

Les relations entre la plante et le milieu chez l'ananas: quelques approches suivies.

E. MALEZIEUX, F.X. COTE, B. DELVAUX,
R. HUGON, J.L. SARAH et J.J. LACOEUILHE

INTRODUCTION

Comme l'indiquent de nombreux travaux présentés lors de la Réunion Annuelle IRFA tenue à Montpellier en septembre 1990, la culture de l'ananas dans le monde recouvre des aspects très divers [BOUFFIN, DUCELIER, LACOEUILHE, MALEZIEUX (a), MARIE-ALPHONSINE, PINON, 1990]. Cette diversité s'exprime à la fois :

- sur le plan socio-économique : selon les pays, les régions, il existe des exploitations productrices dont les moyens de production et les objectifs diffèrent,

- sur le plan pédoclimatique compte tenu de la large zone d'extension de la culture,

- sur le plan variétal, malgré la nette prédominance du Cayenne lisse dans les échanges internationaux.

Face à cette diversité, la tâche de l'agronome n'est pas simple. Le champ cultivé, principal objet d'étude, est un ensemble complexe. A une autre échelle, le système de culture est organisé en interaction avec de nombreuses contraintes socio-économiques voire culturelles.

Dans ce contexte, la simple mise au point de «recettes» de culture est à la fois dangereuse sur le plan scientifique (SEBILLOTTE, dans ses différents travaux, a montré la difficulté de relier le rendement à une technique) mais elle est aussi et surtout souvent inefficace en pratique.

Si la prise en compte du fonctionnement des exploitations est nécessaire pour agir au niveau régional, l'attente de l'agriculteur envers l'agronome se situe essentiellement au niveau du champ cultivé. Quelles sont les techniques susceptibles d'augmenter les rendements, quelles sont les techniques permettant d'améliorer la qualité des produits ? A un autre niveau se pose le problème de l'efficacité des intrants, ou encore celui du maintien de la fertilité tout en sauvegardant l'environnement, ces différents points n'étant pas forcément compatibles.

Pour répondre à ces questions, de nombreuses formalisations sont nécessaires. Des modèles de fonctionnement de la plante, du peuplement ou des systèmes de culture doivent être établis. Malheureusement, les liens entre ces différents niveaux d'approche sont encore peu étudiés, même sur d'autres plantes dont l'importance est stratégique comme le blé.

Parmi les différentes composantes que l'agriculteur doit affronter, le climat apparaît comme une variable déterminante. De par l'influence directe du rayonnement et de la température sur les processus de croissance et de développement, le climat fixe le rendement potentiel mais, également, en interaction avec le sol, le niveau d'utilisation des intrants. D'autre part, dans la quasi-totalité des zones où est cultivé l'ananas, l'eau apparaît comme un facteur limitant important.

Malgré les caractères épiphyte et xérophyte de l'ananas, le rôle des racines s'avère décisif pour l'utilisation de l'eau. A ce niveau encore, de nombreuses questions se posent : Quel état structural faut-il viser pour obtenir une croissance racinaire satisfaisante ? Comment modéliser l'installation du système racinaire en fonction de l'état structural ? Ou encore, comment quantifier l'effet d'un stress hydrique sur la croissance de la plante ?

A l'échelle du champ cultivé, il est fréquent d'avoir des difficultés à hiérarchiser les facteurs limitants. Par exemple, les nématodes occupent une place privilégiée parmi les nombreux ravageurs de l'ananas et sont fréquemment à l'origine de chutes de rendements importantes. Là encore, le problème est complexe et doit être appréhendé comme tel. Le niveau d'infestation en nématodes conditionne le fonctionnement des racines et par là, la croissance de la plante. Ce niveau est sous la dépendance de nombreux facteurs dont certains climatiques. Enfin, outre de comprendre la dynamique des nématodes, il importe de pouvoir quantifier leur impact, ce qui induit la construction de modèles.

Bien souvent, la réponse ne pourra provenir que de la

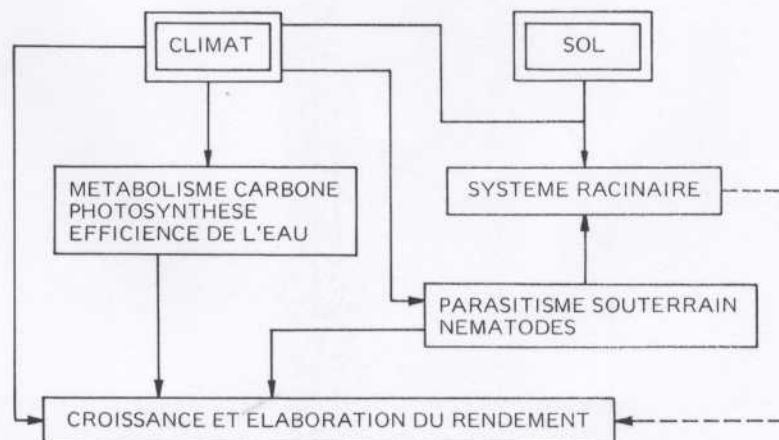


FIG. 1 • SCHEMA DES PRINCIPALES RELATIONS ETUDIEES.

collaboration avec d'autres disciplines. Les outils et les approches du physiologiste ou du nématologiste aideront alors à forger des réponses concrètes et transposables.

Nous exposerons ici plusieurs travaux de chercheurs de l'IRFA qui s'inscrivent dans cette logique. Un schéma symbolisant les principales relations étudiées a été représenté

sur la figure 1. Pour des raisons de présentation, on privilégiera ici les travaux traitant des aspects environnement et climat. L'analyse des systèmes de culture, les travaux concernant la fertilité chimique seront abordés par ailleurs (MARCHAL et OSSENI, dans ce numéro). Enfin, les aspects parasitaires sont complétés dans un autre article (SARAH, dans ce numéro).

LE METABOLISME CARBONE DE L'ANANAS

Les végétaux supérieurs peuvent être classés en fonction de leur métabolisme photosynthétique. Dans le type C3 la fixation de CO₂ est catalysée par la Rubisco ; chez les végétaux de type C4 l'assimilation de CO₂ est réalisée par deux carboxylations successives (via la PEP-carboxylase puis la Rubisco) localisées dans deux types de tissu chlorophyllien. Chez les végétaux à métabolisme CAM, la fixation primaire de CO₂ catalysée par la PEP-case est nocturne. Les acides organiques synthétisés sont décarboxylés le jour suivant, le CO₂ produit est assimilé dans le cycle photosynthétique par la Rubisco.

L'ananas [*Ananas comosus* (L.) MERR.] est la seule plante du groupe à métabolisme CAM à faire l'objet de culture à grande échelle (PY *et al.*, 1984).

Malgré cette particularité il n'a pas souvent été choisi pour étudier ce métabolisme. Dans le cadre d'une collaboration entre le service de Radioagronomie du CEA et l'IRFA, on a étudié les caractéristiques photosynthétiques de l'ananas, sur la plante entière, dans les conditions de développement de type agronomique et chez des plants issus de micropropagation *in vitro* (COTE, 1988). Les techniques de multiplication *in vitro* seront de plus en plus utilisées pour produire les différents cultivars issus des programmes de sélection (CABOT, dans ce numéro).

Parmi les résultats tirés de ces études on retiendra que l'ananas issu de rejet, placé dans des conditions comparables à celles du champ, fixe plus de 70 p. 100 du CO₂ pendant la phase nocturne.

Au cours du développement de jeunes plants d'ananas issus de culture *in vitro*, la photosynthèse évolue progressivement en quelques mois, d'une fixation essentiellement diurne (à capacités photosynthétiques faibles par rapport à celles des plants C3) vers un métabolisme CAM comparable à celui d'ananas issus de rejet. Lors de cette évolution, l'augmentation des vitesses de fixation nocturne de CO₂ est accompagnée d'une diminution des vitesses de fixation diurne. Les potentialités d'expression d'un métabolisme proche du type CAM sous l'effet d'une limitation hydrique pourraient cependant être présentes dès les plus jeunes stades de développement du vitroplant. Pour atteindre quantitativement un métabolisme CAM comparable à celui de plants issus de rejets, 6 à 8 mois de développement sont nécessaires aux ananas issus de culture *in vitro*. Dans les expérimentations de type agronomique, l'utilisation du vitroplant comme modèle de plant adulte devra tenir compte de cette observation.

A l'échelle d'un couvert végétal l'ananas fixe 4 fois moins de CO₂ qu'une culture de type C3 (blé) mais présente une efficacité de l'eau plus de trois fois supérieure. La faible activité photosynthétique est principalement liée à une forte résistance à la diffusion de CO₂ (résistance stomatique à la diffusion élevée et très probablement résistance mésophyllienne à la diffusion élevée). L'efficacité de l'eau élevée est principalement la conséquence de la fixation nocturne de CO₂ qui permet à la plante de réduire ou stopper les échanges gazeux pendant le jour quand la demande évaporatoire est importante. L'ensemble du métabolisme photosynthétique crassulacéen est orienté vers l'économie d'eau,

cette dernière implique une vitesse de photosynthèse réduite.

L'ananas «performant» du point de vue photosynthétique serait une plante qui, tout en exploitant ses capacités de prise nocturne de CO₂, réussirait à s'affranchir des contraintes accompagnant le métabolisme CAM en présentant une fixation diurne de CO₂ augmentée en durée et en

amplitude. La contrepartie de cet accroissement de la photosynthèse serait une moindre économie de l'eau par la plante. La nature précise des facteurs limitants la fixation diurne de CO₂ (faible teneur de Rubisco, résistance à la diffusion gazeuse élevée ...) et les possibilités de pouvoir diminuer facilement leur seuil par sélection ou mutation restent à définir.

L'ETUDE DES RELATIONS ENTRE LES PROCESSUS DE CROISSANCE ET L'ELABORATION DU RENDEMENT

Mise en place d'un schéma d'élaboration du rendement.

La connaissance de la réponse d'un peuplement d'ananas aux variations climatiques et à certains états du milieu, nécessaire à la fixation d'objectifs de rendement, reste mal maîtrisée. Le schéma d'élaboration du rendement constitue un outil d'analyse du fonctionnement du peuplement au sein du milieu (SEBILLOTTE, 1978). Il explicite la nature et les modalités d'action des facteurs susceptibles d'intervenir dans la formation du rendement (BOIFFIN *et al.*, 1981).

La décomposition du rendement en ses composantes constitue une première étape dans l'établissement d'un tel schéma. La compréhension des mécanismes de formation du rendement nécessite toutefois de pouvoir relier le niveau de fixation de ces composantes à l'évolution physiologique de la plante. En effet, le déroulement d'une phase aboutissant à la fixation d'une composante dépend des conditions du milieu régnant durant cette phase mais également des caractéristiques du peuplement à l'issue de la phase précédente.

Lorsque l'on analyse les rendements obtenus sur des parcelles d'agriculteurs, la variabilité des rendements a des causes très diverses sans qu'il soit souvent possible de déterminer le ou les facteurs déterminants. Dans les conditions de Côte d'Ivoire, les mises en place de nouvelles parcelles et les récoltes ont lieu toute l'année, alors que des saisons très différentes se succèdent. Dans ce contexte, il apparaît difficile pour le planteur de prévoir le rendement pour une durée du cycle donnée et, a fortiori, de choisir la durée du cycle végétatif en fonction d'un objectif de rendement.

La prise en compte du niveau de développement végétatif de la plante au moment de l'induction florale et la décomposition du rendement en ses composantes constituent les premières étapes nécessaires à la compréhension du rendement final. Il s'agit ensuite d'établir des relations entre ces facteurs biologiques explicatifs du rendement et les facteurs du milieu susceptibles de les influencer.

De par le niveau de surface foliaire qu'elle implique, la biomasse présente au TIF constitue un indicateur du rendement potentiel. Cette biomasse dépend à la fois de la durée de la phase végétative, fixée par le planteur, et de la vitesse de croissance moyenne de la plante. Différents facteurs peuvent jouer sur cette vitesse de croissance :

- la densité de plantation, en modifiant les conditions de compétition entre les plantes,

- la date de plantation, en faisant varier les conditions du climat (rayonnement, déficit hydrique, température ...).

Par ailleurs, l'ensemble des variations climatiques survenant après l'induction florale peut modifier l'efficacité du couvert et faire varier la quantité d'assimilats affectée au fruit.

Différentes expérimentations ont donc été réalisées visant à :

- 1) préciser le rôle de la biomasse présente à l'induction florale sur la répartition de la matière sèche dans la plante,
- 2) établir le rôle du rayonnement reçu par la plante après l'induction florale sur l'élaboration du rendement,
- 3) déterminer l'effet de variation du climat intervenant avant et après l'induction florale sur le mécanisme d'élaboration du rendement.

Ce schéma de fonctionnement du peuplement, ainsi que les sources de variations établies lors des expérimentations, ont été représentés sur la figure 2.

L'analyse de ces relations doit permettre une meilleure interprétation de l'élaboration du rendement de l'ananas et conduire ainsi à une gestion raisonnée du cycle de la culture en fonction des caractéristiques du milieu.

● Le rôle de la biomasse présente au TIF.

En culture d'ananas, la possibilité d'induire artificiellement la floraison permet au producteur de faire varier la durée de la phase végétative. La connaissance de la relation entre la biomasse mesurée à l'induction florale et le rendement présente ainsi un intérêt majeur pour la conduite d'une parcelle. Au-delà du caractère statistique de cette relation, on a cherché à analyser la répartition des assimilats carbonés dans la plante en faisant varier la biomasse présente à l'induction florale (MALEZIEUX, 1990 b).

Dix parcelles d'âges différents ont subi un traitement d'induction florale. La croissance de chaque organe de la plante a été suivie pendant la phase de fructification.

Une augmentation de la biomasse présente à l'induction florale élève les deux composantes du rendement : le nombre de fleurs et le poids d'un oeil. Le nombre de fleurs constitue la composante la plus importante dans le détermi-

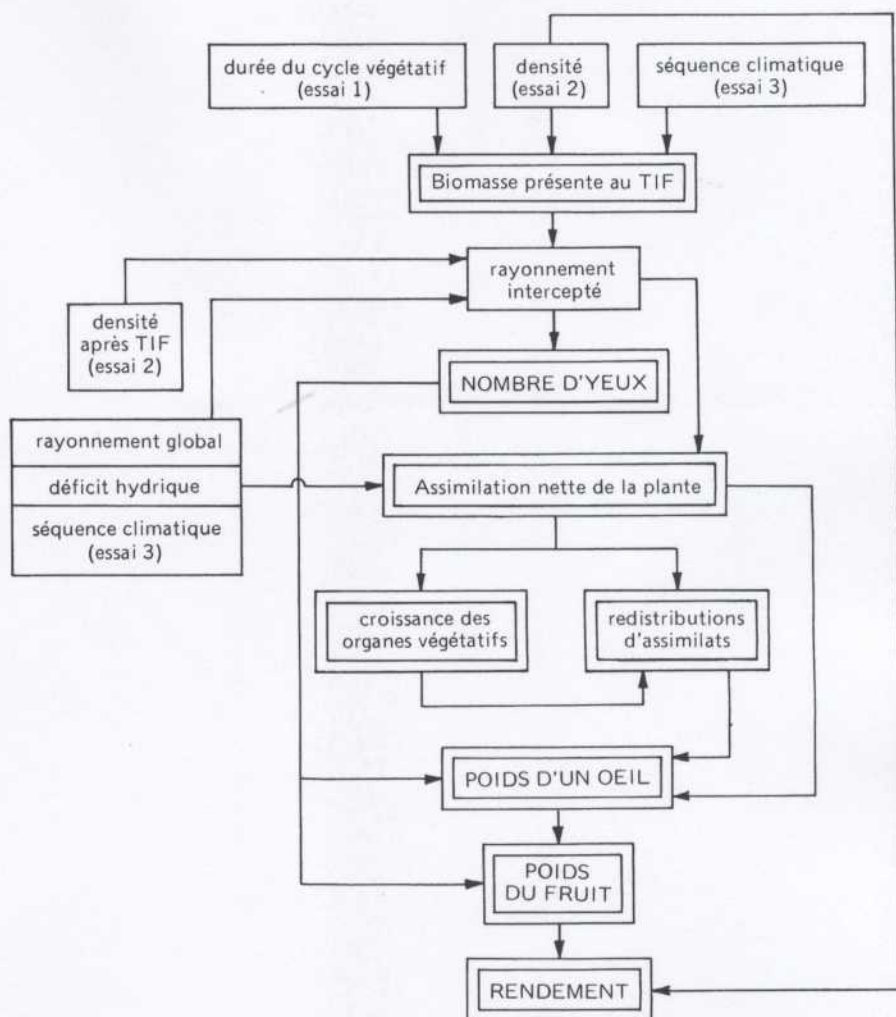


FIG. 2 • RELATIONS ENTRE L'ELABORATION DU RENDEMENT ET LES SOURCES DE VARIATION INTRODUITES PAR LES ESSAIS.

nisme du poids de fruit. La mise en évidence d'une relation hyperbolique entre la biomasse présente à l'induction florale et le poids de fruit (figure 3) sous-entend l'existence de différences dans l'affectation des assimilats, fonction du niveau de développement atteint par les plants à l'induction florale. Ainsi, une mobilisation accrue de réserves en provenance des organes végétatifs apparaît lorsque la biomasse, à l'induction florale, est augmentée. Ce mécanisme de régulation semble régi par les variations du différentiel entre la source et le puits lorsque la biomasse à l'induction florale varie. Cette étude a permis de caractériser le comportement de croissance de plants d'ananas d'âges différents. Des études complémentaires, précisant la réutilisation des assimilats stockés permettraient de prévoir le rendement d'un peuplement d'ananas dans une gamme de conditions plus large.

• Relations de compétition entre plantes.

Comme l'indiquent les résultats précédents, le poids de matière sèche à l'induction florale peut être utilisé comme indicateur du rendement. Les conditions post-induction

florale sont toutefois susceptibles d'interférer sur cette relation, restreignant ainsi ses conditions d'utilisation.

Afin de vérifier cette hypothèse, deux peuplements de densités différentes ont été éclaircis au moment de l'induction florale, modifiant ainsi les conditions d'éclaircissement dans le couvert (MALEZIEUX, 1990 b).

Dans le cas des deux densités de départ, la production totale de matière sèche post-induction florale ainsi que la production utile sont largement influencés par l'éclaircissement. Ainsi, alors que la densité de départ conditionne la production de matière sèche à l'induction florale et en grande partie le nombre d'yeux par plante, la croissance de la plante après l'induction florale dépend du rayonnement disponible. Le poids du fruit dépend de la taille du puits (nombre d'yeux) mais également du niveau de remplissage (PO), fortement conditionné par le rayonnement disponible par plante. La relation entre le poids de matière sèche à l'induction florale et le rendement doit ainsi être révisée en fonction des conditions d'éclaircissement durant la phase de fructification.

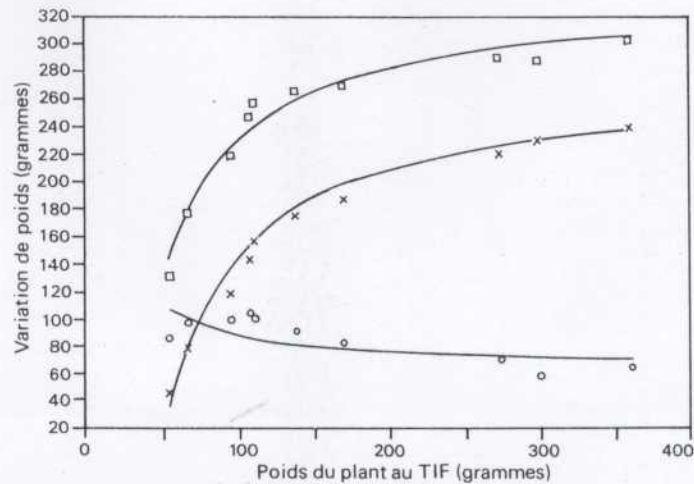


FIG. 3 • ACCROISSEMENT PONDERAL DE LA PLANTE ENTIERE (□), DU FRUIT (x), DES ORGANES VEGETATIFS (o), ENTRE TIF ET RECOLTE, EN FONCTION DE LA MATIERE SECHE AU TIF.

Modèles : $Q_t = -10452/PPTIF + 335$ ($r^2 = 0,95$; $n = 10$)
 $PF = -12871/PPTIF + 272$ ($r^2 = 0,99$; $n = 10$)
 $Q_v = Q_t - PF$

• Elaboration du rendement et séquence climatique.

L'influence du climat sur la croissance et l'élaboration du rendement de l'ananas a été étudiée au champ sur 72 parcelles caractérisées par des séquences climatiques différentes (MALEZIEUX, 1990 b).

Les variations de rendement résultent à la fois du nombre d'yeux et du poids moyen des yeux. La variabilité climatique induit en premier lieu des différences de croissance durant la phase végétative, entraînant des potentialités différentes de rendement. Durant la phase de fructification, des conditions climatiques défavorables sont susceptibles de réduire le nombre de sites accumulateurs (nombre d'yeux par inflorescence) et le niveau de remplissage du fruit (poids de l'oeil). Le rayonnement incident et le stress hydrique sont, dans les conditions de Côte d'Ivoire, les facteurs prépondérants agissant sur ces mécanismes. Un antagonisme apparaît en fin de phase de fructification entre le remplissage du fruit et la croissance des organes végétatifs : le poids de l'oeil dépend du niveau potentiel de réserves utilisables dans la plante mais également de la capacité de la plante à mobiliser ces réserves. Le rayonnement incident et le stress hydrique régissent pour une grande part le schéma de répartition des assimilats.

La mise au point d'un modèle de simulation de croissance.

La prévision du rendement constitue en agriculture un impératif majeur, souvent difficile à réaliser. En Côte d'Ivoire, l'analyse d'une série chronologique de rendement obtenus en culture d'ananas, établie en l'absence de facteurs limitants d'ordre minéral ou parasitaire, a pu mettre en évidence l'existence d'une très forte variabilité imputable au climat (MALEZIEUX, 1988, 1990 d).

SEBILLOTTE (1978, 1987) a montré la nécessité d'analyser le déterminisme spécifique et le rôle de chacune des

composantes du rendement afin de rendre compte des rendements obtenus. Dans cette optique, on a pu mettre en évidence le rôle déterminant de la biomasse aérienne présente au moment de l'induction florale sur la fixation des composantes du rendement (MALEZIEUX, 1988).

La modélisation de la croissance de la plante durant la phase végétative, permettant de déterminer la biomasse aérienne produite à un instant t en fonction des caractéristiques principales du climat, constitue donc un préalable indispensable à toute prévision du rendement.

Le climat du sud de la Côte d'Ivoire où s'étendent les cultures d'ananas est caractérisé par de fortes variations du rayonnement solaire au cours de l'année et par un déficit hydrique important à certaines périodes. Au contraire, les températures et l'hygrométrie varient relativement peu et se situent à un niveau proche de l'optimum.

L'importance de l'interception du rayonnement solaire dans les variations de production de biomasse a déjà été mise en évidence par de nombreux auteurs (MONTEITH, 1972 ; GALLAGHER et BISCOE, 1978 ; VARLET-GRANCHET, 1982 ; GOSSE *et al.*, 1986). Sur l'ananas, plante à métabolisme crassulacéen (CAM), CREWS *et al.*, (1975), NOSE *et al.*, (1977) ont pu montrer l'effet positif de l'intensité lumineuse sur l'assimilation du carbone. Par ailleurs, FLEISH (1988) a montré le rôle de l'interception du rayonnement solaire sur la croissance en phase végétative.

Malgré une certaine adaptation à la sécheresse liée à une ouverture nocturne des stomates et à une forte résistance stomatique qui déterminent de faibles évaporations (EKERN, 1965 ; NEALES *et al.*, 1968 ; COTE, 1988), le déficit hydrique apparaît comme un facteur limitant important de la croissance dans les conditions de Guinée et de Côte d'Ivoire (PY, 1965 ; COMBRES, 1983 ; MALEZIEUX, 1988).

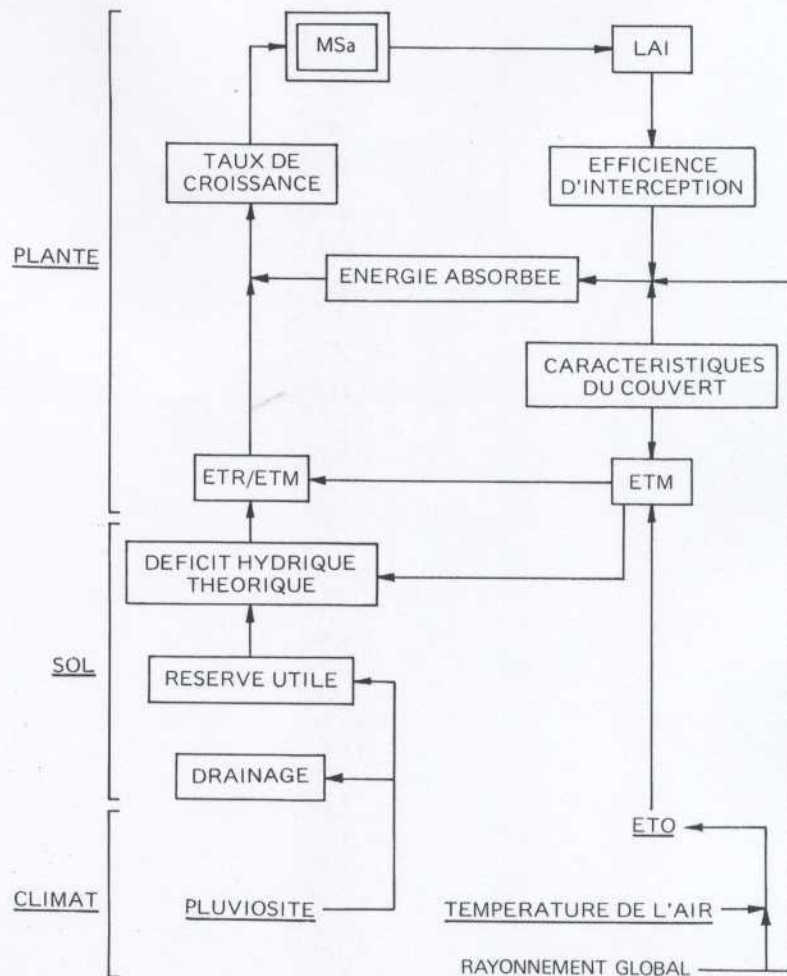


FIG. 4 • SCHEMATISATION DU MODELE DE PRODUCTION DE MATIERE SECHE.

Dans l'optique d'établir un modèle de prévision de la production en culture d'ananas, on peut donc à priori privilégier les deux variables climatiques, rayonnement solaire et déficit hydrique, variables par ailleurs prépondérantes d'une manière générale dans les processus de production de matière sèche.

Dans un premier temps, la production potentielle de matière sèche dans un couvert d'ananas en phase végétative a été simulée à partir d'un modèle de conversion de l'énergie interceptée en matière sèche (modèle M1).

A partir de l'hypothèse selon laquelle la production de matière sèche instantanée est fonction de l'évapotranspiration relative ETR/ETM , un sous-modèle estimant l'efficacité photosynthétique du couvert à partir du calcul du déficit hydrique et de l' ETM est proposé.

Le couplage de ces deux modèles (modèle M2, figure 4) permet alors de simuler, dans les conditions de Côte d'Ivoire, la production de matière sèche d'un couvert d'ananas à partir des données du rayonnement global, de la pluviosité et de la température (MALEZIEUX, 1990 c). Le modèle a été validé sur des parcelles mises en place chaque mois pen-

dant six ans, représentant ainsi 72 séquences climatiques différentes (figure 5).

A partir de ce modèle, différentes simulations peuvent être effectuées afin de prévoir la production de matière sèche en phase végétative dans différentes conditions. Il est ainsi possible, par exemple, de simuler le gain de croissance obtenu par l'irrigation dans une zone de pluviosité donnée ou encore de prévoir la durée du cycle nécessaire pour obtenir une certaine biomasse dans des conditions de rayonnement et de pluviosité connues. Les conséquences pratiques peuvent ainsi être nombreuses.

Dans le cadre de la recherche agronomique, il est toujours difficile de relier entre eux des résultats établis dans des essais à des dates ou même des lieux différents. L'utilisation de ce modèle permet, dans une certaine mesure, d'y remédier. La simulation peut permettre également la hiérarchisation ou la détection d'autres facteurs limitants non introduits dans le modèle. Un exemple en a été ici fourni par la mise en évidence et la quantification de l'effet négatif des fortes pluviosités durant le début de croissance du couvert.

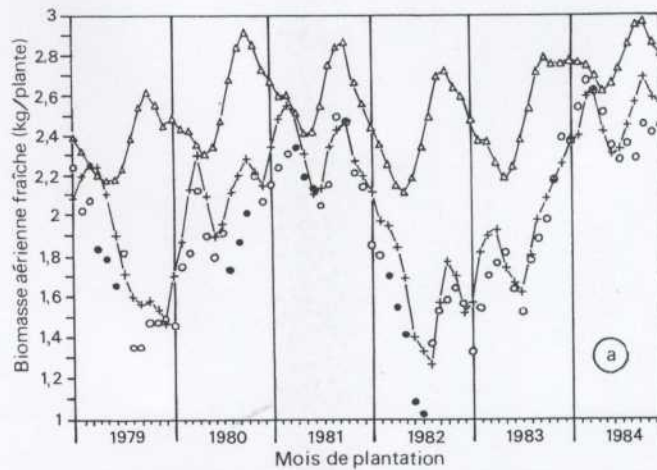


FIG. 5a • SERIE CHRONOLOGIQUE DE LA BIOMASSE AERIEENNE A 8 MOIS SUR LES 72 PARCELLES. VALEURS OBSERVEES AYANT SUBI (●) OU NON (○) UN EXCES D'EAU EN DEBUT DE CYCLE ET VALEURS SIMULEES PAR LES MODELES M1 (△) ET M2 (+).

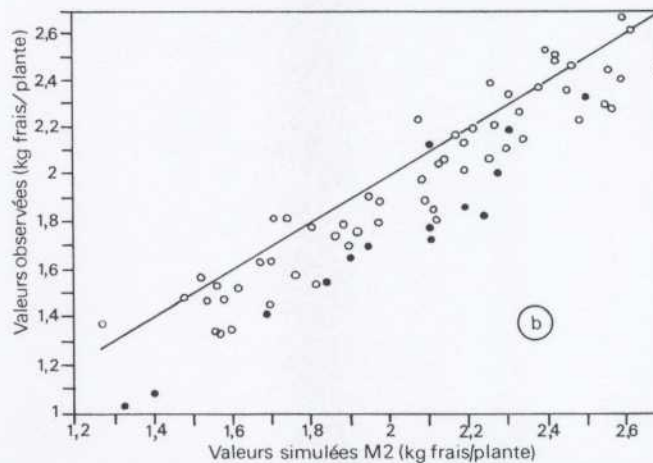


FIG. 5b • NIVEAUX DE BIOMASSE OBSERVES EN FONCTION DES VALEURS SIMULEES PAR LE MODELE M2. PARCELLES AYANT SUBI (●) OU NON (○) UN EXCES D'EAU. DROITE $Y = X$ (—).

UNE APPROCHE DU PARASITISME SOUTERRAIN : LES NEMATODES

La dynamique saisonnière des nématodes.

Les nombreuses études expérimentales menées au champ sur la station de l'Anguédedou en Côte d'Ivoire avaient depuis longtemps permis de se faire une idée générale de la dynamique de population de *P. brachyurus* en culture d'ananas dans cet environnement. Des ébauches de formalisation de lois générales avaient même été entreprises dans le passé (VILARDEBO et GUEROUT, 1976 ; SARAH, 1982). Ces connaissances avaient abouti à la constitution d'un calendrier de traitement en fonction de la date de plantation et de la durée du cycle (ANONYME, 1984).

Toutefois, ces études restaient très partielles car ne concernant que quelques dates privilégiées de plantation dans l'année (généralement les dates les plus favorables au développement rapide des populations de nématodes de façon à rendre compte de l'efficacité des traitements dans

les conditions extrêmes). Les études présentées ici et menées sur des plantations mensuelles nous permettent maintenant de mieux cerner la part qui revient au climat et celle qui revient au cycle de développement de la plante pour expliquer les dynamiques de population. Par ailleurs, en essayant de faire ressortir les facteurs explicatifs les plus influents, nous pouvons tenter une ébauche de modélisation de la dynamique de population des nématodes dans les racines d'ananas, avec des potentialités prédictives intéressantes du fait de la latence observée entre les facteurs explicatifs et la réponse de ces populations. Ainsi on peut espérer rapidement remplacer le calendrier de traitement fixe, car basé sur des moyennes générales, par un outil logiciel plus souple prenant en compte les caractéristiques réelles du climat au moment de prendre la décision.

De cette première analyse, on peut déjà tirer quelques conclusions sur les interférences entre les conditions clima-



Station de l'Anguédédou (Côte d'Ivoire) spécialisée dans les recherches sur ananas. Laboratoires, expérimentation et conditionnement.

tiques et le stade du plant. On admettait généralement qu'après le TIF, stade critique de la plante, les populations de nématodes avaient tendance à diminuer, du fait du vieillissement du système racinaire attaqué par les parasites avec quelques rares exceptions dues à des conditions hydriques très favorables (on faisait alors l'impasse sur les températures paraissant avoir un potentiel explicatif relativement faible) (VILARDEBO et GUEROUT, 1976 ; SARAH, 1982). Il apparaît qu'en fait on doit se montrer plus nuancé. Si les conditions climatiques sont globalement favorables les populations de nématodes restent à un niveau stable proche du maximum (entre 1000 et 1500 nématodes par gramme de racines) jusqu'à pratiquement la fin du cycle. Toutefois les problèmes posés par les conditions climatiques défavorables ont une influence beaucoup plus marquée en fin de cycle (disons à partir de TIF + 1 mois) sur un système racinaire vieillissant et une aptitude à la «régénération» de celui-ci amoindrie, mais non nulle.

Une ébauche de modèle, basée sur la détermination de courbes enveloppes a été réalisé (figure 6). L'évolution de la courbe calculée suit bien la courbe des valeurs observées et montre assez bien les tendances à la hausse ou à la baisse des populations en moyenne sur les 5 années considérées. Les valeurs calculées sont très supérieures aux valeurs observées ce qui n'est pas anormal puisque l'on considère que cette courbe prévoit en théorie du moins les maximums d'infestation possible à une époque donnée. Il restera ensuite à confronter ce modèle avec les données futures pour tester sa fiabilité et sa valeur prédictive.

On remarquera que par rapport aux études antérieures (VILARDEBO et GUEROUT, 1976 ; SARAH, 1982), la température, qui avait été laissée de côté, intervient pour moitié dans la contribution au modèle. Cet effet de la température n'est absolument pas aberrant en soi (il avait d'ailleurs été supposé antérieurement - SARAH, 1982) mais l'importance de sa participation est relativement surprenante à première vue, du fait des variations assez limitées au cours de l'année: amplitude de 5 à 6°C pour les maximums, et plus faibles encore pour les minimums sauf pendant la courte période d'Harmattan, fin décembre. Il faut toutefois remarquer que les variables climatiques sont

en grande partie corrélées : lorsqu'il pleut, le rayonnement et les températures baissent et inversement. Il n'est donc pas forcément évident de faire le lien entre les relations mathématiques observées et les relations biologiques réelles dans ce type d'expérimentation de terrain où l'on ne peut faire varier indépendamment ces facteurs.

● Conclusion.

L'utilisation du dispositif expérimental des plantations mensuelles s'est révélé extrêmement précieux pour définir les relations entre variables climatiques et les dynamiques de population de nématodes. Il reste encore beaucoup de travail à faire pour essayer de modéliser entièrement la dynamique de population dans la première phase du cycle qui correspond à la montée des populations. Une fois le maximum atteint on pourrait raisonner sur la dynamique annuelle des maximums, avec une petite réserve pour la fin du cycle où l'effet dépressif des facteurs défavorables se montre plus important. En fait cette dernière phase n'a que peu d'intérêt, autre que théorique, puisqu'on ne peut intervenir, avec les armes dont on dispose, sans risques de résidus dans les fruits.

Cette modélisation, complétée par l'étude de l'impact des populations (HUGON et MALEZIEUX, 1990) sur la production, ouvre la voie à une gestion plus rationnelle de la lutte contre les nématodes parasites des racines.

Quantification de l'impact des nématodes sur la croissance.

Il est reconnu qu'une plantation d'ananas qui ne reçoit pas de traitement nématicide voit son rendement chuter dès le premier cycle. Cette perte de rendement est souvent estimée à 30-40 p. 100 mais peut être plus élevée dans certaines conditions (SARAH, 1981).

Partant d'un système parasite inféodé aux racines, les répercussions sur le développement de la plante sont multiples avant d'arriver à une diminution du poids du fruit (critère de rendement économique pour le planteur d'ana-

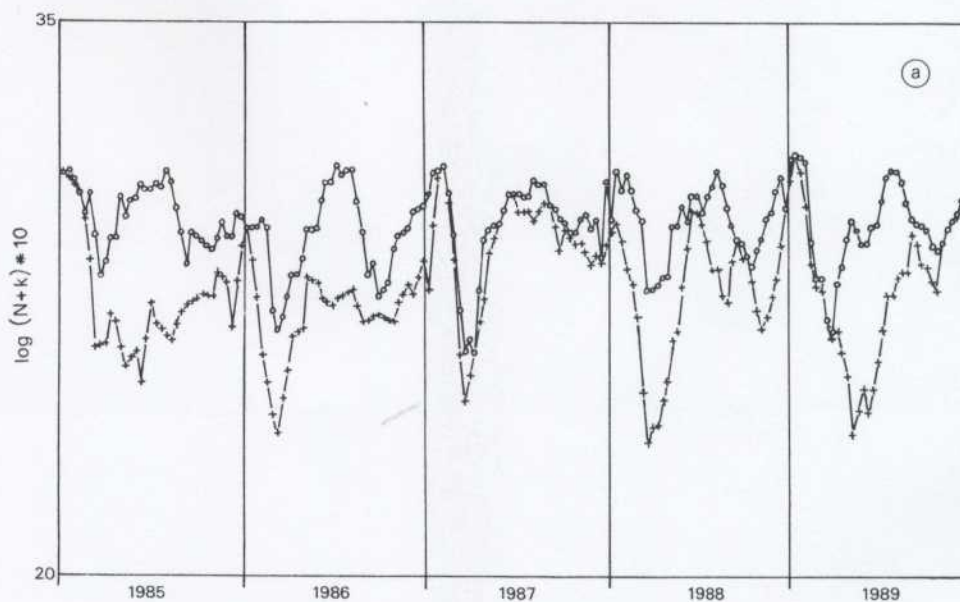


FIG. 6a • COMPARAISON DES MAXIMAS ESTIMES (○) PAR LA MODELISATION CLIMATIQUE AVEC LES VALEURS OBSERVEES (+).

N = nombre de nématodes par gramme de racines ; k = 10.

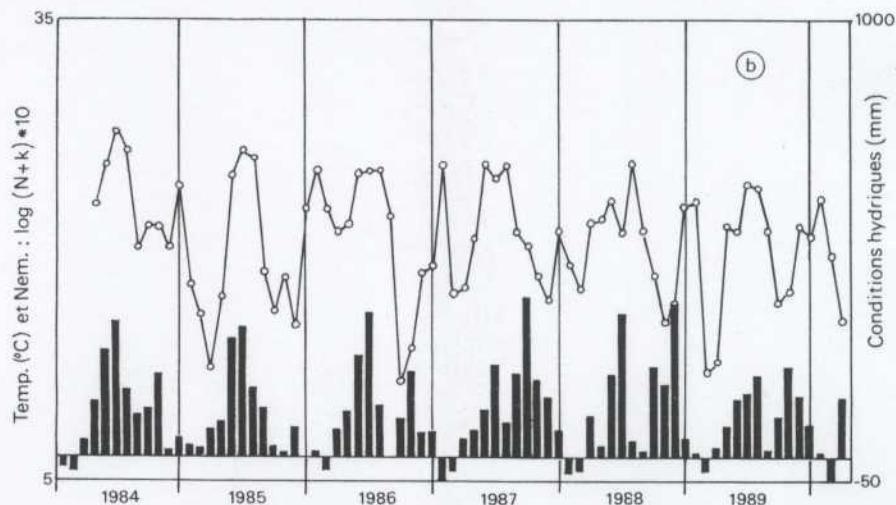


FIG. 6b • NOMBRE DE NEMATODES (○) ET CONDITIONS HYDRICIQUES (■). OBSERVATIONS 100 JOURS APRES PLANTATION.

nas). Le poids du fruit résulte en effet non seulement de la phase de remplissage final au cours de laquelle s'élabore physiquement le rendement mais également des phases antérieures au cours desquelles se mettent en place les surfaces captrices d'énergie, puis le nombre d'yeux (MALEZIEUX, 1988).

Dans les conditions de Côte d'Ivoire, l'ananas est planté et récolté toute l'année, pratiquement sans aucune interruption. En fonction des périodes de plantation, la séquence climatique subie par la culture varie, induisant des potentialités de croissance différentes qui modifient les relations présentées dans le schéma. Par ailleurs, le développement des nématodes est à la fois lié au stade de la culture et aux conditions d'humidité et de température du sol (VILARDEBO et GUEROUT, 1976 ; SARAH, 1982, 1990).

Afin de quantifier l'impact des nématodes sur le rendement, on étudiera l'influence de leurs populations sur certains critères déterminants dans le mécanisme d'élaboration du rendement de l'ananas (le niveau de développement atteint au moment de l'induction florale, le nombre d'yeux, le poids de l'oeil) en tenant compte des variations induites par le climat. Les essais ont été réalisés sur la station de Recherches fruitières de l'IRFA (Anguédédou) située en Côte d'Ivoire à proximité d'Abidjan (lat. 5°N). Soixante parcelles ont été mises en place mensuellement de janvier 1984 à décembre 1989. Chacune des parcelles est composée de deux zones distinctes : une partie reçoit un traitement nématocide alors que l'autre partie constitue le témoin sans protection nématocide. Les méthodes et techniques ont été décrites (HUGON et MALEZIEUX, 1990).

• Traitements nématicides.

Un traitement de plantation (TP) et un traitement de rappel (TR) sont faits sur chaque parcelle. Des modifications ont été apportées en cours d'essai et les différents produits utilisés sont reportés dans le tableau 1.

Des mesures de poids de feuilles D au TIF, poids du

plant entier au TIF ainsi que les poids de fruits, de couronnes et le nombre d'yeux, sont également effectuées à la récolte.

Afin de caractériser le niveau d'infestation subi par une parcelle à un stade donné, on a calculé la surface de la courbe d'évolution des populations entre le premier prélèvement et le stade choisi (méthode des trapèzes). Cette mé-

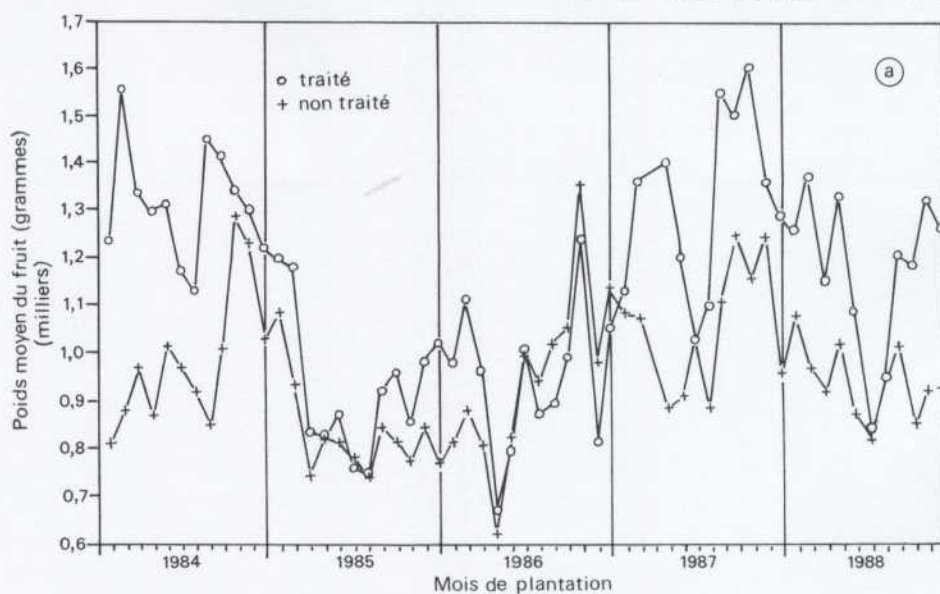


FIG. 7a • POIDS MOYEN DU FRUIT. SERIE CHRONOLOGIQUE.

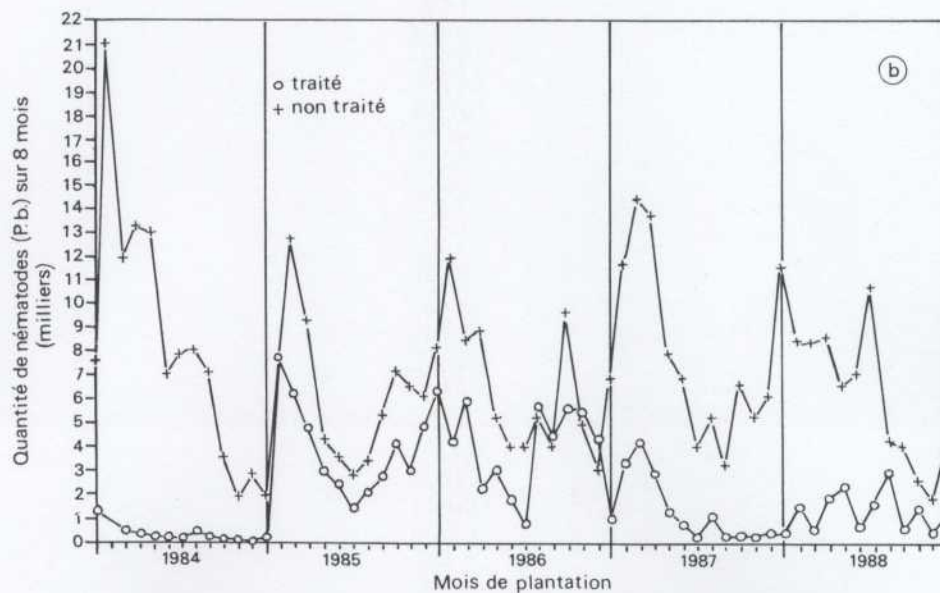


FIG. 7b • QUANTITÉ DE NEMATODES SUR 8 MOIS (VARIABLE NEM).

TABLEAU 1- Nématicides utilisés.

Année de plantation	Matière active		Doses/pied	
	TP	TR	TP	TR
1984	Dibromoéthyl	Phénamiphos	0,66 ml	0,40 ml
1985-1986	Phénamiphos	Phénamiphos	0,20 ml	0,40 ml
1987-1988	Dichloropropène	Phénamiphos	2,50 ml	0,40 ml

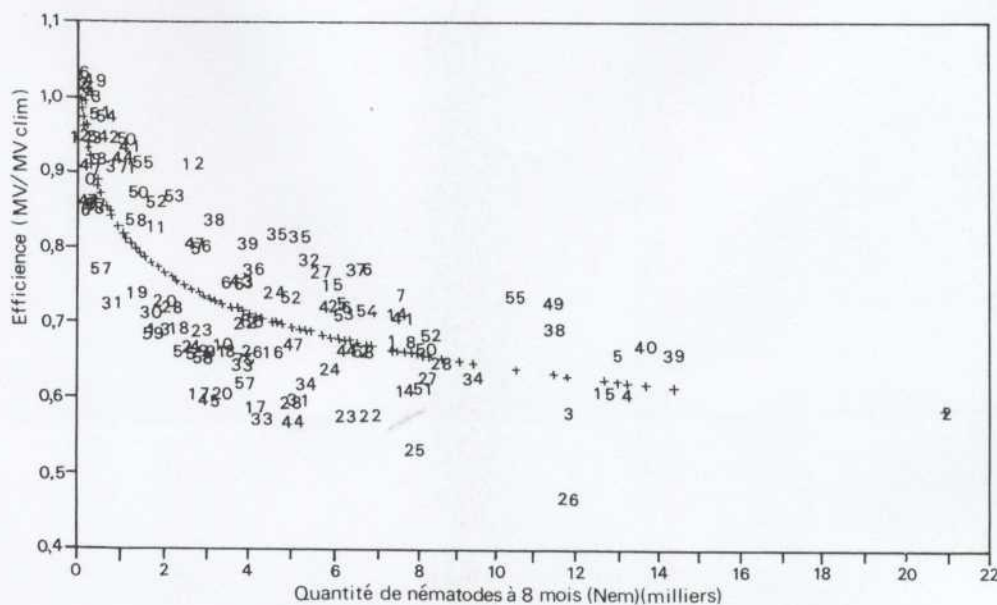


FIG. 8 • IMPACT DES NEMATODES SUR LA CROISSANCE AERIENNE.
(indication du numéro d'identification de la parcelle, fonction de la date de plantation).

thode permet de tenir compte de l'ensemble des mesures effectuées pendant la phase d'étude. Deux stades ont été retenus : l'induction florale (P + 8 mois), qui marque la fin de la phase végétative, et le stade P + 11 mois (dernier prélèvement) qui coïncide avec le début de remplissage du fruit.

L'examen détaillé des variations des composantes de rendement de l'ananas lors de cet essai de longue durée ayant déterminé des conditions d'infestation en nématodes différentes, confirme l'importance des attaques de ce parasite sur le rendement (figure 7). En premier lieu, les infestations de nématodes se caractérisent par un effet dépressif sur la croissance végétative. Pour une même longueur de cycle, les surfaces photosynthétiques au TIF sont alors diminuées, entraînant une réduction du nombre d'yeux et du poids de l'oeil.

L'explication des variations de production ne peut toutefois pas être réduite au seul problème parasitaire. Il apparaît en effet nécessaire de prendre en compte l'ensemble des phénomènes parasitaires et climatiques pour inter-

préter la variabilité des rendements. Pour ce faire, la croissance végétative de l'ananas a été simulée en l'absence de facteur parasitaire à partir d'un modèle climatique établi par ailleurs (MALEZIEUX, 1990 c). On peut alors supposer que la croissance observée en présence de nématodes (MV) peut s'écrire :

$$MV = e * MV_{clim}$$

MV_{clim} représentant la croissance simulée par le modèle climatique et e un paramètre lié au niveau d'infestation en nématodes, e correspond alors au rapport entre le niveau de croissance observé à 8 mois et celui simulé par le modèle climatique. Une forte liaison apparaît entre cette variable d'efficacité et le cumul de nématodes sur le cycle (figure 8).

Cette approche quantifiée, outre l'aide qu'elle est susceptible d'apporter pour le diagnostic de certaines situations, permet une meilleure connaissance du système ananas-nématodes-environnement, ouvrant ainsi la voie à la recherche d'itinéraires techniques mieux adaptés aux systèmes de production.

CARACTERISATION DU SYSTEME RACINAIRE DE L'ANANAS AU CHAMP : RELATION AVEC LE TRAVAIL DU SOL

En culture d'ananas, une hétérogénéité de la structure du sol couplée à un milieu asphyxique limite la prospection du sol par le système racinaire. Pour assurer un bon développement du système racinaire de l'ananas, le travail du sol doit idéalement créer un état physique du profil cultural présentant le moins de discontinuités structurales possible.

L'impact de différentes techniques de travail du sol sur l'état physique du profil cultural et sur la prospection racinaire de l'ananas a été étudié à la Martinique en sols peu

évolués dérivés de cendres et ponces, caractérisés par une texture sableuse et riche en matière organique.

L'évaluation de l'état structural a été réalisée au cours du cycle cultural à partir d'observations qualitatives basées sur le type de motte (MANICHON, 1982) et de mesures quantitatives effectuées sur les sols (densité apparente, courbes succion-teneur en eau, test Proctor ...) et sur les racines (longueur, poids frais et sec, ramifications, p. 100 de pointes blanches, etc.).

La proportion de terre fine est maximale après labour. L'utilisation du rotavator et de la billonneuse vise à obtenir un horizon superficiel ameubli pour assurer une bonne croissance du système racinaire. C'est effectivement ce que l'on observe mais cet effet concerne uniquement le billon, où la terre présente un foisonnement important. A l'échelle du profil cependant, on mesure une diminution du pourcentage de terre fine en raison d'un tassement relatif des horizons culturels sous-jacents suite à ces deux interventions. Corrélativement, on observe une augmentation des mottes Δ à faible macroporosité interne et une quantité équivalente des mottes Γ à macroporosité interne élevée. Une humidité trop élevée est vraisemblablement à l'origine de cette évolution de l'état structural.

Après mise en culture, la reprise en masse des horizons sous-jacents s'accroît progressivement jusqu'à l'hormonage (TIF), vraisemblablement.

Simultanément, on observe un tassement progressif dans le billon, la densité apparente du substrat augmentant de 0,6 (plantation) à 1,0 g/cm³ (TIF). Les observations réalisées sur le système racinaire indiquent une augmentation du poids sec, mais une diminution importante des ramifications et de la proportion de «pointes blanches», particulièrement pour la période comprise entre 4 mois après plantation et le TIF. Cette dégradation du système racinaire peut être liée à une diminution de l'aération des horizons prospectés ou à des causes parasitaires, non étudiées ici.

Cette évolution défavorable de l'état physique du profil cultural est vraisemblablement liée aux passages des engins en conditions humides et aux interactions sol-climat (alterances dessiccation/humectation). Elle est due à l'importante sensibilité au compactage de ces matériaux sableux, telle que mesurée par les essais Proctor.

En résumé, l'action des différents engins agricoles a engendré des états structuraux dont les surfaces varient au cours du cycle de la culture. Ces états structuraux varient en fonction de l'état hydrique du sol au moment de l'intervention.

L'accroissement de la densité apparente de la terre fine signifie une réduction du volume apparent. L'espace poral des agrégats diminue.

Le comportement hydrique des sols a été analysé au laboratoire puis au champ. Les courbes de répartition de l'espace poral en fonction du pF montrent que l'indice des vides est supérieur pour la terre fine, faible pour les mottes Δ et intermédiaire pour les mottes Γ . Par ailleurs, on montre que le spectre poral des mottes Δ est principalement constitué de micropores.

L'analyse des états structuraux des profils en terme d'indices des vides, d'eau et d'air, permet de suivre l'évolu-

tion de la couche de sol travaillée au cours du cycle.

L'étude du comportement hydrique du sol permet de caractériser l'état hydrique et l'atmosphère du sol dans lequel l'ananas croît. Grâce au calcul des surfaces, on constate que la part des mottes Δ augmente au cours du cycle cultural. De plus, les conditions de prélèvement des échantillons sont le plus souvent en conditions asphyxiques. La combinaison de ces deux facteurs peut difficilement créer un milieu favorable à la croissance racinaire de l'ananas.

Il apparaît vraisemblable que :

- la faible exploration du système racinaire de l'ananas en profondeur soit liée à la présence d'horizons compactés à faible aération,
- le tassement du billon au cours du cycle de culture favorise une mortalité précoce des racines secondaires (ramifications), à moins qu'un facteur d'origine biologique y contribue également (parasitisme tellurique, monoculture),
- l'itinéraire technique puisse être amélioré en vue d'assurer une meilleure prospection racinaire en profondeur et une meilleure permanence des effets du travail du sol.

En sol sableux, la charrue à disques crée un état structural du sol excessivement émiétté, quelle que soit la consistance de sol (dure, friable ou semi-plastique). Si l'exploitant n'a pas d'autres possibilités, il doit veiller à réduire la vitesse d'avancement du tracteur. Une alternative est l'emploi de la charrue à socs qui assure un enfouissement plus profond (machine largement utilisée en Côte d'Ivoire).

On peut également faire appel aux chisels. Les meilleurs résultats sont obtenus sur un sol à consistance friable. Ces outils sont utilisés pour enfouir la matière végétale et émietter le sol. Le degré d'émiettement est fonction de l'écartement des dents, de la flexibilité des étançons et de la consistance du sol. Un faible écartement des dents, une vitesse d'avancement élevée, créera un émiettement maximal du sol.

Un simple sous-solage à 3 dents peut également être réalisé. Il a pour but de briser les couches profondes (horizons compactés, semelles de labour) et de fissurer toute la masse de sol. Il doit être effectué sur un sol à consistance friable pour que celui-ci se fragmente aisément. L'état physique du sol obtenu à la fin de l'opération culturale est un ameublissement et une porosité abondante dans la couche de sol travaillée.

Une bonne adéquation du système de culture avec l'action des facteurs climatiques et les caractéristiques agronomiques de l'ananas contribuera à créer un état physique du sol favorable et permettra ainsi à l'ananas d'exprimer toutes ses potentialités.

CONCLUSION GENERALE

Les différents travaux présentés ici ne constituent que quelques aspects des recherches entreprises sur l'ananas à l'IRFA en Agronomie, Physiologie et en Défense des cultures.

Ayant tous en commun la recherche d'un meilleur contrôle de l'environnement, ils révèlent l'intérêt, dans l'objectif de construire des itinéraires techniques performants adaptés aux conditions pédo-climatiques, d'adopter une démarche intégrant l'ensemble du système plante-milieu-techniques.

Sur le plan des connaissances, on cherche à prédire la production d'un peuplement ou la croissance d'une plante à partir des conditions du milieu. Cette démarche, qui sous-entend l'élaboration de modèles, peut être abordée à différentes échelles. Bien souvent, il sera possible de répondre aux questions des agriculteurs par des approches macroscopiques pour lesquelles la connaissance «intime» des phénomènes mis en jeu serait, dans un premier temps, inutile. Dans des conditions ou les paramètres, moins nombreux, sont mieux maîtrisés (*in vitro*, par exemple), l'étude du système photosynthétique ou du fonctionnement de la racine au niveau cellulaire peut apporter rapidement des

améliorations concrètes. Bien souvent, ces différents maillons qui correspondent à des échelles d'étude différentes sont encore difficiles à articuler entre eux. Les travaux exposés ici peuvent en témoigner : les liens entre la physiologie de la photosynthèse et les modèles de croissance développés au champ sont encore ténus. De même, les relations entre la dynamique de population de certains parasites (les nématodes par exemple) et la physiologie de la racine et de ces parasites sont mal connues. Si, à terme, il est important que les modèles macroscopiques puissent prendre en compte les mécanismes élémentaires de la physiologie de la plante, l'agronome doit garder à l'esprit l'objectif final de ses recherches. De nombreux paramètres régissant les mécanismes élémentaires de la plante ne sont pas économiquement mesurables au champ. Par contre, la prise en compte d'actes techniques dans les modèles de croissance, démarche peu usitée, sera, à l'avenir, très prometteuse pour l'agriculteur.

La mise au point d'itinéraires techniques adaptés aux conditions pédo-climatiques et socio-économiques des régions dans lesquelles nous intervenons, finalité de notre recherche, passe donc par l'adoption d'approches nouvelles menées à la fois au champ et en conditions contrôlées.

Les travaux présentés ici sont développés dans les documents suivants :

COTE (F.X.). 1988.

Photosynthèse et photorespiration d'une plante à métabolisme acide crassulacéen : *Ananas comosus* (L.) MERR.
Etude des échanges gazeux.
Thèse de doctorat de l'Université de Toulouse.

HUGON (R.) et MALEZIEUX (E.). 1990.

Impact des nématodes sur le rendement de l'ananas : essai de quantification.
R.A. IRFA, Doc. interne n° 28.

IKAN (F.). 1990.

Caractérisation du système racinaire de l'ananas au champ : relation avec le travail du sol.
Mémoire de fin d'études. Université catholique de Louvain La Neuve. Faculté des sciences agronomiques.

MALEZIEUX (E.). 1988.

Croissance et élaboration du rendement de l'ananas (*Ananas comosus* L. MERR.).
Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon.

MALEZIEUX (E.). 1990 b.

Relations entre les processus d'accumulation de la matière sèche et l'élaboration du rendement chez l'ananas.
I.- Schéma d'analyse de l'élaboration du rendement.
R.A. IRFA, Doc. interne n° 69.
II.- Le rôle de la biomasse présente à l'induction florale.

R.A. IRFA, Doc. interne n° 70.

III.- Le rôle de la compétition intraspécifique.

R.A. IRFA, Doc. interne n° 71.

IV.- Séquence climatique et élaboration du rendement.

Doc. interne.

MALEZIEUX (E.). 1990 c.

Mise au point d'un modèle de prévision de production pour une culture d'ananas.

I.- Modélisation de la croissance en phase végétative.

R.A. IRFA, Doc. interne n° 12.

MALEZIEUX (E.). 1990 d.

Analyse de la variabilité des rendements d'ananas en Basse Côte d'Ivoire.

I.- Mise en évidence des fluctuations saisonnières du rendement et de certains facteurs liés à la qualité du fruit.

R.A. IRFA, Doc. interne n° 13.

MALEZIEUX (E.). 1990 e.

Interception du rayonnement solaire par un couvert d'ananas. Relation avec l'indice foliaire.

R.A. IRFA, Doc. interne n° 38.

SARAH (J.L.). 1990.

Dynamique saisonnière des populations de *P. brachyurus* en plantation d'ananas.

R.A. IRFA, Doc. interne n° 32.

BIBLIOGRAPHIE

BOUFFIN (J.), CANEILL (J.), MEYNARD (J.M.) et SEBILLOTTE (M.). 1981.

Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne crayeuse.
I.- Protocole et méthode d'étude d'un problème technique régional
Agronomie, 1 (7), 749-758.

BOUFFIN (J.). 1990.

L'ananas en Afrique du Sud.
R.A. IRFA, Doc. n° 1.

COMBRES (J.C.). 1983.

Bilan énergétique et hydrique de l'ananas.
C.R. Activités IRFA.

CREWS (C.E.), VINES (H.M.) and BLACK (C.C.). 1975.

Post illumination burst of carbon dioxide in crassulacean acid metabolism plants.
Plant Physiol., 55, 652-657.

- DUCELIER (D.). 1990.
Situation de la culture de l'ananas à la Réunion.
R.A. IRFA, Doc. n° 37.
- EKERN (P.C.). 1965.
Evapotranspiration of pineapple in Hawaii.
Plant Physiol., 40, 736-739.
- FLEISH (H.). 1988.
Modeling pineapple plant growth and development.
Thesis of the University of Hawaii.
- GALLAGHER (J.N.) and BISCOE (P.V.). 1978.
Radiation absorption, growth and yield cereals.
J. of Agric. Sci., Camb., (91), 47-60.
- GOSSE (G.), VARLET-GRANCHER (C.), BONHOMME (R.),
CHARTIER (M.), ALLIRAND (J.M.) et LEMAIRE (G.). 1986.
Production maximale de matière sèche et rayonnement intercepté
par un couvert végétal.
Agronomie, 6 (1), 47-56.
- GUEROUT (R.). 1975.
Nematodes of pineapple.
A review pans., 21, 2.
- LACOEUILHE (J.J.). 1990.
La culture de l'ananas au Zululand.
R.A. IRFA, Doc. n° 2.
- MALEZIEUX (E.). 1990 a.
L'ananas en Côte d'Ivoire : structure de la production.
R.A. IRFA, Doc. n° 45.
- MANICHON (H.). 1982.
Influence des systèmes de culture sur le profil cultural :
élaboration d'une méthode de diagnostic basée sur l'observation
morphologique.
Thèse, Paris-Grignon.
- MARIE-ALPHONSINE (P.). 1990.
Les petits planteurs d'ananas à la Martinique.
R.A. IRFA, Doc. n° 54.
- MONTEITH (J.L.). 1972.
Solar radiation and productivity in tropical ecosystems.
J. Appl. Ecol., 9, 747-766.
- NEALES (T.F.), PATTERSON (A.A.) and HARTNEY (V.J.). 1968.
Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation
and water loss in xerophytes.
Nature, 219, 469-472.
- NOSE (A.), SHIROMA (M.), MIYAZATO (K.), MURA YAMA (S.).
1977.
Studies on matter production in pineapple plants.
I.- Effects of light intensity in light period on the CO₂ exchange
and CO₂ balance of pineapple plants.
Jap. J. Crop. Sci., 46, 580-587.
- PINON (A.). 1990.
L'ananas à la Martinique.
R.A. IRFA, Doc. n° 4.
- PY (C.). 1965.
Approches pour combler le déficit en eau, principal facteur
limitant de la culture de l'ananas en Côte d'Ivoire.
Fruits, 20 (7), 315-329.
- PY (C.), LACOEUILHE (J.J.) et TEISSON (C.). 1984.
L'ananas, sa culture, ses produits.
Ed. Maisonneuve et Larose, Paris, 562 p.
- SARAH (J.L.). 1981.
Utilisation des nématicides endotherapiques dans la lutte contre
P. brachyurus (GODFREY), (Nematoda, Pratylenchidae) en culture
d'ananas.
I.- Activité préventive et curative sur les infestations racinaires par
application foliaire.
Fruits, 35 (12), 745-757.
- SARAH (J.L.). 1982.
Bilan des acquis dans la lutte chimique contre *Pratylenchus
brachyurus* en Côte d'Ivoire.
R.A. IRFA, Doc. interne n°16.
- SEBILLOTTE (M.). 1978.
Itinéraires techniques et évolution de la pensée agronomique.
C.R. Acad. Agric. Fr., 64, 906-914.
- SEBILLOTTE (M.). 1987.
Du champ cultivé aux pratiques des agriculteurs.
Réflexions sur l'agronomie actuelle.
C.R. Acad. Agric. Fr., 73 (8), 69-81.
- VARLET-GRANCHER (C.), BONHOMME (R.), CHARTIER (M.)
et ARTIS (P.). 1982.
Efficacité de la conversion de l'énergie solaire par un couvert
végétal.
Oecol. Plant., 2, 16, 2, 189-202.
- VILARDEBO (A.) et GUEROUT (R.). 1976.
Evolution des populations de nématodes dans les racines d'ananas
au cours du cycle de la culture.
R.A. IRFA.