette sur la tige diminueraient la réflectance au niveau de la plante entière par piégeage de l'énergie réfléchie (EKERN, 1965 a).

Cette étude a été effectuée sur la «Feuille D» : on nomme ainsi celle qui vient juste de terminer sa croissance. Cette feuille est l'image de la plante pendant les 2-3 mois qui ont précédé sa récolte.

L'objectif poursuivi durant ce travail a été d'étudier, pour deux cultivars et un de leurs hybrides, les caractéristiques optiques de leurs feuilles et le comportement de celles-ci dans des conditions de déshydratation progressive. Cette étude entre dans le cadre du programme d'amélioration variétale de l'ananas réalisé à la Station de l'IRFA Anguédédou et dont le but est de définir des critères de sélection des variétés résistantes à la sécheresse et adaptées en climat tropical soudanien.

Des mesures préliminaires de réflectance et transmittance ont été faites déjà par VILARDEBO (*) (communication personnelle) sur les feuilles du cultivar Cayenne lisse de Martinique dans le but de détecter précocement la maladie du Wilt. Ces mesures n'ont pas donné les résultats espérés.

MATERIEL ET METHODE

Les signatures spectrales ont été déterminées à l'aide du spectrophotomètre VARIAN CARY 17D équipé d'une sphère intégrante, installé à la station de Bioclimatologie de l'INRA Avignon-Montfavet.

On a analysé la réflectance et la transmittance des faces supérieure et inférieure du limbe de «Feuille D». La bande du spectre électromagnétique étudiée à l'aide d'une cellule PBS va de 520 nm à 2200 nm ; elle comprend le visible, le proche et le moyen infrarouge (BALDY et TRIGUI, 1981).

Le matériel végétal étudié provient de la région de l'Anguédédou en Basse Côte d'Ivoire. Il s'agit des cultivars Péroléra et Cayenne lisse et d'un de leurs hybrides mis au point par Chantal CABOT (*). Placées dans un sac en plastique perforé, les feuilles nous ont été expédiées par avion. Dès leur réception nous les avons emballées avec de la cellulose mouillée et nous les avons conservées dans l'obscurité au laboratoire. L'échantillonnage de chaque limbe a été réalisé suivant la figure 2 : on a travaillé sur 8 segments de demi-limbe longs chacun de 5 cm et prélevés à partir de 25 cm de la base de la feuille.

Les valeurs de réflectance ou de transmittance obtenues pour une face donnée d'un limbe représentent la moyenne des réflectances ou transmittances partielles des 8 demi-limbes. D'autres segments de limbe ont été prélevés à 65 cm de la base, sur des feuilles de Péroléra et de Cayenne lisse pour observer les modifications des réponses spectrales dues à leur position.

Le poids frais de chaque demi-limbe a été déterminé avant chaque mesure au spectrophotomètre puis un séchage progressif à la température ambiante a été réalisé pendant

* - Chargé du Service Entomologie et Nématologie à l'IRFA-Montpellier (France).

* - Chargée de l'amélioration de l'ananas à la Station IRFA-Anguédédou en Côte d'Ivoire.

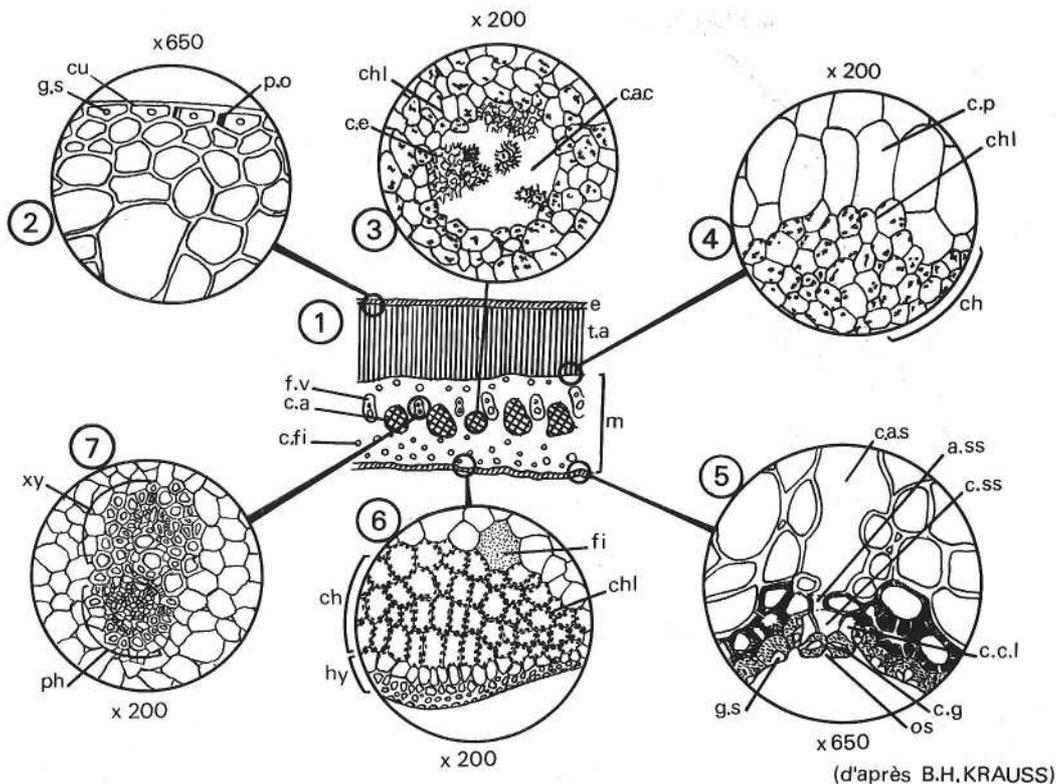


Figure 1 - ANATOMIE DE LA FEUILLE D'ANANAS.

1. Coupe transversale schématique d'une feuille :

c.a : canal d'aération ; c.f : cordon de fibres ; e : épiderme ; f.v : faisceau vasculaire ; m : mésophylle ; t.a : tissu aquifère.

2. Epiderme supérieure :

cu : cuticule ; g.s : grain de silice ; p.o : paroi ondulée.

3. Canal aérien :

c.a.c : canal aérien central ; c.e : cellule étoilée ; chl : chloroplaste.

4. Limite inférieure du tissu aquifère :

ch : chlorenchyme ; chl : chloroplaste ; c.p : cellule palissadique du tissu aquifère.

5. Stomate :

a.ss : anneau sous-stomatique ; c.a.s : canal aérien secondaire ; c.c.l : cellule compagne latérale ; c.g : cellule de garde ; c.ss : chambre sous-stomatique ; g.s : grain de silice ; os : ostiole.

6. Hypoderme et mésophylle (trichomes non représentés) :

ch : chlorenchyme ; chl : chloroplaste ; fi : fibres ; hy : hypoderme.

7. Faisceau vasculaire (mésophylle sans chloroplastes) :

ph : phloème ; xy : xylème.

quelques jours et on a suivi son effet sur les propriétés optiques. Le poids sec de chaque segment de limbe a été mesuré après un passage de 48 h à l'étuve à 105°C.

Au total une quarantaine de feuilles ont été étudiées ici.

Il faut souligner le problème posé par la forme incurvée de la feuille d'ananas : le manque de planéité du limbe va constituer une source d'erreur importante dans les mesures des composantes spectrales des segments de limbe.

Dans la suite de ce travail, les échantillons repérés (1) et (2) correspondent respectivement: (1) aux feuilles reçues en mars 1984 qui ont supporté la grande saison sèche et (2) à celles reçues en août 1984 qui ont supporté la grande saison des pluies.

RESULTATS ET DISCUSSION

Evolution générale de la signature spectrale chez l'ananas.

Les signatures spectrales des faces supérieure et inférieure des cultivars Péloléra et Cayenne lisse (figure 3) ont été

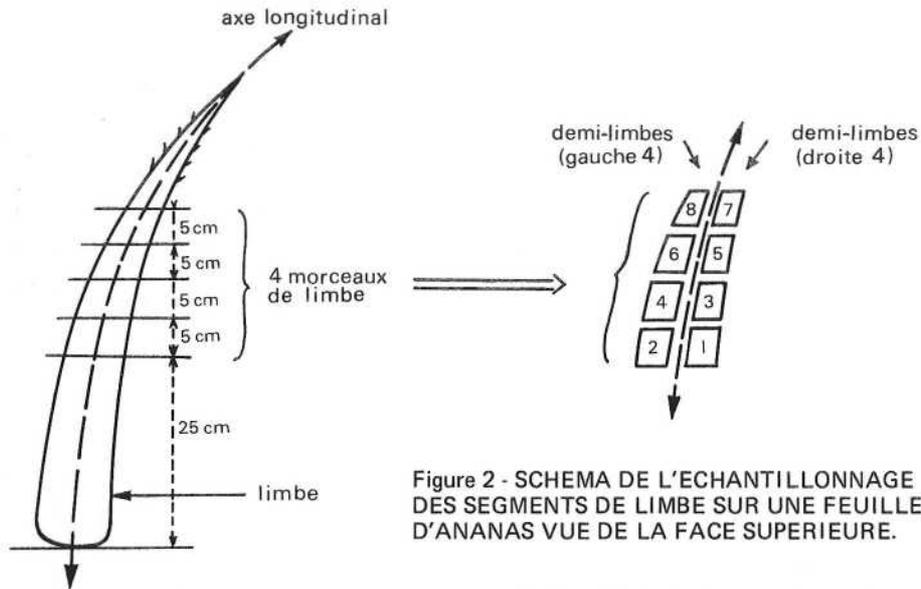


Figure 2 - SCHEMA DE L'ECHANTILLONNAGE DES SEGMENTS DE LIMBE SUR UNE FEUILLE D'ANANAS VUE DE LA FACE SUPERIEURE.

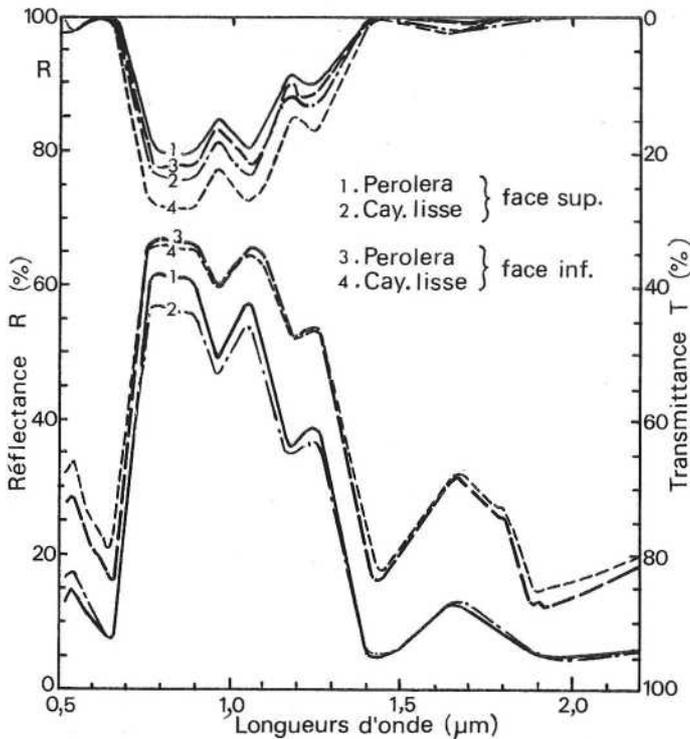


Figure 3 - EVOLUTION DE LA REFLECTANCE (R) ET DE LA TRANSMITTANCE (T) DES CULTIVARS CAYENNE LISSE ET PEROLERA.

comparées à celles des autres espèces étudiées (figures 4) elles présentent des particularités caractéristiques :

a) dans le visible (520 nm - 750 nm) : on n'observe pas de différence significative entre les réflectances de la face supérieure des cultivars d'ananas et celles des espèces non suc-

culentes. Ainsi, la face supérieure de la feuille de blé réfléchit presque la même quantité d'énergie que les deux cultivars.

A 540 nm, la face supérieure du Cayenne lisse réfléchit plus (18 p. 100) que celle du Pérolera (15 p. 100) ; cette observation est vraie aussi pour la face inférieure. L'écart entre les réflectances des cultivars est d'environ 20 p. 100 pour la face supérieure et 17 p. 100 pour la face inférieure; il pourrait être dû à une teneur en pigments plus élevée chez Pérolera.

A 660 nm, les réflectances de Cayenne lisse (21 p. 100) et de Pérolera (16 p. 100) diffèrent uniquement à leur face inférieure.

b) dans le proche infrarouge (750 nm - 1300 nm) : les cultivars d'ananas et des autres espèces succulentes étudiées se distinguent nettement des espèces non succulentes par :

- un court «plateau infrarouge» compris entre 750 nm et 900 nm où réflectance et transmittance sont maximales ; ces fortes valeurs sont dues à la présence dans le mésophylle des feuilles d'un nombre élevé de canaux d'aération (ALLEN et al, 1971, cité par GAUSMAN et al, 1978 b).

- une décroissance assez forte de la réflectance et de la transmittance entre 900 nm et 1300 nm avec deux dépressions accentuées à 960 nm et 1160 nm. Ces modifications sont dues à plusieurs facteurs : structure de la feuille, sa maturité, sa pubescence, etc. (BOWDEN, 1974, cité par GAUSMAN et al, 1978 b). Les discontinuités des indices de réfraction des constituants cellulaires sont également importants dans la variation de la réflectance des feuilles dans l'infrarouge (GAUSMAN, 1973 a et b ; WOOLEY (1971), cités par GAUSMAN et al. 1978 b.

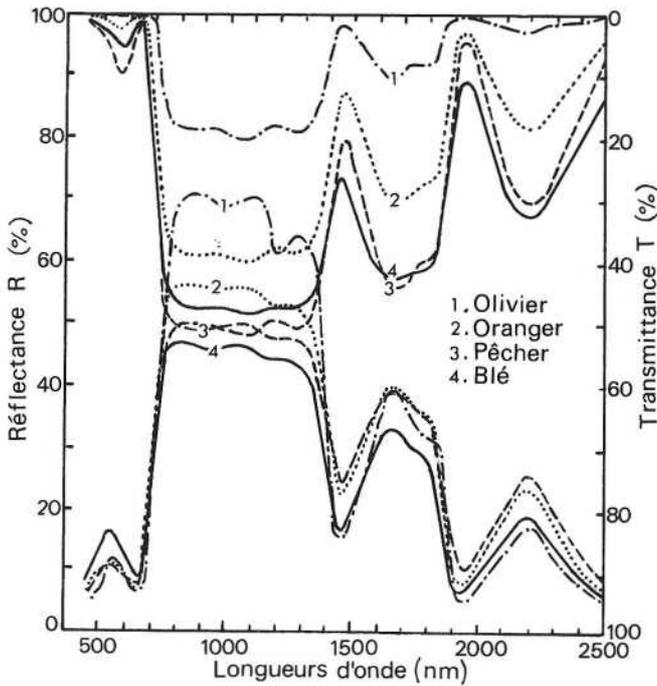


Figure 4 - COMPARAISON DES SPECTRES DE REFLECTANCE ET TRANSMITTANCE DE QUATRE ESPECES NON SUCCULENTES (A. TRIGUI, 1983).

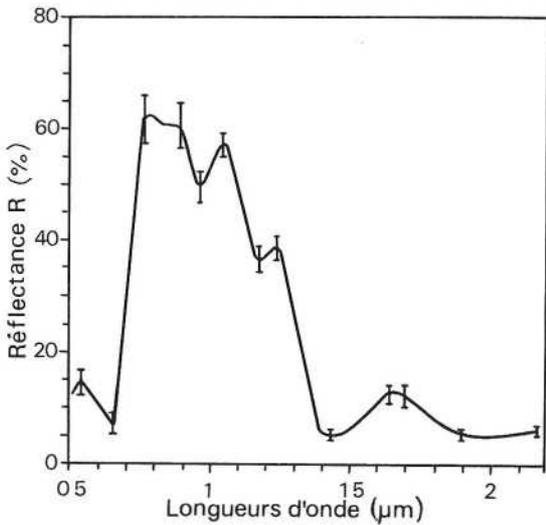


Figure 5 - INTERVALLE DE CONFIANCE DES VALEURS DE REFLECTANCE (CAYENNE LISSE).

On note sur la figure 3 que le cultivar Cayenne lisse réfléchit moins d'énergie par sa face supérieure (57 p. 100) que le cultivar Péroléra (62 p. 100) lequel présente en plus une forte absorbance à sa face inférieure.

c) dans l'infrarouge moyen (1300 nm - 2200 nm) : on observe en réflectance et en transmittance une extinction très forte dans les pics de l'eau à 1440 et 1900 nm, la valeur moyenne de la réflectance est de 5 p. 100 pour la face supérieure des cultivars d'ananas.

La différence moyenne de la réflectance observée entre les cultivars d'ananas et les espèces non succulentes étudiées est d'environ 15 p. 100 à 1440 nm et 5 p. 100 à 1900 nm. Ce résultat confirme ceux de GAUSMAN et al (1978 a) qui trouvent respectivement 17 et 8 p. 100.

Sur toute la bande spectrale étudiée (520 - 2200 nm), les faces inférieures des cultivars réfléchissent plus d'énergie que les faces supérieures ; on a déjà vu que la présence des trichomes sur la face inférieure de la feuille d'ananas en est la principale cause.

Sur la figure 6, on constate que l'hybride a une réflectance peu différente (2 à 4 p. 100 en valeurs absolues) de celle de ses parents.

La figure 5 présente la courbe de réflectance standard de Cayenne lisse avec les intervalles de confiance. L'intervalle de confiance varie entre :
 - 2 et 5 p.100 de 520 à 750 nm : 4 p. 100 à 540 nm et 3 p. 100 à 660 nm.
 - 5 et 8 p. 100 de 750 à 1300 nm : avec de fortes valeurs entre 750 et 900 nm (8 p. 100).
 - 1 et 4 p. 100 de 1300 à 2200 nm.

Les différences observées entre les spectres des différents échantillons analysés ne sont pas significatifs.

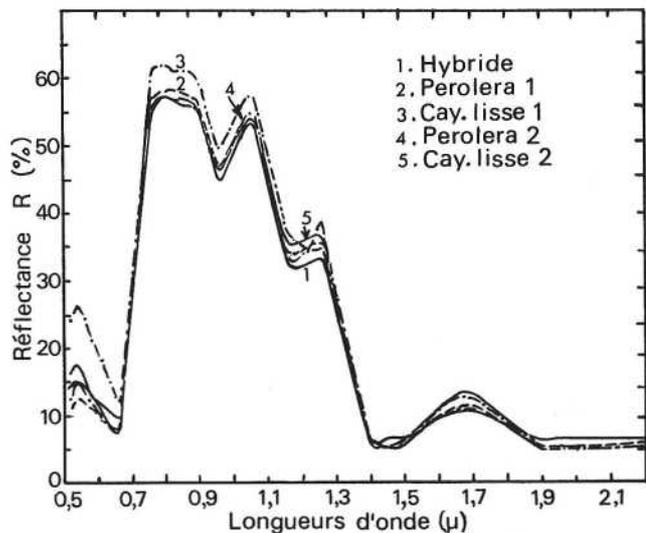


Figure 6 - EVOLUTION DE LA REFLECTANCE DE FEUILLES DES CULTIVARS PEROLERA ET CAYENNE LISSE ET D'UN DE LEURS HYBRIDES.

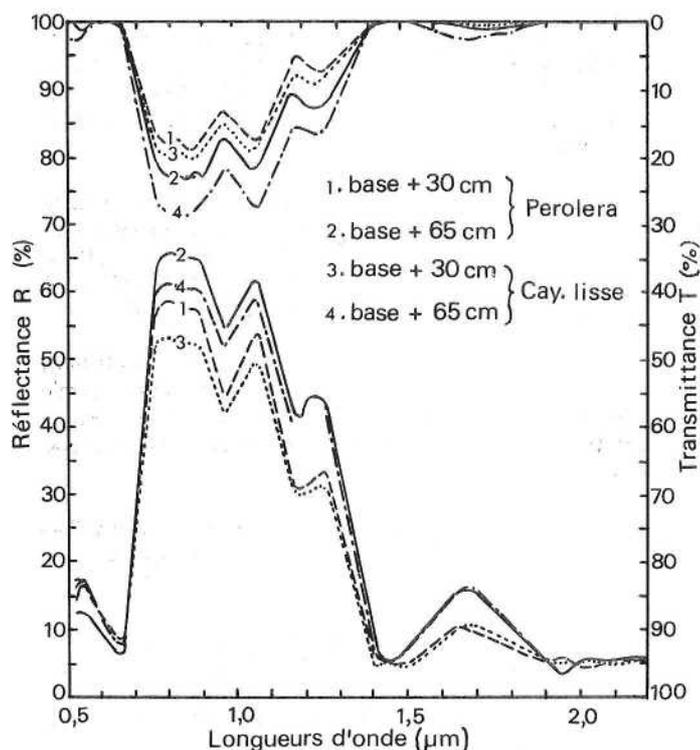


Figure 7 - MODIFICATIONS DE LA REFLECTANCE ET DE LA TRANSMITTANCE DUES A LA POSITION DU SEGMENT DE LIMBE SUR LA FEUILLE.

Modifications de la réponse spectrale dues à la position sur la feuille des segments de limbe.

La figure 7 montre les évolutions comparées des spectres de réflectance et de transmittance de la partie apicale (à 65 cm de la base) et de la partie médiane (à 30 cm de la base) du limbe des cultivars Péroléra et Cayenne lisse. Les parties apicales ont des réflectances spectrales plus fortes en moyenne que les parties médianes.

- Dans la bande du visible (520 nm - 750 nm) : on a les mêmes valeurs de réflectance chez Cayenne lisse alors que chez Péroléra on observe une différence de 30 p. 100 entre les deux parties étudiées à 540 et 660 nm.

- Dans le proche infrarouge (750 - 1300 nm), pour les deux cultivars, la partie apicale absorbe 50 à 60 p. 100 de moins d'énergie que la partie médiane en valeurs relatives.

- Dans le moyen infrarouge : on a les mêmes valeurs de réflectance (5 p. 100) dans les pics d'absorption de l'eau pour les deux séries chez Cayenne lisse comme chez Péroléra.

On a vu déjà que la feuille d'ananas a une forme lancéolée très allongée, ses propriétés optiques vont donc varier le long de son limbe.

VILARDEBO (1982, communication personnelle) a montré que la partie proximale de la feuille, plus blanchâtre dans le visible réfléchit plus d'énergie dans le proche infrarouge que celle qui est située entre 12 et 17 cm de la base.

Effet de la déshydratation des demi-limbes sur leur réflectance.

La figure 8 illustre les évolutions de la réflectance à 1440 nm et de la teneur en eau relative des segments de limbes échantillonnés en fonction du temps de dessèchement.

On observe une déshydratation linéaire pendant 19 jours chez Cayenne lisse (1) et l'hybride ; Péroléra (1) a un comportement moins régulier et « décroche » au bout d'une douzaine de jours.

Pour les échantillons de saison des pluies (2), Péroléra se déshydrate plus vite que Cayenne lisse au bout de 6 jours.

Du point de vue réflectance, Cayenne lisse (1) présente des valeurs de réflectance plus faibles que Péroléra (1) et leur hybride ; il est donc plus hydraté. Cette observation reste vraie pour un temps de déshydratation plus long. 14 jours.

Chez l'hybride, l'évolution de la réflectance apparaît régulière.

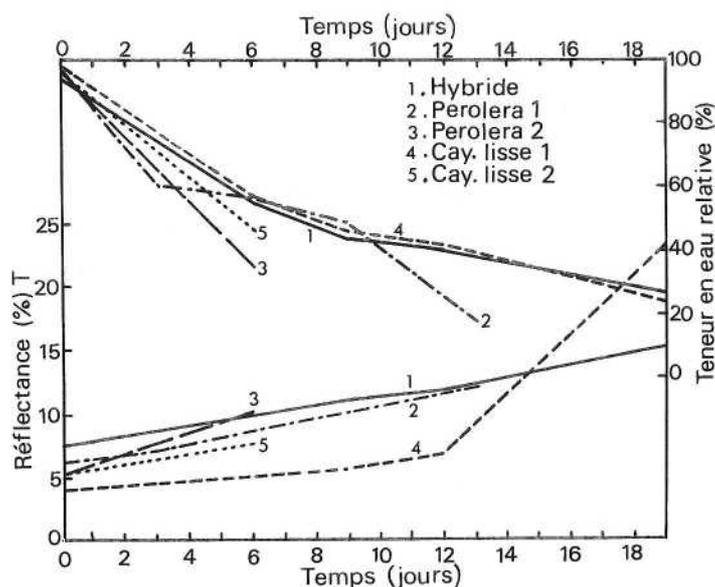


Figure 8 - EVOLUTIONS DE LA REFLECTANCE A 1440 nm ET DE LA TENUEUR EN EAU RELATIVE DES SEGMENTS DE LIMBE EN FONCTION DU TEMPS DE DESSECHEMENT.

Le comportement du Cayenne lisse est presque invariable quelle que soit la saison, alors que Péroléra s'adapterait assez mal aux conditions arides en perdant plus d'eau.

La déshydratation du limbe se caractérise par une évolution progressive des spectres de réflectance (figure 9).

Lors de sa déshydratation, le limbe commence par réfléchir plus jusqu'à un certain palier hydrique au-delà duquel sa structure interne se transforme, ce qui se traduit par une modification de la forme du spectre entre 520 et 1300 nm et surtout entre 750 nm et 1000 nm (la suppression du pic à 960 nm est signalée par le point A, figure 9).

Dans le moyen infrarouge (1300 nm - 2200 nm), la réflectance reste importante même dans les bandes d'absorption de l'eau, mais elle baisse en valeurs absolues sur l'ensemble du spectre.

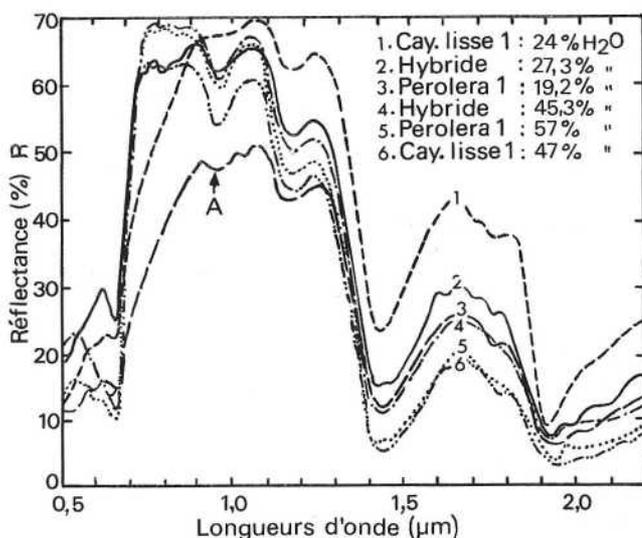


Figure 9 - EFFET DE LA DESHYDRATATION DES SEGMENTS DE LIMBE SUR LEUR REFLECTANCE.

La bande de longueurs d'onde comprise entre 1600 nm et 2200 nm peut permettre de mieux distinguer les plantes succulentes de celles non succulentes par télédétection (GAUSMAN et al, 1978 a).

Ces différentes observations faites au niveau d'un nombre réduit de limbes sont à prendre avec prudence quant à leur extrapolation à la plante entière.

CONCLUSIONS

Cette étude succincte entreprise à partir de quelques

segments de limbe foliaire des cultivars Péroléra et Cayenne lisse et d'un de leurs hybrides s'est attachée à :

- caractériser les propriétés optiques d'une feuille d'*Ananas comosus* (L.) MERR., plante succulente à métabolisme crassulacéen.

- comparer la réflectance, la transmittance et l'absorbance des deux cultivars et de leur hybride.

- observer leur comportement dans des conditions de déshydratation progressive.

Les résultats obtenus sont donc les suivants :

1. La face supérieure du limbe d'une feuille d'ananas réfléchit plus d'énergie dans le visible ; dans le proche infrarouge on note une réflectance maximale (55-60 p. 100) et une faible transmittance (20-25 p. 100) avec des pics d'absorption à 960 nm et 1160 nm. Dans le moyen infrarouge on note une absorption presque totale dans les pics de l'eau : 1440 nm (94 p. 100) et 1900 nm (95 p. 100).

2. Entre l'hybride et ses parents, l'analyse comparée a montré que, dans le visible, le cultivar Cayenne lisse possède une face supérieure plus réfléchissante que celles du cultivar Péroléra et de l'hybride, sa teneur en pigments est plus faible. Dans le domaine de l'infrarouge, la variabilité assez faible entre les cultivars et l'hybride ne permet pas une distinction basée uniquement sur les différences de leurs propriétés optiques.

3. Les différences observées sur la fraction réfléchie de l'énergie en suivant le dessèchement des limbes permettent de penser que le cultivar Cayenne lisse posséderait des potentialités de résistance à une déshydratation plus grande que le cultivar Péroléra.

Ce dernier point paraît très important dans l'optique d'une implantation de la culture d'ananas en région tropicale sèche (LACOEUILHE, communication personnelle, 1984). Ainsi, les questions suivantes peuvent constituer des axes de recherche à développer dans l'avenir :

1. A quel moment observe-t-on un «détachement» de la réflectance lors de la déshydratation des feuilles ?

2. Quel est le seuil de réflectance en fonction de la teneur en eau dans les feuilles pour lequel la plante cesse de lutter contre toute déshydratation ?

3. Quel est, en conditions naturelles et pour un cultivar donné, le positionnement de la «feuille D» (angle d'inclinaison) sur un plant d'ananas souffrant d'un stress hydrique ?

Une meilleure connaissance des différents mécanismes d'adaptation de l'ananas à la sécheresse par le biais de la

télédéttection apporterait une contribution appréciable aux études d'amélioration génétique de l'espèce.

Ces éléments font donc envisager des mesures au sol ou

aéroportées qui permettraient d'analyser rapidement la situation des plantations à des périodes critiques et peut-être d'aboutir à une meilleure prévision des rendements.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Chantal CABOT et J.-J. LACOEUILHE à l'IRFA-Côte d'Ivoire, dont l'appui nous a permis de réaliser cette étude.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALDY (Ch.) et TRIGUI (A.). 1981.
Propriétés optiques des limbes (*Olea europaea* L.) en fonction de leur âge et de l'état de production des arbres pendant la phase phénologique du repos végétatif.
in : *Signatures spectrales d'objets en télé-déttection*, Avignon, 8-11 Sept., p. 85-94.
- BARTHOLOMEV (D.P.) and KADZIMIN (S.B.). 1977.
Pineapple.
in : *Ecophysiology of Tropical Crops*, chap. 5, p. 113-149, Academic Press.
- EKERN (P.C.). 1965 a.
The fraction of sunlight retained as net radiation in Hawaii.
J. Geophys. Res., 70, p. 795-800.
- GAUSMAN (H.W.), ESCOBAR (D.E.) and RODRIGUEZ (R.R.). 1978
Effect of stress and Pubescence on plant leaf and canopy reflectance.
in : *Proceedings of the int. symp. on Rem. Gen. for Obs. and INV. of earth res. and the end. envir.*, vol. 1, Freiburg, RFA, p. 719-737.
- GAUSMAN (H.W.), ESCOBAR (D.E.), EVERITT (J.H.), RICHARDSON (A.J.) and RODRIGUEZ (R.R.). 1978.
Distinguishing succulent plants from crop and woody plants.
Photo grammetric engineering and remote sensing, vol. XLIV, n° 1, p. 487-491.
- N'GUESSAN (A.E.). 1982.
Contribution de la télé-déttection hyperfréquence à l'étude du suivi de deux couverts de blé et de l'humidité du sol.
Mémoire de fin d'études pour l'obtention du D.A.A. (option hydraulique et climatologie agricoles) présenté à l'ENSA de Rennes.
- PINON (A.). 1978.
L'ananas de conserverie et sa culture.
Document IRFA-Côte d'Ivoire, non publié, 82 p.
- PY (C.), LACOEUILHE (J.-J.) et TEISSON (C.). 1984.
L'ananas, sa culture, ses produits.
Techniques agricoles et productions tropicales, G.P. Maisonneuve et Larose (Paris), 562 p.
- REBELLA (C.). 1975.
Réflexion de l'énergie solaire par une culture de maïs en fonction de sa biomasse. Application à la surveillance des zones de grande culture par télé-déttection.
Thèse pour l'obtention de Docteur de l'Université (mention Sciences) présenté à l'Université de Paris VI, 99 p.
- TRIGUI (A.). 1983.
Propriétés biophysiques et optiques des feuilles d'olivier (*Olea europaea*). Contribution à l'étude de la Bioclimatologie de l'espèce.
Thèse de Doctorat-Ingénieur en Agronomie (Phytotechnie) présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Académie de Montpellier, 139 p.
- VARLET (G.), CHARTIER (M.), GOSSE (G.) et BONHOMME (R.). 1981.
Rayonnement utile à la photosynthèse des végétaux en conditions naturelles, caractéristiques et variations.
Oecol. plant., 2 (16), p. 189-202.
- VARLET (G.) et BONHOMME (R.). 1971.
Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de maïs.
III.- Composition spectrale de la lumière dans la culture.
Ann. Agron., 22 (5), p. 519-525.

