AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Université Henri Poincaré, Nancy 1
Laboratoire de Physiologie Végétale
et Forestière - Equipe morphogénèse
BP 239
54506 Vandoeuvre -les - Nancy

CIRAD-FLHOR
BP 180
97455 Saint Pierre
Ile de la RÉUNION

INRA -Université Blaise Pascal
Laboratoire de Bioclimatologie
U.A. - PIAF
63039 CLERMONT-FERRAND

Thèse
présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy 1

U.F.R. : Sciences et Techniques Biologiques
Ecole doctorale : Biologie et Santé
Spécialité : Biologie végétale

par **Amon Petro MAERERE**

Etude de la ramification de deux cultivars d'Ananas (*Ananas comosus* (L.) MERR.) ; "Cayenne lisse" et "Queen victoria", en relation avec leur développement sous diverses conditions climatiques de l'île de la Réunion.

Volume 1 : Texte

Soutenue le 05 juin 1996 devant la commission d'examen :

Membres du jury :

Président	P. BARNOLA	Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy 1
Rapporteurs	J.L. REGNARD	Professeur, ENSA - Montpellier
	E. MALÉZIEUX	Directeur de Recherches, CIRAD-FLHOR, Montpellier
Examinateurs	R. RAGEAU	Chargé de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand
	J.C. PARGNEY	Maître de Conférences, Université Henri Poincaré, Nancy 1

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée à l'île de la Réunion au CIRAD-FLHOR, Saint Pierre, sous la direction de M. le professeur P. BARNOLA Laboratoire de biologie des ligneux, Université Henri Poincaré Nancy 1 et M. R. RAGEAU, INRA - Université Blaise Pascal (U.A. - PIAF) Clermont Ferrand. Sa réalisation a été assurée grâce à la participation financière du projet Franco-Tanzanian Horticulture Development Programme (FTHDP-HORTIP), Sokoine University of Agriculture, Morogoro, Tanzanie.

Je tiens à remercier M. J.P. GAILLARD, Directeur de recherches sur fruitiers tropicaux et M. P. MARTIN-PREVEL, ancien directeur Programme Ananas, CIRAD-FLHOR Montpellier, M. Y. BERTIN ancien directeur exécutif du CIRAD-FLHOR à la Réunion et M. C. DIDIER, qui lui a succédé, pour avoir voulu m'accueillir et me permettre d'effectuer ce travail dans leurs services.

Je remercie MM. P. BECU et L. URBAN chefs successifs du FTHDP-HORTIP et au travers eux l'ambassade de France à Dar-es-Salaam pour leur support financier et administratif. Mme M.C. MARCHAL, déléguée CIES à Nancy pour avoir attentivement géré ma bourse.

Je remercie vivement M. le professeur P. BARNOLA, Président du jury, et M. R. RAGEAU, pour le grand intérêt avec lequel ils sont suivis le déroulement de ce travail sur le terrain et au cours de la rédaction. Pour leur lecture critique du manuscrit et leurs suggestions qu'ont permet de le rendre plus intelligible.

M. le Professeur J.L. REGNARD, laboratoire d'arboriculture fruitière ENSAM - INRA Montpellier, M. E. MALÉZIEUX , CIRAD-FLHOR Montpellier, rapporteurs de ce mémoire, et M. J.C. PARGNEY, laboratoire de biologie forestière, Université Henri Poincaré, Nancy 1, pour avoir accepté de juger ce travail.

Je suis reconnaissant à tout le personnel du CIRAD-FLHOR Réunion, en particulier ; P. DESBOISVILLIERS, J.L. HOAREAU, B. ABUFERA, C. HOAREAU, J. HOAREAU, A. FRANC, et M. GRISONI, Anne-Marie EVAN, Maryse HOAREAU et Micheline BAPTISTE, pour leur assistances techniques diverses et leur amitié.

Je tiens à remercier M. et Mme LABACHE (de la découverte Sainte Marie), Lucette, Reynal et l'ensemble de leur famille, par leur bienveillance ont largement contribué à rendre agréable mon séjour à la Réunion.

Je ne saurais oublier le personnel et collègues (thésards) des laboratoires de biologie végétale et forestière de l'UHP, Nancy 1 qui m'ont bien accueil.

Afin, j'exprime mes gratitudes à mon épouse **Joyce**, mes enfants **Evelyne** et **Peter** pour leur patience.

Abréviations

AIA	Acide indole acétique
6-BAP	6-Benzylaminopurine
BPL	Site expérimental de Bassin Plat
CIRAD-FLHOR	Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement - Département des Productions Fruitières et Horticoles.
"CL"	Cultivar 'Cayenne lisse'
DMC	Délai moyen de croissance
DMD	Délai moyen de débourrement
GTP	Site expérimental de Grand Tampon
MAP	Mois après plantation
"QV"	Cultivar 'Queen victoria'
TIF	Traitement d'induction florale

SOMMAIRE

Page

INTRODUCTION 8

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

1. ECOPHYSIOLOGIE DE L'ANANAS
1.1 Classification et origine de l'ananas 10
1.2 Exigences climatiques 10
1.3 Anatomie et morphologie 12
1.3.1 La tige 12
1.3.2 Les feuilles 14
1.3.3 Les racines 15
1.3.4 L'inflorescence et la fructescence 16
1.3.5 Les rejets 18
1.4 En résumé 20

2. FORMATION DES REJETS ET LEUR EXPLOITATION AGRONOMIQUE
2.1 Formation des rejets et impacts agronomiques 21
2.2 Qualité agronomiques des rejets 22
2.3 En résumé 23

3. FACTEURS DÉTERMINANT LE DÉVELOPPEMENT DES REJETS
3.1 Facteurs génétiques 24
3.2 Facteurs environnementaux 24
3.2.1 Climat 24
3.2.2 Densité de plantation 25
3.2.3 Effets nutritionnels 26
3.3 Facteurs physiologiques 26
3.3.1 Les applications exogènes de molécules diverses et leur effet sur la production axillaire 26
3.3.2 Effet du niveau de croissance de la plante au moment de l'induction florale 27
3.3.3 L'inhibition corrélative 27
3.3.3.1 Caractéristiques générales 27
3.3.3.2 Mécanismes de l'inhibition corrélative 29
3.3.3.3 Croissance des bourgeons axillaires et mode de ramification 33
3.4 En résumé 34

4. MÉTHODES AGRONOMIQUES DE PRODUCTION DES REJETS
4.1 Technique de gougeage 36
4.2 Multiplication par fragmentation des tiges 36
4.3 Technique d'eclat des rejets 37
4.4 Multiplication par extraction des bourgeons 37

4.5 Technique de culture *in vitro*.....37
4.6 Multiplication par application du Chloroflurenol.....38
4.7 En résumé.....39

5. CONCLUSION.....39

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. DESCRIPTION DES SITES EXPÉRIMENTAUX
1.1 Généralités.....42
1.2 Climat.....42
1.3 Sol.....42
1.4 Agriculture.....43
1.5 Choix des sites.....43

2. MATÉRIEL VÉGÉTAL ET CONDUITE DES CULTURES
2.1 Matériel végétal.....44
2.2 Les parcelles expérimentales.....44
2.3 Conduite des parcelles.....45

3. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES
3.1 Suivi de la croissance des plantes
3.1.1 Observations et mesures *in situ*.....46
3.1.2 Mesure de la croissance avec destruction des plants.....47
3.2 Développement des bourgeons axillaires et émission des rejets
3.2.1 Formation des bourgeons axillaires.....48
3.2.2 Stades morphologiques de développement des bourgeons Axillaires.....48
3.2.3 Développement des bourgeons axillaires et émission des rejets.....48
3.3 Potentialité de croissance des bourgeons axillaires.....49
3.4 Traitements destinés a modifier la croissance et la ramification naturelles des plants.....50
3.4.1 Traitement des cayeux avant plantation avec des régulateurs de croissance.....51
3.4.2 Induction artificielle de la floraison.....51
3.4.3 Décapitation de l'axe primaire des plants.....52
3.4.4 Rabattage des feuilles.....53
3.4.5 Rabattage des racines au cours de la croissance végétative.....54

4. EXPRESSION DES RÉSULTATS.....54

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

1. ANALYSE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE CHEZ LES CULTIVARS "CL" ET "QV" SOUS DIVERSES CONDITIONS NATURELLES

1.1 Emission foliaire....55
1.1.1 Observations *in situ*....55
1.1.2 Observations destructives....56

1.2 Evolution du poids des plantes
1.2.1 Matière fraîche de la partie aérienne....57
1.2.2 Matière fraîche des organes de la partie aérienne....57
1.4 Evolution des stades phenologiques de la plante....58
1.5 Discussion....59
1.6 En résumé....60

2. LE DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS AXILLAIRES ET ÉMISSION DES REJETS
2.1 Etablissement d'une échelle phénologique de développement des bourgeons et application aux cultivars "CL" et "QV"....62
2.2 Dynamiques d'apparition des bourgeons....64
2.3 Evolution de la fréquence des différents stades de bourgeons et des rejets sur les plants....65
2.4 Gradient de développement de bourgeons axillaires le long de la tige....67
2.5 Emission et croissance des rejets
2.5.1 Nombre et différents types de rejets émis....68
2.5.2 Croissance des rejets....69
2.6 Discussion....70
2.7 En résumé....73

3. CAPACITÉ DE CROISSANCE DES BOURGEONS AXILLAIRES
3.1 Evaluation du DMC et du taux de croissance des bourgeons isoles....74
3.2 Evolution du DMC et des taux de croissance sur segments a deux bourgeons....75
3.3 Potentialité des bourgeons sur secteurs de tige entière....75
3.4 Discussion....75
3.5 En résumé....77

4. INTERVENTIONS SUR LES PLANTES DESTINÉES A MODIFIER LA DYNAMIQUE NATURELLE DE LA RAMIFICATION
4.1 Traitement des cayeux aux régulateurs de croissance....78
4.1.1 Effets des traitements sur la croissance....78
4.1.2 Composition des plantes en différents types de bourgeons et émission des rejets....80
4.1.3 Discussion....80
4.1.4 En résumé....81
4.2 Effet d'induction artificielle de la floraison
4.2.1 Efficacité des traitements à l'ethrel....81
4.2.2 Evolution en fréquence de différents stades de bourgeons....83
4.2.3 Le gradient de développement des bourgeons axillaires....84

4.2.4 Effet des différents TIF sur le nombre des rejets émis.....85
4.2.5 Croissance des rejets.....87
4.2.6 Discussion.....87
4.2.7 En résumé.....91

4.3 Destruction du méristème apical par gougeage
4.3.1 Réussite du gougeage.....91
4.3.2 Développement des bourgeons axillaires et émission des rejets.....92
4.3.3 Discussion.....93
4.3.4 En résumé.....95
4.4 Effet de rabattage des feuilles sur la croissance des plantes et l'émission des rejets
4.4.1 Croissance des plantes.....95
4.4.2 Émission des rejets.....96
4.4.3 Discussion.....97
4.4.4 En résumé.....98
4.5 Rabattage des racines
4.5.1 Croissance des plantes.....99
4.5.2 Émission des rejets.....100
4.5.3 Discussion.....100
4.5.4 En résumé.....101

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE.....102

PERSPECTIVES.....110

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....111

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La culture de l'ananas à l'île de la Réunion est basée essentiellement sur le cultivar "Queen Victoria". La conduite en plusieurs cycles successifs de production avec la même plante mère, pratiquée traditionnellement avec certains cultivars, est généralement avantageuse financièrement, dans la mesure où elle permet des économies de coûts de plantation et une diminution de la longueur des cycles. Cependant, l'application de ce système de culture à "Queen Victoria" reste encore trop onéreuse en raison du pouvoir élevé du cultivar à émettre des rejets. Alors que des cultivars comme Cayenne lisse ne produisent que de un à trois rejets à la fin du cycle végétatif, Queen Victoria, en produit beaucoup, jusqu'à 60 selon la longueur du cycle cultural. Chez ce cultivar, afin d'obtenir des fruits de calibres acceptables, un deuxième cycle de production exige une induction florale sélective selon la taille des rejets. Ce qui est incompatible avec une récolte programmée dans le temps à des fins commerciales. D'autre part, des techniques telles l'éclaircissage des rejets ou le rabattage des souches améliorent le calibre des fruits, mais ne débouchent que sur de faibles rendements tout en nécessitant des besoins en main-d'oeuvre élevés.

Des essais agronomiques ayant débuté en 1992 au CIRAD-FLHOR-RÉUNION montrent que la plantation à très haute densité (le double de celle préconisée habituellement) peut permettre d'augmenter la rentabilité économique du premier cycle, et évite de devoir en pratiquer un deuxième. Cependant, ce type de technique nécessite un savoir-faire qui, actuellement, n'est pas à la portée de tous les agriculteurs.

De ce fait, il a été considéré comme opportun de mener parallèlement des études sur la physiologie de l'ananas afin de mieux comprendre le déterminisme de sa capacité à émettre des rejets. Une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques est en effet la voie obligée pour mettre en place des itinéraires techniques adaptés au milieu en fonction du génotype avec le maximum de fiabilité.

Le problème posé est donc celui de la ramification de l'ananas. L'approche de son déterminisme passe par l'étude spatio-temporelle de la mise en place des ramifications, avec le développement des bourgeons axillaires donnant naissance à différents types de production appelé cayeux, happas et bulbilles. Chez l'ananas, espèce multipliée uniquement végétativement, ces productions constituent également le matériel végétatif utilisé pour les plantations. De plus, la connaissance du déterminisme de leur formation est aussi essentielle pour pouvoir mieux maîtriser le deuxième cycle de production surtout dans le cas de cultivars à possibilité élevée d'émission de rejets.

Notre travail a débuté en 1993, dans le cadre d'un programme de recherche du CIRAD-FLHOR sur l'amélioration phytotechnique de la culture de l'ananas. Ses objectifs étaient dans un premier temps de mettre en évidence les relations entre la croissance de l'axe primaire de la plante et l'émission de rejets, en comparant deux cultivars à morphogénèse contrastée. Ensuite de fournir des bases physiologiques permettant d'établir un itinéraire cultural capable d'assurer une meilleure maîtrise de la formation et de la croissance des rejets, afin d'avoir, dans un site donné, une meilleure productivité.

L'ensemble du travail a été réalisé au CIRAD-FLHOR, de l'Ile de la Réunion.

Le mémoire est présenté en quatre parties :

- Une revue bibliographique sur l'ananas : présentant une description et le fonctionnement de la plante et faisant le point sur les connaissances actuelles en relation avec certains aspects de la ramification chez les végétaux.
- Une description du matériel et des méthodes utilisées lors des expérimentations.
- Une présentation des résultats obtenus et leur discussion.
- Une discussion et conclusion générale accompagnée de perspectives.

ETUDE

BIBLIOGRAPHIQUE

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

1. ECOPHYSIOLOGIE DE L'ANANAS

1.1 CLASSIFICATION ET ORIGINE DE L'ANANAS

L'ananas, *Ananas comosus (L.) MERR.* est une chamaephyte de l'embranchement des monocotylédones appartenant à la famille des *Broméliacées.* Si la plupart des bromélides sont des plantes épiphytes, l'ananas est une plante herbacée vivace. Elle est originaire d'Amérique du Sud : le Bassin amazonien, la Guyane, l'Argentine, Panama et le Paraguay sont les centres majeurs d'origine *(COLLINS, 1948 ; GIACOMELLI et PY , 1981).* On y trouve encore une grande diversité avec des clones dont certains sont inclassables selon la clé de détermination usuelle *(DUVAL et al., 1995).*

De son aire d'origine, les premiers voyageurs et explorateurs européens amenèrent l'ananas dans les jardins botaniques en Europe, puis l'introduisirent dans différentes régions tropicales, où la plante s'est répandue au cours du 17ème siècle *(COLLINS, 1960).* A l'heure actuelle, sa culture est importante surtout entre 25° de latitude nord et sud.

L'espèce *Ananas comosus* comprend de nombreuses variétés, cultivars ou clones. En s'appuyant sur plusieurs caractéristiques morphologiques, les différents cultivars ont été répartis en cinq grands groupes : Cayenne, Spanish, Queen, Pernambuco et Perolera (tableau 1). Un inventaire présenté par *PY et al., (1987)*, montre que plus d'une soixantaine de cultivars appartenant à ces groupes sont cultivés dans le monde (tableau 2). Néanmoins, tous ne sont pas également répandus. Les cultivars du groupe Cayenne sont les plus cultivés au monde.

1.2. EXIGENCES CLIMATIQUES

La température est le principal facteur qui détermine l'aire de répartition de l'ananas. Etant assez sensible aux variations de la température, même dans la région intertropicale définie ci-dessus, l'ananas est principalement cultivé en zones de basse altitude, de préférence près des côtes où le climat océanique est moins variable. Des températures inférieures à 20°C ou supérieures à 36°C sont considérées comme défavorables à son développement *(BARTHOLOMEW et KADZIMIN, 1977).* L'ananas est souvent considéré comme une vraie xérophyte. Des adaptations morphologiques

Tableau 1: Les 5 groupes de cultivars de l'ananas et leurs principales caractéristiques

	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3	Groupe 4	Groupe 5
Dénomination du groupe	Cayenne	Spanish	Queen	Pernambuco	Perolera
Principales aires de cultures	Tous les grands centres de productions du monde.	Amérique Centrale	Afrique du Sud, Mascareignes, Australie	Brésil, Venezuela	Colombie, Equateur, Pérou
Formation des rejets - bulbilles - cayeux	-cultivars avec et sans - quelques cayeux	- nombre variable - quelques cayeux	- nombre variable, peu développées - très nombreux	- nombreuses, développées en couronne autour du fruit - rares et tardifs	- nombreuses, développées en couronne autour du fruit
Feuilles	- courtes et larges - extrémités seules épineuses vert pâle	- longues et étroites - épineuses vert-rougeâtre	- courtes et étroites - très épineuses, épines en "crochet" vert-rougeâtre	- longues et étroites - très épineuses rose-mauve	- longues et larges - non épineuses vert-pâle
Fruit : chair : . aspect à pleine maturité . fibrosité . couleur - saveur - coeur (diamètre)	 +ou- translucide - non fibreux - jaune pâle - sucré et acide - moyen	 - + ou - translucide - fibreux - blanchâtre - "épicé" moins sucré que Cayenne - supérieur à Cayenne	 - opaque - croustillant - jaune franc - moins acide que Cayenne - inférieure à Cayenne	 - translucide - non fibreux - blanchâtre à jaunâtre - moins acide que Cayenne - inférieure à Cayenne	 - opaque - croustillant - alternance radiale de jaune à jaune pâle - moins acide et moins sucré que Cayenne. Plus riche en acide ascorbique - semblable à Cayenne
Utilisations	-conserverie - export en frais - consommation locale	- export essentiellement en frais - consommation locale	- export en frais - consommation locale	- consommation locale	- export en frais - consommation locale

Source: *PY et al, 1987.*

diverses au niveau des racines et des feuilles lui permettent d'éviter une trop grande déperdition d'eau. Pour l'assimilation carbonée, il peut fonctionner soit selon un système de plante C3 en conditions climatiques favorables, soit selon un système CAM (Crassulacean Acid Metabolism) en conditions de photopériodes fortes et hydriques limitantes *(NEALES, 1975 ; BARTHOLOMEW et KADZIMIN, 1977 ; BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX, 1994).*

1.3. ANATOMIE ET MORPHOLOGIE

Une description anatomique détaillée des organes de l'ananas a été fournie par *KRAUSS (1948 ; 1949). OKIMOTO (1948)* et *MADHUSUDANAN et NANDAKUMAR (1985)* ont analysé l'inflorescence et l'apex. Des études fondamentales du développement de la plante *(SIDERIS et KRAUSS, 1937 ; PY, 1959)* ont été réalisées ainsi que celle de l'inflorescence *(TEISSON, 1973 ; BARTHOLOMEW, 1977).* Toutes les analyses ont été réalisées sur les cultivars du groupe Cayenne, et servent de référence dans la plupart des recherches.

Au stade adulte (peu avant la floraison naturelle), la plante (figure 1), mesure de 90 à 130 cm de haut. Elle s'inscrit dans le volume d'une toupie de 130 à 150 cm de diamètre à base aplatie *(KRAUSS, 1948)*, constituée d'une tige unique, de racines souterraines et aériennes, de feuilles emboîtées et de rejets chez certains cultivars.

1.3.1. La tige

La tige forme l'axe de la plante. Elle est visible extérieurement, seulement lorsque les feuilles et les racines sont enlevées. La tige de la plante adulte reste très courte, en forme de massue, mesurant 20 à 25 cm de longueur, d'un diamètre de 2 à 3,5 cm à sa base et de 5,5 à 6,5 cm dans la partie la plus large juste au-dessous du méristème terminal *(KRAUSS, 1948).*

Elle présente des noeuds marqués extérieurement et superficiellement par les cicatrices laissées par les feuilles une fois celles-ci enlevées. Les entre-noeuds sont très courts, leur longueur variant de 0,1 à 1 cm. Les plus courts sont ceux situés dans la partie proximale de la tige formée pendant une période de croissance ralentie correspondant à l'implantation du plant et dans la partie distale près de l'apex. Les entre-noeuds les plus longs se trouvent dans la zone médiane de la tige qui correspond à la zone dont la mise en place se fait en période de croissance rapide. La longueur assez limitée des entre-noeuds est la cause de l'emboîtement et du recouvrement complet de la tige par les feuilles.

Tableau 2: Inventaire des cultivars d'Ananas recensés par groupe

Groupe 1 Cayenne	Groupe 2 Spanish	Groupe 3 Queen	Groupe 4 Pernambuco	Groupe 5 Perolera
- Champaka 153 - Champaka 180 - Hilo - 53-116) - 59-656) hybrides - F 200) - Cayenne - G. -25 - G. -32-33 - Cayenne de Guinée - Baronne de Rothschild - Cayenne Guadeloupe - St Domingue Cayenne - Champaka - Queensland Cayennne - Typhones 1,2,3,4 et 5 - Cayenne d'Orienta - Sarawak - Kew	- Espanola Roja - 1-56 - 1-67 (hybride) Cabezona - Pina de Cumana - Pina de Anare - Singapore Spanish -Selangor Green - Nangka - Gandol - Betek - Masmerah - Castilla	- Natal Queen - V. C Queen - Ripley Queen - James Queen - Z. Queen - Mac Gregor - Alexandra - Common Rough -Mauritius -Comte de Paris - Victoria	- Pernambuco - Paulista - Boituva-Amarelo - Perola - Yupi - Abacaxi - Pan de Azucar - Sugar loaf - Eleuthera - Venezolana - Pina Valera - Papelon	- Milagrena - Perolera - Mariquita - Amarillo - Piampa -Manzana - Tachirense - Maipure - Bumanguesa - Rondon - Monte Lirio

Source: *PY et al., 1987*

Des coupes transversales et longitudinales (figure 2) montrent macroscopiquement que la tige dispose sur toute sa longueur (sauf au niveau de l'apex), de deux zones principales, appelées, par une analogie très discutable avec la structure des dicotylédones, l'écorce et le cylindre central *(KRAUSS, 1948)*. Le cylindre central est plus volumineux que l'écorce. Ce premier ainsi qu'une grande partie interne de l'écorce sont constitués de tissus parenchymateux traversés par des faisceaux vasculaires. Les cellules parenchymateuses contiennent de nombreux grains d'amidons, ce qui suggère que la tige a une fonction de réserve.

L'écorce et le cylindre central sont délimités par un tissu vasculaire typique des Broméliacées, produit par le méristème apical. Il est très mince ($\leq$ 1/3 mm), translucide dans la partie la plus jeune et subérisé dans la partie basse plus âgée de la tige *(KRAUSS, 1948)*.

La tige se termine par un méristème terminal et des méristèmes axillaires sont répartis sur toute sa longueur. Dans sa forme végétative, le méristème terminal a l'aspect d'un dôme relativement large. D'après *WEE et RAO (1979)*, la tunica comporte une seule couche cellulaire, tandis que le corpus en comprend d'une à trois.

Au cours de la croissance végétative le méristème terminal différencie continuellement des primordiums foliaires qui forment la structure foliacée de la plante. La croissance de la tige est marquée essentiellement par une prédominance de la croissance radiale sur la croissance de l'axe. En absence d'allongement des entre-noeuds la croissance en longueur est forcement très limitée *(MALEZIEUX, 1988)*.

1.3.2. Les feuilles

Les feuilles sont émises par le méristème terminal selon un plastochrone déterminé par les conditions environnementales de la croissance. La plante adulte comporte environ 70 à 80 feuilles *(KRAUSS, 1948)*. Elles sont disposées autour de la tige en spirale d'orientation droite ou gauche. En raison de leur nombre et de la petite dimension de la tige, elles forment une rosette dense de configuration spatiale érigée, dans laquelle les jeunes éléments (dont la plupart ne sont pas visibles extérieurement) sont situés au centre. La phyllotaxie de l'ananas a été établie comme étant de 5/13 *(KERNS et al., 1936 ; EKERN, 1968)*. Les feuilles ont une coloration qui varie selon le cultivar du jaune pâle au rose mauve. Elles ont une forme en gouttière, leur largeur diminuant graduellement de la base vers le sommet où elles se terminent par une pointe épineuse. Elles peuvent mesurer jusqu'à 100 cm de longueur et 7 cm de largeur à mi-longueur entre la base et la pointe. Selon les cultivars les bords du limbe peuvent être

entièrement épineux ou lisses. Etant donné le nombre important de feuilles par plante et leurs dimensions, l'ananas présente une surface foliaire totale élevée, estimée à 2,2 m² pour une plante de 3,5 kg *(PY, 1959)*.

L'anatomie de la feuille révèle des caractéristiques particulières. Sa face supérieure est recouverte d'une épaisse cuticule la rendant étanche, alors que la face inférieure est caractérisée par la présence d'un tissu aquifère très développé constituant un réservoir d'eau. Les deux faces de la feuille sont couvertes de trichomes, formant une couche plus épaisse sur la face inférieure. Les cellules de l'épiderme supérieur contiennent des anthocyanes. Celles de l'épiderme inférieur sont riches en grains de silice. Chez l'ananas les stomates sont localisés uniquement sur la face inférieure des feuilles, leur nombre et taille étant considérés comme faibles par rapport à beaucoup de plantes *(KRAUSS, 1949a)*. L'ensemble de ces caractères font que l'ananas a une transpiration assez faible, une grande capacité de stockage de l'eau et par conséquent une résistance remarquable à la sécheresse *(KRAUSS, 1949a ; SAKAI et SANFORD, 1980)*.

1.3.3. Les racines

Comme celui de beaucoup de monocotylédones, le système racinaire de l'ananas est adventif. L'origine des racines est le tissu séparant le cylindre central de l'écorce de la tige. Leur émission est acropète ; les plus vieilles étant les plus basses. On distingue habituellement deux types de racines : souterraines et aériennes. Les racines souterraines sont à géotropisme positif et se développent dans le sol. Elles assurent la fixation et l'alimentation en eau et en éléments nutritifs de la plante. Quoique certaines racines puissent pénétrer jusqu'à 60-90 cm de profondeur, l'essentiel du système racinaire souterrain reste assez superficiel, localisé dans les 15 à 20 cm de la surface *(KRAUSS, 1949b ; BLACK et PAGE, 1962)*.

L'émission des racines souterraines débute peu après la plantation et se poursuit tout au long de la vie de la plante *(HAINNAUX et RICAUD, 1977)*. L'émission et leur allongement dépendent essentiellement des conditions du milieu ainsi que de la nature du matériel planté. Dans un sol fertile l'allongement moyen serait d'environ 4 à 7 cm par mois durant les cinq premiers mois *(BONZON, 1969)*. Selon *SIDERIS et KRAUSS (1934)*, en culture hydroponique l'allongement varie de 21 à 31 cm par mois. Il serait d'autant plus important que le rejet planté est plus gros.

Les racines aériennes sont celles émises entre les feuilles vivantes. Elles s'enroulent tout autour de la tige sans se ramifier, ni pénétrer dans le sol. Elles restent assez courtes ne dépassant pas 10 cm de longueur *(KRAUSS, 1949b)*. Ces racines jouent

un rôle dans les échanges gazeux *(NEALES et al., 1980)*. Elles interviennent dans l'absorption d'une humidité, qui, sous forme de fines pluies ou de rosées, n'atteint jamais le sol et ne peut être captée par les racines souterraines *(BOWER, 1929 ; SIDERIS et KRAUSS, 1934)*. En outre, elles interviennent dans l'absorption des éléments nutritifs apportés en pulvérisations aériennes *(MARCHAL et PINON, 1980)*. Leur agéotropisme, à notre connaissance, n'a pas fait l'objet d'études approfondies.

1.3.4 L'inflorescence et la frutescence

Lorsque la plante atteint un certain stade de croissance végétative, la plante différencie naturellement une inflorescence. L'induction florale a lieu au niveau du méristème terminal. Le méristème apical est transitoirement initié en méristème floral. Ceci stoppe l'émission et la croissance des feuilles. Les ébauches foliaires déjà initiées à ce moment là n'ont qu'une croissance très limitée, et deviennent des bractées situées sur la partie de l'axe qui s'allonge alors, appelée pédoncule. La figure 3 montre la montée du pédoncule et le développement de l'inflorescence.

Plusieurs auteurs ont montré qu'en dehors du niveau de croissance atteint par la plante, la floraison est sous l'influence des facteurs climatiques. Elle serait favorisée par des conditions de jours courts, de faible ensoleillement et des températures nocturnes basses *(GOWING, 1961 ; PY, 1968 ; TEISSON, 1973)*. La longueur de la phase de croissance végétative allant de la plantation à l'initiation naturelle de l'inflorescence peut varier de 12 à 32 mois *(DODSON, 1968 ; GAILLARD, 1969)*. Elle est déterminée par la nature, l'état physiologique et le stade de développement du matériel de replantation d'une part, et d'autre part par les conditions environnementales influençant le développement de la plante. Généralement, elle varie en sens inverse de la température et de la taille des rejets de plantation *(BARTHOLOMEW et KADZIMIN, 1977)*. La température est d'autre part considérée comme le facteur principal déterminant le développement de l'inflorescence et de la fructescence *(BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX, 1994)*. L'intervalle induction florale - récolte du fruit peut varier de 140 jours en conditions de climat chaud à 300 jours en saison fraîche *(WASSMAN, 1974 ; DALLDORF et al., 1975)*.

Par ailleurs, le cas de l'ananas est unique parmi les plantes cultivées du fait que sa floraison peut être provoquée artificiellement par application de certains produits chimiques, dont nous avons énuméré les plus couramment utilisés sur le tableau 3. Le rôle physiologique exact joué par ces produits dans le processus morphogénétique de la floraison n'est pas encore élucidé. Cependant il est reconnu que l'induction florale artificielle de l'ananas est intimement liée à l'effet de l'éthylène. Pour *BURG et BURG (1966)* le rôle principal de l'éthylène est d'accélérer le catabolisme de l'auxine dans la

Tableau 3: Les différents produits florigènes utilisés chez l'Ananas

PRODUIT	DOSE	EFFICACITE ET CARACTERISTIQUES
1.Acide alphanaphtalène acétique ou son sel de soude	60 ml/plante d` une solution de 100-150 ppm.	Plus efficace par temps couvert et application répétées - Donne fruit de forme conique , longue pédoncule - Favorise formation des bulbilles - Récolte tardive
2. Ethephon / Ethrel (Acide 2 - Chloro-ethanephosphonique)	30-60 ml/plante d`un sol. de 100-150 ppm +2.5 à 5 % urée, borate ou carbonate à 0,5 %	- Bonne efficacité, Facile à employer - Diminution du poids des fruits et allongement de pédoncule. - Baisse du nombre des rejets. Grosses couronnes
3.Beta-Hydroxyethylhydrazine	30 ml/plante d`une sol. de 100-350 ppm.	Efficace par temps couvert. Fruits cylindriques . Toxicité humaine.
4. Ethylene gazeux	800 g dans 6-8000 l/h. + Charbon actif à 0.5% ou Bentonite à 1% (adsorbants).	Plus efficace par temps couvert, et application répétée 2 fois à 2-3 jours d`intervalle. Application doit être mécanisée.Excellent pour le développement du fruit.
5. Carbure de calcium (ou acétylène)	0.1 g/plante en forme solide ou 50 ml de bouillie (50g pour 200 lit. d`eau).	Application essentiellement manuelle. Plus efficace avec application répétée. Excellent pour le développement du fruit.
6.Composés dérivés d`auxines	50 ml/plante d`une.sol. de 5-10ppm.	Efficacité médiocre, risque d`accidents végétatifs Pédoncules très courts. Diminution du nombre de bulbilles.

plante du fait d'une stimulation oxidasique.

Le fruit de l'ananas est un syncarpe formé par la fusion de tous les fruits individuels issus, d'une centaine de fleurs qui constituent l'inflorescence. Il se développe parthénocarpiquement car les fleurs sont normalement autostériles. Le fruit est porté sur un pédoncule qui est une prolongation de la tige. Le pédoncule forme l'axe de l'inflorescence et constitue le "coeur" du fruit. Il comporte des entre-noeuds plus longs que ceux de la tige. A chaque noeud, il porte une bractée, avec un bourgeon axillaire à son aisselle.

Après la phase florale, l'apex redifférencie des structures végétatives, si bien que le fruit est surmonté d'un organe végétatif, appelé la couronne (figure 4). Cette dernière peut comporter de très nombreuses feuilles, jusqu'à environ 150, qui sont, comme pour la plante mère, disposées suivant la phyllotaxie de 5/13 *(PY et al., 1987)*.

Le retour à un apex végétatif suite à la différenciation florale a été décrit par plusieurs auteurs à partir de plantes présentant une floraison naturelle *(KERNS et al. 1936)* et après induction artificielle *(GIFFORD, 1969 ; BARTHOLOMEW, 1977 ; WEE et RAO, 1979). D'après BARTHOLOMEW (1977)*, sous climat hawaïen, l'évocation est terminée 30 jours après l'induction florale. Au cours de cette période l'apex redevient végétatif. Au 50 - 60ème jour le pédoncule atteint ses dimensions maximales *(TEISSON, 1973)*, et l'apex différencie à nouveau des structures foliacées qui forment la couronne. Normalement une seule couronne est édifiée. Cependant il existe des cas anormaux où le fruit peut être démuni de couronne ou surmonté de plusieurs couronnes, une anomalie dénommée "couronnes multiples". En outre, le fruit peut être déformé par le développement exacerbé d'un grand nombre de couronnes. Cette malformation est appelée fasciation du fruit.

1.3.5 Les rejets

La formation des feuilles est accompagnée de la constitution de plages de cellules qui restent méristématiques à leur aisselle. Ces îlots de cellules méristématique forment ultérieurement les bourgeons axillaires dans le plan médian des feuilles axillantes, visibles extérieurement sur la tige lorsque les feuilles sont prélevées (figure, 2). *KRAUSS (1948)* présente la seule étude à notre connaissance de l'anatomie des bourgeons axillaires, réalisée sur le cultivar Cayenne lisse.

Les bourgeons axillaires sont généralement très aplatis du fait de leur resserrement entre les bases des feuilles et la tige. La plupart d'entre eux ont une forme oblongue, pointue au sommet. Ils sont petits dans la partie basale et apicale de la tige, mesurant

3 à 5 mm en longueur (hauteur) et environ 5 mm de largeur à la base. Au niveau de la partie médiane les bourgeons, plus grands et plus allongés, ont une taille d'environ 20 mm de long pour 10 mm de large. Les bourgeons sont constitués d'une profeuille ou prophylle en forme de capuchon qui renferme plusieurs écailles foliaires ou cataphylles. Les bourgeons de la partie proximale et médiane de la tige ont leurs prophylles ouvertes. La structure interne de la prophylle et des écailles foliaires ressemble à celle des primordiums foliaires. Les méristèmes de ces bourgeons sont identiques au méristème terminal de la tige dans sa forme végétative. Ces bourgeons axillaires sont à l'origine de trois types de rejets : cayeux, happas et bulbilles dont la formation et le développement permettent, selon beaucoup d'auteurs de distinguer une troisième phase de croissance de l'ananas *(PY et al., 1987)*.

Chez la plupart des cultivars l'émission des rejets ne débute qu'après la différenciation florale *(KRAUSS, 1948 ; DALLDORF, 1977)*. D'autres auteurs considèrent qu'elle commence même plus tard, après la récolte du fruit *(PY, 1979)*. Les cas où l'émission des cayeux débute avant la floraison n'ont pas été observés ou, du moins, rapportés, mais il faut souligner que la plupart des études ne concernent que les cultivars du groupe Cayenne.

On distingue habituellement au total 4 types de rejets : cayeux, happas, bulbilles et couronnes (figure 5). Ces productions sont au centre de nos préoccupations car elles ont une grande importance agronomique. L'ananas étant autostérile, elles constituent le matériel habituel de multiplication végétative. D'autre part la façon dont elles sont émises a une influence sur les techniques culturales et la qualité du fruit comme nous allons le voir.

Les cayeux sont des pousses issues des bourgeons axillaires de la tige. Ils peuvent être formés sur la partie souterraine de la tige et sont appelés cayeux souterrains ; lorsqu'ils sont issus de la partie aérienne on les dénomme simplement cayeux. Morphologiquement ces derniers ont une forme généralement allongée avec une embase en forme de "bec de canard", alors que les cayeux souterrains sont nettement recourbés et portent des feuilles relativement plus longues et étroites, ce qui est dû à une gène de leur croissance par la plante-mère *(PY et al., 1987)*. Les deux types de cayeux sont utilisables pour la plantation. Il peuvent aussi être laissés sur la plante-mère comme départ d'un deuxième cycle de culture.

Les happas se développent à partir de bourgeons axillaires formés dans la zone de transition entre la tige et le pédoncule. Leur forme est plus allongée que celle des cayeux.

Les bulbilles sont issues de bourgeons situés sur le pédoncule floral, à l'aisselle des

bractées foliacées. Elles ont une forme courbe, et le plus souvent elles présentent un renflement à la base. Elles pourraient être considérées comme un fruit rudimentaire avec une couronne surdéveloppée *(PY et al. 1987)*. Leur tige est plus courte et leur rosette foliaire plus élargie que celle des cayeux et happas. Finalement leur morphologie est intermédiaire entre celle du cayeu et celle de la couronne. D'après *EVANS et al., (1988)*, les bulbilles sont visibles sur le pédoncule lorsque le fruit s'est à moitié développé. Les bulbilles peuvent être plus ou moins nombreuses et insérées plus ou moins haut sur le pédoncule. Parfois, de nombreuses bulbilles peuvent être regroupées au sommet du pédoncule, une caractéristique appelée "near collar of slips". Parfois, elles peuvent être accolées à la base même du fruit, particularité dénommée "collar of slips" (figure 6).

Selon *PY et GAILLARD (1971)*, les bulbilles comme les couronnes ont un développement limité sur le pied mère. Après la récolte du fruit, le pédoncule se dessèche progressivement, et si les bulbilles ne sont pas recueillies, elles tombent habituellement au sol où elles peuvent s'établir et donner des plantes si les conditions sont favorables.

Les couronnes, décrites précédemment, ne sont pas séparées des fruits lorsque ces derniers sont destinés au marché en frais. Pour les fruits de conserverie, les couronnes sont séparées des fruits, au champ, pour constituer un matériel de replantation. Lorsque le fruit n'est pas récolté, sa pourriture entraîne la chute de la couronne.

1.4 EN RÉSUMÉ

L'ananas est l'une des plus importantes espèces fruitières tropicales de culture intensive. Un plant d'ananas est constitué d'une tige (axe) unique très courte recouverte de feuilles en rosette. L'initiation florale aboutit à une inflorescence particulière sub-terminale, produite par le méristème apical qui a construit la tige. Après initiation florale, il y a retour du méristème primaire à l'état végétatif ce qui s'accompagne de la formation d'une couronne de feuilles au sommet du fruit et du développement de bulbilles sur le pédoncule. La croissance de ces productions végétatives secondaires sur la plante mère n'est que temporaire, jusqu'à la maturation du fruit, moment où il y a une séparation inéluctable avec la plante mère. L'ananas est une plante vivace. Sa pérennité est assurée par les méristèmes axillaires de la tige qui édifient des relais ; les cayeux et les happas. Ces productions constituent également du matériel de plantation, la multiplication de l'ananas étant obligatoirement végétative puisque l'espèce est stérile.

2. FORMATION DES REJETS ET LEUR EXPLOITATION AGRONOMIQUE

2.1 FORMATION DES REJETS ET IMPACTS AGRONOMIQUES

L'ananas dispose donc de plusieurs types d'ensembles organiques qui peuvent être utilisés pour la multiplication végétative. Cependant il est considéré comme une plante dont la multiplication naturelle est particulièrement lente *(PY, 1979 ; GLENNIE 1981 ; FITCHET et VENTER, 1988)*. Se référant au cas du cultivar Cayenne Lisse *PY, (1979)*, montre qu'à la récolte du fruit, seule la couronne est disponible comme matériel pouvant être utilisé pour la replantation. De plus selon la destination du fruit, même la couronne peut être indisponible. Quant aux cayeux ou happas, leur formation ne débutant souvent qu'après la phase reproductive de la plante, on n'arrive à récolter en moyenne qu'un seul rejet par pied planté 3 à 7 mois après la récolte du fruit, ce qui est très lent pour un cycle de culture de 14-20 mois *(LACOEUILHE, 1975 ; LACOEUILHE et KOUASSI, 1976)*. Lorsqu'on pratique la conduite en plusieurs cycles de production sans replantation, on doit laisser se développer le (ou les) premiers cayeux produits par plant. De ce fait, ils ne sont pas non plus disponibles pour la replantation. Ainsi l'approvisionnement en rejets est souvent un facteur limitant pour l'extension et l'établissement de nouvelles plantations. *PY et GAILLARD (1971)* considèrent que le problème est encore plus aigu dans le cas où on cherche à diffuser un nouveau cultivar.

Le cas où des cultivars produisent beaucoup de rejets est rarement évoqué, faute d'études sur ces cultivars à fort pouvoir rejetonnant. On peut estimer que des rejets en nombre trop important exercent une concurrence néfaste pour la production fruitière et qu'ils constituent une difficulté importante pour la pratique de la culture en plusieurs cycles. La conduite de la production fruitière en plusieurs cycles sans replantation après chaque récolte est réalisée en laissant le ou les premiers cayeux formés se développer sur le pied mère après la récolte des fruits successifs. Cette technique permet ainsi d'éviter tous les travaux nécessaires à la replantation (préparation du terrain, des rejets, plantation,...). Les coûts de production sont donc diminués de façon notable *(LACOEUILHE, 1975)*. Les cycles basés sur rejetonnage sont normalement plus courts que ceux basés sur replantation ; de plus, la fumure nécessaire est plus faible. La rentabilisation du terrain est par conséquent augmentée. Mais ce système de culture est intéressant lorsqu'il y a une production précoce d'un nombre limité des cayeux. Quand leur nombre est au contraire très élevé, la faisabilité technique est compromise, en raison de la compétition importante, entre cayeux, qui rend le calibre des fruits qu'ils peuvent produire très inférieur à la norme. Pour améliorer ce système, on peut pratiquer une induction florale sélective, étalée dans le temps en traitant chaque fois les plus gros rejets *(WEE, 1969)*. Cependant cette technique ne permet pas la planification nécessaire à une bonne exploitation commerciale. Une autre

technique corrective consiste à réaliser un éclaircissage, soit par arrachage d'un pied sur deux après la récolte du premier fruit pour diminuer la densité, soit par "éclaircissage" des rejets ou par rabattage très court des pied mères, afin de ne conserver que 3 rejets à la base de chaque souche *(DALLDORF, 1978)*. Quoique ces techniques permettent d'améliorer le calibre du fruit, la rentabilité en est faible, parce qu'elles sont coûteuses en main-d'oeuvre *(BOUFFIN, 1992)*.

Des cultivars sont connus pour leur production excessive de bulbilles ou de couronnes multiples. *PY et GAILLARD (1971)*, ont montré chez des cultivars du groupe Cayenne que plus la plante a de bulbilles, plus elles tendent à se rapprocher de la base du fruit. Ceci implique que les bulbilles surnuméraires peuvent entraîner les anomalies "near-collar" ou "collar of slips" que nous avons évoqué plus haut. Comme pour le cas des couronnes multiples, ces types de rejets ne sont pas utilisables pour la replantation ; d'une part, ils sont difficile à prélever, d'autre part, il n'est pas souhaitable de multiplier le matériel présentant ces caractéristiques peu intéressantes. Les couronnes multiples et son cas extrême la fasciation entraînent la malformation du fruit. Comme nous l'avons vu, ces caractères déprécient ou annihilent la valeur marchande du fruit.

2.2 QUALITÉ AGRONOMIQUES DES REJETS

Les différents types de rejets présentent des différences morphologiques et physiologiques qui leur confèrent des qualités variables comme matériel de plantation. La masse de matière acquise par un rejet à la récolte constitue un capital de réserves et de potentialité de croissance *(BARTHOLOMEW et KADZIMIN, 1977)*. Le poids moyen des rejets à la plantation considéré comme minimum admissible peut varier entre 200-800 g selon les situations culturales.

Par ailleurs, les différents types de rejets n'ont pas le même potentiel de croissance et de développement indépendamment de l'effet de leur masse *(PY et GAILLARD, 1971)*. Les couronnes sont caractérisées par une croissance lente et sont moins résistantes à la sécheresse. Cependant elles ont une plus grande potentialité à développer un système racinaire et sont plus homogènes *(EVANS, et al., 1988)*. Elles sont récoltées en même temps que le fruit. Leur ramassage est par conséquent moins coûteux. Les bulbilles ont par contre une croissance plus rapide que les couronnes et sont plus résistantes aux maladies de pourriture du coeur. Mais leur récolte nécessite le prélèvement de la structure fructifère attachée à la base, ce qui devient coûteux en main-d'oeuvre *(DALLDORF, 1977)*. En outre, leur forme courbée les rend difficile à planter *(de BOISVILLIERS, comm. orale - 1994)*.

Les happas et cayeux sont relativement plus faciles à récolter. Leur forme allongée

facilite beaucoup la plantation. Ils sont considérés comme les plus précoces et sensibles aux conditions environnementales favorisant l'induction florale *(EVANS et al., 1988)*. Ils sont souvent très hétérogènes en taille mais lorsqu'ils sont bien triés ils constituent le matériel de plantation préféré *(DALLDORF, 1977)*.

Des études ayant comparé les différents types de rejets au niveau de leur productivité ont cependant donné des résultats contradictoires. *BOURKE (1976)* a observé que les cayeux ont un rendement en fruits supérieur aux autres types de rejets. *TAY et WEE (1976)* ont obtenu les rendements les plus élevés à partir des couronnes suivies par les bulbilles et enfin les cayeux. En revanche *WURSTER et MOE (1976), NORMAN (1978)* n'ont constaté aucune différence de rendement entre les différents matériels.

Le niveau où sont formés les différents rejets sur la plante-mère est un critère à considérer pour les techniques de culture et la qualité des fruits. Nous avons vu que le devenir d'un rejet est régi par sa position sur la tige mère. Une insertion très basse au niveau du sol, comme dans le cas des cayeux souterrains, favorise l'émission des racines pour les jeunes pousses leur permettant de devenir autonomes rapidement. Ceux situés au-dessus du niveau du sol, assez bas sur la tige, sont en bonne position pour poursuivre leur croissance sur la plante mère et, comme les précédents, favorisent la conduite de culture en plusieurs cycles de production sans replantation. Lorsque les rejets sont situés très haut sur la tige, par exemple en position de happas, en deuxième cycle, ils ont tendance à se détacher de la souche quand ils atteignent un certain poids, en particulier sous l'effet du vent. Il y a alors perte complète du bénéfice escompté de la technique de conduite en plusieurs cycle *(LACOEUILHE, 1975)*.

Quand les bulbilles sont accolées au fruit, au lieu d'être localisées uniquement sur le pédoncule (collar of slips) cela entraîne l'élargissement excessif du diamètre du coeur du fruit. Si on cherche à les éliminer il y a blessure de la base du fruit. Ces phénomènes portent préjudice à la qualité du fruit et rendent la récolte plus onéreuse.

2.3 EN RÉSUME

Le nombre excessif ou insuffisant de rejets produit par plant n'est pas la seule caractéristique agronomique importante. L'époque à laquelle ils sont produits peut ralentir excessivement les rotations culturales si elle est tardive. La nature même des rejets détermine leur qualité, ce qui fait qu'on peut préférer un certain type de rejet à un autre pour la plantation. La position des rejets sur la tige et leur quantité influencent le choix du système de culture ainsi que la qualité des fruits ; deux facteurs sur lesquels repose la rentabilité d'une exploitation.

3. FACTEURS DÉTERMINANT LE DÉVELOPPEMENT DES REJETS

3.1 FACTEURS GÉNÉTIQUES

PY et al. (1987) donnent une comparaison générale entre les 5 grands groupes des cultivars (tableau 1). Ils montrent qu'il existe de grandes différences entre les groupes et les cultivars au sein d'un groupe au niveau du nombre de bulbilles et cayeux produits. Ces auteurs considèrent par exemple, les groupes Cayenne et Spanish comme peu producteurs de rejets de tous types. Les groupes Pernambuco et Perolera, producteurs de nombreuses bulbilles ne peuvent que très rarement et tardivement former quelques cayeux. Par contre, certains cultivars du groupe Queen (ex. Queen Victoria) produisent assez précocement un grand nombre de cayeux, mais pratiquement pas de bulbilles.

COLLINS (1960) a déterminé 10 clones du groupe Cayenne selon le nombre de bulbilles qu'ils sont susceptibles de produire (figure 7). En moyenne les différents clones ont produit entre 0 et 3 bulbilles par plante. Un aspect particulièrement intéressant de l'étude est qu'elle démontre la variabilité importante qui existe au sein même d'un clone ainsi qu'entre différents clones.

Par ailleurs, *DALLDORF (1975)* a tenté de démontrer l'origine génétique du développement des couronnes multiples. En utilisant les couronnes prélevées des couronnes multiples comme matériel de plantation, il a obtenu la reproductibilité du caractère.

3.2 FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Nous considérons ici comme facteurs environnementaux les conditions climatiques et ceux liés à l'environnement cultural, influençant la croissance et le développement de la plante.

3.2.1 Climat

PY et GAILLARD (1971) ont remarqué qu'en un même lieu, suivant les années, les facteurs culturaux étant apparemment égaux, il existe des différences importantes au niveau de la production des rejets de différents types. Ils observent que pour un cultivar donné, il y a des années "avec" et des années "sans" bulbilles. Par ailleurs , dans différentes régions, il y a une saison où la production de rejets est plus abondante

qu'une autre. Ceci a amené à considérer que certains facteurs climatiques auraient une incidence déterminante sur la formation des rejets. Lors d'un essai ces chercheurs ont induit artificiellement la floraison de plantes de même âge à des époques différentes de l'année. Ils obtiennent un nombre moyen plus élevé de bulbilles et de cayeux produits par plante lorsque l'induction florale a lieu au cours d'une période nébuleuse, fraîche et humide. Ils proposent que ce sont essentiellement les facteurs lumière et température qui sont à l'origine des différences.

AUBERT et al., (1973) ont comparé 2 clones du groupe Cayenne plantés à 3 altitudes différentes : au niveau de la mer, à 550 mètres et à 1 000 m au pied du mont Cameroun. Les 3 sites se distinguent d'une part par leur minima et maxima de température ainsi que par une pluviométrie décroissante avec l'altitude, et d'autre part par un ensoleillement plus faible à 1 000 m qu'à basse altitude. Quoique la formation des rejets soit essentiellement déterminé par un effet clonal, le nombre de bulbilles et cayeux émis a augmenté avec l'altitude, alors que celui des happas est le plus élevé au niveau de la mer. Par ailleurs il a été observé que l'insertion des cayeux sur tige est généralement plus basse à haute altitude. Ceci rejoint les observations de *LACOEUILHE (1975)*, qui considère que, sous climat chaud, la conduite de la culture en deuxième cycle peut être irréalisable du fait que se développent surtout des happas et des cayeux en position haute sur la tige.

Les différentes observations tirées des essais en plein champ où aucun facteur climatique n'est réellement contrôlé, ne permettent malheureusement pas de distinguer avec précision l'effet des différents facteurs climatiques plus ou moins corrélés, comme la lumière et la température. Néanmoins, *AUBERT et al., (1973)* privilégient l'effet dû à l'ensoleillement. Dans leurs essais à différentes altitudes, ils ont montré à partir d'analyses au niveau nutritionnel l 'existence d'une insuffisance du potentiel assimilateur à haute altitude qu'ils attribuent à l'ensoleillement plus faible. La conséquence serait un développement végétatif limité mais compensé par une reprise de croissance des bourgeons.

3.2.2 Densité de plantation

RAMIREZ et GANDIA (1982) ont comparé 9 densités différentes de plantation variant de 31400 à 60000 plantes à l'hectare appliqué à la variété PR 1-67 (un hybride du groupe Spanish). Une différence significative entre les densités de plantation a été observée au niveau du nombre de rejets produits par plante, ainsi que du poids des bulbilles, plus élevé dans le cas de la densité la plus faible. Des résultats similaires ont été obtenus avec d'autres cultivars : Sugarloaf *(NORMAN, 1978)*, Singapore spanish *(WEE, 1969)*, Red spanish *(TRETO et al. 1974)*, Cabezona *(RAMIREZ et GONZALES*

TEJERA, 1983). Néanmoins, tous les auteurs cités s'accordent sur le fait que malgré le grand nombre de rejets par pieds plantés, le nombre total de rejets produits à l'hectare est généralement plus important avec des plantations à haute densité. D'autres auteurs observent des fréquences élevées des couronnes multiples *(GONZALES TEJERA, 1969)* et des "collar of slips" *(NORMAN, 1977)* en cas de faible densité de plantation. Une hypothèse est avancée *(MALÉZIEUX, comm. orale - 1996*), que attribue à un échauffement fort de l'apex au moment de la floraison consécutif à une faible densité de population le phénomène de couronnes multiples.

3.2.3. Effets nutritionnels

Plusieurs auteurs ont remarqué un effet de l'alimentation de la plante sur la capacité à produire des rejets. Il est généralement reconnu qu'une bonne nutrition minérale et hydrique favorise la croissance des rejets, en leur permettant d'atteindre un certain poids ou une certaine taille plus rapidement. *SU (1959)* ainsi que *RAMIREZ et GONZALES TEJERA (1983)* considèrent que l'azote favorise la formation des cayeux. Une croissance végétative vigoureuse des plantes résultant d'une fumure abondante entraînerait par ailleurs l'apparition de couronnes multiples *(LINFORD et SPIEGELBERG, 1933*). D'après *GANAPATHY et al., (1977) ; GONZALES TEJERA et al., (1976) ; PY et al., (1987)* cette anomalie ainsi que celle de "collar of slips" seraient surtout provoqués par un excès d'azote ou une déficience en Ca et Zn.

Des phénomènes qui peuvent entraîner une perturbation de l'alimentation de la plante, telle qu'une compétition excessive (due aux mauvaises herbes) ou le parasitisme (fourmis, cochenilles, nématodes,...) réduisent la capacité à rejetonner de la plante *(PY et al., 1987 ; SARAH, 1987).*

3.3. FACTEURS PHYSIOLOGIQUES

Nous incluons dans cette rubrique les effets des régulateurs de croissance.

3.3.1 Les applications exogènes de molécules diverses et leur effet sur la production axillaire

De nombreux travaux ont fait apparaître un influence possible des produits utilisés pour l'induction artificielle de la floraison. *NORMAN (1975 ; 1981)* considère que l'ethephon a un effet dépressif sur la formation des bulbilles, mais favorable au développement des cayeux souterrains. Ses observations rejoignent celles de *PY et al., (1987)*, qui

en outre considèrent que l'ANA et le 2, 4-D ont les mêmes effets, alors que l'éthylène serait favorable à la formation de l'ensemble des types des rejets. Des observations contraires sont fournies par *WATSON (1974) et GLENNIE (1981)*. Ils ont quant à eux obtenu un nombre plus élevé de bulbilles lorsque avant l'application du chloroflurenol, ils ont induit la différenciation florale avec le SNA (sodium alphanaphtalène acétate) et l'ethephon plutôt qu'avec l'éthylène et la BOH (beta hydroxyethylhydrazine). Ces auteurs ont obtenu un développement assez spectaculaire de bulbilles en utilisant le chloroflurenol, qui par ailleurs ne permet pas l'induction florale.

3.3.2 Effet du niveau de croissance de la plante au moment de l'induction florale

En raison de l'utilisation de régulateur de croissance, le niveau de croissance végétative atteint par la plante au moment de la différenciation florale est en général déterminé par le planteur.

PY et GAILLARD (1971) ont étudié le comportement des plantes dont ils ont induit artificiellement la floraison à différents âges variant de 6,5 à 12,5 mois après plantation. *REINHARDT et al.,(1986)* ont pour leur part induit à la floraison des plantes âgées de 7, 9, 11 et 13 mois. Tous ces auteurs constatent que le nombre de cayeux formés par plante diminue lorsque la longueur du cycle végétatif augmente, alors que le nombre de plantes émettant des happas et bulbilles augmente. D'autre part, les cayeux se forment d'autant plus haut sur la tige que le niveau de croissance est lui-même plus élevé. Plus une plante a de bulbilles plus elles tendent à se rapprocher de la base du fruit *(PY et GAILLARD, 1971)*.

3.3.3 L'inhibition corrélative

3.3.3.1 Caractéristiques générales

Nous avons vu que la formation des rejets de différents types chez la plupart des cultivars a lieu uniquement après la différenciation florale. *KRAUSS (1948)* considère que les bourgeons axillaires entrent en repos, peu après leur formation, leur croissance étant arrêtée jusqu'à ce que la plante achève sa croissance végétative et entre en floraison. Néanmoins, le développement qui suit la différenciation florale de la plante ne concerne qu'un petit nombre de l'ensemble des bourgeons formés par la plante. Le plus souvent ce sont les plus jeunes d'entre eux, situés près de l'apex de la tige qui se développent en axes latéraux capable de produire un fruit et de relayer ainsi l'axe primaire. *KRAUSS (1948)* et d'autres auteurs *(PY et al., 1987)*, qualifient l'état des bourgeons n'ayant pas repris la croissance de dormant.

Par ailleurs il a été démontré que l'ablation ou décapitation de l'apex réalisé pendant la phase de la croissance végétative de la plante, permet également la reprise de croissance des bourgeons axillaires *(KAPLAN, 1976 ; PY, 1979)*. D'autre part, *GAILLARD (1974)* ainsi que de nombreux auteurs étudiant des techniques de production des rejets en pépinières, qui seront abordées plus loin, montrent que tous les bourgeons axillaires de la plante sont aptes à la croissance lorsqu'ils sont isolés. Ceci indique que la cause de leur repos est plutôt dans une inhibition corrélative de type dominance apicale et non dans un état de dormance au sens de *CHOUARD (1951 ; 1960)* et *CHAMPAGNAT (1983)*.

La dominance apicale est l'une des causes importantes de non croissance des bourgeons chez les végétaux. Chez les végétaux ligneux d'autres types d'inhibitions ont été mises en évidence : axiale *(MENG HORN et al., 1975)*, foliaire *(CHAMPAGNAT, 1965)*. Une autre cause de repos d'un bourgeon peut être une déficience d'un facteur de l'environnement (quiescence *(CHOUARD, 1951)*). La dormance vraie a ses causes dans le bourgeon lui-même *(CHOUARD, 1951 ; CHAMPAGNAT 1983 ; CRABBÉ, 1987)*.Pour désigner ces différentes causes, les termes paradormance, ecodormance et endodormance, respectivement, ont été proposés *(LANG et al., 1987)*.

Une inhibition corrélative peut concerner des organes de même nature (entre bourgeons) ou peut s'établir entre organes différents : entre feuilles et bourgeons *(CHAMPAGNAT, 1955)* ; tige et racines *(RICHARDS et ROWE, 1977)*. Dans les différents cas, la suppression de l'organe inhibiteur permet la reprise quasi-immédiate de la croissance. Sinon, la croissance peut être naturellement obtenue lorsqu'il y a modification des propriétés de l'organe inhibiteur due à l'âge ou au stade de développement de la plante *(CHAMPAGNAT, 1974 ; 1987)*.

CHAMPAGNAT (1989) ; CRABBÉ, (1987) distinguent deux grandes catégories de corrélations : celles à courte distance comme celles qui règlent certaines situations de dormance et celles à longue distance qui s'exercent au sein de la plante entière. C'est ce dernier type de corrélation qui détermine la mise en place de l'architecture aérienne et racinaire de la plante *(CHAMPAGNAT, 1989)*. L'exemple typique d'une l'inhibition corrélative à longue distance est celle de la dominance apicale où le bourgeon terminal en croissance, inhibe les bourgeons axillaires de rangs inférieurs *(CHAMPAGNAT, 1954 ; MARTIN, 1987)*. La dominance apicale peut se manifester avec des niveaux variables d'intensité : dominance totale, forte et faible. Une dominance apicale totale est le cas où l'apex terminal conserve seul la capacité de croître. Les aisselles foliaires peuvent, à l'extrême, rester vides de tout bourgeon axillaire. Un tel cas qui reste rare est rencontré chez les linaires *(CHAMPAGNAT, 1961)*. Chez cette espèce la suppression du bourgeon terminal entraîne la formation par les cellules épidermiques

de l'aisselle de la feuille d'un bourgeon axillaire. Par contre, fréquent est le cas d'une dominance apicale forte avec formation de bourgeons axillaires, dont la croissance reste limitée (ex. les Pois). Dans le cas d'une dominance apicale faible (ex. Chez les *Euphorbiacées*), des bourgeons axillaires déjà formés peuvent croître mais avec une vitesse de croissance souvent inférieure à celle du bourgeon terminal.

Les rapports de croissance entre bourgeons chez l'ananas entrent dans la thématique de la dominance apicale qui a fait l'objet de recherches considérables au cours de ce siècle. Etre exhaustif dans le cadre de cette bibliographie n'est pas possible. Aussi nous rappellerons simplement quelques données fondamentales et nous renvoyons le lecteur à différents articles de synthèse *(CHAMPAGNAT, 1965 ; GUERN et USCIATI, 1972 ; MIGINIAC, 1974 ; PHILLIPS, 1975 ; McINTYRE, 1977 ; HILLMAN, 1984 ; MARTIN, 1987 ; TAMAS, 1987 ; CLINE, 1991).*

3.3.3.2 Mécanismes de l'inhibition corrélative

La recherche du mécanisme de régulation de l'inhibition corrélative et en particulier de la dominance apicale aboutit à proposer plusieurs hypothèses mettant en avant soit une prédominance de la voie hormonale, soit une prédominance de la voie trophique. Une voie moyenne entre les tenants de l'une et de l'autre voie apparaît actuellement la proposition la plus réaliste *(CHAMPAGNAT, 1989).*

-La voie hormonale

L'auxine fut considérée peu après sa découverte, comme l'hormone principalement impliquée dans l'inhibition de la croissance des bourgeons axillaires par dominance apicale, puisqu'elle était capable de remplacer temporairement le bourgeon terminal dans le maintien d'une dominance apicale *(THIMANN et SKOOG, 1933 ; 1934).* L'hormone produite par les apex caulinaires actifs et migrant dans la tige par flux basipète agirait de manière directe ou indirecte. Le mode d'action directe a été soutenu par exemple, par rapport au fait que la levée de l'inhibition était possible par application d'inhibiteurs du transport de l'auxine telle que le TIBA *(ACKERSON et CHILCOTE, 1978)* ou une morphactine *(EL-KADY et al., 1982).* De plus certains auteurs ont observé que des clones ramifiés de certaines plantes étaient incapables de transporter l'auxine *(TUCKER, 1981 ; SALERNO et BUNNER, 1983).* Le caractère ramifié a été interprété dans ce cas comme étant du à l'incapacité de l'apex terminal à exporter l'AIA.

L'une des critiques de cette théorie porte sur le fait qu'une augmentation de la teneur en AIA des bourgeons axillaires avant la levée de la dominance apicale suite à une

décapitation du bourgeon terminal n'est pas observable comme on pouvait l'espérer. D'autre part, on ne sait pas comment l'AIA pourrait atteindre des bourgeons axillaires ou des axes latéraux pour inhiber leur élongation du fait de son transport polarisé *(MORRIS, 1977)*.

Un mode d'action indirecte a été proposé. L'auxine induirait la synthèse de messagers secondaires ou d'autres hormones, l'éthylène et l'ABA, qui s'accumuleraient dans les bourgeons axillaires pour inhiber leur croissance *(BURG et BURG, 1968 ; TUCKER, 1980 ; BLAKE et al., 1983 ; YEANG et HILLMAN, 1984)*. L'idée a été émise à la suite d'observations qui montrent que des traitements à l'AIA entraînaient chez les pois étiolés l'inhibition des bourgeons axillaires et l'augmentation de la production de l'éthylène par les tissus des noeuds adjacents *(BURG et BURG, 1968)*. L'application de l'éthylène elle-même sur plants décapités inhibe aussi les bourgeons axillaires; ce qui a été interprété comme un signe de sensibilité des bourgeons axillaires à l'éthylène *(BLAKE et al., 1983)*. Des résultats contraires ont été cependant observés avec d'autres espèces, où l'effet stimulateur de l'AIA dans la production de l'éthylène n'a pas été obtenu *(HILLMAN et YEANG,1979)*. Dans certains cas l'éthylène favoriserait même la levée de la dominance apicale *(HARRISON et KAUFMAN, 1982 ; YEANG et HILLMAN, 1984)*. Les données sont donc pour le moins contradictoires.

L'activité de l'ABA a été avancée à la suite de résultats qui montrent des teneurs plus élevées de cette hormone chez des bourgeons inhibés que chez ceux en croissance *(TUCKER, 1978 ; 1979 ; ZIESLIN et al., 1978)*, D'autres travaux montrent que la suppression de la dominance apicale entraîne une baisse rapide des teneurs en AIA et en ABA *(EVERAT-BOURBOULOUX et CHARNAY, 1982)*. Cependant d'autres auteurs n'observent pas de telles cinétiques *(KNOX et WARING, 1984 ; PILATE et al., 1989)*. Là encore les résultats sont contradictoires.

La cytokinine est l'hormone pour laquelle il a été attribué un rôle prépondérant dans la régulation de la dominance apicale en tant que stimulatrice du développement des bourgeons axillaires. Il est admis que la croissance des méristèmes fait appel aux cytokinines produites par les racines et transportées par flux acropète de sève. Des résultats expérimentaux ont montré que la croissance des bourgeons axillaires et les teneurs en cytokinines sont étroitement corrélées *(TAMAS, 1987)*. L'hormone permet d'autre part la levée de l'inhibition lorsqu'elle est directement appliquée sur des bourgeons en repos *(ALI et FLETCHER, 1971)*.

Par ailleurs, il est considéré que lorsque le méristème apical est fortement dominant, les cytokinines seraient transportées principalement à l'apex, et influeraient sur sa teneur en AIA et ABA *(TUCKER, 1981 ; TAMAS, 1987)*. En fait, les bourgeons axillaires seraient privés très largement de cytokinines et les flux importants vers l'apex

renforceraient la dominance apicale. Mais comment expliquer que beaucoup de plantes élaborent des bourgeons axillaires avec un nombre important et constant d'ébauches, chez les ligneux en particulier *(CHAMPAGNAT, 1965)*?

Un effet plus limité a été attribué aux gibbérellines. Elles participeraient au renforcement de l'inhibition des bourgeons axillaires, en favorisant la croissance de l'axe primaire *(PHILLIPS, 1975)*. Elles sont surtout reconnues comme capables de favoriser l'allongement de bourgeons en croissance suite à une levée d'inhibition *(MIGINIAC, 1974 ; WAITHAKA et al., 1980 ; LEAKY et LONGMAN, 1986).*

En fait aujourd'hui dans l'expression de la ramification c'est plutôt la balance hormonale AIA / cytokinines (figure 8) qui est prise en considération *(CRABBÉ, 1987)*.

- La voie nutritionnelle

Les défenseurs de cette voie proposée à l'origine par *SACHS (1977)* ont été avant tout CHAMPAGNAT et ses collaborateurs *(CHAMPAGNAT et al., 1971),* mais aussi des anglosaxons comme *McINTYRE (1964).*

Selon l'hypothèse de contrôle de l'inhibition par des facteurs trophiques, la croissance des bourgeons axillaires demanderai une disponibilité en éléments nutritifs divers (minéraux, glucidiques, protéïques) et en eau, à proximité du bourgeon. En fait le flux de ces éléments serait dirigé vers les puits métaboliques forts, que seraient les centres à forte croissance comme les apex terminaux caulinaires et racinaires. La croissance active des bourgeons terminaux aurait pour conséquence la privation des bourgeons axillaires en éléments nutritifs. Ce serait une inhibition par carence trophique. De même, pour *McINTYRE (1964)*, la non croissance des bourgeons axillaires résulte en grande partie de leur incapacité à extraire de l'eau nécessaire à leur évolution à partir du xylème.

Compte tenu de l'importance des hormones, différents auteurs dont *CHAMPAGNAT (1987)* proposent que la disponibilité en éléments nutritifs et eau au niveau des bourgeons axillaires soit sous contrôle hormonal. Les flux auxiniques entraîneraient la modification de la perméabilité de certaines cellules au niveau des points d'insertion des bourgeons axillaires sur l'axe. La perméabilité serait faible ou nulle en présence des flux basipètes d'auxine *(CHAMPAGNAT, 1987)*. La disparition de flux auxinique après décapitation augmenterait la perméabilité cellulaire. Ceci entraînerait l'accroissement immédiat du potentiel hydrique du xylème qui serait rapidement transmis de façon apoplastique dans la plante entière. Cela serait suivi par l'accroissement lent mais durable du flux nutritif et hydrique vers les bourgeons

axillaires qui reprendraient leur croissance *(BLAKE et TCHAPLINSKI, 1986 ; GUERN et USCIATI, 1976 ; COTTIGNIES et JENNANE, 1988).*

De plus il n'est plus possible d'ignorer dans le cas de décapitation de l'apex terminal qu'une dépolarisation rapide des membranes est engendrée *(DESBIEZ, 1976)*, avec des conséquences au niveau des modifications de perméabilité membranaire *(DESBIEZ, 1973)* à la base des bourgeons axillaires.

L'azote comme l'eau est l'un des composés minéraux capables de modifier la dominance apicale. Une carence se traduit par une augmentation de la dominance apicale *McINTYRE et RAJU 1967 ; McINTYRE, 1970; 1973)*. Le rôle d'autres éléments est plus discutable. Toutefois, des résultats concordants d'un effet favorable à la levée d'inhibition ont été obtenus avec les glucides *(BALLARD et WILDMAN, 1964 ; HUGON, 1958 ; McINTYRE, 1969).*

- Facteurs environnementaux

La dominance apicale serait influencée par la quantité et la qualité de la lumière.

Elle est plus forte en condition de faible éclairement que sous une lumière forte. Sous une lumière réduite, une faible production des glucides va limiter la croissance des bourgeons axillaires. Cependant *(SACHS, 1977)*, considère que l'effet viendrait plutôt d'une diversion nutritionnelle. Un régime lumineux favorisant la croissance végétative, devrait simplement dévier les facteurs nutritifs vers le(s) centre(s) de croissance forte (puits), car une différence de teneur en matière sèche n'est observable que sous des intensités lumineuses très différentes.

Chez le saule *(Salix babylonica)*, les lumières blanche et rouge clair seraient favorables à la croissance des bourgeons axillaires, tandis que la lumière rouge lointaine aurait un effet inhibiteur *(LETOUZE, 1970)*. D'après *TUCKER (1976)*, l'effet de la lumière rouge lointaine serait responsable de la synthèse de l'ABA induite par l'AIA. Pour *McINTYRE (1973)* ce serait par l'intermédiaire d'une modification de l'état des glucides. La température peut également avoir une influence. *HUGON (1970a et b)* a montré que le traitement au froid des bourgeons terminaux de germination de *Cicer arietinum*, peut affaiblir la dominance apicale. La perte du pouvoir dominant du bourgeon apical est corrélée à une perte de son pouvoir d'incorporation en éléments trophiques.

Finalement toutes ces observations montrent le rôle majeur du trophique dans l'expression de la dominance apicale.

- Etat de développement de la plante

La maturation et l'apparition des structures reproductives entraînent des modifications majeures au niveau de l'ensemble de la morphologie de la plante *(TAMAS, 1987)*. Elles peuvent en conséquence modifier les corrélations entre différents organes et peuvent faire varier les dominances. Chez certaines plantes, comme le *Perilla frutescens*, *(BEEVER et WOOLHOUSE, 1975 ; HARRISON et KAUFMAN, 1980)* et, nous l'avons vu, chez l'ananas, la floraison provoque la croissance des bourgeons axillaires. Ce n'est pas le cas chez beaucoup d'autres plantes (haricot, pois...), où le développement reproductif inhibe la croissance des bourgeons axillaires *(MALIK et BERRIE, 1975)*.

3.3.3.3. Croissance des bourgeons axillaires et modes de ramification

Deux modes principaux de ramification désignées sous les termes d'acrotonie et de basitonie sont distingués chez les végétaux pour caractériser respectivement la morphogénèse des arbres et celle des buissons *(TROLL, 1937 ; RAUH, 1939)*.

L'acrotonie est définie comme la prise de préséance des bourgeons les plus distaux sur tous les autres bourgeons situés au dessous d'eux. *(CHAMPAGNAT et al., 1971)*. Ces pousses, dont la préséance est conférée par des propriétés physiologiques de l'axe porteur ont un développement prépondérant. A l'inverse la basitonie est le phénomène pour lequel les ramifications les plus développées résultent de l'évolution des bourgeons localisés dans la partie proximale des axes ou de la plante *(BARNOLA, 1976 ; CRABBÉ, 1987)*.

Peu de travaux au plan physiologique éclairent sur ces modes de ramification dont les rapports avec l'émission de rejets par l'ananas sont évidents. Les études les plus importantes ont été réalisées dans l'équipe dirigée par CHAMPAGNAT *(CHAMPAGNAT et al., 1971)* et par des chercheurs proches de son école de pensée *(CRABBÉ, 1987)*. La prise de préséance distale caractérisant l'acrotonie serait relayée et amplifiée pendant la phase de croissance de l'axe par dominance apicale, et en conséquence les deux phénomènes peuvent être considérés comme cause et effet *(CRABBÉ, 1984)*. Par ailleurs seules des études approfondies faites avec des espèces ligneuses de climat tempéré comme la ronce, le sureau noir, le noisetier *(BARNOLA, 1970 ; 1971 ; 1972 ; 1976)* et le rhododendron *(BEAUJARD et FUSTEC, 1972)* ont montré la diversité des mécanismes impliqués et l'importance de la dormance dans la prise de préséance basale, et donc dans l'expression de la basitonie. Chez les herbacées les données restent éparses : le pois chiche *(HUGON-DANJOU, 1976)*, le *Marsilea drummondii*, une petite fougère aquatique *(CHENOU- FLEURY, 1972)* ont, seuls fait l'objet d'observations à ce point de vue. Leur basitonie est discutée en

fonction des deux aspects classiques de la dominance apicale, l'aspect trophique et l'aspect hormonal.

Pour ce qui est de l'ananas, il se situe comme un modèle particulier, en quelque sorte une semi-ligneuse pérenne de grande taille. Les données qu'il peut fournir sont un apport à la meilleure connaissance de la basitonie et de l'acrotonie, phénomènes qui n'ont jamais été étudiés sur un tel modèle en zone tropicale.

3.4 EN RÉSUMÉ

La connaissance des facteurs qui déterminent la formation des différents types de rejets a une grande importance car elle est à la base des interventions agronomiques raisonnées en vue d'assurer la disponibilité en matériel de plantation, le maintien de la qualité des fruits et la production en plusieurs cycles sans replantation. Les connaissances sur les différents facteurs considérés comme ayant une influence sur le rejetonnage de l'ananas sont jusqu'à présent relativement imprécises, car le plus souvent elles proviennent de simples études descriptives et non pas d'études analytiques des phénomènes. Les différents facteurs qu'on peut évoquer sont ceux mis en jeu dans le contrôle de l'inhibition corrélative et en particulier la dominance apicale. Quoique déjà étudiée chez de nombreuses espèces, la dominance apicale est un phénomène dont les mécanismes sont toujours mal compris.

Nous donnons dans le tableau 4 une liste des traitements qui permettent de lever une inhibition de croissance des bourgeons axillaires. La diversité des traitements démontre indirectement qu'une inhibition corrélative est un phénomène complexe *(HILLMAN, 1984 ; MARTIN, 1987)*, et souligne l'insuffisance des théories qui privilégient un seul aspect physiologique ou un seul facteur de l'environnement.

L'ananas est certes un matériel d'étude beaucoup plus difficile que les légumineuses très utilisées jusqu'à présent dans les études de dominance apicale en ce qui concerne les herbacées. Mais les résultats disponibles montrent deux aspects fondamentaux au niveau de l'établissement des productions axillaires :

-le rapport à la génétique dans la comparaison de deux cultivars

-les modifications éventuelles de l'expression génétique par des facteurs environnementaux.

Ces aspects sont au centre de débats sur la morphogénèse des plantes.

Tableau 4:

Les différents traitements favorisant la levée de l'inhibition des bourgeons axillaires.

	Traitement
1	Décapitation
2	Défoliation / Ablation des jeunes feuilles
3	Restriction physique de la croissance apicale
4	Isolement de la partie apicale de l'axe par une maladie, incision de l'écorce
5	Infection pathogénique entrainant des malformations.ou balai de sorcière
6	Taux élevé de CO_2
7	Quantité et qualité lumineuse
8	Humidité
9	Apport hydrique et nutritif vers le système racinaire
10	Traitement gravimorphique des axes
11	Induction de l'état reproductif
12	Application d'inhibiteurs du transport de l'Auxine, d'ABA, d'Ethephon ou d'Ethylène sur les tissus au dessus des bourgeons.
13	Application des retardants des croissance (ex. Daminozide) sur les axes
14	Application d'ABA ou de Cytokinine sur les bourgeons

Source: *HILLMAN, 1984.*

4. MÉTHODES AGRONOMIQUES DE PRODUCTION DES REJETS

En dehors des mesures agronomiques destinées à assurer un environnement favorisant au maximum la production des rejets sur plants par ailleurs destinés à produire des fruits, des techniques dites de multiplication accélérée ont été développées. On peut en distinguer six :

4.1. LA TECHNIQUE DE GOUGEAGE

La technique de gougeage consiste à détruire mécaniquement avec une gouge le méristème terminal *PY (1979) ; REY (1982) ; HEENKENDA (1993).* Elle peut être réalisée à n'importe quel stade de la croissance végétative de la plante. Plus tôt elle est faite plus la phase de rejetonnage peut être allongée. Pour faciliter l'opération, il est préférable de faire précéder le gougeage d'un traitement d'induction florale. L'opération fait s'élever le méristème apical dans la rosette des feuilles ce qui le rend plus accessible à la destruction. Le gougeage est toujours réalisé aux dépens de la production fruitière.

D'après *REY (1982)*, plus le pied gougé est développé, plus les rejets émis sont récoltés petits et, plus on augmente la vitesse d'émission et le nombre de rejets. Sous les conditions climatiques de Côte d'Ivoire, avec le cultivar Cayenne lisse, *PINON (1981)* a obtenu 6 rejets de 100 g par plant dans une année après avoir planté des rejets de 400 g à une densité de 100 000 plants/ha, qui ont été hormonés $2^{1}/_{2}$ mois après plantation et gougés 15 jours après. Il a obtenu 2 rejets seulement par plant lorsqu'il les a récoltés après qu'ils aient atteint un poids de 400 - 500 g. Il est généralement considéré que cette méthode permet de doubler le taux naturel de multiplication *(PY, 1979).*

4.2. LA MULTIPLICATION PAR FRAGMENTATION DES TIGES

Elle est la technique la plus ancienne. Après la récolte de fruits les plantes sont arrachées, les feuilles enlevées, puis les tiges sont découpées en petits secteurs. En moyenne 50 secteurs, chacun portant au moins un bourgeon, peuvent être obtenus par tige. Ces secteurs sont désinfectés et plantés en pépinière *(TKATCHENKO, 1947 ; EVANS, 1952 ; KOTALAWALA, 1972).* La croissance des plantules qui se développent à partir des bourgeons sur chaque secteur est généralement faible. A 3-4 mois après plantation les jeunes plants ne pèsent que 15 à 20g *(PY, 1979).*

4.3. LA TECHNIQUE D'ÉCLAT DES REJETS:

Les différents types de rejets peuvent être également fractionnés longitudinalement en 4 à 8 secteurs et mis en terre *(LEE et TEE, 1978 ; PY, 1979 ; FITCHET et VAN de VENTER, 1988)*. Des rejets fils vont se développer à partir des bourgeons axillaires des fragments ou éclats. Ces derniers sont susceptibles de donner plusieurs plantules si à chaque fois on détache les premiers rejets fils produits.

4.4. LA MULTIPLICATION PAR EXTRACTION DES BOURGEONS

SEOW et WEE (1970) ont décrit une technique d'extraction des bourgeons axillaires. Les bourgeons sont extraits des rejets entiers ou de préférence des couronnes ou bulbilles, en prélevant, en même temps, un peu des tissus de la tige sous-jacente, ainsi que la partie basale de la feuille axillante. Ces "explants" sont ensuite mis en culture, de préférence sur milieu stérile et dans un environnement favorable à leur croissance. Le taux de reprise est d'environ 70 % sur 40 -70 bourgeons qu'il est possible d'extraire d'une couronne.

4.5. LA TECHNIQUE DE CULTURE *IN VITRO*

Une technique de multiplication *in vitro* de l'ananas a été développée pour la première fois par *AGHION* et *BEAUCHESNE (1960)*. Comme dans la méthode précédente les bourgeons sont prélevés avec une zone d'insertion. Les bourgeons sont cultivés sur milieu gélosé contenant diverses substances de croissance dont la 6-Benzyladénine (une cytokinine de synthèse), destinées à induire une prolifération de plantules. Les techniques récentes se sont diversifiées. Certains auteurs ont imité les techniques d'éclats des rejets qu'ils appliquent aux plantules issues des explants primaires, qu'ils mettent sur milieux enrichis pour favoriser leur développement *(SITA et al. , 1974 ; TEO, 1974 ; MAPES, 1973)*. Les bourgeons prélevés sont parfois soumis à des blessures qui entraînent la formation de nombreuses pousses. Celles-ci sont repiquées su milieux rhizogènes et éventuellement sur supports terreux *(MATHEWS et al. , 1976)*.

Avec le repiquage de bourgeons d'explants primaires sur milieu enrichi en benzyladénine et AIB, *PANNETIER et LANAUD (1976)* ont obtenu des ramifications intenses conduisant à des structures en "balai de sorcière". Ils ont estimé que par prélèvements successifs et repiquages, 1 million de plants peuvent être obtenu par ce procédé en deux ans. *FIROOZABADY et al. , (1995)* ont décrit une méthode d'*in vitro* basée sur la technique de "Periodic immersion bioreactor". Des rejets issus de culture *in vitro* servent de matériel de départ. Les bases de leurs feuilles sont utilisées comme

explants pour régénérer de nouveaux rejets, sur lesquels la multiplication supplémentaire se fait par immersion périodique (≃ 6 minutes par heure) dans un milieu liquide. La méthode est qualifiée capable de produire 6-8000 plants à partir de 3 rejets en 4 à 5 mois.

Quoique le taux de multiplication par explant "in vitro" soit impressionnant et incomparablement plus élevé que pour les techniques de pépinière, les auteurs reconnaissent l'extrême lenteur de la phase d'acclimatation. A la Réunion, l'acclimatation de vitro plants de 1-2 g du cultivar Queen Pomaré a duré 10 mois pour obtenir des plantules de 20-130 g *(BOUFFIN, 1990)*. Selon *FOLIOT (1990)*, la durée de cette phase peut varier du simple au double selon le génotype et les conditions de culture.

4.6. LA MULTIPLICATION PAR APPLICATION DU CHLOROFLURENOL

La dernière technique de multiplication accélérée de l'ananas que nous présentons ici est celle qui fait appel à un produit chimique : le chloroflurenol. Ce produit connu sous le nom commercial de Maintain CF 125 ou Multiprop et dont le nom chimique est le Methyl-2-chloro-9-hydroxyfluorene-(9)-carboxylate appartient au groupe des morphactines, qui sont des régulateurs de croissance de synthèse. Le chloroflurenol est un produit systémique qui pénètre dans la plante à partir des feuilles et des racines. Il agit sur les points végétatifs et tissus méristématiques. Selon la concentration il peut induire une inhibition de la croissance globale de la plante ou il peut simplement inhiber l'élongation des entre-noeuds, créant ainsi un effet nanisant. Il peut également avoir un effet stimulateur sur la ramification. On suppose que ces effets pourraient résulter de la réduction du taux de division cellulaire (nanisme) ou d'une suppression de la dominance apicale par inhibition du transport de l'auxine (ramification). Traditionnellement ce produit est utilisé en association avec de l'hydrazine malique, des herbicides ou des engrais pour l'entretien des gazons et des aménagements paysagers *(Celamerck CimbH & Co...)*.

SANFORD et RAVOOF (1971) ont été les premiers à montrer que l'application de chloroflurénol pouvait induire une production accrue des bulbilles, qui se développent en plus grand nombre sur le pédoncule, et plus particulièrement en transformant les yeux du fruit en structures végétatives. Pour être efficace, l'application du produit doit obligatoirement être précédée par l'induction florale. *WATSON (1974) et GLENNIE (1981)* ont depuis cherché à préciser les modalités (dose et meilleur moment) de son application. Le nombres maximaux de 10 bulbilles sur pédoncule et 40 bulbilles de fruit par plante ont été atteints avec une dose de 200-400 ppm du produit. Les auteurs ont observé que le délai d'application après induction florale a une influence sur le nombre

et l'origine des bulbilles. La formation des bulbilles du pédoncule est favorisée par des applications réalisées suffisamment tôt, environ une semaine après l'induction florale. Plus l'application est tardive, plus le nombre des bulbilles diminue, et plus ils apparaissent vers le haut du pédoncule ou dans le fruit lui-même.

D'après *WATSON (1974)*, ces résultats suggèrent que le chloroflurenol agit sur les cellules qui sont en différenciation au moment de son application. Les différents auteurs considèrent en outre que, comme dans le cas de la production naturelle des bulbilles, le niveau de croissance atteint par la plante au moment du traitement, ainsi que la nature du produit florigène utilisé ont une influence sur le nombre de bulbilles induites.

4.7. EN RÉSUMÉ

Il existe donc plusieurs techniques permettant d'accélérer la multiplication végétative de l'ananas. Ces techniques varient dans leur niveau de sophistication et les taux de multiplication qu'elles permettent. Dans leur ensemble par ces méthodes on cherche surtout à accélérer le démarrage des bourgeons axillaires par suppression des effets d'inhibition exercés par le méristème terminal en croissance et/ou par d'autres bourgeons et/ou d'autres organes. Ces méthodes ne sont utilisables qu'au laboratoire ou en pépinière, en tout cas pas sur des plantes destinées à produire du fruit commercialisable. Par ailleurs, on ne connaît pas encore de techniques qui permettraient de réprimer la formation excessive de rejets.

5. CONCLUSION

L'ananas est une plante semi-ligneuse, vivace, à multiplication essentiellement végétative. Sa pérennité ainsi que la disponibilité en matériel de plantation dépend de son pouvoir rejetonnant.

La formation des rejets en nombre et en qualité suffisants pose un certain nombre de problèmes pratiques. Lorsque les rejets sont formés en nombre trop faible, le renouvellement et *a fortiori* l'extension des surfaces plantées sont entravés. S'ils sont trop nombreux ils exercent une concurrence néfaste à la productivité fruitière. Les couronnes multiples, ainsi que les bulbilles qui s'accolent au fruit déprécient sa valeur marchande. D'autre part, les différents types de rejets n'ont pas le même potentiel de croissance et de développement. Pour les cayeux, leur niveau d'insertion sur la tige-mère est important ; une insertion basse est favorable à la conduite en plusieurs cycles culturaux sans replanter. Leur émission précoce est un atout économique dans la

mesure où elle n'entraîne pas une réduction des rendements, et permet d'accélérer la rotation culturale.

Actuellement les producteurs ne disposent pas de moyens leur permettant de maîtriser ces phénomènes sauf, théoriquement, les choix variétaux. Mais ceux ci sont presque toujours dictés par des critères prioritaires d'adaptation au marché. Les techniques qu'ils peuvent mettre en oeuvre sont onéreuses et/ou n'apportent qu'une faible amélioration. Le déterminisme du rejetonnage (l'apparition et le développement des rejets) se ramène en terme physiologique fondamental au déterminisme de la mise en place des ramifications. Les connaissances actuelles sur la morphogénèse de l'ananas à ce point de vue restent fragmentaires, bien que les rôles des divers facteurs génétiques, environnementaux et, physiologiques aient été évoqués dans différentes études.

Aussi, nous est-il apparu pertinent de chercher à contribuer à l'amélioration des connaissances fondamentales sur les facteurs déterminant la ramification de cette espèce.

Dans cette optique, nous avons identifié les phénomènes et les points suivants à aborder :
- La description précise de la croissance de l'axe feuillé primaire et des axes latéraux, afin de situer l'émission des rejets dans le temps et dans l'espace par rapport à des états ou des stades de développement repères de la plante (certains niveaux de croissance végétative, induction florale - artificielle et naturelle, maturation du fruit, et récolte).
- La description précise de l'ontogénèse des bourgeons axillaires et puis de la dynamique de leur croissance ainsi que de celle des rejets qui en sont issus en fonction de leur niveau sur l'axe.
- La quantification biologique de l'inertie propre de croissance des bourgeons axillaires à différents stades du développement de la plante. Ce point est important car il est généralement considéré (sans que cela soit vérifié) que les bourgeons axillaires suite à leur formation entrent en repos, lequel devient un frein à la ramification.
-La réalisation d'interventions destinées à modifier expérimentalement le déroulement naturel du cycle de croissance et de développement des plantes, et par conséquent la ramification. Ceci pourrait déboucher sur l'amélioration des techniques permettant de réprimer ou de stimuler l'émission de rejets.

Ces approches seront mises en oeuvre sous différentes modalités de développement des plants, pouvant être obtenues par variation de conditions environnementales de culture (divers sites de culture et dates de plantation) ou par diverses interventions phytotechniques, certaines classiques (induction artificielle de floraison), d'autres très

"expérimentales".

Notre objectif n'a pas été de faire une analyse physiologique "mécanistique" des processus contrôlant la ramification.

Ainsi, n'avons nous pas abordé les aspects classiquement évoqués à ce propos ; nous n'avons pas recherché de données concernant les paramètres du fonctionnement hormonal de la plante, pas même celles relatives au fonctionnement trophique telles que les teneurs en glucides divers, par exemple.

Notre objectif a été essentiellement de décrire l'ontogénèse des rejets de façon très précise dans le temps et l'espace, c'est à dire en la replaçant dans la dynamique de développement général et dans la structuration de la plante.

Il a été aussi d'aborder l'analyse physiologique du phénomène de ramification chez l'ananas, au strict niveau de la caractérisation, et si possible de la quantification globale, des grands types de facteurs en jeu, en particulier les facteurs corrélatifs à diverses échelles d'espace.

Il nous a paru intéressant d'aborder une telle analyse dans un ordre de comparaison entre deux cultivars génétiquement très contrastés sur ce plan de la ramification.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. DESCRIPTION DES SITES EXPÉRIMENTAUX

1.1. GÉNÉRALITÉS

Les expérimentations ont eu lieu dans l'île de la Réunion, de juin 1993 à décembre 1995.

L'île de la Réunion est un département français d'outre-mer (DOM). Elle est située dans l'Océan Indien, entre Madagascar et l'île Maurice, à 21°5 de latitude Sud et 55°3 de longitude Est (figure 9) : C'est une île volcanique montagneuse culminante à 3063 m d'altitude, avec un relief accidenté à cause de la présence de nombreux cirques et ravins.

1.2 CLIMAT

L'île de la Réunion bénéficie d'un climat tropical caractérisé par une saison chaude et humide de novembre à mai (été austral) et par une saison plus fraîche et sèche de juin à octobre (hiver austral). Ce climat est cependant modulé par trois facteurs :

- de très forts gradients de pluviosité conditionnés par l'exposition aux alizés. La pluviométrie est forte (jusqu'à 8000 mm par an) au nord-est de l'île (face au vent) et moyenne (1000 à 2000 mm par an) dans le sud-ouest (face sous le vent).

- le relief, crée des gradients de températures à partir desquels, on peut distinguer trois tendances climatiques :

1) de 0 à 600 m d'altitude, un climat tropical
2) de 600 à 900, un climat de type subtropical
3) au-dessus de 900 m, un climat de type tempéré chaud.

- durant l'été des passages de cyclones violents et très destructeurs, perturbent souvent les tendances générales, en apportant en particulier plus de pluviométrie.

1.3. SOL

Les sols sont de type ferralitique au-dessous de 500 m d'altitude à l'est de l'île, et jusqu'à 1200 m au sud et à l'ouest. Les andosols caractérisent pour la plupart, les autres zones au-dessus de 600 m d'altitude.

1.4. AGRICULTURE

La Réunion dispose d'une superficie de 252 000 ha, dont la surface agricole utile est de 63 600 ha. La canne à sucre cultivée sur tout le littoral jusqu'à 600 m d'altitude est la première culture. Elle concurrence l'implantation des cultures maraîchères et fruitières. L'ananas est la seconde culture fruitière la plus importante derrière le litchi. Il est cultivé surtout dans le nord, l'est et le sud-est de l'île, occupant plus de 100 ha *(DIDIER, 1992)*. Le cultivar "Queen victoria", appelé localement "Ananas pays" est pratiquement le seul cultivé. Il est tout d'abord destiné pour la consommation locale en frais, et d'autre part il fournit l'essentiel du tonnage des fruits à l'exportation vers l'Europe *(BOUFFIN, 1992)*. Quelques agriculteurs du cirque de Salazie produisent le cultivar "Cayenne lisse", appelé "Ananas maingard", entièrement destiné au marché locale.

Le "Cayenne lisse" est cultivé de façon traditionnelle, avec conduite de cultures en plusieurs cycles successifs sans replantation. Ce que conduit à une durée de culture approximative de dix ans. Par contre le cultivar "Queen victoria" est cultivé comme une annuelle et le CIRAD-FLHOR (*BOUFFIN, 1992*) préconise les plantations à très haute densité (100.000 plants à l'hectare). L'objectif étant de produire des quantités plus élevées des fruits de petit calibre mais satisfaisant pour l'exportation, permettant ainsi d'augmenter la rentabilité économique d'un seul cycle de production.

1.5. CHOIX DES SITES EXPÉRIMENTAUX

En fonction des paramètres du milieu ci-dessus, nous avons choisi deux sites expérimentaux à différentes altitudes :

- site de Bassin Plat (BPL) sur la station CIRAD-FLHOR à 150 m d'altitude,
- site de Grand Tampon (GTP) chez un agriculteur, à 680 m d'altitude, correspondant à la zone limite de la culture de l'ananas sur l'île.

Les deux sites se trouvent dans la région sud de l'île. Leurs caractéristiques climatiques normales (température, pluviométrie et insolation) sont présentées sur la figure 10. On peut noter que le site BPL est caractérisé par des températures et un rayonnement global un peu plus élevés que le site GTP, où, par contre, la pluviométrie est plus élevée. Ces différences sont considérées comme propices à l'évaluation de différences de développement des plants et leur mise en relation avec la ramification.

2. MATÉRIEL VÉGÉTAL ET CONDUITE DES CULTURES

2.1. MATÉRIEL VÉGÉTAL

Nous avons utilisé deux cultivars : "Cayenne lisse" et "Queen Victoria".
Le choix de ces cultivars, tous les deux d'intérêt agronomique est basé sur leurs tendances très différentes en ce qui concerne la production de rejets.

"Cayenne Lisse" ("CL") est un cultivar connu pour produire très peu de rejets et être peu basitone. Il est le plus cultivé dans le monde et de ce fait, le plus étudié. Ses fruits, très juteux, sont destinés au marché en frais et à la conserverie.

Le cultivar "Queen Victoria" ("QV") émet des rejets en grand nombre. Il est très basitone. Ses fruits finement parfumés et craquants sont destinés principalement au marché en frais.

Les matériels de plantation utilisés pour les deux cultivars sont des cayeux. Pour "QV", le matériel a été récolté sur les parcelles de la Station du CIRAD-FLHOR à Bassin Plat. Le calibre retenu était de 200-300 g. Pour "CL" très peu cultivé dans l'île, l'obtention des cayeux n'a pas été une chose aisée. Pour la première plantation, les cayeux provenaient de chez deux agriculteurs du cirque de Salazie. Le calibre retenu a été de 200-350 g. La limite supérieure a été fixée assez élevée afin d'obtenir assez de matériel. Pour la deuxième plantation, des cayeux d'un calibre de 200-300 g à la récolte ont dû être importés de Côte d'Ivoire.

2.2. LES PARCELLES EXPÉRIMENTALES

Deux plantations ont été réalisées. La première a été faite le 2 juin 1993, sur le seul site de BPL. La deuxième plantation a été effectuée sur les deux sites de BPL et de GTP les 15 et 20 février 1994 respectivement. Au total nous avons donc eu 4 parcelles à Bassin Plat, 2 de chaque cultivar et 2 parcelles au Grand Tampon, une de chaque cultivar.

Les parcelles ont été aménagées en 8 billons de 0.7 m de largeur et 32 m de longueur. Les deux billons externes ont été considérés comme des bordures. Les billons ont été espacés de 0.6 m l'un de l'autre. Les plantes ont été disposées sur les billons en rangées de deux lignes jumelées à un espacement de 0.40 m entre les lignes et 0.23 m entre elles sur les lignes (figure 11). Cet espacement nous a donné à peu près 2300 plants par parcelle et correspond à une densité de plantation classique de 67 000 plants/ha.

2.3. CONDUITE DES PARCELLES

Les techniques culturales préconisées pour la culture de l'ananas "Queen victoria" à la Réunion *(BOUFFIN et DUCELIER, 1987)*, présentées en annexe 1, ont été adoptées.

A BPL, les parcelles ont été irriguées par circo-jets. La fréquence d'irrigation a été déterminée d'après l'état hydrique du sol, dont l'évolution a été suivie par tensiomètre. L'irrigation était déclenchée chaque fois que le tensiomètre indiquait 3 MPa à 30 cm de profondeur dans le sol.

Au GTP les parcelles n'ont pas été irriguées, en raison de l'absence d'installation ; de plus l'irrigation n'est pas habituellement pratiquée dans la zone. Le suivi de l'évolution de l'humidité du sol montre que le tensiomètre n'a dépassé 3 MPa que très occasionnellement au cours des mois les plus secs (Figure 12).

3. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

Nous avons schématisé sur la figure 13 le dispositif expérimental mis en place, lequel a été destiné en premier lieu à la comparaison des deux cultivars. Les différents sites et époques de plantation devaient permettre d'étudier l'effet de l'environnement, notamment de la température. En cela, époques et sites de plantation ont constitué des traitements expérimentaux. Pour chaque site et époque de plantation, des lots de plants constituants des sous parcelles ont été conduits en croissance libre, sans intervention expérimentale particulière jusqu'à la fin du cycle. Sur d'autres lots les traitements suivants destinés à modifier la croissance et/ou la ramification naturelle des plants ont été réalisés :

(1) Pour chaque site et époque de plantation la floraison des plants a été induite artificiellement à différents âges.

(2) Sur le site de BPL, les traitements supplémentaires suivants ont été réalisés au cours de la deuxième plantation :

- traitement des cayeux avant la plantation avec des régulateurs de croissance
- décapitation de l'axe primaire des plants
- rabattage (rognage) des feuilles
- rabattage des racines.

Les méthodes de recueil de données mises en oeuvre ont eu pour objectifs :
- le suivi biométrique (mensuration) de la croissance des plantes
- l'étude de l'émission des rejets

- le suivi de l'évolution morphogénétique des bourgeons axillaires et l'analyse de leur capacité de croissance.

Les méthodes ont consisté en observations et mesures faites soit sur les plantes ou les organes *in situ*, soit après leur prélèvement.

3.1. SUIVI DE LA CROISSANCE DES PLANTES

3.1.1. Observations et mesures *in situ*

Des sous parcelles composées de 48 plants destinés à être observés régulièrement, ont été délimitées au sein de chaque parcelle. Sur ces plants, nous avons suivi l'émission foliaire et l'évolution phénologique des plants.

3.1.1.1. Émission foliaire

A la plantation, le nombre de feuilles de chacun des 48 cayeux est noté. Une marque de peinture est déposée sur l'avant dernière feuille visible de la rosette foliaire de chacun des plants pour pouvoir l'identifier lors de l'observation suivante. Le marquage se poursuit à chaque observation. L'avant dernière feuille visible est choisie du fait que la dernière feuille visible est le plus souvent trop petite pour être marquée. Le suivi de l'émission foliaire consiste à compter les feuilles nouvelles, comprises entre la feuille qui a été marquée au cours de l'observation précédente et la dernière feuille visible dans la rosette. Ces observations permettent ainsi d'estimer la plastochrone apparent des plants au cours de leur croissance végétative. L'observation est réalisée à intervalle de 15 jours, depuis la mise en terre des cayeux jusqu'à la floraison naturelle.

3.1.1.2. Évolution phénologique des plants

Nous avons noté les dates pour lesquelles les plants ont atteint les stades marquants de leur développement : apparition de l'inflorescence, récolte du fruit et apparition du premier rejet.

3.1.2. Mesure de la croissance avec destruction des plants

Afin de suivre la croissance dimensionnelle et pondérale des plants entiers et de leurs différents organes, ainsi que le plastrochrone réel, nous avons procédé à l'arrachage et à la dissection des plants.

Les premières observations sont effectuées sur 10 cayeux de chaque cultivar avant plantation. Puis les observations sont réalisées par intervalle de 2 mois, de la plantation jusqu'à la récolte du fruit. Après la récolte, elles sont faites 3 fois mensuellement. Les échantillons consistent en 10 plants voisins prélevés à différents endroits de la parcelle.

3.1.2.1. Croissance pondérale en matière fraîche des plants et de différents organes

Après l'arrachage, les plants sont débarrassés de la terre et de tout corps étranger et pesés individuellement. Les poids de matière fraîche sont utilisés dans les courbes pour visualiser l'augmentation de matière fraîche des plants, de chaque cultivar pour chaque saison et pour chaque site de plantation. Ensuite les plants sont débarrassés de toutes les feuilles en commençant par la plus âgée en bas de la tige, jusqu'à la dernière ébauche visible à la loupe. Les feuilles de chaque plant sont chaque fois étalées afin d'identifier les feuilles repères suivantes :

- B- et B+, sont les feuilles déjà initiées à la plantation du cayeu et ayant recommencé à croître après la plantation. B- est la plus vieille et B+ la plus jeune. Elles se reconnaissent après la reprise de croissance des rejets, par un accroissement brusque de leur largeur près de la base pour la B- et un rétrécissement près de l'apex pour la B+.
- la feuille D, est la feuille qui vient de terminer sa croissance. Elle se reconnaît par les bords carrés de sa partie inférieure.
- La feuille L, est la feuille la plus longue de chaque plant au moment de l'observation
- La feuille F, est la dernière feuille visible dans la rosette de feuilles le jour du prélèvement.

Les feuilles sont pesées ensemble.

Selon la nomenclature habituelle des feuilles d'ananas *(SIDERIS et KRAUSS, 1937 ; PY et TISSEAU, 1965)*, les feuilles au-dessous de celle nommée B- constituent le groupe A. Ceux comprises entre la B- et la B+ sont du groupe B et les feuilles situées entre la B+ et la D forment le groupe C. Entre les feuilles D et F, on a le groupe E et les plus jeunes forment le groupe F ou les ébauches foliaires (figure 14).

Nous avons également identifié la feuille marquée à la peinture lors du prélèvement précédent (deux mois auparavant) et l'avons appelée feuille M.
Les tiges, sont pesées séparément.

3.1.2.2. Émission foliaire

Au moment de chaque prélèvement de façon analogue à ce qui a été pratiqué sur les plants observés *in situ*, on a réalisé un marquage à la peinture de l'avant dernière feuille visible des plants destinés à être examinés lors du prélèvement suivant. Par prélèvement des plantes et enlèvement de leurs feuilles nous arrivons à compter le nombre total des feuilles, y compris celles qui sont invisibles lors d'observations *in situ.* L'estimation du nombre moyen de feuilles émises entre chaque prélèvement est faite selon la technique présentée sur la figure 15.

3.2. DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS AXILLAIRES ET EMISSION DES REJETS

Les observations sont réalisées en même temps que le suivi de la croissance avec destruction des plants.

3.2.1. Formation de bourgeons axillaires

Pendant la dissection des plantes, au fur et à mesure qu'on détache une feuille, on note la présence ou l'absence de bourgeon ou de rejet à son aisselle.

3.2.2. Stades morphologiques de développement des bourgeons axillaires

Pour chaque bourgeon observé, sont notées la forme, la taille et la couleur ainsi que la position sur la tige.

En se référant aux trois premiers caractères, nous avons procédé à chaque date de prélèvement, à l'établissement de différents types de bourgeons. Pour chaque type et pour chaque cultivar, un certain nombre de bourgeons, jusqu'à une vingtaine selon leur abondance, est prélevé. Les différents types de bourgeons sont conservés dans l'alcool à 70° pour servir de référence au cours des observations suivantes, et pour des observations anatomiques faites par dissection sous la loupe binoculaire.

Ces données sont utilisées pour la définition de stades de développement des bourgeons axillaires depuis leur formation jusqu'à l'apparition des rejets à l'aisselle des feuilles ou bractées foliaires. Comme on le verra, nous avons ainsi complété l'échelle phénologique établie par *(KRAUSS, 1948)*. Nous nous en sommes ensuite servis pour le classement phénologique de chaque bourgeon observé pendant la dissection des plants.

3.2.3. Développement des bourgeons axillaires et émission des rejets

A chaque date de prélèvement et pour chaque cultivar, on compte le nombre de bourgeons des différents types présents sur la tige de chaque plant prélevé. Les rejets déjà émis sont pesés et leur nature (cayeu souterrain ou aérien, happa, bulbille) est notée. Ces données sont utilisées pour établir une dynamique d'évolution des fréquences des différents types de bourgeons, de l'émission et de la croissance des rejets.

3.3. POTENTIALITÉ DE CROISSANCE DES BOURGEONS AXILLAIRES

L'étude conduite à partir des plants de la deuxième plantation à BPL, est destinée à évaluer les capacités de croissance des bourgeons axillaires au cours du cycle.

Une méthode classique utilisée pour quantifier l'intensité ou la capacité de croissance des bourgeons consiste à soumettre des boutures, rameaux isolés voire des plantes entières à des conditions favorisant le développement des bourgeons. Les conditions des températures, lumière ..., favorables pour la croissance sont destinées à éliminer la quiescence. Lorsque ce sont des boutures segments des rameux (tiges) ne portant qu'un seul noeud (ou bourgeon) qui sont mis en culture, la technique est appelée "technique des boutures des noeuds isolés" *(NIGOND, 1967).* Parce que la bouture porte un seul noeud on estime qu'une grande partie des corrélations liées à l'axe est éliminée. La capacité de croissance des bourgeons est mesurée sur la base de la durée nécessaire au débourrement des bourgeons pour un échantillon donné. Cette durée est appelée le délai moyen de débourrement ou DMD. Plus le DMD est élevé plus on considère que l'inertie de croissance des bourgeons est grande, autrement dit, plus la capacité à croître est faible. A ce paramètre s'ajoute la prise en compte du nombre de bourgeons débourrés pouvant être exprimé en pourcentage.

Nous avons mis en oeuvre sur notre matériel cette même méthode que nous pourrons appelée technique des segments à un bourgeon ainsi qu'une variante très proche (segments à deux bourgeons).

Après la plantation, une dizaine de plants de chaque cultivar est arrachée mensuellement. A chaque fois les tiges sont débarrassées de toutes leurs feuilles, puis sectionnées longitudinalement en 4 quarts, puis découpés en petits segments d'environ 5 cm de longueur. Les bourgeons de chaque segment sont prélevés afin d'en conserver un seul à l'extrémité supérieure, ou deux du même stade, l'un au-dessus de l'autre.

Les segments peuvent donc être caractérisés par le nombre et le stade de bourgeons qu'ils portent, et le niveau de la tige dont ils sont issus. Les segments sont traités par un mélange de Benomyl (Benlate) et l'Alliette (0.6 g/l d'eau) pour prévenir les attaques fongiques, puis mis en culture sur tourbe humidifiée et placés dans une chambre de culture. La température de la chambre est régulée à environ 25°C, et éclairée 12 heures par jour avec une lampe fluorescente de type lumière du jour (d'intensité d'environ 50 watts/m^2). L'humidité de la tourbe est maintenue par des apports réguliers d'eau.

Un essai supplémentaire par lequel nous avons cherché à supprimer l'effet gravimorphique sur la croissance des bourgeons sur l'axe a été réalisé avec des plantes de "CL". A 3 mois après la différenciation florale, 10 plants ont été arrachés et leurs tiges sectionnées longitudinalement en 4 secteurs. Les secteurs portant tous leurs bourgeons sont mis en culture horizontalement.

Nous notons lors des observations effectuées tous les deux jours, la date de la première évolution des bourgeons. Nous avons pris comme repère l'apparition des extrémités vertes des jeunes écailles foliaires au travers de la prophylle du bourgeon, ce qui traduit une reprise de croissance.

A partir de ces données nous calculons les "délais moyens de croissance" ou DMC (moyenne arithmétique des délais individuels). Pour les segments à deux bourgeons, nous calculons séparément les délais moyens de croissance des bourgeons en position distale et de ceux en position proximale sur les secteurs. Nous avons utilisé le terme délai moyen de croissance à la place de délai moyen de débourrement terme consacré pour la méthode quand elle est appliquée aux arbres, mais n'est pas adéquat chez l'ananas où il n'y a pas de débourrement au vrai sens du terme.

3.4. TRAITEMENTS DESTINÉS A MODIFIER LA CROISSANCE ET LA RAMIFICATION NATURELLES DES PLANTS

Nous avons réalisé sur des plants des interventions susceptibles de stimuler ou de

réprimer la formation des rejets. Des traitements sont effectués sur les cayeux avant leur mise en terre et sur les plants pendant la phase de croissance végétative.

3.4.1. Traitement des cayeux avant la plantation avec des régulateurs de croissance

Ce traitement est destiné à explorer la possibilité de modifier précocement la croissance des bourgeons axillaires par application de régulateurs hormonaux, soit directement, soit au travers de modification du développement des plants dès la plantation. Ainsi nous avons traité des rejets avant plantation avec de la 6-BAP (Benzyladénine Purine) et de l'AIA (Acide Indole Acétique) comme suit :

Un lot de 72 cayeux de chaque cultivar est trempé dans une solution à 100 mg/l de 6-benzylaminopurine (6-BAP), pendant 72 heures. Un autre lot de cayeux est trempé pendant 10 minutes dans 300 ppm d'ethrel, puis dans 4000 ppm d'AIA pendant 5 minutes. Ces cayeux sont plantés à BPL au cours de la deuxième plantation.

La croissance des plantes est suivie avec observation du plastochrone apparent sur 24 plants. Nous réalisons des prélèvements de 10 plants à 1, 2, 3 et 4 MAP (Mois Après Plantation), afin de suivre le développement des racines en nombre et en longueur. L'arrachage des plants est précédé d'un arrosage abondant, destiné à ameublir au maximum le sol, en vue d'un arrachage facile qui préserve un maximum de racines. Néanmoins, l'opération est devenue difficile à réaliser à plus de 4 MAP.

Sur ces mêmes plants débarrassés de leurs feuilles, la présence de rejets et de bourgeons et la nature de ces derniers sont relevées, selon le niveau sur la tige.

L'émission des rejets est suivie, *in situ* sur 24 plants de chaque cultivar parmi ceux restant aux champs (non arrachés). A 3 mois après la différenciation florale les plants sont arrachés, dépouillés de leurs feuilles en laboratoire et le nombre de rejets formés ainsi que leur disposition sur la tige sont notés.

3.4.2. Induction artificielle de la floraison

Des Traitements d'Induction Florale (TIF) sont réalisés à différentes dates sur les plants des deux plantations à BPL et au GTP, afin d'en observer l'effet sur la ramification en fonction du stade de développement des plants et des conditions

climatiques au moment de la différenciation florale.

Sur des plants de la première plantation à BPL, nous avons induit artificiellement la floraison des plants des deux cultivars, aux trois dates suivantes :
- 7 MAP, en janvier 1994 correspondant à la période la plus chaude de l'année.
- 9 MAP, en mars 1994, au cours de la période la plus humide
-11 MAP, en mai 1994, au début de la période fraîche et juste avant le déclenchement de l'induction de la floraison naturelle.

Pour la deuxième plantation à BPL et GTP, le premier TIF est réalisé à 8 MAP au début octobre 1994 (juste après l'hiver). D'autres TIF sont réalisés à 11 MAP (en janvier 1995) et à 16 MAP (en mai 1995). Il faut noter que les deux derniers traitements n'ont pas pu être réalisés sur les plants du cultivar QV à BPL, car tous les plants étaient déjà en floraison naturelle.

Le traitement a concerné à chaque date environ 300 plants de chaque cultivar. Il est réalisé par application d'ethrel 400, en versant dans le coeur des feuilles, à l'aide d'un pulvérisateur à dos, environ 50 ml d'une solution contenant 15 ml d'ethrel et 100 g d'urée (46 %) pour 10 l d'eau.

Des observations sont réalisées 15, 30, 45, 75 et 105 jours après le TIF, à la récolte du fruit et 1, 2, et 3 mois après cette récolte. A chaque fois un lot de 10 plants est arraché et ramené au laboratoire où le développement des bourgeons axillaires et l'émission des rejets sont notés.

3.4.3 Décapitation de l'axe primaire des plants

Nous avons procédé à la destruction des apex des plants afin d'étudier l'effet d'une levée de dominance apicale sur la croissance des bourgeons axillaires chez les deux cultivars étudiés.

La destruction de l'apex de tige de l'ananas est aussi appelée "gougeage". Elle consiste en une destruction mécanique des méristèmes apicaux des plants avec une "gouge" (en fait, il s'agit couramment d'un bâton à extrémité pointue) qu'on enfonce dans le coeur de la rosette des feuilles jusqu'à atteindre l'apex de la tige. Cette technique est assez imprécise car on ne dispose pas de moyen de contrôler l'effectivité de la destruction ; aussi débouche-t-elle assez souvent sur l'échec de la destruction ou sur des dégâts importants infligés à la tige elle-même, ce qui a été effectivement le cas à la suite de nos traitements.

Le gougeage est suivi par un traitement à l'Alliette (à la concentration de 0.6 - 1g/l d'eau) afin de prévenir des attaques de phytophtora.

Ce traitement concerne les parcelles de la deuxième plantation sur le site de BPL. Le gougeage est réalisé à 7 et 9 MAP sur 72 plants à chaque fois. Chez le cultivar "CL" un troisième gougeage est effectué à 11 MAP.

Les expériences de décapitation ont été complétées par des expériences de décapitation associées à un traitement par l'Ethrel. L'objectif été d'observer si l'Ethrel avait un effet direct sur le développement des bourgeons axillaires, ou bien, si l'effet sur ce développement n'est qu'indirect, au travers de déclenchement de la différenciation florale. Ainsi des lots supplémentaires des plants ont été traités à l'Ethrel comme pour un TIF classique, 72 heures avant le gougeage.

Pour chaque traitement, des échantillons de 10 plants sont prélevés 30, 45 et 75 jours après les gougeages pour observer l'évolution du développement des bourgeons selon la méthode décrite en 3.2.3. Des observations non destructives de l'apparition des cayeux sont réalisées sur 24 autres plants laissés en place sur lesquelles la décapitation a réussit.

3.4.4. Rabattage des feuilles

L'essai réalisé sur 24 plants de chaque cultivar de la deuxième plantation à BPL est destiné à limiter la surface foliaire assimilatrice et en conséquence la croissance globale des plants.

A 6 MAP, nous avons rabattu les feuilles existantes à la hauteur de l'avant dernière feuille visible et de façon qu'elle ne déborde pas un diamètre d'environ 45 cm centré sur la tige. Par la suite, jusqu'à la différenciation florale de plants témoins, les feuilles sont rabattues régulièrement (tous les 14 jours) à fin de limiter la hauteur du feuillage au-dessous de 60 cm. Nous avons choisi de commencer l'essai à 6 MAP car à cet âge les plants ont acquis un niveau suffisant de croissance végétative et surtout parce que, plus tard l'émission de rejets chez "QV" se généralise.

Sur ces plants, nous avons mené des observations régulières *in situ* (tous les 14 jours) portant sur l'émission des rejets. Après la floraison naturelle des plants témoins, 10 plants de chaque cultivar sont prélevés pour analyse. Nous notons le poids de matière fraîche des tiges, leur composition en différents stades de bourgeons axillaires et les rejets formés.

3.4.5 Rabattage des racines au cours de la croissance végétative

Nous faisons l'hypothèse qu'un rabattage d'une moitié des racines au cours de la croissance végétative peut d'une part entraîner des contraintes en matière de fourniture hydrique et minérale de la partie aérienne et d'autre part, entraîner la diminution de sites de synthèse d'hormone (cytokinine), ce qui perturberait le développement de la plante et pourrait affecter l'émission de rejets.

L'essai est réalisé à BPL au cours de la deuxième plantation. A 6 MAP, les racines de 24 plants de chaque cultivar sont rabattues en place par tranchage vertical à l'aide d'une pelle bien aiguisée. Il est estimé qu'en réalisant deux tranchages parallèles de part et d'autre de l'axe d'un plant, à moins de 10 cm de celui-ci on affecte environ la moitié des racines. Les observations réalisées *in situ* sur ces plants portaient sur leur évolution phénologique, le délai d'émission des rejets, leur nombre et leur disposition sur l'axe.

4. EXPRESSION DES RÉSULTATS

Les résultats sont présentés sous forme de graphiques, photos, schémas et tableaux. Pour décrire les échantillons et tracer les cinétiques d'évolution de la croissance on s'est largement appuyé sur les moyennes de différents paramètres mesurés. L'analyse de type "moyennes flottantes" (mobiles) qui permet de lisser les points extrêmes en traçant des moyennes progressives a été réalisée pour les courbes de croissance, dans certains cas indiqués. Les écart-types aux moyennes des échantillons sont généralement présentés sur les graphiques et tableaux.

Les cinétiques de développement en fonction du temps de différents types de bourgeons axillaires sont présentées sous forme de fréquences moyennes en pourcentage. Les gradients de développement des bourgeons sont présentés sous forme de représentation des plantes "modèles". Il s'agit en fait du plant réel faisant partie de l'échantillon, qui représente les nombres totaux de feuilles et de bourgeons aux différents stades les plus proches des valeurs moyennes correspondantes au niveau de l'échantillon. Un exemple est présenté en annexe 2.

Les effets des facteurs expérimentaux ont été distingués au moyen d'analyse de variance et par comparaison des moyennes.

RÉSULTATS

ET

DISCUSSIONS

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

1. ANALYSE DE LA CROISSANCE ET DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE CHEZ LES CULTIVARS "CL" ET "QV" SOUS DIVERSES CONDITIONS NATURELLES

Dans ce chapitre est analysée l'évolution de la croissance. L'analyse est basée sur les observations d'émission foliaire, les mesures de croissance pondérale en rapport avec l'évolution phénologique des plantes. L'objectif est de réaliser une comparaison de la dynamique de croissance de l'axe primaire des deux cultivars, et surtout le cadre de développement général de la plante dans lequel s'insère celui des rejets.

1.1 ÉMISSION FOLIAIRE

1.1.1 Observations in situ : rythme apparent d'émission

La figure 16 révèle pour la première plantation réalisée à BPL en juin 1993, un faible taux d'émission foliaire apparente au cours des quatre premiers mois suivant la mise en terre des cayeux. Pendant cette période les plants des deux cultivars n'ont émis en moyenne que 1,5 feuille par mois. Ce taux a augmenté significativement à partir de 4 MAP, en octobre 1993 (début de l'été), avec environ 4 feuilles émises par mois à 6 MAP. Le nombre maximum de 6 feuilles émises par mois a été atteint chez les deux cultivars à 10 MAP en avril 1994 (à la fin de l'été). Au-delà, on observe une baisse rapide de l'émission foliaire jusqu'à l'apparition au coeur de la rosette après induction florale naturelle des premiers éléments de l'inflorescence à 14 et 15 MAP chez "QV" et chez "CL" respectivement.

Pour la deuxième plantation réalisée en février 1994 à BPL et au GTP, on observe que l'émission foliaire est au départ plus rapide (environ 2 feuilles au cours du premier mois) que pour la première plantation. Le plastochrone apparent est plus faible à BPL qu'au GTP. Entre 2 et 4 MAP l'émission foliaire se ralentit, suivie d'une baisse significative au cours des deux mois suivants. Cette période correspond à l'hiver (mai - août 1994). A partir de 7 MAP, l'émission foliaire a repris son niveau initial et elle est restée plus élevée à BPL qu'au GTP. A BPL l'émission foliaire a atteint un maximum de 9 feuilles par mois à 13 MAP (février 1995) pour "CL" et à 11 MAP (décembre 1994) pour le cultivar "QV", date à laquelle on observe ensuite chez ce dernier un arrêt de l'émission foliaire, correspondant à l'entrée précoce en floraison naturelle au cours de

décembre 94/janvier 95. Au GTP le nombre maximum de feuilles émises par mois a été de 5, à 10 et 12 MAP pour "QV"et "CL" respectivement. Sur ce site l'émission foliaire a été toujours moins intense et sa diminution plus précoce qu'à BPL. Toutefois son arrêt complet à la suite de la différenciation florale y a été, pour les deux cultivars, observé en même temps que dans le cas de "CL" à BPL (à 16 MAP).

1.1.2 Observations destructives : rythme réel d'émission

Les courbes de l'évolution de l'émission foliaire obtenue après destruction des plantes sont présentées sur la figure 17. Ces courbes suivent très globalement les mêmes tendances que celles obtenues par les observations *in situ*. Le nombre des feuilles émises par même intervalle de temps obtenu par cette méthode est cependant presque toujours plus élevé. Il est donc clair que des ébauches déjà initiées mais encore invisibles s'accumulent au centre de la rosette des feuilles pendant toute la phase de croissance observée. Comme l'intervalle d'observation est plus long que pour les observations *in situ*, les variations au cours du temps, obtenues à partir des observations destructives des plantes sont lissées. Les courbes obtenues par cette méthode font ainsi apparaître que la décroissance du taux d'émission foliaire débute au même moment pour les deux cultivars au GTP et pour le cultivar "CL" à BPL, contrairement aux courbes de la figure 16. La représentation d'une partie des feuilles (les plus jeunes) prélevées sur un plant permet de visualiser les feuilles "apparues" pendant un intervalle de 2 mois telles que les révèlent l'observation *in situ,* d'une part, et l'observation destructive, d'autre part (figure 18). Ceci montre que le nombre de nouvelles feuilles visibles au coeur de la rosette des feuilles pendant un intervalle de temps donné peut ne constituer qu'un tiers du nombre total des pièces foliaires réellement émises au cours de la même période.

La figure 19 montre qu'à la fin de la période de croissance végétative les plantes comportent entre 70 et 80 feuilles. Les maxima des nombres totaux de feuilles ne varient guère entre sites et les deux cultivars présentent des évolutions similaires de leur nombre total des feuilles. Le nombre total des feuilles augmente progressivement au cours du cycle accompagnant l'émission foliaire jusqu'à la différenciation florale. Au-delà, le nombre de feuilles diminue plus ou moins rapidement jusqu'à la récolte. Cette diminution est due à la sénescence et à la disparition des plus vieilles feuilles situées à la base de la tige de chaque plante. Le phénomène a lieu au cours de la phase de croissance végétative également, mais le rythme de perte de feuilles à ce moment là est très inférieur à celui de l'émission foliaire.

1.2 CROISSANCE EN POIDS

1.2.1 Matière fraîche de la partie aérienne

L'évolution au cours du cycle du poids de la matière fraîche de la plante débarrassée de ses racines mais rejets compris est présentée sur la figure 20.

Pour les plants de la première plantation à BPL, l'évolution est quasi identique pour les deux cultivars. La croissance des plants a stagné, jusqu'à 4 MAP. En effet une baisse du poids moyen des plants a même été enregistrée à 2 MAP, indication que les cayeux n'avaient pas repris leur croissance depuis leur mise en terre. Des observations supplémentaires ont montré que l'émission des racines était alors encore nulle. En outre, la présence des zones de rétrécissement sur des jeunes feuilles néoformées qui marquent une reprise de croissance n'a été observable qu'à partir de 4 MAP. Entre 4 et 7 MAP on observe une augmentation progressive du poids total des plantes suivie par une croissance nettement plus rapide jusqu'a 13 MAP. A cette date les poids moyens des plantes atteignent 3463 $\pm$ 718g et 3242 $\pm$ 320g pour le cultivar "QV" et le cultivar "CL" respectivement. Au-delà de 13 MAP, on observe un ralentissement net de l'évolution en poids de matière fraîche des plantes puis un décrochement intervient entre 17 et 19 MAP pour "QV" et entre 20 et 21 MAP pour "CL", correspondant à la récolte du fruit. Ultérieurement la croissance reprend, attribuable surtout à la croissance des rejets.

Pour la deuxième date de plantation à BPL et au GTP, un baisse de poids n'est pas enregistrée comme pour la première, mais la croissance n'est nette qu'après 2 MAP. A BPL elle s'accélère jusqu'à 14 MAP ; chez "CL" elle ralentit alors, et chez "QV" elle est même bloquée.

Au GTP, on note que la croissance des plantes en matière fraîche est toujours plus lente qu'à BPL. A 18 MAP les plantes pèsent en moyenne 3534 $\pm$ 340g et 3587 $\pm$ 686g pour "CL" et "QV" respectivement, contre 4757$\pm$ 1345g et 4842 $\pm$ 1599g dans le même ordre à BPL. On note également que les écarts moyens sont plus élevés (plus grande hétérogénéité entre plantes dans les parcelles) à BPL qu'au GTP.

1.2.2 Matière fraîche de différents organes de la partie aérienne

Nous avons présenté sur la figure 21, l'évolution du poids moyen de matière fraîche, d'une part des tiges, d'autre part de l'ensemble des feuilles présentes. Les courbes de croissance de ces organes suivent la même évolution que celles de la plante entière.

En phase de post floraison l'évolution du poids de la tige continue à suivre celle de la plante, alors que celle de l'ensemble des feuilles en décroche rapidement, ce qui peut facilement être attribué à la disparition des vieilles feuilles à un rythme assez important à partir de la différenciation florale.

1.3 L'EVOLUTION DES STADES PHENOLOGIQUES DE LA PLANTE

Nous avons présenté sur la figure 22 le calendrier des événements majeurs du cycle naturel des plantes selon le cultivar, le site et la date de plantation.

La durée de la croissance végétative, allant de la mise en terre (plantation) des cayeux jusqu'à l'apparition de l'inflorescence au coeur de la rosette des feuilles a été variable, influencée par ce divers paramètres.

Pour la première date de plantation sur le site de BPL, cette phase a été de 14 mois chez le cultivar "CL" et de 13 mois chez le cultivar "QV". La floraison a eu lieu entre les mois d'août et octobre, vers la fin de l'hiver et elle a concerné plus de 90% de toutes les plantes de deux cultivars. Les plantes n'ayant pas fleuri à cette date ont toutes fleuri à 19 - 20 MAP (en janvier - février 1995). Chez le cultivar "CL" l'apparition des différents types des rejets (cayeux, happas et bulbilles), ne s'est produite qu'après la floraison, alors que chez "QV" l'émission des cayeux avait commencé depuis 4 MAP. Aucune formation de bulbilles n'a 'été observée chez les deux cultivars au cours de la petite vague de floraison de janvier - février 1995. La récolte des fruits a eu lieu chez les deux cultivars 5 mois après la différenciation florale.

Pour la deuxième plantation à BPL, les plantes du cultivar "QV" ont fleuri en 2 vagues successives ; en août - septembre 1994 (à 6 - 7 MAP) pour environ 40% de l'ensemble des plantes et en janvier - février 1995 (11 - 12 MAP) pour toutes les plantes restantes. Chez le cultivar "CL" 5% seulement des plantes ont fleuri en janvier - février 1995 et les autres ont fleuri normalement entre juillet et septembre. L'apparition des cayeux chez "QV" a été observée depuis 6 MAP, tandis que chez "CL" elle ne s'est produite qu'après la différenciation florale. Contrairement à la floraison en hiver, on n'observe pas la formation des bulbilles suite à une différenciation florale estivale. Pour chacune des vagues de floraison la récolte des fruits a eu lieu 5 mois plus tard.

Au GTP les petites vagues de floraison naturelle observées à BPL n'ont eu lieu ni chez "CL" ni chez "QV". La floraison naturelle a eu lieu au cours des mois de juillet - septembre 1995. Les taux finaux de floraison pour les deux cultivars ont été d'environ 96%. Dans ce site l'émission des rejets chez "QV" a commencé à 6 MAP et chez "CL" seulement après la différenciation florale (18 MAP).

1.4 DISCUSSION

Dès la mise en terre des cayeux l'organogénèse de nouvelles ébauches foliaires se produit au niveau de leur apex. Ces ébauches croissent et apparaissent progressivement au centre de la rosette de feuilles. L'apparition est lente au cours des premiers mois qui suivent la plantation, particulièrement si la plantation a eu lieu au cours de l'hiver. Au cours du cycle, le passage en saison hivernale ralentit l'émission foliaire alors qu'elle s'accélère en été. Au GTP le rythme d'émission foliaire est toujours inférieur à celui observé à BPL.

La méthode d'observation *in situ* permet de mesurer le rythme d'apparition des feuilles au coeur de la rosette. Nous avons constaté, comme d'autres auteurs avant nous *(LACOEUILHE et PY, 1974)*, que le moment où les feuilles deviennent visibles correspond à une croissance avancée par rapport au moment de leur initiation. Par cette méthode on ne peut donc calculer qu'un plastochrone apparent. La méthode d'observation par dissection de plants permet un comptage plus précis de l'ensemble des feuilles y compris des ébauches encore invisibles. Ainsi on peut calculer le plastochrone réel.

Nos résultats montrent que la température a une influence bien nette sur le rythme d'émission foliaire. L'influence du génotype est également assez nette en ce qui concerne l'émission apparente des feuilles (rythme plus élevé chez "QV" que chez "CL") mais beaucoup moins en ce qui concerne le rythme d'émission réelle.

L'émission des feuilles et leur croissance caractérisée par leur accroissement pondéral rendent compte de la croissance globale de la plante, puisque avant la différenciation florale les feuilles représente environ 90% et la tige 10% du poids total de la plante. Ces proportions restent assez constantes au cours de la phase végétative chez "CL", alors que chez "QV" elles sont modifiées par l'apparition des rejets. L'émission foliaire entraîne une augmentation du nombre de noeuds de la tige et elle est responsable presque seule de son allongement. Lors de la différenciation florale du méristème la croissance des jeunes feuilles (essentiellement celles des groupes E et F) s'arrête. Ce fait conduit au plafonnement du poids moyen de la plante. Après la récolte du fruit, la reprise de croissance en poids est attribuable à la croissance des rejets. Leur poids qui augmente considérablement par la suite s'ajoute à celui de la plante.

La croissance pondérale des plantes entières a été étudiée sur le cultivar "CL" jusqu'à la récolte du fruit par des nombreux auteurs *(SIDERIS et KRAUSS, 1937 ; PY, 1959 ; MALÉZIEUX, 1988)*. Nous constatons que les courbes de croissance pondérale que nous avons obtenues sont sigmoïdes, comparable à celles déjà obtenues. Ceci est une indication qu'il y a eu une croissance sans accident particulier au cours de nos essais.

Sur la base des paramètres de leur croissance pondérale nous considérons que, les deux cultivars ne se distinguent pas l'un de l'autre, en tout cas au plan de l'évolution de la croissance relative. En revanche des différences entre eux, qui concernent l'évolution d'état physiologique des plants, apparaissent en particulier en considérant la différentiation florale qui semble favorisée à certaines périodes, ou la période d'émission des rejets.

La floraison naturelle a lieu vers la fin de l'hiver (en août - septembre), mais les plantes peuvent fleurir spontanément à d'autres époques de l'année. Des températures basses et la faible durée du jour de la période hivernale sont reconnues comme les facteurs promoteurs de la floraison (*GOWING, 1961 ; GAILLARD, 1969*). Une telle floraison hivernale a été obtenue massivement dans nos essais. Les facteurs responsables des vagues de floraison estivale sont par contre mal connus. D'après *AUBERT (1977)*, à la Réunion les passages nuageux fréquents en novembre - décembre occasionneraient une baisse de la durée d'insolation et des températures des sols, expliquant des floraisons observée à cette époque. Ce qui stimulerait la différenciation florale. Les résultats chez "QV" pour la plantation de février 1994 à BPL semblent aller dans ce sens, mais pas ceux du GTP où pourtant la baisse de l'insolation est plus importante (cf figure 10). En Hawaii (*BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX, 1994*), des vagues des floraisons spontanées auraient lieu au moment où la photopériode est la plus élevée et le déficit hydrique le plus sévère. Cette situation correspondrait aux conditions climatiques régnant à BPL en septembre - novembre. Le cultivar "QV" semble être beaucoup plus sensible à ces variations des conditions du milieu à différents niveaux de croissance des plants que le cultivar "CL".

Une différence physiologique importante existe entre les deux cultivars, en ce qui concerne le stade auquel les plantes se ramifient. Chez le cultivar "QV" la formation des cayeux intervient assez tôt au cours de la croissance végétative au moment où s'amorce la croissance rapide des plantes après plantation. Chez le cultivar "CL" la formation des rejets semble être entièrement liée à l'entrée des plantes en phase reproductive.

1.5 EN RÉSUMÉ

La croissance aérienne de l'ananas est marquée essentiellement par l'initiation de nouvelles feuilles au niveau de l'apex de la tige, et l'accroissement pondéral de celles-ci ainsi que celui de la tige. Cette croissance est analysée depuis longtemps *(SIDERIS et KRAUSS, 1937 ; PY, 1959)*.

L'émission et la croissance foliaire déterminent largement le développement de la

plante entière, car les feuilles contribuent à environ 90% au poids en matière fraîche total de la plante, et l'élongation de la tige est liée à l'émission foliaire. Les deux cultivars ne se distinguent pas significativement vis à vis des différents paramètres de la croissance pondérale. Cependant nos résultats mettent en évidence une plus grande sensibilité des plantes du cultivar "QV" aux conditions climatiques induisant la différenciation florale naturelle. D'autre part la ramification intervient très tôt chez "QV", alors qu'elle n'apparaît qu'après la phase florale chez "CL".

2. DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS AXILLAIRES ET ÉMISSION DES REJETS

2.1 ETABLISSEMENT D'UNE ÉCHELLE PHÉNOLOGIQUE DE DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS ET APPLICATION AUX CULTIVARS "CL" ET "QV"

Nous avons caractérisé chacun des bourgeons axillaires observés au point de vue de leur morphologie et de leur anatomie. Ces critères nous ont permis de distinguer 5 types de bourgeons (figure 23).

Les bourgeons du type 1 sont petits, mesurant environ 0.3 à 0.5 cm de haut et 0.5 à 0.6 cm de large à leur base. Ils ont une forme globalement ovale voir triangulaire, de sommet arrondi, de coloration blanchâtre, parfois jaunâtre au niveau de leur apex. Ces bourgeons sont les seuls observés dans les aisselles des feuilles des cayeux à la plantation.

Les bourgeons du type 2 ressemblent à ceux de type 1 en forme et en taille. Mais leur couleur est plus brune, ce qui correspond à une subérisation des écailles externes, et en outre, ils ont leur prophylle ouverte depuis le sommet jusqu'à la base. Ils sont éventuellement plus larges à la base et sont beaucoup plus aplatis que les bourgeons du type 1.

Le type 3 de bourgeons se distingue du type 2 par la forme en cloche.

La caractérisation de ces 3 types rejoint celle qu'avait faite *KRAUSS (1948)* sur "CL". En revanche nous avons caractérisé deux types supplémentaires 4 et 5 que cet auteur n'avait pas observé.

Les bourgeons de type 4 sont caractérisés par leur morphologie renflée et leur dimensions plus grandes que celles des bourgeons de type 1 à 3. Ils peuvent par ailleurs avoir des formes différentes : allongés quand ils se trouvent dans la partie supérieure de la tige (ils mesurent en moyenne 1.0 cm en hauteur et environ 0.8 cm en largeur), et peuvent dans ce cas être subérisés ou non ; arrondis à la base de la tige.

Le type 5 représente des bourgeons encore plus développés que ceux du type 4. Ils mesurent entre 1 - 3 cm de hauteur et environ 0.8 cm de largeur. Ces bourgeons ont leur prophylle ouverte et à travers elle les cataphylles commencent à émerger.

La dissection des bourgeons des différents types sous la loupe binoculaire montre qu'ils sont tous constitués de plusieurs pièces, qui correspondent aux ébauches

foliaires. La première est la prophylle ou profeuille. Les pièces suivantes, en nombre variable sont de plus et plus petites et il faut les considérer comme les écailles foliaires (ou cataphylles) du futur rejet. Nous avons présenté sur le tableau 5 le nombre moyen des pièces qu'il est possible d'extraire de chaque type de bourgeon et sur la figure 24 un exemple d'un bourgeon du type 2 disséqué.

Tableau 5 : Nombres moyens de pièces de chaque type de bourgeon*

Cultivar	Type des bourgeons / Nb. de pièces				
	1	2	3	4	5
CL	8 ± 1.6	9 ± 1.7	8 ± 1.1	10 ± 1.5	15 ± 1.9
QV	9 ± 1.4	8 ± 1.2	-	12 ± 1.4	15 ± 1.3

*Moyennes et écart-types portant sur 30 valeurs.

On note que les nombres de pièces des bourgeons du type 1 à 3 ne se distinguent pas significativement l'un de l'autre. En conséquence nous pouvons considérer qu'entre le type 1 et le type 3 il n'y a pas d'organogénèse. Le passage aux types 4 et 5 correspondrait à la croissance des bourgeons en taille et nombre de pièces. Comme on le verra dans la discussion de cette partie, on peut considérer que les types de bourgeons que nous venons de caractériser, peuvent être assimilés aux différents stades d'une échelle phénologique de leur développement ; nous parlerons donc maintenant des stades 1 à 5 des bourgeons.

Abordons maintenant la localisation des bourgeons le long de la tige en fonction de leur stade. La figure 25 schématise la répartition telle qu'elle se présente au cours de la phase végétative, peu avant la différenciation florale.

Les bourgeons au stade 1 sont localisés uniquement dans la partie supérieure de la tige, aux aisselles des plus jeunes feuilles du groupe C, la feuille D et des feuilles du groupe E pour le cultivar "CL". Chez le cultivar "QV" on les trouve surtout aux aisselles des feuilles du groupe E. Les bourgeons au stade 2 sont les plus habituels chez le cultivar "CL". On les trouve aux aisselles de presque toutes les feuilles des groupes A, B et C. Pour le cultivar "QV" ce type des bourgeons est présent uniquement dans la partie basse de la tige, aux aisselles des feuilles du groupe A. Tout au long du cycle nous observons les bourgeons au stade 3 chez le cultivar "CL" uniquement. Généralement peu nombreux, ils sont localisés surtout dans la partie médiane de la tige aux aisselles des feuilles des groupes B et C.

Les bourgeons aux stades 4 et 5, sont chez le cultivar "CL" observés uniquement après la différenciation florale et dans la partie supérieure de la tige. Chez le cultivar "QV", par contre, des bourgeons à ces stades sont observables très tôt après la plantation et on peut les rencontrer à tous les niveaux de la tige.

2.2 DYNAMIQUES D'APPARITION DES BOURGEONS

Sur la figure 26 nous avons présenté l'évolution du nombre moyen de bourgeons par plante comparée à l'évolution du nombre moyen des feuilles (données obtenues par dissection des plants).

A la plantation les cayeux du cultivar "QV" ont pour la première et deuxième plantation en moyenne 8.9 $\pm$ 2.5 et 9.0 $\pm$ 2.0 bourgeons respectivement. Chez le cultivar "CL", une moyenne de 3.4 $\pm$ 1.9 bourgeons est observée pour les cayeux utilisés à la première plantation et de 6.2 $\pm$ 2.7 bourgeons pour ceux utilisés à la deuxième plantation. Nous rappelons ici l'origine différente des cayeux du cultivar "CL" et le fait que les cayeux de ce cultivar utilisés pour la deuxième plantation ont été stockés, dans des conditions où le développement des bourgeons est possible.

On observe qu'après plantation l'augmentation du nombre moyen des bourgeons par plante est très parallèle à celle du nombre des feuilles. Dans tous les cas de dates et sites de plantation aucune différence significative n'est observée entre les deux cultivars en ce qui concerne le rapport nombre des feuilles / nombre des bourgeons. Celui-ci évolue progressivement d'environ 0.3 à la plantation à 1 après la différenciation florale chez "QV", et de 0.3 à 0. 9 chez "CL". Il faut noter que chez "CL" il est difficile de repérer les bourgeons à la base de la tige une fois les feuilles axillantes disparues, alors que chez "QV" on a généralement à ce niveau de la tige des cayeux déjà émis.

A la plantation, les bourgeons axillaires ont été observés uniquement aux aisselles des feuilles médianes des cayeux. Au cours de la phase végétative, quelques feuilles, parmi les plus âgées des groupes A et B peuvent conserver leurs aisselles vides (sans bourgeons). Ceci est plus fréquent chez le cultivar "CL" que chez "QV". Pour les deux cultivars les feuilles comprises entre les feuilles B+ et D portent toujours un bourgeon à leurs aisselles. Par contre, très peu de feuilles plus jeunes que la feuille D ont des bourgeons bien organisés. Nous avons estimé que seulement 5 feuilles plus jeunes que la feuille D peuvent avoir un primordium de bourgeon formé à leurs aisselles. En conséquence la majorité des feuilles du groupe E ainsi que les ébauches foliaires n'ont pas de bourgeons organisés. La formation des bourgeons axillaires aux aisselles de l'ensemble des feuilles des plantes n'est observée qu'après différenciation de

l'inflorescence. L'absence de bourgeons aux aisselles des jeunes feuilles rend ainsi compte de l'écart entre le nombre des feuilles et celui des bourgeons observés depuis la plantation jusqu'à la différenciation florale.

La différenciation florale entraîne l'apparition assez rapide des bourgeons aux aisselles des jeunes feuilles et même aux aisselles des bractées foliaires formées sur le pédoncule. On a alors le nombre maximum de bourgeons formé par plante peu après la différentiation florale, avec le resserrement voir l'effacement de l'écart entre les nombres totaux de feuilles et de bourgeons.

2.3 ÉVOLUTION DE LA FRÉQUENCE DES DIFFÉRENTS STADES DE BOURGEONS ET DES REJETS SUR LES PLANTS

La figure 27 montre l'évolution au cours du temps des fréquences des différents stades de bourgeons selon le site et date de plantation chez les deux cultivars. En d'autres termes, la figure présente les compositions moyennes des plantes en bourgeons de différents stades et en rejets au cours de leur croissance végétative et reproductive.

A la plantation les cayeux des deux cultivars renferment aux aisselles de leurs feuilles des bourgeons au stade 1 uniquement. Les autres stades de bourgeons apparaissent au cours du cycle, différemment selon le cultivar.

Les plants du cultivar "CL" acquièrent un nombre égal de bourgeons au stade 1 et 2 à 4 MAP, pour toutes les plantations. Par la suite le pourcentage de bourgeons du stade 1 diminue progressivement au profit de celui au stade 2. Ce dernier devient dominant, formant jusqu'à 80% du nombre total des bourgeons par plant au cours de la phase de croissance végétative. Les bourgeons du stade 3 apparaissent à une période correspondant à une phase de croissance rapide des plantes. Cependant des bourgeons à ce stade sont peu nombreux par rapport aux stades 1 et 2. Leur fréquence passe par un maximum depuis leur apparition jusqu'à la fin du cycle de la plante. A un moment, correspondant à la période de la différenciation florale on observe une remontée transitoire de la fréquence des bourgeons du stade 1. Elle est suivie peu après par l'apparition des bourgeons aux stades 4 et 5. Ceci entraîne une légère baisse de la fréquence de bourgeons au stade 2. Après la floraison les bourgeons au stade 4 forment entre 20% et 25% du nombre total de bourgeons par plante, tandis que ceux au stade 5 représentent toujours moins de 5%. Ces deux stades sont observés au cours de la phase reproductive seulement. Au cours de cette phase on note la disparition du stade 1 ainsi que du stade 5 apparu pour la première fois depuis peu. Presque au même moment, 2 à 3 mois après la différentiation florale on observe l'apparition de rejets. Les données de la première plantation à BPL où les

observations ont été poursuivies jusqu'à 3 mois après la récolte du fruit, montrent que l'émission de rejets chez le cultivar "CL" se réalise sur un temps très court. Puisque l'apparition des rejets est simultanée de la disparition des bourgeons au stade 5, nous considérons que leur émission provient des bourgeons ayant évolué en stade 5 suite à la différenciation florale. Le pourcentage maximum observé des bourgeons s'étant développé en rejets est d'environ 10% à BPL pour les deux plantations. Au GTP il est un peu plus élevé, d'environ 15%.

Pour le cultivar "QV" les fréquences des bourgeons au stade 1 diminuent au cours du temps de la même façon que chez le cultivar "CL". Par contre le cultivar "QV" présente des fréquences de bourgeons au stade 2 plus faibles, ne dépassant pas 20% pendant toute la croissance des plantes. D'autre part ces bourgeons disparaissent complètement au cours de la phase reproductive. Comme nous l'avons déjà indiqué, le stade 3 n'existe pas chez ce cultivar. Les bourgeons des stades 4 et 5 commencent à apparaître en même temps que les bourgeons du stade 2. A 2 MAP, les plantes de toutes les plantations disposent de bourgeons aux stades 1, 2, 4 et 5. Pour la première plantation à BPL, la fréquence des bourgeons au stade 4 augmente rapidement entre 2 et 9 MAP, puis celle des bourgeons au stade 5 entre 7 et 11 MAP. Quoique l'émission des rejets ait été observée depuis 4 MAP, un accroissement important des fréquences des rejets émis est observé surtout à partir de 9 MAP. Chez les plantes de la deuxième plantation à BPL et au GTP, on observe des fréquences relativement plus élevées des bourgeons des stades 4 et 5 entre 2 et 8 MAP. Au-delà de cette période les fréquences des deux stades de bourgeons diminuent plus ou moins régulièrement, donnant une évolution globale comparable à celle observée pour la première plantation. La formation des rejets a été observée à BPL comme au GTP à partir de 6 MAP. Leur nombre augmente très rapidement ensuite jusqu'à 10 MAP. Cette date correspond au mois de décembre après lequel, à BPL, les plantes ont fleuri spontanément. Au GTP l'augmentation des fréquences des rejets émis se ralentit à partir de cette date, pour remonter à 17 MAP au moment de la différenciation florale. Pendant la phase reproductive les fréquences des bourgeons aux différents stades diminuent progressivement consécutivement à la mise en place des rejets.

A la fin de la phase de la croissance végétative, le pourcentage des bourgeons ayant développé des rejets atteint environ 50% pour les deux sites et dates de plantation. A la récolte, les plants de ce cultivar, à BPL, ont formé des rejets à partir de 80% du nombre total des bourgeons. Au GTP le taux est d'environ 70% trois mois après la différenciation florale mais il devrait encore augmenter, beaucoup des bourgeons au stade 5 donnant probablement des rejets jusqu'après récolte comme cela se passe à BPL.

2.4 GRADIENT DE DÉVELOPPEMENT DE BOURGEONS AXILLAIRES LE LONG DE LA TIGE

Les figures 28 à 33 présentent le développement des bourgeons axillaires le long des tiges selon le cultivar, site et date de plantation. Pour chaque date de prélèvement les graphiques indiquent la distribution le long de la tige d'une plante "modèle" des bourgeons selon leur stade ainsi que des rejets. Le niveau d'insertion des bourgeons sur la tige est représenté en abscisse selon le rang ou numéro de sa feuille axillante. La feuille portant le numéro 1 correspond à la première (la plus vieille) se trouvant à la base de la tige et le numéro le plus élevé représente la plus jeune feuille ou bractée au sommet de la tige ou du pédoncule. Sur l'ordonnée les stades des bourgeons sont de 1 à 5, tandis que 6 correspond aux rejets.

Comme nous avons vu précédemment, à la plantation les cayeux des deux cultivars ne portent que des bourgeons au stade 1, formés aux aisselles des feuilles de la partie médiane de la tige. Après plantation l'évolution du développement des bourgeons au cours de la croissance des plantes varie considérablement entre les deux cultivars. Les grands traits du développement sont analogues entre les différentes dates et sites de plantation.

Pour le cultivar "CL" (figure 28, 29 et 30) avant la différenciation florale, les bourgeons au stade 2, qui augmentent en nombre, se développent progressivement au niveau des feuilles du groupe A au bas de la tige en direction de celles des groupes B et C de la partie médiane de la tige. Les bourgeons au stade 1 occupent les aisselles des feuilles D et celles en dessus. Les bourgeons au stade 3 observés peu avant la différenciation florale se développent dans la partie médiane de la tige mêlés à des bourgeons au stade 2. Après la différenciation florale, les bourgeons au stade 1 localisés dans la partie supérieure de la tige se développent très rapidement en bourgeons au stade 4 ou 5. Au prélèvement suivant la différenciation florale, 4 à 6 de ces bourgeons, ceux les plus distaux, aux aisselles des bractées du pédoncule se développent en rejets. Cela est suivi du développement en rejets de 1 à 3 bourgeons localisés au sommet de la tige au niveau de sa jonction avec le pédoncule. En deçà il n'y plus de développement de bourgeons en rejets.

Les plantes du cultivar "QV" (figure 31, 32 et 33) se différencient de celles du cultivar "CL" du fait que leurs bourgeons dès la plantation et dès qu'ils apparaissent sur la tige se développent aux différents stades et en rejets. Au cours de la croissance végétative, le développement des bourgeons et l'émission des rejets débutent dans la partie médiane de la tige et progressent préférentiellement vers le sommet. Ainsi les bourgeons au stade 1 évoluent après leur apparition, rapidement en stades 4, 5 et en rejets. Par conséquent, il n'y a pratiquement pas de formation des bourgeons du stade

2 au-delà de 4 MAP et on les trouve uniquement dans les aisselles des vieilles feuilles du groupe A, à la base de la tige. Ils correspondent aux bourgeons au stade 1 préformés à la plantation des cayeux et à ceux formés peu après plantation, pendant la croissance ralentie des plantes. Ces bourgeons évoluent au bout de quelques mois dans leur totalité à BPL ; au GTP quelques bourgeons restent à ce stade 2.

Les bourgeons du stade 1 disparaissent peu après la différenciation florale. Comme chez le cultivar "CL" celle-ci est suivie par un développement plus rapide des bourgeons les plus apicaux. Par ailleurs chez "QV" il y a au même moment un développement équivalent des bourgeons au bas de la tige. Presque tous les bourgeons axillaires des plantes de ce cultivar se développent finalement en rejet.

2.5 ÉMISSION ET CROISSANCE DES REJETS

2.5.1 Nombre et différents types de rejets émis

La figure 34 donne une idée des différents types de rejets, leur position et leur nombre sur les plantes mères. Les bulbilles qui sont issues des bourgeons axillaires formés sur le pédoncule commencent à être visibles surtout après la floraison du plant. Presque en même temps on peut observer chez le cultivar "CL" le développement des premiers rejets au sommet de la tige, au niveau de sa jonction avec le pédoncule florale et à quelques noeuds en dessous. Ceux-ci forment respectivement les happas et les cayeux. Chez le cultivar "QV" tout au long du cycle de la plante, on observe en outre l'apparition de rejets à l'extrémité inférieure de la tige, au même niveau que les racines souterraines. Ces types de rejet dénommés cayeux souterrains à cause de leur formation en dessous du niveau du sol sont très rares chez le cultivar "CL".

Le cultivar "CL" (figure 34a) a produit généralement moins de 10 rejets de tous les types par plante, alors que le cultivar "QV" (figure 34b) en a produit plus de 40. La différence entre les deux cultivars en nombre total de rejets qu'ils peuvent former par plante est donc très importante. Sur le tableau 6 nous avons analysé l'influence des traitements "sites" et "dates de plantation" sur le paramètre ramification pour chaque cultivar séparément.

On constate pour le cultivar "CL" que le nombre total de rejets émis est plus élevé au GTP qu'à BPL. Ceci est essentiellement dû à la différence en nombre moyen de cayeux formés entre les deux sites. Au GTP les plantes ont émis en moyenne 2 cayeux (aériens) alors qu'à BPL les plantes en ont rarement formé. Cette différence peut être considérée comme provenant de la différence entre conditions environnementales entre les de deux sites. On note également qu'à BPL les plantes de la première

plantation ont formé moins de happas que ceux de la deuxième plantation. Une différence non significative toutefois apparaît aussi au niveau du nombre de bulbilles formées.

Pour le cultivar "QV" l'aspect le plus intéressant à noter est l'absence de formation des bulbilles pour les plantes de la deuxième plantation à BPL.

Tableau 6 : Nombres moyens par plante de rejets des différents types produits selon le cultivar, la date et le site de plantation*.

Type de rejets	Cultivar "CL"			Cultivar "QV"		
	Plantation de juin 93	Plantation de février 1994		Plantation de juin 93	Plantation de février 94	
	BPL	BPL	GTP	BPL	BPL	GTP
Cayeux souterrains	0	0	0	4,0a	3,2a	3,0a
Cayeux (aériens)	0,3b	0,3b	2,0a	47,2a	35,3b	31,0b
Happas	0,4b	0,7a	0,8a	0,8a	0,5a	0,5a
Bulbilles	4,4a	5,6a	5,4a	3,9a	0b	4,5a
Total	**5,1**	**6,6**	**8,2**	**55,9**	**39,0**	**39,0**

** chaque valeur est une moyenne calculée sur 40 plants. Pour chaque cultivar les valeurs de chaque type de rejets suivi de la même lettre ne sont pas significativement différentes selon le test de NEWMAN - KEULS (P=5%). Données analysées comme essai en randomisation totale.* Observations réalisées à *la récolte du fruit pour la plantation de juin 1993 et à 3 mois après floraison pour la plantation de février 1994.*

2.5.2 La croissance des rejets

Les figures 35 à 37 montrent la croissance en poids de matière fraîche des rejets. Chez le cultivar "CL" (figures 35 a et b) on peut distinguer entre cayeu et/ou happa (parties gauches des histogrammes) et les bulbilles (parties droites). Chez ce cultivar les cayeux / happas poussent initialement plus vite que les bulbilles (figure 35b). A BPL (figure 35a), Ils ont atteint les poids normalement requis pour plantation, compris entre 200 et 400 g, 4 à 5 mois après leur apparition. Chez le cultivar "QV" (figures 36 & 37), on observe que les rejets poussent nettement moins vite que chez "CL". Malgré leur formation précoce, très peu d'entre eux atteignent les 200 g à la récolte du fruit. Leur croissance semble se poursuivre préférentiellement de bas en haut de la tige pendant

la phase végétative de la plante. Après la différenciation florale les cayeux en position apicale sur la tige acquièrent une croissance plus rapide que les plus âgés en dessous. Par contre la croissance des bulbilles reste très limitée. A la récolte du fruit elles pèsent généralement moins de 50 g. Trois mois plus tard les pédoncules commencent à se dessécher entraînant leur chute. Pour le cultivar "CL" il n'y a pas de dessèchement des pédoncules tant qu'ils portent des bulbilles. Par conséquent ces dernières poussent souvent plus rapidement que les happas et cayeux, jusqu'à ce qu'elles se détachent sous l'effet de leur poids.

2.6 DISCUSSION

On considère généralement qu'un bourgeon axillaire est présent à l'aisselle de chaque feuille *(KRAUSS, 1948)*. Plus précisément, pendant la phase de la croissance végétative de la plante un bourgeon axillaire s'organise à l'aisselle d'une feuille à mesure que celle-ci approche sa maturité. Par conséquent, peu de feuilles au-dessus de la feuille D, la feuille qui vient de terminer sa croissance, portent des bourgeons à leurs aisselles. Toutes les feuilles adultes, au-dessous de la feuille D ont normalement des bourgeons axillaires à leurs aisselles, à l'exception occasionnellement des quelques feuilles âgées situées à la base de la tige et qui correspondent aux premières feuilles du cayeu de plantation. L'arrêt de la croissance végétative suite à la différenciation florale peut être considérée comme provoquant la "maturation" des feuilles distales et entraînant l'organisation des bourgeons axillaires à leurs aisselles. Au vu des évolutions du nombre des feuilles et du nombre des bourgeons par plante au cours du cycle (cf. figure 26), les deux cultivars ont le même potentiel de formation de bourgeons axillaires (nombre moyen de bourgeon par feuille à l'échelle du plant).

Les bourgeons ont un aspect largement aplati, dû à leur compression entre la feuille axillante et l'axe. Néanmoins ils présentent des différences morphologiques sur la base desquelles nous avons caractérisé 5 stades de développement des bourgeons avant qu'ils ne deviennent des rejets. *KRAUSS (1948)* a décrit les bourgeons axillaires aux stades 1, 2 et 3. Comme elle a réalisé ses études sur des plantes du cultivar "CL" et seulement pendant la phase de croissance végétative des plantes, elle n'a pas été en mesure d'observer les bourgeons aux stades 4 et 5, qui, chez ce cultivar, sont formés uniquement après la différenciation florale. L'auteur a décrit les bourgeons au stade 1 comme des bourgeons de la zone apicale de la tige à leurs stades précoces de développement. Ceux au stade 2, aussi petits que le stade 1 sont identifiés comme des bourgeons au repos, situés dans la partie proximale de la tige. Ils sont relativement plus grands dans la partie médiane de la tige. La petite taille des bourgeons situés à la base de la tige par rapport à ceux de la partie médiane serait due au fait que l'arrêt de leur croissance intervient plus tôt. Les bourgeons au stade 3 seraient similaires au

stade 2, mais ce qui les en distingue est que leurs prophylles ont temporairement poursuivi une certaine croissance avant d'entrer en repos. Nos observations confirment ces premières descriptions. Les bourgeons au stade 4 et 5 sont à considérer comme des bourgeons qui se sont développés par allongement avec accroissement du nombre de pièces foliaires (écailles foliaires) renfermées par la prophylle.

Un schéma probable de développement des bourgeons engagés dans la formation des rejets, pour les deux cultivars (figure 38) a été proposé récemment *(MAERERE, 1995)*.

Chez le cultivar "CL", il apparaît que pendant toute la phase végétative de la plante, les bourgeons axillaires arrêtent leur croissance peu après leur formation, et entrent en repos. Ainsi les fréquences des bourgeons du stade 2, augmentent progressivement et sont les plus élevées. Parfois, au cours de la croissance rapide de la plante, alors que l'initiation et l'allongement d'écailles foliaires pour quelques bourgeons au stade 1 est apparemment arrêtée, leurs prophylles peuvent poursuivre temporairement une certaine croissance en longueur. Ceci conduit au développement d'une forme en cloche typique du stade 3. A la fin de la phase végétative de la plante, la différenciation spontanée de la floraison stimulerait l'initiation des bourgeons axillaires aux aisselles des plus jeunes feuilles et aux aisselles des bractées foliacées formées sur la hampe inflorescentielle. Ces nouveaux bourgeons et quelques-uns les plus jeunes au moment de la différenciation florale, iraient directement au stade 4 sans passer par un stade de repos comme ceux situés en dessous sur la tige. Parmi les bourgeons les plus apicaux de type 4 certains acquièrent une préséance sur les autres et évoluent plus rapidement au stade 5. Les autres bourgeons au stade 4 restent sans aucune croissance apparente, et peuvent être considérés entrés en repos comme ceux au stade 2 et 3. La différenciation florale spontanée ne permet nullement la reprise de croissance des bourgeons de ces derniers stades, situés dans les parties médiane et basale de la tige.

Nous pouvons donc dire que le mode de développement d'une majorité des bourgeons axillaires chez le cultivar "CL" est normalement caractérisé par l'installation d'une phase d'inhibition. Seul un petit nombre des bourgeons formés dans la partie apicale de la tige et sur le pédoncule peuvent suivre un développement de type continu. Ce sont les bourgeons qui donnent naissance aux cayeux au sommet de la tige, aux happas et aux bulbilles. L'arrêt de la croissance des bourgeons peut ainsi intervenir à trois stades différents selon leur disposition sur l'axe : pour les bourgeons formés dans la partie basale de la tige le repos interviendrait au stade 2 ; dans la partie médiane il interviendrait aux stades 2 et 3. Pour les bourgeons formés dans la partie apicale au moment de la différenciation spontanée de la floraison, leur croissance peut s'arrêter au stade 4.

Chez le cultivar "QV" où l'émission des rejets a lieu progressivement au cours de la

phase de croissance végétative de la plante, les bourgeons axillaires se caractérisent essentiellement par un développement continu, exception étant faite pour les quelques bourgeons de la partie basale de la tige qui se sont formés pendant la phase initiale de la croissance du plant. Comme chez le cultivar "CL", après leur formation les bourgeons entrent en phase de repos au stade 2. Cependant, contrairement aux bourgeons du cultivar "CL", ils reprennent progressivement la capacité à se développer vers les stades 4, 5 et de former des rejets, sans nécessairement attendre la différenciation florale. C'est pour cela qu'il y a formation des cayeux dans la partie basale de la tige ; l'émission des cayeux souterrains proviendrait spécifiquement de ce mode de développement des bourgeons axillaires. Ainsi chez ce cultivar tous les bourgeons quelle que soit leur position sur l'axe ont une très forte capacité à se développer en rejets. Le stade 3 n'existe pas et le stade 4 ne constitue pas un stade de repos.

Ainsi la croissance des bourgeons axillaires chez le cultivar "CL" reste très limitée au cours de toute la phase végétative de la plante. Les plantes ne peuvent produire des rejets qu'après avoir entamé leur phase reproductive. Chez le cultivar "QV" les bourgeons croissent assez régulièrement après leur initiation, permettant ainsi à la plante de se ramifier beaucoup dès la phase végétative. Chez le cultivar "CL" il existe une forte inhibition de la croissance des bourgeons axillaires, qu'il apparaît logique d'attribuer au méristème apical en croissance végétative. La floraison stimulerait la croissance des bourgeons axillaires et ainsi l'émission de rejets. Cependant seul un petit nombre de bourgeons en position apicale sur l'axe est concerné.

Des résultats similaires ont été obtenus chez certaines autres plantes (*Perilla frutescens, Avena sativa,... TAMAS, (1987)*). Il est proposé que le développement reproductif conduit à des modifications de corrélations entre organes de la plante. Ces modifications entraîneraient l'affaiblissement de l'effet dominant du méristème apical et stimuleraient l'émission de rejets. Cependant nos résultats chez "CL" à la suite de ceux obtenus par différents auteurs *(PY, 1979 ; PINON, 1981 ; FITCHET et VAN de VENTER, 1988)* montrent qui ce développement ne concerne que quelques bourgeons en position apicale sur l'axe. Nous pouvons considérer que chez le "CL" après la différenciation florale il y a installation d'inhibitions, exercées par les premiers rejets émis. Les mêmes auteurs ont montré que pour obtenir de nombreux rejets à partir des souches des plantes mères, il est nécessaire de prélever les rejets formés chaque fois. C'est d'ailleurs l'objet d'une pratique agricole de multiplication végétative en pépinière.

Chez le cultivar "QV" l'inhibition serait très faible. Dès que la plante a acquis un niveau suffisant de croissance, le développement des bourgeons axillaires conduisant à l'émission de rejets s'amorce. La floraison ne fait qu'accélérer le phénomène et permet éventuellement le développement de l'ensemble des bourgeons formés.

Les deux cultivars se distinguent également pour ce qui est de la croissance des rejets émis. Chez le cultivar "QV" bien que les rejets soient émis très tôt après plantation, puis à la récolte du fruit, et même 3 mois plus tard, on n'obtient qu'entre 0 et 5 cayeux par plante de masse de matière fraîche égale ou supérieure à 200 g parmi les nombreux formés. Chez le cultivar "CL", on obtient en moyen 1 cayeu ou happa et 5 bulbilles de ce calibre. Ainsi, chez le cultivar "QV" la croissance des rejets serait moins rapide que chez le cultivar "CL". On peut bien sûr penser à un effet de compétition trophique intervenant dans la croissance des rejets. Par conséquent l'obtention d'un grand nombre des rejets d'un calibre acceptable pour la replantation peut, chez le cultivar "QV", être au total aussi problématique que chez le cultivar "CL" malgré son potentiel de multiplication très élevé. La conduite de la culture de l'ananas sur la base de cycles successifs de production sur le même pied se trouve limitée chez les deux cultivars mais pas pour les mêmes raisons ; chez "QV" il y a trop de rejets et même si on en sélectionne quelques-uns leur petite taille est un handicap. Chez "CL", c'est la position trop distale des rejets qui est défavorable (risque de verse).

2.7 EN RÉSUMÉ

Les deux cultivars ont la même capacité à former des bourgeons axillaires. Le nombre des bourgeons initiés par plante est fonction du nombre des feuilles émises à la fin du cycle végétatif. Chez le cultivar "CL", pendant la croissance du plant le développement des bourgeons axillaires est arrêté précocement, aux stades 2 ou 3. Lors de la différenciation florale, les plus jeunes bourgeons se développent jusqu'au stade 4, et quelques-uns entre eux poursuivent leur croissance. Ils forment alors un cayeu ou un happa au sommet de la tige et plusieurs bulbilles. Chez le cultivar "QV" la majorité des bourgeons poursuivent une croissance continue et se développent en rejets au fur et à mesure de leur apparition. Ceci explique la capacité de la plante à émettre de nombreux rejets dès la phase végétative.

On peut faire l'hypothèse que le facteur déterminant la croissance des bourgeons axillaires et l'émission de rejets relève de variations d'intensité de la dominance apicale. Celle-ci serait forte chez le cultivar "CL" et assez faible chez le cultivar "QV". En conditions naturelles, c'est la différenciation florale qui affaiblit la dominance apicale et stimule l'émission des rejets chez les plantes du cultivar "CL". Pour le cultivar "QV" ce serait simplement l'acquisition d'un certain niveau de croissance végétative des plantes. En outre, chez le cultivar "CL" les premiers rejets émis exercent une inhibition sur les bourgeons situés au-dessous d'eux de la même façon que le méristème apical. Chez le cultivar "QV" il existerait une compétition importante entre les nombreux rejets formés limitant ainsi leur croissance individuelle.

3. CAPACITÉ DE CROISSANCE DES BOURGEONS AXILLAIRES

3.1 ÉVOLUTION DU DMC ET DU TAUX DE CROISSANCE DES BOURGEONS SUR SEGMENTS A UN BOURGEON

La figure 39 montre les trois niveaux des tiges dont les bourgeons sont issus et les types des segments mis en culture. La figure 40 présente les courbes de l'évolution dans le temps des DMC des bourgeons isolés aux stades 1 et 2 pour les deux cultivars et selon les niveaux. Nous avons vu précédemment que les bourgeons au stade 1 se trouvent uniquement dans la partie apicale des tiges. Chez le cultivar "CL" les bourgeons au stade 2 sont formés dans la partie médiane et la partie basale, tandis que pour le cultivar "QV" les bourgeons à ce stade sont observables surtout dans la partie basale des tiges. Ainsi toutes les combinaisons n'ont pas été observées.

Les bourgeons du cultivar "CL" sont caractérisés par des DMC généralement plus élevés tout au long du cycle que pour le cultivar "QV". Quel que soit le cultivar, les bourgeons au stade 1 présentent des DMC supérieurs à ceux des bourgeons au stade 2. Ainsi à chaque date de prélèvement ces derniers présentent des capacités à croître beaucoup plus élevées que ceux au stade 1. Les DMC des bourgeons au stade 2 des deux cultivars, et même ceux des bourgeons au stade 1 du cultivar "QV" diminuent progressivement au cours des prélèvements. Par ailleurs les bourgeons au stade 1 du cultivar "CL" sont marqués par des DMC qui restent plus ou moins constants (compris entre 50 et 60 jours) depuis la plantation jusque vers la fin de la phase végétative. Chez le cultivar "CL" les bourgeons au stade 2 présentent des DMC d'environ 50 jours au départ, qui décroissent à presque 20 jours au moment de la différenciation florale. Parmi les bourgeons au stade 2, ceux issus de la partie médiane des tiges sont caractérisés par des DMC supérieurs à ceux des bourgeons de la partie basale.

Les taux finaux de croissance des bourgeons n'atteignent jamais 100%. Les bourgeons au stade 2 présentent néanmoins des taux beaucoup plus élevés que ceux du stade 1. Alors que pour le stade 2 les pourcentages de croissance varient d'environ 40% à presque 75% à la fin du cycle de la croissance végétative des plantes, pour le stade 1 ils ne dépassent guère 40% tout au long du cycle des plantes. Ces données montrent d'autre part que contrairement aux DMC, les deux niveaux d'origine sur tige des bourgeons au stade 2 n'influencent pas leur taux final de croissance.

3.2 ÉVOLUTION DU DMC ET DU TAUX DE CROISSANCE DES BOURGEONS SUR SEGMENTS A DEUX BOURGEONS

Des segments de tiges portant deux bourgeons sont schématisés à la figure 39(b). Les bourgeons au stade 1 proviennent de la partie apicale de la tige. Au stade 2 ils proviennent des parties médiane et basale de la tige. Un bourgeon est conservé en haut du segment (distal) et un autre à la base du segment (proximal). L'évolution des DMC et des taux de croissance des bourgeons aux stades 1 et 2 sont présentés sur les figures 41 et 42 respectivement. Les bourgeons au stade 1 ne se distinguent pas significativement ni par le DMC, ni par le taux de croissance selon qu'ils sont en position distale ou proximale sur le même fragment. Par contre des différences significatives sont observables pour les bourgeons au stade 2, en ce que concerne le taux final de croissance : les pourcentages de croissance des bourgeons en position proximale sont toujours supérieurs à ceux des bourgeons en position distale. Ils sont par ailleurs, comparables à ceux des bourgeons isolés du même stade.

3.3 POTENTIALITÉ DES BOURGEONS SUR SECTEURS DE TIGE ENTIÈRE

La figure 43 montre la croissance des bourgeons sur secteurs dont l'ensemble des bourgeons a été conservé et mis en culture horizontalement. On observe que les bourgeons qui reprennent la croissance sont quasi uniquement ceux situés sur la partie basale des tiges. En moyenne 4 à 5 bourgeons évoluent presque simultanément dans les 21 à 23 jours après la mise en culture. Cette croissance ne progresse pas pour s'étendre sur la partie médiane des secteurs ou sur toute leur longueur. Mais 1 à 2 bourgeons de l'extrémité supérieure des secteurs peuvent se développer. Finalement la partie médiane n'a presque aucun bourgeon qui évolue. On note d'autre part que la croissance a eu lieu dans la partie supérieure des secteurs surtout lorsqu'elle portait des bourgeons au stade 5. Ces résultats tendent ainsi montrer, comme précédemment, une capacité plus grande de croissance en culture des bourgeons de la partie basale de la tige par rapport à ceux de la partie médiane et supérieure.

3.4 DISCUSSION

La capacité de croissance des bourgeons chez les 2 cultivars est, soit restée constante (bourgeons au stade 1) soit a augmenté progressivement (bourgeons au stade 2) au cours du cycle cultural jusqu'au moment de la différenciation florale (10 à 18 mois), sans qu'on observe de variations pouvant être liées aux conditions climatiques. Nous considérons donc que c'est surtout l'évolution de la croissance de la plante qui influence la capacité de croissance des bourgeons et non directement les facteurs

climatiques comme la température.

Les bourgeons du cultivar "QV" présentent des DMC nettement moins élevés que ceux de "CL" ce qui correspond à sa plus grande capacité à ramifier. Pour les deux cultivars, les bourgeons au stade 2 sont plus aptes à la croissance que ceux au stade 1. D'autre part, les bourgeons au stade 2 de la partie basale de la tige sont plus aptes à la croissance que ceux de la partie médiane. Ceci montre l'existence d'un gradient basipète de la capacité de croissance des bourgeons. Ces différences, en particulier entre les bourgeons aux deux stades (1 et 2) peuvent être interprétées en terme de niveau de développement des bourgeons eux-mêmes. Les bourgeons au stade 2 à la base de la tige sont beaucoup plus développés car formés plus tôt, que ceux au stade 1 au sommet de la tige. Ainsi les gradients de potentialité intrinsèque de croissance des bourgeons ne sont que le reflet des gradients de leur ontogénèse. Les taux de croissance ont été plus faibles pour les bourgeons au stade 1 que pour ceux au stade 2, en raison surtout des pourritures plus importantes de leurs segments porteurs. On peut attribuer cela à la "jeunesse" des tissus de la tige dans sa partie apicale. Les parties inférieure et médiane étant bien lignifiées résistent mieux aux attaques fongiques et bactériennes. On observe également les mêmes tendances d'aptitude à la croissance entre deux bourgeons conservés sur un secteur. Dans ce cas les taux de croissance relativement faibles des bourgeons en positions distales sur secteurs provient surtout d'une inertie à la croissance plus importante. Lorsqu'un des bourgeons démarre, le secteur émet des racines et résiste à la pourriture.

Avec la culture de secteurs entiers de tige portant des bourgeons sur toute leur longueur et placés horizontalement nous avions cherché à supprimer un possible effet gravimorphique. Dans ce cas on s'attendait à un débourrement plus ou moins généralisé sur toute la longueur des secteurs. En fait les bourgeons ayant débourré sont surtout ceux de la partie basale des secteurs. Ceci montre, comme pour les segments à 1 et 2 bourgeons (à petite échelle), une capacité de croissance plus grande des bourgeons situés prés de la base des tiges. Ces résultats concordent avec les observations de *GAILLARD (1974)* sur le cultivar "CL", qui observe que les segments (tronçons) issus de la base de la tige produisent plus de cayeux que ceux du milieu, et ces derniers plus que ceux du sommet. Cela va à l'encontre de nos observations sur plantes entières *in situ* (cf. 2.2.3, 2.4 et aussi 4.3.2), où pour lesquelles après différenciation florale spontanée les rejets se développent chez le cultivar "CL" uniquement au sommet de la tige et sur le pédoncule. Ceci veut dire que le gradient des potentialités de développement des bourgeons ne serait pas le même sur plante entière (gradient acropète croissant) et sur segments de tiges (gradient basipète croissant). Un phénomène semblable a été observé par *BARNOLA (1970)* chez le framboisier *(Rubus idaeus L.)* une espèce ligneuse de climat tempéré. L'expression de l'acrotonie impliquerait une présence de facteurs de préséances

comme par exemple l'entité axe *(CHAMPAGNAT et al., 1971)*. Toutefois nos résultats montrent que l'entité axe à elle seule n'exercerait pas une action déterminante. Il est probable que d'autres parties de la plante interviennent comme les racines et les feuilles.

3.5 EN RÉSUMÉ

Le délai de croissance des bourgeons chez un cultivar ne semble déterminé que par leur âge. On peut en fait conclure à la faiblesse des gradients de capacité intrinsèque de croissance dans l'espace (le long de la tige) et dans le temps.

Le gradient acropète de développement des bourgeons observable après la floraison sur les plants entiers de "CL" dépend donc de l'intervention de facteur d'ordre corrélatif, impliquant probablement d'autres parties de la plante que la tige elle-même.

4. INTERVENTIONS SUR LES PLANTES DESTINÉES A MODIFIER LA DYNAMIQUE NATURELLE DE LA RAMIFICATION

4.1 TRAITEMENT DES CAYEUX AUX RÉGULATEURS DE CROISSANCE

Sur cayeux nous avons examiné l'effet de traitements avant plantation avec la 6-BAP et avec une combinaison Ethrel-AIA sur la croissance et l'émission des rejets.

4.1.1 Effets des traitements sur la croissance

Les observations *in situ* ont montré que le traitement des rejets au 6-BAP avant leur mise en terre a entraîné le blocage de la reprise de croissance. Pendant les 4 premiers mois les plants des deux cultivars traités avec ce régulateur de croissance sont restés sans aucun signe de développement, malgré des conditions climatiques favorables. Les taux d'émission foliaire étaient presque nuls, alors que les plants traités à l'ethrel + AIA présentaient une croissance comparable aux plants témoins (non traités).

La figure 44 montre l'état des plants de deux traitements et témoins à 3 MAP. On note qu'à cet âge les plants traités au 6-BAP ne portaient encore aucune racine, les plants du traitement ethrel + AIA en ayant par ailleurs formé abondamment et étant même plus développés que chez les plants témoins.

Chez les plants traités avec la 6-BAP l'émission racinaire n'a été observée qu'à partir de 4 MAP. Ceci s'est accompagné de la reprise de la végétation, marquée par l'accroissement du taux d'émission foliaire. La différence en croissance des plantes entre les traitements s'est estompée au cours du cycle. A 9 MAP on ne pouvait plus déceler de différences par observations *in situ*. Par contre, des observations par destruction des plants (tableau 7) réalisées 3 mois après la différenciation florale pour le cultivar "CL" et à la récolte chez "QV" montrent qu'au niveau de la croissance pondérale la différence persiste jusqu'à la fin du cycle. On note des poids moyens de matière fraîche des plants plus faibles pour les plants traités à la 6-BAP que pour les témoins. Par ailleurs les plants ayant subi un traitement ethrel + AIA présentent un poids de matière fraîche moyen comparable à celui des témoins. Les poids moyens des tiges présentent logiquement la même différence entre les traitements. Les plants des deux traitements sont par ailleurs entré en floraison naturelle en même temps que les témoins à 11 et 17 MAP pour "QV" et "CL" respectivement.

Tableau 7 : Effet des traitements des cayeux aux régulateurs de croissance avant plantation sur la croissance des plantes, le développement des bourgeons axillaires et l'émission des rejets*.

Paramètre	TRAITEMENTS					
	Cultivar "CL"			Cultivar "QV"		
	Temoin	6-BAP	Ethrel - AIA	Temoin	6-BAP	Ethrel - AIA
Poids plants	4632,7 + 935,3	3205 + 415	4567,4 + 884,3	5047 + 1591	3635 + 417,5	4974 + 1600
Poids tiges	821,9 + 274,2	513 + 70,8	882,3 + 189,2	436,8 + 80,9	417 + 57,5	422,5 + 56,2
Bourgeons						
type 1 Nb.	0	0	0	0	0	0
%	0	0	0	0	0	0
type 2 Nb.	35,6	36,7	36,2	0	1	1
%	63,8	67,1	63,6	0	1,8	1,8
type 3 Nb.	0,2	0	0	0	0	0
%	0,4	0	0	0	0	0
type 4 Nb.	14	14,2	14	5,1	9	9
%	25,1	25,9	24,6	10,4	16,7	16,7
type 5 Nb.	0	0	0	5,4	6,2	5,8
%	0	0	0	11,1	11,4	10,8
Rejets						
Cayeux Nb.	0,9	0,4	0,8	38,4	37,8	38,2
%	1,6	0,6	1,5	78,5	70,1	70,7
Bulbilles Nb.	5,1	3,4	5,8	0	0	0
%	9,1	6,4	10,3	0	0	0
Nb. total rejets	6a	3,8b	6,6a	38,4a	37,8a	38,2a

- Moyennes portant sur 24 valeurs. Pour chaque cultivar les valeurs suivies de même lettres ne sont pas significativement différentes, test de rangs multiples de DUNCAN.

- Observations et mesures faites 3 mois après différenciation florale

- les % de bourgeons et de rejets sont calculés sur l'ensemble bourgeons + rejets.

4.1.2 Composition des plantes en différents types de bourgeons et émission des rejets

Le tableau 7 montre les nombres moyens et fréquences (%) des bourgeons selon leurs stades de développement, et des rejets (cayeux et bulbilles) formés pour chaque traitement. Les traitements n'ont pas influencé la composition des plantes des deux cultivars en bourgeons de différents stades. Chez le cultivar "QV" il n'y a pas, non plus, de différence au niveau du nombre total de rejets émis. Cependant pour le cultivar "CL", les plants du traitement 6-BAP semblent avoir produit moins de cayeux et de bulbilles par rapport aux témoins. Alors que le traitement ethrel + AIA a conduit à l'émission d'un nombre de rejets égal au témoin.

Rappelons par ailleurs la mise en place d'une floraison spontanée des plantes du cultivar "QV" au cours de l'été sur le site de cet essai. Elle est responsable de l'absence complète de formation des bulbilles chez ce cultivar pour tous les traitements.

4.1.3 Discussion

Le traitement des cayeux à la 6-BAP et a l'ethrel+AIA avant plantation a influencé leur enracinement. La 6-BAP a entraîné le blocage de la reprise de croissance des cayeux concomitante d'une inhibition de l'émission racinaire. Ceci correspond à un effet bien connu des cytokinines, contrairement à celui d'un traitement Ethrel+AIA qui est favorable *(CRILEY 1977)* à l'émission des racines. Il a également été montré chez l'ananas *(SINGH et SRIVASTARA cité par PY et al. , 1987)* que le trempage des bases de cayeux avant plantation dans l'AIA ou l'AIB favorise l'émission racinaire comme pour beaucoup de plantes.

Le développement assez rapide du système racinaire est considéré indispensable à la reprise de croissance. Ainsi *HAINNAUX et De RICAUD, (1977)* montrent que pendant les premiers stades de la croissance, le poids acquis par la plante est corrélé avec le nombre de racines émises. Nos résultats mettent en évidence que des retards longs de 4 mois ne sont pas encore rattrapés à la fin du cycle végétatif.

En ce que concerne la formation des rejets, par ces traitements, on supposait que des effets à la fois stimulateurs et inhibiteurs des cytokinines et de l'auxine pouvaient influencer la croissance des bourgeons axillaires. D'après les résultats mis en évidence chez la *Cicer arietinum (PILET et al. , 1967 ; HUGON-DANJOU, 1976)*, on pensait que la 6-BAP appliqué à la base des tiges des cayeux pouvait entraîner un démarrage plus précoce de plusieurs bourgeons axillaires. Ceci aurait été assez intéressant pour le

cultivar "CL". Malheureusement aucun des résultats attendus n'a été enregistré, bien que les cayeux aient absorbé les régulateurs de croissance. Nous ne pouvons pas attribuer la diminution du nombre des rejets formés chez les plantes du cultivar "CL" traités avec la 6-BAP à un effet direct du régulateur de croissance. Il proviendrait essentiellement de la baisse du nombre moyen de bulbilles formées chez les plantes traitées, due à un niveau plus faible de croissance que chez les témoins, en relation avec l'inhibition de l'émission de racines après plantation. Cet effet du niveau de croissance des plantes au moment de la différenciation florale sur la formation de bulbilles est par ailleurs généralement admis *(PY, et al. , 1987)*. Chez "QV", l'absence de différence entre les traitements et par rapport au témoin est attribuable surtout à l'entrée précoce en floraison de tous les plants, au cours d'une période estivale (janvier - février) considérée défavorable à l'émission de bulbilles (*PY, et al. , 1987)*.

4.1.4 En résumé

Chez l'ananas, comme chez beaucoup d'autres espèces, les cytokinines inhibent l'émission racinaire tandis que les auxines la favorisent.

Aucun effet direct sur la croissance des bourgeons axillaires et l'émission des rejets n'a été observé chez les deux cultivars suite aux traitements avec la 6-BAP ou l'ethrel+AIB. Cependant, la 6-BAP, à travers son effet inhibiteur sur l'émission racinaire peut entraîner des retards de la croissance des plantes, ce qui est défavorable à la formation des bulbilles.

4.2 EFFET D'INDUCTION ARTIFICIELLE DE LA FLORAISON

4.2.1 Efficacité des traitements à l'ethrel

Les traitements d'induction florale (TIF) à différentes dates avec l'ethrel ont toujours été très efficaces chez le cultivar "QV". Les plantes du cultivar "CL" sur le site de BPL ont présenté néanmoins des problèmes lorsque le TIF a eu lieu en janvier. Ainsi le premier traitement réalisé en janvier 94 sur des plantes âgées de 7 mois a presque entièrement échoué. Quoique les plantes aient après le traitement manifesté des signes d'une différenciation florale, la floraison complète n'a pas été obtenue. Une majorité des plantes n'a pas fleuri et d'autres ont produit de fausses inflorescences (figure 45). Celles-ci sont constituées par un pédoncule, terminé par une structure végétative (la couronne) ce qui est normal, mais il n'y a pas de différenciation d'organes floraux. On note dans certains cas le développement au-dessous de la structure végétative d'un à deux organes qui pourraient correspondre aux yeux du fruit éventuel. Des

Tableau 8 : Durée de la phase reproductive des plants après TIF et poids moyen des fruits

Plantation		Date de TIF	Age de plants (MAP)	Durée TIF - Récolte (jours)		Poids moy. des fruits (en g)	
Site	Date			"CL"	QV"	"CL"	QV"
BPL	02 juin 93	03 jan. 94	7	-	135	-	713,9
		04 mars 94	9	210	180	1838,4	1202,8
		09 mai 94	11	225	205	1412,4	895,7
	15 fév. 94	17 oct. 94	8	165	145	1117,8	841,3
		12 jan. 95	11	180	-	-	-
		25 mai 95	16	220*	-	-	-
GTP	15 fév. 94	17 oct. 94	8	200	185	1291,4	570,7
		12 jan. 95	11	245	230	1848,3	792,8
		25 mai 95	16	240*	210*	-	-

* Durée estimée à 20 MAP.
TIF : Traitement d'Induction Florale
MAP : Mois Après Plantation

observations réalisées sur des plantes, finalement restées végétatives, montrent que leurs tiges sont devenues plus longues que celles des plantes témoins et présentent un rétrécissement de diamètre au niveau de leur partie médiane (figure 45 g). Lorsque le TIF est effectué à la même date mais l'année suivante sur des plantes âgées de 11 mois (plantation de février 94), une différenciation florale à 100% est obtenue. Cependant, plus de 95% des inflorescences portent des couronnes multiples (figure 46). Nous considérons ces réactions comme l'indication qu'au moins, initialement le TIF stimulerait la différenciation florale, mais qu'au cours du processus d'organogénèse de l'inflorescence d'autres phénomènes la contrarieraient. Ceci entraînerait par conséquent un retour des méristèmes primaires à l'état végétatif plus ou moins rapidement.

L'apparition d'une inflorescence au coeur de la rosette foliaire a lieu entre 45 et 55 jours après chaque traitement. Le tableau 8 montre par contre que la phase TIF - récolte varie quant à elle en longueur selon le cultivar, le lieu et la date du TIF. Pour tous les traitements la maturation du fruit est de 15 à 40 jours plus précoce chez le cultivar "QV" que chez le cultivar "CL". Entre les deux sites de plantation la durée TIF - récolte est plus courte à BPL qu'au GTP. Elle est la plus courte pour le TIF réalisé au début plutôt qu'à la fin de l'été. Il y a un effet favorable pour la croissance du fruit des températures chaudes.

4.2. 2 Evolution en fréquence de différents stades de bourgeons

Les courbes d'évolution des fréquences des différents stades des bourgeons pour les différents traitements sont présentées sur les figures 47 et 48. Elles montrent une tendance comparable à celle observée pour les plantes sous floraison naturelle. On note ainsi chez le cultivar "CL" le début d'apparition des bourgeons du stade 4 au moins 45 jours après le traitement d'induction florale, les bourgeons du stade 5 étant formés beaucoup plus tardivement. Pour le TIF réalisé en mars 94 sur des plantes âgées de 9 mois, nous ne les observons qu'après la récolte du fruit. En conséquence l'apparition de rejets est également plus tardive. Pour les autres traitements les bourgeons du stade 5 apparaissent surtout à partir de 105 jours après le TIF, souvent en même temps que les premiers rejets. Les différents traitements d'induction florale ne modifient pas les fréquences (pourcentages) de bourgeons des stades 1, 2, et 3. Le TIF de mars 94 à BPL présente des fréquences d'environ 10%, au maximum, des bourgeons du stade 4. Ce qui est relativement faible comparé aux autres traitements TIF et à la floraison naturelle, où les fréquences sont d'environ 20%. Par ailleurs comme nous le verrons plus loin, le traitement de mars 1994 donne, quoique tardivement, plus de rejets que les autres traitements TIF.

Pour les plantes du cultivar "QV" les traitements d'induction florale sont suivis rapidement par un fort accroissement des fréquences de bourgeons évoluant en rejets. Ceci s'observe surtout pour le TIF réalisé à 7 et 8 MAP, à un moment où l'émission spontanée des rejets n'est pas encore importante. Pour les traitements plus tardifs l'évolution ne se distingue pas tellement de celle observée chez les plantes en floraison naturelle à l'exception du TIF réalisé en mars 94 (à 9 MAP). Le pourcentage de bourgeons qui évoluent en rejets à la fin du cycle est supérieur à 80%, comme dans le cas de la floraison naturelle.

4.2.3 Le gradient de développement des bourgeons axillaires

Les figures 49 à 60 présentent le développement des bourgeons selon leur rang d'insertion sur tige. Comme nous l'avons observé pour l'évolution des fréquences des types de bourgeons, les deux cultivars présentent des caractéristiques bien distinctes en ce que concerne le gradient de développement des bourgeons et la formation des rejets après TIF.

Cas du cultivar "CL"

Les plantes induites artificiellement à la floraison à 8 MAP sur les deux sites (figure 49), forment dès 75 jours après TIF quelques bourgeons de stade 4 dans la partie inférieure de la tige à partir de bourgeons du stade 2. Parmi ces bourgeons, en moyenne l'un d'entre eux se développe en cayeu qui apparaît 105 jours après le TIF. Les autres bourgeons ne manifestent alors plus de développement. Au même moment un nombre similaire de bourgeons (4 - 6), vraisemblablement du stade 1 (les plus jeunes) situés dans la partie apicale de la tige évoluent en stade 4. On note qu'à BPL ces bourgeons peuvent former au moins un rejet, un happa 3 mois après la récolte du fruit, alors qu'au GTP ils restent tous latents.

Pour le TIF réalisé à 9 MAP, en mars 94, à BPL, des bourgeons du stade 4 se forment également à la base de la tige 75 jours après le TIF (figure 50 et 51). Cependant, leur développement semble être bloqué jusqu'au moment de la récolte du fruit, quand les premiers cayeux sont émis. Le plus souvent 2 cayeux se forment en même temps, à partir de bourgeons situés sur deux noeuds consécutifs. Deux mois après la récolte on observe la formation de un à deux autres rejets dans la partie apicale de la tige à partir de bourgeons parvenus au stade 2. Comme pour le TIF à 8 MAP la partie médiane de la tige est toujours caractérisée par des bourgeons du stade 2 et parfois de stade 3 qui n'évoluent pas.

Lorsque le TIF est réalisé à 11 MAP (figure 52 et 53), le gradient de développement

des bourgeons est en quelque sorte inversé par rapport au TIF à 8 et 9 MAP. Ce sont des bourgeons du stade 1 de la partie apicale de la tige qui évoluent en premier en stade 4 entre 45 et 75 jours après TIF. A la récolte du fruit, l'un de ces bourgeons forme un rejet localisé le plus souvent exactement à la jonction du pédoncule et de la tige formant un vrai happa. Plus tard, un cayeu peut être émis dans la partie inférieure de la tige, à partir de bourgeons du stade 2.

Cas du cultivar "QV"

Nous rappelons tout d'abord le fait que les différents TIF sont réalisés lorsque l'émission des rejets a déjà commencé. Suite au TIF, on observe (figures 54, 56, 58, 59), en premier lieu une progression du développement des bourgeons plus rapide au sommet de la tige qu'à la base, c'est-à-dire, concernant les bourgeons les plus jeunes (stade 1). La partie médiane de la tige où l'émission spontanée de cayeux commence, s'en recouvre complètement entre 75 et 105 jours après le TIF. Les bourgeons les plus anciens situés dans la partie inférieure de la tige, qui sont restées inhibés jusque là au stade 2 évoluent et forment des cayeux aériens et souterrains dès la récolte du fruit (figures 55, 57, 60). Ainsi nous pouvons observer 3 mois après la récolte une formation assez régulière des cayeux de la base au sommet de la tige.

Finalement on n'observe pas de différence entre les différents traitements d'induction florale chez ce cultivar par rapport au gradient de développement des bourgeons.

4.2.4 L'effet des différents TIF sur le nombre des rejets émis

Le cultivar "CL" produit toujours très peu de rejets par rapport au cultivar "QV", pour tous les traitements TIF (tableau 9). On observe que le nombre total de rejets formés par plante est similaire entre les différents TIF, à l'exception du traitement à 8 MAP au GTP que présente un nombre moyen de rejets nettement inférieur. Les traitements à 11 MAP de la deuxième plantation engendrent également moins de rejets par plante. Mais les données correspondantes proviennent d'observations réalisées au moment de la récolte du fruit et non 3 mois après la récolte comme pour les autres TIF. Or, on a vu précédemment (cf. 4.2.2.1) que les rejets sont formés essentiellement pendant la phase post-récolte.

Par ailleurs le TIF à 16 MAP pour les deux cultivars se distingue nettement des autres traitements avec un nombre plus élevé de rejets obtenus par plante, autant que les plantes en floraison naturelle. On note plus particulièrement la formation de bulbilles pour ce traitement, un phénomène inconnu pour tous les autres TIF. D'autre part, le nombre moyen des différents types de rejets émis par plante est comparable à celui

Tableau 9 : Nombre moyen par plant des différents types de rejets émis selon les dates de TIF* et comparaison avec la floraison naturelle (FN).

Cultivar	Plantation Date	Site	Date de TIF (MAP)	Type des rejets Bulbilles	Happas	Cayeux	Cayeux souterrains	Total
CL	02 juin 93	BPL	9	0	0,3	1,8	0	2,1
			11	0,1	0,9	0,7	0,3	2
			FN - 15	4,4	0,4	0,3	0	5,1
	15 fév. 94	BPL	8	0	0,6	0,9	0,3	1,8
			11	0	0	0,4	0,1	0,5
			16	4	0,8	0,6	0,1	5,5
			FN - 17	5,6	0,7	0,3	0	6,6
		GTP	8	0	0	0,7	0,1	0,8
			11	0	0	0,9	0	0,9
			16	4	0,9	1,1	0	6
			FN - 17	5,4	0,8	2	0	8,2
QV	02 juin 93	BPL	7	0	0	15	1,8	16,8
			9	0	0,1	23	4,1	27,2
			11	0	0,8	36	3,9	40,7
			FN - 14	3,9	0,8	47,2	4	55,9
	15 fév. 94	BPL	8	0	0,5	20	3,1	23,6
			11	-	-	-	-	-
			16	-	-	-	-	-
			FN - 11	0	0,5	35,3	3,2	39
		GTP	8	0	0	15	2,1	17,1
			11	0	0	29	3,5	32,5
			16	3,2	0,6	36	3	42,8
			FN - 17	4,5	0,5	31	3	39

* Moyennes portant sur 48 plantes. Observations réalisés à 3 mois après récolte pour TIF à 7, 8, 9 et 11 MAP , à la récolte pour le TIF à 11 MAP plantation de février 94 et à 105 jours après l'hormonage pour le TIF à 16 MAP.

des plantes en floraison naturelle.

Chez le cultivar "QV" on note généralement un accroissement du nombre total des rejets produits par plante pour les différents traitements avec la tardiveté du TIF. Nous considérons que ceci est lié au niveau de croissance atteint par les plantes au moment du traitement.

4.2.5 Croissance des rejets

Les niveaux de croissance atteints par les rejets émis pour les différents TIF à la récolte du fruit et à 3 mois plus tard sont schématisés avec les figures 61 à 63. Chez le cultivar "CL" (figure 61), il apparaît que le niveau de croissance des rejets, à un moment donné est directement lié à leur âge ontogénique. Comme ils sont émis assez tardivement, après l'induction florale, le plus souvent peu avant la récolte, on n'obtient que très rarement des rejets pesant plus de 200g même 3 mois après la récolte du fruit. Chez le cultivar "QV" (figures 62 - 63) où la formation des rejets est très précoce, ayant déjà commencé avant les différents TIF, les poids moyens des rejets individuels à la récolte du fruit restent inférieurs à 100g. Trois mois après la récolte ils sont encore plus petits que ceux du cultivar "CL".

4.2.6 Discussion

L'état de développement de la plante est paramétré par le niveau de croissance ; mais les valeurs correspondant à un état de développement donné ne sont pas les mêmes d'un cultivar à l'autre (cf 1.5). Ceci peut expliquer une différence de réponse des plantes de deux cultivars aux traitements d'induction artificielle de la floraison réalisés à différents âges et conditions climatiques. Ainsi nous considérons qu'au même âge et avec les mêmes conditions climatiques les plants du cultivar "QV" seraient plus sensibles au traitement d'induction florale que ceux du cultivar "CL".

Les anomalies observées chez "CL" pour les traitements réalisés à BPL en janvier peuvent être attribuées à la fois aux conditions climatiques de l'époque et au niveau de croissance des plantes. Le mois de janvier est généralement à la Réunion le plus chaud, le plus humide avec les jours les plus longs de l'année. Alors que comme pour l'induction naturelle, les températures basses influencent positivement l'induction artificielle *(VAN OVERBECK et CRUZADO, 1948 ; PY et al. , 1987),* il a été montré, avec ce même cultivar, que l'induction de la floraison est plus difficile lorsque le traitement est réalisé lors de périodes où les températures moyennes journalières sont supérieures à 28°C *(GLENNIE 1979)*. A BPL, en janvier - février les moyennes des

températures minima et maxima sont respectivement supérieures à 21°C et 28°C, alors qu'au GTP elles sont généralement inférieures à 20°C et 25°C (figure 10 et annexe 3).

En conditions contrôlées avec des températures diurnes variant de 22 à 34, des TIF à l'ethrel sont efficaces lorsque les températures nocturnes sont de 22°C, mais l'induction florale est difficile voire impossible lorsque les températures nocturnes sont élevées (*CONWAY, 1977 ; BARTHOLOMEW, 1982 cités par BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX 1994*). D'autre part, *MIN et BARTHOLOMEW, (1995)* ayant traité à l'ethrel des plantes du cultivar "CL" soumis à un régime thermique jour et nuit de 30/30°C, n'obtiennent pas de floraison ou observent la formation des structures florales comprenant des organes floraux non différenciés. Ces anomalies ressemblent à celles que nous avons observé au champ à BPL après le TIF du début janvier 1994. Les auteurs ont attribué ces anomalies de floraison à une faible production d'éthylène, en relation avec une activité réduite de l'enzyme précurseur de l'éthylène et une faible fixation de $C0_2$ en conditions de températures nocturnes élevées.

Il y aurait un niveau de croissance minimum au-dessous duquel la floraison est impossible et un niveau maximum pour lequel la différenciation florale naturelle intervient "automatiquement" *(LACOEUILHE 1975)*. Par ailleurs, l'induction florale serait rendue difficile dans des conditions de culture procurant une croissance vigoureuse de la plante *(PY, 1965)*. Nous considérons que les plantes de la première plantation traitées à 7 MAP (janvier, 1994) sont encore de petite taille (poids moyen des plantes d'environs 600 g ; poids de feuille D $\simeq$ 30 g). Sur la courbe de croissance en poids de matière fraîche des plantes (figure 18 (a)) cette date correspond seulement au tout début de la reprise de croissance après plantation. Ce niveau insuffisant aurait contribué à la mauvaise réponse des plantes du cultivar "CL" au TIF. En revanche, les plantes du cultivar "QV" auraient dépassé le niveau critique (poids de la feuille D = 35g) et seraient déjà sensibles au traitement d'induction florale. Le TIF à 11 MAP réalisé en janvier 1995 sur les plants de la deuxième plantation, a concerné des plantes d'un niveau de croissance plus élevé (poids moyen des plantes d'environs 1200 g ; poids de la feuille D $\geq$ 50 g ; phase de la croissance rapide). Donc les plants à 11 MAP approchent la phase de maturité, de "grande" réceptivité aux stimuli d'induction florale. D'après *MALÉZIEUX et al. , (1994)*, le poids moyen minimum des plantes pour l'induction florale chez le cultivar "CL" est d'environ 1000 g. Nous pensons que les conditions climatiques de températures, d'humidité et d'insolation élevées favoriserait un retour très fort du méristème apical à l'état végétatif, sans vraiment inhiber la différenciation florale. Cela pourrait d'autre part, entraîner chez des plants déjà réceptifs à la différenciation florale, une multiplication exacerbée des cellules du méristème apical qui donnerait naissance aux couronnes multiples. Si les modifications morphologiques de l'apex au cours de la différenciation florale ont été largement étudiées (*KERNS et al. , 1936 ; KRAUSS, 1961 ; BARTHOLOMEW, 1977 ;*

MADHUSUDANAN et NANDAKUMAR, 1985), les auteurs ont surtout décrit la transition de l'état végétatif à l'état floral. Le phénomène de réversion de l'état floral à l'état végétative reste peu exploré.

D'après *BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX (1994)*, le développement de couronnes multiples serait corrélé avec des périodes de forte insolation et des températures élevées au début du développement de l'inflorescence. Conditions fréquentes sur climat tropical, par exemple en Côte d'Ivoire et Queensland du sud mais rares en Hawaii où les températures estivales sont relativement basses. En conséquence pour ces auteurs et d'autres *(PY et al. , 1987)* cet accident morphologique pendant la différenciation florale est liée aux températures élevées. Ceci pourrait expliquer, dans notre cas, l'absence du phénomène chez les plantes de la parcelle de GTP ou au cours de TIF à d'autres époques. *DALLDOFF (1975)* suggère que c'est une cause génétique. Ce qui explique la grande ampleur du phénomène chez le cultivar "CL" et son absence chez le cultivar "QV".

Nos résultats sur la durée TIF - Récolte du fruit montrent des variations selon le site de plantation et date de TIF. Nous attribuons ces variations à une influence des conditions climatiques sur la vitesse de croissance du fruit. La croissance du fruit après sa différenciation serait favorisée par des conditions climatiques chaudes. Des différences existent entre différentes régions selon les latitudes, les altitudes et les saisons (*BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX, 1994*).

Le TIF à différentes dates ou niveaux de croissance des plantes modifie l'évolution des fréquences des différents stades de bourgeons axillaires sur la plante, mais ne modifie guère le schéma final d'émission des rejets. Comme pour la différenciation naturelle de la floraison, chez le cultivar "CL" chaque TIF est suivi plus ou moins rapidement de l'apparition de bourgeons des types 4, 5 et puis de quelques rejets, lesquels ne sont jamais observables en phase végétative. Chez le cultivar "QV" ils n'entraînent que l'accélération de l'émission des cayeux. Ceci met encore en évidence, l'aptitude de la différenciation florale à lever ou à affaiblir la dominance apicale et favoriser ainsi la stimulation du développement des bourgeons axillaires. Les plantes du cultivar "CL" peuvent émettre leurs premiers rejets à partir de 3 mois après le TIF mais le plus souvent ce n'est qu'après la récolte du fruit. Ceci correspond aux observations d'autres auteurs *(PY et al. , 1987 ; BARTHOLOMEW et PAUL, 1986)*. Nos résultats suggèrent d'autres part, que l'émission des rejets chez ce cultivar est d'autant plus précoce que la phase suivant la différenciation florale a lieu pendant une période chaude. On voit par exemple que pour les TIF réalisés vers la fin de l'été, la phase post-TIF (laquelle constitue la phase de croissance du fruit) se déroule surtout au cours de l'hiver, et l'émission des rejets a lieu tardivement, à 1 - 2 mois après la récolte. Par contre pour le TIF de fin de l'hiver / début de l'été l'apparition des rejets intervient peu après la

différenciation florale comme pour la floraison spontanée.

Seul le TIF à 16 MAP à permis chez le cultivar "CL" la formation de plus de 2 rejets par plante, grâce au développement des bulbilles. Pour les TIF réalisés à d'autres dates, la formation des bulbilles était nulle ou très faible. Plusieurs auteurs ont déjà remarqué que la formation de ce type de rejets a lieu surtout chez des plantes présentant un niveau de croissance élevé au moment du TIF, avec des conditions climatiques caractérisées par des températures fraîches et une faible insolation *(PY et GAILLARD, 1971)*. Ceci rendrait compte de la formation des nombreuses bulbilles avec le TIF à 16 MAP (fin mai), très peu étant formées et sur peu de plants pour les autres dates de TIF. Dans notre cas, du fait d'un niveau de croissance des plants très élevé et d'une date de TIF très proche du moment de l'initiation spontanée de la floraison, il est possible que la différenciation florale observée soit d'origine naturelle. Néanmoins ce traitement, montre que l'application de l'Ethrel n'a pas réprimé la formation des rejets, contrairement aux observations de *NORMAN (1975 ; 1981)*.

Nous avons également mis en évidence l'existence chez le cultivar "CL" d'une variation de la disposition des rejets sur l'axe de la plante selon la date du TIF. Pour les TIF réalisés à 8 et 9 MAP, les rejets sont formés tout d'abord à la base de la tige. Ce qui correspond à une basitonie préférentielle. Elle exprime la capacité plus grande de développement des bourgeons de la base de la tige, que montre aussi les bourgeons mis en culture sur secteurs de tiges (cf 3.4). Par contre pour les TIF réalisés sur des plantes plus développées, on obtient une forte acrotonie comme chez les plantes en floraison naturelle, avec des rejets formés au sommet de la tige et sur pédoncule. Dans tous les cas aucune formation de cayeux n'est observée dans la partie médiane de la tige. Les rejets sont formés soit à la base de la tige pour les plantes de niveau de croissance modeste, soit à au sommet pour celles de niveau de croissance élevé.

Par ailleurs on peut penser qu'après la formation des premiers rejets, il y aurait une rupture de corrélations entre les deux extrémités de l'axe. Elle serait l'origine de la reprise de croissance de quelques bourgeons qui forment d'autres rejets à l'extrémité opposée de l'axe. Cela n'a pas été observé chez les plantes sous floraison naturelle, sans doute à cause de la présence d'un nombre plus important des rejets (cayeux / happa et bulbilles) qu'exerceraient une plus grande dominance le long de l'axe.

Chez le cultivar "QV", le gradient de développement des bourgeons axillaires ne varie pas selon le niveau de la croissance de la plante au moment du TIF. Cependant le nombre total des rejets émis varie. Il augmente avec l'élévation du niveau de croissance de la plante. Le niveau de croissance de la plante au moment du TIF détermine le nombre des feuilles, et ainsi le nombre des bourgeons formé par plante. Puisque, finalement presque tous les bourgeons axillaires se développent, on obtient

à la fin du cycle proportionnellement autant de rejets que de feuilles formées avant la différenciation florale.

4.2.7 En résumé

Cinq traitements d'induction florale à l'ethrel ont été réalisés à 5 âges différents des plantes (7, 8, 9, 11 et 16 MAP) et à 4 dates différentes au cours de l'année (octobre, janvier, mars, et mai). Les plantes du cultivar "QV" fleurissent facilement à toutes les dates de TIF. Pour le cultivar "CL", il semble que la sensibilité au TIF est fortement influencée par le niveau de croissance des plantes et les conditions climatiques. Des températures élevées peuvent empêcher l'induction de la floraison chez "CL", lorsque le TIF concerne des plantes de petite taille et, entraîner des anomalies avec un développement des couronnes multiples.

A partir des différents TIF nous avons montré que la différenciation florale stimule le développement des bourgeons axillaires. Chez le cultivar "CL" elle permet une première émission des rejets avec un délai d'apparition qui varie selon la date du TIF. Chez le cultivar "QV", la différenciation florale ne fait qu'accélérer le développement des bourgeons axillaires dans la zone apicale de la tige.

L'âge de la plante au moment du TIF influence chez le cultivar "CL" la disposition des rejets sur l'axe. Le TIF réalisé sur des plantes de petite taille favorise le développement d'une basitonie préférentielle, alors que sur plantes de niveau de croissance élevé, c'est l'acrotonie que prédomine. Pour ce cultivar, seul les TIF réalisés peu avant la différenciation naturelle de floraison permet la production en moyenne de plus de 2 cayeux par plante, grâce au développement des bulbilles, qui est favorisé par le niveau de croissance élevé des plantes et les conditions climatiques fraîches.

Du fait que chez le cultivar "QV" il n'y ait pas de forte inhibition de développement des bourgeons axillaires, le nombre des rejets formés à la fin du cycle augmente avec l'accroissement du niveau de la croissance des plantes au moment de TIF.

4.3 DESTRUCTION DU MÉRISTÈME APICAL PAR GOUGEAGE

4.3.1 Réussite du gougeage

Il est important que tous les tissus méristématiques de l'apex de la tige soient détruits. Or, avec l'impossibilité d'observer et d'estimer le niveau où se situe l'apex au centre

de la rosette des feuilles, le gougeage peut être soit trop superficiel soit trop profond. Lorsque le gougeage est trop superficiel les cellules de l'apex continuent à se multiplier et il en résulte une restauration des méristèmes. Ceci est visible avec l'apparition de nouvelles feuilles partiellement détruites suivie de feuilles normales marquant la reprise de végétation de la plante. D'autre part, un gougeage trop profond entraîne le plus souvent une pourriture de la tige et la mort de la plante. Dans cet essai les taux de réussite sont d'environ 80%, la restauration de méristèmes ayant été plus fréquent que l'effet pourriture. Pour chaque traitement les plantes ayant repris leur croissance ne sont pas prises en compte.

4.3.2 Développement des bourgeons axillaires et émission des rejets

La figure 64 montre deux exemples de profondeur de gougeage. On note que pour un gougeage peu profond, avec lequel on réussit à supprimer l'apex sans trop altérer la tige, les cayeux se développent principalement tout au sommet de la tige. Lorsqu'on atteint plus profondément la tige, le niveau des cayeux émis a tendance à descendre, ce qui est logique. Des différences significatives ne sont pas constatées dans le nombre moyen de rejets formés dans les deux cas.

30 jours après la décapitation, on observe chez le cultivar "CL" que des bourgeons majoritairement situés dans la partie apicale de la tige ont atteint le stade 4 et pour certains le stade 5. Rappelons que cette partie de tige ne porte que des bourgeons de stade 1 pendant la phase végétative de la plante. Dans les 45 jours qui suivent l'opération, les plantes décapitées commencent à émettre des cayeux. 75 jours après la décapitation les cayeux émis ont manifesté une croissance importante, ils pèsent en moyenne 65.4 $\pm$ 22.8 g. On obtient des cayeux de calibre requis pour une replantation éventuelle ($\simeq$ 200 g) 4 mois après la décapitation.

Pour le cultivar "QV", les plantes décapitées se distinguent des plantes témoins par une disparition assez rapide des bourgeons du stade 1 de la partie apicale de la tige. 30 jours après le gougeage cette partie de la tige est constituée de bourgeons aux stades 4 et 5 uniquement. Cela est suivi par le développement, à partir de la partie médiane jusqu'au sommet de la tige, de tous les bourgeons n'ayant pas encore formé de cayeux. Dans la partie inférieure de la tige les bourgeons se développent plus tardivement. Quatre mois après décapitation les parties médiane et supérieure de la tige sont recouvertes de cayeux (figure 65). On peut obtenir à ce moment là, et particulièrement au sommet de la tige 4 à 6 cayeux utilisables par plante.

Nous n'avons pas observé de différences pour les deux cultivars en ce que concerne les divers aspects de formation et de développement des rejets, entre plantes traitées

à l'ethrel avant la décapitation et celles décapitées sans être d'abord "hormonées". Le tableau 10 montre que les plantes du cultivar "CL" ont produit approximativement le même nombre de cayeux (=2) pour les différents traitements. On note plus particulièrement pour ce cultivar que la décapitation des plantes à différents âges n'influence pas le nombre moyen de rejets émis par plante. Par ailleurs chez le cultivar "QV", on obtient davantage de rejets pour la décapitation réalisée à 9 MAP que pour celle réalisée sur des plantes âgées de 7 mois. Ces résultats correspondent aux observations précédentes (cf. 4.2.3) pour lesquelles le nombre de rejets formés chez ce cultivar est fonction de l'âge de la plante.

Tableau 10 : Le nombre moyen des cayeux produits après décapitation

Cultivar	Date de décapitation (mois après plantation)	Nb. des cayeux par plante	
		Décapit. sans TIF	TIF + Décapitation
CL	7	1.6	1.6
	9	2.1	2.0
	11	2.0	1.8
QV	7	15.4	14.2
	9	19.0	21.0

* Moyennes portant sur 24 plantes prélevées à 4 mois après décapitation.

Lorsqu'on compare les nombres moyens de cayeux obtenus à partir des traitements de décapitation à ceux obtenus après fructification des plantes, soit par floraison naturelle soit par induction artificielle de la floraison (tableau 6 & 9), on constate que la décapitation ne permet pas d'augmenter la quantité des rejets produit par plante. Par contre, la technique permet, particulièrement pour le cultivar "CL" une émission plus précoce et plus rapide des rejets. En outre, nous observons pour les deux cultivars que la croissance des rejets chez les plantes décapitées est plus rapide que chez les plantes ayant fructifié. Ainsi on obtient plus rapidement des cayeux de la qualité requis pour une replantation après décapitation qu'après un cycle de fructification.

4.3.3 Discussion

Il est bien connu que chez beaucoup de plantes des corrélations de croissance existent

entre bourgeons et les axes en croissance. Le bourgeon terminal inhibe les axillaires peu après leur initiation. On sait en outre que la décapitation libère des bourgeons axillaires de la dominance apicale. Nos résultats ainsi que d'autres *(KAPLAN, 1976 ; REY, 1982 ; HEENKENDA, 1993),* montrent que ceci est vrai aussi chez l'ananas.

La décapitation a permis la formation rapide des cayeux avec un délai d'environ 45 jours contre au moins 105 jours observés après différenciation florale naturelle ou induite artificiellement à l'ethrel. Ce délai reste le même pour des décapitations réalisées à différents âges des plantes, montrant ainsi une plus grande efficacité de l'effet de la décapitation sur la levée de la dominance apicale par rapport à la différenciation florale. L'âge ou niveau de croissance atteint par les plantes au moment de la décapitation n'influence pas non plus la disposition des rejets sur la tige. Cependant la profondeur du gougeage (ou sévérité de la décapitation) laquelle peut être très variable d'une plante à l'autre entraîne d'importantes variations du niveau d'insertion des cayeux entre plantes d'un même lot. Un gougeage très profond entraîne d'importantes destructions de la tige ou des tissus, au travers desquels le flux acropète de sève a lieu. Il semble donc que les bourgeons les plus apicaux deviennent trop éloignés des tissus conducteur et que leur développement est défavorisé. Ceci permet en particulier le développement des bourgeons de la partie médiane de la tige, lesquels chez le cultivar "CL" restent toujours latents, ou ceux de la base de la tige pour un gougeage très sévère.

Chez le cultivar "CL" les premiers cayeux formés empêchent le développement des bourgeons axillaires restants. Ce qu'exprime classiquement l'effet inhibiteur des axes en croissance sur les bourgeons axillaires que nous avons évoqué plus haut. Une réaction similaire n'est pas constatée chez le cultivar "QV" ce qui correspond à une faible ou une absence d'inhibition corrélative.

Finalement la décapitation n'entraîne pas une production d'un nombre des rejets par plante supérieur à celui obtenu suite à la différenciation florale (naturelle ou artificiellement induite). Cependant elle permet une émission plus précoce des rejets et une croissance plus rapide de leur part. Nous considérons que c'est l'absence de compétition avec le fruit qui permet aux rejets formés après décapitation de poursuivre une croissance plus rapide que ceux formés après différenciation florale. Le fruit est considéré comme un puits plus puissant que les rejets *(BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX, 1994).* Ceci peut expliquer, pourquoi souvent des plants induits à la floraison sont incapables de former des rejets avant la récolte du fruit et d'autre part, le fait que lorsque les rejets sont émis peu après la différenciation florale, leur croissance reste très limité jusqu'à la récolte du fruit.

Puisque nous n'avons pas observé de différence du point de vue de la formation de

rejets entre plantes traitées à l'Ethrel avant la décapitation et celles décapitées sans ce traitement, nous considérons que l'Ethrel n'a pas eu d'effet direct sur la stimulation du développement des bourgeons axillaires, en dehors de son rôle d'agent inducteur de la différenciation florale. Toutefois un tel effet direct a été observé chez certaines plantes ornementales *(De WILDE, 1971)*.

4.3.4 En résumé

La décapitation permet chez l'ananas comme avec d'autres espèces, de libérer les bourgeons axillaires de la dominance apicale. Chez le cultivar "CL" les un à trois rejets formés en premier inhibent le développement des autres bourgeons, alors que chez le cultivar "QV" elle accélère le développement des bourgeons sans qu'il y ait d'effet inhibiteur marquant, à différents niveaux de l'axe, des ramifications en croissance.

Quoique la décapitation ne permette pas d'augmenter le nombre des rejets normalement formés par plante, elle permet une formation et une croissance plus rapide des rejets. Contrairement au cas où les rejets sont formés après la différenciation florale, la compétition avec le fruit est alors, en effet, éliminée.

Les résultats montrent également que l'ethrel utilisé pour induire la différenciation florale n'a pas d'effet direct sur la levée d'inhibition de la croissance des bourgeons axillaires.

4.4 EFFET DE RABATTAGE DES FEUILLES SUR LA CROISSANCE DES PLANTES ET L'EMISSION DES REJETS

4.4.1 Croissance des plantes

La figure 66 montre l'état des plantes de deux cultivars dont leurs feuilles ont été rabattues. Des différences très significatives sont observées entre les plantes ayant subi le traitement et les plantes n'ayant pas subi d'interventions. Jusqu'à 20 MAP très peu de plantes traitées ont fleuri. Chez le cultivar "CL", 3 plantes seulement parmi 24 fleurissent en août/septembre 95, en même temps que les témoins. Pour le cultivar "QV" lorsque les plantes témoins fleurissent spontanément en décembre 94/janvier 95, aucune plante du lot traité n'entrent en floraison. Nous avons dénombré 6 plantes seulement ayant fleuri au cours d'août/septembre 95.

Sur le tableau 11, nous avons comparé les niveaux de croissance en poids de matière fraîche et dimensions moyennes de tiges des plantes ayant subi le traitement et les

plantes témoins. Les plantes dont les feuilles ont été rabattues présentent des tiges beaucoup plus petites par rapport aux plantes témoins. Chez le cultivar "CL" les plantes témoins ont à 20 MAP des tiges presque trois fois plus lourdes que les plantes traitées. La différence est moins accentuée chez le cultivar "QV" ce qui est sans doute du à un arrêt plus précoce de la croissance végétative des plantes témoins en raison de la floraison naturelle à 10 -11 MAP (décembre/janvier 95) au lieu de 17 MAP chez "CL". Les tiges des plantes témoins sont également plus longues et plus grosses par rapport à celles des plantes dont les feuilles sont rabattues. On peut noter en outre que les différences concernent aussi le calibre des fruits produits.

Tableau 11 : Poids et dimensions des tiges des plantes du traitement "rabattage des feuilles" et les témoins à 20 MAP*.

Paramètre	Cultivar "CL"		Cultivar "QV"	
	Rabattage foliaire	Témoins	Rabattage foliaire	Témoins
Poids frais (g)	258,2 ± 82,2	821,9 ± 274,2	268,1± 31,2	436,8 ± 80,9
Longueur (cm)	21,4 ± 5,5	34,7 ± 6,8	22,6 ± 1,7	28,6 ± 3,7
Diamètre (cm)	4,7 ± 0,49	6,1 ± 0,48	4,7 ± 0,13	4,9 ± 0,31

* Chaque valeur est une moyenne portant sur 10 plantes.

4.4.2 Émission des rejets

Chez le cultivar "CL", il n'y pas d'émission de rejets avant la différenciation florale tant pour les plantes ayant subi un rabattage de feuilles que pour les témoins. Après différenciation florale, les témoins produisent des rejets composés en moyenne d'un cayeu ou happa et 5 à 6 bulbilles. Les plants rabattus ne forment aucun rejet 3 mois après l'apparition de l'inflorescence (figure 67 a & b).

Pour le cultivar "QV" les plantes en croissance végétative (figure 67c) portent à 20 MAP, 6 cayeux en moyen. Parmi ces cayeux 1 - 2 sont des cayeux souterrains et sont généralement les plus gros de la plante même s'ils ne pèsent pas 100 g en moyenne. Les autres rejets sont formés dans la partie médiane de la tige. Leur poids moyen ne dépasse pas 20 g. Chez les plantes ayant fleuri (figure 67 d & e), on note une tendance à un développement plus rapide en position apicale. Par ailleurs, on n'observe pas, plus tard, après la différenciation florale, d'accroissement du nombre de rejets émis.

Ainsi, le traitement a significativement freiné l'émission des rejets chez les deux cultivars et a diminué la croissance de ceux formés chez le cultivar "QV".

4.4.3 Discussion

La faible croissance en poids de matière fraîche et dimensions des tiges chez les plantes dont les feuilles sont rabattues est considéré comme l'effet direct du traitement. Le rabattage des feuilles réduit la surface photosynthétique de la plante et entraîne une diminution de son approvisionnement en assimilats. Ceci diminue la vigueur de croissance des plantes, leur capacité d'accumulation des réserves dans la tige en particulier et leur distribution vers d'autres territoires comme les racines et les bourgeons axillaires. Nous pouvons associer nos résultats aux observations réalisées chez d'autres espèces avec des expériences différentes de limitation de la photosynthèse. Chez le *Phaseolus vulgaris* par exemple *(McINTYRE, 1973)*, les conditions de faible lumière entraînent également une diminution de croissance des plantes. Un effet attribué à une production réduite des glucides.

L'absence ou le faible taux d'induction florale observé chez les deux cultivars serait une autre conséquence de la diminution de la surface foliaire des plantes par le rabattage. Ceci correspond aux observations qui montrent qu'un plant d'ananas doit acquérir un certain niveau de croissance végétative avant qu'il ne devienne capable de différencier une inflorescence. Ce niveau de croissance des plantes est souvent évalué en terme de poids de la plante ou de la feuille D, mais aussi par rapport au nombre des feuilles déjà formé *(DASS et al. , 1975)*. Ce qui peut être considéré comme reflétant également une certaine dimension nécessaire de sa surface foliaire à la différenciation florale.

L'inhibition complète de la formation des rejets chez les plantes du cultivar "CL" étant entrées en floraison naturellement et leur formation exceptionnellement faible chez le cultivar "QV" met en évidence la forte influence de la limitation de la surface foliaire et de la croissance globale de la plante sur l'émission des rejets. Nous considérons que cet effet serait une conséquence directe ou indirecte de l'insuffisance de l'approvisionnement des bourgeons axillaires ou de la plante entière en assimilats comme cela a été suggéré chez le haricot *McINTYRE, (1973)*. Chez l'ananas, la faible production des rejets en plantations à haute densité a été associée à une forte compétition pour la lumière, laquelle réduirait l'approvisionnement en assimilats nécessaires pour la croissance *(LACOEUILHE, 1974 ; PY et al. , 1987)*. Ceci justifie les conclusions selon lesquelles la production des rejets demanderait l'apport des assimilats glucidiques, au moins jusqu'à ce qu'ils développent une surface foliaire suffisante pour devenir autotrophes (*BARTHOLOMEW et MALÉZIEUX, 1994)*. Ces

observations constituent des indications suffisantes nous permettant de considérer que nos résultats sont en faveur de l'hypothèse d'une contrôle partiel mais important de l'inhibition de la croissance des bourgeons axillaires par le trophique, mais ne permettent de dire qu'il s'agit de l'unique voie de contrôle.

Rappelons que le débat donnant priorité au trophique ou à l'hormonal dans la réalisation de la dominance apicale a été particulièrement fort entre 1960 et 1980 *(EVARAT-BOURBOULOUX et ROBLIN, 1992)*. Il est raisonnable de penser que les deux aspects sont à prendre en cause sans faire prévaloir l'un sur l'autre d'autant qu'ils agissent en interférant fortement.

D'autre part, l'absence complète des rejets chez le cultivar "CL" après la différenciation florale naturelle en comparaison avec les plantes témoins montre à quel point le traitement a entraîné le renforcement de l'inhibition de la croissance des bourgeons axillaires. Chez le cultivar "QV" la formation d'environs 6 rejets seulement par plante en moyenne à la place de plus de 40 obtenus normalement après la différenciation naturelle de l'inflorescence, est une différence assez spectaculaire. D'ailleurs, du fait que chez ce cultivar l'émission des rejets commence normalement très tôt après plantation, il est même possible que certains parmi les rejets observés se soient formés avant le traitement.

Puisque chez le cultivar "QV" contrairement au cultivar "CL", on cherche à limiter le nombre des rejets formés à la fin du cycle, l'effet du traitement pourrait être intéressant. Cependant, son effet inhibiteur sur l'induction florale et la réduction possible du rendement en fruits qu'il peut entraîner sont probablement rédhibitoires.

4.4.4 En résumé

Le rabattage continuel des feuilles au cours de la phase végétative réduit la surface photosynthétique des plantes. En conséquence la production des assimilats est également diminuée. Ceci a un effet négatif sur le développement physiologique et morphologique de la plante ; le traitement affaiblit la croissance globale, et inhibe la différenciation florale et le développement des rejets.

L'insuffisance des assimilats est considérée comme le facteur limitant du développement des rejets, soulignant sans contestation possible l'importance du trophique dans le contrôle de la dominance apicale. Ces résultats sont intéressants chez le cultivar "QV" où la formation des rejets a été limitée de façon très significative.

4.5 RABATTAGE DES RACINES

4.5.1 Croissance des plantes

Les plantes de ce traitement, dont on estime que la moitié des racines est décapitée par tranchage au sol à 6 MAP, ont poursuivi une croissance normale. Par rapport aux plantes témoins (racines intactes), aucune différence apparente n'est observée. Des prélèvements de plantes réalisés à 20 MAP (14 mois après le tranchage) montrent que les plantes ayant subi ce traitement présentent des poids moyens en matière fraîche comparables aux témoins (tableau 12). En outre, la différenciation naturelle de la floraison a lieu entre 11 et 12 MAP pour les plantes du cultivar "QV" et à 17 MAP pour les plantes de "CL", en même temps que pour les plantes témoins.

Des tentatives destinées à évaluer quantitativement (en nombre ou masse), les proportions de racines décapitées / conservées par rapport à la quantité totale par plante se sont révélées non valables. La fragilité des racines, leur prolifération, leur extension par rapport à l'espacement de plantation rendent difficile leur extraction par arrachage des plantes ou par excavation.

Tableau 12 : Poids et dimensions des tiges des plantes du traitement rabattage des racines et les témoins à 20 MAP*.

Paramètre	Cultivar "CL"		Cultivar "QV"	
	Rabattage racinaire	Témoins	Rabattage racinaire	Témoins
Poids frais (g)	818,1± 307,6	821,9 ± 274,2	421,0 ± 64,8	436,8 ± 80,9
Longueur (cm)	34,0 ± 6,9	34,0 ± 6,8	28,5 ± 3,9	28,6 ± 3,7
Diamètre (cm)	5,9 ± 0,33	6,1 ± 0,48	4,9 ± 0,25	4,9 ± 0,31
Nombre de rejets émis				
- Bulbilles	5 ± 1,4	5,6 ± 1,8	0	0
- Cayeux + Happas	1,2	1	38,3 ± 7,1	39,0 ± 9,0

* Chaque valeur est une moyenne portant sur 10 plantes.

4.5.2 Émission des rejets

Le nombre moyen de rejets de différents types émis par plante et leur disposition sur l'axe chez les plantes dont les racines sont tranchées est comparable aux plantes témoins. Nous considérons que le tranchage des racines souterraines des plantes tel que nous l'avons pratiqué, ne modifie pas la croissance globale de la plante ni l'évolution du développement des bourgeons axillaires. Autrement dit le traitement se révèle totalement inefficace et devra être repris sous d'autres formes.

4.5.3 Discussion

Les racines sont importantes en ce que concerne l'alimentation hydrique et minérale de la plante, et sont aussi une source des régulateurs de croissance. Cependant la destruction d'une partie des racines souterraines n'a pas influencé significativement le développement des plantes ni l'émission des rejets. Par ailleurs des auteurs ont déjà signalé le fait que des dysfonctionnements des racines souterraines dus aux ravageurs ou parasites par exemple, peut sérieusement limiter la croissance, la productivité et la capacité à rejeter de la plante (KEETCH, 1977 ; SARAH, 1987).

Il est possible que l'étendue de la décapitation réalisée n'ait pas être suffisante pour gêner le fonctionnement normal de la plante. Nous avons visé à décapiter environ la moitié des racines souterraines des plantes, mais nous avons eu de la difficulté à réaliser cette manipulation au champ. Il a été difficile de contrôler et d'évaluer l'ampleur de la destruction infligée aux racines, en maintenant en même temps les conditions normales de culture ; sans défaire les billons, ni provoquer la verse des plants. D'autre part, nous devons tenir compte de la biologie de l'espèce. L'ananas ne dépend pas uniquement de ses racines souterraines pour son alimentation hydrique et minérale. Ce rôle est joué également par les racines aériennes *(BARTHOLOMEW et KADZIMIN, 1977)* et les feuilles *(MARCHAL et PINON, 1980)*. Ainsi en conditions de culture sous irrigation par aspersion où une fumure d'entretien est régulièrement appliquée au cours du cycle par pulvérisation foliaire (cas de cet essai), cette seconde voie peut être plus développée que normalement. Elle peut en conséquence assurer assez largement l'alimentation de la plante en cas de déficit du système racinaire souterrain. Une telle réaction de la plante correspondrait aux hypothèses de *MARCHAL et PINON (1980)*, selon lesquelles les racines aériennes et la capacité d'absorption des feuilles permettraient à la plante de supporter des conditions défavorables du sol, notamment celles liées à la présence de ravageurs et de parasites du système racinaire.

4.5.4 En résumé

La destruction d'environ la moitié du système racinaire souterrain n'a pas permis de modifier le développement des plantes ni le développement des rejets. Etant donné l'importance des racines, on suppose que le rabattage réalisé n'a pas été assez sévère pour gêner efficacement l'alimentation hydrique et minérale des plantes. Du fait que l'ananas peut également s'alimenter à partir du système racinaire aérienne et par voie foliaire, des perturbations modérées du fonctionnement des racines souterraines peuvent être facilement contrebalancer, permettant ainsi le développement normal des plantes.

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE
ET
PERSPECTIVES

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALES

L'ensemble de nos observations permet de dégager un certain nombre de conclusions concernant, d'une part l'espèce elle-même en fonction d'un contexte agronomique et d'autre part, des aspects fondamentaux de la ramification chez les plantes, c'est à dire les situations d'acrotonie et basitonie.

1. Il y a similitude de croissance au niveau de l'axe primaire dans une même station pour les deux clones étudiés.

Pour les deux cultivars le temps de reprise à la croissance considéré au niveau d'une réaccélération de l'organogénèse est d'environ 1 mois après plantation à une époque favorable à la culture. Cette accélération n'intervient qu'après la mise en place de racines actives.

Pour les deux clones le temps d'édification de l'axe primaire jusqu'à l'obtention de la floraison naturelle dans les mêmes conditions d'observation est d'environ 14 mois pour "QV" et de 15 mois pour "CL". L'écart est minime par rapport aux grandes différences d'organisation des plantes des deux clones. Les deux types morphogénètiques peuvent même arriver à peu près en même temps au stade floraison comme le montre l'exemple de Grand Tampon (GTP). A notre connaissance, les chercheurs n'ont pas envisagé le problème de ce point de vue parce que souvent leurs études approfondies sont basées sur le comportement d'une seule variété.

2. Les paramètres environnementaux modifient relativement peu les caractéristiques de la croissance de l'axe primaire en conditions favorables de croissance.

Les deux sites expérimentaux diffèrent par l'altitude, Bassin Plat (BPL) est à 150m et GTP à 680m. GTP se caractérise par des nuits et une température diurne respectivement 15°C et 20°C en moyenne, toujours en saison favorable à la culture, alors qu'à BPL à une époque semblable les températures nocturnes et diurnes sont en moyenne de 20°C et 25°C. Ces faibles écarts de températures sont vraisemblablement à mettre en relation avec le peu d'influence des stations pour un même clone sur sa croissance axiale primaire. Il faut souligner cependant qu'à BPL même s'il y a irrigation, l'atmosphère est beaucoup plus sèche qu'à GTP. Cette différence comme nous le verrons, si elle ne joue pas sur la croissance végétative de l'axe primaire, pourrait agir sur un autre phénomène, la floraison.

Signalons aussi qu'une autre culture tropicale que l'ananas, la canne à sucre, peut s'étendre sans problème de productivité de BPL jusqu'à GTP. Autrement dit nous sommes avec les deux stations dans une zone favorable à la culture des plantes tropicales.

Ces sites de culture n'étaient peut être pas assez différents pour créer des comportements contrastés comme ceux que l'on observe pour des cultures d'arbres de zones tempérées cultivées dans un gradient d'altitude (Noyer - *MAUGET (1977)*, Pêcher - *BALANDIER (1992)*).

3. Les ramifications des deux variétés d'ananas dépendent de l'intensité d'expression de la dominance apicale sur les bourgeons axillaires. L'intensité de la dominance apicale est liée aux caractéristiques génétiques des variétés. Deux modes de ramification dominent en conditions naturelles d'évolution ultime :

- chez Queen victoria la basitonie s'exprime intensément tout comme d'autres systèmes ramifiant : le système acrotone et le système mésotone (figure 68).

- chez Cayenne lisse l'acrotonie domine alors que le système mésotone ne s'exprime pas et le système basitone ne se manifeste que très faiblement, voire souvent pas du tout.

Ces situations sont d'autant plus sujettes à questionnement que l'édification de l'axe primaire est similaire pour les deux variétés.

Le constat n'est pas un résultat nouveau, la profession connaît bien les différences de comportement. Ce qui est original c'est le fait qu'il y similarité de croissance du système axial primaire : vitesse similaire d'organogénèse foliaire, même évolution de matière fraîche et pourtant expression ramifiante différente. Chez des herbacées cultivées ; haricot, tomate..., il est possible d'observer des variétés ramifiant très différemment au sein d'une même espèce (Haricot - *DEBOUCK, 1984*, Tomate - *JEBARI-BENNANI, 1986)*. L'expression raméale est étudiée en fonction des caractéristiques de la dynamique de croissance de l'axe primaire. C'est aussi le cas pour le pois *(REMY, 1968)* et le pois chiche *(HUGON, 1967)* et c'est avec ces légumineuses que les recherches sur les rapports entre la ramification et les variations d'intensité de la dominance apicale ont été approfondies. Dans tous ces modèles il y a des relations indubitables entre les variations organogénètiques de croissance au niveau apical et les possibilités pour un axillaire d'échapper à la dominance de l'apex. Dans le cas de l'ananas il ne nous a pas été possible de mettre nettement en évidence des comportements se rapprochant du cas de ces annuelles sauf pour "QV". En effet l'apparition de ramifications en position médiane, les cayeux mésotones, coïncide avec le maximum de vitesse de l'organogénèse apicale. C'est aussi la situation classique

observée chez des arbres comme le pêcher, le charme avec la mise en place de rameaux anticipés *(BERGER, 1985)*. Mais dans ce cas pour quelles raisons le phénomène ne se manifeste-t-il pas chez "CL" ?

Tout aussi classique est le constat chez les ligneux buissonnant cultivés : Framboisier, Noisetier, Cassissiers... de cultivars rejetant abondamment et d'autres de façon plus limitée. Nous sommes encore dans l'ignorance finalement de la liaison de la basitonie au génome même chez les buissons dont les mécanismes de la basitonie ont été étudiés *(BARNOLA, 1976)*.

4. La basitonie de "QV" se manifeste extrêmement tôt pouvant même être potentiellement mise en place dans les cayeux de plantation.

Cette caractéristique montre la grande aptitude au buissonnement du clone, elle n'avait jamais, jusqu'à présent, été signalée. Le fait rappelle à cet égard la capacité bien décrite chez le pois chiche à mettre en place, très tôt, un étage basitone de ramifications *(HUGON, 1967)*. Il est évident que dans une telle situation la limitation de la basitonie de "QV" sera difficile à obtenir dans un parcours agronomique.

L'évolution qui conduit de l'initiation d'un bourgeon axillaire à un cayeu est finalement une évolution pouvant être quasiment continue, même si nous avons été conduit à distinguer des catégories de bourgeons. Cette évolution continue est favorisée par :
- une grande vitesse d'organogénèse apicale (cas des cayeux mésotones)
- la différenciation florale (cas des cayeux distaux)
- la proximité des racines (cas des cayeux proximaux).

Toutes ces situations finalement sont classiquement identifiées dans les études d'expression de la dominance apicale chez les herbacées. Cependant un repos non assimilable à une dormance est présente pour les bourgeons conduisant aux cayeux proximaux.

5. L'acrotonie est analogue à celle observée chez de nombreux végétaux à la suite d'une floraison terminale.

La transformation florale agit comme l'équivalent de la décapitation de l'apex, phénomène répandu aussi bien chez les ligneux que chez les herbacées. Il est admis implicitement que le développement des axillaires provient de la perte de la production de l'auxine circulante, produit par un apex végétatif actif *(CLINE, 1991)*. Cela n'explique en rien la situation de l'acrotonie observée. Pour autant la suspension de la dominance apicale n'a pas d'incidence directe sur l'expression basitone que ce soit chez "QV" en l'intensifiant ou chez "CL" en la déclenchant.

Des recherches ponctuelles ont tenté d'expliquer l'acrotonie liée à la levée de la

dominance apicale (*Marsilea drummondii - CHENOU-FLEURY, 1972 ; Cicer arietinum - HUGON-DANJOU, 1976 ; Pisum sativum - REMY, 1968).* Aucune conclusion nette ne se dégage de ces travaux par rapport au problème qui, en réalité, est très difficile à résoudre. S'agirait-il d'un effet axial, comme cela a été montré chez les végétaux ligneux *(Rhamnus frangula - MENG HORN et al., 1975)* ?

En ce que concerne l'ananas, remarquons que lorsqu'on examine l'évolution de deux bourgeons, l'un en position distale et l'autre en position proximale sur un même segment, c'est fréquemment celui en position proximale qui croit le plus rapidement. Il y aurait alors absence d'effet d'axe classique au sens de *MENG HORN (MENG HORN et al. , 1975)*, mais les secteurs ne mesurent que quelques centimètres. Cependant le système examiné horizontalement avec une plus grande longueur d'axe (20 - 25 cm), montre que les bourgeons proximaux sont là encore favorisés. Mais dans ce cas la conclusion est délicate à tirer car l'effet gravimorphique peut effacer la stimulation axiale. Plus convaincante pourrait être l'hypothèse suivante : Les bourgeons médians et proximaux ont achevé leur organisation et l'organogénèse est suspendue alors que les bourgeons distaux sont encore orientés vers une croissance organogène qui a lieu même sous dominance apicale. La mise à fleur supprimant la dominance apicale leur éviterait d'être inhibés à la fin de cette phase organogène, ce qui leur permettrait d'enchaîner sur une croissance très active ; cela leur conférerait une avance sur les autres bourgeons qu'ils finiraient par dominer. Donc ce qui serait important à considérer serait les états des bourgeons à un moment ou dans une situation donnée. Cette hypothèse est en accord avec les résultats du dispositif de plusieurs bourgeons insérés sur un fragment d'axe long, car ceux qui réagissent ce sont ceux qui, structurellement, sont dans l'état le plus "jeune". Le déterminisme du phénomène est, à l'heure actuelle, ignoré, et nous n'apportons aucune information nouvelle dans notre essai de biologie comparée.

6. Les variations provoquées des facteurs de l'environnement ne modifient pas les caractéristiques de ramification des deux cultivars d'ananas. Les diverses interventions expérimentales effectuées peuvent dans certains cas affecter la ramification. Mais au total le contrôle génétique apparaît comme le facteur dominant dans l'expression de la ramification.

6.1 Variations environnementales et ramifications :

La différence d'altitude n'a pas augmenté dans notre cas le nombre des cayeux au point de rendre basitone le cultivar "CL". Il y a là une différence avec les observations de *GAILLARD et PY, 1971 ; AUBERT et al., 1973*, qui ont observé une augmentation du nombre de cayeux et une diminution dans la hauteur de leur insertion sur la tige. De même dans nos expériences nous n'obtenons pas au niveau distal une augmentation

sensible en nombre des cayeux et bulbilles.

6.2 La plantation à contre saison :

Dans les deux sites elle aboutit au développement complet du cycle de végétation qui toutefois se trouve allongé. Mais parfois on peut obtenir une floraison précoce.

Si l'induction florale artificielle est réalisée pour avoir une production plus rapide, la bonne maturité du fruit peut être compromise si celle-ci n'a pas lieu à une époque où les températures sont adéquates.

Dans tous les cas, le système de ramification n'est nullement perturbé sauf dans un cas particulier qu'il faut souligner ; Lorsqu'on réalise un TIF sur des jeunes plants de "CL", de 7 à 9 mois, qui sont enracinés, on obtient le développement d'une basitonie. Ces jeunes plants sont caractérisés à cette époque par leur croissance réduite. C'est la seule situation où le facteur génétique cède partiellement le pas à des modifications expérimentales et environnementales. Autrement dit, dans ce cas la basitonie résulte de la conjonction :

1. d'une croissance très diminuée par rapport à une croissance plus vigoureuse obtenue en saison normale.
2. de la bonne fonctionnalité des racines.
3. d'une levée de dominance apicale.

Les bourgeons qui ont répondu sont du type 2, donc très aptes à la croissance et ils se situent près des racines.

Ce système d'expression d'une basitonie n'est pas sans rappeler celui d'un noisetier en août dans la nature où les même caractéristiques peuvent être relevées voire celle d'un châtaignier cultivé à 25°C *(BARNOLA, 1976)*. Au plan agronomique ce type de ramification est intégré dans la culture du "CL". Chez "QV" le traitement abaisse le nombre total de cayeux sur la plante sans effet marqué sur l'acrotonie ou la basitonie.

6.3 Effets de mutilations :

- Le rabattage des feuilles

La suppression de la partie jeune des feuilles au fur et à mesure de leur développement s'oppose à la croissance des bourgeons axillaires chez les deux clones à l'exception de quelques bourgeons de la base des plants de "QV". La floraison est aussi très affectée. Autrement dit les phénomènes essentiels du développement chez l'ananas dépendent d'un niveau trophique important assuré essentiellement par la moitié supérieure des feuilles. L'activité photosynthétique de la feuille d'ananas est bien précisée chez "CL" *(BARTHOLOMEW et KADZIMIN, 1977)* et à notre connaissance elle reste non étudiée chez "QV". Mais il semble que les chercheurs aient considéré l'ensemble de la feuille et non pas des secteurs de cette feuille pour

les comparer entre eux dans un raisonnement source - puits, très utilisé en physiologie végétale.

- Le gougeage

Cette pratique très brutale de destruction de l'apex renforce l'acrotonie des deux cultivars permettant au niveau distal l'obtention plus rapide de cayeux pouvant servir à la multiplication de la plante. Néanmoins la basitonie de "QV" n'est pas limitée par cette pratique, ce qui se comprend aisément puisque les cayeux proximaux sont en croissance au moment de l'intervention. Le gougeage correspond à une forme classique de levée de dominance apicale. A noter, par ailleurs, que la croissance vigoureuse au sommet chez "QV" n'entraîne pas l'affaiblissement de celle des cayeux proximaux.

- La section de 50% des racines

Elle n'aboutit à aucun résultat compte tenu de l'extraordinaire possibilité de compensation par les racines laissées intactes. Ce point a d'ailleurs été souligné par d'autres chercheurs *(MARCHAL et PINON 1980)*. Pourtant c'est avec ce type de pratique expérimentale que l'on a raisonné la dominance apicale chez les herbacées *(MIGINIAC, 1974 ; CLINE, 1991)*. Rappelons qu'il est classiquement admis que les cytokinines émises au niveau du système racinaire sont des agents essentiels dans le contrôle de la ramification et aussi de l'entretien d'un état végétatif.

- L'apport de 6-BAP aux cayeux destinés à la plantation :

L'effet inhibiteur bien connu des cytokinines vis à vis d'une croissance racinaire s'exprime dans ce cas avec force puisque aucune racine adventive ne naît pendant les quatre mois qui suivent la plantation. Ce qui est étonnant c'est qu'aucun arrière effet au niveau de la croissance des bourgeons ne se réalise, contrairement à ce qui est bien connu dans les cultures *in vitro* avec l'utilisation de fortes concentrations de 6-BAP pour lever des dominances apicales. De plus l'effet inhibiteur s'est répercuté sur le poids de matière fraîche du plant qui est diminué sensiblement. On remarque par ailleurs que l'apport d'auxine a accéléré l'émission racinaire sans que pour cela il y ait une incidence quelconque sur la croissance ultérieure.

7. A propos d'induction florale :

Les traitements divers de TIF ne font que hâter un processus inéluctable ce qui est bien connu *(COLLINS, 1960)*. Ainsi un TIF en condition normale de culture est couronné de succès à partir de 8 - 10 mois alors que la floraison naturelle a lieu au terme de 12 - 15 mois après plantation. Parfois des conditions de l'environnement peuvent hâter le processus de floraison naturelle. Le TIF ne fait qu'homogénéiser une réaction inéluctable.

On peut aussi déclencher des floraisons précoces par des plantations tardives utilisant un matériel particulier, des cayeux bien développés. Mais dans toutes ces observations nous sommes dans une autre problématique que celle du contrôle de la ramification, il s'agit du contrôle de la floraison. Par ailleurs ces deux constatations sont décrites déjà chez "CL" ; nous les avons retrouvés chez "QV".

8. Comment raisonner la dominance apicale chez l'ananas ?

Il apparaît, par rapport aux différentes observations réalisées, que l'expression de la dominance apicale et de sa suppression rappelle en bien les points observés des réactions de modèles herbacés et ligneux. Avec cette espèce comme avec tous les modèles jusque là étudiés l'importance du trophique ne peut pas être contestée. Mais nous n'avons pas de situation où réellement nous pouvons, même de façon très indirecte, apprécier ce qui pourrait relever d'un rapport hormonal AIA:cytokinine invoqué très classiquement dans la dominance apicale. Il est difficile de penser, compte tenu de la similarité de croissance de l'axe primaire sur un temps long, que ce rapport puisse avoir un effet causal fort. Nous serions plus enclins à prendre en compte le niveau foliaire car finalement n'est ce pas dans le contrôle par la feuille que va s'exprimer plus ou moins facilement la croissance de l'axillaire qui lui est adjacent ? Pour l'exprimer d'une autre façon, pourquoi ne pas considérer que la feuille par des caractéristiques au niveau trophique, par exemple, puisse participer à l'inhibition de croissance de l'axillaire de façon plus ou moins intense, toute chose par ailleurs étant supposée sensiblement égale au niveau de l'activité apicale et de l'activité racinaire ? Il ne s'agit là que d'une hypothèse qui reste à tester dans tous les aspects, ce que nous évoquerons au niveau des perspectives. Rappelons que chez des herbacées et des ligneux les corrélations feuilles - bourgeons dans des situations de croissance et de repos sont importantes à prendre en considérations *(CHAMPAGNAT, 1974)*. Une autre hypothèse peut être prise en compte (*MALÉZIEUX, comm. personnelle - 1996*). Elle est basée sur des observations faites à Hawaii et en Côte d'Ivoire : en Hawaii il y a apparition précoce des rejets chez "CL" quand on s'élève à haute altitude, alors qu'en Côte d'Ivoire, en zone chaude et humide la possibilité de rejeter est beaucoup plus difficile. In Côte d'Ivoire, en effet, la croissance foliaire serait favorisée au détriment de la possibilité d'accumuler les glucides dans l'axe. A Hawaii nous serions dans une situation inversée qui favoriserait l'expression de la ramification. Autrement dit, c'est dans la gestion des glucides et son rapport avec la force de puit : feuille ou axe, que se jouirait ou non la possibilité de rejeter. Cette hypothèse très intéressante offre des possibilités de vérification que nous ne manqueront pas dans un avenir très de développer.

9. Rapports à l'agronomie

Notre étude met en relief le poids très important de l'expression génétique vis à vis des variations environnementales et des interventions diverses. Autrement dit, il apparaît très difficile en l'état actuel de nos travaux de proposer un itinéraire technique qui permettrait de limiter fortement la ramification proximale voire même mésotone de "QV" et a contrario d'augmenter celle de "CL". Cependant nous avons utilisé deux cultivars très opposés dans leur comportement. Il est possible que l'utilisation des mutants de type "collar of slips" permettrait de mieux raisonner le rapport entre le génotype et/ou l'environnement quant à l'expression de croissance. Il est même vraisemblable que l'utilisation des mutants très proche permettrait de mieux nuancer l'ensemble de notre raisonnement des phénomènes de mise en place des ramifications.

Les plantations à haute densité préconisées actuellement limitent certes la croissance des cayeux de "QV" par effet de concurrence trophique, mais de ce fait n'assurent pas un matériel utilisable rapidement pour des plantations nouvelles. Ainsi il n'est nous semble - t - il guère possible de trouver avec "QV" un parcours technique qui satisfasse à toutes les exigences de la culture.

PERSPECTIVES

Si les retombées agronomiques du travail sont décevantes par rapport à nos objectifs de départ, il n'empêche que les résultats au plan de l'interrogation sur les phénomènes fondamentaux de dominance apicale et de sa liaison à la ramification (acrotonie - mésotonie - basitonie) sont très positifs. Il s'agit en ce domaine d'une nouvelle contribution obtenue sur une monocotylédone, groupe peu connu à ce point de vue là.

Les perspectives qui se dégagent de poursuite de la réflexion dans cette voie peuvent être envisagées à court et à moyen terme.

A court terme :

- Examen des corrélations de croissance entre la feuille et son bourgeon axillaire, au moyen d'études comparatives des allocations carbonées et azotées chez les deux cultivars par :

(1) marquage, les produits de marquage (^{14}C et ^{15}N) étant recherchés dans les différents territoires ; bourgeons, feuilles, axe, racines.

(2) étude enzymatique afférente aux différentes allocations.

- Etude des caractéristiques foliaires de deux cultivars au cours d'un cycle de croissance par :

(1) évaluation du pool de cytokinines contenus dans la sève xylèmienne

(2) évaluation comparée de la sève xylèmienne.

A moyen terme:

- Recherche approfondie par des techniques cytologiques sur les capacités de croissance des bourgeons axillaires de type 2.

- Etude de la physiologie des racines : comparaison des racines géotropes et agéotropes et recherche de rôle compensatoire éventuel des racines agéotropes lorsque les racines géotropes sont partiellement supprimées.

- Etude du métabolisme dans les feuilles sources lors de la différenciation florale.

- Un effort d'assainissement clonal serait à faire dans les plantations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACKERSON R.C., CHILCOTE D.O., 1978 - Effects of defoliation and TIBA (triiodobenzoic acid) on tillering, dry matter production and carbohydrate reserves of two cultivars of Kentucky bluegrass. Crop Sci., 18 : 705 - 708.

AGHION D., BEAUCHESNE G., 1960 - Utilisation de la culture stérile d'organes pour obtenir des clones d'ananas. Fruits, 15 (10) : 444 - 446.

ALI A., FLETCHER R.A., 1971 - Hormonal interaction in controlling apical dominance in soybeans. Can. J. Bot., 49 : 1727 - 1731.

AUBERT B., 1977 - Etude du cycle de floraison naturelle de l'ananas 'Victoria' à la Réunion. Fruits, 32 (1): 25 - 41.

AUBERT B., GAILLARD J.P., PY C., LOSSOIS P., MARCHAL J., 1973 - Influence de l'altitude sur le comportement de l'ananas 'Cayenne Lisse'. Essais réalisés au pied du Mont Cameroun. Fruits, 28 (3): 203 - 214.

BALANDIER P., 1992 - Etude dynamique de la croissance et du développement des bourgeons de quelques cultivars de pêcher cultivés à diverses altitudes sous le climat tropical de l'île de la Réunion. Thèse de doctorat, Univ. Blaise Pascal (Clermont-Ferrand II). 90p.

BALLARD L.A.T., WILDMAN S.G., 1964 - Induction of mitosis in excised and attached dormant buds of sunflower (*Helianthus annuus*). Aust. J. biol. Sci., 17 : 36 - 43.

BARNOLA P., 1970 - Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier *(Rubus idaeus L.)*. Ann. Sci. Nat. Bot., 11 : 129 - 152.

BARNOLA P., 1971 - Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez la ronce *(Rubus fruticosus L.)*. Beitr. Biol. Pflanzen., 47 :469 - 480.

BARNOLA P., 1972 - Etude expérimentale de la ramification basitone du sureau noir *(Sambucus nigra L.)*. Ann. Sci. Nat. Bot., 13 : 369 - 400.

BARNOLA P., 1976 - Recherches sur la croissance et la ramification du noisetier *(Corylus avellana L.)*. Ann. Sci. Nat. Bot., 17 : 223 - 258.

BARTHOLOMEW D.P., 1977 - Inflorescence development of pineapple (*Ananas comosus (L.) Merr.*) induced to flower with Ethephon. Bot. Gaz., 38 (3): 312 - 320

BARTHOLOMEW D.P., MALÉZIEUX E.P., 1994 - Pineapple. In : B. SCHAEFFER, P.C. ANDERSEN (eds). Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol. II : Sub-tropical and tropical crops. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 243 - 291.

BARTHOLOMEW D.P., PAUL R. E., 1986 - Pineapple. In : MONSELISE, S.P., (ed). Handbook of fruit set and development. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 371 -

388.

BARTHOLOMEW D.P., KADZIMIN S.B., 1977 - Pineapple. In : P.T. ALVIM, T.T. KOZLOWSKI (eds). Ecophysiology of tropical crops. Academic Press, New York, 312 - 320.

BEAUJARD F., FUSTEC J., VIEMONT J.D., BARNOLA P., 1972 - Modification durable du port des végétaux ligneux provoquée par les conditions précoces de culture. In : L. DECOURTYRE, A. CADIA (eds.). Inter. Symp. on Selection and Breeding of Woody ornementals. Acta Horticulturae, I.S.H.S., 320 : 167 - 176.

BEEVER J.E., WOOLHOUSE H.W., 1975 - Changes in the growth of roots and shoots when *Perilla frutescens L.* Britt. is induced to flower. J. Exp. Bot., 26 : 451 - 463.

BERGER E.G., 1985 - Croissance et morphogénése du pêcher-amandier *(Prunus persica x amygdalus)* cv. GF-67 cultivé in vitro, puis en conditions phytotroniques diverses. Thèse docteur-Ingénieur, Univ. Clermont II, 155p.

BERTILE W., 1987 - La Réunion : atlas thématique et Régional.

BLACK C.C., PAGE P.D., 1962 - Pineapple growth and nutrition over a plant crop cycle in south-eastern Queensland. 1. Root development and general growth features. Queensland J. Of Agric. And Animal Sci., 19 : 435 - 451.

BLAKE T.J., TCHAPLINSKI T.J., 1986 - Role of water relations and photosynthesis in the release of buds from apical dominance and the early reinvigoration of decapitated poplars. Physiol. Plantarum, 68: 287 - 293.

BLAKE T.J., REID D.M., ROOD S.B., 1983 - Ethylene, indoleacetic acid and apical dominance in peas : A reappraisal. Physiol. Pl., 59 : 481 - 487.

BONZON B., 1969 - Observations préliminaires sur la croissance et le développement racinaire *d'Ananas comosus (L.) Merr var.* Cayenne Lisse. J. West African Sci. Ass., 14 (1-2) 73 - 78.

BOUFFIN J., 1992 - Programme fruitiers tropicaux; L'ananas. Rapport annuel - CIRAD - Réunion. 35pp.

BOUFFIN J., 1990 - Culture of pineapple with in-vitro propagated plants. Doc. int. CIRAD - IRFA, Réunion. 10p.

BOUFFIN J., DUCELIER D., 1987 - La culture de l'ananas Victoria pour l'exportation à la Réunion. Note technique, CIRAD - IRFA, La Réunion. 10p.

BOURKE R.M., 1976 - A comparison of 5 types of planting materials for rough leaf pineapple. Papua New Guinea Agric. J. 27 : 107 - 113.

BOWER F.A.I., 1929 - The root system of pineapple plants. Exp. Sta. P.P.C.A. Univ. Hawaii, n° 13.

BURG S.P., BURG E.A., 1968 - Ethylene formation in pea seedlings; its relationship to the inhibition of bud growth caused by indole-3-acetic acid. Pl. Physiol., 43 : 1069 - 1074.

BURG S.P., BURG E.A., 1966 - Auxin-induced ethylene formation: in relation to flowering in pineapple. Science, 152 : 1269.

CHAMPAGNAT P., 1989 - Rest and activity in vegetative buds of trees. Ann. Sci. For., 46 suppl., 9s - 26s. Forest Tree Physiology, E. DREYER et al., (eds.). Elsevier/INRA.

CHAMPAGNAT P., 1987 - Deux aspects du développement des végétaux. In: LE GUYADER H. (ed.). "Le développement des végétaux. Aspects théoriques et synthétiques". Masson, Paris, 3 - 21.

CHAMPAGNAT P., 1983 - Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux. Physiol. Vég., 21 : 607 - 618.

CHAMPAGNAT P., 1974 - Introduction à l'étude des complexes de corrélations. Rev. Cytol. Biol. Vég., 37 : 175 - 207.

CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., LAVARENNE S., 1971 - Prémières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. Ann. Sci. For., 28 : 5 - 22.

CHAMPAGNAT P., 1965 - Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. Encycl. Plant Physiol., 15 (1) : 1106 - 1164.

CHAMPAGNAT P., 1961 - Recherche de morphologie descriptive et expérimentale sur le genre *Linaria.* Ann. Sci. Nat., 2 : 1 - 170.

CHAMPAGNAT P., 1955 - Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. Rev. gén. Bot., 736 : 325 - 371.

CHAMPAGNAT P., 1954 - Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. Rev. Cyt. Biol. Vég., 15 (1) : 1 - 51.

CHENOU-FLEURY E., 1972 - Nouvelles considérations relatives aux correlations d'inhibition chez la fougère *Marsilea drummondii* (Filicinées). Les modalités de l'acrotonie et de la basitonie. Rev. gén. Bot., 79 : 249 - 295.

CHOUARD P., 1960 - Vernalization and its relations to dormancy. Ann. Rev. Plant Physiol., 11 : 191 - 238.

CHOUARD P., 1951 - Dormances et inhibitions des graines et des bourgeons. Préparation au forçage. Thermopériodisme. Vol. I, C.D.C., Paris.

CLINE M.G., 1991 - Apical Dominance. Bot. Rev., 57 : 318 - 358.

COLLINS S.L., 1960 - The pineapple, botany, cultivation and utilization. Leonard Hill

Ltd. London, 294p.

COLLINS J.L., 1948 - Pineapple in ancient America. The Scientific Monthly, 67 (5): 372 - 377.

CONWAY M.J., 1977 - The effects of age, temperature and duratio of exposure to temperature and susceptibility of pineapple to flower induction with Ethephon. M.Sc. Thesis, Univ. of Hawaii, Honolulu.

COTTIGNIES A., JENNANE A., 1988 - Water content, water potential and transition from the non-cycling state in pea cotyledonary bud. J. Pl. Physiol., 132 : 1 - 4.

CRABBE J., 1987 - Aspects particuliers de la morphogénèse des végétaux ligneux et introduction à leur étude. IRSIA, Bruxelles. 116p.

CRABBE J., 1984 - Morphogenetical ways towards vigor restriction in spontaneous and man-made dwarf trees. Acta Hortic., 146 : 113 - 120.

CRILEY R., 1977 - Aids to root and shoot promotion. Hawaii Agric. Exp. Station Univ. of Hawaii. Misc. Public. 130 (May 1977): 1 - 4.

DALLDORF E.R., 1978 - Climatic requirements of pineapples. Farming in South Africa, Pineapple series B. Establishment B. 1/1978.

DALLDORF E.R., 1977 - Selection and preparation of pineapple planting material. Farming in South Africa, Pineapple series D. Establishment D. 3/1977

DALLDORF E.R., 1975 - Plant selection. Multiple tops in smooth Cayenne pineapple. Farming in South Africa, Pineapple series D. Establishment D. 1/1975.

DALLDORF E.R., KEETCH D.P., WEBSTER C., 1975 - Pineapple forecasting of harvesting time in the eastern cape. Inf. Bull. Citrus, Subtrop. Fruits Res. Inst., 39 : 4.

DASS H.S., SINGH H.P., GANAPATHY K.M., RANDHAWA G.S., 1975 - Standardization of optimum leaf number for induction of flowering in pineapple. Contribution No. 423 of the Indian Inst. of Hortic. Res., 24 - 25.

DEBOUCK D.G., 1984 - Analyse du système ramifié de Phaseolus vulgaris : particularités du gradient morphologique gemmaire. Can. J. BOT., 62(10) : 2165 - 2174.

DESBIEZ M.O., 1976 - Variations nycthémérale de l'intensité des corrélations entre les cotylédons et leur bourgeons axillaires induites par des traumatismes faits unilatéralement sur l'un des deux cotylédons de Bidens pilosus. Physiol. Plant., 36 : 11 - 15.

DESBIEZ M.O., 1973 - Précisions sur le mécanisme des corrélations entre bourgeons cotylédonaires induits par des stimulations mécaniques du cotylédon chez *Bidens pilosus L.*, Planzenphysiologie, 69 : 174 - 180.

De WILDE R.C., 1971 - Practical applications of (2-chloroethyl)phosphonic acid in agricultural production. HortScience, 6 : 364 - 370.

DIDIER C., 1992 - Service dévelopment. Rapport annuel d'activités. CIRAD-FLHOR, Ile de la Réunion.

DODSON P.G.C., 1968 - Effects of spacing, nitrogen and hormone treatment on pineapple in Swaziland, Experimental Agric., 4 : 103.

DUVAL M.F., COPPENS E.G., FERREIRA R.F., CABRAL J.R.S., BIANCHETTI. L.d.B., 1995 - Bilan de collectes conjointes de germoplasme d'ananas au Brésil et en Guyane française. 2nd Symposium Internatiol Ananas, 20 - 24 février, 1995, Trios-Ilets Martinique.

EKERN P.C., 1968 - Phyllotaxy of pineapple plant and fruit. Bot. Gaz., 129 (1): 92 - 94.

EL-KADY M., ZAYED E., HASSAN M., EL-ASHKAR S., 1982 - Effects of some synthetic growth regulators on endogenous phytohormones in relation to apical dominance of *Coffea arabica L.* Angew. Bot. 56 : 343 - 347.

EVANS H.R., 1952 - Pineapple propagation, East Afr. agric. J., 17 : 179 - 182.

EVANS D.O., STANFORD W.G., BARTHOLOMEW D.P., 1988 - Pineapple. Hawaii cooperative extension service, Commodity fact sheet PIN-3 (A). Fruit, 4p.

EVERAT - BOURBOULOUX A., CHARNAY D., 1982 - Endogenous abscisic acid levels in stems and axillary buds of intact or decapitated broad- bean plants (*Vicia faba*). Physiol. Plant., 54 : 440 - 445.

EVERAT - BOURBOULOUX A., ROBLIN G., 1992 - Some questions about the release from inhibition of axillary buds in *vicia faba*. In : MILLET B. et CREPIN, Les messages de croissance chez les plantes. 151 - 162.

FIROOZABADY E. NICHOLAS J., GUTTERSON N., 1995 - In vitro plant regeneration and advanced propagation methods for pineapple. 2nd Symposium Internatiol Ananas, 20 - 24 février, 1995, Trois-Ilets Martinique.

FITCHET M., VAN de VENTER H.A., 1988 - Rapid vegetative propagation of pineapple by crown sectioning. S. Afr. J. Plant Soil, 5(1): 27 - 31.

FOLIOT M., 1990 - Croissance des plants d'ananas, issus de culture in vitro, pendant la phase d'acclimatation. Doc . int. CIRAD - Montpellier. 9p.

GAILLARD J.P., 1974 - Cycle de l'ananas en fonction de la position initiale du rejet. Fruits, 29 (1): 3 - 15.

GAILLARD J.P., 1969 - Influence de la date de plantation et du poids de rejets sur la croissance des ananas au Cameroun. Fruits, 24 (2) : 75 - 87.

GANAPATHY K.M., SINGH H.P., DASS H.C., 1977 - A note on phenotypic expression of some characters in Kew pineapple influenced by nutritional levels of plants. Indian J. of Hortic., 34 (2) : 142 - 143.

GIACOMELLI E.J., PY C., 1981 - L'ananas au Brésil. Fruits, 36 (11): 645 - 687.

GIFFORD E.M., 1969 - Initiation and early development of the inflorescence in pineapple (*Ananas comosus*, Smooth Cayenne) treated with acetylene. Amer. J. Bot., 56 (8) : 892 897.

GLENNIE J.D., 1981 - Pineapple slip production using the morphactin multi-prop applied after flower induction with different chemicals. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb., 21: 124 - 128.

GLENNIE J.D., 1979 - The effect of temperature on the flower induction of pineapple with ethephon, Aust. Hortic. Res. Newsl., 50 : 49.

GONZALES TEJERA E., 1969 - Effect of plant density on the production of a plant crop of Red Spanish pineapple in Puerto-Rico. 7th Congress (CFCS). Agric. Exp. Station, Univ. of Puerto-Rico.

GONZALES TEJERA E., GANDIA DIAZ H., 1976 - The effect of nitrogen and potassium fertilizers on the productivity and quality of pineapple cultivar Smooth Cayenne. In 24th Annual Congress of the Amer. Soc. Hortic. Sci., Tropical Region, 196 - 205.

GOWING D.P., 1961 - Experiments on the photoperiodic response in pineapple. Amer. J. Bot., 48 : 16 - 21.

GUERN J., USCIATI M., 1976 - Essai de réponse à huit questions concernant la régulation de la croissance des bourgeons axillaires de *Cicer arientinum L.* In: Etudes de Biologie végétale; Hommage au Professeur P. Chouard. R. Jacques, CNRS, Gif-sur-Yvette : 191 - 207.

GUERN J., USCIATI M., 1972 - The present status of the problem of apical dominance. In : H. KALDEWEY, Y. VARDAR (eds). Proc. Adv. Study Inst. Izmar, 383 - 400.

HAINNAUX G., De RICAUD J., 1977 - Phases d' émission racinaire d'un rejet d'ananas. Doc. ORSTOM multigr., 13p.

HARRISON M.A., KAUFMAN P.B., 1982 - Does ethylene play a role in the release of lateral buds (tillers) from apical dominance in oats? Plant Physiol., 70 : 811 - 814.

HARRISON M.A., KAUFMAN P.B., 1980 - Hormonal regulation of lateral bud (tiller) release in oats (*Avena sativa L.*). Plant Physiol., 66 : 1123 - 1127.

HEENKENDA H.M.S., 1993 - Mechanical decapitation technique for rapide multiplication of Pineapple. Proceedings of the Bio. Tech., Workshop, 12th June 1992, Colombo, Sri Lanka : 47-51.

HILLMAN J.R., 1984 - Apical dominance, In: M.B. WILKINS (ed.), Advanced plant physiology. Pitman, London. 127 - 148.

HILLMAN J.R., YEANG H.Y., 1979 - Correlative inhibition of lateral bud growth in *Phaseolus vulgaris L.*, Ethylene and the physical restriction of apical growth. J. Exp. Bot., 30 : 1079 - 1083.

HUGON E., 1970a - Recherches sur le déterminisme de la ramification et de corrélations entre bourgeons chez le pois chiche *(Cicer arietinum L.)*. Thèses de doctorat, université de Clermont-Ferrand,

HUGON E., 1970b - Influence d'applications locales de froid et de cytokinines sur le transport du 32P et les levées d'inhibition corrélatives chez le *Cicer arietinum L.* Physiol. Vég., 8 : 235 - 245.

HUGON E., 1967 - Observations sur la ramification et les corrélations d'inhibition entre bourgeons chez le pois chiche, *Cicer arietinum L.,* Rev. Gén. Bot., 74 : 251 - 272.

HUGON E., 1958 - Interactions entre saccharose, thiamine et auxine dans les corrélations entre bourgeons cotylédonaires chez *Cicer arietinum L.*, C.R. Acad. Sci. Paris, 247 : 339 - 341.

HUGON E-DANJOU E., 1976 - Etude expérimentale de la dominance apicale chez le pois chiche, *Cicer arietinum L.*: Influence d'une application locale de froid sous les cotylédons de plantes étiolées entières ou sectionnées dans le troisième entrenoeud. Physiol. vég., 14(1) : 89 - 100.

JEBARI-BENNANI H., 1986 - Etude morphologique et morphogénétique du développement de la tomate *(Lycopersicum esculentum Mill.)* jusqu'à l'initiation de la première inflorescence : Contrôles corrélatifs et variabilité de l'expression organogène. Thèse de doctorat, Faculté des sciences agronomiques de l'état Gembloux (Belgique). 159p.

KAPLAN J., 1976 - La multiplication de l'ananas à la pépinière de Singher. Réunion Annuelle IRFA, doc. interne, n° 47.

KEETCH D.P., 1977 - Nematodes in pineapple. Pineapple Series H 18. Farming in South Africa.

KERNS K.R., COLLINS J.S., KIM M., 1936 - Development studies of pineapple. Origin and growth of leaves and inflorescence. New Phytol., 35 : 305 - 317.

KNOX J.P., WAREING P.F., 1984 - Apical dominance in *Phaseolus vulgaris L.* : The possible role of abscisic and indole-3-acetic acid. J. Exp. Bot., 35 : 239 - 244.

KOTALAWALA J., 1972 - Mass production of pineapple planting material. Tropical Agriculturist, 127 : 199 - 202.

KRAUSS B.H., 1961 - Early detection of floral differentiation (after forcing). PRI.

NEWS, 9: 12 - 21.

KRAUSS B.H., 1949a - Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus (L.) MERR.* 11. The leaf. Bot. Gaz., 110 (3): 333 - 404.

KRAUSS B.H., 1949b - Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus (L.) MERR.* 111. The root and the cork. Bot. Gaz., 110 (4): 549 -581.

KRAUSS B.H., 1948 - Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus (L.) MERR.* 1. Introduction, Organography, the stem, and the lateral branch or axillary buds. Bot. Gaz., 110 (2): 159 - 217.

LACOEUILHE J.J., 1975 - Le problème de la deuxième récolte en culture d'ananas en Côte d'Ivoire. Fruits, 30 (2) : 83 - 89.

LACOEUILHE J.J., 1974 - Densité de plantation de l'ananas en Côte d'Ivoire pour l'exportation du fruit frais. Fruits, 29 (11) : 717 - 720.

LACOEUILHE J.J., KOUASSI A., 1976 - Quelques observations sur la production des rejets à l'Anguédédou. Réunion Annuelle IRFA, doc. Interne, n° 16.

LACOEUILHE J.J., PY, C., 1974 - La croissance de la feuille d'ananas en Côte d'Ivoire. Fruits, 29 (11) : 709 - 715.

LANG G.A., EARLY J.D., MARTIN G.C., DARNELL R.L., 1987 - Endo-, para- and ecodormancy : physiological terminology and classification for dormancy research. HortScience, 22 (3) : 371 - 377.

LINFORD M.B., SPIEGELBERG C.H., 1933 - Illustrated list of pineapple fruit diseases, blemishes and malformations. Pineapple quarterly, 3 (4) :134 - 178.

LEAKY R.R.B., LONGMAN K.A., 1986 - Physiological, environmental and genetic variation in apical dominance as determined by decapitation in *Triplochiton scleroxylon.* Tree Physiol., 1 : 193 - 207.

LEE C.K., TEE T. S., 1978 - Plantlet quartering, a rapide propagation technique in pineapple. XX th International Horticultural Congress. Sydney, Australia, 14 - 23 August 1978. 5p.

LETOUZE R., 1970 - Maintien de la dominance apicale après décapitation d'une bouture de saule (*Salix babylonica L.*), en culture in vitro. Importance de la lumière bleue-violette. C.R. Acad. Sci. Paris, 271 : 2309 - 2312.

MADHUSUDANAN K.N., NANDAKUMAR S., 1985 - Ontogeny of the pineapple shoot apex. Proceedings of the Indian National Science Academy B (Biological Sciences). 51(3): 369 - 376.

MAERERE A.P., 1995 - Axillary buds development as it determines suckering in Queen victoria and Smooth cayenne pineapples. *Acta Horticulturae*, à paraître.

MALÉZIEUX E., 1988 - Croissance et élaboration du rendement de l'ananas (*Ananas comosus (L.)* MERR. Thèse de Doctorat, INAPG. 217p.

MALÉZIEUX E., ZHANG J., SINCLAIR E.R., BARTHOLOMEW D.P., 1994 - Predicting Pineapple harvest date in different environments using a computer simulation model. Agron. J., à paraître.

MALIK N.S.A., BERRIE A.M.M., 1975 - Correlative effects of fruits and leaves in senescence of pea plants. Planta, 124 : 169 - 175.

MAPES M., 1973 - Tissue culture of Bromeliads. Proceedings of the 14th meeting of the international Plant Propagator Society. 23 : 47 - 55.

MARCHAL J., PINON A., 1980 - Nutrition azotée de l'ananas. Etude des voies d'absorption de l'azote par la technique de la dilution isotopique. Fruits, 35 (1) :29 - 38.

MARTIN G.C., 1987 - Apical dominance. HortScience, 22 (5) : 824 - 833.

MATHEWS V.H., RANGAN T.S., NARAYANASWAMY. S., 1976 - Micropagation of *Ananas sativus* in vitro. Zeitschrift fur pflanzemphysiologie, 79 : 450 - 454.

MAUGET J.C., 1977 - Dormance des bourgeons végétatifs de noyer (Juglans regia L.) Cultivés sous différentes conditions climatiques. C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D : Sci. nat., 284 (23) : 2351 - 2354.

McINTYRE G.I., 1977 - The role of nutrition in apical dominance. In : D.J. JENNINGS (ed). Integration of activity in the higher plants, symp. Soc. Exp. Biol. Cambridge, 251 - 273.

McINTYRE G.I., 1973 - Environmental control of apical dominance in Phaseolus vulgaris. Can. J. Bot., 51 : 293 - 300.

McINTYRE G.I., 1970 - Apical dominance in Agropyron repens. Some facteurs affecting the degree of dominance in isolated rhizomes. Can. J. Bot., 49 : 99 - 109.

McINTYRE G.I., 1969 - Apical dominance in the rhizome of Agropyron repens. Evidence of competition for carbohydrate as a factor in the mechanism of inhibition. Can. J. Bot., 47 : 1189 - 1197.

McINTYRE G.I., 1964 - Mechanim of apical dominance in plants. Nature, 203 : 1190 - 1191.

McINTYRE G.I., RAJU M.V.S., 1967 - Developmental studies on Euphorbia esula L. Some effects of nitrogen on growth and development of the seedling. Can. J. Bot., 45 : 975 - 984.

MENG-HORN C., CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., LAVARENNE S., 1975 - L'axe caulinaire, facteur de préséance entre bourgeons sur le rameau de l'année de Rhamnus frangula L.. Physiol. vég., 13 (3) : 335 - 348.

MIGINIAC E., 1974 - Quelques aspects morphologique, physiologiques et biochimique de la dominance apicale. Physiologie végétale, 12 (4) : 689 - 720.

MIN X-J., BARTHOLOMEW D.P., 1995 - Temperature affects ethylene metabolism fruit initiation and size of pineapple fruitlets. 2nd Symposium Internatiol Ananas, 20 - 24 février, 1995, Trios-Ilets Martinique.

MORRIS D.A., 1977 - Transport of exogenous auxin in two-branched dwarf pea seedlings (*Pisum sativum L.*). Planta 136 : 91 - 96.

NEALES T.F., 1975 - The gas exchange patterns of CAM plants. In: JUNK R.M., (ed.), Environmental and biological control of photosynthesis. B.V. Publishers. The Hague, 408p.

NEALES T.F., SALE P.J.M., MEYER C.P., 1980 - Carbon dioxide assimilation by pineapple plants *Ananas comosus (L.)* Merr. 11. Effects of variation of day / night temperature regime. Aut. J. Plant Physiol., 7 : 375 - 385.

NORMAN J.C., 1981 - Response of "Sugarloaf" pineapple to ethephon, time of forcing and planting date in Ghana. Rivista di agricultura subtropicale e tropicale, 75 (2 - 3) : 231 - 242.

NORMAN J.C., 1978 - Influence of planting materials on growth, flowering and fruiting of 'Sugarloaf' pineapple, *Ananas comosus (L.) Merr.* Acta Hortic., 84 : 191 - 197.

NORMAN J.C., 1977 - The effect of plant density on the growth, development and yield of pineapple (*Ananas comosus (L.) Merr.* Cv Smooth Cayenne) in Ghana. Acta Hortic., 53 : 349 - 353.

NORMAN J.C., 1975 - The influence of flowering compounds on "Sugarloaf" pineapple *Ananas comosus (L.) Merr.* in Ghana. Acta Hortic., 49 : 157 - 165.

NIGOND J., 1967 - Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne. Université de Paris, Thèse (Dr.), Sc. nat., 170 pp.

OKIMOTO M.C., 1948 - Anatomy and histology of the pineapple inflorescence and fruit. Bot. Gaz., 110 (2): 217 - 231.

PANNETIER C., LANAUD C., 1976 - Divers aspects de l'utilisation possible des cultures "in vitro" pour la multiplication végétative de *l'Ananas comosus L. MERR.* variété Cayenne lisse. Fruits, 31 (12) : 739 - 750.

PHILLIPS I.D.J., 1975 - Apical dominance. Ann. Rev. Plant. Physiol., 26 : 341 - 367.

PILATE G., SOSSOUNTZOV L., MIGINIAC E., 1989 - Hormone levels and apical dominance in the aquatic fern *Marsilea drummondii.* A. Br. Pl. Physiol., 90 : 907 - 912.

PILET P.E., GUERN J., HUGON E., 1967 - Sur le transport de la 6-Benzyl-aminopurine - a^{14}C. Physiol. Vég., 5 : 261 - 270.

PINON A., 1981 - Compte rendu essais 355 et 356. Doc. interne IRFA.

PY C., 1979 - Production accélérée de matériel végétal de plantation. Fruits, 34 (2) : 107 - 116.

PY C., 1968 - Contribution à l'étude du cycle de l'ananas. Fruits, 23 (8) :403 - 413.

PY C., TISSEAU M.A., 1965 - L'ananas. Tchniques agricoles et productions tropicales. G.P. Maisonneuve et Larose, Paris. 298 p.

PY C., 1959 - Etude sur la croissance de l'ananas en Guinée. Fruits, 14 (1) : 3 - 25.

PY C., GAILLARD J.P., 1971 - La formation et la croissance des rejets d'ananas. Fruits, 26 (3) : 211 - 222.

PY C., LACOEUILHE J.J., TEISSON C., 1987 - L'Ananas, sa culture, ses produits. G.-P. Maisonneuve & Larose. Paris. 568p.

RAMIREZ C.T., GONZALES TEJERA E., 1983 - Spacing, Nitrogen and potassium on yield and quality of Cabezona Pineapple. J. Agric. Univ. Puerto Rico, 67 (1): 1 - 10.

RAMIREZ O.D., GANDIA H., 1982 - Comparison of nine planting distances on the yield of Pineapple variety PR-67. J. Agric. Univ. Puerto Rico, 66 (5): 130 - 138.

RAUH W., 1939 - Ueber Gesetzmässigheit der verzweigung und deren Bedentung für die Wuchformen der Pflanzen. Mitt. Deutsch. Dendrol. Gsell., 52 : 86 - 111.

REINHARDT D.H.R.C., COSTA J.T.A., CUNHA G.A.P. DA, 1986 - Influence de la date de plantation, de la taille de rejets et de l'âge de la plante pour l'induction florale chez l'Ananas Cayenne Lisse dans le Reconcavo Baiano (Brésil). Fruits, 41 (1) : 31 - 41.

REMY M., 1968 - Induction d'une acrotonie par l'auxine chez le Pois et inhibition de la croissance des bourgeons axillaires. C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D., 266 : 474 - 476.

REY J.Y., 1982 - Compte rendu des essais de production intensive des rejets d'Ananas - Nyombé (Cameroun) Réunion Annuelle, doc. Interne n° 5 , 15p.

RICHARDS D., ROWE R.N., 1977 - Root-shoot interactions in peach : the function of the root. Ann. Bot., 41 : 1211 - 1216.

SACHS R.M., 1977 - Nutrient diversion: an hypothesis to explain the chemical control of flowering. HortScience, 12 : 220 - 222.

SAKAI W.S., SANFORD W.G., 1980 - Ultra structure of water absorbing trichomes of pineapple *(Ananas comosus)*. Ann. J. Bot., 46 :7 - 11.

SALERNO D.C., BUNNER M.L., 1983 - Apical dominance : IAA mobility in the tomato isogenic lines Craigella and Blind. Plant Physiol. 72 (Suppl.) : 27.

SANFORD W.G., RAVOOF A.A., 1971 - Growth regulator may speed pineapple propagation. Hawaii Farm science, 3 : 8 - 9.

SARAH J.L., 1987 - Influence des traitements nématicides sur la production des rejets d'ananas. Fruits, 42 (2) : 71- 75.

SEOW K.K., WEE Y.C., 1970 - The leaf bud method of vegetative propagation in pineapple. Malay. agric. J., 47 : 499 - 507.

SIDERIS C.P., KRAUSS B.H., 1937 - The growth of pineapple plants in complete water cultures with either ammonia or nitrate salts. Growth, 1 : 204 - 210.

SIDERIS C.P., KRAUSS B.H., 1934 - Preliminary studies on the growth and water absorption behavoir of pineapple roots. Pineapple quarterly, 4 (1) : 42 - 47.

SITA G.L., SINGH R., IYER C.P.A., 1974 - Plantlets production through shoot-tip cultures in pineapple. Current Science, 43 : 724 - 725.

SU N.R., 1959 - The response of pineapples to the application of potassium chloride. Soils and Fertilizers. 22 (2) :152.

TAMAS I.A., 1987 - Hormonal regulation of apical dominance. In: P.J. DAVIES (ed.), Plant hormones and their role in plant growth and development. Mertinus Nijhoff Publishers, Boston. 393 - 410.

TAY T.H., WEE Y.C., 1976 - Comparative study on the effects of different types and size of planting materials on pineapple yield and quality. Malay. Agric. J., 50 : 502 - 506.

TEISSON C., 1973 - Développement et croissance de l'inflorescence d'*Ananas comosus* (CV Cayenne lisse). Fruits, 28 (6): 433 - 439.

TEO C.K.H., 1974 - Clonal propagation of pineapple (*Ananas comosus)* by tissue culture. Planter (Malaya), 50 : 58 - 59.

THIMANN K.V., SKOOG F., 1933 - Studies on the growth hormone of plants: III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. nat. Acad. Sci., 19 : 714 - 716.

THIMANN K.V., SKOOG F., 1934 - On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba.* Proc. Roy. Soc. Lond., 114 : 317 - 339.

TKATCHENKO B., 1947 - Une méthode rapide de multiplication de l'ananas. Fruits, 2 : 371 - 373.

TRETO E., GONZALES A., GOMEZ J.M., 1974 - Etude de différentes densités de plantation chez la variété d'ananas Espanola Roja (Red Spanish) à Cuba. Fruits, 29 (4) : 279 - 284.

TUCKER D.J., 1981 - Axillary bud formation in two isogenic lines of tomato showing different degrees of apical dominance. Ann. Bot., 48 : 837.

TUCKER D.J., 1980 - Apical dominance. A personal view. Br. Pl. Growth Reg. Group News Bull., 4 : 1 - 9.

TUCKER D.J., 1979 - Apical dominance in tomato : Some further observations on isogenic lines showing varying degrees of side shoot development. Ann. Bot. 43 : 571 - 577.

TUCKER D.J., 1978 - Apical dominance in tomato : The possible role of auxin and abscisic acid. Plant Sci. Lett., 12 : 273 - 278.

TUCKER D.J., 1976 - Endogenous growth regulators in relation to side shoot development in the tomato. New Phytol., 77 : 561 - 568.

TROLL W., 1937 - Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen, 1, 1, Bornträgen, Berlin, 1937.

VAN OVERBEEK J., CRUZADO H.J., 1948 - Note on flower formation in the pineapple induced by low night temperatures. Plant Physiol., 23 (3) : 282 - 285.

WAITHAKA K., HILDEBRANDT A.C., DANA M.N., 1980 - Hormonal control of strawberry axillary bud development in vitro. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 105 : 428 - 430.

WASSMAN R.C., 1974 - Date of flower initiation / date of peak harvest relationship. Golden circle cannery memo to all pineapple subscribers.

WATSON B.J., 1974 - Chemically induced slips. Queensland Fruit and vegetable News, 16 May 1974: 260 & 266p.

WEE Y.C., 1969 - Planting density trails with *Ananas comosus (L.)* Merr. Var. Singapore Spanish. Malay. Agric. J., 47 : 164 - 174.

WEE Y.C., RAO A.B.N., 1979 - Development of the inflorescence and "crown" of *Ananas comosus* after treatment with acetylene, NAA and ethephon. Amer. J. Bot., 66 (4): 351 - 360.

WURSTER R.T., MOE P.G., 1976 - A study of cultural practices for improved pineapple production in Uganda. Acta Hortic., 57 : 265 - 274.

YEANG H.Y., HILLMAN J.R., 1984 - Ethylene and apical dominance. Physiol. Pl., 60 : 275 - 282.

ZIESLIN N., HALEVY A.H., 1978 - Components of axillary bud inhibition in rose plants. IV. Inhibitory activity of plant extracts. Bot. Gaz., 139 : 64 - 68.

Nom : MAERERE

Prénom : **Amon Petro**

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARE, NANCY-I

en BIOLOGIE VÉGÉTALE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 10 JUIN 1996 ONP 36

Le Président de l'Université

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ, NANCY 1 * LE PRÉSIDENT J.P. FINANCE

UNIVERSITÉ NANCY 1 SCIENCES

3C-F9

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ · NANCY 1
24-30, rue Lionnois B.P.3069 54013 Nancy cedex
Tél : 83 32 81 81 Fax : 83 32 95 90
Adresse électronique : _____ @presn1.u-nancy.fr

Impression CT2I
2, avenue Jean Jaurès
54500 Vandoeuvre
83 51 57 57
Nancy – Juin 1996

Résumé

L'ontogénèse des rejets chez deux cultivars d'ananas ; Cayenne lisse (CL) et Queen victoria (QV) a été étudié en relation avec la dynamique morphogénètique général de la plante. La démarche expérimentale a consisté en deux sites et dates de plantation, induction artificielle de la floraison à différents âges des plants, apports de cytokinine ou d'auxine aux cayeux de plantation, décapitation d'apex terminal et rabattage des feuilles ou racines en phase végétative.

Une échelle phénologique de développement des bourgeons axillaires a été établit. Chez "QV" les bourgeons suivent une croissance continue et se développent en rejets au fur et à mesure de leur apparition. Chez "CL" leur croissance est arrêtée précocement jusqu'à la différenciation florale, lorsque quelques bourgeons en position distale se développent rapidement. Il est considéré que la ramification de deux cultivars dépend de l'intensité d'expression de la dominance apicale.

Deux modes de ramification sont distingués ; chez "QV", la basitonie s'exprime intensément tout comme l'acrotonie et la mésotonie. Pour "CL", l'acrotonie domine, la mésotonie ne s'exprime pas et la basitonie ne se manifeste que très faiblement voire pas du tout.

Les paramètres environnementaux ont peu modifié la ramification. L'induction florale des plants de 7 à 9 mois entraîne une basitonie chez "CL", alors que le rabattage des feuilles inhibe fortement la ramification de deux cultivars. Au total le contrôle génétique est le plus fort.

Il est supposé que les feuilles par des caractéristiques au niveau trophiques puissent participer fortement au contrôle de la croissance des bourgeons axillaire.

Mots clés : *Ananas comosus* L., rejets, ramification, dominance apicale, bourgeons axillaires, croissance.

Abstract

Shoots formation in pineapple cultivars Smooth cayenne (SC) and Queen victoria (QV) was studied in relation to plant development. Experimental variables consisted of two planting locations and dates, artificial floral induction at various plant sizes, application of 6-BAP and auxin to suckers before planting, leaf and root reduction during the vegetative phase.

A phenological scale of axillary buds development was established. In "QV" bud development is continuous. It enables progressive shoots formation during the vegetative phase. In "SC", soon after initiation buds growth is arrested till at inflorescence induction when a few most apical buds develop into shoots. It is considered that shoots ontogenesis is related to apical dominance that is strong in "SC" and weak in "QV". The results show that in "QV" basitony is expressed as strongly as the other branching patterns ; mesotony and acrotony. Cultivar "SC" is caracterised by strong acrotony, weak basitony, while mesotony is completely absent.

Environmental conditions had little influence on shoots formation. Genetical caracteristics appeared to be the dominant control factor. Among treatments, artificial floral induction of 7 to 9 months old plants led to basitonic formation of shoots in "SC", while the reduction of leaves strongly inhibited shoot formation in both cultivars.

Reduction of leaves having led to comparable inhibitory effet on shoot ontogenesis in the two cultivars, it is proposed that leaves through nutritional regulations could strongly participate in the control of axillary buds development.

Key words : *Ananas comosus* L., suckers, shoot ontogenesis, axillary buds, apical dominance, growth.

Université Henri Poincaré, Nancy 1
Laboratoire de Physiologie Végétale
et Forestière - Equipe morphogénèse
BP 239
54506 Vandoeuvre -les - Nancy

CIRAD-FLHOR
BP 180
97455 Saint Pierre
Ile de la RÉUNION

INRA -Université Blaise Pascal
Laboratoire de Bioclimatologie
U.A. - PIAF
63039 CLERMONT-FERRAND

BIBLIOTHÈQUE UNIVERSITÉ NANCY 1 SCIENCES

Thèse
présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy 1

U.F.R. : Sciences et Techniques Biologiques
Ecole doctorale : Biologie et Santé
Spécialité : Biologie végétale

par **Amon Petro MAERERE**

Etude de la ramification de deux cultivars d'Ananas (*Ananas comosus* (L.) MERR.) ; "Cayenne lisse" et "Queen victoria", en relation avec leur développement sous diverses conditions climatiques de l'île de la Réunion.

Volume 2 : Figures et annexes

Soutenue le 05 juin 1996 devant la commission d'examen :

Membres du jury :

Président	P. BARNOLA	Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy 1
Rapporteurs	J.L. REGNARD	Professeur, ENSA - Montpellier
	E. MALÉZIEUX	Directeur de Recherches, CIRAD-FLHOR, Montpellier
Examinateurs	R. RAGEAU	Chargé de Recherches, INRA, Clermont-Ferrand
	J.C. PARGNEY	Maître de Conférences, Université Henri Poincaré, Nancy 1

REPERTOIRE DES FIGURES ET DES ANNEXES

Page

FIGURES

Figure 1....4
Figure 2....5
Figure 3....6
Figure 4....7
Figure 5....8
Figure 6....9
Figure 7....9
Figure 8....10
Figure 9....11
Figure 10....12
Figure 11....13
Figure 12....14
Figure 13....15
Figure 14....16
Figure 15....17
Figure 16....18
Figure 17....19
Figure 18....20
Figure 19....21
Figure 20....22
Figure 21....23
Figure 22....24
Figure 23....25
Figure 24....27
Figure 25....28
Figure 26....29
Figure 27....30
Figure 28....31
Figure 29....32
Figure 30....33
Figure 31....34
Figure 32....35
Figure 33....36
Figure 34....37
Figure 35....39
Figure 36....41
Figure 37....42
Figure 38....43
Figure 39....45
Figure 40....46
Figure 41....47
Figure 42....48
Figure 43....49

Figure 44.....50
Figure 45.....51
Figure 46.....53
Figure 47.....54
Figure 48.....55
Figure 49.....56
Figure 50.....57
Figure 51.....58
Figure 52.....59
Figure 53.....60
Figure 54.....61
Figure 55.....62
Figure 56.....63
Figure 57.....64
Figure 58.....65
Figure 59.....66
Figure 60.....67
Figure 61.....68
Figure 62.....69
Figure 63.....70
Figure 64.....71
Figure 65.....72
Figure 66.....73
Figure 67.....74
Figure 68.....75

ANNEXES

Annexe 1.....76
Annexe 2.....77
Annexe 3.....79

Figure 1 : Plants d'Ananas en croissance végétative ; (a) cultivar "Cayenne lisse" et (b) cultivar "Queen victoria".

FIGURES

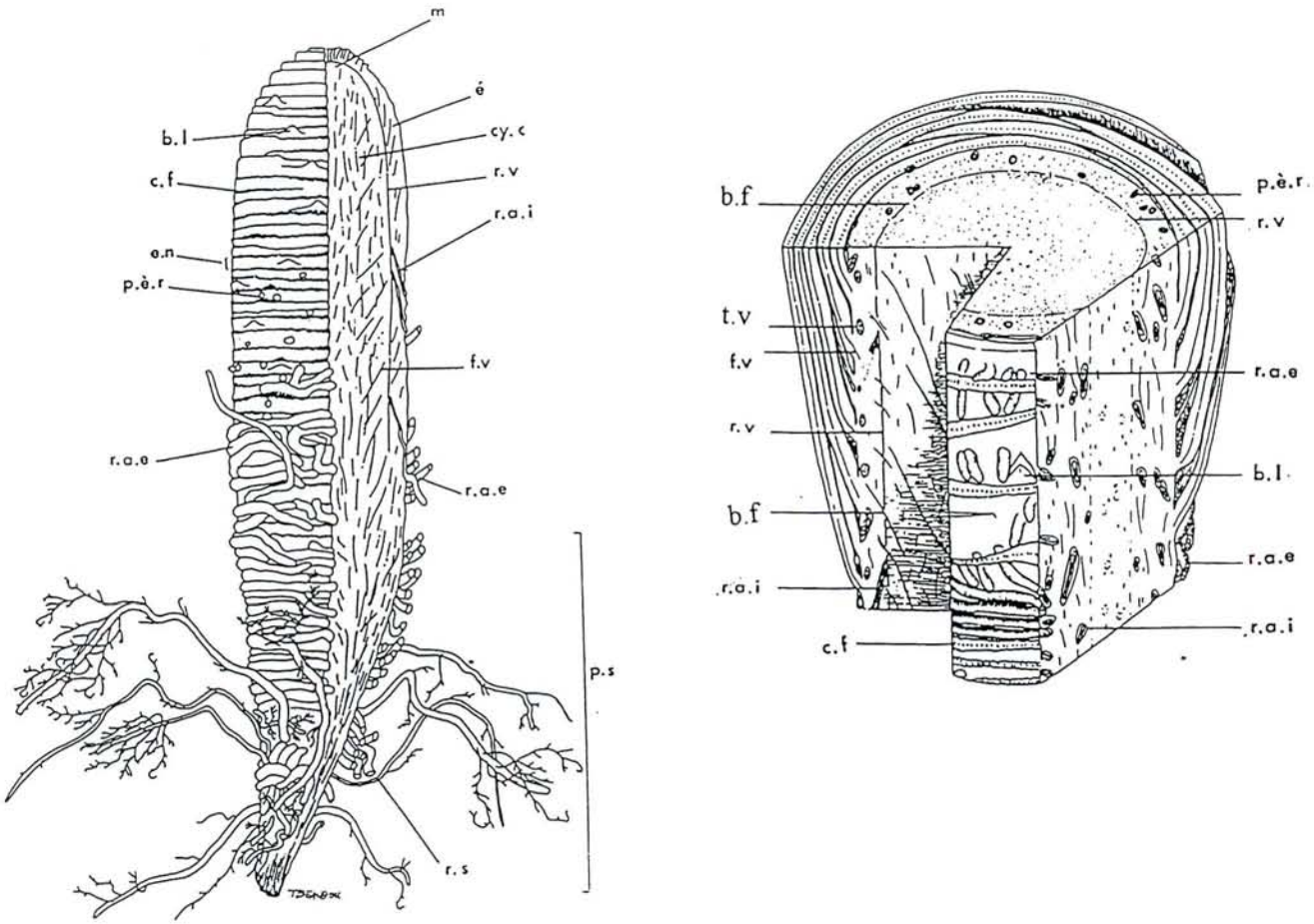


Figure 2 : Anatomie de la tige ; à gauche - coupe longitudinale d'après *PY et al., (1987)* et à droite coupes longitudinale, transversale et tangentielle de la partie médiane d'après *KRAUSS (1948)*.

b.f : brèche foliaire ; b.l : bourgeon lateral ; c.f : cicatrice foliaire ; cy.c : cylindre central ; é : écorce ; e.n : entre-noeud ; f.v : faisceau vasculaire de la feuille ; m : méristème ; p.é.r : point d'émergence de la racine ; p.s : partie souterraine ; r.a.e : racines aériennes partie externe ; r.a.i : racines aériennes partie interne ; r.s : racines souterraines ; r.v : réseau vasculaire ; t.v : bande circonférentielle des tissus vasculaires.

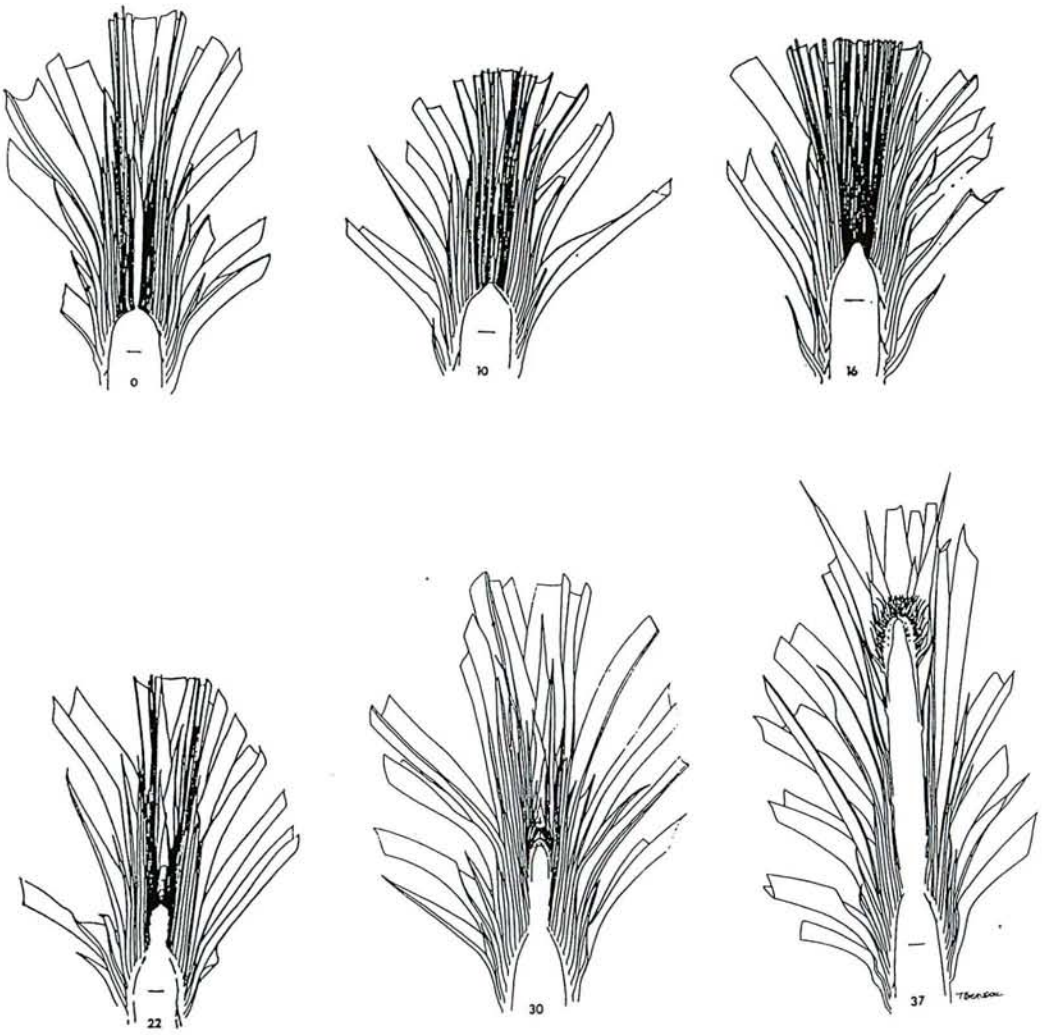


Figure 3 : Développement de l'inflorescence, selon le nombre de jours après un traitement d'induction florale artificielle au carbure de calcium en Côte d'Ivoire *(PY et al., 1987).*

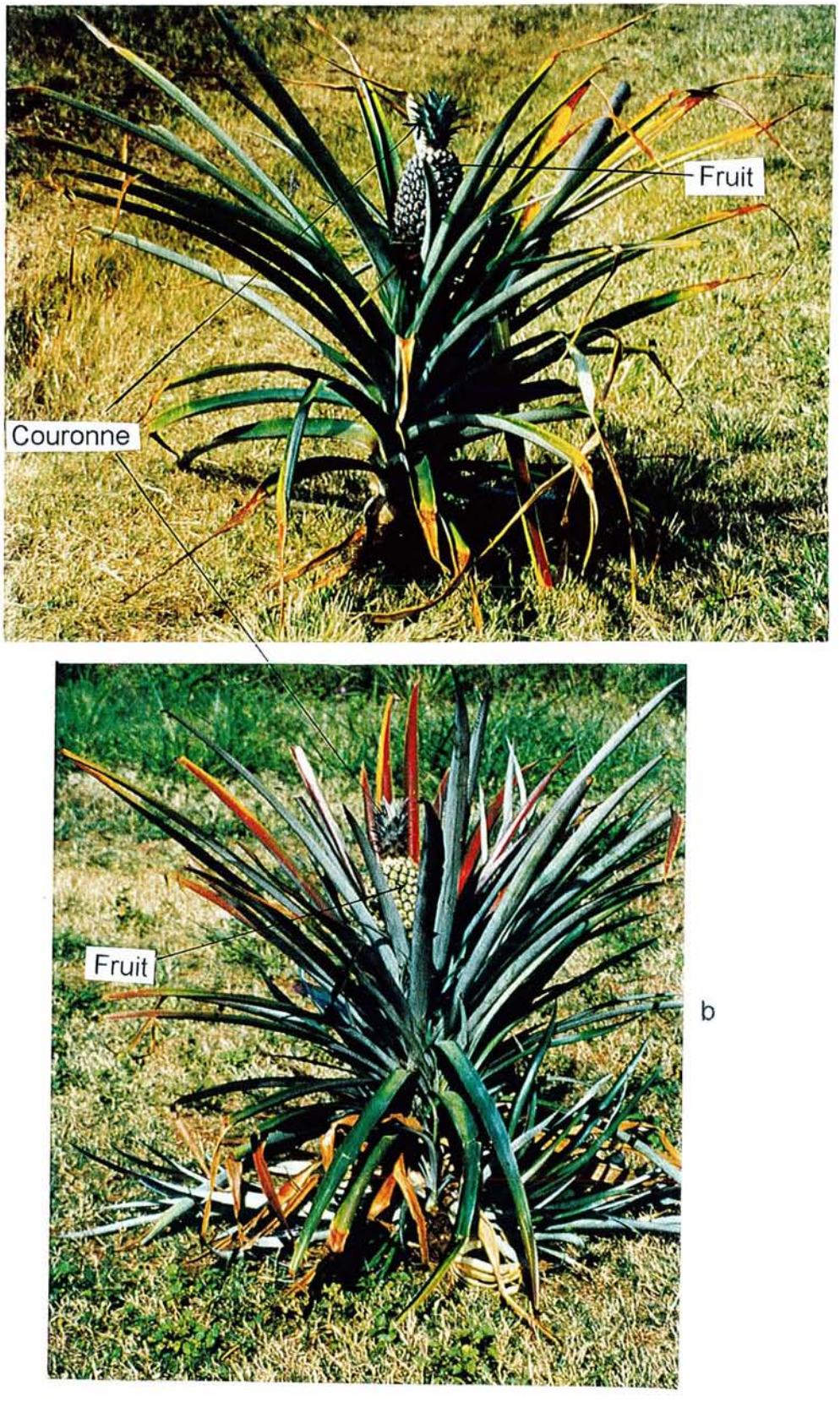
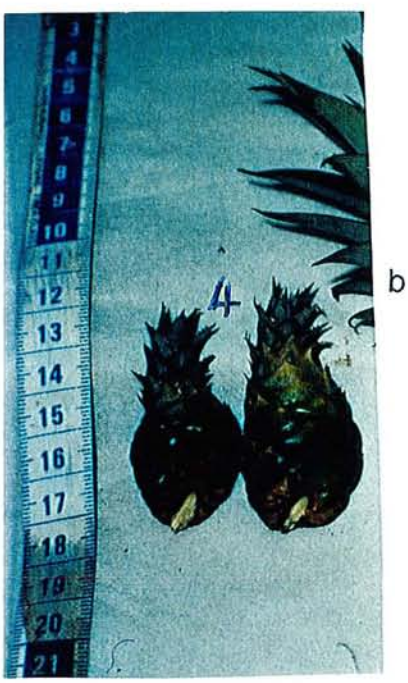


Figure 4 : Plants d'Ananas en phase reproductive ;
(a) cultivar "Cayenne lisse"
(b) cultivar "Queen victoria".

a



b

Figure 5 : Les différents types de rejets chez les cultivars "Cayenne lisse" (a) et "Queen victoria" (b) : 1; Cayeu souterrain, 2 ; Cayeu, 3 ; Happa, 4 ; Bulbille, 5 ; Couronne.

Figure 6 : Collar of slips chez le cultivar "Singapore spanish" *(PY et al. , 1987)*

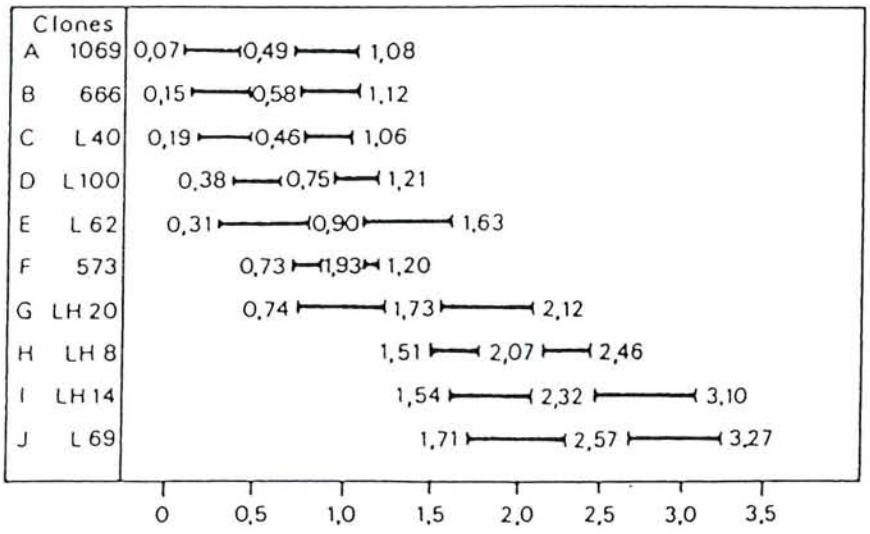


Figure 7 : Nombre moyen de bulbilles produites par plant chez 10 clones de "Cayenne lisse" sur une période de 14 ans (7 récoltes). La ligne horizontale représente l'amplitude des variations avec, au centre la moyenne générale et, aux extrémités les moyennes extrêmes *(COLLINS, 1960)*.

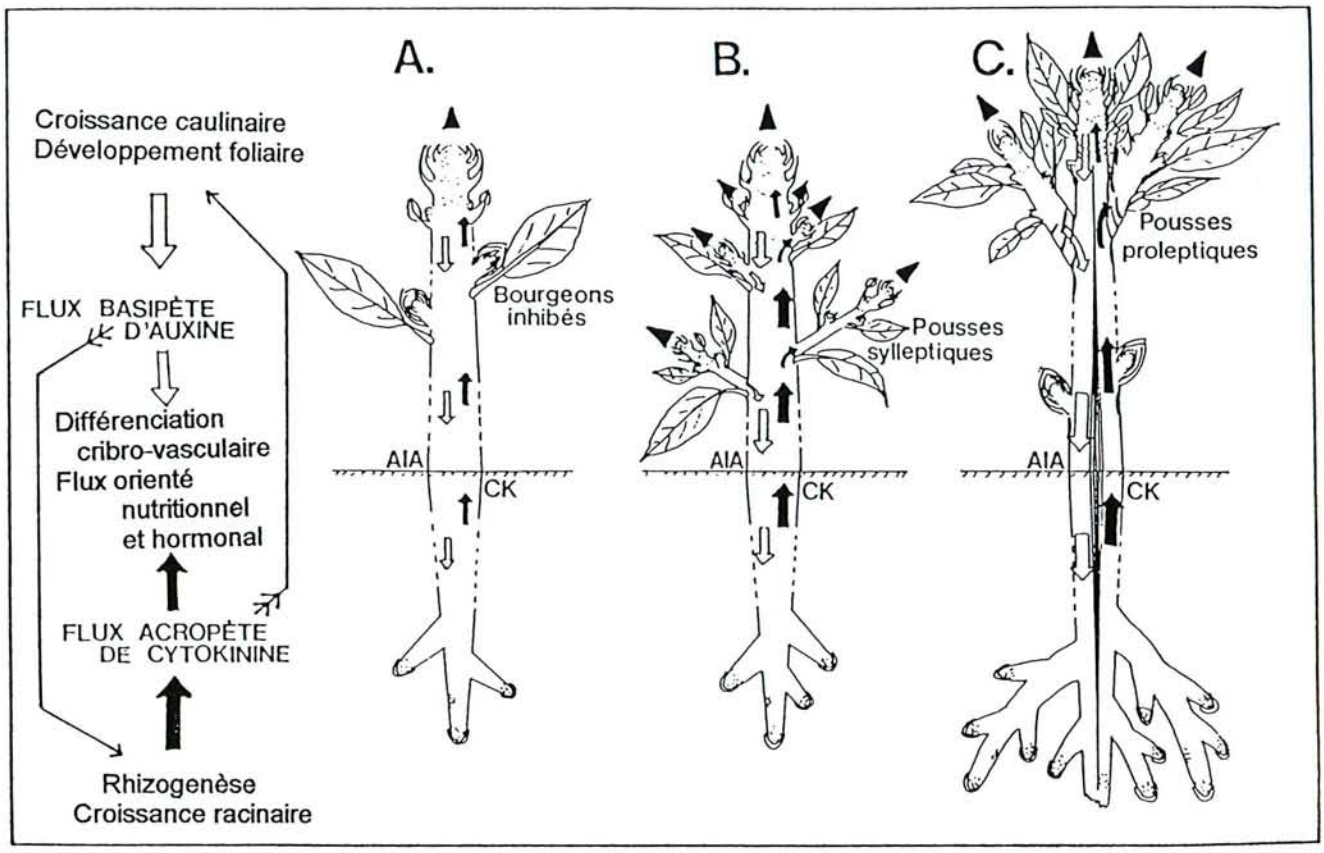


Figure 8 : Contrôle et modalité d'expression de dominance apicale (d'après *CRABBÉ, 1987*).

A : Dorminance complète (l'apex par l'antériorité de son activité conserve seul la possibilité de croître).

B :Formation des pousses sylleptiques (de jeunes méristèmes sont stimulés à croître, dès leur initiation).

C : Développement des pousses proleptiques (plusieurs méristèmes Voisins du sommet entrent en croissance à la sortie du repos).

Figure 9 : Situation géographique de l'île de la Réunion d'après BERTILE W., (1987)

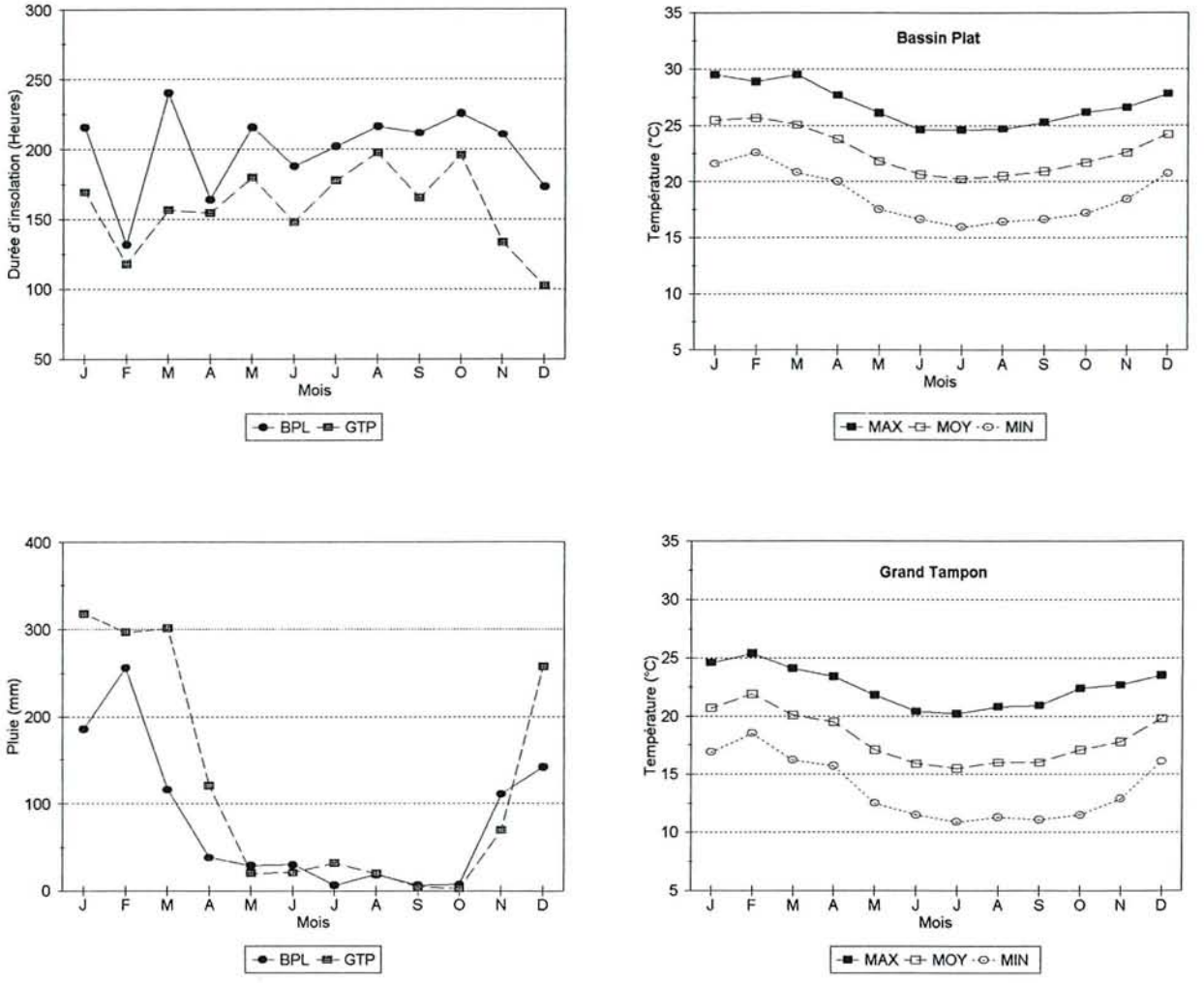


Figure 10 : Données climatiques mensuelles (moyennes normales), caractèrisant les deux sites d'étude.

Source : Pour BPL les données ont été obtenues de la station météo du CIRAD, Ligne Paradis, située à la même altitude à 1km à vol d'oiseau. Les données pour le site de GTP sont celles de la station Météo France PK 13 située à 737 m d'altitude à environ 5 km.

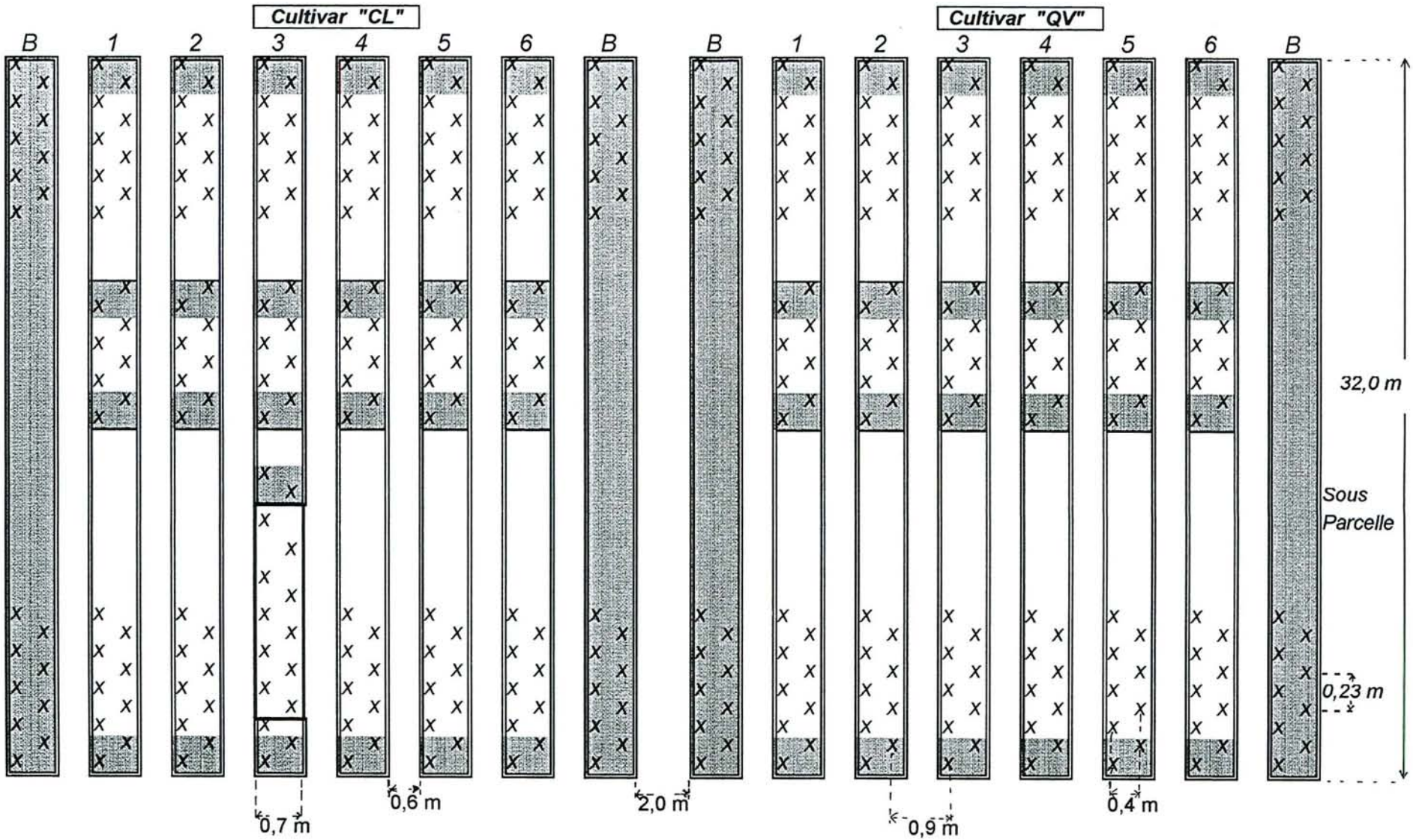


Figure 11 : Plan des parcelles et sous parcelles expérimentales et exemples de la disposition des plants sur billons.

billons et plantes de bordures ‖x‖ = plantes échantillonables | x| = les 10 plantes arrachées à chaque prélèvement

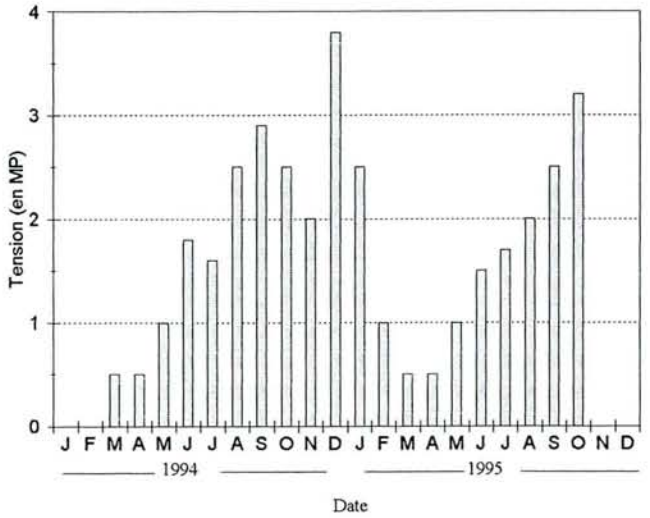


Figure 12 : Evolution de l'état de l'eau dans le sol des parcelles au GTP mesurée avec tensiomètre à 30 cm de profondeur

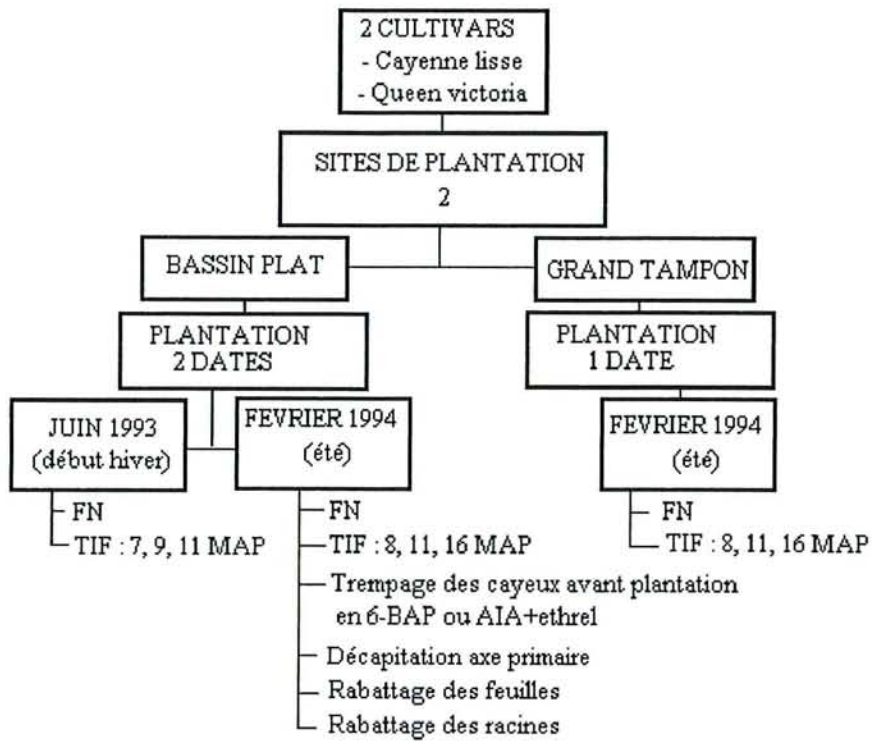


Figure 13 : Presentation schématique du dispositif expérimental.

légende : FN - Floraison Naturelle
MAP - Mois Après Plantation
TIF - Traitement Induction florale

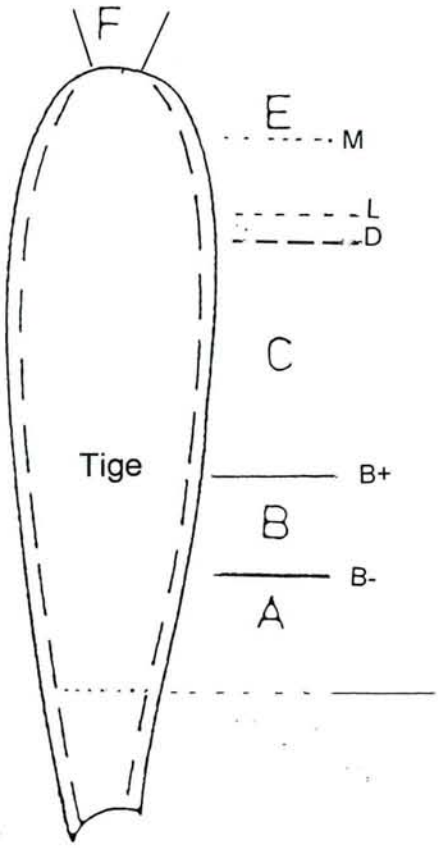
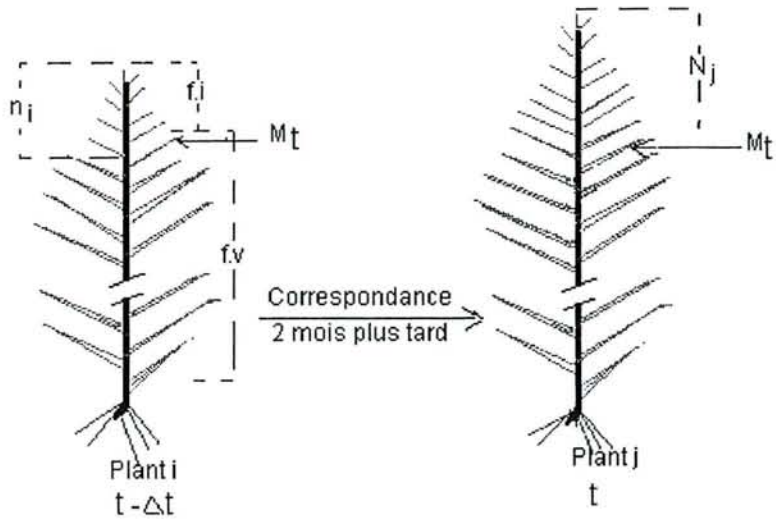


Figure 14 : Présentation schématique de différents groupes des feuilles (A, B, C, E, F) et les feuilles répères (B-, B+, D, L, M) le long de la tige pendant la phase végétative de la plante.



Nombre moyen des feuilles au dessus de la feuille M sur plants intacts :

(i) à la date t

$$n_t = \frac{\sum_{i=1}^{10} n_j}{10}$$

(ii) à la date t + 2 mois

$$N_{t+2mois} = \frac{\sum_{i=1}^{10} N_j}{10}$$

Le nombre moyen de feuilles émises entre t et t + 2 mois $= N_{t+2\,mois} - n_t$

Figure 15 : Estimation du nombre moyen de feuilles émises entre deux prélèvements : procédure de comptages et calculs.

M : l'avant dernière feuille visible au coeur de la rosette des feuilles sur plants intacts (marquée avec de la peinture)

n : nombre de feuilles au dessus de la feuille M à la date t

N : nombre de feuilles au dessus de la feuille M à la date t+2 mois

f.i : feuilles invisibles

f.v : feuilles visibles sur le plant intact.

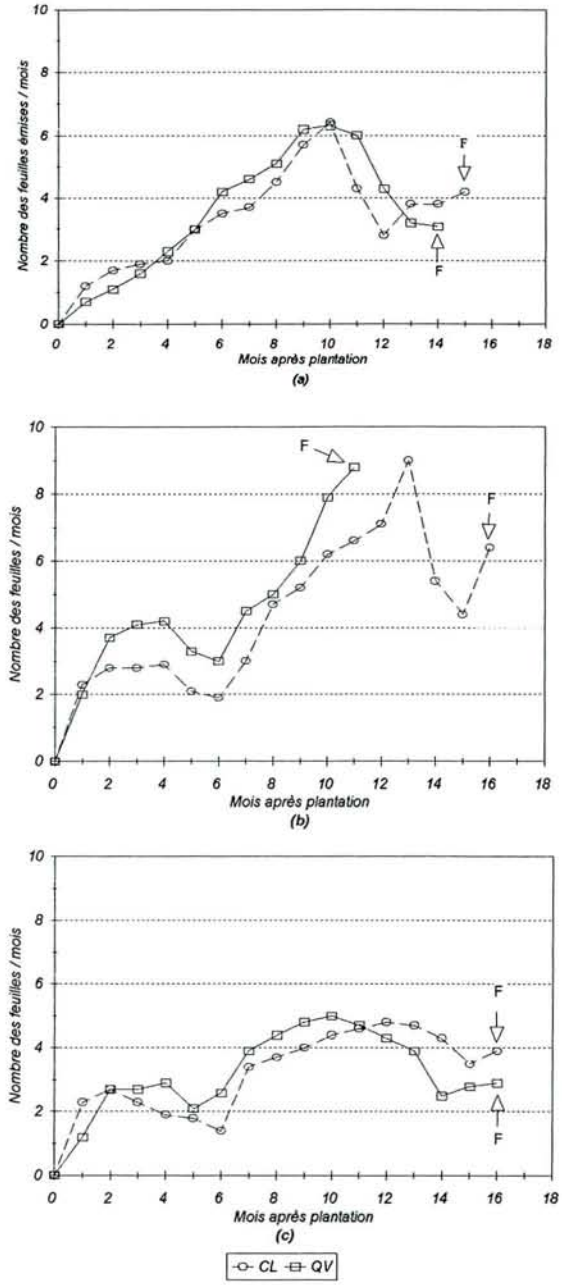


Figure 16 : Evolution de l'émission foliaire suivie par comptage in situ :
a) plantation de juin 1993 à BPL
b) plantation de février 1994 à BPL
c) Plantation de février 1994 au GTP.

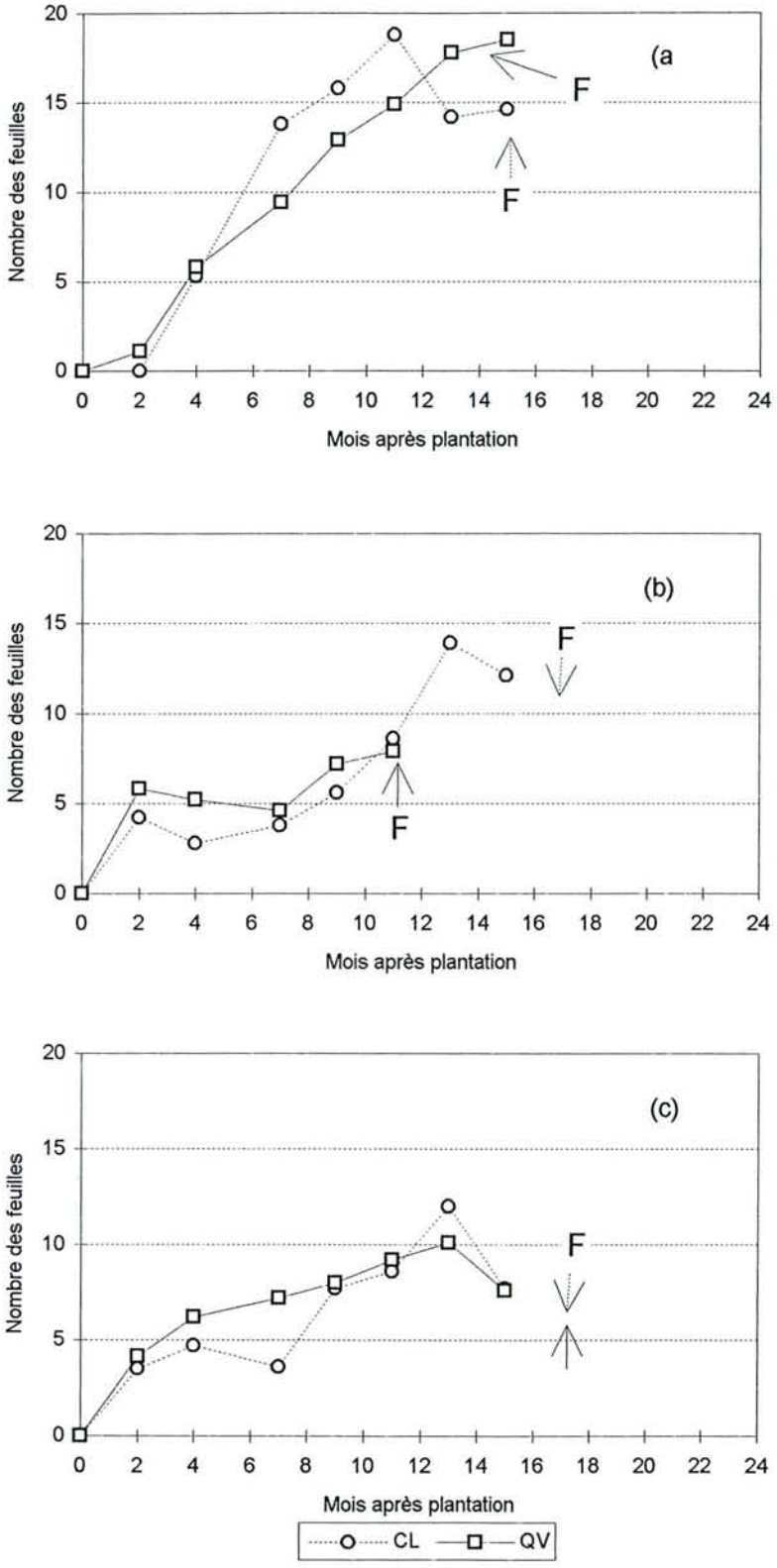


Figure 17 : Evolution de l'émission foliaire en nombre de feuilles émises sur intervalle de 2 mois, suivie par comptage sur 10 plants prélevés.
a) plantation de juin 93 à BPL , b) plantation de février 94 à BPL, c) plantation de février 94 à GTP.
F: différenciation florale.

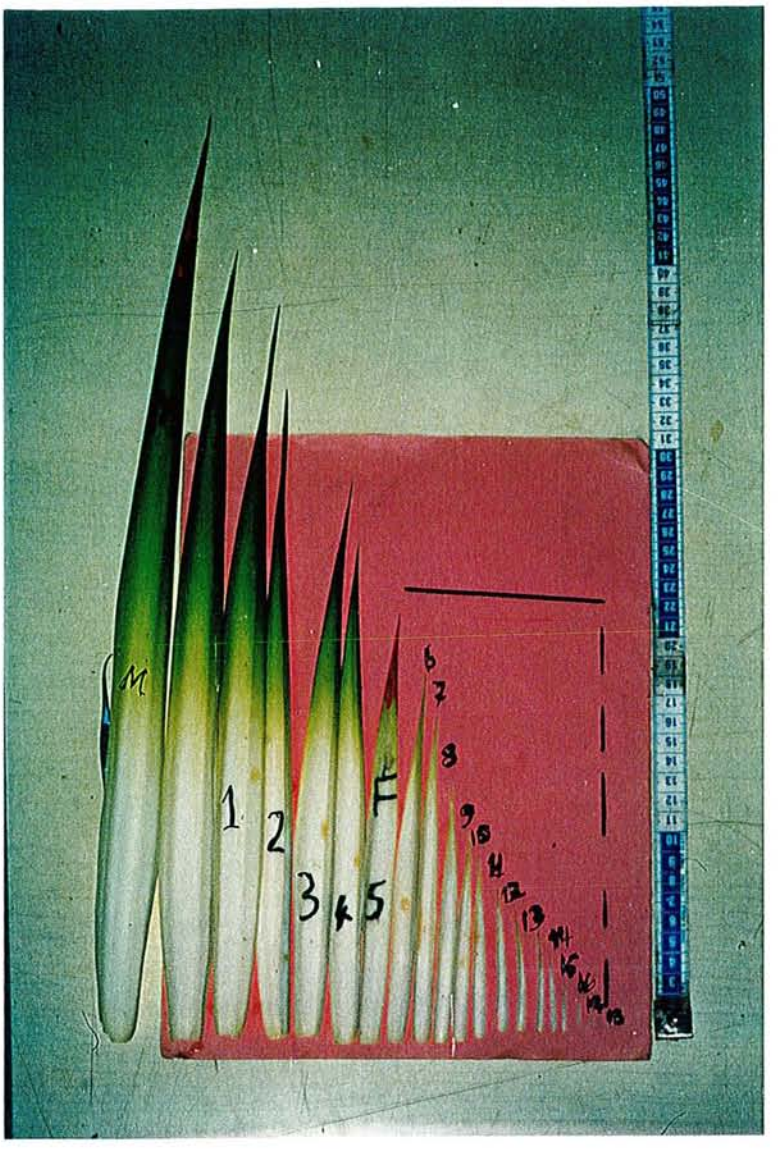


Figure 18: Photographie des plus jeunes feuilles d'un plant de "CL" à 12 MAP plantation de février 1994 à BPL. Feuilles "apparues" dans la période de 2 mois précédant le prélévement, numérotées 1 à 18 ; seules les feuilles 1 à 6 ont été révélées par l'observation *in situ*. M est la feuille marquée avec la peinture et la suivante est la dernière visible 2 mois avant le prélevement.

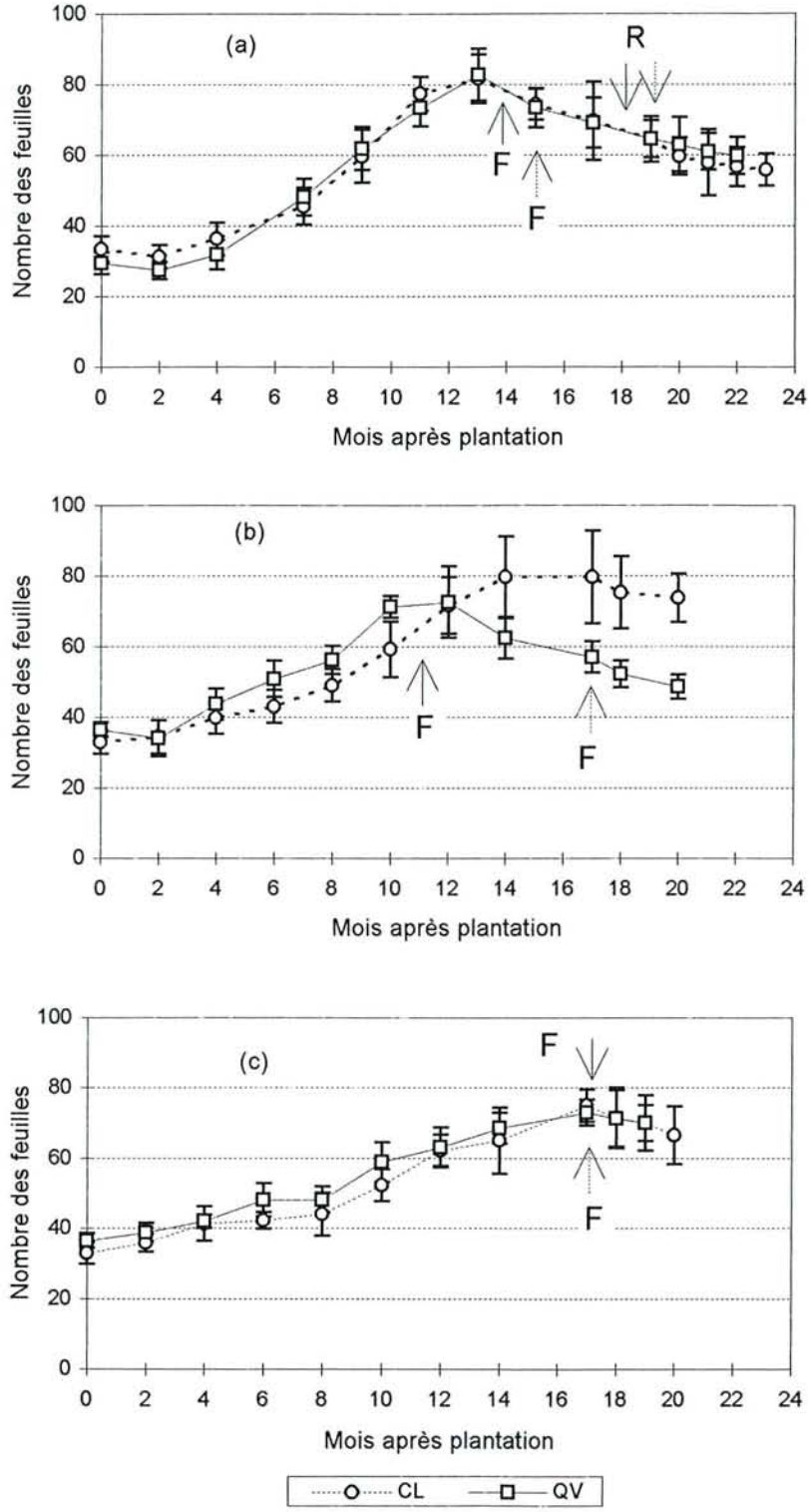


Figure 19 : Evolution du nombre total des feuilles présentes au cours du cycle.
a) Plantation de juin 93 à BPL, b) plantation de février 94 à BPL,
c) Plantation de février 94 à GTP.
Les barres verticales représentent les écart-types.
F : différenciation florale, R : récolte du fruit.

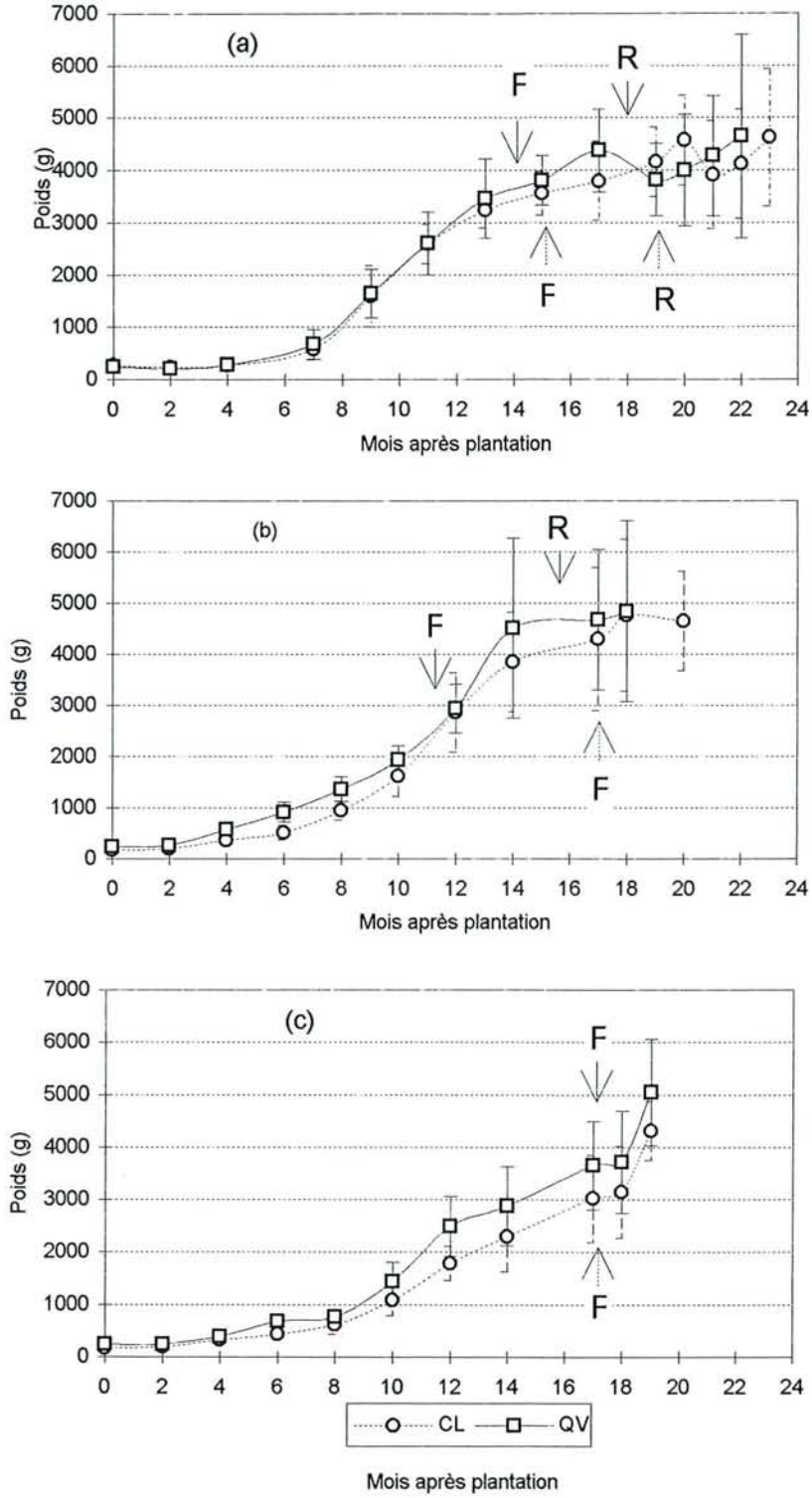


Figure 20 : Evolution du poids de matière fraîche des plants entiers (sans les racines) :
a) Plantation de juin 93 à BPL, b) plantation de février 94 à BPL,
c) Plantation de février 94 à GTP.
F : différenciation florale, R : récolte du fruit.
Chaque point est la moyenne sur 10 plants.
Les barres verticales représentent les écart-types.

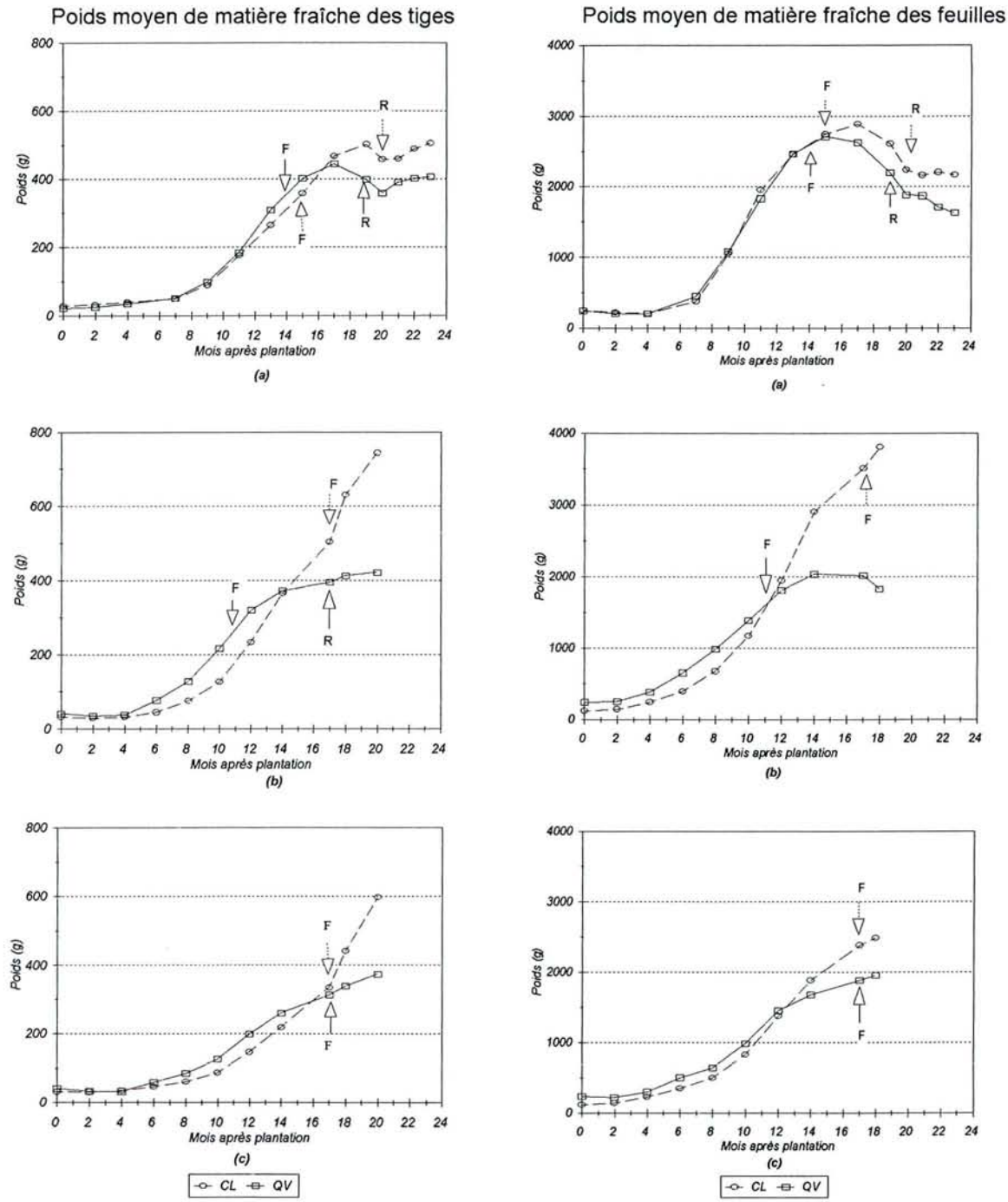


Figure 21 : Evolution du poids moyen de matière fraîche des tiges et de l'ensemble des feuilles*:
a) Plantation de juin 1993 à BPL
b) Plantation de février 1994 à BPL
c) Plantation de février 1994 au GTP

**moyennes flottantes, intervalle = 2.*

chaque point est une moyenne sur 10 plants.

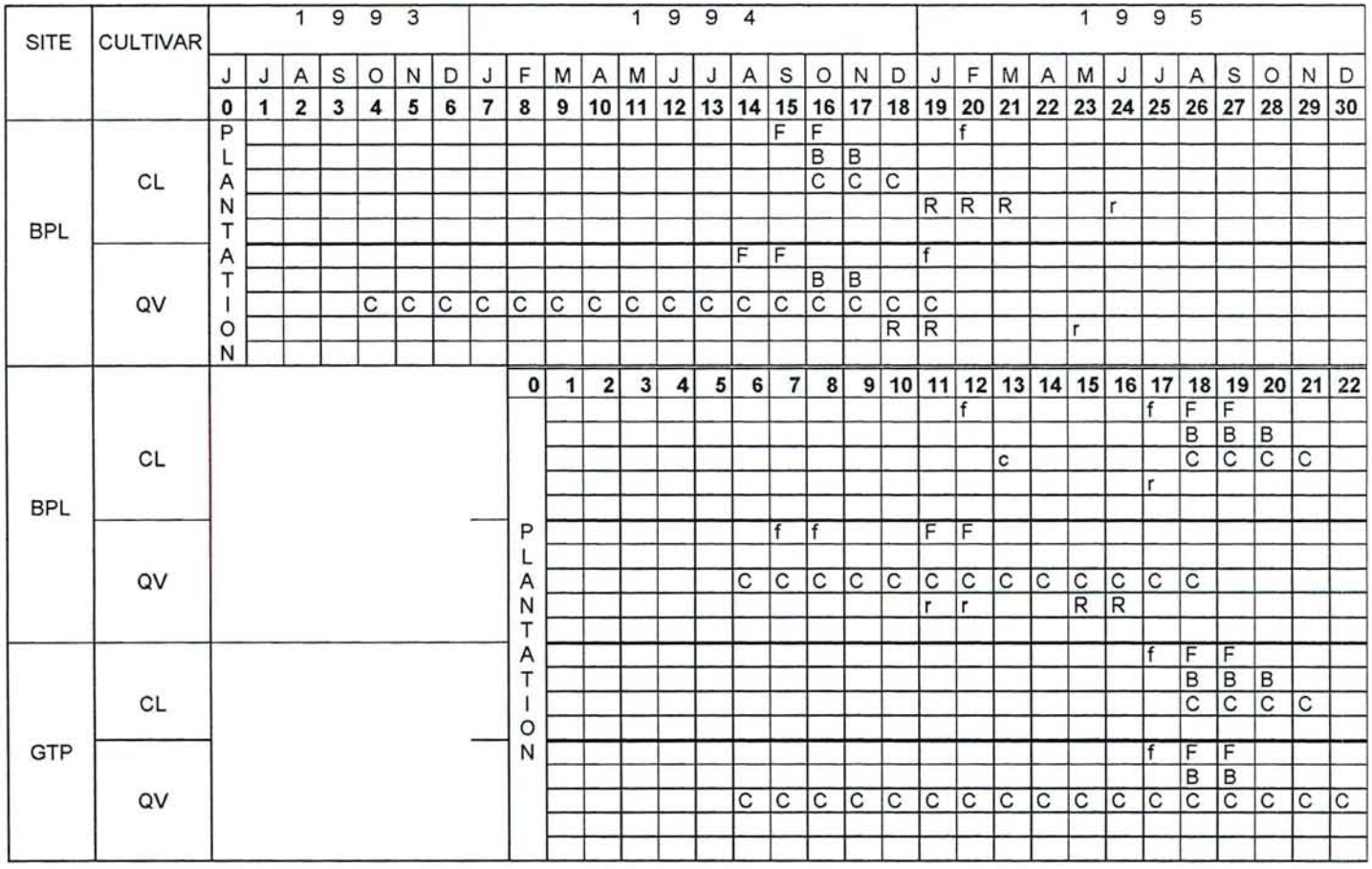
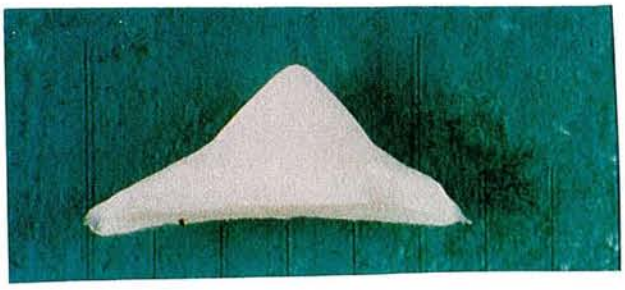
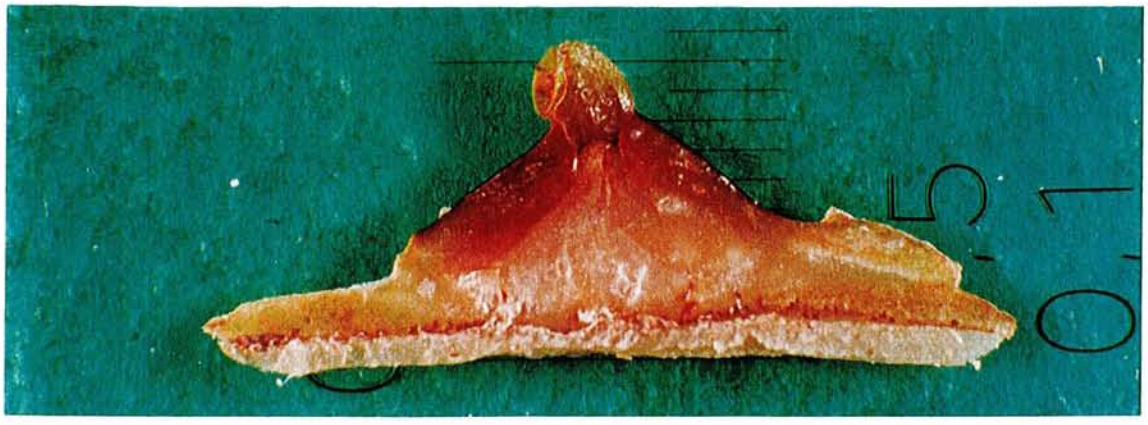


Figure 22 : Apparition des différents stades phénologiques des plantes au cours des cycles de culture.
B : émission de bulbilles, C : émission de cayeux, F : floraison portant sur >40% de plants, R : récolte,
f : floraison portant sur < 40% des plants, c et r : émission de cayeux et récolte pour les petites vagues de floraison.



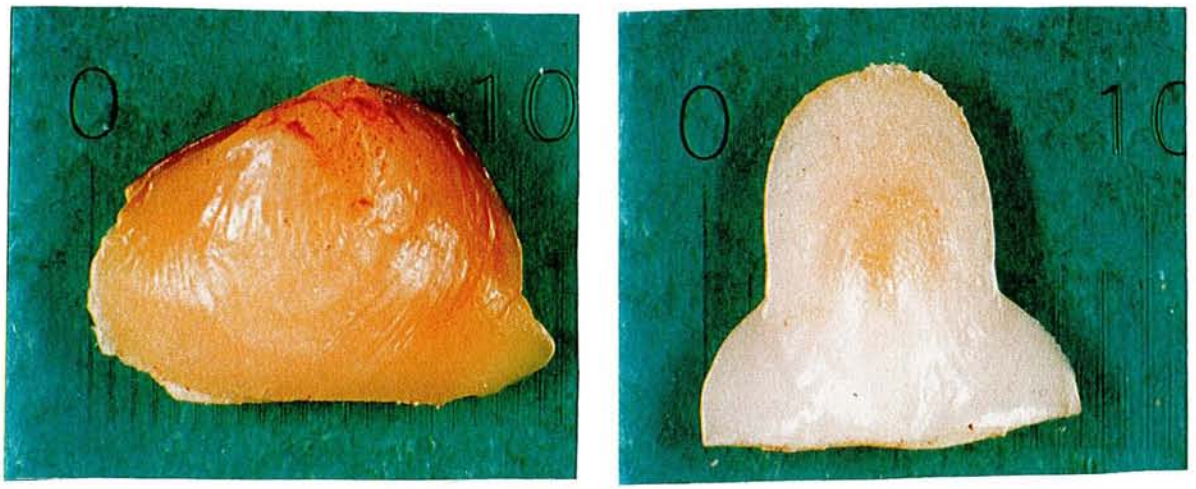
(a) Bourgeon du type 1

(b) Bourgeon du type 2 : En haut un bourgeon formé dans la partie médiane de la tige, et en bas celui se trouvant dans la partie inférieure.

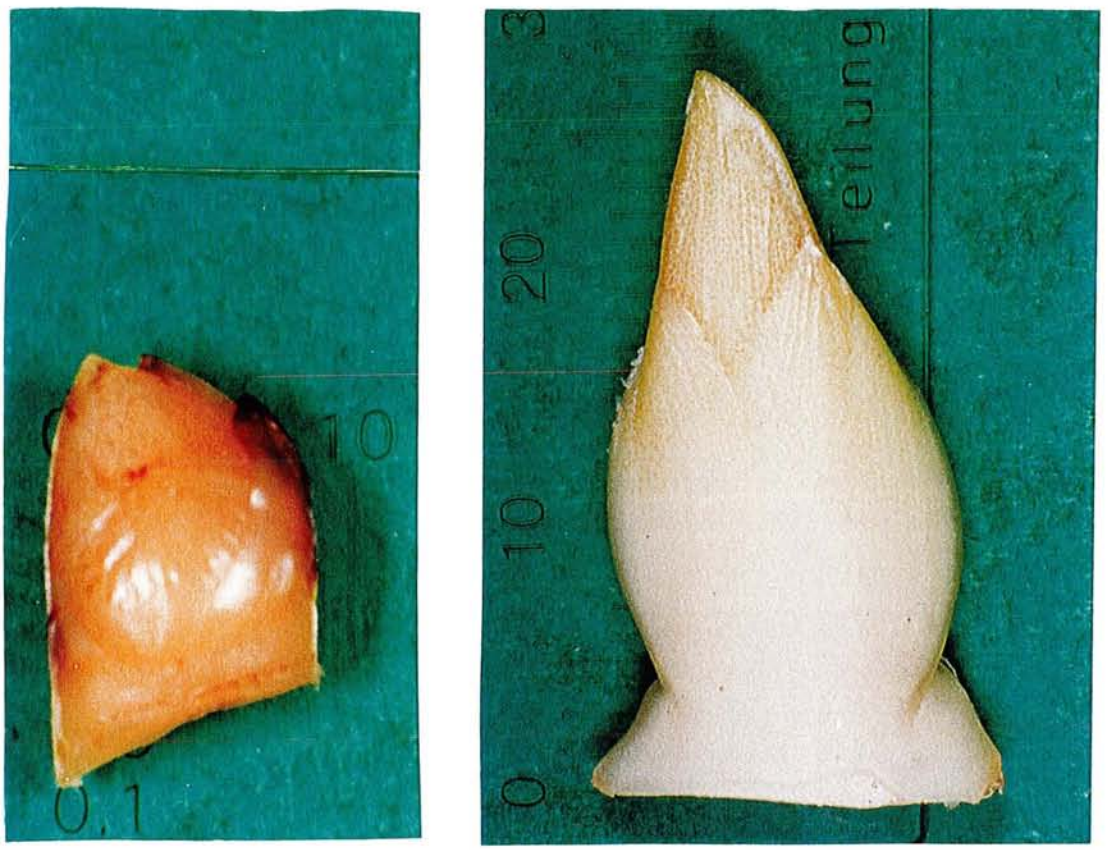


(c) Bourgeon du type 3.

Figure 23(a) : Les bourgeons axillaires de types 1 et 2 observés chez les plantes des cultivars "CL" et "QV" et de type 3 observé chez le cultivar "CL" au cours de la phase végétative.



(d) Bourgeon du type 4 : à gauche un bourgeon formé dans la partie inférieure de la tige, et à droite celui formé dans la partie médiane et supérieure de la tige.



(e) Bourgeon du type 5 : Celui à gauche correspond au bourgeon formé dans la partie inférieure de la tige, et à droite celui formé dans la partie médiane et supérieure de la tige.

Figure 23(b) : Les bourgeons axillaires de types 4, et 5 observés chez les plantes du cultivar "CL" au cours de la phase reproductive et du cultivar "QV" en phase reproductive et végétative.

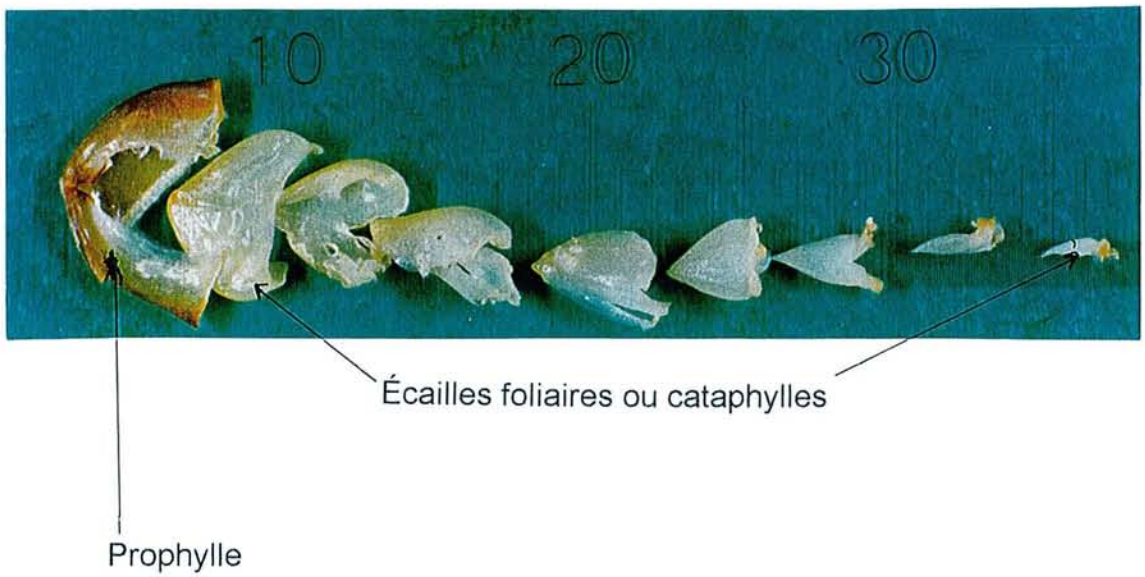


Figure 24 : Anatomie d'un bourgeon du type 2 révélée par dissection.

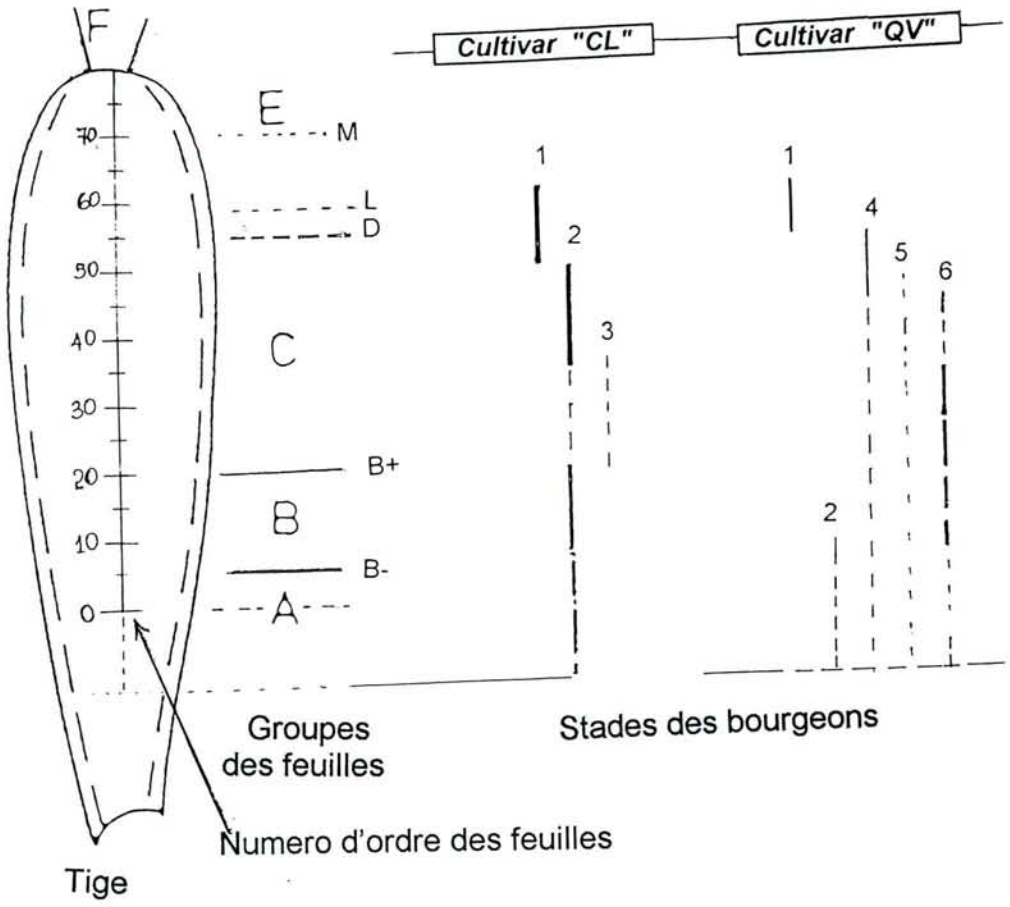


Figure 25 : Localisation schématique des bourgeons selon leur stade en fonction de leur niveau d'insertion sur la tige (et classes de feuilles correspondantes) peu avant la floraison.

légende : 1, 2, 3, 4, 5 : Stades des bourgeons tels que définis dans le texte.
6 : rejets en croissance.

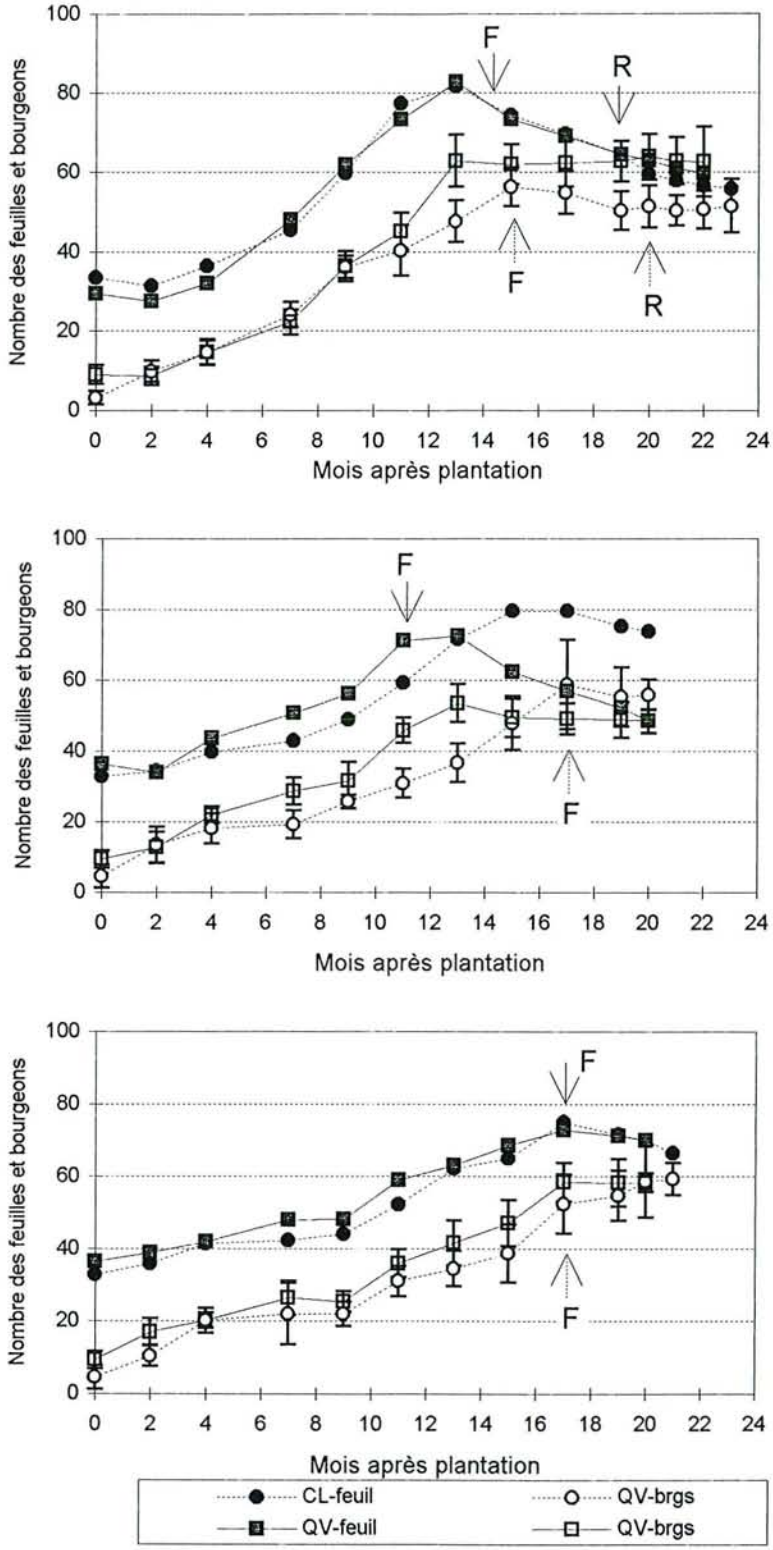


Figure 26 : Evolution du nombre moyen de bourgeons et rejets (brgs) en rapport avec le nombre moyen de feuilles (feuil).
a) Plantation de juin 93 à BPL, b) plantation de février 94 à BPL, c) plantation de février 94 à GTP.
Les barres verticales représentent les écart-types.
F : différenciation florale, R : récolte du fruit.

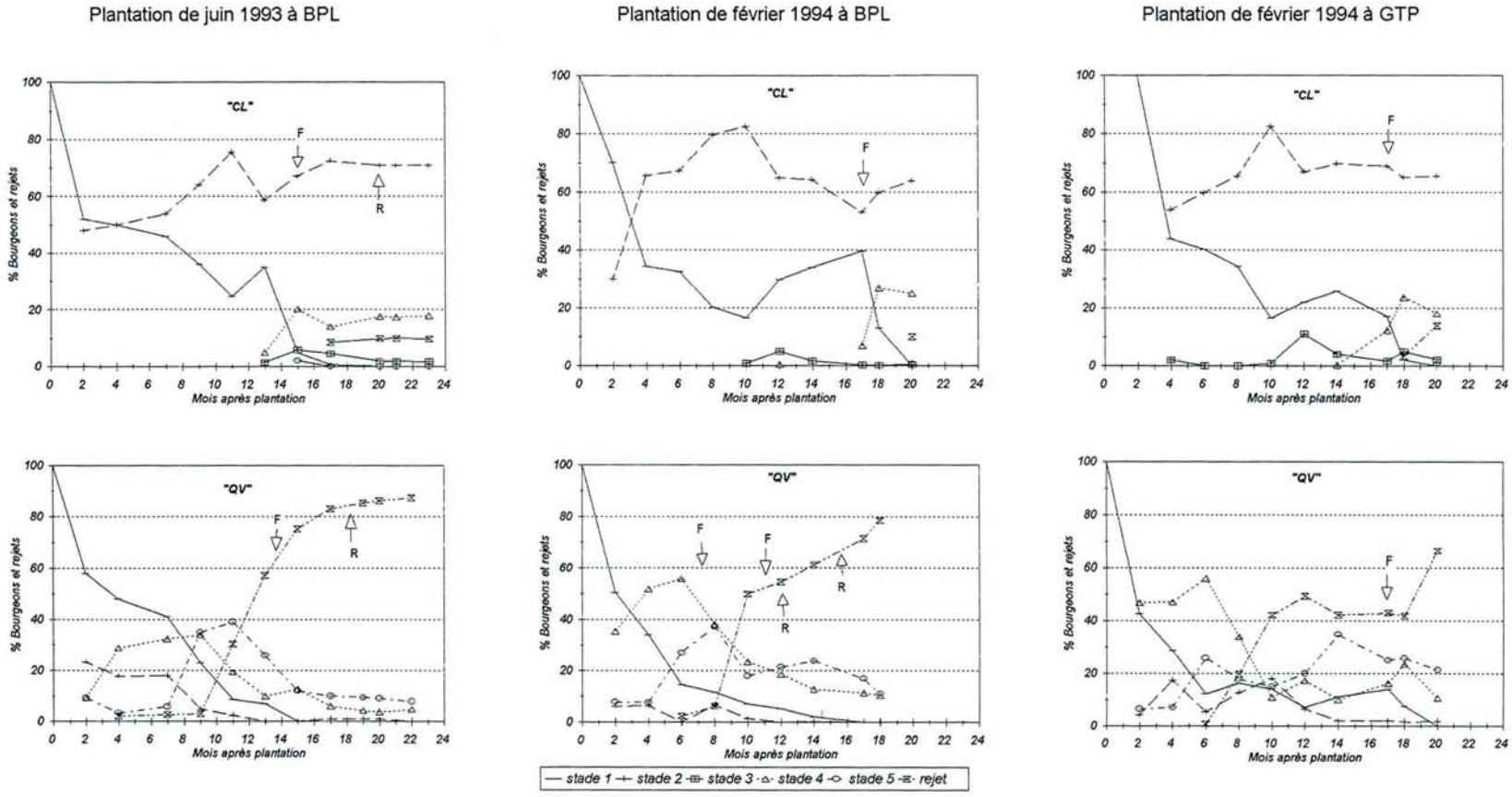


Figure 27 : Evolution des fréquences de différents stades de bourgeons axillaires et de rejets.
Chaque point est la moyenne des valeurs observées sur 10 plants.
F : différenciation florale ; R : récolte du fruit.

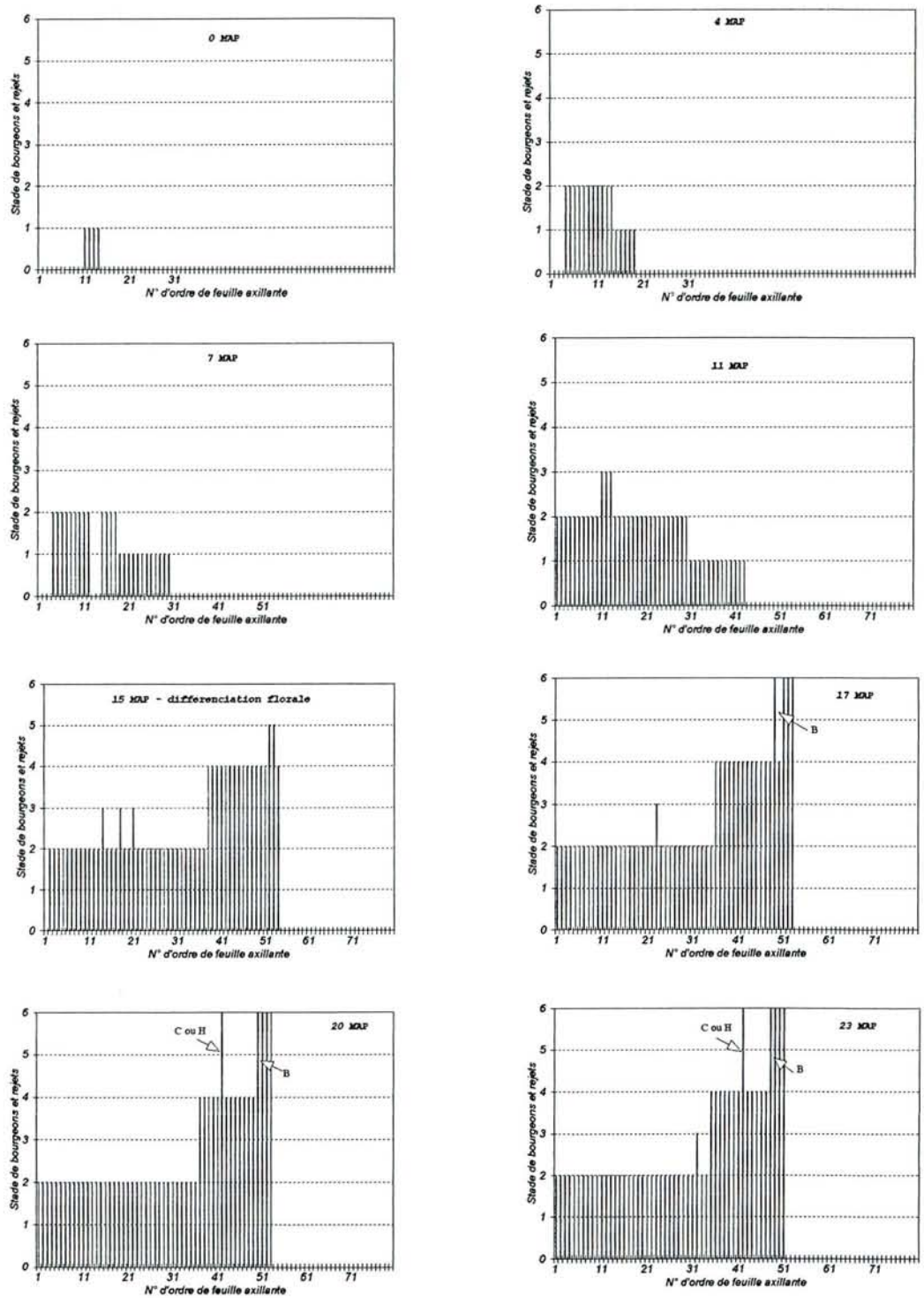


Figure 28 : Développement des bourgeons axillaires et des rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, cultivar "CL" plantation de juin 1993 à BPL.
1, 2, 3, 4 et 5 : stades des bourgeons, 6 : rejets
C ou H : cayeu ou happa, B : bulbilles.

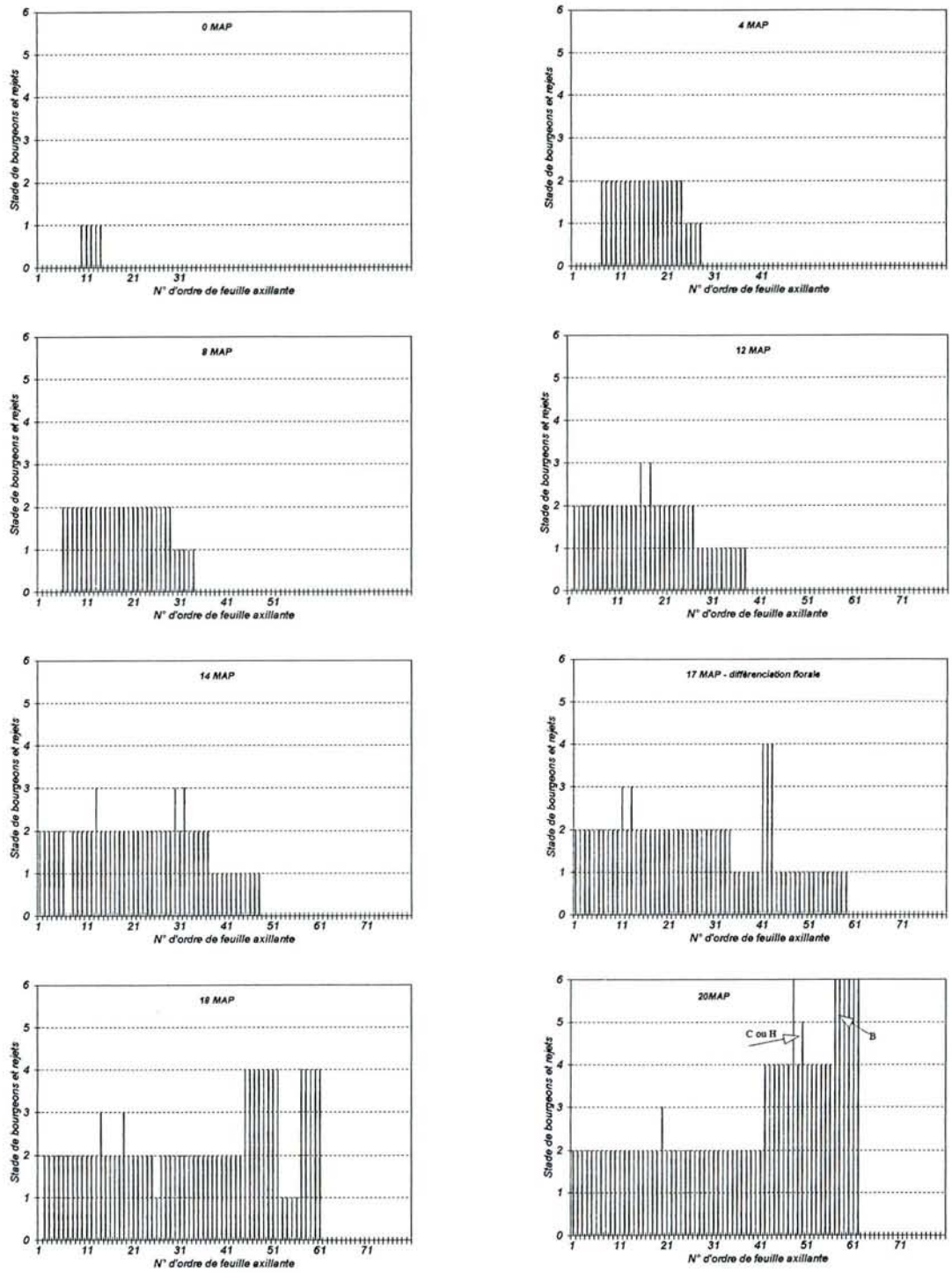


Figure 29 : Développement des bourgeons et rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, Cultivar "CL" plantation de février 1994 à BPL.
1- 5 : bourgeons, 6 : rejets, C ou H : cayeux ou happa, B : bulbilles

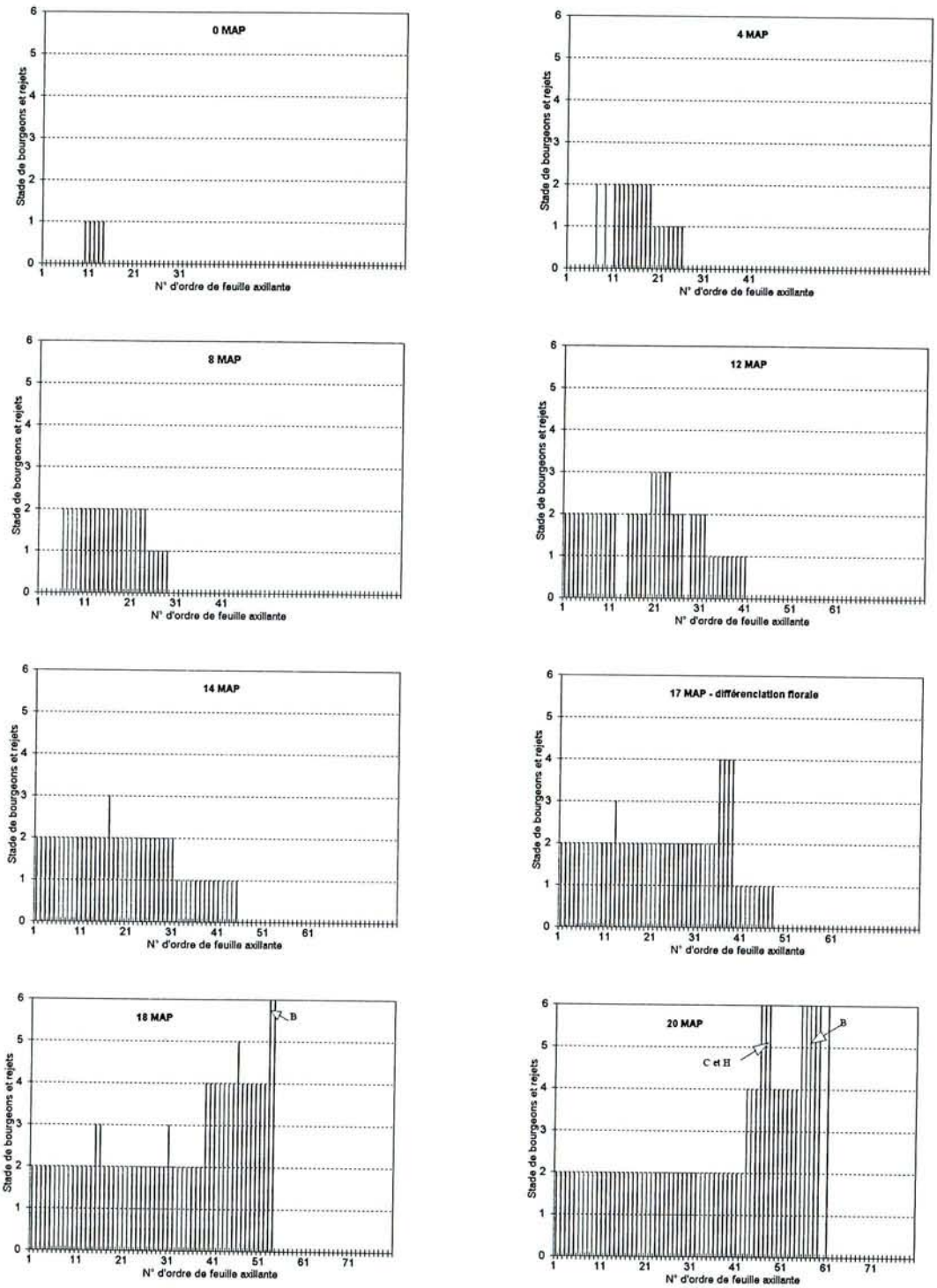


Figure 30 : Développement des bourgeons et rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, cultivar "CL", plantation de février 1994 à GTP.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets, C et H : cayeux et happa, B : bulbilles.

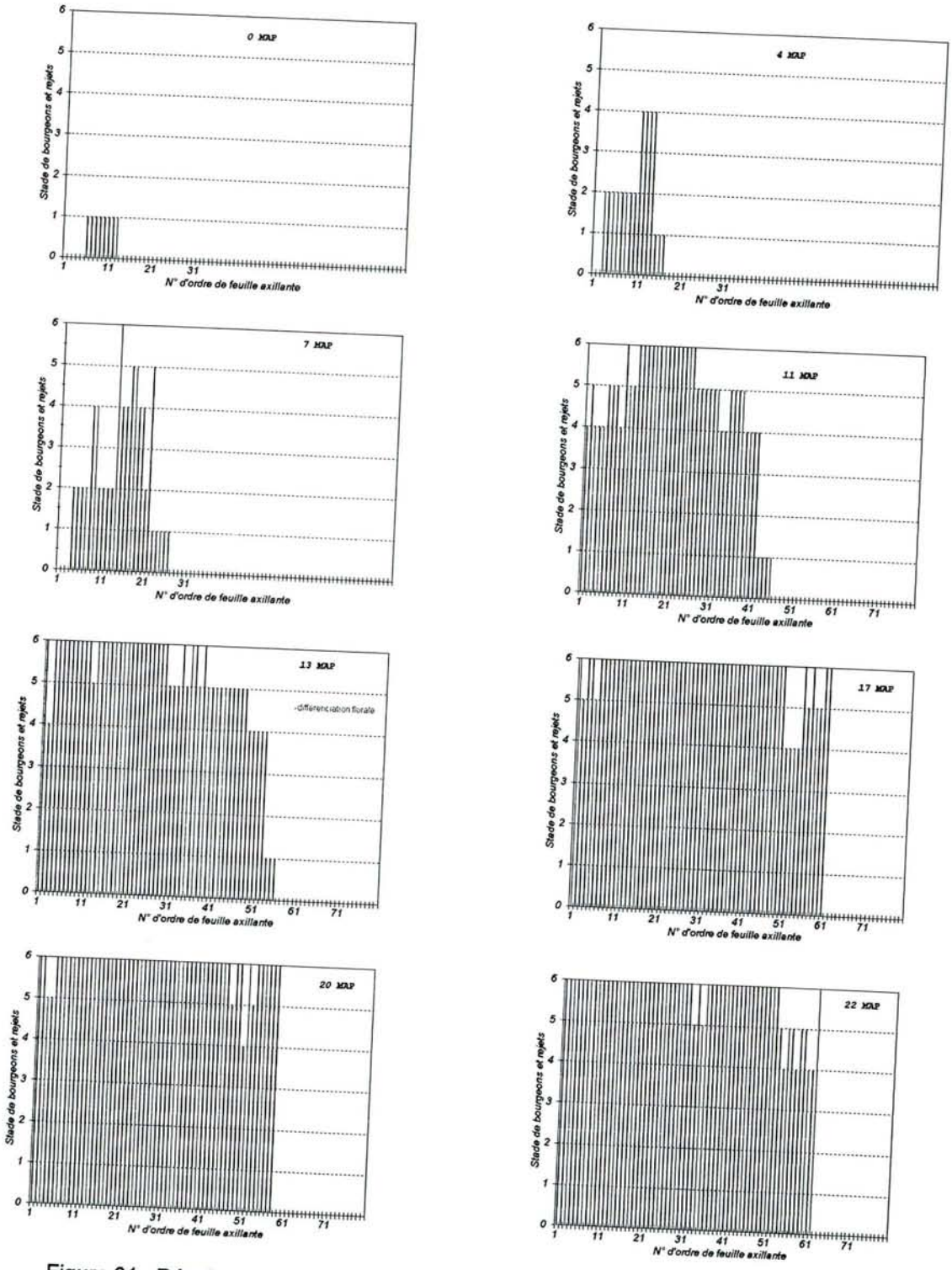


Figure 31 : Développement des bourgeons axillaires et rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, cultivar "QV" plantation de juin 1993 à BPL.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

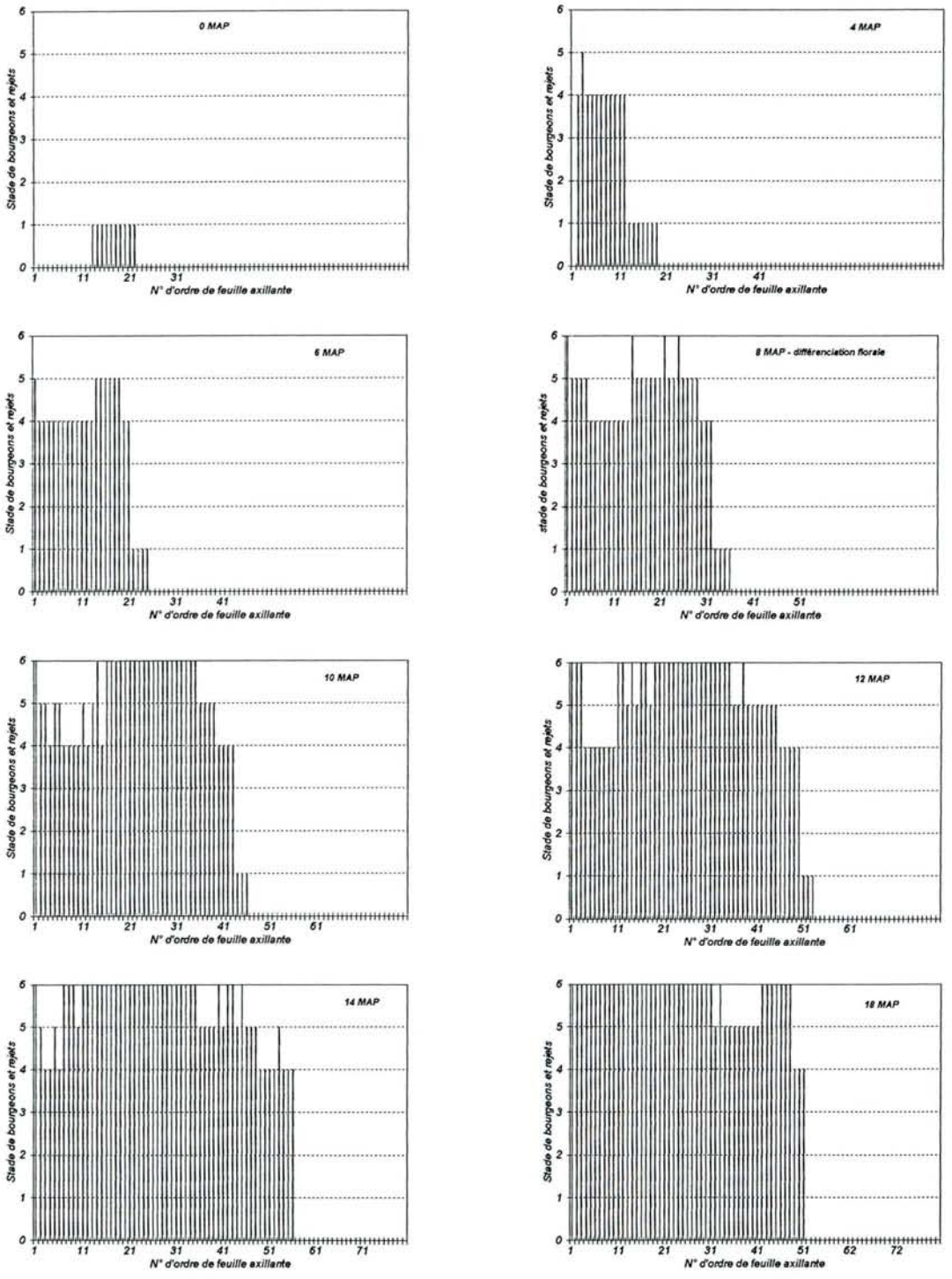


Figure 32 : Développement des bourgeons et rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, Cultivar "QV" plantation de février 1994 à BPL.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

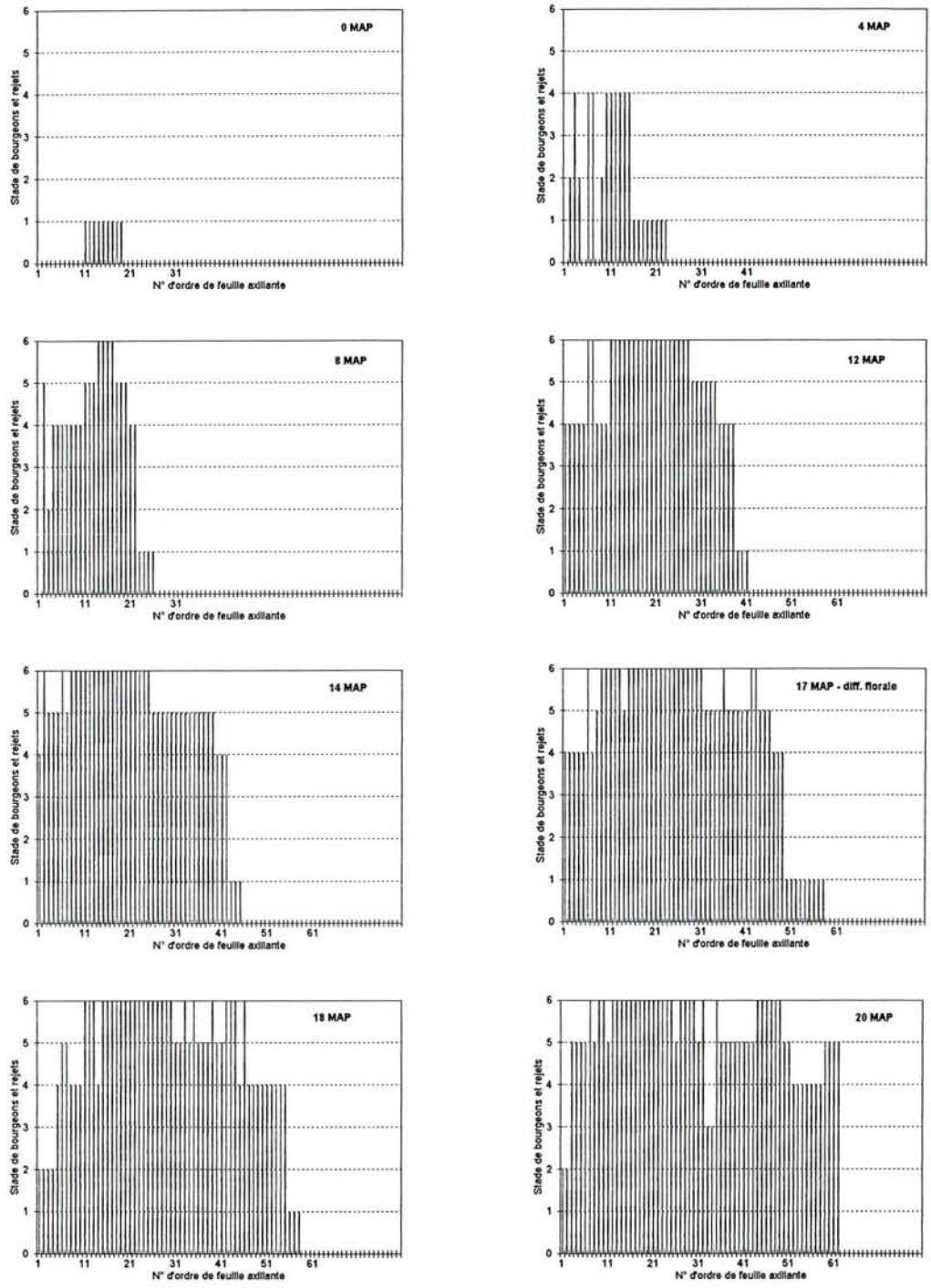


Figure 33 : Développement des bourgeons axillaires et rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, cultivar "QV", plantation de février 1994 à GTP.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

Figure 34(a) : Rejets sur des tiges du cultivar "CL" (floraison naturelle) :
(i) 3 mois après la différenciation florale, parcelle du GTP,
(ii) à la récolte du fruit, parcelle de BPL ; plantation de juin 1993.
Les feuilles des tiges ont été enlevées.

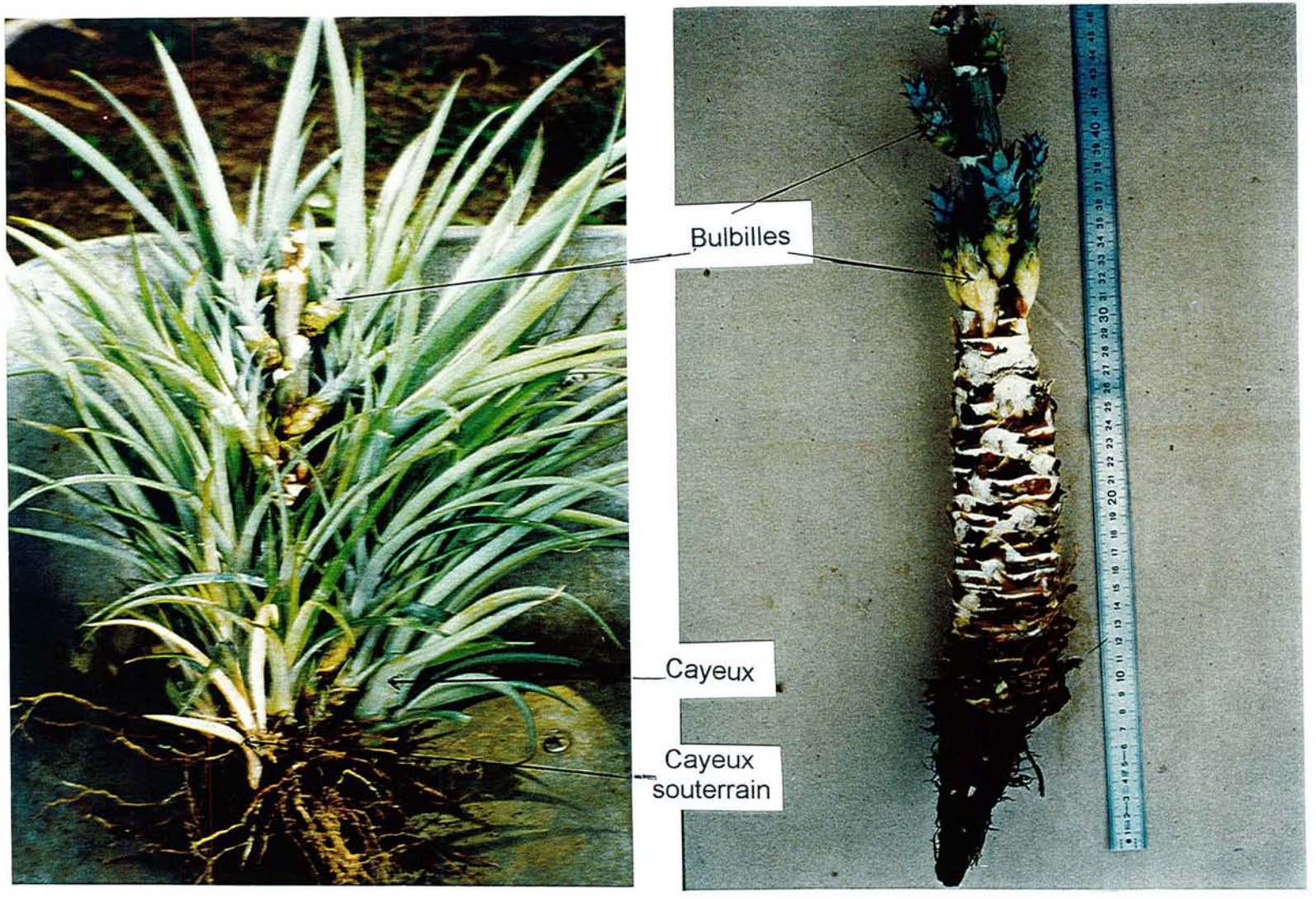


Figure 34(b) : Rejets sur des tiges du cultivar "QV" (floraison naturelle) à la récolte du fruit , parcelle de BPL , plantation de juin 1993 :
(i) les feuilles de la tige ont été enlevées
(Ii) les feuilles et les cayeux ont été enlevés pour montrer les bulbilles sur le pédoncule.

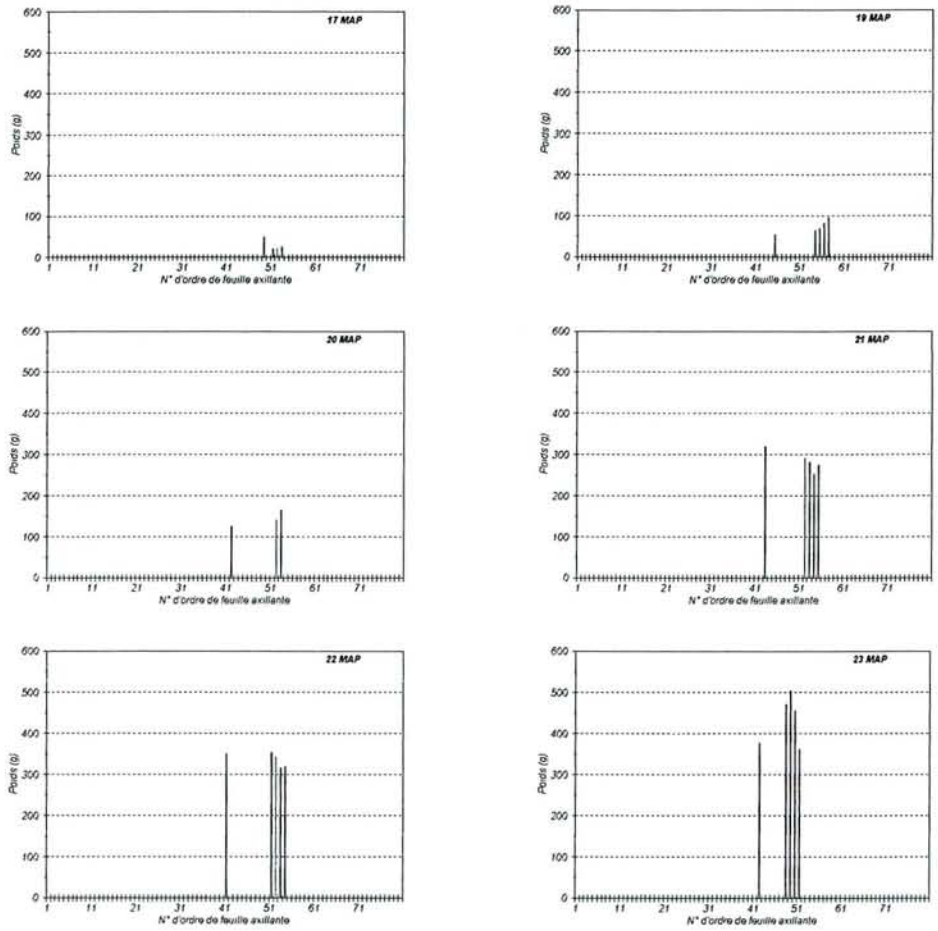


Figure 35 (a) : Croissance en poids (matière fraîche) des rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, cultivar "CL" plantation de juin 1993 à BPL.

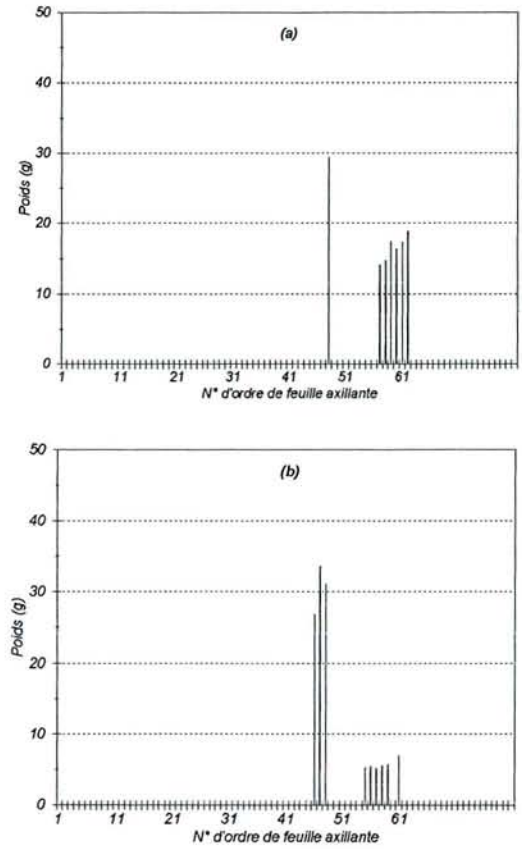


Figure 35(b) : Poids moyen de matière fraîche des rejets selon leur niveau d'insertion sur tige, plantes du cultivar "CL" à 20 MAP plantation de février 1994 à BPL (a) et au GTP (b).

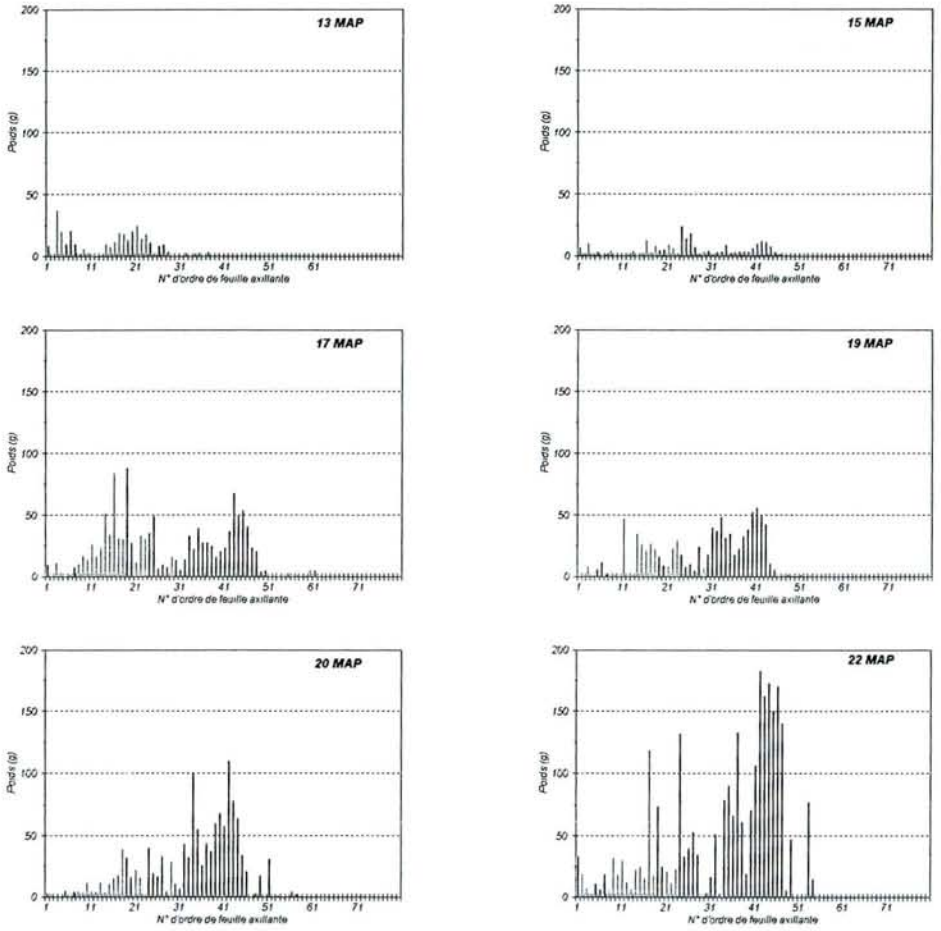


Figure 36 : Croissance en poids (matière fraîche) des rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige, cultivar "QV" plantation de juin 1993 à BPL.

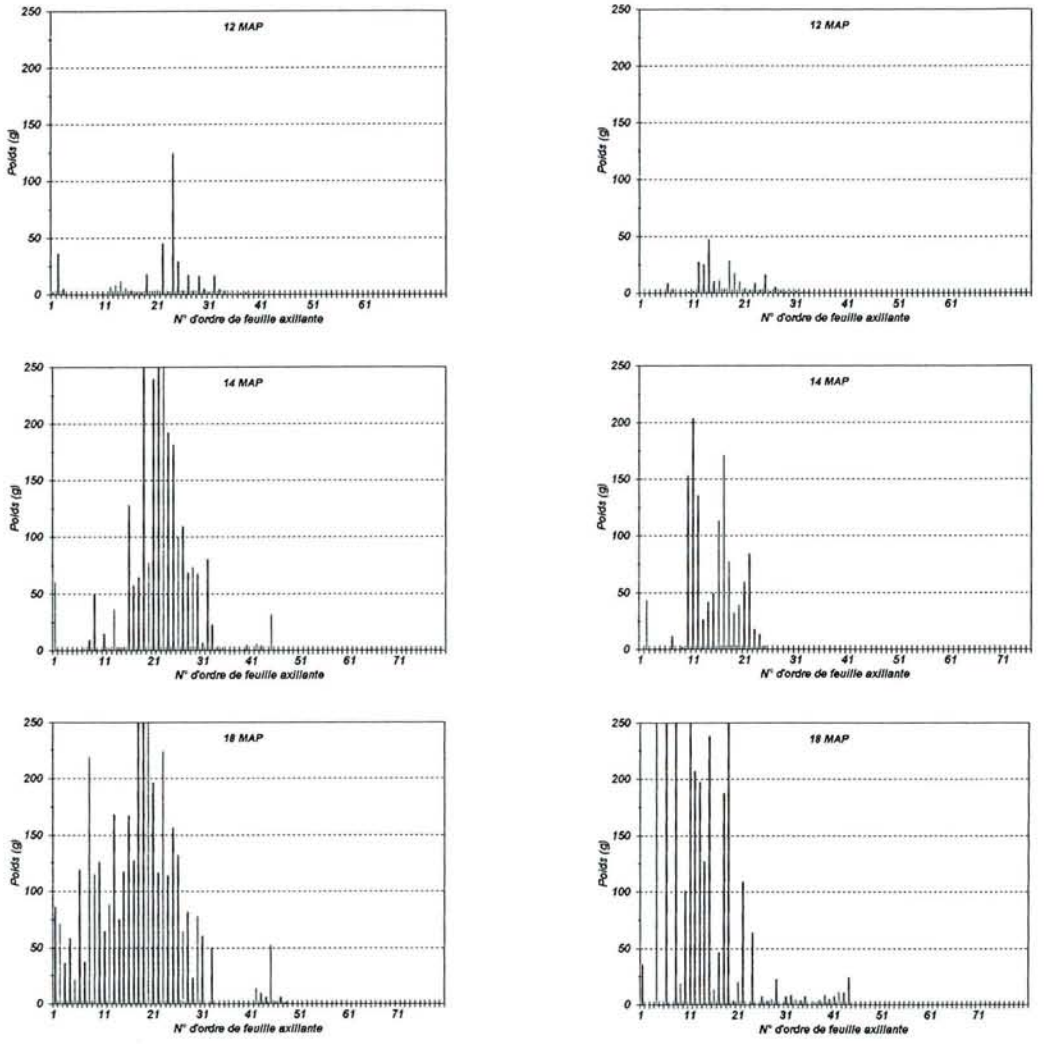


Figure 37 : Croissance en poids de matière fraîche des rejets selon leur niveau d'insertion sur la tige cultivar "QV" plantation de février 1994 à BPL (a) et au GTP (b) .

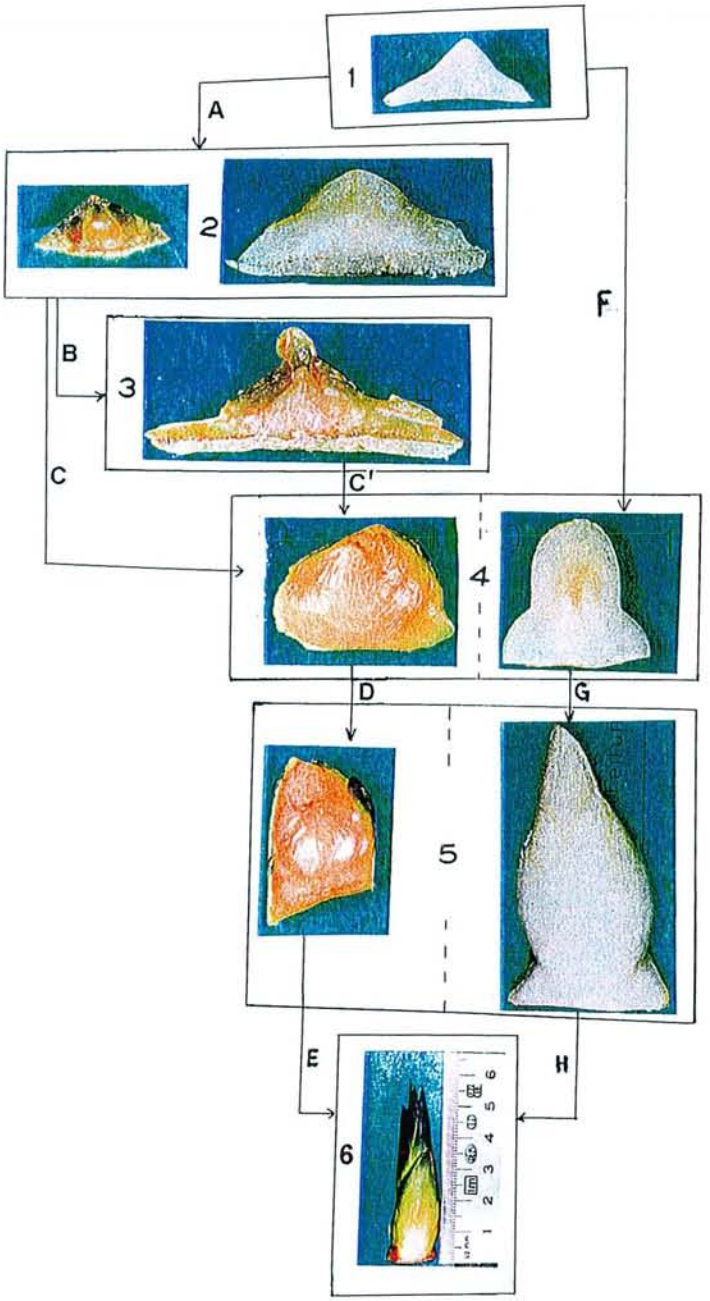


Figure 38 : Voies de développement des bourgeons axillaires chez les cultivars "Cayenne lisse" et "Queen victoria" .

Légende de la figure 38 :

1, 2, 3, 4, 5 - les différents stades des bourgeons
6 - rejet

A, B, C, C', D, E, F, G, H - les différents étapes de développement :

Chez "CL" - avant la floraison ;
A étape obligatoire
B étape éventuelle
pas d'autres étapes.

- après la floraison ;
C, D et G étapes possibles
C' pas observée
F étape obligatoire
G étape très fréquente mais pas obligatoire
E et H étapes finaux obligatoires.

Chez "QV" - avant la floraison ;
A étape possible
C et D étape fréquentes mais pas obligatoires
F et G étapes assez fréquents (obligatoires)
E et H étapes finaux obligatoires.

- après la floraison ;
C et D ou F et G étapes obligatoires
E et H étape finaux obligatoires.

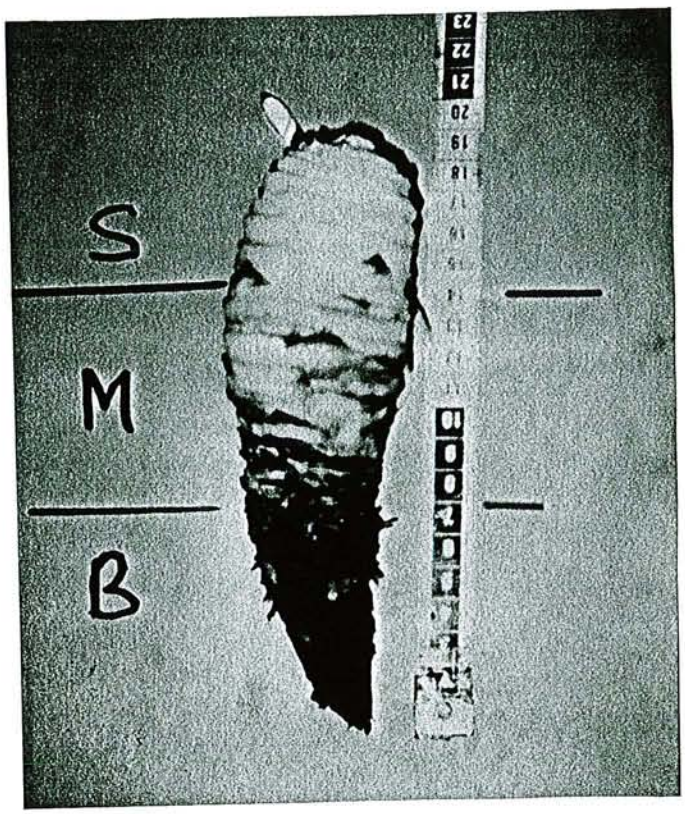


Figure 39a : Tige de plante du cultivar "CL" montrant les trois parties distinguées pour l'étude de la capacité de croissance de bourgeons :

S: supérieure (apicale), **M** : médiane, **B** : basale (inférieure).

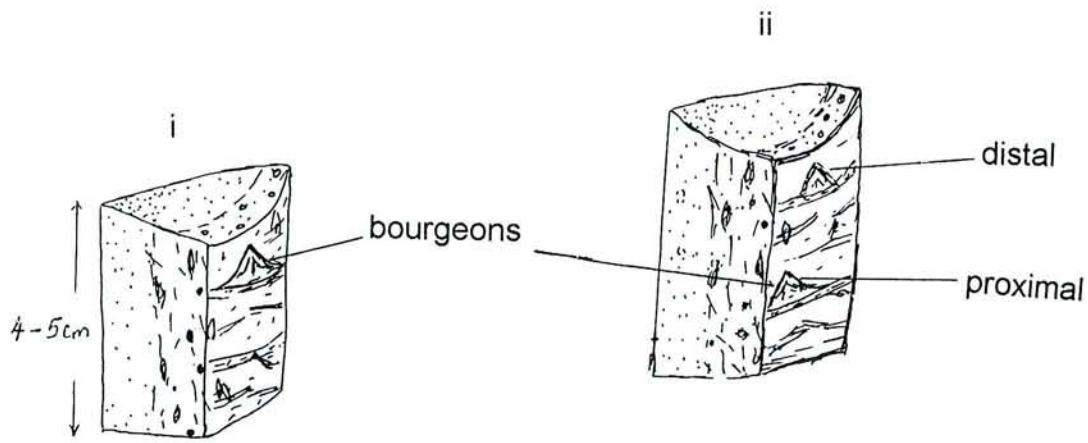


Figure 39b : Types de segments mis en culture; (i) segment à un bourgeon, (ii) segment à deux bourgeons.

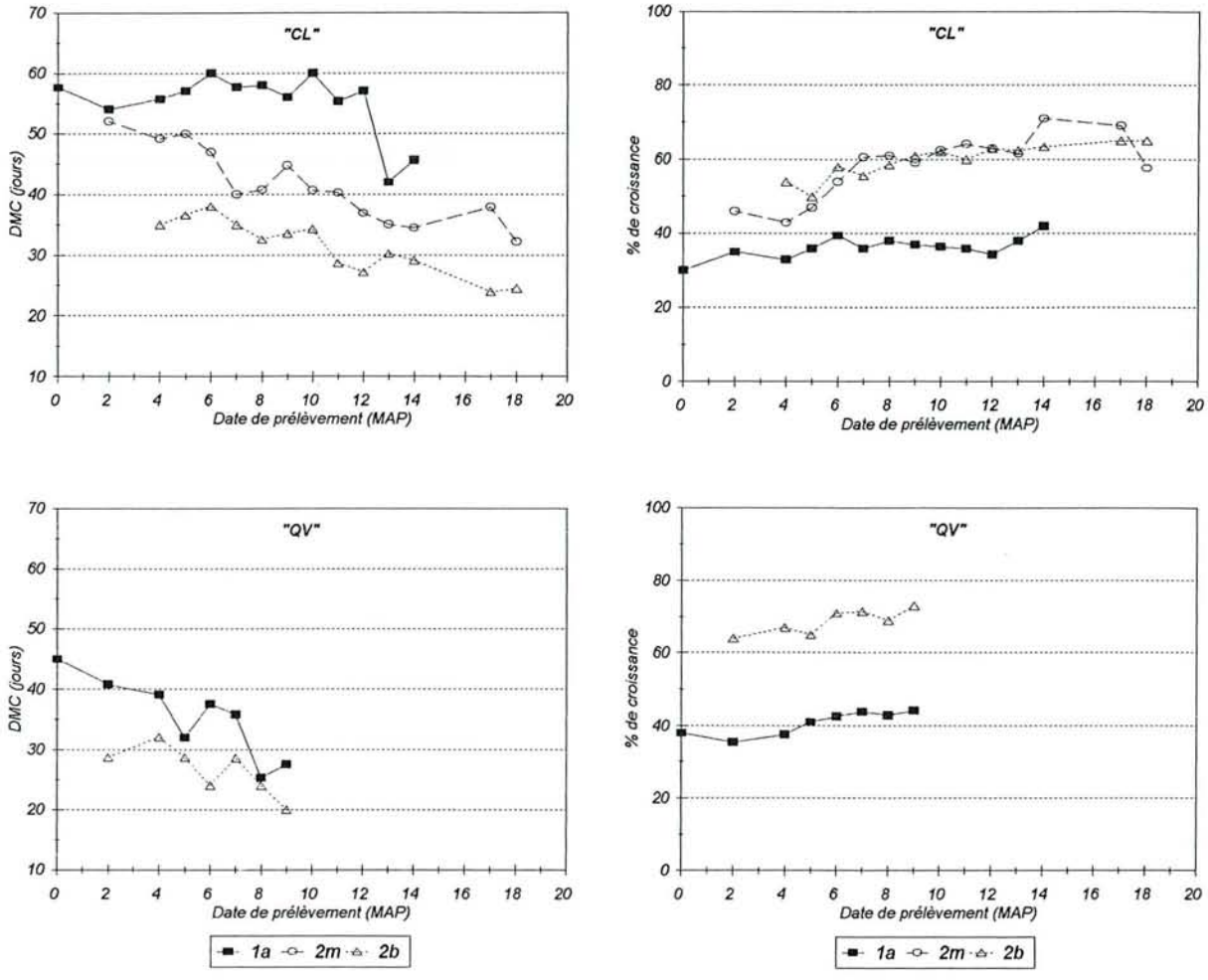


Figure 40 : Evolution au cours du temps (âge des plantes) des capacités de croissance des bourgeons sur segment à 1 bourgeon aux stades 1 & 2, exprimées par les délais moyens de croissance (DMC) et les pourcentages finaux de croissance. Plants de la deuxième plantation (fév. 1994) à BPL.

Légende : 1a, 2m, 2b : bourgeons des stades 1 & 2 dont les origines sont respectivement les parties apicale, médiane et basale des tiges.

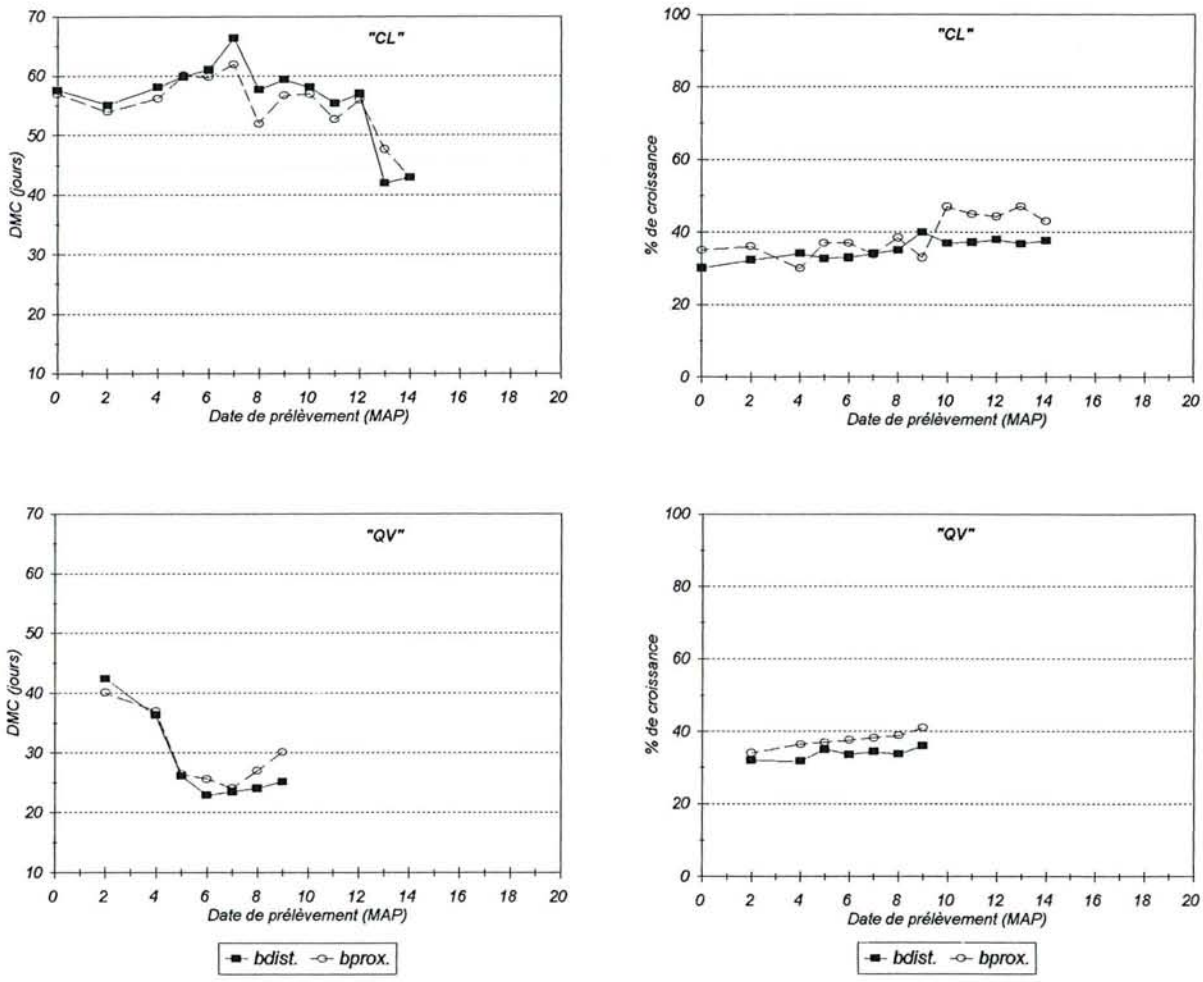


Figure 41 : Evolution des DMC et des pourcentages de croissance des bourgeons sur segments à 2 bourgeons au stade 1provenant de la partie apicale de la tige ; soit en position distale (bdist.) soit en position proximale (bprox.).

Plants de la deuxième plantation (fév. 1994) à BPL.

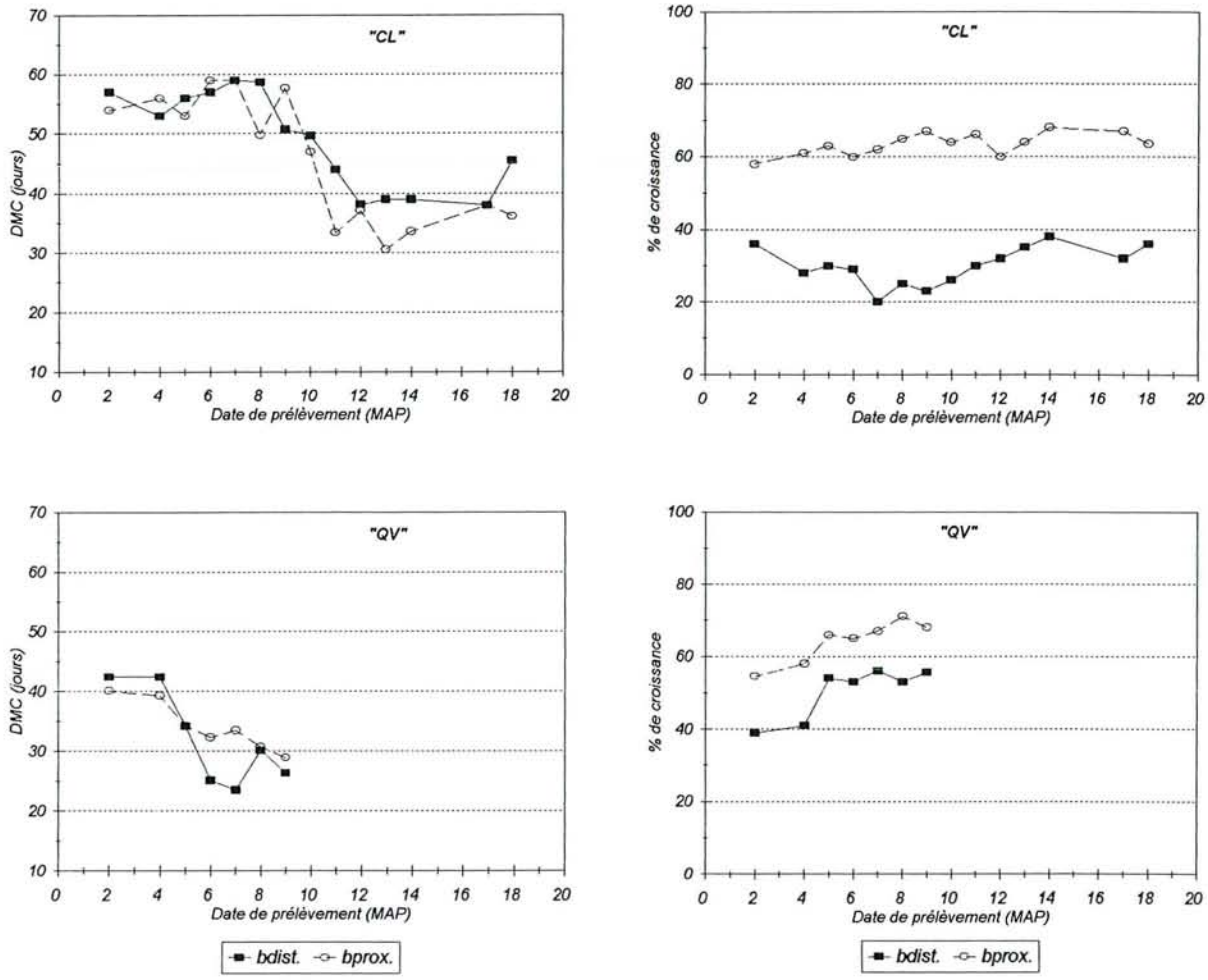


Figure 42 : Evolution des DMC et des pourcentages de croissance des bourgeons sur segments à deux bourgeons au stade 2 provenant des parties médiane et basale de la tige ; soit en position distale (bdist.) soit en position proximal (bprox.).

Plants de la deuxième plantation à BPL.

Figure 43: Expérience de démarrage des bourgeons sur secteurs de tige entière. Plants du cultivar "CL", plantation de février 1994 prélevés à 3 mois après la différenciation naturelle de l'inflorescence.

: parties basale (**B**), médiane (**M**) et supérieure (**S**) des secteurs.

Figure 44 : Effet de trempage des cayeux avant plantation dans la 6-BAP (a) et dans l'ethrel + AIA (b) sur l'enracinement des plantes à 3 MAP (i : témoins ; ii :plantes traitées).

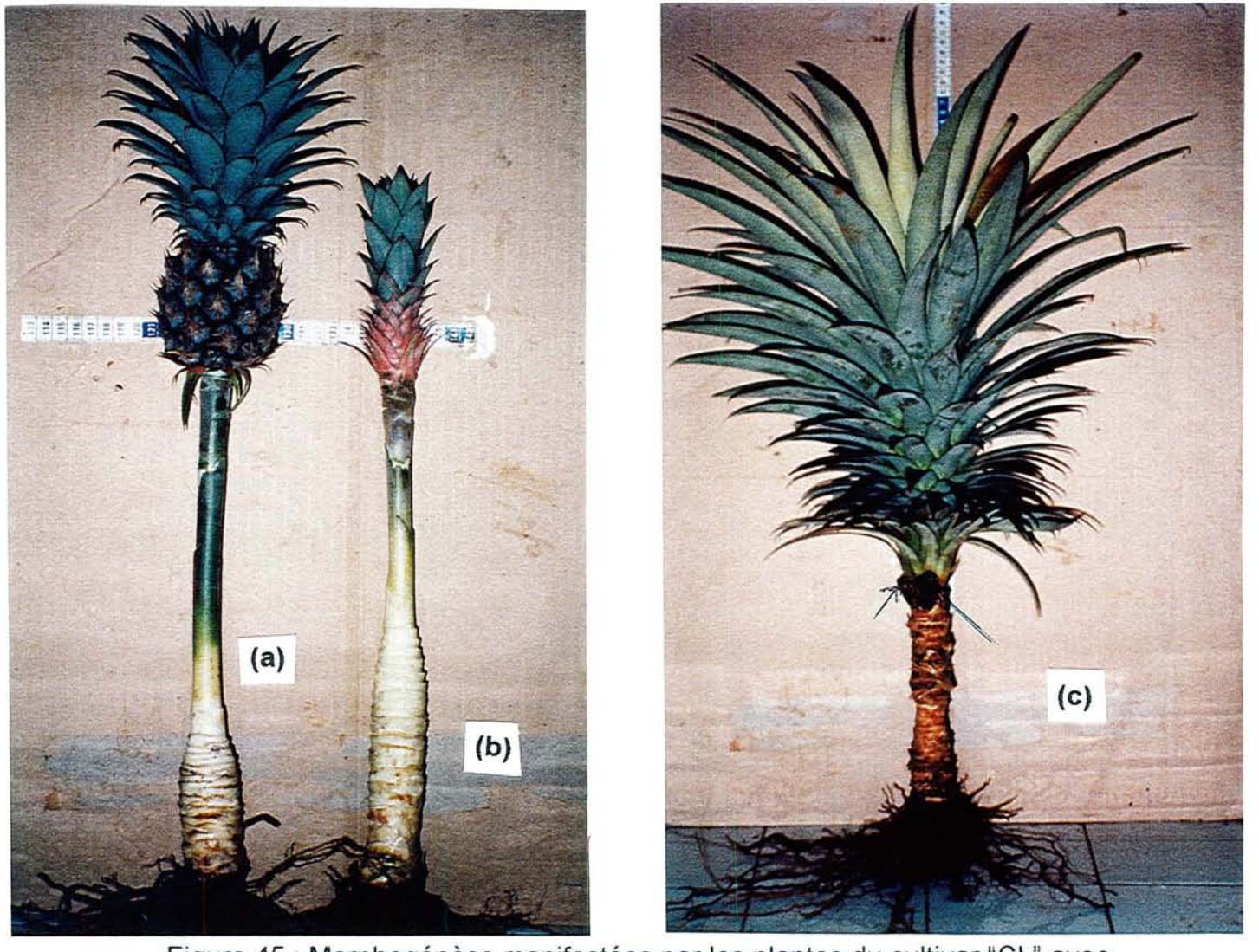


Figure 45 : Morphogénèse manifestées par les plantes du cultivar "CL" avec TIF à 7 MAP en janvier 1994 à BPL :
a : plante ayant fleuri normalement ; b : plante ayant formé un pédoncule, qui n'a finalement porté que des organes végétatifs;
c : plante ayant élaboré un pédoncule, qui n'a finalement porté que des organes végétatifs à l'exception de deux organes floraux (flèchés).

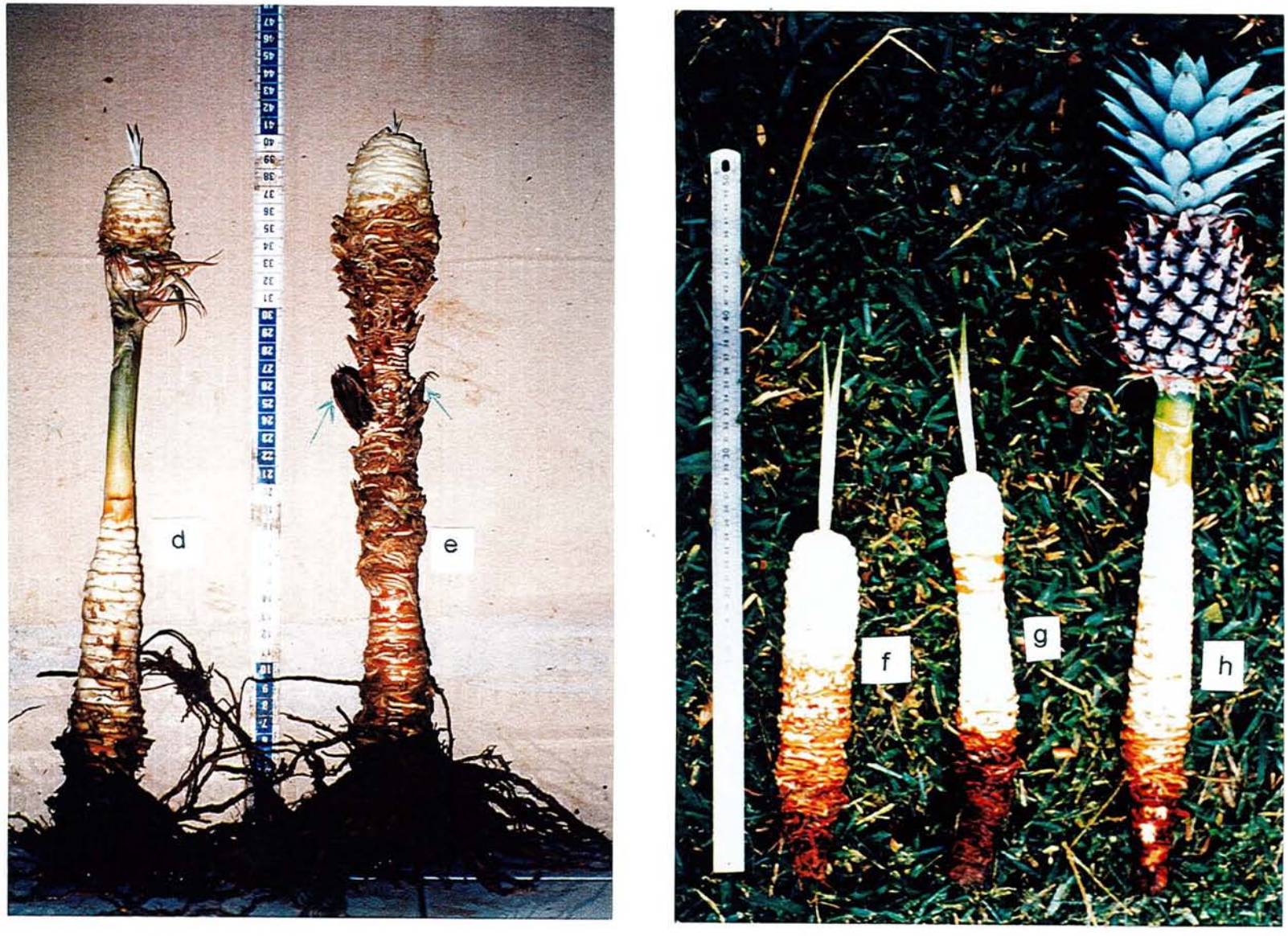


Figure 45 : d et e : correspondant à b et c : les feuilles ont été enlevées f : tige d'une plante témoin (non induit à la floraison) ; g : tige d'une plante n'ayant pas fleuri après TIF ; h : une plante ayant fleuri normalement après TIF.

Figure 46 : Couronnes multiples chez les plantes du cultivar "CL" après TIF à 11 MAP en janvier 1995 à BPL.

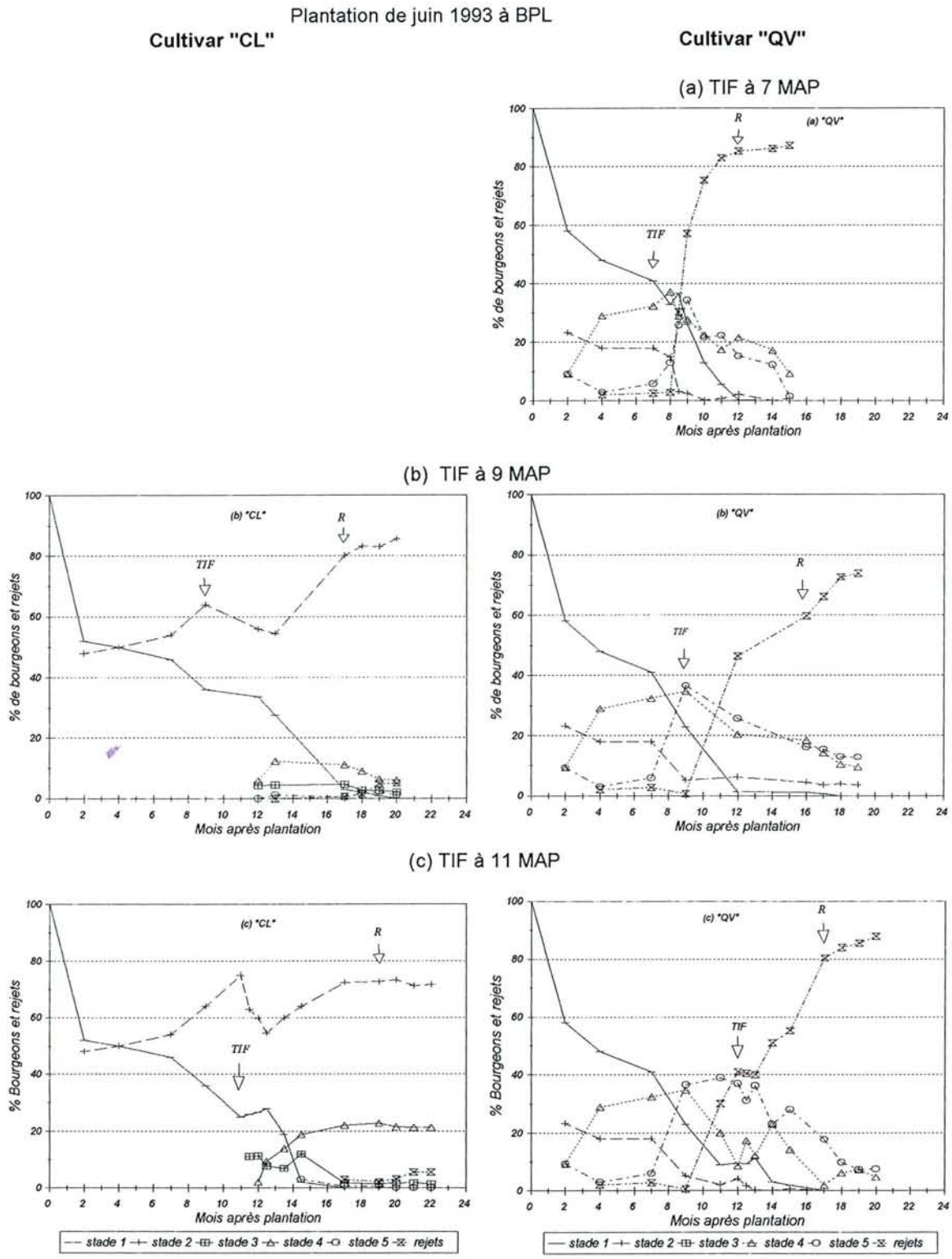
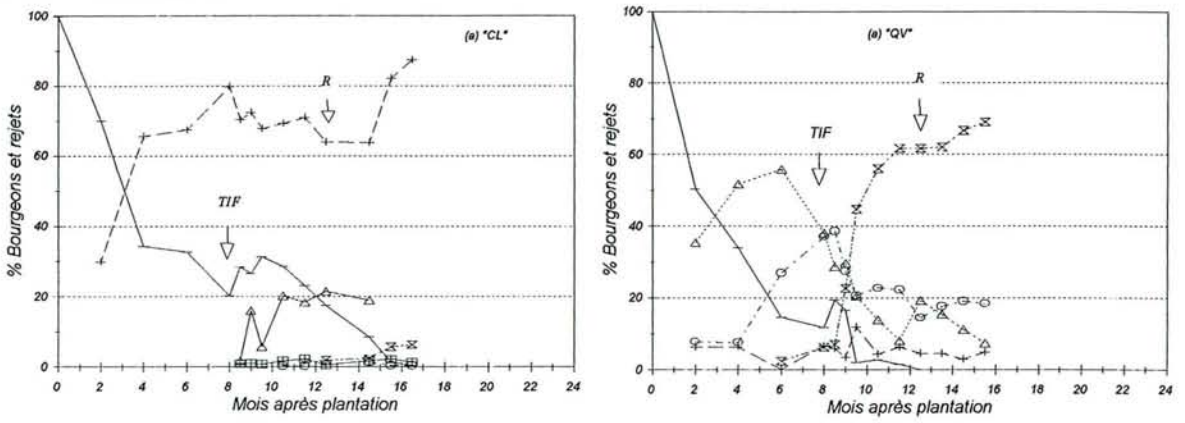


Figure 47 : Evolution des fréquences de différents types de bourgeons axillaires de plants de la plantation de juin 1993 à BPL induits artificiellement à la floraison à 7 (a), 9 (b) et 11 (c) MAP.
TIF : traitement d'induction florale ; R : récolte du fruit.
Chaque point est la moyenne des valeurs observées sur 10 plants.

Plantation de février 1994

Cultivar "CL" Cultivar "QV"

BPL



GTP

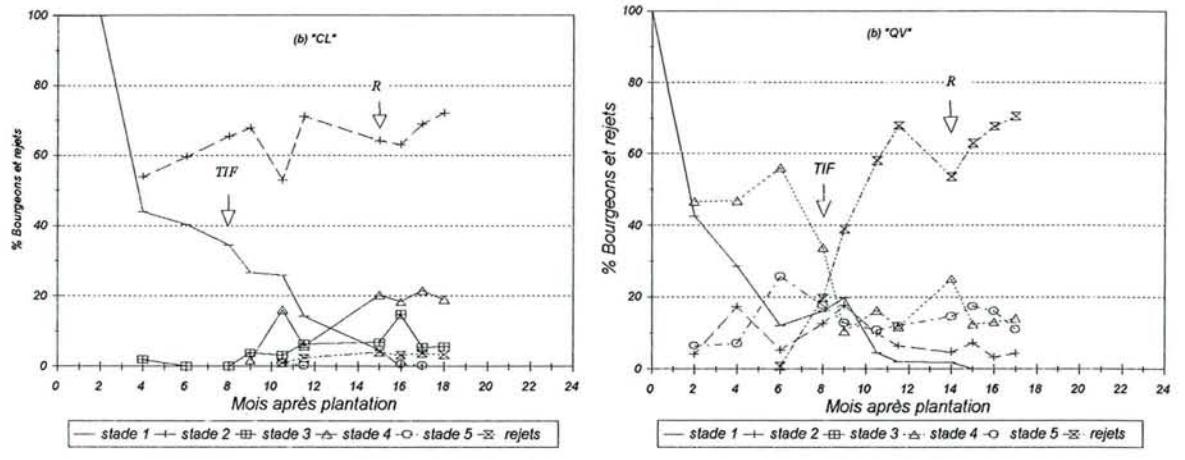


Figure 48 : Evolution des fréquences de différents types de bourgeons axillaires des plantes de la plantation de février 1994 à BPL (a) et à GTP (b) induits artificiellement à la floraison à 8 MAP.
TIF : traitement d'induction florale ; R : récolte.
Chaque point est la moyenne des valeurs observées sur 10 plants.

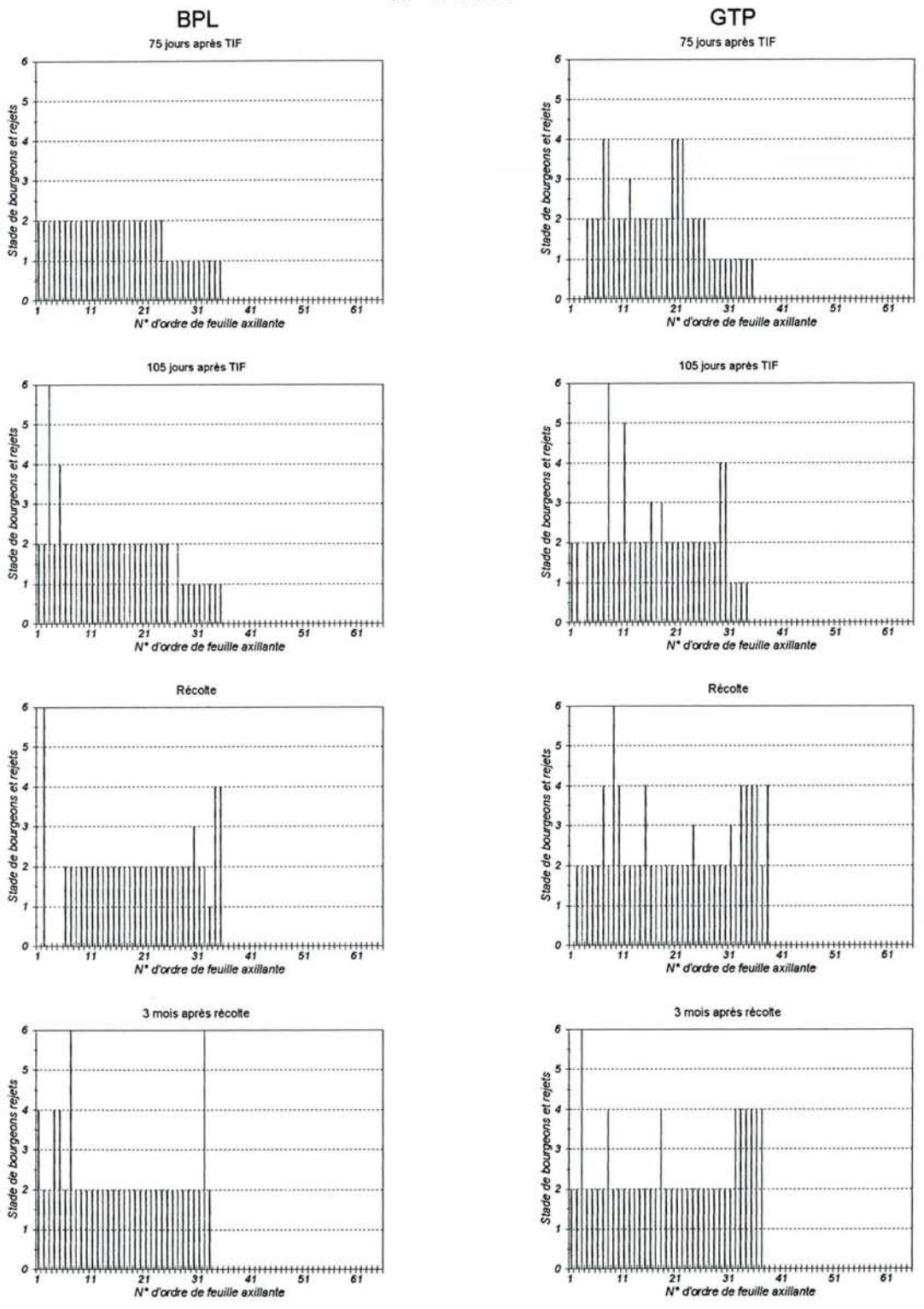


Figure 49 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 8 MAP, plantes du cultivar "CL" plantation de février 1994.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

Cultivar "CL" plantation de juin 1993 à BPL

TIF à 9 MAP

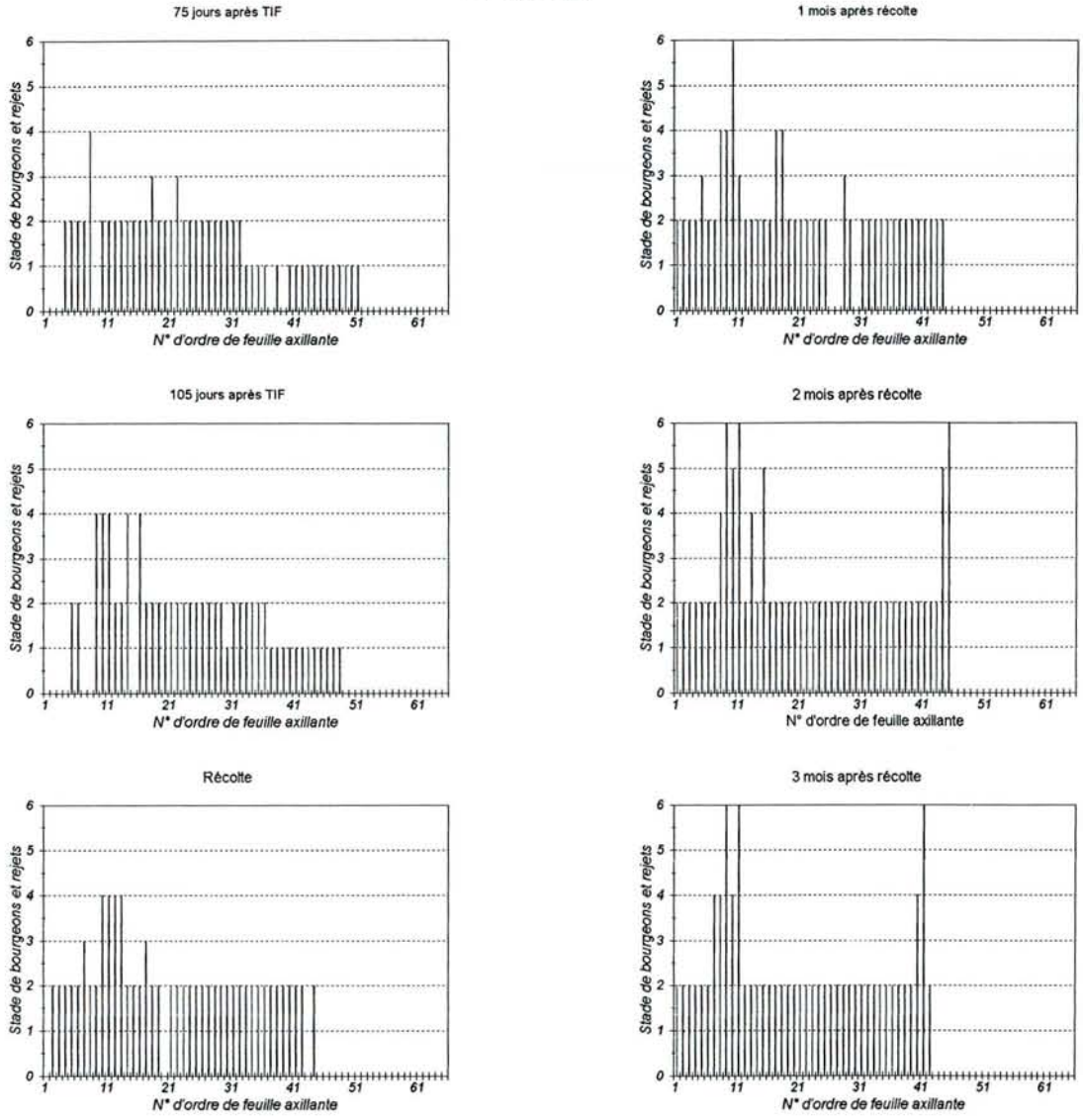


Figure 50 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 9 MAP, plantes du cultivar "CL", plantation de juin 1993 à BPL.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

i

ii

Figure 51 : Axes des plantes du cultivar "CL" montrant le gradient de formation des rejets; (i) TIF à 8 MAP au GTP à la récolte du fruit, (ii) TIF à 9 MAP à BPL (mars 94) à 3 mois après récolte du fruit.

Cultivar "CL" plantation de juin 1993 à BPL

TIF à 11 MAP

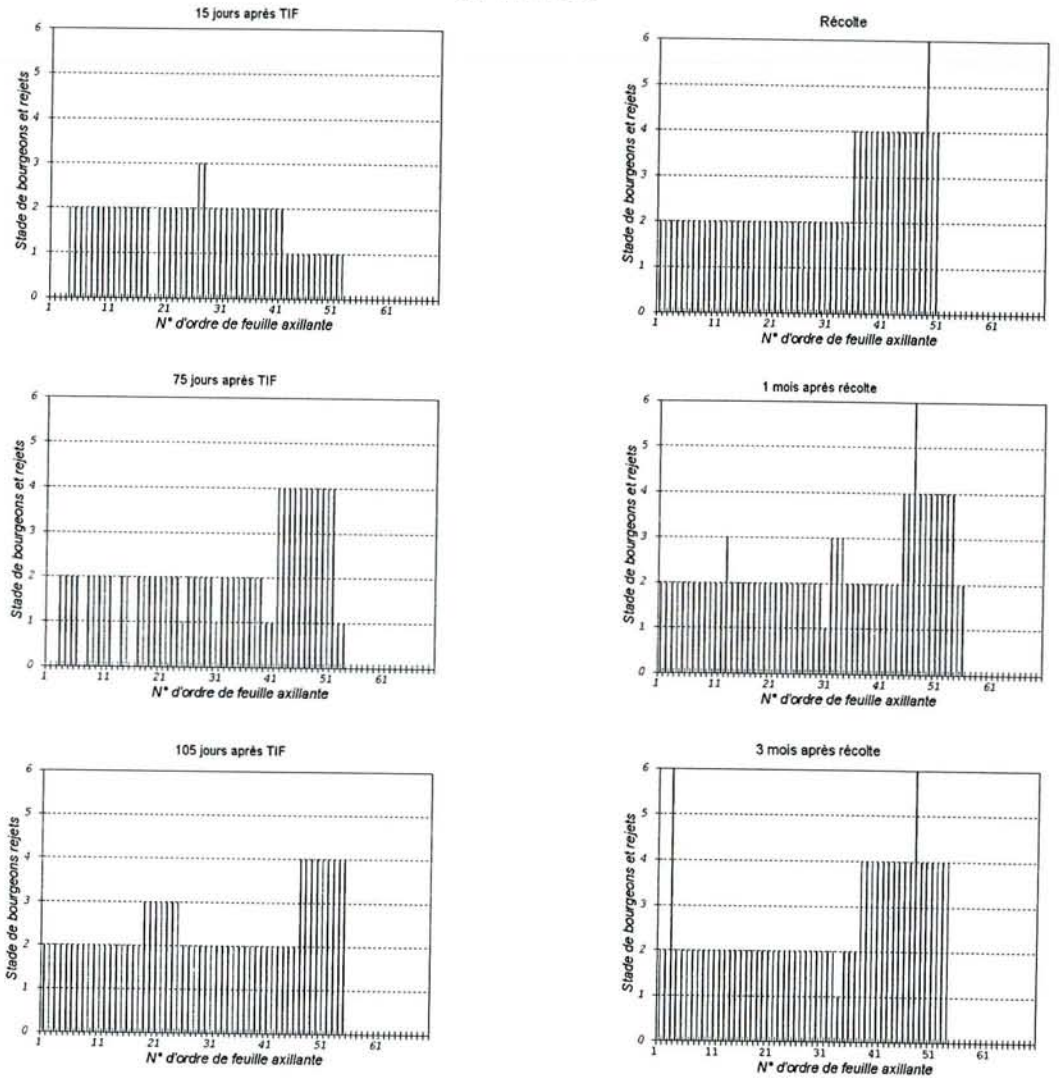


Figure 52 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 11 MAP, cultivar "CL", plantation de juin 1993 à BPL.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

Figure 53 : Axes des plantes du cultivar "CL" avec TIF à 11 MAP (mai 1994) montrant le gradient de formation des rejets, 3 mois après la récolte du fruit.

Cultivar "QV" plantation de juin 1993 à BPL

TIF à 7 MAP

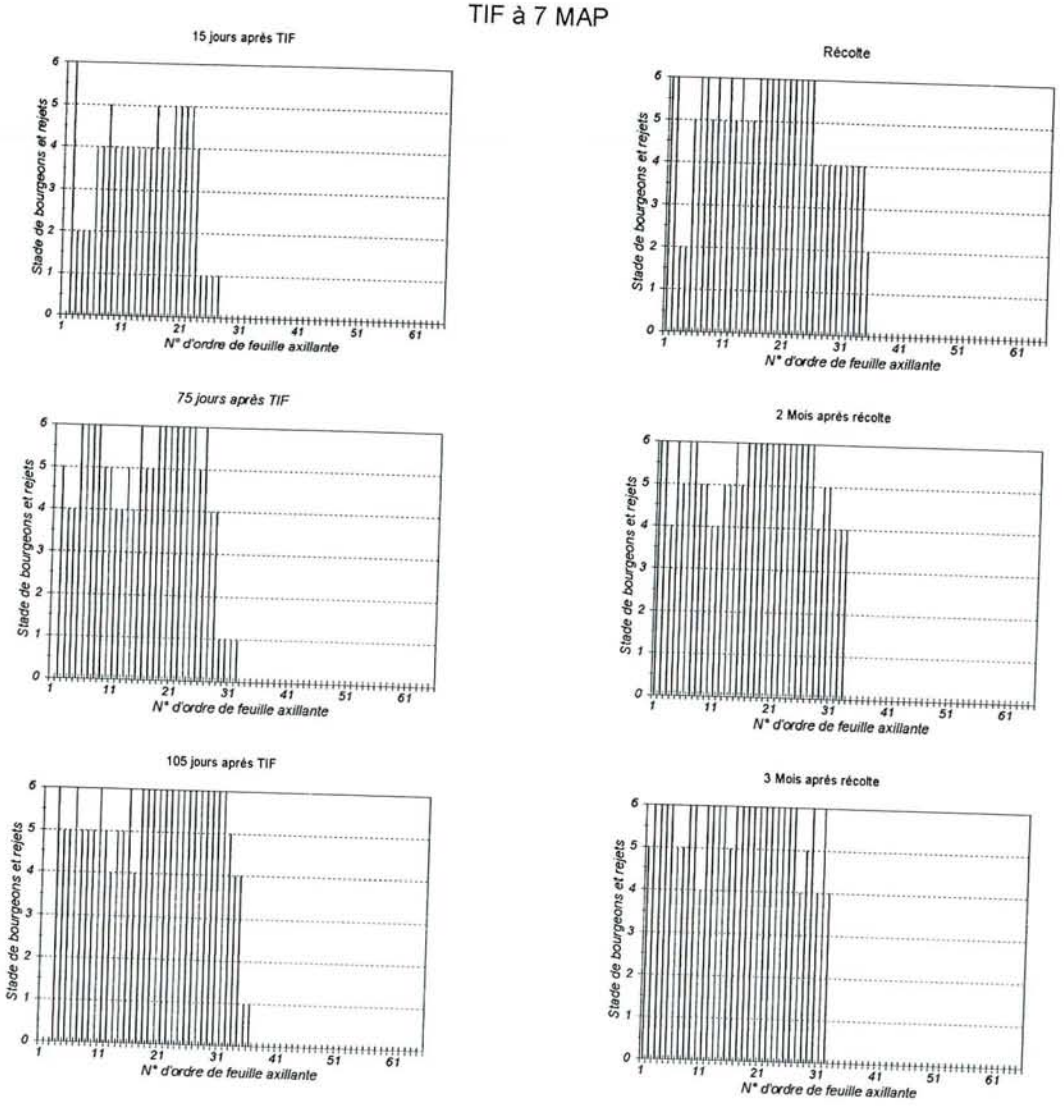


Figure 54 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 7 MAP, cultivar "QV" plantation de juin 1993 à BPL.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

Figure 55 : Une plante défeuillée du cultivar "QV" avec TIF à 7 MAP (jan.1994) à la récolte du fruit, montrant le gradient de formation des rejets.

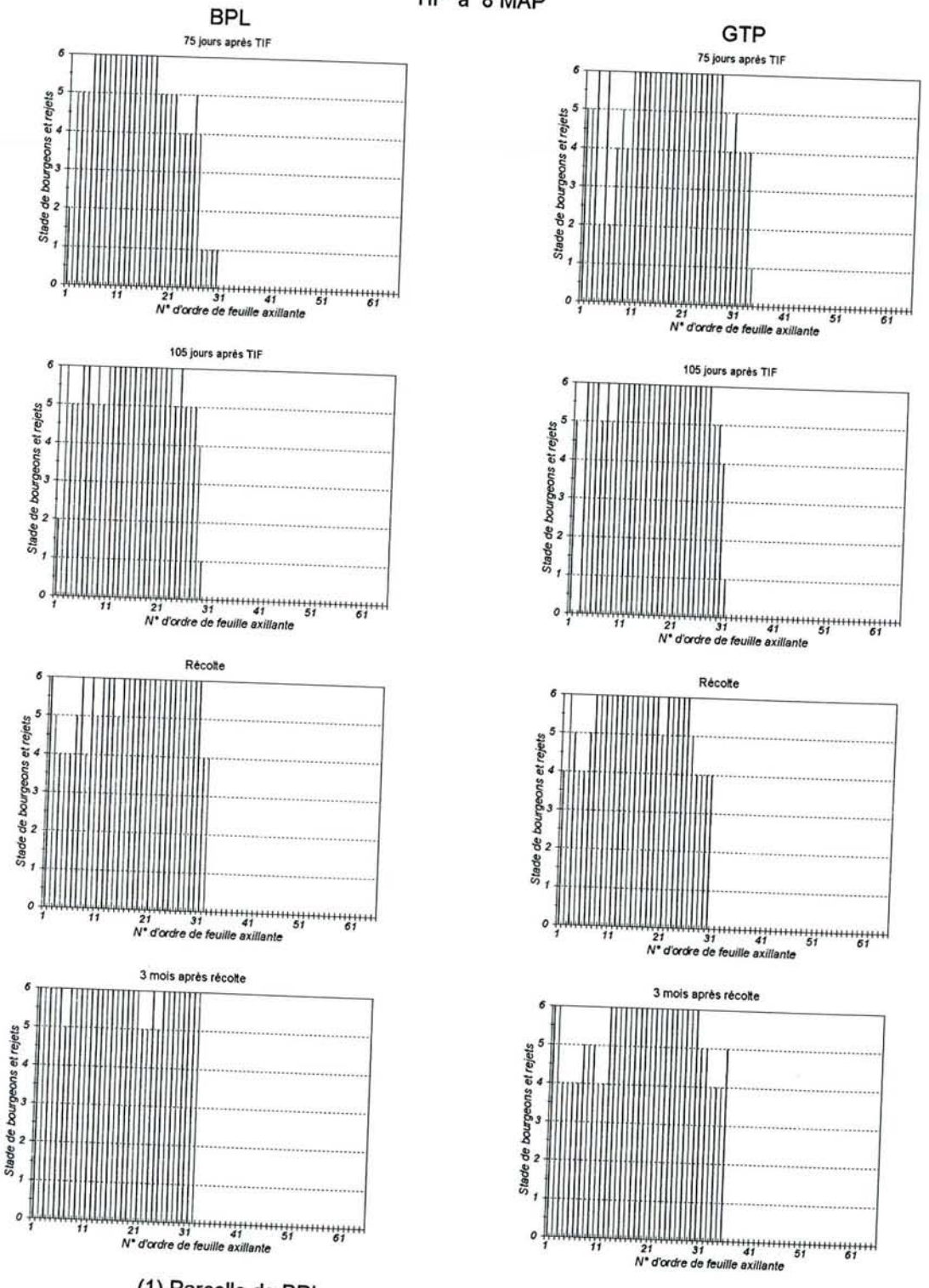


Figure 56 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 8 MAP, plantes du cultivar "QV" plantation de février 1994 .
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

Figure 57 : Une plante défeuillée du cultivar "QV" de TIF à 8 MAP (oct.1994 au GTP) à la récolte du fruit, montrant le gradient de formation des rejets.

Cultivar "QV" plantation de juin 1993 à BPL

TIF à 9 MAP

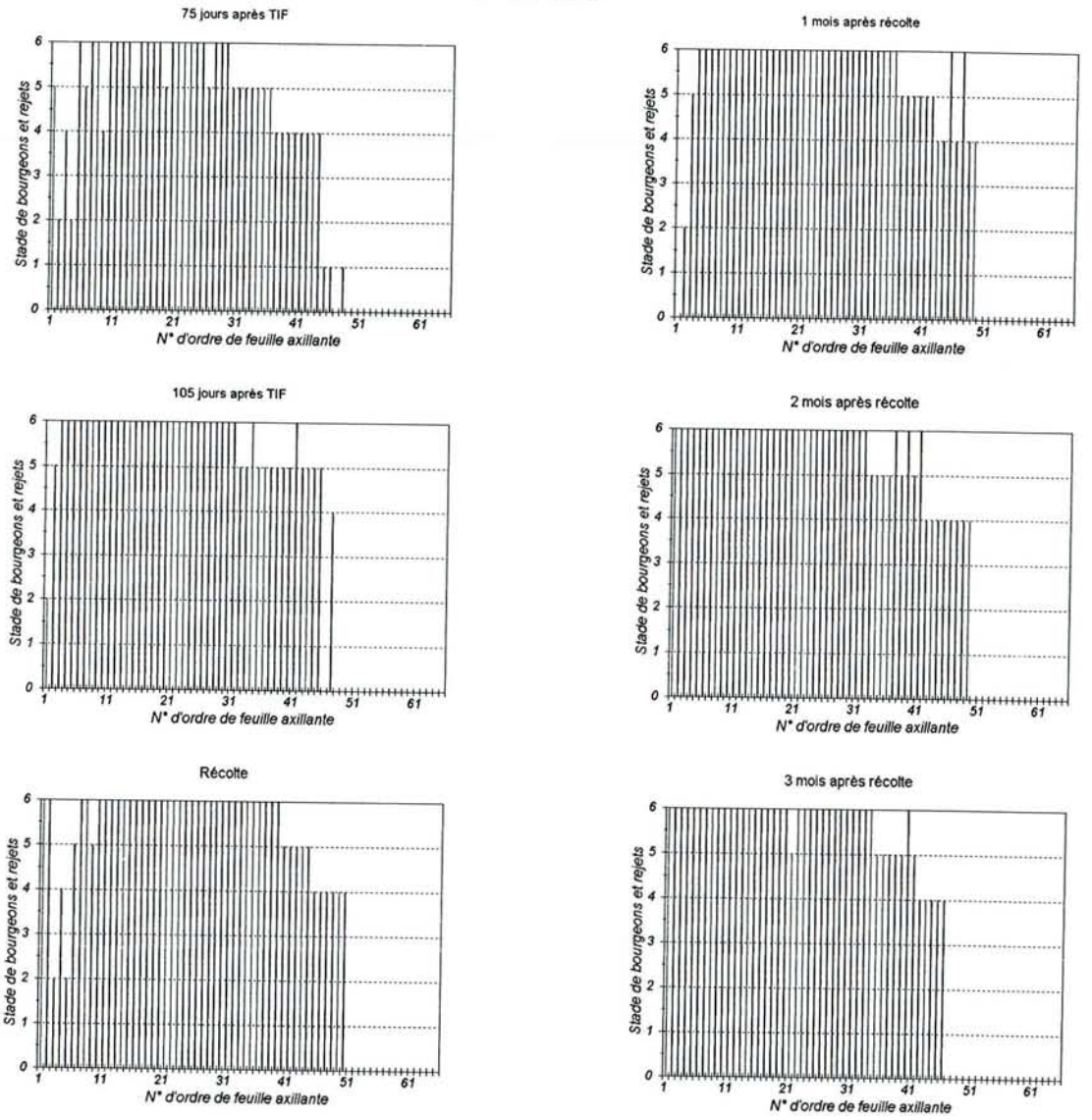


Figure 58 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 9 MA
plantes du cultivar "QV", plantation de juin 1993 à BPL.
1 - 5 : bourgeons, 6 : rejets.

Cultivar "QV" plantatation de juin 1993 à BPL

TIF à 11 MAP

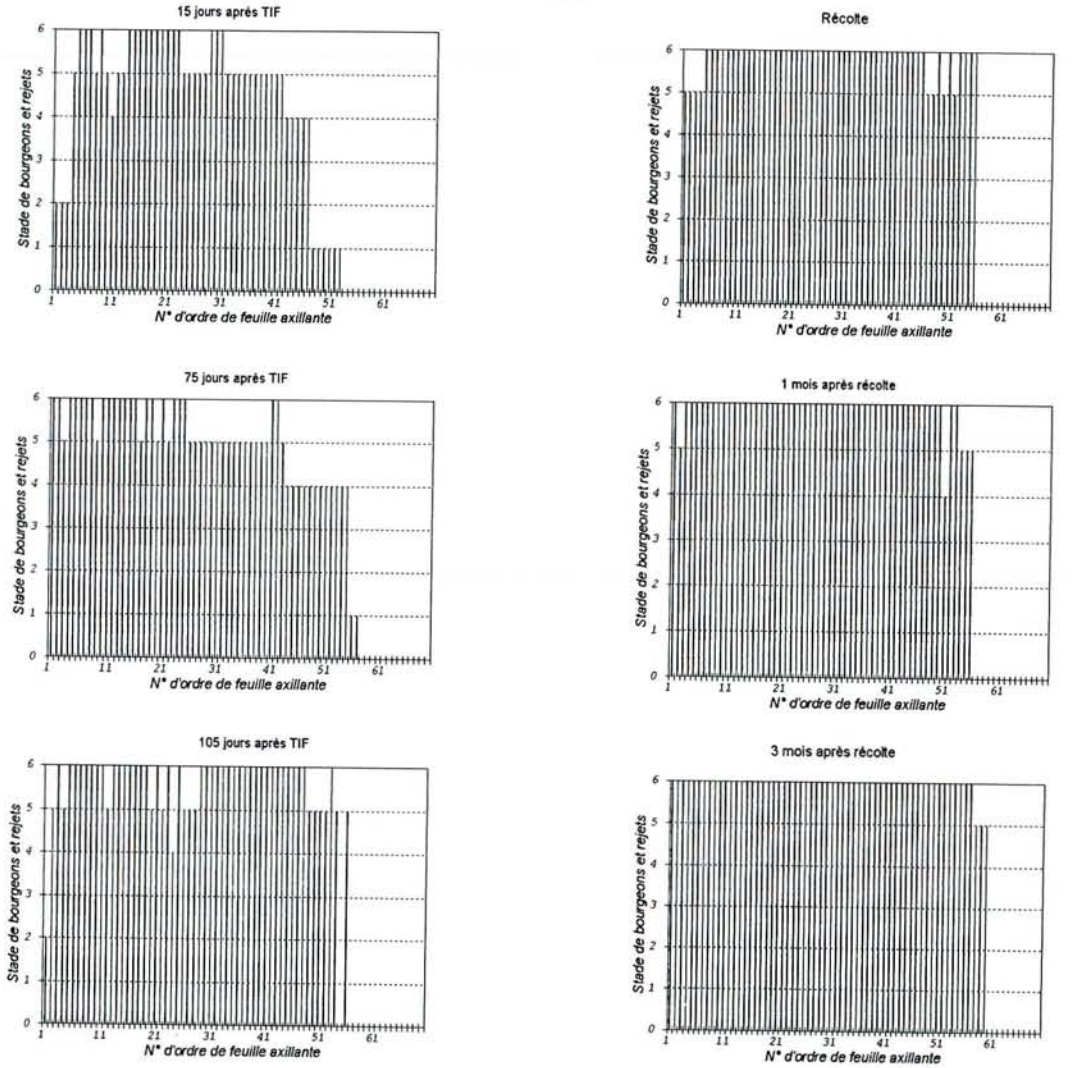
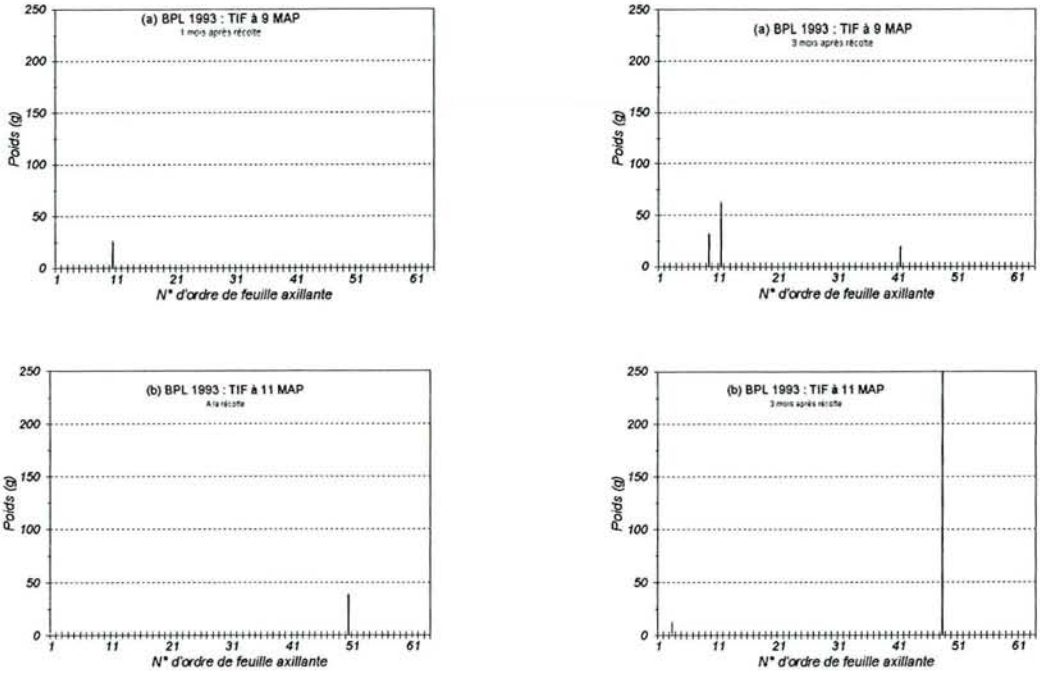


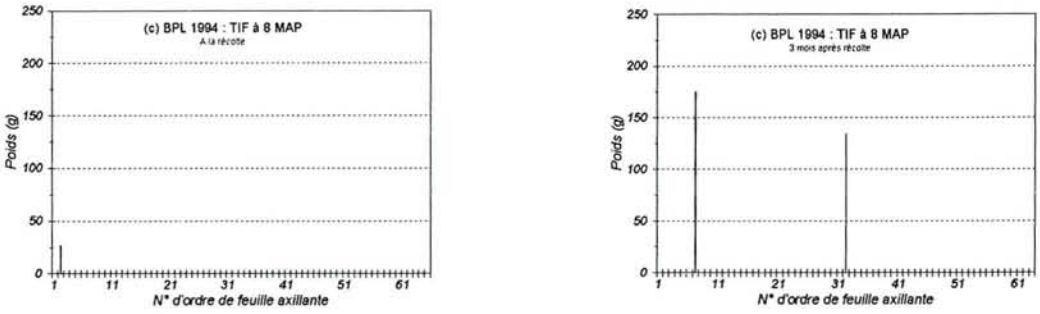
Figure 59 : Gradient de développement des bourgeons axillaires et rejets après TIF à 11MAP, cultivar "QV", plantation de juin 1993 à BPL.
1 - 5 : bourgrons , 6 : rejets.

Figure 60 : Une plante défeuillée du cultivar "QV" avec TIF à 11 MAP (mai.1994 a BPL) montrant le gradient de formation des rejets, 3 mois après la récolte du fruit.

Cultivar "CL" plantation de juin 1993 à BPL



Cultivar "CL" plantation de février 1994 à BPL



Cultivar "CL" plantation de février 1994 à GTP

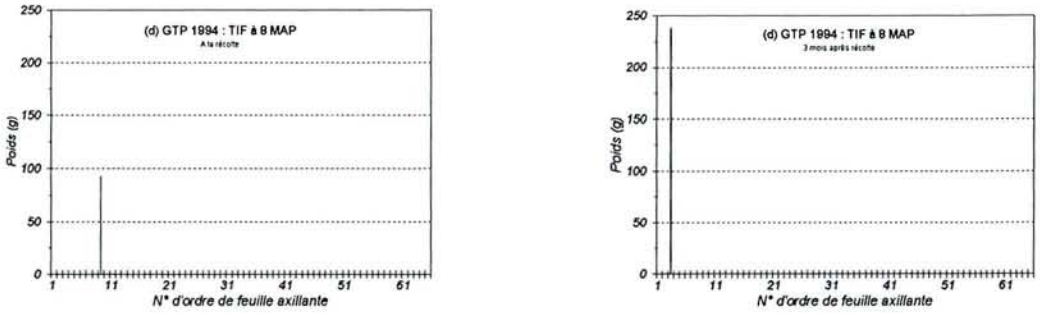


Figure 61: Poids en matière fraîche atteint par des rejets du cultivar "CL" avec TIF à 9 (a), 11 (b) et 8 (c) MAP au site de BPL et avec TIF à 8 MAP (d) au GTP.

Cultivar "QV" plantation de juin 1993 à BPL

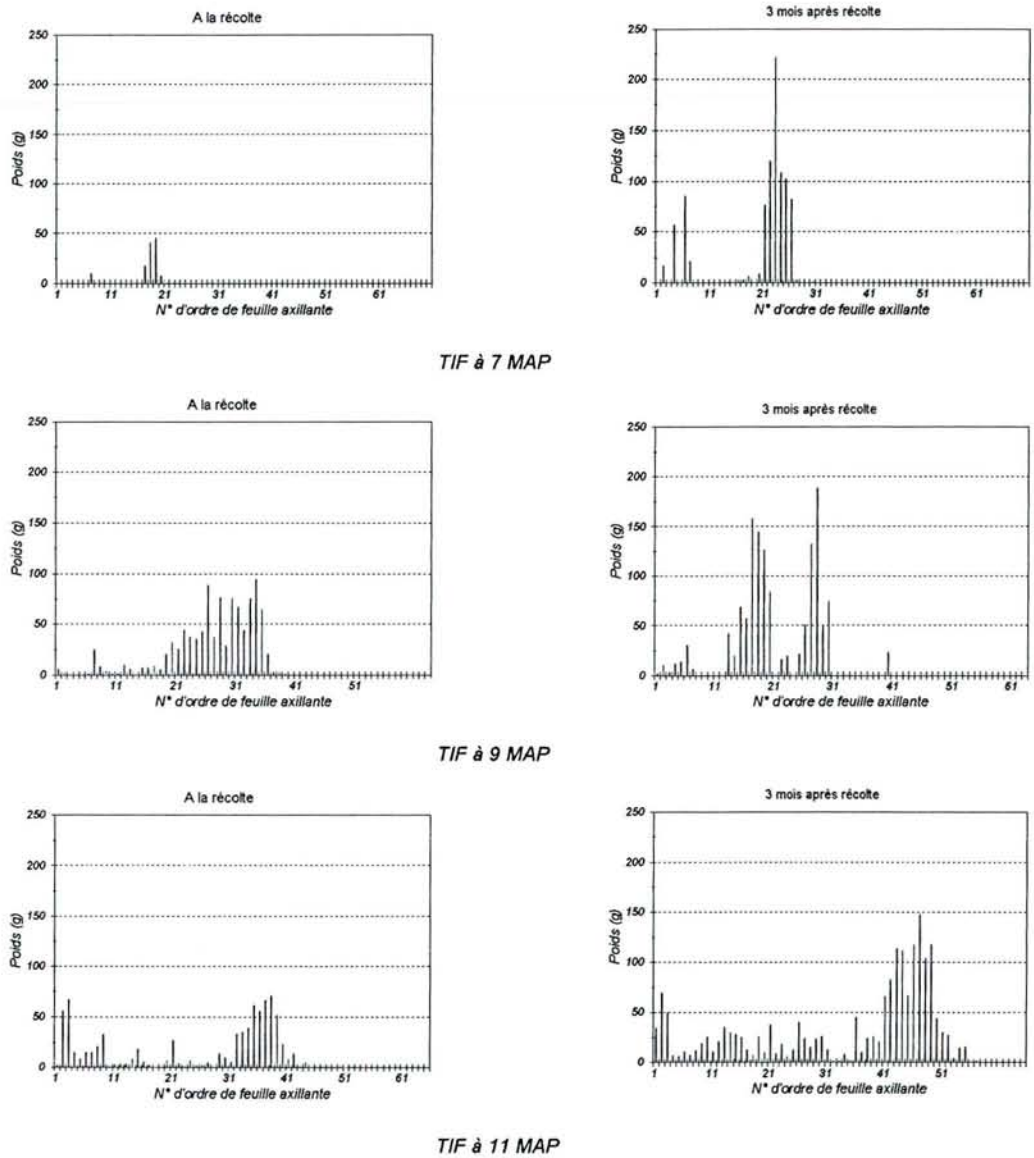
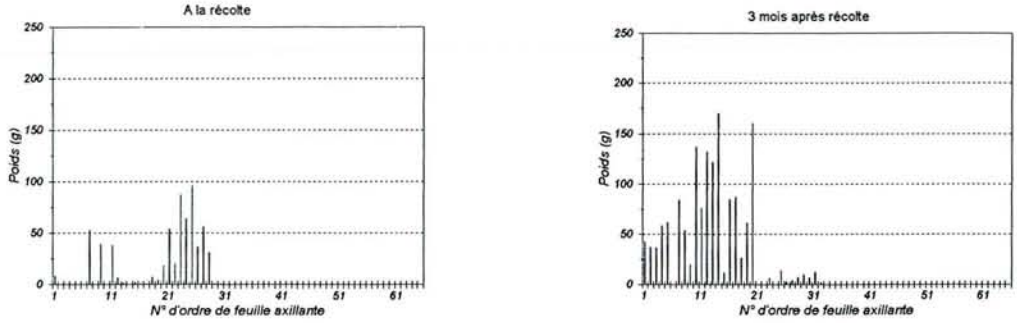


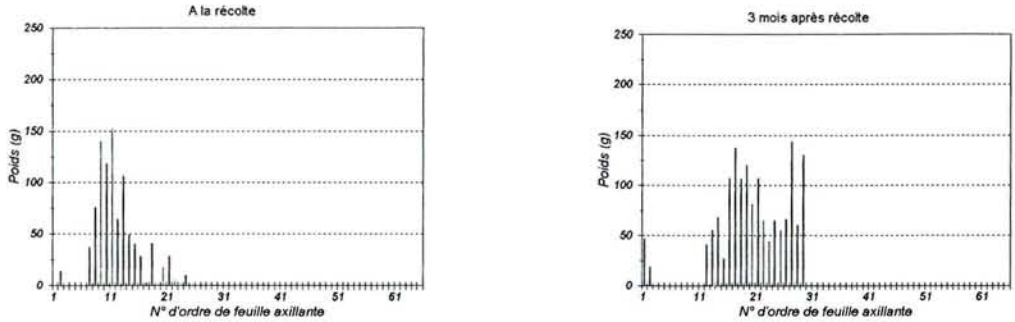
Figure 62 : Poids en matière fraîche atteint par des rejets du cultivar "QV" pour une plantation de juin 1993 à BPL.

Cultivar "CL" plantation de février 1994

TIF à 8 MAP



(a) Plantation de février 1994 à BPL.



(b) Plantation de février 1994 au GTP.

Figure 63 : Poids en matière fraîche atteint par des rejets du cultivar "QV" avec TIF à 8 MAP.

Figure 64 : Sections longitudinales de tiges de plantes du cultivar "CL", montrant la profondeur du gougeage et le niveau d'insertion des cayeux formés après intervention.

a : gougeage superficiel
b : gougeage profond

Figure 65 : Plants du cultivar "QV" montrant la formation des cayeux 4 mois après la décapitation.

(a)

(b)

Figure 66 : Plants du cultivar "CL" dont les feuilles ont été régulièrement rabattues avec en arrière plan des plantes témoins (a), et celles du cultivar "QV" ayant subi le même traitement mais qui sont présentées après arrachage (b).

Figure 67 : Plants du traitement rabattage foliaire montrant la formation de rejets ; Plants du cultivar "CL" n'ayant pas fleuri (a) et en floraison naturelle à 17 MAP (b). Plants du cultivar "QV" n'ayant pas fleuri (c), en floraison naturelle (d), et à 3 mois après l'apparition de l'inflorescence (e).

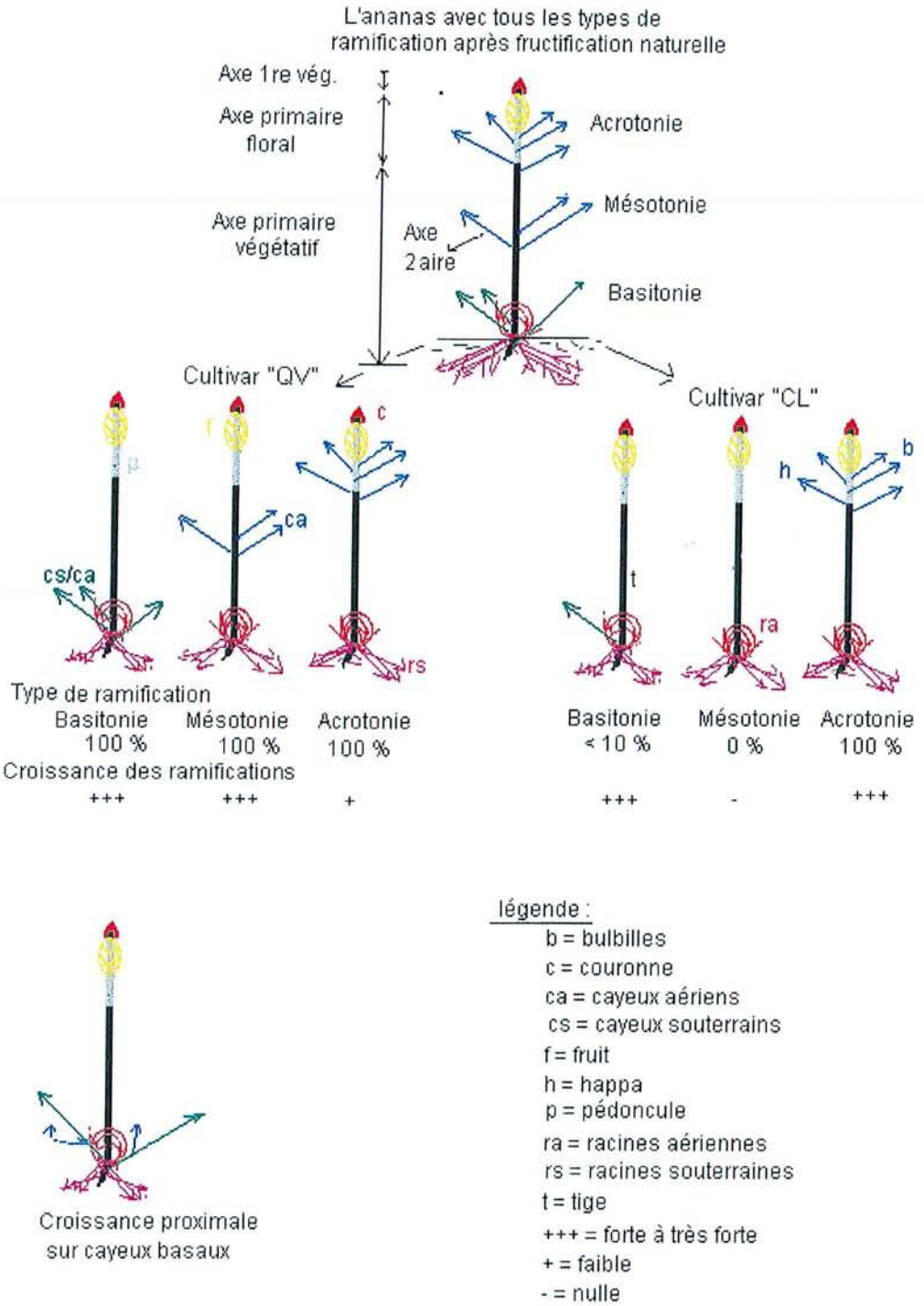


Figure 68 : Les différents types de ramification et leur potentiel de croissance chez les cultivars "QV" et "CL".

ANNEXES

Annexe 1

LES TECHNIQUES EMPLOYÉES DANS LA CONDUITE DE CULTURE

1. Préparation de sol et plantation

Pour chaque parcelle, la préparation du sol a consisté en un labour et un nivellement à l'aide d'un pulvérisateur à disque suivis de la confection manuelle des billons.

Le sol des billons a été désinfecté au Némacur (Phénamiphos) contre les nématodes, à raison de 15 g par plant. Un herbicide constitué d'un mélange de 80 g Karmex (Diuron) et de 80 g d'Hyvar X (Bromacil) pour 20 l d'eau, et une fumure de fond composée de :

- chaux magnésienne 5.7 g/plant
- sulfate de potasse (50 %) 5.0 g /plant
- urée (46 %) 3.5 g/plant
- phosphate naturel (P=12.6 % ; Ca = 29 %) 3.5. g/plant, ont été incorporés aux billons.

Un film de polyéthylène noir 80 microns d'épaisseur est ensuite posé pour couvrir les billons.

2. Préparation des cayeux et plantation

La préparation des cayeux avant plantation a consisté à les trier selon les calibres retenus. Puis à les désinfecter par trempage pendant quelques secondes dans un bain composé d'un fongicide (l'Alliette Phosethyl-Al) contre le phytophtora et d'un insecticide (le Basudine -Diazinon) contre les cochenilles (responsables du wilt) et les fourmis (doses de 300 g de chacun des produits pour 100 l d'eau). Les cayeux ont ensuite été plantés au travers de trous pratiqués dans le film de polyéthylène. Un passage de vérification du bon ancrage des cayeux a été effectué une semaine plus tard.

3. L'entretien des cultures

L'entretien a consisté à faire les opérations suivantes :

- apports mensuels de fumure dès le troisième mois après la plantation (MAP) jusqu'à un mois avant l'induction florale. On a appliqué par pulvérisation foliaire environ 60 ml par plant d'une solution composée de 3 kg d'urée (46 %), 5 kg de sulfate de potasse (50 %) et 200 g de Fertilon combi pour 100 l d'eau.
- application occasionnelle de Basudine (pour lutter contre les cochenilles et les fourmis) par on ajout de 150 g à la fumure.
- après les passages cycloniques, traitement à l'Alliette pour prévenir les attaques de phytophtora.
- désherbage régulier (sur billons : sarclage ; sur interbillons : sarclage et application d'herbicide - Karmex + Hyvar X).

ANNEXE 2 -SELECTION DU PLANT MODEL

DEVELOPPEMENT DES BOURGEONS AXILLAIRES

Traitement TIF à 9 MAP

(a) Cultivar : "CL" / Plantation : juin, 1993 / Parcelle : BPL

75 jours après TIF

PLANT	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	MOY	ECT	ppd-	ppd+
N°Feuille	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg			
1			2				2		2	2	2	0	2	2
2		2	2		2	2	2	2	2	2	2	0	2	2
3	2		2		2		2	2	2	4	2,286	0,756	1,53	3,042
4		2	2	2		2	2	2	2	4	2,25	0,707	1,543	2,957
5	2		2	2		2	4	4	4	2	2,75	1,035	1,715	3,785
6	2	2		2	2	2	2	4	4	4	2,667	1	1,667	3,667
7		2	2	2		4	2	2	2	4	2,5	0,926	1,574	3,426
8		2	2	4	2	4	2	2	2	2	2,444	0,882	1,563	3,326
9	2	2	2			4	2	2	2	2	2,25	0,707	1,543	2,957
10	2	2		2	2	4	2	2	3	4	2,556	0,882	1,674	3,437
11	2	3	2	2	2	2	3	3	3	2	2,4	0,516	1,884	2,916
12	2	3	2	2	2	3	2	3	3	2	2,4	0,516	1,884	2,916
13	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2,1	0,316	1,784	2,416
14	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2,1	0,316	1,784	2,416
15	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2,1	0,316	1,784	2,416
16	2	2	2	2	2	4	2	4	3	3	2,6	0,843	1,757	3,443
17	2	2	2	2	2	2	3	2	4	3	2,4	0,699	1,701	3,099
18	2	2	2	3	2	2	2	2	4	3	2,4	0,699	1,701	3,099
19	2	2	2	2	2	2	2	2	4	3	2,3	0,675	1,625	2,975
20	2	2	2	2	2	2	2	2	2	4	2,2	0,632	1,568	2,832
21	2	2	2	2	2	2	2	2	2	4	2,2	0,632	1,568	2,832
22	2	2	2	3	2	2	2	2	2	4	2,3	0,675	1,625	2,975
23	2	2	2	2	2	1	2	2	2	4	2,1	0,738	1,362	2,838
24	2	2	2	2	2	1	2	2	2	4	2,1	0,738	1,362	2,838
25	2	2	2	2	2	1	2	2	2	4	2,1	0,738	1,362	2,838
26	2	2	2	2	2	1	2	2	2	4	2,1	0,738	1,362	2,838
27	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1,9	0,316	1,584	2,216
28	2		2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2
29	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2
30	2	2	2	2		2	2	2	2	2	2	0	2	2
31	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1,7	0,483	1,217	2,183
32	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1,7	0,483	1,217	2,183
33	2	1	2	1	2	2	1	1	1	2	1,5	0,527	0,973	2,027
34	2	1	2	1	2	2	1	1	1	2	1,5	0,527	0,973	2,027
35	1	1	1	1	2	2	1	1		2	1,333	0,5	0,833	1,833
36	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1,2	0,422	0,778	1,622
37	1	1	1		2	1	1	1	1	1	1,111	0,333	0,778	1,444
38	1	1	1	1	2	1	1	1		1	1,111	0,333	0,778	1,444
39	1	1	1		2	1	1	1	1	1	1,111	0,333	0,778	1,444
40	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
41	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	0	1	1
42	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
43	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
44	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
45		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
46			1	1	1	1	1	1	1		1	0	1	1
47				1	1		1	1	1		1	0	1	1
48				1	1	1	1		1		1	0	1	1
49				1	1		1	1	1		1	0	1	1
50				1		1	1	1			1	0	1	1
51				1		1	1				1	0	1	1
52						1	1				1	0	1	1
53						1					1			
54						1					1			
55						1					1			
56						1					1			
57						1					1			
58						1					1			
59														
60														
61														
62														
63														
64														
65														

											MOYEN
Nbre Brg	39	41	44	**45**	42	54	52	48	47	45	45,7
%type0	0,000	0,000	0,000	**0,000**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0
% type1	0,256	0,366	0,273	**0,378**	0,214	0,481	0,423	0,354	0,362	0,200	0,331
% type2	0,744	0,585	0,727	**0,556**	0,786	0,407	0,500	0,521	0,447	0,422	0,569
% type3	0,000	0,049	0,000	**0,044**	0,000	0,019	0,058	0,063	0,085	0,111	0,043
% type4	0,000	0,000	0,000	**0,022**	0,000	0,093	0,019	0,063	0,106	0,267	0,057
% type5	0,000	0,000	0,000	**0,000**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0
% type6	0,000	0,000	0,000	**0,000**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0
vérif	1	1	1	**1**	1	1	1	1	1	1	1
Ecart²	0,041	0,005	0,033	**0,004**	0,065	0,051	0,015	0,003	0,020	0,087	
% type0	0,000	0,000	0,000	**0,000**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
% type1	0,006	0,001	0,003	**0,002**	0,014	0,023	0,009	0,001	0,001	0,017	
% type2	0,030	0,000	0,025	**0,000**	0,047	0,026	0,005	0,002	0,015	0,022	
% type3	0,002	0,000	0,002	**0,000**	0,002	0,001	0,000	0,000	0,002	0,005	
% type4	0,003	0,003	0,003	**0,001**	0,003	0,001	0,001	0,000	0,002	0,044	
% type5	0,000	0,000	0,000	**0,000**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
% type6	0,000	0,000	0,000	**0,000**	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	

Brg	Nb. de bourgeons (1 - 5)/rejets(6) et feuilles										Total	Moy	%
0	0	0	0	**0**	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brg 1	10	15	12	**17**	9	26	22	17	17	9	154	15,4	33,7
Brg 2	29	24	32	**25**	33	22	26	25	21	19	256	25,6	56,02
Brg 3	0	2	0	**2**	0	1	3	3	4	5	20	2	4,376
Brg 4	0	0	0	**1**	0	5	1	3	5	12	27	2,7	5,908
Brg 5	0	0	0	**0**	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brg 6	0	0	0	**0**	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Feuille	39	41	44	**45** pmod.	42	54	52	48	47	45	457	45,7	100

ANNEXE 2 -SELECTION DU PLANT MODEL

DEVELOPPEMENT DES BOURGEONS AXILLAIRES

(b) Cultivar : "QV " / Plantation : juin, 1993 / Parcelle : BPL

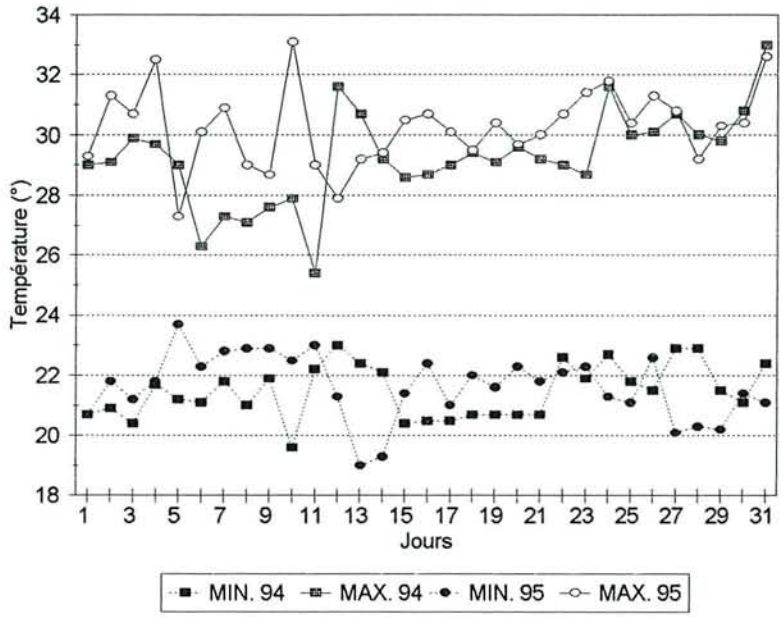
Traitement TIF à 9 MAP

75 jours après TIF

PLANT	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	MOY	ECT	ppd-	ppd+
N°Feuille	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg	Brg			
1	2	5	6	2	2	6	2		5	6	4	1,936	2,064	5,936
2		5	4	5	2	4	2		2	6	3,75	1,581	2,169	5,331
3	2	6	4	6	6	6	2		4	6	4,667	1,732	2,935	6,399
4	6	5	6	6	5	6	6	5	2	6	5,3	1,252	4,048	6,552
5	4	6	4	6	6	4	6	4	6	2	4,8	1,398	3,402	6,198
6	6	5	6	6	5	5	6	5	5	6	5,5	0,527	4,973	6,027
7	6	5	4	6	6	4	6	5	6	6	5,4	0,843	4,557	6,243
8	6	5	6	6	6	4	5	5	6	2	5,1	1,287	3,813	6,387
9	6	5	5	6	5	4	4	5	4	2	4,6	1,174	3,426	5,774
10	6	5	6	6	6	4	4	6	6	6	5,5	0,85	4,65	6,35
11	6	5	5	6	4	4	4	6	6	5	5,1	0,876	4,224	5,976
12	6	5	5	6	4	4	5	5	6	6	5,2	0,789	4,411	5,989
13	6	5	5	6	4	4	6	5	6	6	5,3	0,823	4,477	6,123
14	6	5	5	6	5	4	6	4	5	6	5,2	0,789	4,411	5,989
15	6	5	5	6	5	4	5	4	6	6	5,2	0,789	4,411	5,989
16	6	5	5	6	6	4	6	2	6	6	5,2	1,317	3,883	6,517
17	6	6	5	6	6	4	4	4	6	6	5,3	0,949	4,351	6,249
18	6	4	5	6	6	4	5	4	6	6	5,2	0,919	4,281	6,119
19	6	6	5	6	6	5	6	4	5	6	5,5	0,707	4,793	6,207
20	6	6	5	6	6	5	5	4	6	6	5,5	0,707	4,793	6,207
21	6	5	5	6	6	5	6	4	6	6	5,5	0,707	4,793	6,207
22	6	6	6	6	6	6	6	4	6	6	5,8	0,632	5,168	6,432
23	6	6	6	6	6	5	5	4	6	6	5,6	0,699	4,901	6,299
24	6	5	6	6	6	5	5	4	6	6	5,5	0,707	4,793	6,207
25	6	5	6	6	6	5	5	4	6	6	5,5	0,707	4,793	6,207
26	6	6	6	6	6	5	5	4	5	6	5,5	0,707	4,793	6,207
27	6	6	6	6	6	5	4	4	6	6	5,5	0,85	4,65	6,35
28	6	6	6	6	6	5	4	4	6	6	5,5	0,85	4,65	6,35
29	6	5	6	6	6	4	4	4	6	6	5,3	0,949	4,351	6,249
30	6	5	6	6	5	4	4	4	5	6	5,1	0,876	4,224	5,976
31	6	4	6	6	5	2	4	4	5	6	4,8	1,317	3,483	6,117
32	6	4	6	5	4	2	4	5	5	6	4,7	1,252	3,448	5,952
33	6	5	6	5	4	2	4	5	5	6	4,8	1,229	3,571	6,029
34	6	4	5	6	4	2	4	5	5	6	4,7	1,252	3,448	5,952
35	6	4	5	5	4	2	2	5	5	6	4,4	1,43	2,97	5,83
36	6	4	5	5	4	2	2	5	5	6	4,4	1,43	2,97	5,83
37	6	4	5	5	4	2		5	4	6	4,556	1,236	3,32	5,792
38	6	4	5	5	2			4	4	6	4,5	1,309	3,191	5,809
39	5	4	5	5	4			4	4	6	4,625	0,744	3,881	5,369
40	5	4	4	5	2			4	4	6	4,25	1,165	3,085	5,415
41	5	4	4	6	2			4	4	6	4,375	1,302	3,073	5,677
42	5	4	4	5	2			2	4	6	4	1,414	2,586	5,414
43	5		4	5				2	4	6	4,333	1,366	2,967	5,7
44	5	2	4	5				1	4	6	3,857	1,773	2,084	5,63
45	5	2	4	5				1	1	6	3,429	2,07	1,358	5,499
46	5		2					1	1	6	3	2,345	0,655	5,345
47	5		4	4						6	4,75	0,957	3,793	5,707
48	5		4						1	6	4	2,16	1,84	6,16
49	5		2							6	4,333	2,082	2,252	6,415
50	4									5	4,5	0,707	3,793	5,207
51	4									5	4,5	0,707	3,793	5,207
52	5									5	5	0	5	5
53	4									5	4,5	0,707	3,793	5,207
54	5									5	5	0	5	5
55	4									5	4,5	0,707	3,793	5,207
56	4									5	4,5	0,707	3,793	5,207
57										5	5			
58										6	6			
59										6	6			
60										4	4			
61										4	4			
62										6	6			
63										4	4			
64										4	4			
65										1	1			
											MOYEN.			
Nbre Brg	55	44	49	46	42	37	36	43	47	65	46,4			
%type0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0			
% type1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,070	0,064	0,015	0,015			
% type2	0,036	0,045	0,041	0,022	0,143	0,189	0,139	0,070	0,043	0,046	0,077			
% type3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0			
% type4	0,109	0,273	0,245	0,022	0,238	0,432	0,333	0,512	0,213	0,062	0,244			
% type5	0,236	0,455	0,367	0,283	0,167	0,270	0,250	0,302	0,255	0,138	0,272			
% type6	0,618	0,227	0,347	0,674	0,452	0,108	0,278	0,047	0,426	0,738	0,392			
vérif	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
Ecart²	0,073	0,062	0,013	0,132	0,019	0,129	0,025	0,195	0,006	0,173				
% type0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000				
% type1	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,002	0,000				
% type2	0,002	0,001	0,001	0,003	0,004	0,013	0,004	0,000	0,001	0,001				
% type3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000				
% type4	0,018	0,001	0,000	0,049	0,000	0,036	0,008	0,072	0,001	0,033				
% type5	0,001	0,033	0,009	0,000	0,011	0,000	0,001	0,001	0,000	0,018				
% type6	0,051	0,027	0,002	0,080	0,004	0,080	0,013	0,119	0,001	0,120				

Brg	Nb. de bourgeons (1 - 5)/rejets(6) et feuilles										Total	Moy	%
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brg 1	0	0	0	0	0	0	0	3	3	1	7	0,7	1,394
Brg 2	2	2	2	1	6	7	5	3	2	3	33	3,3	6,574
Brg 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brg 4	6	12	12	1	10	16	12	22	10	4	105	10,5	20,92
Brg 5	13	20	18	13	7	10	9	13	12	9	124	12,4	24,7
Brg 6	46	13	26	31	19	4	10	2	24	58	233	23,3	46,41
Feuilles	67	47	58	46	42	37	36	43	51	75	502	50,2	100
									pmod.				

ANNEXE 3



Annexe 3: Températures maxima et minima absolues pour le mois de janvier 1994 et 1995 à BPL.

Source : Météo CIRAD, Ligne Paradis.

BIBLIOTHEQUE * UNIVERSITE NANCY 1 SCIENCES

Université HENRI POINCARÉ NANCY 1

Nom : MAERERE

Prénom : Amon Petro

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARE, NANCY-I

en BIOLOGIE VÉGÉTALE

BIBLIOTHÈQUE UNIVERSITÉ NANCY 1 SCIENCES

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 10 JUIN 1996 UHP 36

Le Président de l'Université

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ, NANCY 1 LE PRÉSIDENT FINANCES

3C-F9

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ · NANCY 1
24-30, rue Lionnois B.P.3069 54013 Nancy cedex
Tél : 83 32 81 81 Fax : 83 32 95 90
Adresse électronique : _____ @presn1.u-nancy.fr

Impression CT2I
2, avenue Jean Jaurès
54500 Vandoeuvre
83 51 57 57
Nancy – Juin 1996