

Communauté française de Belgique

FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE

GEMBLoux

**Cartographie de la biomasse sèche
structurale et des sucres de réserve du
manguier et leurs évolutions au cours du
cycle phénologique**

Travail de fin d'étude

2008-2009

Présenté par : Cotton Sandrine
Promoteur : Mr Normand. F
Président de jury : Mme Bodson. M
Membres du jury : Mr Brostaux. Y, Mr du Jardin. P et Mr Watillon. B

En vue de l'obtention du grade : Master bioingénieur Sciences Agronomiques

Options Biotechnologies et Horticulture

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux.

Le présent document n'engage que son auteur

Communauté française de Belgique

FACULTE UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE

GEMBLoux

**Cartographie de la biomasse sèche
structurale et des sucres de réserve du
manguier et leurs évolutions au cours du
cycle phénologique**

Travail de fin d'étude

2008-2009

Présenté par : Cotton Sandrine
Promoteur : Mr Normand. F
Président de jury : Mme Bodson. M
Membres du jury : Mr Brostaux. Y, Mr du Jardin. P et Mr Watillon. B

En vue de l'obtention du grade : Master bioingénieur Sciences Agronomiques

Options Biotechnologies et Horticulture

Remerciements

Tout d'abord, je tiens sincèrement remercier toute l'équipe du CIRAD de m'avoir permis d'effectuer ce stage dans les meilleures conditions.

Mes remerciements iront tout particulièrement à Mr Frédéric Normand pour la grande disponibilité dont il a fait preuve avant et pendant mon stage, pour son encadrement, ses conseils et la relecture de mon rapport.

Merci également à Madame Bodson dont le soutien et la coordination entre les différentes institutions ont permis la réalisation de ce travail.

Je remercie également Maman et Papa qui m'ont soutenue dans toutes mes décisions et qui m'ont encouragée dans mes démarches. Merci aussi pour toutes leurs heures fastidieuses de relecture.

Et sans oublier les copains, merci à Mathieu et Christophe pour l'ambiance exceptionnelle dans le bureau pendant toutes ces longues heures de travail, à mes colocataires favoris, Marie et Gabriel, et aux autres stagiaires, VCAT et thésards pour tous ces bons moments passés pendant ces six mois.

Résumé et mots-clés

Le manguiier présente un comportement alternant de floraison conduisant à une alternance de production. Ce comportement est attribué par certains à une alternance des réserves carbonées en lien avec leur forte mobilisation les années de forte production. L'hypothèse est que la floraison serait dépendante de la disponibilité en sucres.

Notre étude est réalisée au CIRAD et s'inscrit dans le projet de recherche ATP-Réserves. Celui-ci vise à étudier les réserves carbonées de différentes cultures tropicales dont le manguiier. Le but ultime en étudiant les dynamiques de mobilisation et de mise en réserve des ressources carbonées chez le manguiier, est de dégager des solutions pratiques au problème d'alternance.

La méthode utilisée demande dans un premier temps de déterminer un squelette de biomasse sèche structurale. Dans un deuxième temps, à partir du squelette et des teneurs en sucres mesurées (amidon, saccharose, fructose et glucose), les quantités de chaque sucre sont calculées dans chacun des compartiments. Plusieurs cas de figure de calcul de squelettes de biomasse sèche structurale sont envisagés. Les données de biomasse et de teneurs ont été prélevées au cours d'un cycle phénologique complet, à six dates différentes.

Les résultats obtenus mettent en évidence les compartiments de biomasse importante ainsi que leur composition en sucres. L'analyse des dynamiques des quantités de sucres montre qu'à l'échelle de l'arbre entier, la quantité totale de sucres et la quantité d'amidon ne diminuent pas au cours du cycle phénologique alors que l'année considérée (2002) est une année de forte production. Par contre, certains compartiments, comme les racines, ne comblent pas la consommation de leurs réserves. Si l'alternance est effectivement liée aux ressources carbonées, c'est davantage leur répartition entre les compartiments qui joue un rôle, plutôt que l'état global des réserves.

Manguiier - ressources carbonées – amidon – saccharose - alternance de floraison – biomasse sèche structurale

Summary and key words

The mango tree presents alternate flowering bearing which leads to alternate bearing. This alternate bearing is believed by some to be caused by alternate carbohydrate resources. These resources are intensely utilized during years of intense production. The hypothesis is that flowering depends on the availability of sugar.

Our study has been carried out at CIRAD and is part of the ATP-reserve research project. The aim of this project is to study the carbohydrate reserves of different tropical crops among which the mango tree. The ultimate purpose of this analysis of the dynamics of mobilization and storage of carbohydrate resources is to find practical solutions to the problem of alternate bearing.

The first step of our method was to determine a skeleton of structural dry biomass. The second step was to calculate the quantities of sugar present in each compartment based on the skeleton and the measured sugar concentrations (starch, sucrose, fructose and glucose). Several different scenarios of structural dry biomass skeleton measurements were considered. The biomass data and sugar concentrations were taken throughout a complete phenological cycle on six different dates.

Our results highlight the compartments that have the most important biomass and their sugar composition. The analysis of the sugar quantity dynamics shows that, on the scale of a tree, the total quantity of sugar and the amount of starch do not decrease during a phenological cycle, despite the fact that the year considered (2002) was a year of intense production. On the other hand, some compartments, for example the roots, don't make up for their reserve depletion.

If alternate bearing really is linked to carbohydrate resources, it is more a case of their distribution between the compartments playing a role rather than the global state of the reserves.

Mango – carbohydrate resources – starch – sucrose – alternate bearing – structural dry biomass

Table des matières

CHAPITRE I : REVUE DE LA LITTÉRATURE	1
I.1 LE MANGUIER.....	1
I.1.1 Classification	1
I.1.2 Historique et origine du manguiers.....	1
I.1.3 Caractéristiques botaniques	2
I.1.4 Exigences écologiques	3
I.1.4.1 Conditions de températures et d'humidité	3
I.1.4.2 Conditions de sol.....	3
I.1.5 Gestion du verger et itinéraire technique	3
I.1.5.1 Propagation et plantation.....	3
I.1.5.2 Fertilisation.....	4
I.1.5.3 Désherbage	4
I.1.5.4 Irrigation.....	4
I.1.5.5 Protection phytosanitaire	5
I.1.5.6 Taille	5
I.1.5.7 Récolte.....	6
I.1.6 Le cycle phénologique.....	6
I.2 PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION	8
I.2.1 Facteurs d'induction et d'initiation de la croissance	8
I.2.2 Le concept tri-factoriel.....	8
I.2.3 Les caractéristiques des trois facteurs.....	9
I.2.4 Facteurs internes et externes influençant la floraison du manguiers.....	9
I.2.5 Gestion de la floraison.....	10
I.3 ALTERNANCE DE FLORAISON ET ALTERNANCE DE PRODUCTION.....	11
I.3.1 Généralités sur l'alternance et divers exemples	12
I.3.2 Conditions et évènements déclencheurs de l'alternance.....	13
I.3.3 Mécanismes maintenant le cycle d'alternance.....	15
I.3.4 Gestion de l'alternance.....	16
I.3.5 Cas du manguiers.....	16
I.4 LES RESSOURCES CARBONÉES NON-STRUCTURALES.....	17
I.4.1 Généralités.....	17
I.4.1.1 L'amidon	17
I.4.1.2 Le saccharose	18
I.4.1.3 Le glucose et le fructose	18
I.4.1.4 Relations source-puits	18
I.4.2 Les ressources carbonées dans les arbres fruitiers.....	18
I.4.2.1 Le compartiment racinaire.....	19
I.4.2.2 Les arbres en régions tempérées	20
I.4.2.3 Les arbres en régions tropicales.....	20
I.4.3 Ressources carbonées et phénomène d'alternance.....	21
I.4.4 Le cas du manguiers.....	22
CHAPITRE II : PROBLÉMATIQUE ET EXPOSÉ DU SUJET	24
CHAPITRE III : MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	25
III.1 MODE OPÉRATOIRE	25
III.1.1 Matériel végétal	25
III.1.2 Calendrier d'échantillonnage.....	25
III.1.3 Les compartiments considérés dans cette étude.....	26
III.1.4 Mesures complémentaires.....	29
III.1.5 Détermination de la biomasse des compartiments.....	29
III.1.6 Préparation des échantillons à l'analyse des sucres	29
III.1.7 Analyses des sucres.....	29
III.2 CONSTRUCTION DES SQUELETTES	29
III.2.1 Corrections préalables à la détermination des squelettes	30
III.2.1.1 Estimation de la biomasse des racines fines.....	30
III.2.1.2 Estimation de la teneur moyenne en sucres des grosses racines.....	30
III.2.2 Construction des squelettes	30

III.2.2.1	Matière structurale et unités	31
III.2.2.2	Détermination des squelettes individuels	32
III.2.2.3	Construction des squelettes moyens par stade phénologique	36
III.2.2.4	Squelettes communs utilisés	37
III.2.2.5	Les compartiments temporaires	37
III.3	ANALYSE DES QUANTITES DE SUCRES	38
III.3.1	<i>Détermination des biomasses des sucres dans chaque compartiment</i>	38
III.3.2	<i>Analyse des biomasses des sucres</i>	41
III.3.2.1	Cartographie des quantités de sucres	41
III.3.2.2	Etude de la dynamique des quantités de sucres dans chaque compartiment	41
	CHAPITRE IV : RÉSULTATS ET DISCUSSION	42
IV.1	BIOMASSE SÈCHE STRUCTURALE	42
IV.1.1	<i>Cartographie de la biomasse sèche structurale</i>	42
IV.1.2	<i>Dynamique de la biomasse sèche structurale au cours du cycle phénologique</i>	43
IV.1.2.1	Dynamique de la biomasse sèche structurale de l'arbre entier	43
IV.1.2.2	Dynamique de la biomasse sèche structurale des différents compartiments au cours du cycle phénologique	45
IV.1.3	<i>Comparaison entre les deux types de squelettes communs</i>	47
IV.2	QUANTITÉS DE SUCRES	48
IV.2.1	<i>Cartographie des sucres chez le manguier</i>	49
IV.2.1.1	Cartographie de la somme des sucres chez le manguier	49
IV.2.1.2	Cartographie de l'amidon chez le manguier	50
IV.2.1.3	Cartographie du saccharose chez le manguier	51
IV.2.1.4	Cartographie du fructose et du glucose chez le manguier	51
IV.2.1.5	Cartographie des sucres dans les compartiments temporaires du manguier	52
IV.2.2	<i>Dynamique des quantités de sucres dans le squelette commun à tous les stades au cours du cycle phénologique</i>	53
IV.2.2.1	Evolution des différents sucres dans le manguier	53
IV.2.2.2	Regroupement des compartiments et évolution des groupes	57
IV.2.3	<i>Dynamique des quantités de sucres dans le squelette commun aux quatre premiers stades et aux deux derniers stades phénologiques au cours du cycle phénologique</i>	63
IV.2.3.1	Evolution des différents sucres dans le manguier	63
IV.2.3.2	Regroupement des compartiments et évolution des groupes	65
	CHAPITRE V : CONCLUSION ET PERSPECTIVES	72

Liste des abréviations

Rfi : racines fines

Rmo : racines moyennes

Rg : racines grosses

Piv : pivot

Sou : souche

Pg : porte-greffe

Trc : tronc

Char : charpentière

N1 : bois de niveau 1

N2 : bois de niveau 2

N3 : bois de niveau 3

UC : unité de croissance

UCn -1 : unité de croissance n-1

UCn : unité de croissance terminale

FN3 : feuilles du bois de niveau 3

FUCn-1 : feuilles des UCn-1

FUCn : feuilles des UCn

Liste des figures

Figure 1: cycle phénologique du manguiier sur l'île de la Réunion-----	6
Figure 2 : répartition de la biomasse sèche structurale entre les compartiments racinaire et aérien -----	42
Figure 3: cartographie de la biomasse sèche structurale-----	43
Figure 4: évolution de la biomasse structurale des compartiments racinaires au cours du cycle phénologique---	45
Figure 5: évolution de la biomasse structurale des compartiments N1, N2 et N3-----	46
Figure 6: évolution de la biomasse structurale des feuilles au cours du cycle phénologique-----	46
Figure 7 : comparaison des évolutions de la biomasse sèche structurale des deux squelettes communs -----	47
Figure 8: répartition de la biomasse totale des sucres en les compartiments aérien et racinaire -----	49
Figure 9: biomasse totale des sucres dans les différents compartiments à chaque stade phénologique -----	50
Figure 10: quantité d'amidon dans les différents compartiments-----	50
Figure 11: quantité de saccharose dans les différents compartiments -----	51
Figure 12: quantités totales de fructose et glucose dans les différents compartiments -----	51
Figure 13: quantités de sucres dans les compartiments temporaires-----	52
Figure 14 : évolution de la totalité des sucres étudiés dans le squelette permanent, avec et sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique -----	54
Figure 15: évolution de l'amidon dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique -----	55
Figure 16 : évolution du saccharose dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique -----	55
Figure 17: dynamique des quantités de fructose et de glucose dans le squelette permanent au cours du cycle phénologique-----	56
Figure 18: dynamique du fructose et du glucose dans le squelette + les compartiments temporaires au cours du cycle phénologique-----	56
Figure 19 : dynamiques de l'amidon du groupe 1 et 7 – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey) -----	58
Figure 20: dynamique du saccharose pour chacun des groupes – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey) ----	61
Figure 21: dynamique du fructose et du glucose dans le groupe 6 - les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey) -	62
Figure 22: évolution de la totalité des sucres étudiés dans le squelette permanent, avec et sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique -----	63
Figure 23: évolution de l'amidon dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique -----	64
Figure 24: évolution du saccharose dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique -----	65
Figure 25: dynamique de l'amidon pour chacun des groupes significatifs – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey)-----	67
Figure 26: dynamique du saccharose pour chacun des groupes – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey) ----	69
Figure 27: dynamiques significatives des groupes pour le fructose et le glucose -----	71

Liste des tableaux

Tableau 1 : principaux ravageurs et principales maladies du manguier	5
Tableau 2: dates des prélèvements, arbres analysés et niveau attendu des réserves en sucres	25
Tableau 3: les différents compartiments considérés dans cette étude	26
Tableau 4: biomasse sèche structurale totale de l'arbre et des différents compartiments de chaque manguier analysé.....	44
Tableau 5: biomasses sèches structurales des compartiments des squelettes communs (kg).....	48
Tableau 6: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique de l'amidon	57
Tableau 7 : regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du saccharose	59
Tableau 8 : regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du fructose et du glucose.....	61
Tableau 9: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique de l'amidon	66
Tableau 10: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du saccharose	68
Tableau 11: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du fructose et du glucose.....	70

Chapitre I : Revue de la littérature

I.1 Le manguier

I.1.1 Classification

La mangue appartient à la famille des *Anacardiaceae* (classe des Dicotylédones, sous-classe des Archichlamydées, ordre des Sapindales, sous-ordre des Anacardiinées) qui comprend près de 73 genres botaniques et 850 espèces. Les principales espèces de cette famille sont tropicales.

Outre le manguier, le pistachier et l'anacardier comptent parmi cette même famille. Quelques espèces sont cependant tempérées (Bompard and Schnell, 1997).

Les espèces sont cultivées pour leurs fruits mais également pour leur bois, leur gomme, leur résine, leur cire, leur térébenthine ou encore leurs tannins. D'autres sont uniquement ornementales. (Bompard and Schnell, 1997)

La mangue, sujet de ce travail, fait partie du genre *Mangifera* qui regroupe plusieurs espèces. Néanmoins, une seule est cultivée. *Mangifera indica* L. regroupe une multitude de variétés offrant des caractéristiques différentes concernant la forme du fruit, son calibre, sa coloration, sa période de production et son aspect ainsi que les caractéristiques de sa chair. (Bompard and Schnell, 1997)

Les cultivars sont divisés en deux groupes principaux : les monoembryonnés et les polyembryonnés.

Les graines des cultivars monoembryonnés contiennent un embryon zygotique, tandis que les polyembryonnés en comptent un ou plusieurs. Dans ce deuxième type un seul embryon est zygotique, les autres dérivant directement des tissus maternels, généralement le nucelle. Ces deux types se différencient également par leur centre de diversité. Le monoembryonné, aussi appelé le type Indien, est originaire des zones subtropicales de l'est et du nord-est de l'Inde ainsi que de la Birmanie (Mathews and Litz, 1992). Le type polyembryonné croît dans les régions tropicales, plus chaudes et plus humides, et vient du Sud-Est asiatique comprenant l'ex-Indochine, la Thaïlande, la Malaisie, l'Indonésie et les Philippines (Mukherjee, 1997 ; Mathews and Litz, 1992).

I.1.2 Historique et origine du manguier

Le centre d'origine du genre *Mangifera* est incontestablement le Sud-Est asiatique en ceci démontré par la multitude de variétés qui s'y trouvent ainsi que le nombre élevé d'anciens noms utilisés par les populations locales, notamment en Sanskrit. Selon Helena Mathews et Richard E. Litz (1992), le centre de diversité du génome serait l'île de Bornéo.

Le centre d'origine de la mangue, *Mangifera indica*, est lui plus discuté. La mangue serait apparue pour la première fois à la période du Quaternaire dans l'Archipel Malais. D'autres pensent qu'elle est originaire de l'Inde d'où elle se serait étendue vers le Sud-Est asiatique et ensuite vers l'Afrique et le Nouveau Monde, ce grâce au commerce et aux grandes explorations. Helena Mathews et Richard E. Litz (1992) définissent deux centres de diversité de la mangue, la région indo-birmane et le Sud-Est asiatique.

A partir d'études moléculaires, il semble que le manguier ait évolué à l'intérieur d'une large zone comprenant le nord-ouest de la Birmanie, le Bangladesh et le nord-est de l'Inde (Mukherjee, 1997).

Le manguiier a commencé à être cultivé en Inde, il y a 4000 ans. A cette époque, les fruits étaient petits et peu charnus. La sélection a permis d'obtenir la grande variabilité de fruits que nous connaissons aujourd'hui. Le manguiier et ses fruits ont commencé à être dispersés hors des centres de domestication à partir du XV^{ième} et XVI^{ième} siècles par l'intensification et l'étendue des relations commerciales à travers le monde.

I.1.3 Caractéristiques botaniques

L'arbre

Le manguiier peut atteindre une hauteur de 30 à 40 m et vivre une centaine d'années. Le diamètre du tronc varie entre 60 et 120cm. Il a un feuillage persistant. Son architecture suit le modèle de Scaronne (Sukonthasing et al, 1991). L'écorce est gris-brun et fissurée longitudinalement.

Le système racinaire

Le système racinaire est pivotant et fasciculé. Le pivot est assez long. A la surface, le chevelu racinaire est dense. (Sukonthasing et al, 1991) Les racines sont suffisamment profondes pour assurer l'alimentation en eau pendant la saison sèche.

Les feuilles

Les feuilles sont simples et implantées en spirale sur la branche. La taille et la forme sont variables.

Elles sont elliptiques à lancéolées (8-40cm x 2-10cm). Jeunes, les feuilles sont habituellement rougeâtres, l'âge les rendant vert foncé à maturité. Leur surface est brillante. Cet aspect est donné par la cuticule épaisse et cireuse. Le sommet est pointu et le bord est souvent ondulé mais ce n'est cependant pas une généralité chez tous les cultivars. (Sukonthasing et al, 1991)

Les feuilles peuvent rester fonctionnelles pendant plusieurs années, 3 à 4 ans, avant de tomber.

L'inflorescence et la fleur

L'inflorescence est une panicule terminale rigide et érigée. Elle est fortement ramifiée et densément fleurie. Elle mesure jusqu'à 60 cm de longueur. Elle peut compter des milliers de petites fleurs de 5 à 10 mm de diamètre. Les fleurs sont soit mâles soit hermaphrodites. Les deux types peuvent se trouver sur la même inflorescence. Le rapport entre les deux types dépend fortement des conditions de l'environnement et de facteurs cultureux.

Les fleurs ont 4 à 5 étamines. Souvent, une seule est fertile. Le stigmate est central. Sa période de réceptivité au pollen est assez courte et se limite aux périodes matinales et nocturnes. La pollinisation se fait principalement via les insectes mais également par le vent. Les sépales et pétales sont au nombre de 5. Les fleurs sont vert-jaune. (United Nations Conference on Trade & Development, 2003 ; Sukonthasing et al, 1991) Néanmoins, la couleur des fleurs est une caractéristique du cultivar. Elles peuvent être roses ou blanches.

Le fruit

Les mangues sont des drupes charnues. La forme, la taille et la couleur sont très variables selon le cultivar. Habituellement, elles sont oblongues-ovoïdes. La couleur de l'exocarpe peut être vert-jaune à rougeâtre. La partie comestible du fruit est le mésocarpe. Il est jaune-orange, fibreux ou non. L'endocarpe est mince, lignifié et fibreux. Il contient la graine qui est soit monoembryonnée, soit polyembryonnée. La mangue mûrit en 3-4 mois. Certains cultivars prennent jusqu'à 5 mois.

I.1.4 Exigences écologiques

I.1.4.1 Conditions de températures et d'humidité

Le manguiier vit en régions tropicales et subtropicales. La température optimale de croissance se situe entre 24 et 27°C. En régions tropicales, cela correspond à une altitude maximale de 600m. Au-delà, la température devient trop basse. (Sukonthasing et al, 1991)

Il faut un minimum de 15°C pour que la pollinisation soit effective (Chambre d'agriculture Réunion, 2002).

Les pluies varient entre 750 et 2500 mm/an dans les régions tropicales de production de mangues. Le manguiier supporte assez bien la sécheresse alors qu'il est plutôt sensible aux inondations et à l'asphyxie racinaire qu'elles provoquent. (Sukonthasing et al, 1991) En situations de production, une irrigation est cependant appliquée pendant la saison sèche et pendant la période de croissance des fruits afin de leur permettre une bonne croissance. Une interruption de l'irrigation est nécessaire pour éviter que la croissance végétative perdure et n'empêche la floraison. De plus, trop de pluies (>1500mm) rend les attaques fongiques extrêmement difficiles à gérer, surtout sur les inflorescences.

I.1.4.2 Conditions de sol

Le manguiier s'adapte à une large gamme de qualité de sol. Pour la production, un sol peu riche est préférable. Un sol riche en eau et en nutriments stimule la croissance végétative au détriment de la floraison et de la production de fruits.

La texture et la profondeur de sol doivent permettre un drainage suffisant et le développement du pivot.

Un pH basique affecte moins le développement qu'un pH acide. L'optimum se situe entre 5.5 et 7.

I.1.5 Gestion du verger et itinéraire technique

I.1.5.1 Propagation et plantation

Comme pour la plupart des arbres fruitiers, la propagation du manguiier est réalisée par greffage. Le greffage et les premiers mois d'élevage sont réalisés en pépinières. Le choix du porte-greffe dépend des conditions climatiques et édaphiques de l'endroit de culture. Ce choix a d'autant plus d'importance dans les régions soumises aux risques cycloniques.

Ainsi, à la Réunion, le porte-greffe conseillé est « Maison Rouge ». Son bon ancrage lui permet de résister à l'arrachement en cas de vents violents.

Les porte-greffes sont produits à partir de noyaux de mangues polyembryonnés afin d'obtenir une homogénéité génétique. Les noyaux sont semés la partie concave vers le bas. Le milieu de semis doit être suffisamment drainé et aéré. Les semences sont également traitées contre les agents fongiques, insectes, nématodes et acariens. Les plants sont repiqués une fois afin d'obtenir une taille suffisante. En effet, la réussite du greffage du plant de manguiier exige des plants suffisamment développés. Pour un taux de réussite élevé (>95%), le greffage est effectué au moment de la reprise de la végétation, en début de saison des pluies. (Bidima, 2006)

Avant la plantation, le sol doit être débarrassé des déchets de souches et de racines du verger précédent. En effet, ces débris végétaux favorisent le développement du pourridié. C'est une maladie des racines des végétaux ligneux. Ces agents fongiques provoquent la décomposition des tissus ligneux. En situation naturelle, ils sont en équilibre dans l'écosystème. En situation artificielle, comme un verger, ils peuvent causer la destruction totale de la culture. (Guillaumin, 2005)

La densité de plantation du manguiier atteint en moyenne 285 arbres/ha. Les distances de plantation sont en moyenne de 5x7 m. La plantation pendant la saison des pluies permet une meilleure reprise.

I.1.5.2 Fertilisation

Une analyse de sol préalable à l'installation du verger ainsi qu'une analyse annuelle des feuilles permettent de raisonner la fertilisation. Une fertilisation bien ajustée les premières années permet de diminuer, voire de supprimer, toute fertilisation du verger âgé d'une dizaine d'années. Cet âge atteint, le manguiier régénère sa propre matière organique et a un système racinaire capable de prélever les éléments nutritifs très profondément. Une fertilisation n'est alors, en général, plus nécessaire.

En culture de manguiers, l'azote est surtout apporté sous forme d'urée et le potassium sous forme de potasse. L'équilibre N-P-K à viser est de 4-1-4. Le phosphore est appliqué une seule fois, au moment de la floraison.

Dans la mesure où l'irrigation du manguiier est nécessaire, la ferti-irrigation est envisageable. Elle permet d'intervenir à tout moment dans la culture, de localiser les apports et de mieux contrôler les quantités apportées.

I.1.5.3 Désherbage

Le désherbage ne doit être réalisé que sous les arbres. L'inter-rang reste couvert afin de protéger le sol de l'érosion, de faciliter le passage dans les parcelles, de favoriser la porosité et diminuer le tassement ainsi que de limiter l'infiltration des molécules phytosanitaires. Le désherbage sera entretenu pendant la saison des pluies par fauchage.

Le désherbage peut être réalisé par binage mais endommage les nombreuses racines fines superficielles. Les molécules chimiques sont donc le plus souvent utilisées malgré les désavantages que l'on connaît. Il doit être raisonné en fonction de l'âge de la plantation et du moment d'application.

En plus de limiter le dessèchement du terrain, d'enrichir le sol en matière organique, le paillage des pieds du manguiier peut aussi être un moyen de limiter la prolifération d'adventices. Néanmoins, il favorise le développement de populations de rongeurs, vecteurs de la leptospirose et ravageurs des fruits, et de cratopus (coléoptères), ravageurs des feuilles. Le tronc doit aussi être aéré afin de ne pas favoriser la prolifération du pourridié.

I.1.5.4 Irrigation

Le manguiier étant cultivé en climat sec et chaud, une irrigation est nécessaire à l'installation du verger pour que celle-ci soit rapide. Comme déjà mentionné précédemment, l'irrigation permet par la suite de favoriser la croissance des fruits en saison sèche.

Avant l'entrée en production du manguiier, les 3 premières années d'installation du verger, l'irrigation est appliquée toute l'année en l'absence de pluies. Cela permet une bonne croissance végétative et une bonne absorption de la fumure.

Pendant les années de production, une période de repos végétatif marquée permet l'induction florale. Au plus cette période de stress est marquée, au plus la floraison sera groupée.

I.1.5.5 Protection phytosanitaire

Le tableau ci-après indique les principaux ravageurs et principales maladies présentes à la Réunion et causant des dégâts en culture de manguiers.

Tableau 1 : principaux ravageurs et principales maladies du manguiers

		feuilles	fleurs	fruits
Ravageurs		<ul style="list-style-type: none"> -cécidomie des feuilles (<i>Procontarinia matteiana</i> Kieffer & Cecconi) -punaise (<i>Lygus palus</i> Taylor) -thrips (<i>Scirtothrips aurantii</i> Faure, <i>Selenothrips rubrocinctus</i>) -cochenilles (<i>Icerya seychellarum</i>, <i>Coccus mangiferae</i>, <i>Aulacaspis tubercularis</i>, <i>Pseudaonidia tritiformis</i>, <i>Ceroplastes sp.</i>) - tétranyques (<i>Oligonychus mangiferus</i>) 	<ul style="list-style-type: none"> - cécidomie des fleurs (<i>Erosomyia mangifera</i> Felt) - punaise (<i>Lygus palus</i> Taylor) - thrips (<i>Scirtothrips aurantii</i> Faure, <i>Selenothrips rubrocinctus</i>) -cochenilles (<i>Icerya seychellarum</i>, <i>Coccus mangiferae</i>, <i>Aulacaspis tubercularis</i>, <i>Pseudaonidia tritiformis</i>, <i>Ceroplastes sp.</i>) 	<ul style="list-style-type: none"> - mouches des fruits (<i>Ceratis capitata</i>, <i>Ceratis rosa</i>, <i>Bactrocera zonata</i>) - thrips (<i>Scirtothrips aurantii</i> Faure, <i>Selenothrips rubrocinctus</i>) - cochenilles (<i>Icerya seychellarum</i>, <i>Coccus mangiferae</i>, <i>Aulacaspis tubercularis</i>, <i>Pseudaonidia tritiformis</i>, <i>Ceroplastes sp.</i>) - les tétranyques (<i>Oligonychus mangiferus</i>)
Maladies	fongiques	<ul style="list-style-type: none"> -oïdium (<i>Oidium mangiferae</i>) -anthracnose (<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.)) 	<ul style="list-style-type: none"> - oïdium (<i>Oidium mangiferae</i>) - anthracnose (<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.)) 	<ul style="list-style-type: none"> - anthracnose (<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> (Penz.))
	bactériennes	<ul style="list-style-type: none"> - bactériose (<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>Mangiferaeindicae</i>) 		<ul style="list-style-type: none"> - bactériose (<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>Mangiferaeindicae</i>)

La lutte contre ces problèmes phytosanitaires passe actuellement inévitablement par des traitements chimiques adaptés. Cependant, chacun des insectes cités a une faune auxiliaire associée utilisable pour maintenir un niveau de dégâts acceptable dans le verger.

I.1.5.6 Taille

En culture du manguiers, la taille est légère. La taille formative consiste à laisser quatre charpentières et, si possible, différées les unes des autres afin de renforcer l'arbre face aux vents.

Une taille d'entretien, quant à elle, permet de faciliter la gestion du verger. Les branches basses sont ôtées afin de permettre le passage dans les vergers et les différentes applications. Afin de faciliter la récolte, le développement vertical des arbres est aussi limité en supprimant les prolongements verticaux des branches principales. La densité de la canopée est aussi diminuée afin de permettre une meilleure pénétration des produits phytosanitaires et de diminuer la prise au vent. Cette taille a le désavantage de diminuer un peu la production.

Les travaux de taille sont réalisés une seule fois par an, après la période de production, à la fin de la récolte.

I.1.5.7 Récolte

La mangue est un fruit climactérique. Elle présente donc un pic de respiration accompagné d'une stimulation de la biosynthèse d'éthylène après la récolte. La maturation d'un fruit climactérique étant autonome, la récolte ne doit donc pas être réalisée à la maturité complète mais un peu avant. La difficulté pour les variétés peu colorées est de déterminer le point de coupe idéal celui-ci n'étant pas identifiable à la couleur. La pleine maturité est obtenue à température ambiante quelques jours après la récolte.

La période de récolte dépend de la variété, du climat, de l'altitude et des caractéristiques de sol. Néanmoins, la récolte débute environ 120 jours après la floraison.

I.1.6 Le cycle phénologique

Le cycle phénologique du manguier se divise en quatre grandes phases : la croissance végétative, le repos avant la floraison, la floraison et la croissance du fruit. Après la récolte, l'arbre entre dans une nouvelle phase de croissance végétative et la boucle est bouclée.

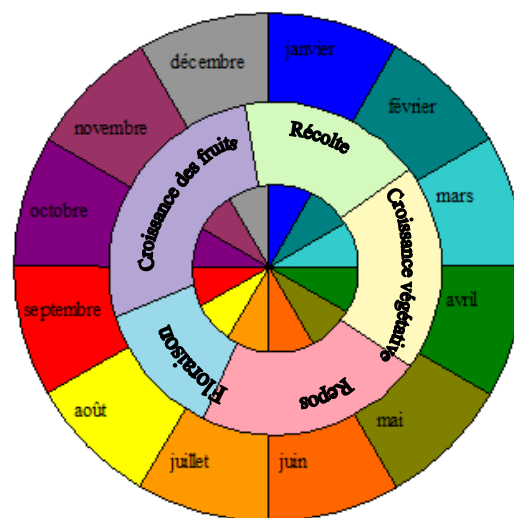


Figure 1: cycle phénologique du manguier sur l'île de la Réunion

1. *La croissance végétative*

La croissance du manguier n'est pas continue. Elle est rythmique. Les tiges croissent à partir des bourgeons apicaux ou latéraux avant de retrouver un état de repos. Chaque flush de croissance végétative donne une unité de croissance (notée UC). L'unité de croissance correspond donc à l'accroissement de la tige entre deux périodes de repos. Cette alternance de croissance et de quiescence peut avoir lieu plusieurs fois par année. Le nombre de reprises de croissance d'une tige est influencé par les conditions climatiques ainsi que par le cultivar. Elle a lieu 1 à 4 fois par an sur la même tige. Ce nombre semble être plus élevé chez les jeunes arbres que chez les arbres matures. (Davenport and Nùñez-Elisea, 1997)

La croissance n'est pas synchrone pour l'ensemble de la canopée, toutes les parties de la canopée ne croissant pas en même temps ni au même rythme. Néanmoins, les UC proches dans la typologie de l'arborescence ont en général un comportement semblable. (Davenport and Nùnez-Elisea, 1997)

Les feuilles sont généralement vertes mais peuvent être bronze, rougeâtres. Elles sont encore fines et tendres. La lignification les rend ensuite plus rigides. Une pousse végétative est considérée comme mature lorsqu'elle est vert foncé. Cela correspond à 2 à 3 mois d'âge. (Davenport and Nùnez-Elisea, 1997)

2. Le repos avant floraison

Cette phase de repos est un arrêt de croissance précédant la floraison. Cette période est nécessaire à l'initiation florale. L'arbre entre dans un état de quiescence pendant 2 à 4 mois. Les causes de cet arrêt sont les températures fraîches et la sécheresse.

3. La floraison

Les pousses végétatives proviennent de l'initiation de croissance des pousses en conditions plutôt chaudes. Ce sont les températures fraîches qui induisent les pousses reproductrices. Lorsque ces conditions ne sont pas rencontrées, la pousse reste végétative et ne porte que des feuilles. Une situation intermédiaire mène à la production de pousses mixtes, présentant à la fois des feuilles et des fleurs. (Davenport and Nùnez-Elisea, 1997) La température n'est pas le seul facteur déterminant le type de pousse, la disponibilité en eau et l'âge de la tige terminale (âge de la dernière unité de croissance en position terminale sur la branche avant l'initiation de la pousse) également. L'eau en quantité non-limitante favorise le développement végétatif. (Pongsomboon et al, 1997) A la même température, les pousses plus vieilles ont tendance à développer des pousses reproductrices (Davenport et al, 2006).

Des bourgeons se différencient en bourgeons floraux et donnent des inflorescences. Les fleurs sont pour la plupart mâles. Seul 1 à 30% des fleurs sont hermaphrodites et pourront donner les mangues. Certaines inflorescences ne donneront cependant pas de fruits. (S. Legros, 2005)

A la Réunion, la floraison comporte en général deux pousses florifères à un mois et demi d'intervalle. Certains arbres fleuriront principalement à la première pousse, d'autres à la seconde. Néanmoins, la floraison peut se dérouler en une, deux voire trois vagues.

4. La croissance du fruit

Le fruit ne peut se développer que si certaines conditions sont réunies : la bonne conformation de l'ovaire, une température supérieure à 15°C lors de la pollinisation et une bonne disponibilité du carbone. En effet, le glucose et le fructose servent de combustibles à la respiration et à la croissance des fruits (S. Legros, 2005).

Le taux de nouaison est en général très faible. Dans certaines situations, la pollinisation est un paramètre limitant le rendement. Cela ne semble pourtant pas être le cas à la Réunion. Lorsque la nouaison est plus élevée, il apparaît que le manguier ne peut mener la totalité de ses fruits jusqu'à maturité, la chute physiologique des fruits en croissance est alors plus importante. (S. Legros, 2005)

Le développement des mangues peut prendre 4 à 5 mois. A la Réunion la récolte est réalisée 120 jours environ après la floraison, ce qui correspond aux mois de décembre et janvier. (S. Legros, 2005)

I.2 Physiologie de la reproduction

La floraison des arbres fruitiers tempérés se déroule en quatre étapes : l'induction, l'évocation, l'initiation et le développement floral. Chez le manguier, l'induction et l'initiation ont lieu pratiquement en même temps. Les facteurs inducteurs de la floraison doivent être présents au moment de l'initiation des pousses. Lors de l'initiation, la nature des pousses n'est cependant pas complètement déterminée. Les différentes publications présentent donc l'initiation des pousses comme précédant l'induction florale. Les facteurs déclencheurs de ces phases sont différents et indépendants.

Ce chapitre décrit les conditions qui doivent être réunies afin que la floraison se fasse ainsi que les différents facteurs l'influençant. C'est le concept tri-factoriel. Il résume également une proposition de gestion de la floraison avancée par Davenport en 2007.

I.2.1 Facteurs d'induction et d'initiation de la croissance

Le moment et l'intensité de la floraison déterminent le moment et l'importance de la fructification.

L'initiation peut être stimulée par différents signaux : la taille, la défoliation, l'irrigation pendant la saison sèche, l'application de fertilisants, l'éthylène ou encore le passage de basses à hautes températures. (Davenport and Nùnez-Elisea, 1997 ; Davenport, 2007) Il en va de même lorsque l'azote et l'eau sont disponibles en abondance. (Davenport, 2007) Dans les bourgeons, l'initiation est gouvernée par le ratio entre les auxines provenant des feuilles et les cytokinines provenant des racines. (Davenport, 2007)

Le phénomène d'initiation de la croissance des pousses est complètement indépendant de l'induction. L'induction détermine quel type de pousse pourra se développer. Cette pousse sera soit végétative soit reproductrice soit mixte. Au moment de l'initiation des pousses les bourgeons ne sont pas prédéterminés. Un signal indépendant va en être responsable. Cette caractéristique différencie le manguier des arbres croissants en zones tempérées où le type de bourgeons est déterminé avant l'hiver précédant la floraison. (Davenport and Nùnez-Elisea, 1997 ; Davenport, 2007) L'induction est dirigée par l'interaction d'un promoteur floral dépendant de la température et d'un promoteur végétatif dépendant de l'âge de la pousse. (Davenport, 2007)

Le signal d'induction dépend de la température. Des températures basses induisent un développement de la pousse en système reproducteur, tandis que des températures plus hautes provoquent un développement végétatif. L'induction est réversible. Lorsque les températures changent d'inductrices à non inductrices ou inversement, la pousse devient mixte et développe des parties végétatives et reproductrices. (Davenport, 2007)

Les températures régissent l'induction en régions subtropicales où elles peuvent passer sous les 18°C. Ce seuil n'est pratiquement jamais atteint en régions tropicales. Ce paramètre y conditionne donc peu la floraison. En régions tropicales, elle a lieu sur les tiges ayant atteint un certain âge, au moins 4 mois. (Davenport et al, 2006) En effet, le promoteur végétatif diminuerait graduellement avec l'âge des feuilles et des bourgeons. L'induction est dirigée par les concentrations relatives du promoteur floral et végétatif. (Davenport, 2007)

I.2.2 Le concept tri-factoriel

Ce concept tri-factoriel est un modèle conceptuel développé par Kulkarni à partir des différentes connaissances, notamment au niveau hormonal, de la floraison du manguier (Kulkarni, 2002).

Pour la plupart des plantes, l'induction florale provient de l'environnement (longueur de jour, stress hydrique, température de vernalisation). Cet événement environnemental modifie l'équilibre entre des composés florigènes et antiflorigènes. Ces composés sont ensuite amenés jusqu'aux cellules du méristème où ils agissent. La floraison du manguier s'organise donc en un concept de trois facteurs : un promoteur de floraison, un inhibiteur de floraison et une activité méristématique dans le bourgeon. (Kulkarni, 2002) Jusqu'à présent, aucun composé florigène n'a été clairement isolé. (Davenport and Nunez-Elisea, 1997)

Chez le manguier, le site de production du stimulus floral se trouve au niveau des feuilles. Lorsqu'elles sont exposées à des températures fraîches inductives, elles synthétisent le stimulus qui migre jusque dans les bourgeons via le phloème et induit la floraison. Des branches complètement défoliées et annelées (suppression d'un anneau d'écorce de manière à supprimer le phloème et de garder le xylème intact) ne donnent que des pousses végétatives. Pour fleurir elles doivent être connectées, via le phloème, à des branches feuillées proches. Les feuilles sont aussi le lieu de synthèse du composé antiflorigène. Ce dernier serait des gibbérellines. (Davenport et al, 2006) En effet, une application exogène de GA₃ conduit à une inhibition de la floraison. (Kulkarni, 2002)

I.2.3 Les caractéristiques des trois facteurs

Le promoteur de floraison serait produit de manière cyclique dans les feuilles matures, tandis que l'inhibiteur serait produit pendant la phase végétative dans les feuilles immatures. Le promoteur de floraison est un élément déclencheur produit en réponse à un événement climatique. L'inhibiteur de floraison émane surtout des feuilles mais peut provenir d'autres parties de la plante. Quant aux cycles de production du promoteur floral, l'intervalle de temps entre deux est un facteur critique pour la floraison. (Kulkarni, 2002)

L'interaction entre le promoteur et l'inhibiteur de floraison amène à des pousses reproductrices, végétatives ou mixtes. L'activité du méristème dans le bourgeon est une nécessité pour que la floraison s'exprime. (Kulkarni, 2002)

Le promoteur et l'inhibiteur de floraison sont transmissibles par greffage. Le promoteur de floraison est véhiculé par le phloème. Il peut parcourir des distances d'environ 1m (Davenport et al, 2006) et permettre à une branche totalement défoliée de fleurir. Il a une durée de vie assez courte, de 6 à 10 jours (Davenport, 2007). Le promoteur ne peut donc pas être stocké dans le bourgeon, sa production doit être continue tout au long de la période de floraison pour permettre l'induction florale.

Le promoteur et l'inhibiteur de floraison ont besoin de la présence de lumière pour être actifs. (Kulkarni, 2002)

Sur un même arbre l'activité méristématique n'est pas identique pour tous les bourgeons. Cette différence d'activité peut être à l'origine d'un asynchronisme dans la floraison. (Kulkarni, 2002)

I.2.4 Facteurs internes et externes influençant la floraison du manguier

1. Effet de la température sur la floraison

La température est de loin le facteur le plus important conditionnant la floraison. Comme mentionné au I.2.1, elle est le signal d'induction et détermine le type de pousse, mais pas uniquement, elle a aussi une influence sur la morphologie des fleurs et de l'inflorescence ainsi que sur la fertilité du pollen. (V.J Kulkarni, 2002)

Les basses températures induisent la floraison. Cependant, à moins de 12°C, la pollinisation et/ou la fertilisation peuvent être affectées. En dessous de 15°C, la viabilité du pollen est diminuée. La longueur du style est raccourcie lorsque les températures diminuent, la même tendance est observée pour la largeur du stigmate, le diamètre des ovaires et le filament des anthères. Ces paramètres influencent directement la fertilité et les possibilités de fécondation. (Sukhviul et al, 1999)

2. Effet des autres organes

La présence d'inflorescences et de fruits empêche la floraison dans la zone non terminale de la pousse malgré la présence de promoteurs floraux. Cette absence de floraison s'explique par un manque d'activité du méristème axillaire. (Kulkarni, 2002)

3. Rôles des hormones

Enormément de travaux cherchant à expliquer l'influence des hormones sur la floraison ont été réalisés et leurs résultats ne sont pas toujours cohérents. Il en ressort pourtant que l'éthylène agit comme un promoteur de la floraison et les gibbérellines comme des inhibiteurs. Des produits tels que l'éthefon promeuvent l'activité méristématique du bourgeon et non pas le promoteur floral en tant que tel. (Kulkarni, 2002)

4. Effet de la photopériode

La photopériode semble avoir une très faible influence sur le manguier (Davenport and Nùnez-Elisea, 1997).

5. Influence de l'humidité

L'impact de l'humidité de l'air a très peu été étudié. Il semble cependant que la combinaison d'un pourcentage élevé d'humidité avec des hautes températures encourage la croissance végétative et diminue la floraison. (Kulkarni, 2002)

6. Impact de la nutrition

La nutrition ne joue pas un rôle primordial dans la floraison du manguier. Seules les conditions de carences ou d'excès peuvent l'influencer directement. (Kulkarni, 2002) Une bonne alimentation du manguier est cependant nécessaire pour l'initiation des pousses.

I.2.5 Gestion de la floraison

La gestion de la floraison est réalisée afin d'augmenter les rendements et d'améliorer la qualité de la récolte ou sa synchronisation. Chez le manguier, la floraison est asynchrone. Dans un même verger les arbres sont à des stades de floraison différents. L'asynchronisme se manifeste également au niveau de la charpentière ou de la sous-charpentière de l'arbre. La conséquence principale est une mise à fruit variable dans le temps. La maturité des fruits ne sera donc pas uniforme et la récolte devra être étalée dans la saison. (Yeshitela et al 2005) Cet asynchronisme de floraison rend aussi plus difficile les traitements phytosanitaires et la gestion globale du verger.

La gestion de la floraison est différente en fonction de la région de production. En régions subtropicales, les températures sont le principal facteur qui détermine la floraison. La floraison en région tropicale pose quant à elle un problème, la température n'étant pas le facteur influant principal. Le facteur limitant est l'âge des pousses, les conditions climatiques permettant un nouveau flush végétatif avant que le flush précédent ne soit suffisamment âgé pour la floraison. La gestion de la floraison visera donc à diminuer l'initiation des de la croissance végétative pour permettre aux flushs de vieillir et de pouvoir fleurir. (Davenport, 2007)

Le programme de gestion de la floraison proposé par Davenport (2007) concerne les régions tropicales, il peut être commencé à n'importe quel moment de l'année. Cependant, des paramètres phytotechniques comme la période de récolte de l'année précédente, les saisons des pluies et sèches et la sensibilité des fruits et des fleurs aux maladies, sont à prendre en considération pour optimiser la production et décider du commencement du programme de gestion de la floraison.

La première étape consiste à synchroniser la croissance végétative au sein des arbres et au sein du verger. Cette synchronisation est réalisée par la taille des extrémités des branches (tip-pruning). Cette opération permet d'enlever les flushs végétatifs immatures. Cette action a aussi pour conséquence d'ôter les inhibiteurs de croissance et de floraison provenant de la saison de production précédente et ainsi de promouvoir le développement des bourgeons axillaires. Cela augmente 5 à 10 fois le nombre de pousses reproductives, accroissant d'autant plus le potentiel de rendement. Il est essentiel qu'il n'y ait qu'un seul flush végétatif suite à la taille de synchronisation. Il convient de gérer l'approvisionnement en eau et l'apport d'azote afin d'éviter un deuxième flush de croissance avant la stimulation florale.

La deuxième étape réside dans le choix de l'utilisation ou non de paclobutrazol ou d'uniconazole. Ces triazoles sont des inhibiteurs de la biosynthèse des gibbérellines. Ils réduisent les concentrations du promoteur végétatif. Utilisés correctement, ils permettent de diminuer le temps entre la taille de synchronisation et l'application de nitrates, et d'assurer la floraison. Il faut plus de temps pour stimuler la floraison si les triazoles ne sont pas utilisés. Il faut noter que l'utilisation de ces produits chimiques est interdite en Europe.

La troisième et dernière étape consiste à pulvériser des nitrates pour l'initiation de pousses sur des unités de croissance suffisamment vieilles pour permettre la floraison. La période de pulvérisation dépend des cultivars, des températures nocturnes et de l'utilisation ou non de triazoles. Si l'application de nitrates est trop précoce, les pousses seront végétatives et non florifères. Si les concentrations sont trop élevées et que l'eau est disponible, l'initiation conduit également à des flushs végétatifs. Si les arbres ne sont pas suffisamment matures pour répondre, ils resteront au repos.

La gestion de la floraison passe donc par une maîtrise de la taille, de l'utilisation de produits tels que des triazoles, et de l'application de nitrates au moment adéquat et dans les bonnes quantités. Elle demande donc que le producteur ait des connaissances horticoles et qu'il suive correctement l'évolution de son verger.

Nous voyons ici toute l'importance de bien gérer le verger pour provoquer l'initiation, ainsi que l'importance des basses températures autorisant l'induction florale. Lorsque les températures sont trop élevées, l'âge des pousses devient le facteur prédominant de l'induction florale. Le verger doit alors être géré en conséquence.

Ces facteurs sont essentiels afin de permettre à la floraison de s'organiser selon le concept tri-factoriel qui met en interaction un promoteur floral, un promoteur de croissance et une activité méristématique.

I.3 Alternance de floraison et alternance de production

Le phénomène d'alternance se manifeste à deux niveaux, soit à la floraison, soit à la nouaison. Dans les deux cas, il s'en suit une alternance de production.

Ce chapitre décrit quelques exemples d'alternance observés parmi les arbres fruitiers. Il reprend aussi les différentes causes provoquant l'entrée dans le cycle d'alternance, ainsi que les différents facteurs l'influençant. *In fine*, le cas particulier du manguiier est abordé.

I.3.1 Généralités sur l'alternance et divers exemples

L'alternance se définit comme étant le comportement d'un arbre ou d'une branche qui ne produit pas régulièrement d'année en année. Une année de production faible succède donc à une année de haut rendement. L'alternance ne se manifeste pas uniquement par un cycle bisannuel. En effet, plusieurs années successives de bonnes productions peuvent être suivies par plusieurs années de productions basses voire nulles. Nous distinguerons donc les années « on », causées par une exceptionnelle mise à fruit ou une chute de fruits trop faible, et les années « off », qui se traduisent par une maigre mise à fruit ou une chute excessive des fruits. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Plus classiquement, un cycle d'alternance bisannuel est causé par un incident climatique. Ce peut être un froid inhabituel, une sécheresse... Cette alternance peut se manifester à un arbre du verger mais également à une seule branche d'un arbre. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Ce comportement d'alternance a évidemment des conséquences négatives sur le rendement moyen des cultures et l'équilibre économique des exploitations. Il est assez répandu en production fruitière, tant pour les arbres à feuillage caduc des régions tempérées que pour les arbres à feuillage persistant des régions tropicales. Ces cultures peuvent être primordiales pour certains bassins de production, c'est entre autres le cas du pommier, du pistachier, de l'olivier, des agrumes, de l'avocatier et du manguier qui sont des productions fruitières importantes. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Le pommier et son comportement alternant ont été particulièrement bien étudiés. La formation du bourgeon floral de l'année suivante se déroule en même temps que celle de l'embryon dans les fruits en développement. Les graines de ces fruits produisent des gibbérélines et des substances apparentées qui inhibent la formation des bourgeons floraux. La floraison de l'année suivante sera donc diminuée. Ces deux phases de développement entrent donc en une compétition qui induit l'alternance de floraison. L'impact de ce comportement est cependant très changeant en fonction des variétés. De plus, la mise au point de l'utilisation d'éclaircissants chimiques régulent la charge de fruits et donc la floraison suivante. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

En ce qui concerne le pistachier, les fleurs se développent en nombre chaque année. Il porte ses fruits sur un bois âgé de un an et les bourgeons floraux se développent sur le bois de l'année. Les années de faible production sont causées par la chute d'une partie des bourgeons floraux. Cette chute a lieu pendant le développement des fruits. Pour le pistachier l'alternance est expliquée par le manque de réserves en carbohydrates. Une forte production de fruits consomme les réserves carbonées et provoque une faible croissance végétative après la récolte. La récolte de l'année suivante sera donc limitée et davantage de bourgeons floraux seront gardés. Cela donnera une production plus importante l'année suivante. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

L'olivier commence l'induction florale l'hiver précédant la floraison. Il a besoin de basses températures en hiver et de la présence de feuilles. Les charpentières étant autonomes, les facteurs de floraison produits par les feuilles ne sont pas transportés d'une branche à l'autre. La notion d'alternance en culture d'oliviers sous-entend une compétition entre la croissance végétative et la croissance d'organes reproducteurs. Les fleurs apparaissent préférentiellement sur les pousses de l'année précédente. La forte présence de fleurs et de fruits pendant l'année « on » diminue la croissance végétative, le potentiel de floraison diminue donc pour l'année suivante, qui sera une année « off ». Cette année là, la faible présence de fleurs et de fruits permet une croissance végétative plus importante et donc des sites de floraison plus importants pour l'année suivante. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Pour les agrumes, le degré d'alternance est différent selon les espèces et les cultivars. Les cultivars donnant des fruits sans pépins ont une production très régulière, des conditions pédoclimatiques pouvant cependant les rendre alternants. Les cultivars facilement épluchables, souvent très fournis en pépins, sont alternants dans toutes les conditions. S'ajoutant aux modifications quantitatives de production, la qualité des fruits est aussi altérée. Lors des années « off », les fruits sont gros mais trop peu nombreux, tandis que les années « on », les fruits sont très nombreux mais de très petite taille. En culture d'agrumes la croissance du fruit jusqu'à la maturité peut être très longue et atteindre 11 à 12 mois. Dans les régions plus froides cette période s'allonge davantage encore. Dans la plupart des régions de production l'anthèse et la mise à fruit peuvent se produire lorsque la production de l'année précédente se trouve toujours sur l'arbre. Il y a donc une compétition pour les réserves carbonées entre les deux productions de fruits ce qui augmente les effets de l'alternance mais il ne semble pas que ce soit la cause de l'alternance en tant que telle. (Monselise and Goldschmidt, 1982) Le fait que les cultivars produisant des fruits sans pépins soient réguliers alors que les cultivars donnant des fruits contenant énormément de pépins soient très alternants, tend à indiquer que les causes de l'alternance seraient plutôt hormonales.

L'avocatier produit de grandes quantités de fleurs. Son rendement en fruits est pourtant assez bas et ce à cause de la stérilité des ovules, des problèmes de pollinisation, de la dégénérescence des jeunes fruits et du mauvais développement de la graine. La croissance végétative est également en compétition avec la rétention des fruits. De meilleurs rendements sont obtenus en éliminant systématiquement toutes les nouvelles unités de croissance des branches entre le mois de mars et juin (lors de la croissance du fruit). Une forte récolte consomme davantage la réserve de carbohydrates. L'efficacité photosynthétique de l'avocatier étant très basse, il ne peut plus répondre à la demande énergétique et la chute des fruits est plus importante. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

A travers ces différents exemples, nous constatons que le phénomène d'alternance est lié aux événements en compétition. La croissance végétative est opposée à la croissance reproductrice chez l'olivier et l'avocatier, le développement des fleurs et des fruits sont en compétition chez le pommier et le pistachier, et deux productions de fruits successives peuvent être en concurrence chez les agrumes.

I.3.2 Conditions et événements déclencheurs de l'alternance

Le comportement alternant est généralement admis pour être sous le contrôle de la génétique. Même si aucun gène n'est encore à ce jour isolé, les différents cultivars ont des comportements alternants différents. Dans les mêmes conditions de croissance, certains cultivars montreront un comportement très alternant tandis que d'autres auront une production très régulière. Le contrôle génétique s'exerce aussi indirectement à travers diverses caractéristiques physiologiques et phénologiques telles que l'induction florale, la sensibilité à l'abscission des fruits, la morphologie des spurs... . Un cultivar est donc prédisposé à présenter un comportement alternant ou non alternant. (Goldschmidt, 2005)

Le phénomène d'alternance peut se déclencher de deux manières différentes, soit graduellement, en relation avec une augmentation du rendement en fruits, soit brusquement, causé par un événement climatique. Dans le premier cas, l'alternance concerne les arbres individuellement. Au sein du verger, la production de fruits reste stable puisque des arbres en années « on » et « off » s'y côtoient. Dans le second cas, elle concerne la totalité du verger et/ou de la région de production. (Goldschmidt, 2005)

Les causes environnementales peuvent être les suivantes (Monselise and Goldschmidt, 1982) :

- Les stress climatiques

Des stress environnementaux tels que le gel, les basses températures ou la basse humidité de l'air peuvent initier le début du cycle d'alternance.

Le gel détruit les fleurs et réduit la production. Chez le pommier, notamment, une faible production suite au gel permet une plus grande induction florale et donc une production plus importante l'année suivante. Cette production plus élevée induira une plus faible induction florale. Le cycle est enclenché. Ce comportement peut être corrigé avec un éclaircissage chimique l'année « on ».

Les basses températures influencent la mise à fruit. C'est notamment le cas des orangers. Les hautes températures ont le même effet sur l'avocatier et le mangoier. Les températures agissent sur la mise à fruit en tant que telle mais aussi sur les pollinisateurs.

Le faible taux humidité de l'air provoque une chute de fruits très importante chez l'olivier, l'oranger et la vigne. Elle peut dessécher le stigmate et ainsi empêcher la germination du pollen. Elle influence aussi la chute des fruits en augmentant la sénescence du feuillage.

Les conditions climatiques influencent également la pollinisation et l'activité des pollinisateurs. La pollinisation excessive est un facteur d'alternance. Il en est de même en cas de faible pollinisation qui peut être causée soit par un manque de pollinisateurs appropriés ou par un chevauchement insuffisant des périodes de floraison entre les cultivars pollinisateurs et les cultivars producteurs ou encore un manque d'activité ou d'intérêt des pollinisateurs pour l'espèce cultivée.

- Les stress édaphiques

Très peu d'études ont été réalisées pour connaître l'influence de la texture du sol, de sa perméabilité, de son aération et de la salinité sur l'alternance de production. Cependant, ces caractéristiques ont une influence certaine sur l'efficacité de fonctionnement du système racinaire, ce qui conditionne les rendements et donc l'alternance.

Un stress hydrique peut conduire à la chute des feuilles et à une augmentation du pourcentage de fleurs stériles chez l'olivier. D'un point de vue plus général, la sécheresse augmente la chute des organes reproducteurs et diminue la croissance végétative. Elle diminue également l'assimilation du carbone par diminution de la photosynthèse.

- Les stress biologiques

Les maladies et les ravageurs attaquant les fleurs, les jeunes fruits, les feuilles et le bois ont un impact direct et indirect sur l'alternance. Ce sont des causes de faibles productions. Si la pression parasitaire persiste et s'installe dans l'arbre, il n'entre pas dans un cycle d'alternance mais, à terme, meurt.

I.3.3 Mécanismes maintenant le cycle d'alternance

Trois mécanismes en interaction maintiennent l'arbre dans son cycle d'alternance (Goldschmidt, 2005).

1. La limitation des sites de floraison

Pour un arbre mature, une multitude de sites sont possibles pour la floraison. Il est cependant remarqué que les bourgeons floraux ne se développent pas là où la fructification a eu lieu l'année précédente, ni dans l'environnement proche de celle-ci. Par conséquent, suite à une année « on », lorsque les fleurs et les fruits ont été nombreux et que surtout la croissance végétative a été limitée, les sites de floraison viennent à manquer. La diminution des sites de floraison, potentiellement porteurs de fruits, induit une réduction de la production. (Goldschmidt, 2005)

La mise en œuvre de ce type de mécanisme est observée chez le pommier et le pistachier. Les jeunes fruits en croissance limitent la floraison en réduisant le nombre de sites de floraison disponibles. Chez les agrumes, ce ne sont pas les jeunes fruits mais les fruits matures qui réduisent la floraison. (Goldschmidt, 2005)

2. Le contrôle hormonal

En agissant sur la floraison, deux types d'hormones semblent intervenir dans le phénomène d'alternance. (Goldschmidt, 2005)

Les gibbérellines (GAs) ont été identifiées dans les bourgeons floraux où elles inhibent leur différenciation. Des études sur le pommier ont bien montré la présence de GAs dans les graines. Ces hormones sont diffusées dans la bourse et y empêche la floraison. (Goldschmidt, 2005)

Les auxines sont reconnues pour inhiber l'action des GAs. Celles produites par la graine participent au maintien des fruits sur l'arbre. Chez les fruits moins pourvus en graines, cette mission est dévolue à la peau. Cependant, les concentrations hormonales y sont beaucoup plus faibles ce qui la rend moins efficace. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

3. Le contrôle nutritionnel

Suite aux années « on », les réserves de carbohydrates et de nutriments minéraux sont fortement diminuées. Même si aucune corrélation directe entre la floraison et la concentration en ressources carbonées n'a été montrée, un seuil minimum pour la différenciation des bourgeons floraux est nécessaire. (Goldschmidt, 2005)

Les puits végétatifs et reproducteurs peuvent être en compétition pour les réserves carbonées. Les fruits en croissance sont considérés comme un puits puissant qui mobilise les assimilats. Un manque de surface foliaire suffisante diminue l'accumulation des réserves de sucres dans l'arbre. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Les ressources carbonées interviennent dans la croissance reproductrice de certaines espèces. Chez le pommier et les agrumes, il est observé que la mise à fruit est limitée par l'approvisionnement en carbohydrates. Chez l'avocatier, un manque de carbohydrates à un stade crucial du développement des fruits rend l'arbre incapable de maintenir tous ses fruits. Chez l'olivier, par contre, les carbohydrates ne semblent pas influencer le développement ni de la floraison ni des fruits. (Goldschmidt, 2005)

I.3.4 Gestion de l'alternance

Différentes méthodes existent afin de limiter la production pendant les années « on » et de l'augmenter durant les années « off ». (Monselise and Goldschmidt, 1982)

La gestion de la floraison et le contrôle de la formation florale avec certaines molécules chimiques aident à limiter l'impact de l'alternance. Les GA₃ permettent de diminuer l'induction florale entre les années « off » et « on ». Les triazoles permettent eux d'augmenter l'induction florale. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

L'éclaircissage est une action compatible avec les trois mécanismes de maintenance du cycle d'alternance présentés précédemment. En diminuant le nombre de fruits en développement, on augmente le nombre de sites de floraison, on diminue leur inhibition hormonale et on prévient une diminution excessive des nutriments et des carbohydrates. (Goldschmidt, 2005) Des molécules telles que le DNOC sur les fleurs, le NAA, l'éthéphon et le carbaryl sur fruits, peuvent être utilisées pour l'éclaircissage. Cependant, la tendance actuelle tend à diminuer l'utilisation de ces produits chimiques. (Monselise and Goldschmidt, 1982) Des méthodes physiques leur seront préférées comme des tailles, des palissages ou l'éclaircissage manuel dans les régions où le prix de la main d'œuvre le permet.

I.3.5 Cas du manguiier

La plupart des cultivars de manguiier affiche un problème d'alternance plus ou moins prononcé. Celui-ci s'exprime non pas par des chutes de bourgeons floraux ou de fruits importantes mais par une floraison insuffisante. (Yeshitela, 2005)

Davie et Stassen (1997) relient les réserves carbonées et la diminution des réserves en amidon au moment de la croissance des fruits avec le phénomène d'alternance observé chez le manguiier (Davie and Stassen, 1997). Les réserves en carbohydrates seraient directement corrélées à la floraison du manguiier. Elles interviendraient directement dans l'induction florale et le développement des fruits. (Pongsomboon et al, 1997) Comme pour l'avocatier et les agrumes, l'induction florale du manguiier a lieu au début de l'hiver. La durée de floraison est longue et demanderait une grande quantité de réserves. Les observations montrent que les teneurs en amidon sont plus élevées dans les pousses formant des fleurs. (Monselise and Goldschmidt, 1982) La capacité de réserves des pousses est cependant assez limitée, ce ne sont pas des grands organes de stockage.

Les concentrations hormonales semblent également jouer un rôle. Il a été constaté que les teneurs en substances analogues aux gibbérellines dans les pousses sont plus élevées les années « off » que les années « on ». (Pongsomboon et al, 1997) Rappelons que les gibbérellines augmentent la croissance végétative et inhibent la floraison du manguiier.

Comme pour le pommier, l'âge du manguiier influence le comportement. Les manguiiers plus âgés ont tendance à afficher davantage le phénomène d'alternance que les plus jeunes. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Pour résoudre ce problème de floraison chez le manguiier, peu de solutions sont avancées. L'application de GAs peut réduire la formation de bourgeons floraux et la pulvérisation de KNO₃ ou d'éthéphon peut augmenter l'induction florale. (Monselise and Goldschmidt, 1982)

Plusieurs auteurs impliquent donc l'état des réserves carbonées dans le comportement d'alternance du manguiier.

Les différents exemples décrits montrent que si les conséquences de l'alternance de floraison sont identiques chez toutes les espèces, les causes n'en sont pas moins distinctes. Les carbohydrates sont cependant régulièrement pointés du doigt comme intervenant dans le phénomène d'alternance.

Il en est de même dans le cas du manguier. Il apparaît aussi que les hormones jouent un rôle non négligeable.

Actuellement, l'alternance est principalement gérée par des moyens chimiques. Dans le contexte actuel d'accroissement de la protection de l'environnement et des personnes, induisant le retrait progressif des molécules chimiques du marché, ce mode de gestion ne pourra plus, à terme, être mis en œuvre. Cela posera un problème pour les producteurs si aucune alternative n'est proposée. Il est donc primordial de mieux comprendre le phénomène afin de pouvoir suggérer des solutions dans un avenir proche.

I.4 Les ressources carbonées non-structurales

Les ressources carbonées non-structurales sont essentielles à l'arbre pour assurer son métabolisme lorsque la photosynthèse est insuffisante pour satisfaire la demande de la plante. Elles ont un rôle énergétique. Les carbohydrates structuraux participent eux à la composition des parois primaires (cellulose, hémicellulose, pectines) et secondaires (lignine) des cellules végétales. Les parois, en assurant le maintien de la forme des cellules, protègent la plante, renforcent les tiges et permettent la circulation de l'eau et des éléments minéraux. (Taiz and Zeiger, 2002)

Ce chapitre traitera des différents sucres non-structuraux analysés dans ce travail, leurs principaux rôles et leur lieu de synthèse. Il abordera ensuite les relations source-puits, la mise en réserve et la dynamique de mobilisation des sucres non-structuraux pour les arbres fruitiers des régions tempérées et tropicales. Afin d'entrer dans le problème qui nous occupe, le lien entre les ressources carbonées et le phénomène d'alternance sera abordé. Nous clôturerons par un point consacré spécifiquement à l'état des connaissances sur les ressources carbonées du manguier.

I.4.1 Généralités

La photosynthèse fournit l'énergie et le carbone nécessaires à la croissance de la plante. Les photoassimilats (trioses phosphates) provenant du cycle de Calvin sont exportés sous forme de saccharose des feuilles vers les autres tissus via le phloème. Leur stockage est principalement fait sous forme d'amidon. (Hopkins, 2003)

I.4.1.1 L'amidon

C'est le polysaccharide de réserve le plus abondant chez les plantes supérieures. Il est retrouvé sous deux formes : l'amylose et l'amylopectine. L'amylose est un polymère de glucoses liés selon α -(1,4). L'amylopectine ressemble à l'amylose mais elle est ramifiée par la liaison α -(1,6). (Hopkins, 2003)

Le site de synthèse de l'amidon est le chloroplaste des cellules. Lorsque la feuille fixe le carbone, une partie est directement redistribuée vers les autres organes tandis que le reste est retenu dans la feuille, soit sous forme d'amidon soit sous forme de saccharose. Ce stockage temporaire permet d'amortir les fluctuations des teneurs en métabolites et de rester disponible pour le métabolisme de la feuille si nécessaire. (Hopkins, 2003)

La glycolyse de l'amidon permet de fournir de l'énergie lorsque la photosynthèse ne suffit plus. La glycolyse consiste à convertir des carbohydrates en pyruvat, un acide organique entrant directement dans le cycle de Krebs. Après la récolte, l'amidon contenu dans les fruits se transforme en sucres. Cette conversion est associée à l'acquisition de goût et d'arômes de la mangue. (Stassen and van Vuuren, 1997)

I.4.1.2 Le saccharose

Le saccharose est formé d'un résidu de glucose et d'un résidu de fructose. C'est le glucide le plus abondant dans les flux métaboliques. C'est en effet sous forme de saccharose que les photoassimilats sont transportés entre les tissus photosynthétiques et les tissus utilisateurs non photosynthétiques. Il y est métabolisé directement ou transformé en amidon pour être stocké. Il peut également être stocké tel quel chez certaines espèces (betterave, canne à sucre) dans les vacuoles de cellules spécialisées. (Hopkins, 2003)

La synthèse de saccharose se déroule dans le cytosol des cellules photosynthétiques. Cette synthèse entre en compétition avec la synthèse de l'amidon puisque les deux processus dépendent de l'approvisionnement en trioses phosphates du cycle de Calvin. (Hopkins, 2003) Le saccharose est le produit photosynthétique le plus important dans la plupart des plantes. (Loescher et al, 1990).

I.4.1.3 Le glucose et le fructose

Ce sont des monosaccharides. Ils ne sont que très rarement retrouvés dans les exsudats phloémiques parce que ce sont des glucides réducteurs. Ils sont donc capables de réagir avec d'autres substances. Le saccharose n'a pas cette caractéristique et permet une plus grande stabilité pendant le transport. (Hopkins, 2003) Le glucose et le fructose proviennent soit du cycle de Calvin soit de l'hydrolyse du saccharose. La synthèse du saccharose précède la formation des monosaccharides. (Suryanarayana, 1978)

I.4.1.4 Relations source-puits

Le transport des éléments carbonés dans la plante est essentiel puisqu'il conditionne l'allocation des ressources entre les organes de la plante. (Hopkins, 2003)

Le transport est dirigé selon une relation source-puits. Les organes sources produisent plus de photoassimilats qu'ils n'en consomment et exportent l'excédent. Les organes puits sont des consommateurs ou des importateurs nets de photoassimilats. Concrètement, les photoassimilats quittent les feuilles adultes et les autres organes qui ont une photosynthèse active pour rejoindre des organes puits tels que les racines, les tiges, les fleurs et les fruits en croissance. (Hopkins, 2003)

Tous les organes sont à un moment de leur développement un organe puits. Ils peuvent ensuite devenir une source. C'est notamment le cas des feuilles. (Hopkins, 2003)

I.4.2 Les ressources carbonées dans les arbres fruitiers

Le stockage des carbohydrates et leur mobilisation varient en fonction des espèces, des conditions de croissance et les caractéristiques de celle-ci, de la charge en fruits... La matière sèche s'accumule dans l'arbre lorsque les ressources sont disponibles. Lorsqu'elles manquent, les réserves sont consommées. C'est le cas lorsque la charge en fruits est importante. (Spann et al, 2007)

Les réserves en carbohydrates sont distribuées dans tous les organes pérennes de l'arbre. Il apparaît cependant que le compartiment racinaire contient les plus hautes concentrations en carbohydrates de réserve. Les racines sont donc très importantes pour permettre la respiration et la croissance des pousses. Ces réserves racinaires sont très sensibles aux stress survenant en fin de saison de croissance ainsi qu'aux différentes pratiques culturales. Celles-ci peuvent grandement diminuer l'accumulation des réserves et affecter les performances de l'arbre la saison suivante. (Loescher et al, 1990)

Les arbres des régions tempérées et tropicales ont un cycle phénologique très différent. Leurs comportements vis-à-vis de la mise en réserve des ressources carbonées et de leur mobilisation sont distincts.

I.4.2.1 Le compartiment racinaire

Sans tenir compte de l'espèce ou du comportement floral et fructifère de l'arbre, le compartiment racinaire a, presque toujours, les concentrations les plus élevées en carbohydrates de réserve. Pour cette raison les racines sont considérées comme les organes de réserve les plus importants. (Loescher et al, 1990)

Les réserves sont principalement constituées par les sucres solubles et insolubles. Le saccharose est un sucre soluble très important, rencontré en grandes quantités dans l'arbre. Il a cependant une présence très limitée dans les racines. Le glucose et le fructose ont une concentration plus élevée que le saccharose mais ils sont davantage retrouvés dans les organes aériens que racinaires. L'amidon est très présent dans les racines comme sucre insoluble de réserve important. (Loescher et al, 1990)

Les réserves racinaires sont influencées par plusieurs paramètres environnementaux et diverses pratiques culturales :

- Une faible sécheresse ou une sécheresse temporaire n'inhibe pas complètement la photosynthèse. Cependant, elle diminue la croissance racinaire et modifie l'allocation des ressources carbonées en les augmentant dans le compartiment racinaire.
- La respiration est liée aux températures. Lorsqu'elles diminuent, la respiration est réduite mais pas uniquement. Une diminution de la température modifie également la qualité des carbohydrates (conversions en carbohydrates, notamment entre le sorbitol et l'amidon).
- L'exportation des feuilles et des pousses par défoliation ou taille en fin de saison de croissance influence le système racinaire. En effet, il apparaît que la présence suffisante de feuilles en automne, permettant une bonne photosynthèse, a de l'importance pour la bonne croissance racinaire et le bon remplissage des réserves racinaires.
- La fructification a également une influence sur les réserves carbonées des racines mais sera abordée dans le paragraphe I.4.3. (Loescher et al, 1990)

La mobilisation des réserves d'amidon dépend de l'activité d'enzymes hydrolytiques telles que l' α -amylase. Ces enzymes seraient stimulées par les gibbérellines. (Loescher et al, 1990)

I.4.2.2 Les arbres en régions tempérées

Chez les arbres à feuillage caduc, les réserves en carbohydrates dans les pousses et les branches diminuent pendant la croissance printanière pour atteindre leur niveau minimum au début de l'été. Elles augmentent à la fin de l'été et pendant l'automne avant l'entrée en dormance. (Spann et al, 2007)

Les réserves accumulées dans tout l'arbre, lorsque la demande des puits est inférieure à l'approvisionnement par la photosynthèse, sont importantes pour permettre le développement de l'arbre en début de période de croissance. A ce moment, il n'y a pas d'approvisionnement en photoassimilats. (Spann et al, 2007) La croissance initiale des organes est largement dépendante de la mobilisation des réserves en carbohydrates accumulées dans les racines (Lopez et al, 2007).

Les réserves sont utilisées en début de période de croissance. Selon les espèces, elles contribueront au développement végétatif ou reproducteur en fonction de leur période relative de développement. Les arbres à fruits à noyaux, comme le pêcher, et à fruits à coques, dépendent de leurs réserves pour leur développement reproducteur car l'anthèse a lieu bien avant la croissance de la canopée. (Spann et al, 2007 ; Lopez et al, 2007) Les autres arbres par contre ont d'abord un développement végétatif avant que l'anthèse ne se produise. Les fruits dépendent donc des réserves dans les tous premiers stades de leur développement, lorsque la photosynthèse n'est pas encore optimale. C'est notamment le cas du pommier (Spann et al, 2007 ; Lopez et al, 2007) mais aussi de la vigne et du kiwi (Lopez et al, 2007). Chez le pistacher, le développement des pousses et l'anthèse ont lieu en même temps. Les développements végétatif et reproducteur sont en compétition et tous deux tributaires des réserves accumulées (Spann et al, 2007). C'est aussi le cas du myrtillier (Lopez et al, 2007) et de l'olivier (Monselise and Goldschmidt, 1982).

Une fois stockés, les photoassimilats ne sont habituellement plus mobilisés avant la saison de croissance suivante (Spann et al, 2007). Certaines exceptions sont observées en cas de stress important ou de conditions de croissance défavorables.

I.4.2.3 Les arbres en régions tropicales

En ce qui concerne les arbres tropicaux, sub-tropicaux ainsi que les arbres à feuillage persistant, le stockage et la mobilisation des sucres ne suivent pas le même modèle (Spann et al, 2007).

Différentes tendances de mobilisation des réserves ont été mesurées sur plusieurs arbres tropicaux. Le macadamia, le litchi ou l'avocatier montrent des variations cycliques de leurs réserves en carbohydrates correspondant aux flushs successifs de croissance végétative répétés sur une même saison de croissance. Par contre, le pommier cannelle qui est un arbre tropical semi-caduc, a une dynamique annuelle d'utilisation et de stockage des réserves carbonées, se rapprochant plus de la dynamique observée chez les arbres tempérés. (Olesen et al, 2008)

Des études sur le litchi et le macadamia ont montré que les réserves carbonées de ces arbres servent de tampon. En effet, les photoassimilats sont la principale source de carbone pour la croissance. Les réserves ne sont là que pour pallier une forte demande pendant, par exemple, le développement de la noix de macadamia. Il semble cependant que ce soit une source secondaire de carbone. (Olsen et al, 2008)

I.4.3 Ressources carbonées et phénomène d'alternance

Le chapitre consacré à l'alternance a montré par divers exemples que les réserves carbonées étaient régulièrement impliquées dans le comportement alternant. Dans ce paragraphe, la relation entre la fructification et les réserves en amidon chez les arbres fruitiers est présentée à travers plusieurs exemples.

Pour certains auteurs, la fructification influence négativement les réserves en carbohydrates. Chez le prunier, les teneurs en amidon dans l'écorce, le bois, les spurs, les racines et le tronc sont plus élevées dans les arbres non chargés en fruits que dans les arbres chargés. Les spurs de pommiers non chargés ont une concentration en amidon significativement plus élevée. (Loescher et al, 1990)

Quant au mandarinier, les niveaux d'amidon dans les feuilles, les branches, le tronc et les racines sont au moins deux fois plus élevés chez les arbres non chargés. La différence est particulièrement visible dans les racines. (Loescher et al, 1990)

Loescher et al montrent à travers ces exemples que les fruits sont un puits puissant et qu'ils influencent l'accumulation des réserves dans différents compartiments. Cependant, cela n'a un effet alternant que si ces réserves sont nécessaires à la floraison ou la fructification. Cette précision n'est pas apportée par Loescher et al (1990). Comme expliqué dans le paragraphe I.4.2.2, les arbres à fruits à noyaux sont dépendants des réserves en carbone car leur développement floral et la mise à fruit ont lieu avant le développement de la canopée. La fructification du prunier est donc potentiellement influencée par l'état de ses réserves.

Les réserves en amidon dans les racines du pêcher sont influencées par la charge en fruits. Les observations montrent en effet que lorsque la charge en fruits diminue, les réserves en amidon des racines augmentent. Il apparaît que la mise à fruit et les premiers stades de développement des pêches sont dépendants de la concentration de l'amidon dans les racines pendant l'hiver. Des réserves plus faibles diminuent donc la fructification. (Lopez et al, 2007)

Le pistacher a une augmentation des concentrations en amidon et en sucres solubles dans les pousses âgées d'un an et les pousses de l'année immédiatement après la floraison et quelle que soit l'année du cycle d'alternance. Cent jours après la floraison, les arbres en année « on » marquent une diminution de concentration dans ces mêmes compartiments. Cela correspond au moment du développement de l'amande. La croissance végétative et le début de la croissance reproductrice sont tous les deux consommateurs des réserves. Le comportement alternant du pistacher est causé par une chute importante des bourgeons floraux les années « off ». Cela conduit, l'année suivante, à une croissance végétative importante permettant d'augmenter les réserves en carbohydrates. La chute importante des bourgeons floraux est causée par la mobilisation des réserves dans les pousses âgées d'un an ou deux et les pousses de l'année suivant la floraison. (Spann et al, 2007)

Ces exemples indiquent que la présence d'un puits reproducteur marqué diminue la concentration en carbohydrates non structuraux stockés dans tous les tissus (Loescher et al, 1990). Lorsque les réserves sont impliquées dans le développement reproducteur de l'arbre fruitier, elles peuvent être la cause du comportement alternant observé.

I.4.4 Le cas du manguiier

Les études réalisées sur le manguiier concernent essentiellement l'amidon, et très peu les sucres solubles. Les principales études ont été réalisées par Stassen et ses collaborateurs, en Afrique du Sud sur la variété « Sensation », une variété très alternante. Les réserves en amidon jouent un rôle primordial dans le métabolisme du manguiier. Elles permettent un approvisionnement en carbone quand la demande dépasse la capacité de la photosynthèse. Cela assure la croissance de l'arbre et le développement de ses fruits qui sont particulièrement consommateurs de carbone. (Stassen and van Vuuren, 1997)

Les organes de stockage de l'amidon ne sont pas différents de ceux des autres arbres fruitiers. Ce sont essentiellement les racines (environ 30-40% de l'amidon total de l'arbre), le bois (30%), l'écorce (5-10%), les pousses (<10%) et même les feuilles (20%) qui accumulent de l'amidon pendant l'hiver (Stassen and van Vuuren, 1997). L'accumulation de l'amidon dans les racines commence après la récolte. Dans les autres organes, par contre, elle débute un peu avant (en janvier quand la récolte a lieu en février) (Stassen and van Vuuren, 1997). Les feuilles accumulent peu d'amidon, ce ne sont pas des organes conçus pour le stockage de réserves. Cependant, avant leur abscission, les feuilles délocalisent leurs réserves en amidon vers les structures permanentes (Davie and Stassen, 1997). Cela permet de limiter les pertes inutiles.

Il apparaît que les réserves en amidon dans les structures permanentes du manguiier déterminent, dans une large mesure, la capacité de production de l'arbre (Davie and Stassen, 1997). Tous les organes de stockage ne subissent pas la même dynamique de mobilisation. Les réserves stockées dans les racines et les branches sont maximales au même moment, pendant le mois d'août correspondant à la pleine floraison. Celles des racines semblent être les premières utilisées lorsque le manguiier se développe et elles atteignent le niveau minimum, à la récolte (janvier-février) en teneurs en amidon avant les branches. La croissance des fruits dépendrait davantage du stock d'amidon dans les racines plutôt que de celui stocké dans le bois des organes aériens qui seraient, quant à eux, principalement responsables de la croissance végétative (Davie and Stassen, 1997). Au moment de la récolte, les arbres qui ont une bonne production, montrent une forte diminution des teneurs en amidon dans les racines et les branches (Davie and Stassen, 1997 ; Stassen and van Vuuren, 1997). A maturité, les fruits contiennent presque deux fois plus d'amidon que l'arbre entier. Des quantités importantes d'amidon sont donc perdues avec l'exportation de la récolte. (Davie and Stassen, 1997)

Les concentrations en saccharose augmentent dans les pousses entre avril et novembre et atteignent un maximum à la formation des bourgeons floraux. Elles diminuent ensuite ce qui permet le réapprovisionnement du pool des monosaccharides (Suryanarayana, 1978) et, ce n'est pas précisé, probablement la formation d'amidon. Le glucose et le fructose voient leurs concentrations respectives diminuer dans les pousses au moment de la formation des bourgeons floraux. Pendant l'émergence des panicules et leur développement, leurs concentrations atteignent leur plus haut niveau de l'année. (Suryanarayana, 1978)

Les arbres fruitiers doivent leur caractère pérenne à leur capacité à mettre des ressources en réserve. Pour ce rôle de stockage, le compartiment racinaire a une grande importance.

Les ressources carbonées ne suivent pas la même dynamique pour les arbres tempérés et tropicaux. L'utilisation des ressources est influencée par la physiologie de la croissance et de la reproduction ainsi que par la phénologie dont dépendent les sources et les puits.

Le phénomène d'alternance semble lié aux carbohydrates non-structuraux, ce n'est pourtant pas systématiquement le cas pour toutes les espèces.

L'essentiel des connaissances relatives aux ressources carbonées du manguiier concerne les réserves d'amidon. Elles sont liées à la production de mangues. En effet, les réserves d'amidon diminuent avec la croissance du fruit, pourtant, celle-ci serait fortement dépendante de la photosynthèse (Davie and Stassen, 1997). Il est cependant observé que les quantités d'amidon stockées dans l'arbre sont plus basses lorsque la production est élevée. L'arbre est incapable de combler rapidement cette diminution. L'épuisement des réserves serait donc responsable du comportement alternant du manguiier. Sans réserves suffisantes, le manguiier ne peut rencontrer la demande en carbone avec sa photosynthèse aux moments de la floraison, de la mise à fruit et du développement des fruits du nouveau cycle phénologique. (Davie and Stassen, 1997)

Chapitre II : Problématique et exposé du sujet

L'équipe du CIRAD s'est inscrite dans un projet de recherche appelé ATP-Réserves, visant à étudier les réserves carbonées de différentes cultures tropicales, dont le manguiier. En comprenant la localisation, les origines et les dynamiques de ces réserves, ces études ont pour but de dégager des connaissances mobilisables directement pour la gestion des vergers et ainsi pouvoir donner de nouveaux outils d'intervention aux producteurs.

En culture du manguiier, la floraison est considérée comme le facteur limitant. Les recherches du CIRAD se sont orientées autour de deux points principaux :

- l'étude du développement de l'arbre et de sa phénologie, qui n'est pas traitée dans notre étude
- l'étude de la cartographie et de la dynamique des carbohydrates dans l'arbre

Les objectifs du stage sont d'utiliser les données de biomasse sèche et de teneurs en glucides (amidon, saccharose, fructose et glucose) mesurées sur les manguiiers lors du cycle phénologique 2002-2003. Les manguiiers sont divisés en différents compartiments selon les organes et leurs âges. L'analyse concerne d'une part l'étude de la répartition de la biomasse entre les différents compartiments et l'évolution de cette répartition dans le manguiier et d'autre part les glucides. Ils sont également analysés pour la répartition de leurs quantités dans les différents compartiments et leur évolution au cours du cycle phénologique afin de déceler si des compartiments contigus présentent des dynamiques semblables. Dans l'affirmative, ces compartiments sont regroupés et étudiés ensemble.

Notre hypothèse de travail pose que la variabilité de la biomasse des différents compartiments entre les arbres considérés est faible par rapport à la variabilité des teneurs en sucres des compartiments entre les stades phénologiques. L'analyse se déroule en deux temps :

-Elle commence par l'étude de la répartition de la biomasse sèche structurale dans le manguiier. La biomasse sèche structurale correspond à la biomasse totale dont la biomasse des sucres étudiés est soustraite. Un arbre moyen, caractérisé par la biomasse sèche structurale de ses compartiments, est déterminé pour chaque stade phénologique. Cet arbre moyen représente ce qui est appelé le squelette de l'arbre dans notre étude. Pour construire ces squelettes, des individus distincts ont été excavés et mesurés à chaque stade afin d'en déterminer la biomasse.

-Les biomasses des sucres sont déterminées à partir des teneurs analysées et du squelette pour chacun des compartiments.

Ce stage s'inscrit donc dans le cadre des deux problématiques relevées chez le manguiier, que sont l'étude de son développement et l'étude de la cartographie et de la dynamique des réserves carbonées, et vient compléter les résultats obtenus par S. Legros en 2005 (Répartition et dynamique des réserves carbonées dans les compartiments aériens du manguiier entre le repos avant floraison et fin de récolte - Relation avec sa charge en fruits, 2005).

Chapitre III : Matériel et méthodes

III.1 Mode opératoire

A chaque période choisie des échantillons sont prélevés sur trois arbres dont un est ensuite entièrement excavé pour déterminer la répartition de la biomasse.

III.1.1 Matériel végétal

L'expérience est conduite sur la station expérimentale du Cirad de Bassin Plat à l'île de la Réunion (21°06'S, 55°31'E) durant le cycle phénologique 2002-2003.

Les manguiers sont âgés de 13 ans. Ce sont des plants du cultivar Cogshall greffés sur 'Maison Rouge'.

III.1.2 Calendrier d'échantillonnage

Les arbres sont échantillonnés à six moments différents durant le cycle phénologique (Tableau 2). Ces stades phénologiques sont choisis parce qu'il est attendu qu'ils montrent des niveaux contrastés de réserves en sucres. A chacune de ces dates, un arbre est totalement excavé. Ses différents compartiments sont séparés et pesés afin d'en déterminer la masse individuelle.

Les analyses des sucres sont réalisées sur les échantillons de l'arbre excavé ainsi que sur ceux des deux autres arbres échantillonnés sur pieds.

Tableau 2: dates des prélèvements, arbres analysés et niveau attendu des réserves en sucres

DATE D'ÉCHANTILLONNAGE	PÉRIODE DU CYCLE PHÉNOLOGIQUE	ARBRES ANALYSÉS		NIVEAU ATTENDU DES RESERVES EN SUCRES
		EXCAVÉS	NON EXCAVÉS	
Juillet 2002	Repos végétatif avant floraison	C9	C2, C4	Haut
Août 2002	Floraison	A9	E2, E7	Haut
Novembre 2002	Croissance des fruits	A10	C6, C7	Moyen
Janvier 2003	Fin de récolte	B10	B2, B3	Bas
Avril 2003	Croissance végétative	B9	C5, B8	Moyen
Juillet 2003	Repos végétatif avant floraison	D9	C8, B6	Haut

III.1.3 Les compartiments considérés dans cette étude

Les études précédentes (Stassen and van Vuuren, 1997 ; Davie and Stassen, 1997 ; 2000) considéraient de larges compartiments tels que les racines, le bois, les feuilles,... Notre étude affine l'analyse en réduisant la taille des compartiments étudiés. Au total, vingt-six compartiments sont prélevés et analysés. Ils sont choisis pour permettre de révéler au mieux d'éventuels gradients de concentration en sucres dans la structure ligneuse de l'arbre ou entre les feuilles d'âges différents. Dix-huit d'entre eux sont présents à tous les stades de l'échantillonnage. Les huit autres correspondent aux unités de croissance et aux feuilles apparues pendant la période de croissance végétative de 2003. Sept autres compartiments sont également prélevés et correspondent aux compartiments reproductifs (4 pour le stade de développement des panicules et 3 à celui du fruit) (Tableau 3). L'échantillonnage est réalisé par sous-charpentière afin de déceler l'existence d'une variabilité entre elles. La sous-charpentière représente l'ensemble des compartiments situés au-delà de la première ramification de la charpentière. Cela correspond au bois N1 et au-delà (annexe 1).

Les différents compartiments sont repris dans le tableau suivant :

Tableau 3: les différents compartiments considérés dans cette étude

NOM DU COMPARTIMENT	CODE	CARACTERISATION	COMPARTIMENT PERMANENT OU TEMPORAIRE	TYPE D'ECHANTILLON
Racines fines	Rfi	Diamètre < 2mm	permanent	5 échantillons dans un disque de 2m de rayon autour du plant pour le plant excavé, 1 échantillon pour le plant non excavé
Racines moyennes	Rmo	2 mm < diamètre < 10 mm	permanent	5 échantillons dans un disque de 2m de rayon autour du plant, 1 échantillon pour le plant non excavé
Racines grosses	Rg	Diamètre > 10 mm, racines de direction horizontale	permanent	5 carottes à 2m de la souche (Rg2m) et à 0.1m (Rgpp) pour le plant excavé, 1 carotte pour le plant non excavé
Pivot	piv	Direction verticale	permanent	2 carottes (vers 40 et 50 cm de profondeur) (°)
Souche	sou	Entre le niveau du sol et le départ des pivots	permanent	2 carottes à 20cm de profondeur
Porte-greffe	pg	Partie aérienne entre le sol et le point de greffe	permanent	2 carottes de direction et hauteur différentes
Tronc	trc	Cultivar ; bois entre le point de greffe et le départ des charpentières	permanent	2 carottes de direction et hauteur différentes

Charpentières	char	Rattachées au tronc, premier niveau de ramification Nommées par une lettre majuscule	permanent	Plusieurs carottes de direction et de hauteur différentes
Bois de niveau 1	N1	Premier niveau de ramification des charpentières	permanent	2-3 carottes le long du compartiment
Bois de niveau 2	N2	Entre la première ramification de N1 et la première ramification entraînant une perte importante de diamètre	permanent	2-3 carottes le long du compartiment
Bois de niveau 3	N3	Toute structure ligneuse entre la première ramification de N2 et l'avant dernière unité de croissance Compartiment très hétérogène, bois d'âges très différents	permanent	2-3 carottes le long du compartiment
Unités de croissance (*)	UC	Définies selon leur rang dans la structure ligneuse		
	UCn-1	Avant dernière UC de la sous-charpentière	permanent	3 UC prises au hasard sur la sous-charpentière
	UCn	UC terminale susceptible de fleurir	permanent	3 UC prises au hasard sur la sous-charpentière mais ne suivant pas une UCn-1 déjà échantillonnée
	UC1, UC2, UC3	UC successives apparues au cours du cycle phénologique	temporaire	3 UC prises au hasard sur la sous-charpentière mais ne suivant pas une UCn ou UCn-1 déjà échantillonnées
	rep	UC de réitération (nouvelle UC apparue sur du bois plus âgé que l'UCn)	temporaire	
Feuilles (**)	F	Échantillonnées en fonction de leur rattachement aux compartiments ligneux		6 feuilles prises au hasard sur le compartiment
	FN3	Les plus âgées, portées par le bois N3	permanent	
	FUCn-1, FUCn,	Portées respectivement par les UCn-1, UCn	permanent	
	FUC1, FUC2, FUC3	Portées par les UC1, UC2, UC3	temporaire	

	Frep	Portées par les UC réitérées (rep)	temporaire	
inflorescences		Échantillonnées en fonction de leur stade de développement		
	BID	Bourgeons en cours de débourrement	temporaire	3 bourgeons
	IE	Inflorescence en élongation, pas de fleurs ouvertes	temporaire	2 inflorescences complètes
	PF	Inflorescence en pleine floraison	temporaire	2 inflorescences complètes
	Ri (***)	Rachis d'inflorescence persistant sur l'arbre après le floraison	temporaire	2 rachis
fruits		Prélevés à 2 stades de développement : pendant la croissance du fruit (nov 02) et à la récolte (janv 03) Les fruits sont séparés en 3 compartiments		
	Epi	Epiderme	temporaire	
	Pu	Pulpe	temporaire	
	Gr	graine	temporaire	

(*) Lors de la floraison 2002, les unités de croissance terminale UCn portaient ou non une inflorescence n'ayant pas donné systématiquement un fruit. Ces différentes natures des unités de croissance observées peuvent avoir une influence sur les teneurs en sucres. A partir de novembre 2002, période correspondant à la croissance des fruits, la différence de nature des unités de croissance est relevée. Une UCn n'ayant pas fleuri en 2002 et qui est restée végétative est notée 'veg', une unité qui a fleuri en 2002 mais qui n'a pas fructifié est notée 'flo', tandis qu'une unité qui a fleuri en 2002 et donné un fruit est noté 'fru'.

Les UCn-1 et les nouvelles pousses UC1, UC2 et UC3 portent la même nature que leur UCn correspondant. Les échantillons sont prélevés en fonction de ces natures et ne sont pas mélangés mais analysés séparément. A partir de novembre 2002, les échantillons d'UC sont ainsi prélevés en fonction de la nature de l'UCn en 2002.

(**) La nature veg, flo ou fru de l'unité de croissance est conférée aux échantillons de feuilles des différents types d'unités de croissance.

(***) Après la floraison il ne reste des inflorescences que les rachis principaux (RI). Ils sont notés RIflo pour les rachis en dessèchement d'inflorescences n'ayant pas produit de fruits, et RIfru pour les rachis qui restent turgescents et qui sont le lien entre l'UCn et le pédoncule du fruit.

(°) Les carottes sont prélevées à l'aide d'une tarière de Pressler qui permet de prélever des carottes de 4 mm de diamètre dans les organes ligneux. Les carottes sont prélevées radialement, de l'écorce vers le centre du compartiment.

III.1.4 Mesures complémentaires

En plus de la détermination de leurs biomasses et de l'analyse de leurs teneurs en sucres, des mesures de circonférences et de longueurs de certains compartiments ont été prises. Les circonférences ont été mesurées à la mi-hauteur du porte-greffe, à la mi-hauteur du tronc, à la mi-longueur des charpentières et aux extrémités des N1 et N2. La longueur de ces compartiments a été également mesurée.

Sur tous les arbres suivis, les fruits ont été récoltés à maturité et pesés individuellement. La charge en fruits peut être connue par sous-charpentière, par charpentière et par arbre.

III.1.5 Détermination de la biomasse des compartiments

Les différents compartiments des arbres excavés sont séparés et pesés frais ainsi qu'après passage de 24 à 72h à l'étuve (80°C).

III.1.6 Préparation des échantillons à l'analyse des sucres

Les échantillons prélevés sont rapidement pesés afin de connaître leur masse fraîche. Ils sont ensuite immergés dans l'azote liquide puis stockés à -40°C pendant au maximum deux mois et sont alors lyophilisés. Après cette étape, une nouvelle pesée est réalisée pour connaître la masse sèche et déterminer ainsi la teneur en matière sèche de l'échantillon.

Les échantillons terminent leur parcours à la Réunion par un broyage. La poudre obtenue est envoyée à Montpellier, au laboratoire ECOTROP, où leurs teneurs en sucres sont analysées. Il est impératif d'obtenir une poudre fine et homogène pour garantir une analyse de qualité.

III.1.7 Analyses des sucres

Chez le manguier, les sucres solubles majeurs, présents dans ses voies métaboliques, sont le saccharose, le fructose et le glucose. Le seul sucre de réserve recherché dans les échantillons du manguier est l'amidon.

Les trois sucres solubles sont d'abord extraits de la poudre et ensuite dosés par chromatographie liquide haute pression. L'amidon est lui dosé par voie enzymatique. (Legros, 2005)

III.2 Construction des squelettes

Un arbre moyen est construit. Il est caractérisé par la biomasse sèche structurale de ses compartiments. L'hypothèse de travail est de considérer que la variabilité des biomasses des compartiments entre les arbres est plus faible que la variabilité des teneurs en sucres.

La matière sèche structurale d'un compartiment est la différence entre la biomasse totale du compartiment et la masse totale des sucres étudiés. Cela permet de pouvoir associer l'évolution des quantités de sucres à une biomasse qui ne les inclut pas elle-même. De cette manière, la biomasse sèche structurale représente le contenant, le squelette du compartiment et les masses de sucres représentent le contenu. La somme des squelettes des différents compartiments nous donne le squelette de l'arbre entier. L'utilisation de la matière sèche structurale demande quelques changements d'unités.

Le squelette de matière sèche structurale concerne uniquement la partie végétative permanente de l'arbre. En fonction des stades phénologiques, les biomasses sèches structurales des inflorescences, des fruits et de la nouvelle croissance végétative sont ajoutées.

Les squelettes moyens par stade phénologique permettent d'étudier l'évolution de la matière sèche structurale de l'arbre au cours du cycle phénologique. Deux cas sont ensuite envisagés, un squelette moyen commun à tous les stades phénologiques et deux squelettes moyens dont un commun aux quatre premiers stades phénologiques et un commun aux deux derniers stades phénologiques.

III.2.1 Corrections préalables à la détermination des squelettes

III.2.1.1 Estimation de la biomasse des racines fines

Lors de l'excavation des arbres, il est difficile de récupérer l'entièreté des racines fines. En effet, la masse de terre à explorer est importante et les racines fines sont petites et fragiles. Des travaux ont montré que la masse fraîche des racines fines correspond à 11 % de la masse racinaire (racines fines, moyennes et grosses) (Dechazal, 2003). Ce pourcentage a été appliqué pour estimer la biomasse fraîche des racines fines pour les 6 arbres excavés.

III.2.1.2 Estimation de la teneur moyenne en sucres des grosses racines

Les grosses racines ont été échantillonnées et leurs sucres analysés à deux endroits différents. Un échantillon est prélevé proche du pivot (Rgpp), un autre à 2m du pivot (Rg2m). Le but de ce double échantillonnage est de mesurer le gradient en sucres le long des grosses racines. Pour notre étude, une valeur globale des teneurs en sucres pour les grosses racines est nécessaire.

Pour obtenir des teneurs en sucres pour les racines grosses, deux moyennes sont possibles. Soit une moyenne arithmétique des teneurs des deux échantillons, soit une moyenne pondérée par la masse où l'on considère les grosses racines comme des cônes tronqués. Les résultats obtenus par les deux méthodes sont proches. Cependant, la moyenne pondérée est choisie car tenant compte du gradient de concentration des sucres et de l'évolution du volume le long de la racine.

Equation 1: détermination de la teneur moyenne pondérée en sucres

$$[S]_{moy p} = \frac{0.75 \times ([S]_{Rgpp} - [S]_{Rg2m}) \times (r_b^4 - 0.5^4)}{(r_b - r_{2m}) \times (r_b^3 - 0.5^3)} + \frac{([S]_{Rg2m} \times r_b) - ([S]_{Rgpp} \times r_{2m})}{(r_b - r_{2m})}$$

Avec : $[S]_{Rgpp}$: teneur en sucres dans l'échantillon de Rg proche du pivot ;

$[S]_{Rg2m}$: teneur en sucres dans l'échantillon de Rg à 2m du pivot ;

r_b : rayon de la racine à la base, proche du pivot (en cm) ;

r_{2m} : rayon de la racine à 2m du pivot (en cm).

0.5 : rayon final (cm) de la grosse racine, un rayon plus petit la ferait considérer comme une racine moyenne

L'Equation 1 est appliquée telle quelle pour les arbres non excavés où une seule Rg est échantillonnée. Pour les arbres excavés, des échantillons ont été prélevés sur cinq grosses racines. L'Equation 1 est alors appliquée à chaque racine pour obtenir des teneurs moyennes en sucres pour chaque Rg. Ces valeurs sont ensuite moyennées à l'échelle de l'arbre.

III.2.2 Construction des squelettes

L'établissement des squelettes demande de calculer au préalable la matière sèche structurale et d'effectuer des changements d'unités.

Afin d'utiliser la totalité de l'information disponible, la biomasse des arbres non excavés est estimée. Les biomasses sèches structurales des trois arbres au stade concerné sont prises en compte pour la détermination du squelette de matière sèche structurale à ce même stade.

La détermination de cette biomasse commence par l'estimation de la biomasse aérienne. Des mesures de longueurs et de circonférences étant disponibles, les calculs de biomasses par densité et allométrie sont possibles. La biomasse racinaire est ensuite estimée à partir de la biomasse aérienne.

Une fois les squelettes individuels de chaque arbre obtenus, les squelettes moyens, pondérés par un coefficient de fiabilité d'estimation, sont déterminés.

III.2.2.1 Matière structurale et unités

Comme mentionné plus haut, la biomasse structurale résulte de la différence entre la biomasse sèche totale et la masse totale des sucres étudiés :

Equation 2: détermination de la biomasse sèche structurale d'un compartiment

$$MS_{str} = MStot - M_{tot\ sucres}$$

Avec : MS_{str} : la biomasse structurale du compartiment (g)

$MStot$: la biomasse sèche totale du compartiment (g)

$M_{tot\ sucres}$: masse totale des sucres dans le compartiment (g)

La masse d'un sucre dans le compartiment est égale au produit de sa concentration dans le compartiment par la biomasse sèche totale de celui-ci. La masse totale des sucres dans le compartiment est donc la somme des masses individuelles des différents sucres, soit :

Equation 3: masse totale des sucres dans un compartiment

$$M_{tot\ sucres} = MStot \times \sum [S]_i$$

Avec : $M_{tot\ sucres}$: masse totale des sucres dans le compartiment (mg)

$MStot$: biomasse sèche du compartiment (g)

$[S]_i$: teneur en sucre i dans le compartiment ($mg.gMStot^{-1}$)

A partir des Equation 2 et Equation 3, la biomasse sèche structurale se déduit des données par :

Equation 4: détermination de la biomasse sèche structurale d'un compartiment à partir des teneurs en sucres

$$MS_{str} = MStot \left(1 - \frac{\sum [S]_i}{1000} \right)$$

Avec : MS_{str} : la biomasse structurale du compartiment (g)

$MStot$: la biomasse sèche du compartiment (g)

$[S]_i$: teneur en sucre i dans le compartiment ($mg.gMStot^{-1}$)

Le laboratoire communique les résultats d'analyse des sucres en $mg.gMStot^{-1}$ pour le glucose, le fructose et le saccharose et en mg équivalent glucose. $gMStot^{-1}$ pour l'amidon. Afin de pouvoir appliquer l'Equation 4, les unités de l'amidon doivent être transformées pour obtenir les teneurs en amidon natif plutôt qu'en eq glucose, selon la formule suivante:

Équation 5: conversion des unités de l'amidon

$$1 \text{ mg eq glu} = \frac{180}{162} \text{ mg amidon}$$

L'amidon est un polymère de molécules de glucose qui ont chacune perdu une molécule d'eau. Dans l'Équation 5 le 180 correspond à la masse molaire du glucose ($C_6H_{12}O_6$) et le 162 à la masse molaire de l'amidon ($C_6H_{10}O_5$).

Pour étudier les quantités de sucres en fonction de la matière sèche structurale, les teneurs en sucres doivent être exprimées en mg.gMSstr^{-1} . Chaque teneur est transformée suivant:

Equation 6: conversion des teneurs en sucres pour les exprimer par rapport à la biomasse sèche structurale

$$[S]_{MSstr} = \frac{[S]_{MStot}}{1 - \frac{\sum [S]_{i MStot}}{1000}}$$

Avec : $[S]_{MSstr}$: teneur en sucres exprimée en mg.gMSstr^{-1}

$[S]_{MStot}$: teneur en sucres exprimée en mg.gMStot^{-1}

$[S]_{i MStot}$: teneur en sucre i exprimée en mg.gMStot^{-1}

La détermination des masses de sucres demande également une homogénéisation des unités du saccharose. En effet, pour pouvoir comparer ou additionner des masses de sucres, il faut qu'elles aient la même unité. Or, lorsque le saccharose est hydrolysé, il donne des molécules de glucose et de fructose. Les unités du polysaccharide sont donc converties en mg équivalent glucose. gMSstr^{-1} . Cette transformation ne concerne plus que le saccharose, puisque les Équation 5 et 6 ont permis de transformer l'amidon.

Equation 7: conversion des unités du saccharose en équivalent glucose

$$1 \text{ mg eq glu} = \frac{360}{342} \text{ mg saccharose}$$

Le saccharose est formé d'une molécule de glucose et d'une molécule de fructose. Dans l'Equation 7, le 360 correspond à la somme des masses molaires du glucose et du fructose, et le 342 correspond à la masse molaire du saccharose.

III.2.2.2 Détermination des squelettes individuels

La détermination des squelettes individuels concerne les arbres non excavés, les arbres excavés étant mesurés pour leur biomasse. La méthode de détermination commence par l'estimation de la biomasse aérienne. Les résultats obtenus servent ensuite à l'estimation de la biomasse racinaire.

1. Biomasse aérienne structurale

L'estimation de la biomasse aérienne des arbres non excavés est faite à partir de l'arbre excavé au même stade phénologique. La méthode de détermination des biomasses varie selon les compartiments. Les compartiments compris entre le porte-greffe et le bois de niveau 2 (annexe 1) sont estimés à partir de leurs mesures de longueurs et de circonférences. La biomasse des branches (bois de niveau 3 à UCn) est estimée globalement par une relation d'allométrie. Des coefficients de répartition sont ensuite appliqués afin de déterminer la biomasse individuelle de chaque compartiment des branches.

Les compartiments situés du porte-greffe au bois de niveau 2

La densité des compartiments est déterminée à partir des mesures des longueurs et des circonférences du porte-greffe, du tronc, des charpentières et des branches de niveaux N1 et N2 (circonférences hautes et basses), ainsi que de leur biomasse. La forme du porte-greffe, du tronc et des charpentières est associée à un cylindre. Celle des branches de bois de niveau 1 et 2 est associée à un cône tronqué. Leur volume est calculé à partir des formules suivantes :

Equation 8: volume d'un cylindre

$$Vol = \frac{\pi \times r^2 \times h}{3}$$

Equation 9: volume d'un cône tronqué

$$Vol = \frac{\pi \times r_b^2 \times h}{3} \times \left(1 + \frac{r_h}{r_b} + \frac{r_h^2}{r_b^2}\right)$$

Avec : r : rayon du cylindre

r_b : rayon à la base de l'organe

r_h : rayon haut de l'organe

h : longueur de l'organe

Avec cette approximation du volume et de la biomasse, la densité des organes ligneux des arbres excavés est déterminée. Les valeurs des densités sont parfois incohérentes. Cela peut être dû à une mauvaise estimation des volumes des organes. Pour limiter les incohérences, les densités du porte-greffe, du tronc et des charpentières sont une valeur moyenne des densités de ces compartiments des six arbres excavés aux différents stades phénologiques. Le bois étant vieux, nous faisons l'hypothèse que la biomasse de ces compartiments varie peu au fil du cycle phénologique. Les densités des niveaux N1 et N2 sont une valeur moyenne sur l'arbre excavé à chaque stade phénologique.

Les mesures des longueurs et des circonférences des compartiments des 2 arbres non excavés et les calculs de leurs densités sur arbres excavés permettent d'estimer leur biomasse sur les arbres non excavés.

Les compartiments situés au-dessus du niveau N2

Pour les compartiments au-delà du niveau N2 les mesures de longueurs et de circonférences n'ont pas été relevées sur le terrain. On utilise dès lors une relation allométrique pour estimer la biomasse structurale totale des branches et feuilles en fonction de la section à l'extrémité inférieure du bois de niveau 1. Les relations allométriques établissent un lien entre deux dimensions d'une même structure en croissance. Elles ont été élaborées à partir de la théorie du Pipe Model (Shinozaki et al, 1964) qui mettait en relation la circonférence d'une branche et la biomasse de feuilles qu'elle porte. D'autres études ont ensuite permis d'établir une relation entre la section et la biomasse totale (hors organes reproducteurs) de la branche (Tyree and Zimmermann, 2002; Normand et al, 2008). Cette relation permet donc d'estimer la biomasse d'arbres non excavés à partir de la mesure de leur circonférence.

Les relations allométriques sont des fonctions puissances de la forme :

$$y = \alpha x^\beta$$

que l'on linéarise par une transformation logarithmique :

$$\ln(y) = \beta \ln(x) + \gamma$$

L'application de cette relation aux données des arbres excavés tous stades confondus donne la relation suivante :

Equation 10: relation allométrique linéarisée entre la biomasse sèche structurale d'une branche (de N2 à UCn) et la section de la branche N1 qui la porte

$$\ln(MSstr) = 1.37446 \times \ln(sec) + 3.58010$$

$$n = 28$$

$$r^2 = 0.8749$$

$$p < 0.001$$

Avec: MSstr : biomasse sèche structurale totale portée par la sous-charpentièrre N1 (g)

sec : section à l'extrémité de la sous-charpentièrre N1 (cm²)

La relation allométrique aurait pu être faite en fonction de la section du bois de N2, mais le coefficient de corrélation était moins bon que pour le bois de niveau.

Connaissant la section des branches de niveau 1 des arbres non excavés, l'Equation 10 permet de déterminer la biomasse de branches et de feuilles des arbres non excavés située au dessus du niveau 1. La biomasse estimée de N2 en est soustraite afin d'obtenir la biomasse strictement supérieure au bois de niveau 2 des sous-charpentières.

Cette biomasse doit être ensuite répartie entre les différents compartiments situés au dessus de N2, c'est-à-dire N3, FN3, UCn-1, FUCn-1, UCn et FUCn. Cette distribution des biomasses se fait selon un coefficient de répartition calculé sur l'arbre excavé au même stade phénologique pour lequel la distribution de la biomasse structurale des compartiments supérieurs à N2 est connue. Pour chaque sous-charpentièrre des arbres excavés, la contribution de chaque compartiment à la biomasse sèche totale de la branche supérieure à N2 est calculée.

A partir de ces coefficients, deux moyens sont possibles pour déterminer les pourcentages de représentation des compartiments des arbres non excavés :

- une régression entre les coefficients et la biomasse totale au dessus de N2 : elle est appliquée quand le coefficient de corrélation de cette relation est supérieur à 0.5.

- une moyenne des coefficients de chaque sous-charpentièrre : elle est appliquée quand le coefficient de corrélation est inférieur à 0.5.

Ces coefficients sont alors appliqués à la biomasse structurale totale des branches au-delà de N2 estimée sur les deux arbres non excavés afin d'estimer la biomasse sèche structurale de leurs compartiments végétatifs aériens.

2. Biomasse structurale racinaire

La biomasse structurale du système racinaire des arbres non excavés est estimée à partir de la biomasse aérienne maintenant connue pour tous les arbres. L'hypothèse de cette estimation pose que la distribution de la biomasse structurale végétative totale de l'arbre entre la partie aérienne et la partie racinaire est constante. Une fois estimée, la biomasse racinaire est répartie entre les différents compartiments grâce à des coefficients déterminés à partir des arbres excavés.

Soit X la proportion de la biomasse structurale totale aérienne, l'hypothèse liée à l'estimation de la biomasse structurale racinaire s'écrit:

$$X = \frac{MSstr_{aer}}{(MSstr_{aer} + MSstr_{rac})}$$

Soit,

Equation 11: estimation de la biomasse structurale racinaire en fonction de la biomasse structurale aérienne

$$MSstr_{rac} = MSstr_{aer} \times \frac{1-X}{X}$$

Avec : $MSstr_{aer}$ = biomasse structurale totale aérienne (g)

$MSstr_{rac}$ = biomasse structurale totale racinaire (g)

X = proportion de la biomasse totale aérienne de l'arbre entier.

Le rapport X est calculé pour chaque stade phénologique à partir des données des arbres excavés.

La biomasse racinaire étant estimée, elle doit être répartie entre les différents compartiments (les racines fines, moyennes et grosses, le pivot et la souche). Comme pour les branches de la partie aérienne, l'étude de la répartition des biomasses structurales est effectuée sur les arbres excavés. Une seule série de coefficients de répartition est disponible par stade phénologique. Il est donc préférable d'en faire une moyenne pour tous les stades, en accord avec l'hypothèse que les proportions entre les compartiments souterrains varient peu en fonction des stades phénologiques.

Les coefficients moyens de chaque compartiment sont appliqués et permettent d'obtenir les biomasses sèches structurales de chaque compartiment souterrain.

Un autre moyen d'estimer la biomasse racinaire a été testé en reprenant le principe de l'allométrie entre la section du porte-greffe et la biomasse structurale souterraine. Cette méthode donne un coefficient de corrélation assez bas, non satisfaisant, et a été abandonnée.

III.2.2.3 Construction des squelettes moyens par stade phénologique

La détermination des squelettes moyens a pour but de n'avoir plus qu'un seul squelette par stade phénologique. Dans un même arbre non excavé, la biomasse structurale des compartiments est plus ou moins bien estimée suivant la méthode utilisée (III.2.2.2). Une moyenne pondérée par la fiabilité de l'estimation des biomasses structurales sur les arbres non excavés est utilisée pour déterminer des squelettes moyens des 3 arbres du stade considéré. Parmi ceux-ci, un arbre est dimensionné réellement alors que les deux autres ont une biomasse estimée.

L'application de la moyenne pondérée implique donc un choix de coefficients de fiabilité de l'estimation de la biomasse structurale des compartiments des arbres non excavés. Ils doivent être tranchés pour introduire des différences visibles dans l'analyse.

Le choix des coefficients s'est porté comme suit :

- les compartiments dont la biomasse structurale a été estimée de façon fiable reçoivent un coefficient de 0.8 : cela concerne les compartiments pour lesquels des mesures précises sont disponibles. C'est le cas du porte-greffe, du tronc, des charpentières et des sous-charpentières de niveaux N1 et N2. Pour ces compartiments, des mesures de circonférences et longueurs ont été prises permettant d'estimer correctement leur volume, et donc leur biomasse.
- les compartiments dont la biomasse structurale a été estimée de façon moyennement fiable reçoivent un coefficient de 0.5 : cela concerne les compartiments aériens estimés à partir d'une relation allométrique et de coefficients de répartition.
- les compartiments dont la biomasse structurale a été estimée de façon peu fiable reçoivent un coefficient de 0.2 : ce coefficient concerne les compartiments du système racinaire. En effet, l'estimation du système racinaire se base sur un rapport avec la biomasse aérienne, elle-même estimée à partir de mesures également en partie estimées. La biomasse racinaire est aussi estimée en une seule fois dans un premier temps pour être ensuite distribuée selon des coefficients de répartition. (Ce n'est que partiellement le cas pour la biomasse aérienne, la répartition ne concernant que le niveau N3 des branches et leurs compartiments terminaux.)

La formule de la moyenne pondérée permettant de calculer la biomasse structurale d'un compartiment « c » du squelette moyen à un stade phénologique est :

Equation 12: moyenne pondérée de la biomasse structurale d'un compartiment donné des arbres d'un même stade phénologique

$$Moy\ Pond_c = \frac{\alpha_c MSstr_{A1} + \alpha_c MSstr_{A2} + MSstr_{A3}}{1 + 2\alpha_c}$$

Avec: Moy Pond_c : moyenne pondérée de la biomasse du compartiment c (g)

α_c : coefficient de pondération du compartiment c (0.2 - 0.5 - 0.8)

MSstr_{A1} et MSstr_{A2} : biomasses structurales estimées de compartiment c des arbres non excavés (g)

MSstr_{A3} : biomasse du compartiment c de l'arbre excavé (g)

III.2.2.4 Squelettes communs utilisés

Les squelettes communs à plusieurs stades phénologiques sont construits en réalisant une moyenne arithmétique, compartiment par compartiment, des biomasses structurales des squelettes moyens aux mêmes stades phénologiques. Cette opération est effectuée pour que plusieurs stades soient représentés par des arbres de même masse structurale. Les variations des quantités de sucres entre ces stades ne pourront alors pas être attribuées à des variations de biomasses mais uniquement à des modifications de teneurs en sucres. Le but est de s'affranchir des variations de biomasse structurale entre les stades phénologiques causées par l'échantillonnage des arbres dans le verger. En modifiant les squelettes, la biomasse structurale est changée. De nouvelles quantités de sucres à partir des teneurs peuvent être calculées.

Le premier cas envisagé est le plus simple. Il consiste à établir un squelette moyen commun à tous les stades phénologiques. Ce squelette présente l'avantage de refléter uniquement les variations des teneurs en sucres tout au long du cycle phénologique, simplifiant d'autant les interprétations. Il ne représente cependant pas la réalité biologique puisqu'il n'exprime pas la croissance végétative des compartiments et donc l'évolution de la biomasse structurale des compartiments végétatifs au cours du cycle phénologique.

Le deuxième cas tient compte de cette croissance végétative. Un premier squelette moyen est construit pour les quatre premiers stades phénologiques (le repos végétatif 2002, la floraison, la croissance du fruit et la récolte). Un second squelette moyen est construit pour les deux derniers stades (la croissance végétative et le repos végétatif 2003). Le premier squelette reprend les stades où la croissance des compartiments végétatifs est attendue faible à cause du déroulement de la phase reproductrice. Le second reprend les stades où la croissance végétative est attendue élevée à cause de la croissance secondaire. La variation de biomasse structurale des compartiments entre ces deux squelettes reflètera mieux les variations des quantités de sucres au fil du cycle phénologique. Celles-ci sont en effet dépendantes de l'évolution des teneurs en sucres et des biomasses structurales des compartiments.

III.2.2.5 Les compartiments temporaires

Le squelette des arbres reprend une partie dite permanente comprenant les compartiments échantillonnés entre les Rfi et UCn, et une partie dite temporaire variant avec les stades phénologiques comprenant les compartiments florifère, fructifère et végétatif. (Tableau 3)

Ces deux parties du squelette sont calculées différemment. Le squelette permanent est estimé et pondéré comme décrit ci-dessus. Les différents compartiments temporaires sont déterminés pour l'arbre excavé d'un stade et sont mis à l'échelle du squelette commun permanent du stade phénologique considéré.

Les compartiments florifère et fructifère reprennent respectivement tous les stades de développement des inflorescences et tous les compartiments du fruit décrits dans le Tableau 3. A l'extrémité des sous-charpentières, l'échantillonnage est fait à l'échelle des unités de croissance. Cependant, dans ce rapport, une telle précision n'est pas nécessaire. Nous allons considérer que les UC successives apparues lors de la floraison, la croissance des fruits et la croissance végétative 2003, comme un compartiment unique dont le code est 'croisveg'. Les feuilles portées par ces UC sont codées 'Fcroisveg'.

Le compartiment florifère

Pour les arbres excavés la biomasse structurale florifère totale est calculée pour chaque stade de développement floral à partir des biomasses et des teneurs en sucres mesurées (Equation 4). Les biomasses structurales des différents stades de développement floral sont ensuite additionnées pour obtenir la masse structurale globale du compartiment floral.

Le rapport de la biomasse structurale du squelette réel permanent de l'arbre excavé et la biomasse du squelette permanent commun est déterminé. Ce rapport est appliqué à la biomasse structurale du compartiment florifère de l'arbre excavé pour obtenir la biomasse structurale florale à ajouter aux squelettes communs.

Equation 13: détermination de la biomasse structurale du compartiment floral pour le squelette commun

$$Sq_{flo} = MSstr_{flo} \times \frac{Sq_{commun}}{Sq_{réel}}$$

Avec : Sq_{commun} : biomasse structurale du squelette permanent moyen à tous les stades (g)

$Sq_{réel}$: biomasse structurale du squelette permanent individuel (g)

$MSstr_{flo}$: matière sèche structurale du compartiment floral de l'arbre excavé (g)

Le compartiment fructifère

La même démarche est utilisée pour déterminer la biomasse structurale du compartiment fructifère aux stades phénologiques de croissance du fruit et de la fin de récolte, à partir des mesures des biomasses des fruits et de leurs teneurs en sucres sur les arbres excavés aux mêmes stades.

Les compartiments végétatifs

La démarche appliquée pour les compartiments floral et fructifère est donc également mise en œuvre pour estimer les squelettes des compartiments végétatifs à partir du stade de floraison (premier stade du cycle où une croissance végétative est mesurée sur les arbres excavés).

III.3 Analyse des quantités de sucres

III.3.1 Détermination des biomasses des sucres dans chaque compartiment

Les biomasses structurales de chaque compartiment déterminées, les quantités de chaque sucre peuvent être déterminées en multipliant cette biomasse structurale par la teneur en chacun des sucres. La démarche décrite ci-dessous est appliquée aux quatre sucres analysés : le glucose, le fructose, le saccharose et l'amidon.

Avant de déterminer les quantités de sucres, certaines estimations ont été réalisées afin de combler les données manquantes. En outre, nous avons attribué des compartiments à des arbres non excavés dès que ces compartiments étaient présents chez l'arbre excavé au stade phénologique donné. En effet, la répartition de la biomasse par coefficients attribue à certaines sous-charpentières des compartiments qui n'ont pas été analysés pour leurs teneurs en sucres.

Pour déterminer des quantités de sucres, il faut une teneur unique en chaque sucre par compartiment. Cette condition est rencontrée par différents compartiments (les racines fines, moyennes et grosses, le pivot, la souche, le porte-greffe et le tronc). Ce n'est pas le cas pour les autres compartiments, les charpentières étant plusieurs dans l'arbre et les compartiments ligneux N1, N2 et N3 des sous-charpentières, les feuilles de niveau 3 et les feuilles des répétitions étant eux échantillonnés par sous-charpentières. Ces compartiments seront donc répétés le nombre de fois qu'il y a de sous-charpentières dans l'arbre. Les unités de croissance et leurs feuilles, en plus d'être échantillonnées par sous-charpentières, ont des natures différentes (flo, fru et veg) qui multiplient d'autant leur nombre de répétitions.

Pour ces deux derniers cas particuliers, les teneurs uniques en chacun des sucres sont calculées comme suit :

- *les charpentières et les compartiments échantillonnés par sous-charpentières :*

Une moyenne des teneurs pondérée par les biomasses structurales des répétitions du compartiment est calculée pour obtenir une teneur moyenne unique en sucres dans le compartiment considéré de l'arbre.

Equation 14: détermination de la teneur moyenne en sucres d'un compartiment pondérée par les biomasses structurales des répétitions du compartiment

$$[S]_{moy} = \frac{\sum_i^n M_i [S]_i}{\sum_i^n M_i}$$

Avec : n : le nombre de répétitions du compartiment dans l'arbre (équivalent au nombre de sous-charpentières présentes dans l'arbre)

M_i : biomasse structurale de la répétition i du compartiment (g)

$[S]_i$: teneur en le sucre considéré dans le compartiment i (mg.gMSstr⁻¹)

$[S]_{moy}$: teneur moyenne en sucres du compartiment répété n fois dans l'arbre (mg.gMSstr⁻¹)

La masse totale de sucres considérée dans le compartiment est calculée selon l'Equation 17 en utilisant cette teneur moyenne et la somme des biomasses structurales des répétitions du compartiment dans l'arbre.

- *les compartiments représentés plusieurs fois dans l'arbre et qui peuvent être distingués en fonction de leur nature végétative, florifère ou fructifère :*

Dans ce cas, deux moyennes doivent être faites, une première en fonction de la nature des compartiments et une seconde en fonction du nombre de répétitions du compartiment par sous-charpentières.

Pour obtenir une teneur moyenne en sucres pour le compartiment par sous-charpentières, une première moyenne pondérée des teneurs en sucres des compartiments de nature différente est réalisée de la manière suivante :

Equation 15: détermination de la teneur moyenne de sucres pondérée pour le compartiment en fonction de sa nature dans sa répétition i

$$[S]_{moy\ i}(c) = \frac{\sum_j M_{ij} [S]_{ij}}{\sum_j M_{ij}}$$

Avec : $[S]_{moy\ i}$: teneur moyenne dans la répétition i du compartiment c (mg.gMSstr⁻¹)

j : nature du compartiment c considéré (végétatif, florifère, fructifère)

M_{ij} : biomasse de la répétition i du compartiment c de nature j (g)

$[S]_{ij}$: teneur en le sucre considéré de la répétition i du compartiment c de nature j (mg.gMSstr⁻¹)

Une deuxième moyenne pondérée des teneurs moyennes dans la répétition i du compartiment c est faite en fonction des biomasses structurales des sous-charpentières pour obtenir la teneur moyenne unique pour le compartiment sur l'arbre.

Equation 16: teneur moyenne en sucres pondérée pour le compartiment en fonction de la biomasse de chacun des organes

$$[S]_{moy.pond}(c) = \frac{\sum_i^n M_i [S]_{moy\ i}(c)}{\sum_i^n M_i}$$

Avec : $[S]_{moy\ i}$: teneur moyenne dans la répétition i du compartiment c (mg.gMSstr⁻¹)

n : nombre de compartiment dans l'arbre

M_i : biomasse du compartiment (g)

$[S]_i$: teneur en le sucre considéré pour le compartiment (mg.gMSstr⁻¹)

Lorsque tous les compartiments ont une seule teneur pour chaque sucre, les quantités de sucres peuvent être déterminées en multipliant la biomasse structurale du compartiment par sa teneur en chacun des sucres selon l'Equation 17. Cette équation est directement applicable pour les compartiments représentés de manière unique dans l'arbre (les racines fines, moyennes et grosses le pivot, la souche, le porte-greffe et le tronc).

Equation 17: détermination de la masse de sucre pour les compartiments représentés une seule fois dans l'arbre

$$Q(c) = \frac{[S]_c \times MSstr(c)}{1000}$$

Avec : Q(c) : masse du sucre considéré dans le compartiment c (g)

$[S]_c$: teneur moyenne unique du sucre considéré dans le compartiment c (mg.gMSstr⁻¹)

MSstr (c) : biomasse sèche structurale du compartiment c (g MSstr)

III.3.2 Analyse des biomasses des sucres

Les biomasses des sucres sont analysées pour deux types de squelettes moyens déterminés à partir des squelettes moyens calculés pour chaque stade phénologique (III.2.2.3). Les deux cas envisagés sont soit un squelette moyen commun à tous les stades phénologiques, soit deux squelettes moyens, l'un commun aux quatre premiers stades et l'autre commun aux deux derniers stades phénologiques.

Pour chacun des squelettes communs, une analyse spatiale des quantités de sucres est réalisée (cartographie) avant l'analyse de leurs dynamiques.

III.3.2.1 Cartographie des quantités de sucres

Une première analyse des quantités de sucres est une analyse spatiale de la répartition des sucres. L'objectif est de localiser les compartiments les plus fournis en chaque sucre. Cette analyse est réalisée à un stade phénologique. Nous avons choisi le stade de repos 2002 car à cette période l'arbre n'a pas encore de puits. Cela permet de mettre en évidence une situation standard de répartition des sucres entre les compartiments permanents de l'arbre.

III.3.2.2 Etude de la dynamique des quantités de sucres dans chaque compartiment

Pour chacun des squelettes communs envisagés, les compartiments sont analysés en fonction de la dynamique des quantités de sucres qu'ils décrivent. Le but est de visualiser si des compartiments contigus le long de l'architecture du manguier décrivent des dynamiques semblables (même période d'augmentation ou de décroissance importante, même maximum ou minimum...). Lorsque des dynamiques sont semblables, les compartiments concernés sont regroupés. Ces regroupements permettent de mettre en évidence des compartiments ayant des comportements intermédiaires aux groupes successifs.

La formation de groupes de compartiments contigus dont les sucres ont la même dynamique, en plus d'être un résultat de l'étude, permet de simplifier l'interprétation des dynamiques au sein du manguier en diminuant le nombre de compartiments à analyser.

Pour chaque stade phénologique, nous disposons d'une biomasse par compartiment (squelette commun) et de trois teneurs en sucres par compartiment (trois arbres sont analysés pour leurs teneurs à chaque stade). Cela nous donne trois répétitions des quantités de sucres par compartiment à chaque stade phénologique. Des analyses de la variance sont effectuées afin de déceler si les variations des moyennes des trois répétitions sont significatives ou non au cours du cycle phénologique. Dans l'affirmative, une comparaison multiple de moyennes (test de Tukey) est réalisée pour déterminer quels stades ont des moyennes différentes.

Le nombre de répétitions dans le mode opératoire est malheureusement faible (3 arbres par stade phénologique) ce qui rend l'anova peu puissante. Le seuil de risque de première espèce que l'on considère est de 0.1 et non la valeur classique de 0.05 pour tenir compte du faible nombre de répétitions disponibles.

Chapitre IV : Résultats et discussion

Les résultats sont présentés en deux parties principales. L'une est consacrée à la biomasse sèche structurale. En effet, l'étude de la répartition et de l'évolution de la biomasse sèche structurale est une approche tout à fait innovante chez le manguiier. L'autre est consacrée aux quantités de sucres, à leur cartographie et leurs dynamiques.

IV.1 Biomasse sèche structurale

IV.1.1 Cartographie de la biomasse sèche structurale

La cartographie de la matière sèche structurale est une analyse spatiale de la répartition de la biomasse sèche structurale au sein de l'arbre, entre les différents compartiments étudiés. Nous n'étudions donc pas l'évolution entre les différents stades du cycle phénologique de la matière sèche, celle-ci étant abordée au point IV.1.2, mais bien l'importance relative qu'ont les différents compartiments en terme de biomasse structurale.

L'analyse spatiale est réalisée à partir du squelette moyen au stade de repos végétatif 2002. Les compartiments temporaires ne sont pas repris dans ces squelettes. Dans un premier temps, l'importance relative des parties racinaire et aérienne de l'arbre entier sera examinée. Dans un deuxième temps, les compartiments sont observés individuellement.

La partie racinaire est moins importante que la partie aérienne. En moyenne, sur l'ensemble du cycle phénologique, la partie racinaire représente 24,42% (24,78% au stade de repos végétatif 2002) de la biomasse sèche structurale totale de l'arbre (Figure 2). Au cours du cycle phénologique, la proportion de la partie racinaire varie entre 20,72% au stade de croissance du fruit et 24,94% au stade de croissance végétative.

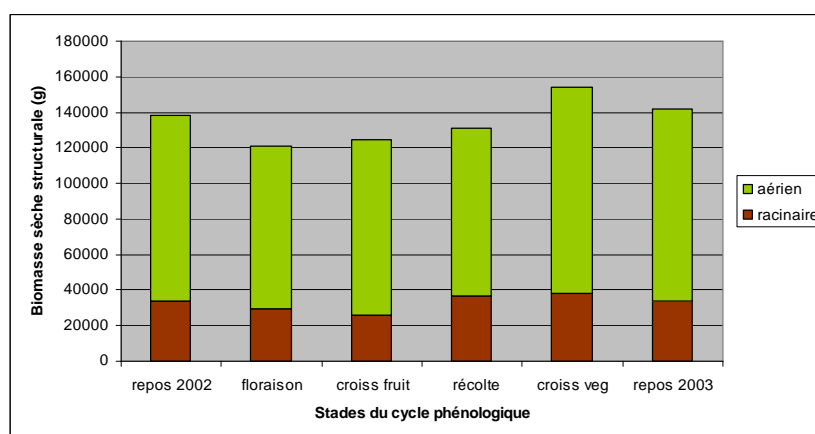


Figure 2 : répartition de la biomasse sèche structurale entre les compartiments racinaire et aérien

Les différents compartiments n'ont évidemment pas la même biomasse (Figure 3). A l'intérieur de la partie racinaire, ce sont les grosses racines qui ont la masse sèche structurale la plus élevée. Elles représentent 10,46% de la biomasse totale de l'arbre au stade de repos 2002. Ce pourcentage varie entre 8,38% au stade de repos 2003 et 12,56% au stade de la récolte. Les racines moyennes et les pivots ont une masse relativement semblable tandis que celle des racines fines est négligeable par rapport à la biomasse totale de l'arbre. La souche a également une biomasse importante.

Plus haut dans l'architecture de l'arbre, la masse structurale du bois de niveau 3 domine. C'est un compartiment très hétérogène, il comprend du bois d'âges très variables. Il représente 23,4% de la biomasse totale de l'arbre au stade de repos 2002. C'est la plus petite

proportion observée sur le cycle phénologique. La proportion maximale est atteinte au stade de repos végétatif en 2003, avec 34.68%. Ce compartiment est donc beaucoup plus variable que le compartiment Rg.

A l'extrémité des sous-charpentières, ce sont les feuilles des UCn qui ont une masse considérable. Les plus jeunes sont les plus nombreuses, les plus vieilles feuilles ayant amorcé leur chute. Le manguier se ramifie à chaque flush de croissance. Cela augmente davantage le nombre de nouvelles feuilles par rapport aux anciennes.

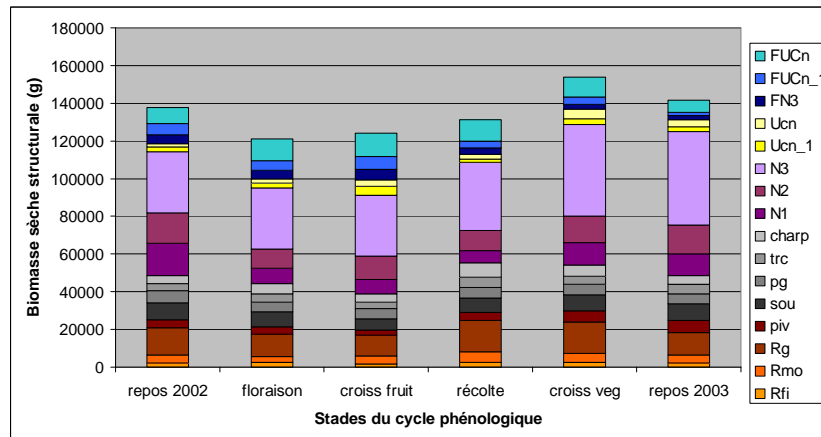


Figure 3: cartographie de la biomasse sèche structurale

Les racines grosses et le bois de niveau 3 sont donc les compartiments les plus importants en termes de biomasse. Les feuilles les plus jeunes ont la masse la plus élevée. Ce sont également les feuilles qui photosynthétisent le plus car elles sont le plus exposées à la lumière. Elles jouent un rôle primordial dans l'élaboration des ressources carbonées.

IV.1.2 Dynamique de la biomasse sèche structurale au cours du cycle phénologique

L'évolution de la biomasse sèche structurale montre des variations dues à la croissance secondaire des compartiments ligneux ou à l'acquisition ou à la mobilisation de molécules autres que les 4 sucres étudiés (amidon, saccharose, fructose et glucose). Ces variations ne peuvent donc pas être attribuées à la mise en réserve de l'amidon ou à son utilisation car ce sont les biomasses sèches structurales qui sont étudiées.

L'évolution de la biomasse structurale est tout d'abord étudiée à l'échelle de l'arbre. Les compartiments sont ensuite étudiés individuellement.

IV.1.2.1 Dynamique de la biomasse sèche structurale de l'arbre entier

L'étude de la biomasse sèche structurale des squelettes moyens par stade phénologique devraient, *a priori*, montrer une faible croissance entre le repos végétatif de 2002 et la fin de la récolte, le développement reproducteur se déroulant, et montrer une augmentation sensible à partir de la croissance végétative jusqu'au repos 2003.

La Figure 3 montre l'augmentation importante attendue à partir de la fin de la récolte (le stade 4). Ce graphique ne présente cependant pas l'évolution attendue à tous les stades, notamment, à cause de la décroissance observée lors de la floraison (entre les stades 1 et 2) et après la croissance végétative (entre les stades 5 et 6). Ces diminutions de biomasse sèche structurale peuvent s'expliquer par des variations individuelles des arbres mesurés à ces stades du cycle phénologique. Le Tableau 4 donne les biomasses sèches structurales de chaque arbre et de ses compartiments. Les lignes en bleu représentent les arbres excavés. Les coefficients de fiabilité sont présentés, à titre indicatif, pour rappeler quels compartiments

influencent le plus les squelettes moyens de chaque stade phénologique et ainsi expliquer les variabilités observées sur la Figure 3.

Deux des arbres analysés à la floraison (E2 et E7) sont légèrement plus petits que les arbres analysés au premier stade du cycle phénologique (repos 2002). Les bois de niveau 1 et 2, multipliés par un fort coefficient de fiabilité (0.8), ont une biomasse structurale largement inférieure à celle des arbres analysés au stade 1. Les biomasses des autres compartiments sont semblables pour les deux stades phénologiques.

Les arbres analysés pendant le repos 2003 n'ont pas une biomasse plus petite que la moyenne. Parmi les arbres analysés au stade de la croissance végétative, deux ont la biomasse la plus élevée de tous les manguiers mesurés au long du cycle phénologique, le troisième a la biomasse la plus faible. Les arbres les plus lourds ont des biomasses de bois de niveau 1 et 2, de feuilles des UCn et UCn-1 ainsi que des unités de croissance beaucoup plus élevées qu'au dernier stade phénologique.

Ces différences de masses structurales réelles des arbres peuvent, en partie, expliquer les décroissances inattendues observées sur la Figure 3. Cependant, pour expliquer ces diminutions de masse structurale, la mobilisation de molécules autres que les quatre sucres étudiés, comme un composé azoté ou un acide organique ne peut être totalement rejetée.

L'augmentation de la biomasse ne commence pas exactement à la fin de la récolte. En effet, si la croissance végétative secondaire explose à la fin de la récolte elle n'attend pas ce moment pour se mettre en place. Elle commence dès que le manguier sort de sa période de repos végétatif. Cela explique l'augmentation de la biomasse structurale visible sur la Figure 3 à partir de la floraison.

Tableau 4: biomasse sèche structurale totale de l'arbre et des différents compartiments de chaque manguier analysé

stades	coef	0.2					0.8					0.5					total (kg)	
	plan	Rfi	Rmo	Rg	piv	sou	pg	trc	charp	N1	N2	N3	FN3	FUCn	FUCn-1	Ucn		Ucn-1
repos 2002	C9	2.29	3.78	14.66	4.54	9.24	6.77	3.21	4.04	12.62	16.50	35.40	4.97	10.16	6.41	1.99	3.01	140
	C2	2.49	4.84	14.77	4.82	8.73	6.09	3.90	3.58	15.44	18.79	34.35	4.85	9.58	5.94	1.90	2.96	143
	C4	2.18	4.23	12.92	4.22	7.64	6.10	4.29	5.46	24.17	13.20	23.99	3.39	5.02	5.15	1.33	2.07	125
floraison	A9	2.57	3.10	12.06	4.14	8.60	5.45	4.95	6.26	7.59	10.89	34.80	4.86	12.91	5.35	2.48	2.72	129
	E2	1.93	3.75	11.44	3.73	6.76	6.54	2.57	6.66	10.14	9.08	29.61	4.75	10.50	4.54	2.20	2.35	117
	E7	1.81	3.52	10.74	3.50	6.35	3.95	3.93	3.96	6.79	10.57	30.18	4.18	10.70	4.63	2.25	2.40	109
croiss fruit	A10	1.88	4.30	11.18	1.92	5.85	4.09	2.25	1.63	7.63	16.44	31.98	5.36	11.90	6.16	3.07	4.22	120
	C6	1.93	3.74	11.44	3.73	6.76	6.07	4.36	7.65	4.36	9.82	34.58	5.97	13.75	7.46	3.86	5.00	130
	C7	1.89	3.67	11.21	3.66	6.63	6.93	3.02	4.11	11.51	9.47	32.27	5.48	12.83	7.05	3.57	4.67	128
récolte	B10	2.66	5.78	17.10	3.95	7.47	6.09	3.57	7.44	6.23	10.11	37.74	3.90	11.52	3.15	3.00	1.71	131
	B2	2.12	4.13	12.60	4.11	7.45	5.76	8.03	7.03	6.05	9.54	25.72	2.54	8.98	2.41	1.97	1.14	110
	B3	2.93	5.70	17.40	5.68	10.28	5.03	4.49	9.54	5.80	13.21	43.27	4.26	14.39	3.57	2.83	1.92	150
croiss veg	B9	2.74	4.70	18.44	6.62	9.35	6.05	4.56	4.34	17.52	14.89	59.44	2.95	12.07	4.57	5.90	3.91	178
	C5	2.61	5.08	15.51	5.06	9.16	5.58	4.14	6.15	10.76	18.01	48.67	2.84	11.40	4.60	4.95	3.28	158
	B8	1.58	3.08	9.39	3.06	5.55	4.56	3.81	7.41	6.62	9.71	26.13	1.52	7.00	2.47	2.66	1.76	96
repos 2003	D9	2.08	4.73	11.79	7.34	9.56	5.45	3.55	3.63	10.89	11.80	53.63	2.38	6.79	1.76	3.90	3.19	142
	C8	2.14	4.15	12.67	4.13	7.49	4.84	5.57	4.39	13.60	17.03	48.05	2.29	6.69	1.66	3.62	2.72	141
	B6	1.95	3.78	11.54	3.77	6.82	4.66	6.85	6.09	10.85	18.23	41.20	1.96	5.73	1.42	3.10	2.34	130

IV.1.2.2 Dynamique de la biomasse sèche structurale des différents compartiments au cours du cycle phénologique

L'analyse ne peut pas s'arrêter à la biomasse structurale sèche totale et à son évolution au cours du cycle phénologique. Il est également important de s'assurer que la biomasse de chacun des compartiments suit une évolution cohérente au cours du cycle phénologique.

La biomasse racinaire devrait augmenter puisqu'il y a, à la fois, une élongation racinaire (de nouvelles racines fines) et une croissance secondaire des racines en place. Il est important pour l'analyse de garder à l'esprit que la biomasse des racines fines a été estimée à partir des biomasses des racines moyennes et grosses.

Il en est de même pour les compartiments ligneux aériens, que ce soit le porte-greffe, le tronc, les charpentières ou les bois de niveau 1, 2 et 3, ainsi que les unités de croissance. Leurs biomasses structurales devraient augmenter suite à la croissance secondaire. La croissance secondaire a principalement lieu à partir du stade 5.

Il est attendu que la biomasse des feuilles diminue au cours du temps. Les feuilles restent entre 3 et 4 ans sur l'arbre. Les chutes sont plus importantes sur les plus vieilles unités de croissance, probablement à cause de l'ombrage causé par les nouvelles feuilles.

A la fin du cycle phénologique, le système racinaire dans son entièreté a tout juste retrouvé sa biomasse structurale de départ (Figure 4). Les décroissances (entre le repos 2002 et la croissance du fruit, ainsi qu'après la croissance végétative) peuvent aussi ici être attribuées à des variations individuelles des arbres ou à la mobilisation importante de molécules autres que les quatre sucres étudiés. Cependant, même dans le cas d'une forte mobilisation, la croissance secondaire et l'élongation racinaire devraient augmenter la masse racinaire. Les variations sont donc davantage liées à l'échantillonnage des arbres. Une croissance remarquable de la biomasse de l'ensemble de système racinaire ainsi que des grosses racines et de la souche, a lieu pendant la croissance du fruit.

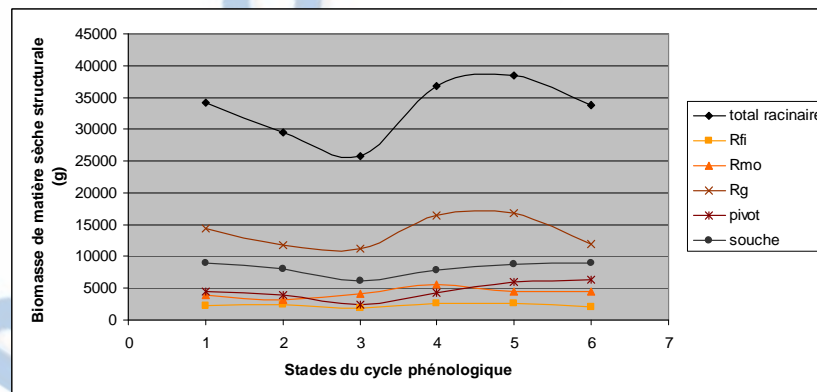


Figure 4: évolution de la biomasse structurale des compartiments racinaires au cours du cycle phénologique

Les bois de niveau 1, 2 et 3 montrent une forte augmentation de biomasse après la récolte. Cette évolution est surtout dirigée par la dynamique du bois de niveau 3, sa masse restant stable pendant les quatre premiers stades du cycle phénologique pour ensuite fortement augmenter après la récolte et se stabiliser après la croissance végétative. Cette évolution est due à une croissance végétative typique au manguier. Les bois de niveau 1 et 2 sont à peu près stables tout au long du cycle. Leurs biomasses dépendent beaucoup de l'architecture de l'arbre, de son degré de ramification et de sa hauteur de ramification. Des différences d'architectures induisent probablement la variabilité visible sur la Figure 5.

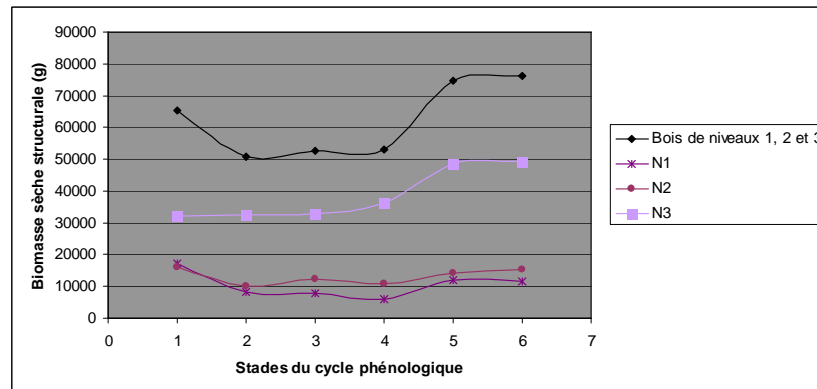


Figure 5: évolution de la biomasse structurale des compartiments N1, N2 et N3

Les autres compartiments de bois que sont le porte-greffe, le tronc et les charpentières montrent des dynamiques sans tendance particulière. Le porte-greffe est assez stable tandis que le tronc et les charpentières montrent une dynamique plus variable. A la fin du cycle, le porte-greffe n'atteint pas sa biomasse de départ. Les variations observées sont indépendantes de la croissance secondaire et sont attribuées à des différences entre les arbres.

Les unités de croissance terminale, UCn et UCn-1, ne montrent également pas la dynamique tout à fait attendue. Les UCn-1 n'acquiescent aucun gain de biomasse à la fin du cycle phénologique. Les UCn gagnent de la biomasse structurale mais en décrivant une évolution inattendue, notamment en fin de cycle où une décroissance à la fin de la croissance végétative est observée. Cependant, ces unités de croissance montrent une augmentation de biomasse structurale après la récolte.

Les feuilles montrent la dynamique attendue (Figure 6). Toutes ont tendance à voir leur biomasse diminuer à cause de leur chute, les plus vieilles feuilles (FN3 et FUCn-1) ayant une biomasse qui diminue régulièrement dès le début du cycle. Les feuilles plus jeunes (FUCn) ne commencent à tomber que plus tard, lorsque la nouvelle croissance végétative est amorcée et que de nouvelles feuilles se développent.

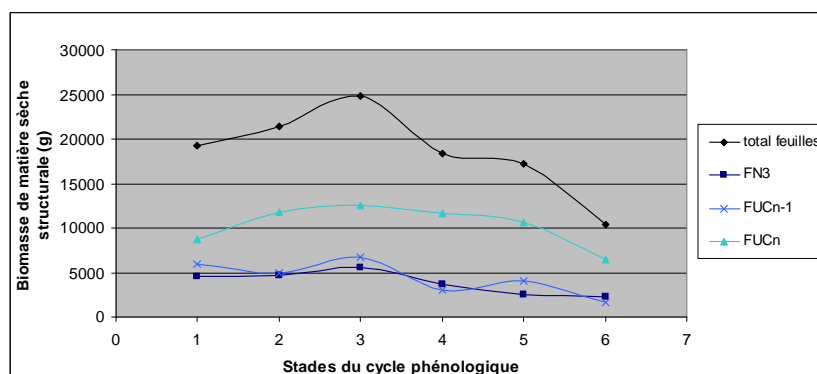


Figure 6: évolution de la biomasse structurale des feuilles au cours du cycle phénologique

D'un point de vue global, la dynamique de la biomasse sèche structurale observée est peu satisfaisante. Elle augmente fortement au moment prévu, soit à la fin de la récolte. Il reste cependant des problèmes en début et en fin de cycle. L'hypothèse explicative de ces décroissances inattendues est soit une variabilité forte entre les manguiers analysés, certains arbres étant naturellement plus petits que d'autres, soit une forte mobilisation de molécules différentes du glucose, du fructose, du saccharose et de l'amidon. Cependant, aucune mobilisation ou accumulation de molécules ne peut causer de telles variations de biomasses structurales. Les variations sont donc attribuées à l'échantillonnage des arbres, le nombre de répétitions étant faible.

Les feuilles et les bois de niveaux 1, 2 et 3 montrent l'évolution attendue de leur biomasse sèche structurale. Le bois de niveaux 1, 2 et 3 et les unités de croissance terminales présentent bien une augmentation de biomasse structurale au stade de la croissance végétative. Ce n'est pas le cas pour les autres compartiments ligneux aériens et le système racinaire.

Le système racinaire montre une augmentation de biomasse structurale pendant la croissance du fruit. Cela remet en question la pertinence du choix des squelettes moyens pour les quatre premiers et les deux derniers stades phénologiques. En effet, ils ont été choisis pour séparer la croissance reproductive de la croissance végétative. Cependant, il faut garder à l'esprit que le système racinaire a été estimé avec un très faible coefficient de fiabilité (0.2). La dynamique du graphique est donc essentiellement conditionnée par la dynamique de l'arbre excavé.

IV.1.3 Comparaison entre les deux types de squelettes communs

Par définition, le squelette moyen commun pour tous les stades phénologiques ne présente aucune variation de biomasse structurale au cours du cycle (biomasse structurale de 135 kg tout au long du cycle). Le deuxième cas évoqué, comptant deux squelettes moyens, l'un commun aux quatre premiers stades phénologiques (biomasse structurale de 129 kg) et l'autre commun aux deux derniers (148 kg), présente, quant à lui un accroissement de la biomasse (accroissement de 19 kg) après la récolte. Le deuxième cas est donc plus réaliste car il tient compte de l'accroissement de la biomasse structurale due à la croissance secondaire des compartiments. Cependant, nous avons vu que ce découpage du cycle phénologique n'était pas adapté à tous les compartiments du manguiers (IV.1.2.2). L'évolution de la biomasse structurale au cours du cycle phénologique dans ces deux cas de figure est représentée à la Figure 7. Dans la suite de ce rapport, le premier cas sera appelé « squelette commun » et le deuxième cas « squelettes 4-2 ».

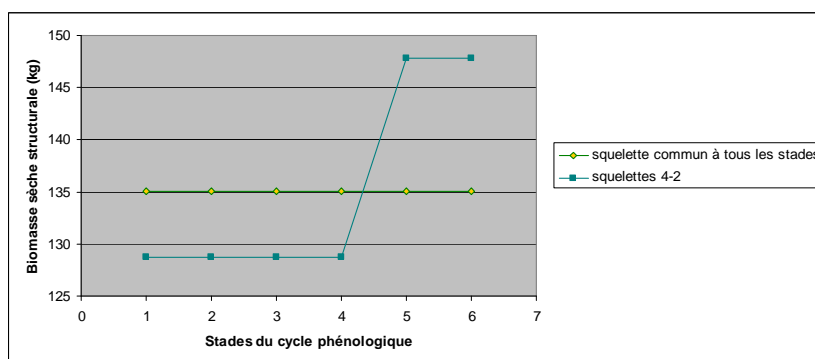


Figure 7 : comparaison des évolutions de la biomasse sèche structurale des deux squelettes communs

Le Tableau 5 nous montre les biomasses structurales des différents compartiments des squelettes des deux cas envisagés. Nous pouvons observer que pour tous les compartiments, le squelette commun a des biomasses structurales intermédiaires à celles des deux squelettes 4-2.

A l'exception du porte-greffe et des charpentières, les compartiments des squelettes 4-2 présentant une croissance secondaire ont une biomasse plus importante pour le deuxième squelette que pour le premier. Remarquons que la biomasse structurale de ces deux compartiments varie peu entre les trois squelettes. La décroissance de biomasse structurale observée entre les squelettes 4-2 pour ces deux compartiments peut s'expliquer par une architecture différente des arbres. En effet, un manguier peut être greffé plus ou moins haut sur le porte-greffe, et le tronc peut se ramifier en un nombre plus ou moins élevé de charpentières. Ces différences conduisent à des longueurs de porte-greffe et de charpentière variables entre les manguiers.

Les compartiments feuillés des squelettes 4-2 décrivent bien la décroissance de biomasse structurale attendue. Les jeunes feuilles sont les plus nombreuses et subissent une décroissance moindre que celle des plus vieilles feuilles. En effet, les plus vieilles feuilles (FN3) ont une biomasse structurale qui diminue de 47.7% alors que les FUCn ont une masse qui diminue de 23.3%. Le taux de chute des FUCn-1 (45.6%) se rapproche de celui des FN3.

Tableau 5: biomasses sèches structurales des compartiments des squelettes communs (kg)

	Rfi	Rmo	Rg	piv	sou	pg	trc	charp	N1	N2	N3	Ucn-1	Ucn	FN3	FUCn-1	FUCn
1	2.301	4.323	13.758	4.573	8.095	5.564	4.234	5.446	10.472	13.203	38.500	2.922	3.122	3.870	4.403	10.302
2	2.295	4.226	13.484	3.794	7.728	5.729	4.005	5.554	9.757	12.393	33.363	2.864	2.562	4.601	5.180	11.171
3	2.312	4.518	14.305	6.130	8.830	5.233	4.692	5.229	11.901	14.822	48.776	3.040	4.243	2.408	2.850	8.565

Avec : 1 → squelette commun à tous les stades phénologiques

2 → squelette commun aux 4 premiers stades du cycle

3 → squelette commun aux 2 derniers stades du cycle

Les squelettes 4-2 sont plus représentatifs de la réalité biologique en tenant compte de la croissance secondaire des compartiments.

Les compartiments du squelette commun ont une biomasse structurale intermédiaire à celle des squelettes 4-2, à l'exception du porte-greffe et des charpentières. Cependant, les variations de leurs biomasses structurales entre les trois squelettes communs sont faibles et peuvent être expliquées par une architecture différente des arbres.

Les feuilles suivent l'évolution attendue de biomasse sèche structurale. Les différents taux de chute indiquent qu'elle est plus élevée chez les feuilles plus âgées.

IV.2 Quantités de sucres

Comme nous l'avons fait pour la biomasse structurale, une analyse spatiale de la répartition des quantités de sucres est réalisée avant d'étudier leurs dynamiques au cours du cycle phénologique. La cartographie est d'abord réalisée pour la totalité des quatre sucres analysés et pour chacun des sucres séparément.

L'analyse temporelle est effectuée dans les deux cas de figure considéré, le squelette commun et les squelettes 4-2. Pour chacun des cas une première étude est faite à l'échelle de l'arbre et une seconde à l'échelle de chaque groupe rassemblant un ou plusieurs compartiments.

IV.2.1 Cartographie des sucres chez le manguier

Les résultats exposés concernent la cartographie réalisée pour le squelette commun aux six stades phénologiques. Le squelette commun et les squelettes 4-2 ne montrent pas de différences essentielles dans la répartition des sucres entre les compartiments. La présence de sucres dans un compartiment est liée à sa physiologie propre et à son rôle dans le métabolisme de l'arbre. Les deux cas envisagés de squelettes communs ont des biomasses structurales différentes. Les quantités de sucres varient en fonction de la biomasse structurale (Equation 17) et seront donc différentes. Cependant, la cartographie des sucres dans l'arbre ne sera pas changée.

La cartographie est d'abord abordée pour la somme des sucres. Ensuite, les différents sucres sont étudiés individuellement. Comme pour la cartographie de la biomasse sèche structurale, c'est le stade de repos 2002 qui est étudié.

IV.2.1.1 Cartographie de la somme des sucres chez le manguier

La Figure 8 montre la répartition des sucres entre les compartiments aérien et racinaire du manguier. Au repos végétatif de 2002, le compartiment racinaire contient 42.33% de la quantité totale des sucres, alors qu'il ne représente que 24.78% de la biomasse sèche structurale (Figure 2). Les sucres sont donc très concentrés dans les compartiments racinaires. Ceci est également confirmé par Normand et al (2006).

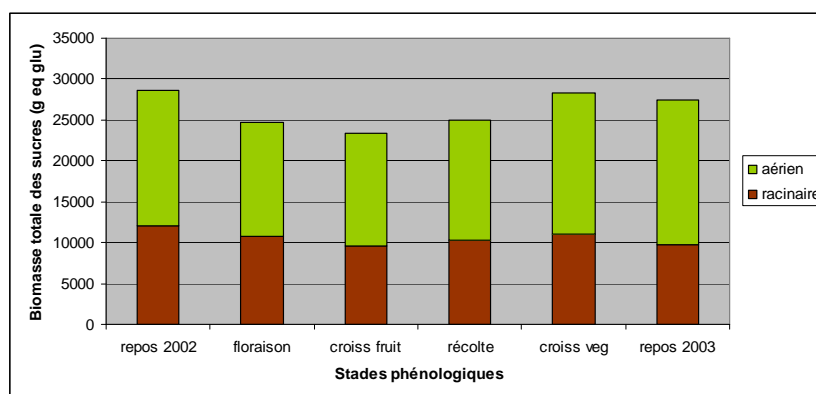


Figure 8: répartition de la biomasse totale des sucres en les compartiments aérien et racinaire

Au niveau des compartiments individuels et tous sucres confondus, ce sont les grosses racines et le bois de niveau 3 qui en contiennent le plus. Respectivement, ils représentent 20.19 % (avec un minimum de 13.12% au stade de repos 2003 et un maximum de 21.8% à la croissance du fruit) et 18, 25% (avec un minimum de 16.52% à la croissance du fruit et un maximum de 24.89% au repos 2003). Ils sont suivis, dans l'ordre décroissant par le bois de niveau 1, la souche, le bois de niveau 2 et le pivot (Figure 9). Les compartiments Rg et N3 ont été cités au paragraphe IV.1.1 en tant que compartiments ayant la biomasse sèche structurale la plus importante du manguier. La plus forte présence de sucres dans ces deux compartiments est donc due à une plus grande importance de la biomasse structurale.

Parmi les compartiments feuillés, ce sont les FUCn qui renferment le plus de sucres. Il s'agit des feuilles les plus nombreuses (IV.1.1) et aussi celles qui ont l'activité photosynthétique la plus importante parce que les plus exposées à la lumière.

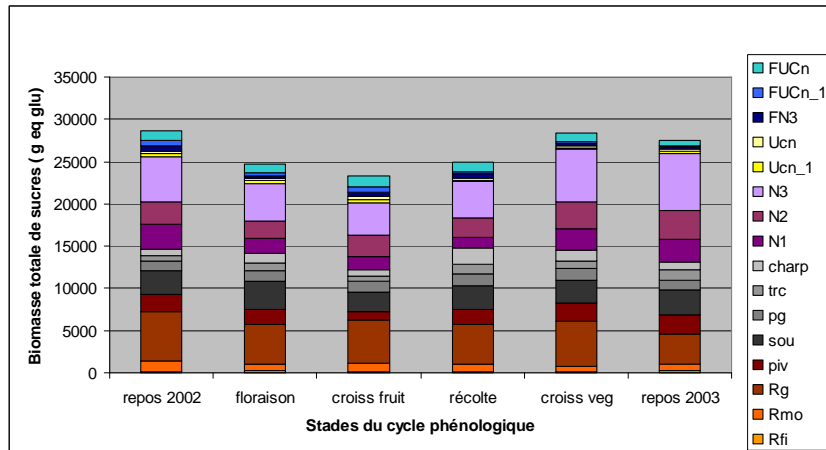


Figure 9: biomasse totale des sucres dans les différents compartiments à chaque stade phénologique

IV.2.1.2 Cartographie de l'amidon chez le manguiier

L'amidon est essentiellement stocké dans la partie racinaire et le bois de la partie aérienne (Figure 10). Dans la partie racinaire, ce sont principalement les grosses racines ainsi que les pivots qui contiennent l'amidon. Les racines fines et moyennes en stockent peu, ce sont des compartiments de biomasse structurale moins importante. Les teneurs en sucres y sont également plus faibles (Normand et al, 2006). L'amidon stocké dans la partie aérienne l'est principalement dans le bois de niveau 3. On le retrouve aussi dans les bois de niveaux 1 et 2. Les unités de croissance et les feuilles n'en contiennent pratiquement pas, ces compartiments n'étant pas des organes de stockage important. Les unités de croissance n'ont pas une masse importante et ne peuvent donc pas emmagasiner de grandes quantités d'amidon. Les feuilles élaborent les sucres par la photosynthèse. Elles stockent très peu d'amidon. Les petites quantités retrouvées sont un stockage intermédiaire avant l'envoi dans le reste de l'arbre.

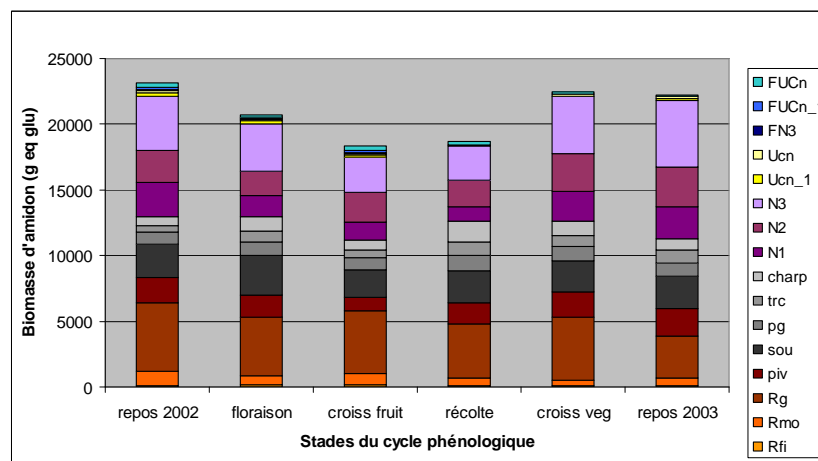


Figure 10: quantité d'amidon dans les différents compartiments

IV.2.1.3 Cartographie du saccharose chez le manguier

Le saccharose est essentiellement la forme de transport des ressources carbonées. Le saccharose est surtout présent dans la partie aérienne du manguier avec 77% au stade de repos 2002. Il est principalement présent dans le bois de niveau 3, les unités de croissance et les feuilles (Figure 11). Il est synthétisé dans le cytosol des cellules photosynthétiques, expliquant ainsi les grandes quantités retrouvées dans les feuilles. Il est ensuite envoyé vers les organes de stockage pour être conservé sous forme d'amidon. Le saccharose est donc présent en grandes quantités à la sortie des feuilles et il se dépose au fur et à mesure dans les organes de stockage. Sa présence diminuerait au fur et à mesure que l'on s'éloigne des feuilles. Ceci expliquerait sa forte présence dans le bois de niveau 3 et sa moindre présence dans les compartiments racinaires.

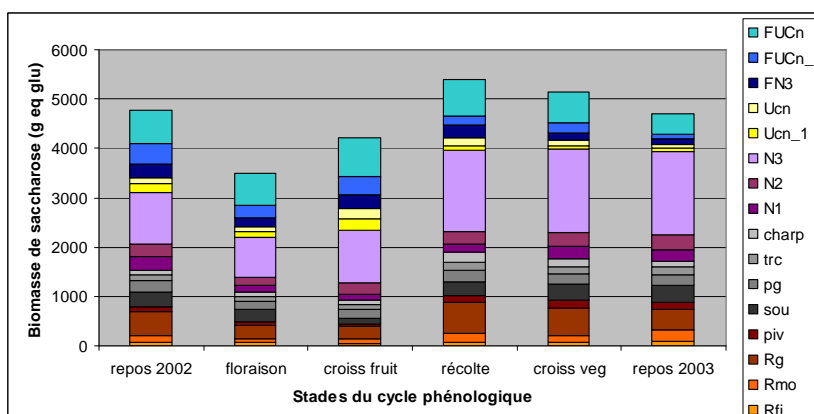


Figure 11: quantité de saccharose dans les différents compartiments

IV.2.1.4 Cartographie du fructose et du glucose chez le manguier

Le fructose et le glucose ont la même répartition dans le manguier. Raison pour la quelle ils ont été étudiés ensemble, en additionnant leurs quantités dans chaque compartiment.

Le fructose et le glucose sont surtout présents dans les feuilles, particulièrement les plus jeunes qui ont l'activité photosynthétique la plus importante, et dans les unités de croissance. Ces monosaccharides sont retrouvés en moindres quantités dans les compartiments de stockage. En effet, ces sucres sont les produits de la photosynthèse et ne sont par conséquent pas conservés. Les teneurs sont aussi plus importantes dans les jeunes organes aériens et les feuilles (Normand et al, 2006).

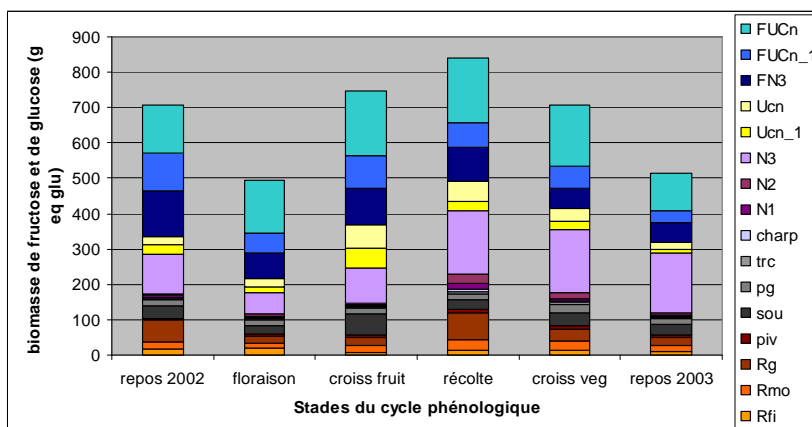


Figure 12: quantités totales de fructose et glucose dans les différents compartiments

IV.2.1.5 Cartographie des sucres dans les compartiments temporaires du manguiier

Les compartiments temporaires apparus au cours du cycle phénologique étudié, reprenant les nouvelles unités de croissance, les nouvelles feuilles, les inflorescences et les fruits, contiennent également des sucres qui ne sont pas représentés sur les graphiques précédents.

La Figure 13 quantifie chaque sucre dans le compartiment temporaire au stade phénologique où le compartiment est sensé être le plus développé : les nouvelles unités de croissance et leurs feuilles sont représentées au stade du repos végétatif 2002, les inflorescences au stade de la floraison et les fruits au stade de la fin de la récolte.

Nous remarquons que les inflorescences et les nouvelles unités de croissance contiennent peu de sucres. Les feuilles contiennent surtout du saccharose et un peu d'amidon, les monosaccharides y sont peu présents. La même répartition est observée chez les FUCn. Les fruits contiennent beaucoup de saccharose ainsi que de l'amidon, principalement dans la graine. Le glucose est pratiquement absent alors que le fructose est bien présent. Les fruits sont particulièrement fournis en saccharose (sur les 16 kg de sucres alloués aux fruits, près de 10 kg sont du saccharose, soit 60% de la quantité de sucres). L'amidon est aussi mobilisé en quantité (environ 4 kg soit 26% de la quantité de sucres). Les quantités de fructose et de glucose correspondent respectivement à 12 % et 3% de la quantité totale de sucres. Les quantités de fructose sont donc quatre fois plus élevées que le glucose dans les fruits.

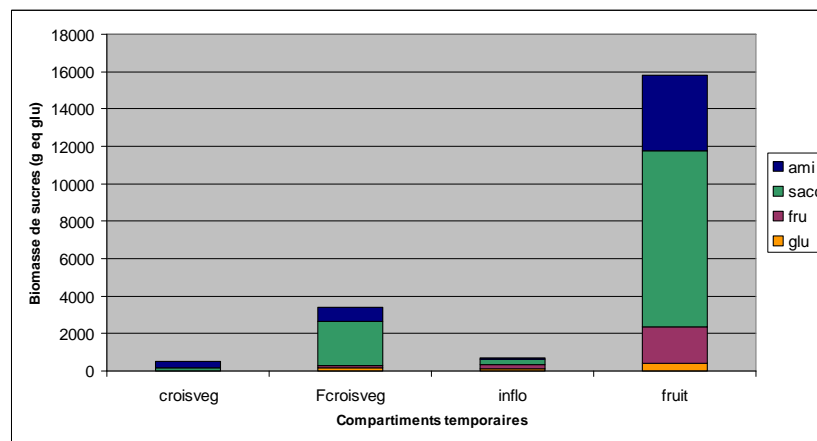


Figure 13: quantités de sucres dans les compartiments temporaires

Les sucres sont très concentrés dans la partie racinaire du manguiier. Celle-ci contient un peu moins de la moitié de la biomasse de sucres alors qu'elle ne représente qu'un quart de la biomasse structurale de l'arbre.

Ce sont les compartiments Rg et N3 qui contiennent les plus grandes quantités de sucres. Au niveau des compartiments feuillés, ce sont les plus jeunes feuilles qui sont les plus fournies en sucres. Ce sont ces mêmes compartiments qui ont été cités pour être les plus lourds.

L'amidon est principalement présent dans les compartiments racinaires et les compartiments ligneux aériens. Le saccharose est lui surtout présent dans la partie aérienne et les monosaccharides dans les feuilles et les unités de croissance.

Il faut remarquer que les échelles des quantités de chaque sucre ne sont pas identiques. La somme totale de l'amidon dans l'arbre varie entre 20 et 25 kg entre les stades du cycle phénologique. Tandis que le saccharose varie entre 5 et 6 kg, et les monosaccharides entre 500 et 900 g. Cela explique pourquoi dans la Figure 12, les feuilles les plus jeunes (FUCn) ont l'air très fortement chargées en monosaccharides et que cela ne transparait pas sur la Figure 13 au niveau des nouvelles feuilles. Ces deux compartiments sont jeunes et peuvent donc être comparés. Le fructose et le glucose sont principalement présents dans les feuilles et les unités de croissance cependant leurs quantités restent inférieures à celles du saccharose et de l'amidon.

IV.2.2 Dynamique des quantités de sucres dans le squelette commun à tous les stades au cours du cycle phénologique

L'analyse des quantités de sucres est effectuée séparément dans les deux cas de figure : le squelette commun à tous les stades phénologique et les squelettes 4-2. Pour chaque cas, les sucres sont d'abord étudiés à l'échelle de l'arbre et ensuite à l'échelle des compartiments. L'étude des dynamiques des compartiments mènent à des regroupements qui seront différents dans les deux cas abordés.

IV.2.2.1 Evolution des différents sucres dans le manguiier

1. Le total des sucres

La différence entre les deux courbes représentées à la Figure 14 correspond à la quantité de sucres attribuée aux compartiments temporaires. La plus grande quantité de sucres est mobilisée par les fruits au moment de la récolte, environ 16 kg de sucres leur sont alors alloués (Figure 13). La floraison mobilise peu de sucres. Une plus grande quantité est mobilisée à la croissance végétative, nous le percevons bien à la fin du cycle phénologique (repos végétatif 2003).

Entre le repos végétatif 2002 et la floraison, les deux courbes ont la même évolution jusqu'à la floraison (stade 2). Les quantités de sucres diminuent pendant la floraison. Il s'en suit alors une augmentation initialement lente et plus rapide ensuite après la croissance des fruits pour accéder à la récolte au maximum des quantités de sucres observées. Cette dynamique peut être expliquée en partie par le fait que la floraison inhibe la photosynthèse, et diminue donc la production et le stockage des sucres, et que la fructification stimule la photosynthèse (Urban and Lechaudel, 2005 ; Urban et al, 2008). Contrairement aux fleurs, les fruits sont un puits puissant poussant la photosynthèse à fonctionner en flux tendus.

La forte diminution après la récolte est imputable à la perte de sucres due à l'exportation des fruits.

Ce graphique permet également de faire la part des ressources carbonées fournies par les réserves de celles fournies par la photosynthèse. Au stade 3, le squelette avec les compartiments temporaires a la même quantité de sucres qu'au départ, alors que le squelette permanent a des quantités inférieures. Les sucres du squelette permanent (17% des sucres du squelette permanent au stade de repos végétatif de 2002) ont été mobilisés vers les compartiments temporaires de l'arbre. A la récolte, les sucres proviennent principalement de la photosynthèse. Le squelette avec les compartiments temporaires a plus de 16 kg de sucres en plus que le squelette permanent. Dans ces 16 kg, 21% viennent du squelette permanent, le 79% est produit par la photosynthèse. Il semble donc que les réserves fournissent au manguiier l'énergie nécessaire jusqu'à la croissance de ses fruits. A partir de la croissance des fruits, la photosynthèse devient très active et permet le remplissage des fruits et des réserves. A la récolte, c'est elle qui alimente principalement les fruits.

La totalité des sucres étudiés dans le squelette permanent montre une diminution entre le repos végétatif 2002 et la croissance des fruits (Figure 14). Après ce stade, les quantités de sucres augmentent et retrouvent leur niveau de départ.

Le squelette comprenant les compartiments temporaires atteint en fin de cycle (repos végétatif 2003) une biomasse de sucres supérieure à celle observée au stade de repos végétatif 2002. Alors que 2002 est une année de forte production de mangues, les quantités de sucres augmentent globalement dans le manguiier. Théoriquement, si les réserves carbonées sont liées au phénomène d'alternance, ces réserves devraient être fortement diminuées. Cette constatation remet donc en question la pertinence du lien entre la quantité de réserves et le phénomène d'alternance.

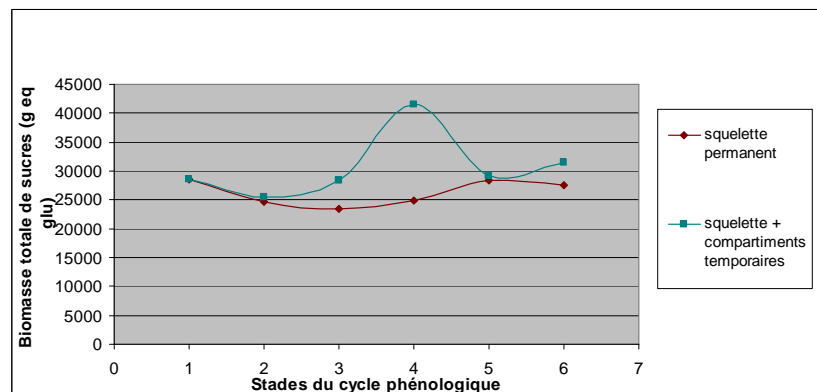


Figure 14 : évolution de la totalité des sucres étudiés dans le squelette permanent, avec et sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique

2. L'amidon

Dans les deux squelettes, la diminution de l'amidon commence dès la floraison (Figure 15). Le squelette permanent atteint un minimum à la croissance du fruit et à la récolte. L'arbre a alors perdu environ 5 kg, soit 21.59 % de la quantité d'amidon présente au repos végétatif 2002. Après la récolte, les quantités d'amidon augmentent pour atteindre un plateau au repos végétatif 2003. Les quantités en 2003 sont légèrement inférieures à celles de 2002 (904 g de différence).

Le squelette comprenant les compartiments temporaires atteint un minimum à la croissance du fruit. La perte d'amidon ne correspond qu'à 11.92% de la quantité d'amidon présente au repos végétatif 2002. Une partie de l'amidon perdu dans le squelette permanent est mobilisé par la croissance des fruits. La différence entre les deux courbes indique qu'environ 4 kg sont mobilisés dans les fruits. C'est également ce que montre la Figure 13.

En 2003, la quantité d'amidon est supérieure qu'en 2002. Les réserves d'amidon ne sont donc pas globalement diminuées après la forte production de 2002.

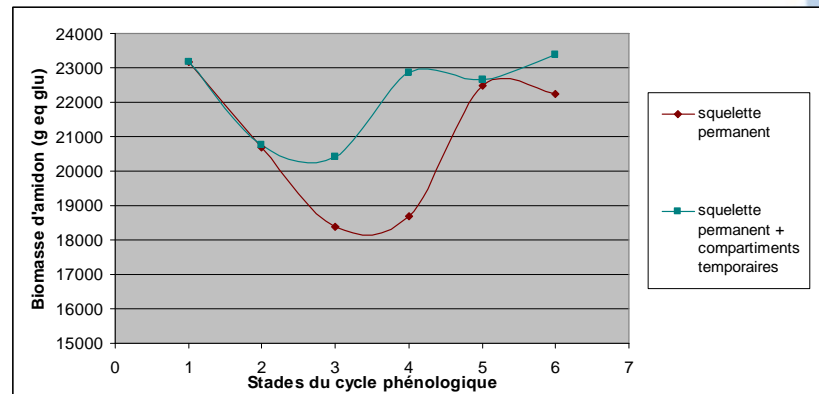


Figure 15: évolution de l'amidon dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique

3. Le saccharose

Dans le squelette permanent, la quantité de saccharose diminue (de 26.92% par rapport au repos végétatif de 2002) pendant la floraison et augmente pendant la croissance des fruits jusqu'à la récolte (Figure 16). Le saccharose étant la forme de transport des produits de la photosynthèse, cette évolution peut être en partie expliquée par le fait que la floraison ralentit la photosynthèse (Urban et al, 2008).

La différence entre les courbes indique une forte mobilisation du saccharose dans les fruits. Le squelette comprenant les compartiments temporaires voit ses quantités de saccharose également diminuées pendant la floraison (diminution de 21.57% par rapport au repos végétatif de 2002).

Le saccharose atteint sa valeur maximale lorsque les quantités d'amidon sont minimales. Cela nous indique l'utilisation et donc le transport de l'amidon sous forme de saccharose. Lorsque ce transport diminue (entre les stades 4 et 5), le stockage d'amidon augmente.

Après la récolte, les quantités de saccharose diminuent car les fruits sont exportés. Dans le squelette permanent, la quantité de saccharose continue de décroître. Le nombre de feuilles du squelette permanent diminuent et elles sont plus ombragées à cause de la croissance des nouvelles feuilles. Dans le squelette comprenant les compartiments temporaires, le saccharose augmente pendant la croissance végétative. Les nouvelles feuilles ont une activité photosynthétique importante.

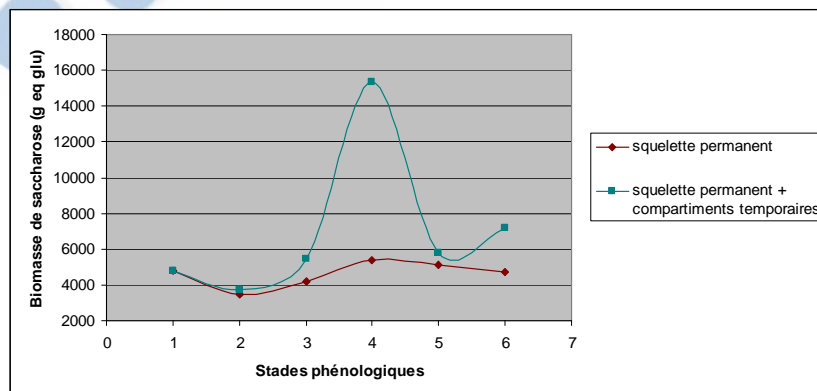


Figure 16 : évolution du saccharose dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique

4. *Le fructose et le glucose*

Les quantités de fructose et de glucose ont la même dynamique au long du cycle phénologique dans le squelette permanent (Figure 17). C'est pour cette raison que les résultats sont présentés différemment que pour l'amidon et le saccharose. Le fructose et le glucose sont présentés ensemble par type de squelette (permanent avec et sans les compartiments temporaires).

La quantité de fructose est plus importante que celle de glucose (Figure 17). Il y a en moyenne 15.32% de fructose en plus que la quantité de glucose. Les quantités de chacun de ces sucres diminuent à la floraison (diminution de 29.38% du glucose et de 30.49% du fructose) et augmentent fortement après celle-ci, avec un maximum à la récolte des fruits. Cela nous suggère une inhibition de la photosynthèse à la floraison et une vive reprise de celle-ci à la croissance des fruits.

Après la récolte, les quantités de fructose et de glucose diminuent. Les quantités contenues dans les fruits sont exportées. Les feuilles du squelette permanent sont aussi moins nombreuses et plus ombragées. La photosynthèse est donc diminuée.

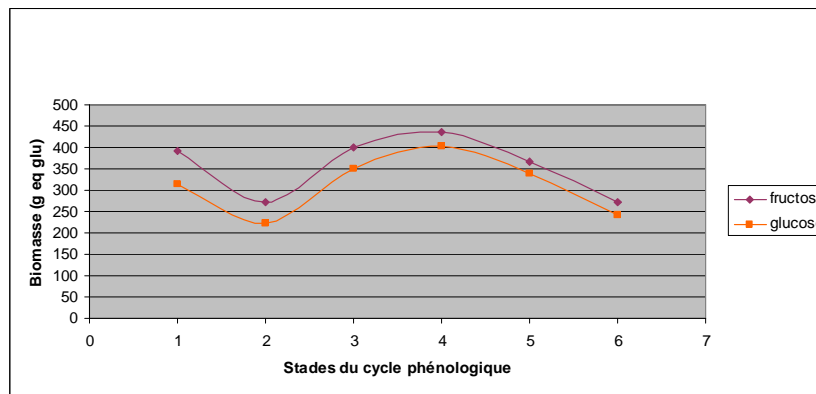


Figure 17: dynamique des quantités de fructose et de glucose dans le squelette permanent au cours du cycle phénologique

La Figure 18 montre que les quantités de fructose et de glucose n'ont plus la même dynamique à partir de la croissance des fruits. Le fructose a un maximum beaucoup plus élevé que le glucose. Le remplissage des fruits est donc principalement fait par du fructose et non du glucose, comme le montrait également la Figure 13.

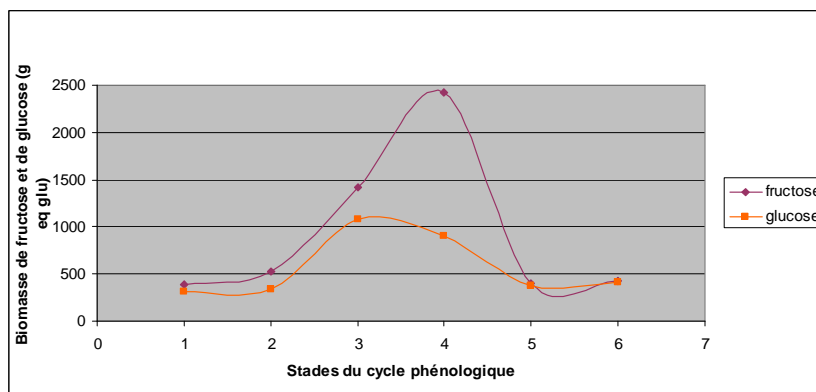


Figure 18: dynamique du fructose et du glucose dans le squelette + les compartiments temporaires au cours du cycle phénologique

L'étude de la dynamique de la quantité totale de sucres montre que la plus grande quantité de sucres est mobilisée par les fruits au moment de la récolte. Le rôle des réserves dans le remplissage des fruits est moins important que celui de la photosynthèse. Au terme du cycle phénologique, les réserves globales de l'arbre n'ont pas subi de fortes diminutions, elles ont même légèrement augmenté. Cette augmentation est associée à une année de forte production de mangues (2002). Le lien entre les réserves et l'alternance peut donc être remis en cause.

L'amidon voit ses quantités diminuées pendant la croissance des fruits alors que les quantités de saccharose augmentent pendant cette même période. Après la récolte, les quantités de saccharose diminuent, indiquant que les transports de ressources carbonées décroissent une fois que les fruits sont exportés.

Selon Urban et Lechaudel (2005) et Urban et al (2008), la photosynthèse est diminuée pendant la floraison et stimulée lorsqu'un puits, tel que les fruits, est présent. Cette action des puits sur la photosynthèse est visible sur les graphiques relatifs au total des sucres (Figure 14), du saccharose (Figure 16) et du fructose et du glucose (Figure 17).

IV.2.2.2 Regroupement des compartiments et évolution des groupes

Pour chacun des sucres, les différents compartiments sont rassemblés selon la dynamique de leurs quantités de sucres au cours du cycle phénologique. Les regroupements varient donc en fonction du sucre étudié.

Les groupes sont analysés séparément pour chaque sucre. Dans chacun des cas, une analyse de la variance est réalisée afin de savoir s'il existe des différences significatives de quantités de sucres entre les stades phénologiques.

1. L'amidon

Le Tableau 6 reprend les regroupements de compartiments réalisés pour l'amidon :

Tableau 6: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique de l'amidon

Numéro du groupe	Compartiments du groupe
Groupe 1	Rfi/Rmo/Rg
Groupe 2	piv
Groupe 3	sou
Groupe 4	pg/trc/charp/N1
Groupe 5	N2
Groupe 6	N3/UCn-1/UCn
Groupe 7	FN3/FUCn-1/FUCn

Un regroupement révèle des compartiments décrivant un comportement intermédiaire à celui des compartiments précédent et suivant. C'est le cas du groupe 5. Cela indique qu'il n'y a pas de rupture brusque entre les groupes, mais qu'il y a un plutôt un gradient dans la dynamique.

Le groupe 4 a une forte augmentation des quantités d'amidon avant la floraison. Elles diminuent ensuite pour atteindre un minimum local au stade de croissance du fruit. L'amidon décroît dans le groupe 6 dès le début du cycle phénologique et atteint son minimum à la récolte. Le groupe 5 montre une augmentation des quantités d'amidon aux deux premiers stades, comportement proche de celui du groupe 4, et montre un minimum local à la récolte, comportement proche de celui du groupe 6 (annexe 2)

Seuls deux groupes indiquent des différences significatives entre les stades, à savoir les groupes 1 et 7.

Le groupe 1 montre une chute importante de la quantité d'amidon de près de 3kg entre la croissance des fruits et la fin de la récolte (Figure 19). Avant et après cette chute, les quantités d'amidon sont plus ou moins stables. Il semble donc que les réserves des racines servent à alimenter la croissance et le remplissage des fruits. Rappelons que ce groupe correspond aux trois types de racines. La diminution de la quantité d'amidon est nette sur tout le cycle phénologique. Il n'y a pas de reconstitution des réserves en amidon dans le compartiment racinaire.

Le groupe 7 indique une diminution d'amidon d'environ 300 g entre la floraison et la croissance végétative (Figure 19). Lors de la croissance du fruit, la photosynthèse s'active et les feuilles peuvent refaire leurs réserves transitoires quotidiennes. A la fin du cycle phénologique, les réserves d'amidon sont délocalisées vers les structures ligneuses et les plus vieilles feuilles commencent à tomber expliquant ainsi la diminution de plus de la moitié de la quantité d'amidon dans les feuilles à partir de la croissance du fruit.

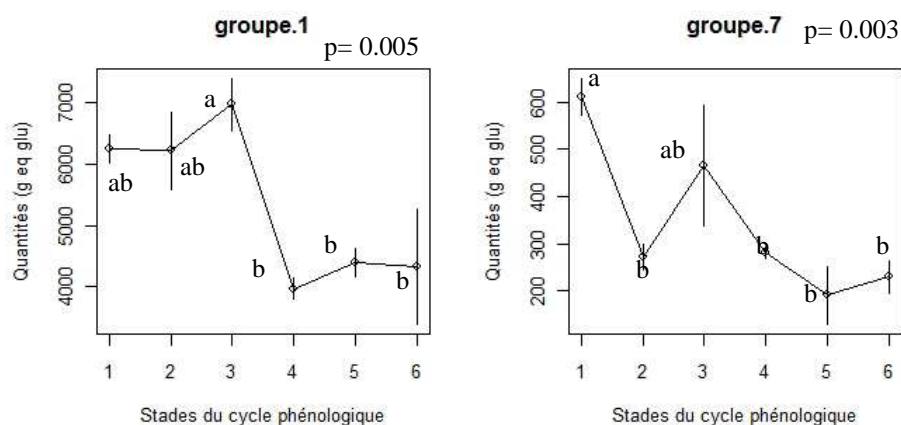


Figure 19 : dynamiques de l'amidon du groupe 1 et 7 – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey)

Les autres groupes ne montrent pas de différences significatives entre les stades phénologiques. Cependant, la dynamique existe et peut être décrite. Un test plus puissant permettrait peut-être de la confirmer. Les différents groupes sont décrits ci-après (les graphiques sont dans l'annexe 2):

- groupe 2 : décroissance importante entre la croissance des fruits et la croissance végétative. Avant et après cette diminution, les quantités d'amidon sont stables.
- groupe 3 : augmentation avant la floraison et diminution ensuite jusqu'à la croissance végétative où elles se stabilisent.
- groupe 4, 5 et 6 : décrits ci-avant.

Les groupes 1, 2 et 3 correspondent aux compartiments souterrains. Il semble que tous se vident et ne combrent pas leurs pertes au cours du cycle phénologique. Par contre, les groupes 4 et 5, correspondant au bois, paraissent augmenter leurs réserves en amidon. Le groupe 6 commence à brûler ses réserves dès la floraison. Il atteint un minimum à la récolte et, par la suite, renfloue ses réserves. En comparant le groupe 6 avec le groupe 1, il semble que les réserves du groupe 6 soient utilisées avant celles des racines.

2. *Le saccharose*

Le Tableau 7 reprend les regroupements effectués pour le saccharose :

Tableau 7 : regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du saccharose

Numéro du groupe	Compartiments du groupe
Groupe 1	Rfi/Rmo/Rg/piv/sou
Groupe 2	pg/trc/charp
Groupe 3	N1/N2
Groupe 4	N3/UCn-1/UCn
Groupe 5	FN3/FUCn-1/FUCn

Le groupe 3 montre un compartiment intermédiaire pour les trois derniers stades phénologiques par rapport aux groupes 2 et 4. Le groupe 2 montre une évolution stable entre la récolte et le repos végétatif 2003. Le groupe 3 montre à ce moment une légère décroissance tandis que pour le groupe 4 la décroissance est plus marquée. (Figure 20)

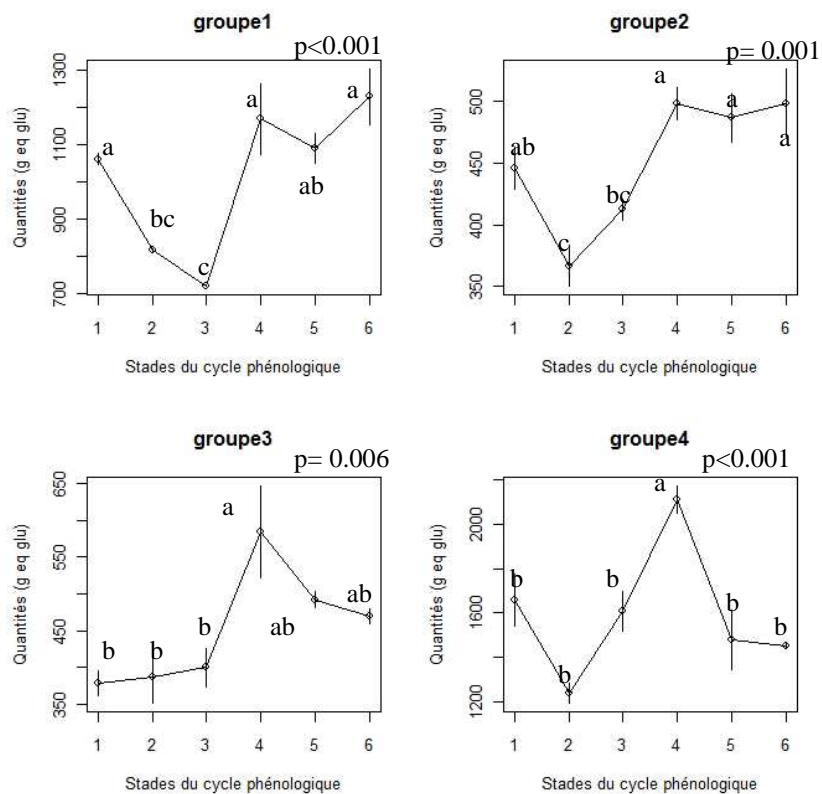
Description succincte des différents groupes (Figure 20) :

- groupe 1 : décroissance entre le repos végétatif et la croissance des fruits, forte augmentation jusqu'à la fin de récolte et stabilisation jusqu'au repos végétatif 2003.
- groupe 2 : décroissance avant la floraison, augmentation jusqu'à la fin de croissance et stabilisation jusqu'à la fin du cycle.
- groupe 3 : stabilité jusqu'à la croissance des fruits, augmentation importante jusqu'à la fin de récolte et stabilisation jusqu'au repos végétatif 2003.
- groupe 4 : maximum à la fin de récolte, avant et après les évolutions sont stables
- groupe 5 : décroissance importante à la floraison, augmentation jusqu'à la fin de récolte et stabilisation jusqu'à la fin du cycle phénologique

Tous les groupes montrent des différences significatives entre les stades. Ils montrent un accroissement de la quantité de saccharose entre les stades de croissance du fruit et la récolte. Cependant, ces accroissements n'ont pas tous le même ordre de grandeur. Les groupes les plus importants sont les groupes 1, 4 et 5.

Pour le groupe 1, cette augmentation correspond à une diminution importante de la quantité d'amidon (Figure 19). D'autres groupes commencent cet accroissement avant la croissance du fruit. C'est le cas pour les groupes 2, 4 et 5 où l'augmentation de la quantité de saccharose commence à la floraison. Cette augmentation indique une intensification du transport de sucres dans le manguiier. Elle coïncide avec la croissance des fruits dans lesquels une grande quantité de saccharose est retrouvée (Figure 13). Une partie du saccharose est donc dirigée vers les fruits, une autre partie est envoyée vers les compartiments ligneux afin d'augmenter leurs réserves en amidon.

Le groupe 5, représentant les feuilles, montre une diminution au stade de la floraison. Cela indique que la photosynthèse est en partie inhibée par la floraison. Elle est stimulée par la présence des fruits. Lors de la croissance végétative, elle se stabilise et elle est un peu inférieure à celle observée à la fin de récolte. En effet, la croissance végétative est un puits moins important que les fruits et les vieilles feuilles sont mises à l'ombre par le développement des nouvelles feuilles.



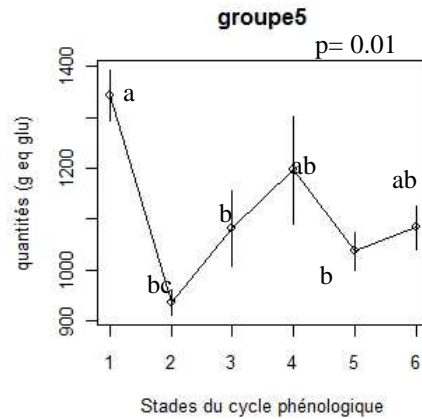


Figure 20: dynamique du saccharose pour chacun des groupes – les barres verticales sont l’erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey)

3. *Le fructose et le glucose*

Le fructose et le glucose sont d’abord étudiés séparément. Il s’avère que les regroupements effectués pour chacun d’eux concordent. Ces deux monosaccharides sont présents en faibles quantités et ont des rôles semblables dans le métabolisme. Pour ces raisons, nous les considérons ensemble. Nous étudions donc la quantité totale du fructose et du glucose.

Tableau 8 : regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du fructose et du glucose

Numéro du groupe	Compartiments du groupe
Groupe 1	Rfi/Rmo/Rg
Groupe 2	piv
Groupe 3	sou
Groupe 4	pg/trc/charp
Groupe 5	N1/N2
Groupe 6	N3/ UCn-1/UCn
Groupe 7	FN3/FUCn-1/FUCn

Les dynamiques des différents groupes sont décrites succinctement ci-après (annexe 3) :

- groupe 1 : diminution à la floraison, augmentation jusqu’à la croissance des fruits et diminution jusqu’à la fin du cycle.
- groupe 2 : augmentation jusqu’à la croissance des fruits. Cependant, les quantités sont très faibles. Nous considérons l’évolution comme stable au cours du cycle phénologique.
- groupe 3 : petit pic à la croissance des fruits.
- groupe 4 : pic à la croissance végétative mais le gain est très faible. L’évolution est stable.
- groupe 5 : augmentation minimale à la récolte, l’évolution est plutôt stable.

- groupe 7 : diminution à la floraison, augmentation jusqu'à la fin de la récolte et stabilité jusqu'à la fin du cycle.

Seul le groupe 6 décrit des différences significatives entre les stades phénologiques pour le fructose et le glucose. Un pic significatif est marqué à la récolte et un minimum à la floraison. Ils sont représentatifs de l'activité photosynthétique, celle-ci augmentant après la floraison et diminuant une fois que les fruits sont récoltés. Cette inhibition de la photosynthèse par la floraison et cette stimulation par la présence des fruits sont aussi visibles sur les dynamiques des groupes 1, 3 et 7. Ce sont surtout les groupes 6 et 7 qui contiennent les monosaccharides, les autres groupes sont très peu fournis.

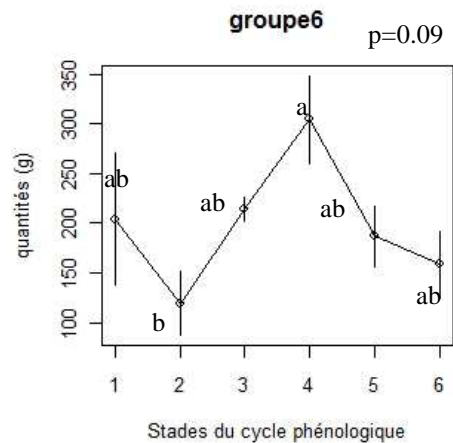


Figure 21: dynamique du fructose et du glucose dans le groupe 6 - les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey)

L'étude de la dynamique de l'amidon indique que les derniers compartiments racinaires ne parviennent pas à combler les réserves utilisées contrairement aux compartiments aériens. Les résultats précédents indiquaient que les réserves en amidon, globalement, ne diminuaient pas dans l'arbre. Cependant, il semble qu'au niveau des compartiments, ce ne soit pas le cas pour tous. En effet, les compartiments racinaires ne combleront pas leurs réserves à la fin du cycle alors que 2002 est une année de forte production de mangues. L'alternance pourrait être liée aux réserves racinaires plutôt qu'aux réserves totales dans l'arbre.

Les réserves en amidon du groupe 1, rassemblant les racines, sont mobilisées avant celles du groupe 6 rassemblant les N3, les Ucn-1 et les Ucn. Les réserves sont donc utilisées dans un certain ordre.

La dynamique du saccharose montre une augmentation de masse dans tous les compartiments pendant la croissance du fruit. C'est là le signe d'une photosynthèse active servant à la croissance du fruit.

Le fructose et le glucose sont représentatifs de l'activité photosynthétique qui diminue à la floraison, augmente pendant la croissance des fruits et diminue à la récolte.

IV.2.3 Dynamique des quantités de sucres dans le squelette commun aux quatre premiers stades et aux deux derniers stades phénologiques au cours du cycle phénologique

IV.2.3.1 Evolution des différents sucres dans le manguiier

1. Le total des sucres

Les squelettes 4-2 indiquent des dynamiques différentes de celles observées chez le squelette commun aux six stades phénologiques de part une différence de répartition de la masse sèche entre les stades phénologiques. Dans ces deux cas de figures, les moyennes ne sont pas réalisées sur le même nombre de squelettes moyens.

Le squelette permanent du cas de figure 4-2 (Figure 22) ne décrit pas la même évolution des quantités de sucres que le squelette permanent commun (Figure 14). Les quantités de sucres du squelette permanent 4-2 diminuent sensiblement à partir de la croissance des fruits contrairement au squelette permanent où la décroissance commençait nettement dès la floraison. Dans ce cas de figure, les réserves ne sont pratiquement pas utilisées avant la croissance des fruits.

Le squelette reprenant les compartiments temporaires montrent un pic important à la fin de la récolte. L'accroissement commence dès la floraison. Il est cependant plus fort à la croissance des fruits. Contrairement au squelette commun (Figure 14), les sucres provenant du squelette permanent ne sont mobilisés qu'à la croissance du fruit et non à la floraison. Cependant, la part provenant des compartiments permanents du squelette reste bien inférieure (elle vaut 10%) à celle de la photosynthèse (90%).

Les quantités de sucres du squelette permanent avec les compartiments temporaires diminuent après à la fin de récolte à cause de l'exportation des fruits. Elles augmentent ensuite avec la croissance végétative. Les quantités de sucres au repos végétatif 2003 sont supérieures à celles du repos végétatif de 2002. Dans ce cas de figure ci également, le lien entre l'alternance de production et le manque de réserves est remis en cause.

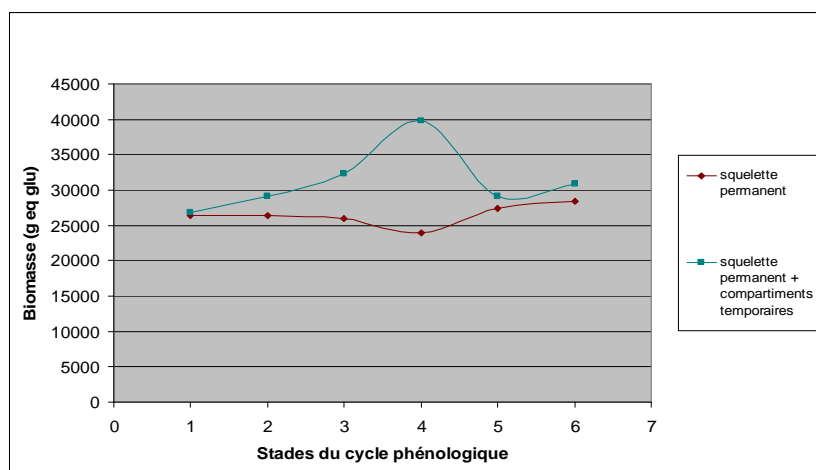


Figure 22: évolution de la totalité des sucres étudiés dans le squelette permanent, avec et sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique

2. L'amidon

Le squelette permanent montre un minimum très marqué à la récolte des mangues (Figure 23). Il correspond toutefois qu'à une diminution de 15.65% par rapport au stade de repos végétatif 2002. Cette diminution est inférieure à celle présentée par le squelette moyen (Figure 15).

Comme pour le total des sucres, les quantités d'amidon augmentent dans les deux squelettes à la floraison. Elles ne commencent à diminuer qu'à partir de la croissance des fruits. Les réserves ne sont donc pas utilisées avant la croissance des fruits. Les quantités d'amidon ont augmenté de 9 % dans le squelette permanent par rapport à leurs quantités respectives au repos végétatif de 2002 et de 13 % dans le squelette comprenant les compartiments temporaires, au terme du cycle phénologique. Globalement, les réserves d'amidon employées lors de la croissance du fruit sont remplacées. Le lien entre l'alternance et les réserves carbonées est donc remis en cause.

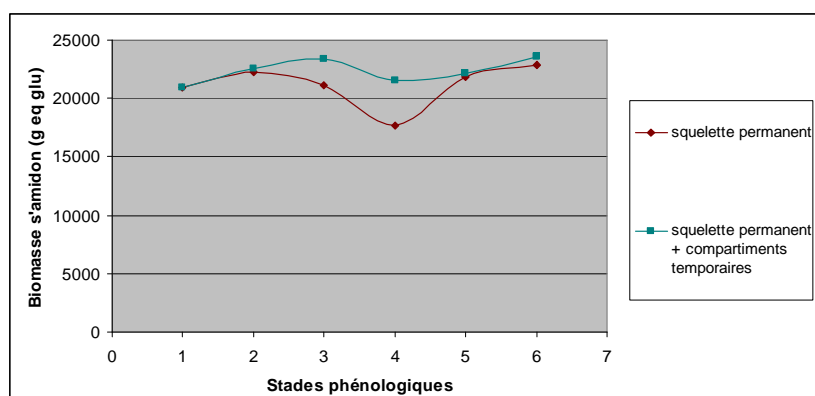


Figure 23: évolution de l'amidon dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique

3. Le saccharose

Dans les deux squelettes de la Figure 24, les quantités de saccharose diminuent à la floraison. Ces diminutions sont cependant, moins importantes que pour le squelette moyen (Figure 16), surtout pour le squelette avec les compartiments temporaires. Elles ne représentent ici que 23.65 % de diminution par rapport au repos végétatif 2002 pour le squelette permanent et 5.56% pour le squelette avec les compartiments temporaires.

Au stade de la croissance des fruits, les quantités de saccharose sont maximales. La différence entre les deux courbes indique que les transports sont intensifs et que les fruits se chargent en saccharose.

Nous pouvons remarquer que lorsque l'amidon est en faible augmentation (entre les stades 1 et 2), le saccharose est en diminution et *vice versa*. Il n'y a cependant pas de corrélation significative entre les quantités d'amidon et de saccharose.

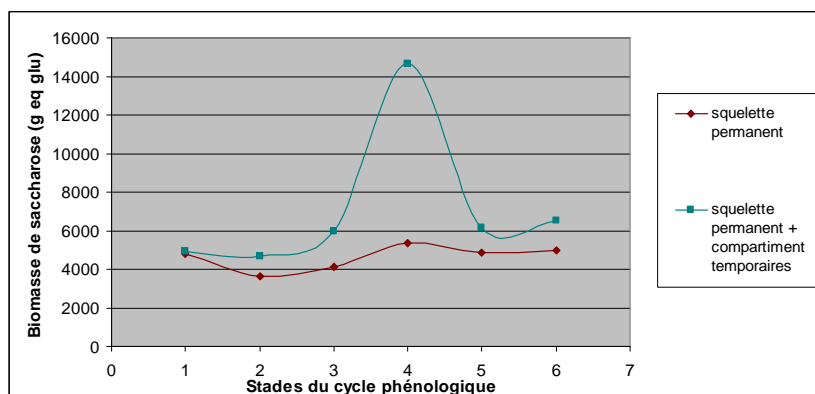


Figure 24: évolution du saccharose dans le squelette permanent, avec ou sans les compartiments temporaires, au cours du cycle phénologique

4. *Le fructose et le glucose*

Les quantités de fructose et de glucose montrent la même dynamique que dans le squelette permanent moyen (Figure 17). Le pic est un peu plus marqué à la récolte, suite à une augmentation plus marquée des quantités des monosaccharides entre la floraison et la récolte. Les diminutions des quantités à la floraison sont semblables à celles du squelette commun. Elles valent 30.98% pour le glucose et 31.96% pour le saccharose. La floraison semble donc influencer la photosynthèse en la diminuant.

Nous pouvons observer le même phénomène concernant le squelette avec les compartiments temporaires. Les quantités de fructose et de glucose décrivent également la même dynamique que celle du squelette commun (Figure 18). Les graphes concernant les dynamiques du glucose et du fructose sont disponibles aux annexes 4 et 5.

La dynamique de la somme des sucres au sein du squelette permanent révèle une évolution assez peu variable au fil du cycle phénologique. Une diminution est visible au moment de la récolte qui traduit la mobilisation des réserves pour la croissance des fruits. Le squelette complet, comprenant les compartiments temporaires, montre par contre une très forte augmentation à la récolte. Cette différence entre les deux squelettes indique que les réserves du squelette permanent sont peu mises à contribution lors de la croissance des fruits. La source principale des sucres serait la photosynthèse.

Les dynamiques de la somme des sucres et de l'amidon montrent que les réserves ne sont pas diminuées à la fin du cycle phénologique alors que 2002 a été une année de forte production. Le lien entre l'alternance et les réserves carbonées peut être remis en question.

L'évolution des quantités de saccharose à la floraison et à la croissance des fruits montre que la présence de fruits semble toujours la stimuler. L'évolution des quantités de fructose et de glucose indique que la floraison inhibe la photosynthèse comme dans le premier cas envisagé.

IV.2.3.2 Regroupement des compartiments et évolution des groupes

Comme pour le squelette commun, une analyse de la variance a été effectuée pour chacun des groupes et chacun des sucres afin de savoir s'il existe des différences significatives de quantités de sucres entre les stades phénologiques.

1. *L'amidon*

Nous remarquons que le regroupement effectué dans les squelettes 4-2 est identique à celui réalisé dans le cas du squelette commun aux six stades phénologiques. Le compartiment N2 a de nouveau un comportement intermédiaire.

Tableau 9: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique de l'amidon

Numéro du groupe	Compartiments du groupe
Groupe 1	Rfi/Rmo/Rg
Groupe 2	piv
Groupe 3	sou
Groupe 4	pg/trc/charp/N1
Groupe 5	N2
Groupe 6	N3/UCn-1/UCn
Groupe 7	FN3/FUCn-1/FUCn

Seuls les groupes 1, 4, 5 et 7 décrivent des différences significatives de quantités d'amidon entre les stades phénologiques. Dans les deux cas de squelettes, les regroupements étant identiques en ce qui concerne l'amidon, les dynamiques des groupes y sont comparables.

Le groupe 1 suit la même dynamique que celle obtenue pour le cas du squelette commun aux six stades phénologiques (Figure 25). La quantité d'amidon diminue fortement à la croissance des fruits. Avant et après cette diminution, les quantités d'amidon sont peu variables. Cette consommation importante de réserves n'est pas comblée à la fin du cycle phénologique. Le groupe 1 reprenant les racines fines, moyennes et grosses se vide de ses réserves pendant une année de forte production de mangues.

Le groupe 7 montre également la même évolution le long du cycle phénologique que celle du squelette commun (Figure 25). Les quantités d'amidon diminuent dans les feuilles au moment de la floraison et augmentent lors de la croissance des fruits. A la récolte et jusqu'à la croissance végétative, les quantités d'amidon diminuent. Elles deviennent constantes ensuite. L'analyse de la dynamique est identique à celle avancée pour le squelette commun. La photosynthèse est activée à la croissance des fruits et les feuilles remplissent leurs réserves transitoires. Après la récolte, les feuilles délocalisent leurs réserves vers les structures ligneuses les plus vieilles feuilles tombent également. La masse d'amidon diminue donc.

Les groupes 4 et 5 montrent également la même dynamique que dans le cas du squelette moyen (Figure 25). Le groupe 4 rassemble les compartiments du porte-greffe jusqu'au bois de niveau 1. Les quantités d'amidon augmentent fortement à la floraison, diminuent à la croissance des fruits pour ensuite croître jusqu'à la fin du cycle phénologique. A la fin du cycle, il y a un gain de 45,35% de la biomasse d'amidon par rapport au repos végétatif de 2002. Les quantités d'amidon du groupe 5 (N2) décrivent un faible accroissement jusqu'à la croissance des fruits. Elles restent stables jusqu'à la fin de récolte et ensuite augmentent fortement entre la fin de récolte et le repos végétatif pour se stabiliser à la fin du cycle. Le gain d'amidon sur le cycle est de 55,21% par rapport au repos végétatif de 2002.

La différence essentielle entre les deux cas de squelettes communs réside dans le fait que pour les squelettes 4-2 les différences de quantités d'amidon entre les stades phénologiques sont significatives pour les groupes 4 et 5. C'est lié à la croissance secondaire des compartiments ligneux entre les stades 4 et 5. La différence de biomasse entre les deux squelettes 4-2 (IV.1.3) rend les différences de quantités d'amidon significatives entre les stades phénologiques.

Les groupes 2, 3 et 6 ne décrivent pas de différences significatives de quantités d'amidon entre les stades phénologiques (annexe 6). Ils sont brièvement décrits ci-après :

- groupe 2 : faible diminution des quantités d'amidon jusqu'à la fin de la récolte, forte augmentation entre la fin de récolte et la croissance végétative et constance à la fin du cycle. Contrairement au squelette commun aux six stades phénologiques, les quantités d'amidon semblent augmenter dans le pivot.

- groupe 3 : les quantités d'amidon dans la souche augmentent à la floraison et diminuent jusqu'à la fin de récolte. Entre la récolte et le repos végétatif 2003, les quantités d'amidon sont constantes. Au cours du cycle phénologique, il semble y avoir un gain d'amidon dans la souche.

- groupe 6 : décroissance progressive jusqu'à la fin de récolte et augmentation ensuite jusqu'au stade de repos végétatif 2003.

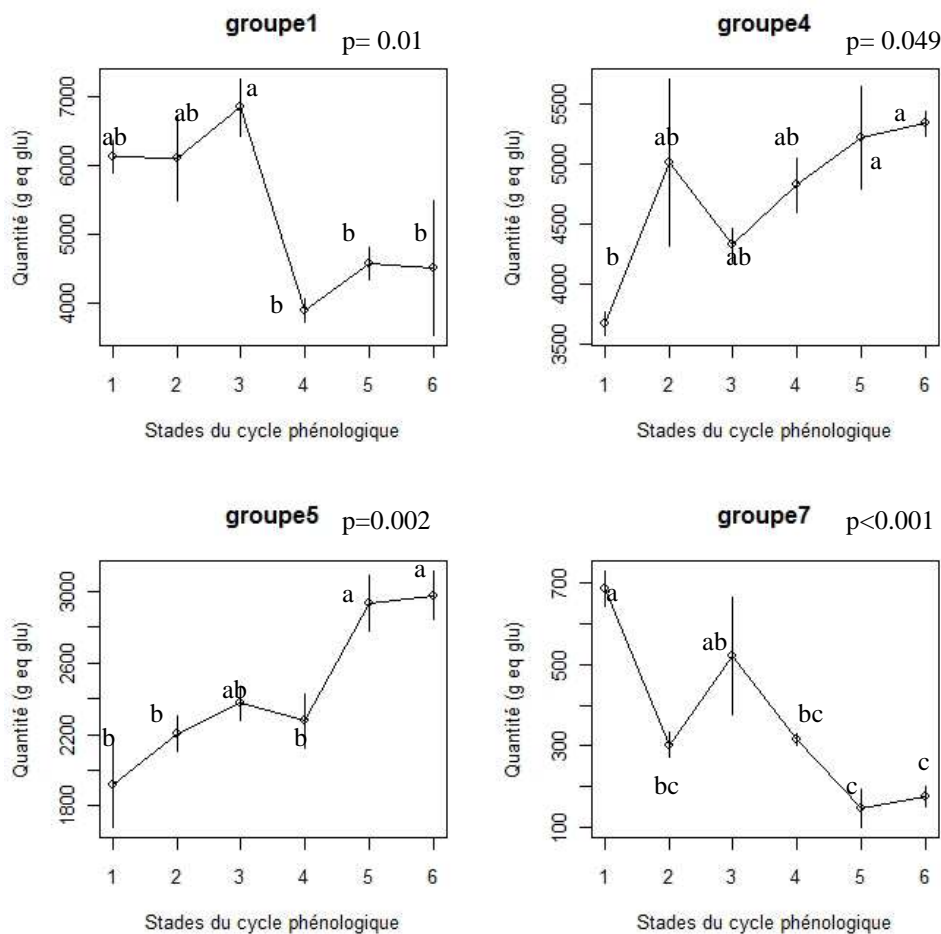


Figure 25: dynamique de l'amidon pour chacun des groupes significatifs – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey)

2. *Le saccharose*

Tableau 10: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du saccharose

Numéro du groupe	Compartiments du groupe
Groupe 1	Rfi/Rmo/Rg/piv/sou
Groupe 2	pg
Groupe 3	trc/charp
Groupe 4	N1/N2
Groupe 5	N3/UCn-1/UCn
Groupe 6	FN3/FUCn-1/FUCn

Tous les groupes ont des différences significatives entre les stades phénologiques à l'exception du groupe 2, représentant le porte-greffe (Figure 26).

Contrairement à l'amidon, le regroupement n'est pas identique à celui réalisé pour le squelette commun. Le porte-greffe suit une dynamique différente de celle du tronc et des charpentières. Ils ne peuvent par être regroupés. Tous les groupes ne sont donc pas comparables. Les groupes sont brièvement décrits ci-dessous :

- groupe 1 : diminution jusqu'à la croissance des fruits, forte augmentation entre la croissance des fruits et la fin de récolte et augmentation plus faible en fin de cycle.
- groupe 2 : quantités de saccharose constantes entre le repos végétatif 2002 et la croissance des fruits, fort accroissement entre la croissance des fruits et la fin de récolte, diminution entre la fin de récolte et la croissance végétative et faible augmentation en fin de cycle.
- groupe 3 : diminution à la floraison, augmentation ensuite jusqu'à la croissance végétative, quantités de saccharose constantes en fin de cycle.
- groupe 4 : quantités de saccharose constantes en début de cycle jusqu'à la croissance des fruits, forte augmentation entre la croissance des fruits et la fin de récolte, quantités constantes en fin de cycle.
- groupe 5 : diminution à la floraison, augmentation après la floraison jusqu'à la fin de récolte, quantités constantes en fin de cycle.
- groupe 6 : diminution à la floraison, augmentation pendant la croissance des fruits jusqu'à la fin de récolte, forte diminution après la récolte et stabilisation en fin de cycle.

Les quantités de saccharose traduisent une image du transport des sucres dans le manguier et donc une idée de la demande énergétique au cours du cycle phénologique. Tous les groupes montrent une augmentation des quantités de saccharose entre les stades de croissance des fruits et la fin de récolte (Figure 26). La présence de fruits stimulerait donc la photosynthèse. Les groupes 3, 5 et 6 présentent un accroissement après le stade de floraison. Le transport commence donc plus tôt que pour les autres groupes.

Les groupes 1, 2, 3, 5 et 6 montrent une diminution des quantités de saccharose à la floraison. La présence de fleurs inhiberait en partie la photosynthèse.

Le groupe 6 (regroupant les feuilles) montre une diminution significative des masses de saccharose à partir de la récolte alors que les autres groupes ont des quantités de saccharose qui se stabilisent. Cela est dû à une chute importante des feuilles et à l'ombrage plus important. Le maintien des quantités de saccharose dans les autres groupes aux trois derniers stades indique que le flux de ressources carbonées ne serait plus ascendant, permettant ainsi le remplissage des fruits, mais bien descendant, permettant alors le remplissage des réserves.

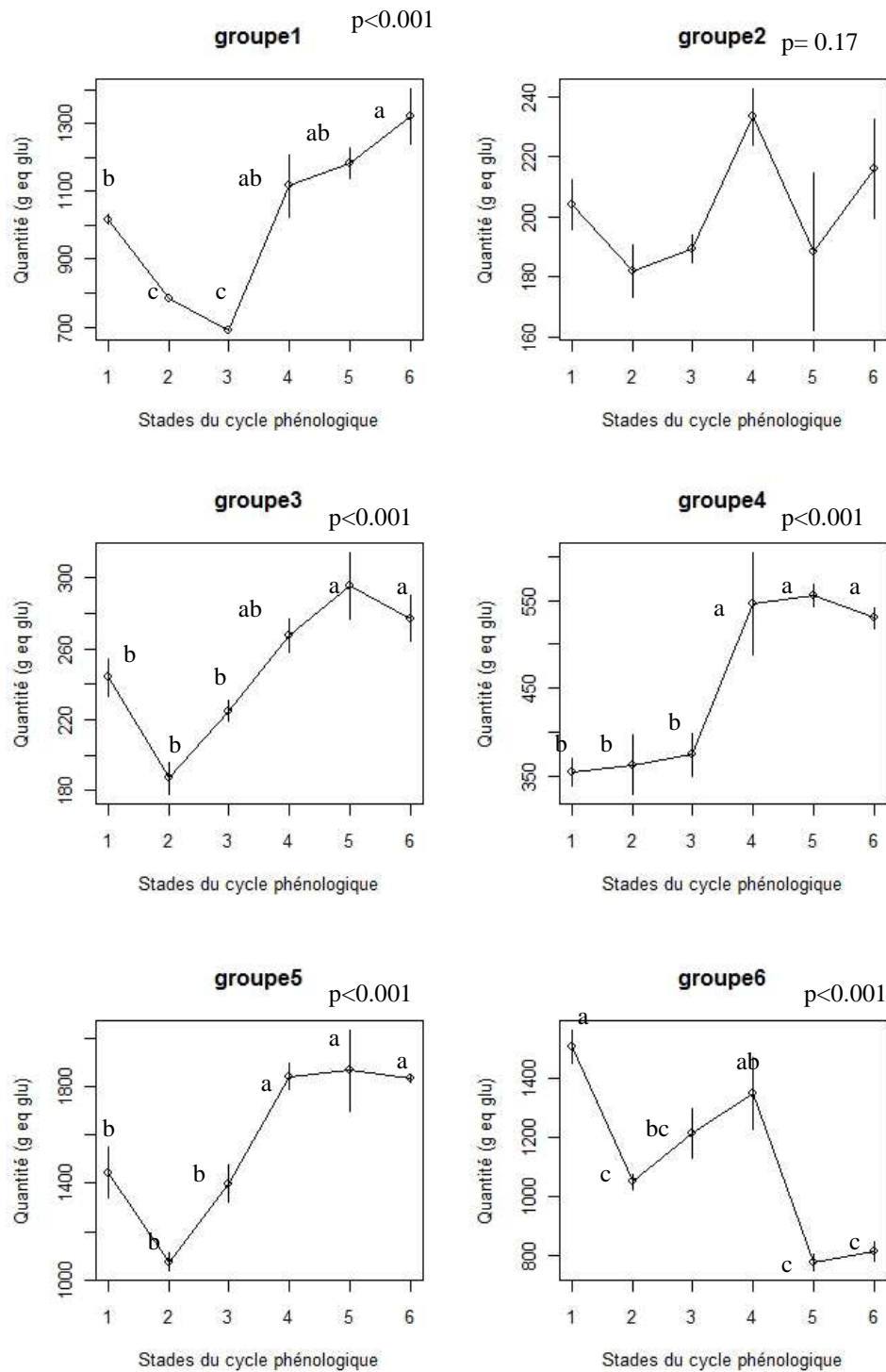


Figure 26: dynamique du saccharose pour chacun des groupes – les barres verticales sont l'erreur standard de la moyenne (n=3) - les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes (test Tukey)

3. *Le fructose et le glucose*

Dans le cas des squelettes 4-2, les quantités de fructose et de glucose suivent les mêmes dynamiques pour chacun de leurs compartiments. Ces deux sucres sont donc additionnés et étudiés en même temps.

Tableau 11: regroupements de compartiments en fonction de la dynamique du fructose et du glucose

Numéro du groupe	Compartiments du groupe
Groupe 1	Rfi/Rmo/Rg
Groupe 2	piv
Groupe 3	sou
Groupe 4	pg/trc/charp
Groupe 5	N1/N2
Groupe 6	N3
Groupe 7	UCn/UCn-1
Groupe 8	FN3/FUCn-1/FUCn

Comme pour le saccharose, le regroupement des compartiments dans le cas des squelettes 4-2 est distinct de celui du squelette commun aux six stades phénologiques. La plupart des groupes étant cependant identiques seul le compartiment N3 est ici considéré comme un groupe à lui tout seul.

Les différents groupes sont succinctement décrits ci-dessous (annexe 7):

- groupe 1 : décroissance des quantités de monosaccharides à la floraison, augmentation à la croissance des fruits et diminution ensuite jusqu'à la fin du cycle phénologique
- groupe 2 : les quantités de monosaccharides sont très faibles. Leur évolution en augmentation ou diminution est constante au cours du cycle phénologique
- groupe 3 : pic au moment de la croissance des fruits, le reste du temps, les quantités de fructose et glucose sont constantes
- groupe 4 : faible pic au moment de la croissance végétative, le reste du temps, les quantités de fructose et glucose sont constantes
- groupe 5 : augmentation à la fin de la récolte, avant et après les quantités de monosaccharides sont constantes
- groupe 6 : décroissance des quantités de fructose et glucose à la floraison, augmentation jusqu'à la fin de la récolte et constance ensuite.

Seuls deux groupes ont des différences significatives des quantités de monosaccharides entre les stades du cycle phénologique, à savoir les groupes 7 et 8, reprenant respectivement les unités de croissance et les feuilles. Les deux groupes montrent une dynamique semblable, cependant leurs compartiments suivent individuellement des dynamiques différentes. Même s'ils ont une dynamique semblable, les quantités de monosaccharides ne sont pas identiques dans les deux groupes. En effet, dans le groupe 8 (les feuilles), les quantités sont environ cinq fois plus importantes que dans le groupe 7.

Ils montrent tous les deux une augmentation importante et significative des quantités de glucose et de fructose entre la floraison et la récolte, ainsi qu'une diminution significative après la récolte. A la floraison, les quantités de monosaccharides diminuent dans les deux groupes. La photosynthèse augmente à partir de la floraison jusqu'à la récolte stimulée par la croissance des fruits. Après leur récolte, la photosynthèse diminue, elle doit, dès lors, entretenir le métabolisme et assurer la croissance végétative et la reconstitution des réserves. Ce sont des puits moins importants que ne le sont les fruits.

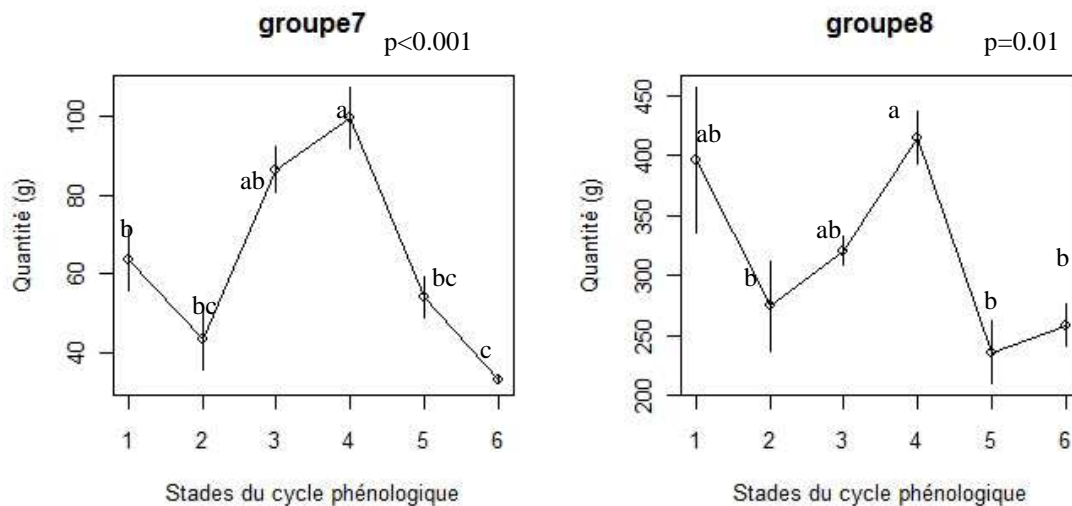


Figure 27: dynamiques significatives des groupes pour le fructose et le glucose

Les dynamiques des quantités d'amidon dans les groupes de compartiments sont identiques à celles décrites dans le squelette commun. Certaines deviennent cependant significatives parce que les squelettes 4-2 tiennent compte de la croissance secondaire et donc de l'accroissement de la biomasse structurale entre les stades 4 et 5. Les racines, compartiments de stockage importants, ne comblent pas la perte engendrée par la grande consommation d'amidon pendant la croissance des fruits. Par contre, le pivot et la souche, même si leurs différences de quantités d'amidon entre les stades phénologiques ne sont pas significatives, semblent augmenter leurs réserves contrairement aux racines. Les compartiments ligneux aériens n'ont globalement pas de pertes de réserves au cours du cycle phénologique. L'alternance ne semble donc pas liée à la quantité d'amidon totale de l'arbre mais pourrait être liée à une diminution de l'amidon dans les compartiments racinaires.

Le saccharose augmente dans tous les groupes de compartiments pendant la croissance des fruits. Certains compartiments étendent cette augmentation avant ce stade. Le saccharose approvisionne non seulement les fruits en croissance mais également les compartiments de stockage de l'amidon et les compartiments en croissance végétative après la récolte.

L'évolution observée du fructose et du glucose correspond à l'image de l'activité photosynthétique, augmentant pendant la croissance des fruits et diminuant après la récolte.

Chapitre V : Conclusion et perspectives

1. Biomasse sèche structurale

Notre hypothèse de travail considérait la variabilité de biomasse des compartiments entre les arbres comme négligeable par rapport à la variabilité des teneurs en sucres de ces compartiments entre les stades phénologiques. L'étude de la répartition et de l'évolution de la biomasse structurale montre que la variabilité de biomasse des compartiments peut être importante.

Les arbres excavés permettent de déterminer la biomasse structurale du manguiier à chaque stade phénologique. Le petit nombre d'excavations réalisées pour notre étude nous a conduit à avoir recours à une série d'estimations de la biomasse sur des arbres non excavés qui sont uniquement analysés pour leurs teneurs en sucres. Ces estimations, compartiment par compartiment, se sont faites avec plus ou moins de fiabilité et ne confirment pas toujours nos hypothèses.

La cartographie de la biomasse sèche structurale a permis de mettre en évidence trois compartiments importants. Dans la partie racinaire du manguiier, qui représente près du quart de la biomasse sèche structurale totale, ce sont les grosses racines qui sont les plus importantes. Dans la partie aérienne ligneuse, c'est le bois de niveau 3, compartiment vaste et hétérogène comprenant des bois d'âges très différents, qui prédomine. Au niveau des compartiments photosynthétiques, ce sont les feuilles les plus jeunes qui sont les plus nombreuses. D'une part parce que les feuilles atteignent l'âge limite de 3-4 ans et parce qu'un ombrage de plus en plus marqué au cours de la croissance végétative provoque un taux de chute plus élevé des plus vieilles feuilles. D'autre part, la population des jeunes feuilles est aussi plus nombreuse à cause de la ramification du manguiier.

Pour l'étude de la répartition et de la dynamique des quantités de sucres, deux cas de figure sont envisagés pour le calcul des squelettes. Le premier cas est un squelette commun aux six stades phénologiques définis. C'est un cas simple, où les variations observées entre les stades phénologiques sont attribuables à des différences de teneurs en sucres puisque la biomasse sèche structurale reste constante au cours du cycle. Le deuxième cas envisagé est une combinaison de deux squelettes, un squelette commun aux quatre premiers stades phénologiques, un second squelette commun aux deux derniers stades. Cette séparation n'a pas été prise au hasard. Ce deuxième cas envisagé devrait prendre en compte l'augmentation de biomasse due à la croissance secondaire des organes ligneux, cette croissance se déroulant normalement après la fin de récolte en relation avec la croissance végétative qui a lieu entre les stades 4 et 6. Cependant, au vu des résultats, cette considération ne serait valable que pour les compartiments aériens, en relation avec la croissance végétative. En effet, les compartiments racinaires voient leur biomasse sèche structurale augmenter entre la croissance des fruits (stade 3) et la fin de récolte (stade 4). Même si les compartiments racinaires ne sont pas estimés avec une grande fiabilité, il semblerait que les croissances racinaire et aérienne du manguiier soient décalées. La croissance végétative aérienne et la croissance des fruits ont besoin d'une bonne alimentation en eau et en éléments minéraux. Cette alimentation est assurée par le système racinaire. Cela pourrait donc expliquer que la croissance du système racinaire précède celle de la partie aérienne. Ce résultat devrait être confirmé ou infirmé d'ici peu à partir des études actuellement réalisées au CIRAD.

2. Comparaison entre les deux cas de figure de calcul des squelettes

Les résultats concernant les quantités totales de sucres et l'amidon sont contrastés dans les deux cas de figure de calcul des squelettes.

Dans le premier cas, les sucres du squelette commun à tous les stades semblent être utilisés à la floraison et au début de la croissance des fruits. Alors que dans les squelettes 4-2, les sucres du squelette permanent ne sont utilisés qu'à la fin de la croissance des fruits.

Au niveau de l'amidon, les réserves du squelette commun sont utilisées en début de croissance du fruit. Après, la photosynthèse devient la principale responsable du remplissage des fruits. Dans les squelettes 4-2, l'amidon est mobilisé à la fin de la croissance des fruits.

Les résultats divergent donc dans les deux cas de figure de calcul des squelettes pour les sucres totaux et l'amidon. Ce qui est explicable puisque la plus grande part des sucres totaux est de l'amidon. Par contre, au niveau du saccharose, du fructose et du glucose, il n'y a pas de différences majeures entre eux.

A l'échelle des compartiments, dans les deux cas, l'amidon est d'abord mobilisé dans le bois de N3 et les unités de croissance. La décroissance des quantités d'amidon y commence dès le début de la floraison. Les quantités d'amidon des racines ne sont mobilisées, quant à elles, qu'à partir de la croissance des fruits. Avant ce stade, les quantités d'amidon y sont constantes. Cela ne concorde pas avec les résultats de Davie et Stassen (1997) qui annonçaient que les réserves des racines étaient les premières utilisées, avant celles des compartiments ligneux. Davie et Stassen n'avaient pas fait la division des branches comme nous l'avons fait. Ils considéraient les branches entières comme un seul et même compartiment. Nos résultats montrent que la branche ne suit pas la même dynamique en tous ses points. En effet, les réserves des compartiments N3 et les unités de croissance sont mobilisées en début de cycle jusqu'à la récolte, alors que N1 et N2 voient leur quantités d'amidon augmenter dès le début du cycle phénologique. Considérer les branches dans leur entièreté ne permet pas d'identifier ces dynamiques différentes. Une autre explication pourrait venir d'une différence variétale. En effet, Davie et Stassen travaillent sur la variété Sensation qui est plus alternante que la variété Cogshall sur laquelle nous travaillons.

Le squelette commun aux six stades phénologiques amène à un biais dans l'analyse des dynamiques des quantités de sucres en ne tenant pas compte de la croissance secondaire des organes. En effet, la biomasse structurale totale des quatre premiers stades est surestimée et celle des deux derniers est sous-estimée. Les squelettes 4-2 sont plus proches de la réalité biologique. Entre ces deux cas de figure, la biomasse structurale totale n'est pas la seule différence. Les moyennes étant faites compartiment par compartiment, les rapports de biomasse sèche structurale entre eux changent. Cela pourrait expliquer les différences de dynamique à l'échelle de l'arbre observées entre les deux cas de figure.

3. Les regroupements

La dynamique de chaque compartiment est d'abord analysée individuellement afin de déceler des comportements semblables dans les compartiments contigus. Pour les deux cas de figure de calcul de squelettes, différents regroupements sont réalisés en fonction des dynamiques des compartiments pour chaque sucre étudié.

Dans tous les regroupements effectués, nous constatons que les compartiments racinaires ne sont jamais regroupés avec des compartiments aériens. Les parties racinaire et aérienne ont donc des comportements bien distincts pour tous les sucres étudiés.

Le porte-greffe et la variété ne sont pas systématiquement regroupés ou séparés. Dans les deux cas de figure, il est regroupé avec le tronc et les charpentières pour l'amidon et les monosaccharides. Pour le saccharose, il est regroupé avec le tronc et les charpentières dans le cas du squelette communs à tous les stades phénologiques. Dans les squelettes 4-2 il a un comportement différent et forme un groupe à lui tout seul. Le génome ne semble donc pas trop influencer les dynamiques. Le type de compartiment semble primer sur l'influence génétique.

A l'intérieur même du système racinaire, toutes les quantités de sucres des compartiments ne décrivent pas la même dynamique. Les racines sont rassemblées entre elles mais la souche et le pivot peuvent avoir des dynamiques différentes. Cependant, pour le saccharose, le système racinaire est considéré comme un seul groupe.

D'autres compartiments sont toujours regroupés quel que soit le sucre et le type de squelette. C'est le cas pour les feuilles (FN3, FUCn-1 et FUCn sont dans un groupe), pour les unités de croissance terminale (UCn-1 et UCn), ainsi que pour le tronc et les charpentières. Il n'y a donc pas de différence majeure de mobilisation et de mise en réserve des sucres entre ces compartiments. Le type de compartiment prime donc sur l'âge des compartiments.

Les quantités de sucres des parties racinaire et aérienne ont des dynamiques bien différentes. Ces différences sont explicables par des rôles biologiques distincts et non par un effet de la variété puisque le porte-greffe suit dans la plupart des cas les dynamiques des compartiments contigus aériens. Au niveau du bois, l'âge prime sur le type de compartiment. Lorsque le bois vieillit, il n'a plus qu'un rôle de conducteur de sève entre la partie aérienne supérieure et la partie racinaire. C'est le cas du tronc et du bois de niveau 1 et 2. Alors que du bois plus jeune (N3 et unités de croissance terminales), en plus du rôle de conducteur de sève, portent encore des feuilles. Par contre, l'effet de l'âge des unités de croissance terminales et des feuilles semble secondaire. C'est le type de compartiment qui prime.

4. Les réserves et le phénomène d'alternance

Dans les deux cas de figure de calcul des squelettes, les quantités totales de sucres dans le manguier n'ont pas diminué au cours du cycle phénologique, elles ont même légèrement augmenté, en particulier pour les réserves d'amidon. Globalement, les réserves d'amidon ont augmenté au cours du cycle phénologique alors que 2002 est une année « on » du cycle d'alternance. L'année 2002 est une année de forte production et 2003 a été une année de faible production. Le cycle d'alternance a donc bien lieu et 2003 est une année « off ». Nos résultats ne concordent donc pas avec ceux de Davie et Stassen (1997). Pour eux, les réserves en amidon dans les structures permanentes déterminent la capacité de production. Dans notre cas, les réserves n'ont pas diminué en quantité alors que l'année suivante était une année « off ».

Cependant, à l'échelle des compartiments, les réserves en amidon n'ont pas suivi la même dynamique au cours du cycle phénologique. C'est le cas du groupe des racines. Dans les deux cas de figure de calcul des squelettes, les racines ont une perte nette d'amidon sur le cycle phénologique. La souche ne fait ni de perte ni de gain d'amidon. Dans le squelette commun aux six stades phénologiques, le pivot et le groupe reprenant le bois de niveau 3 et les unités de croissance terminale ont leurs quantités d'amidon qui ont diminué au cours du cycle phénologique. Ce n'est pas le cas pour les squelettes 4-2 où ces groupes ont leurs quantités d'amidon qui a augmenté, probablement à cause de l'augmentation de biomasse sèche structurale sur les deux derniers stades phénologiques. Dans les deux cas de figure, les compartiments du porte-greffe au bois de niveau 2 voient leurs quantités d'amidon croître au cours du cycle phénologique.

Si le phénomène d'alternance est effectivement lié aux ressources carbonées, ce n'est pas la quantité totale d'amidon qui semble jouer un rôle prépondérant mais ce pourrait plutôt être sa répartition dans l'arbre. Cela rejoint les résultats de Loescher et al (1990) qui relient la production de l'arbre à l'état de ses réserves racinaires sur des arbres fruitiers tempérés.

En ce qui concerne le manguier l'influence des réserves carbonées sur le phénomène d'alternance n'est pas totalement établie. Nous avons montré que la part des ressources carbonées fournies par les réserves est faible en regard de l'apport de la photosynthèse. Limiter le comportement naturellement alternant du manguier consisterait peut être à améliorer l'efficacité photosynthétique de l'arbre en effectuant des tailles ou des palissages, ou en améliorant l'efficacité de l'irrigation lors de la croissance des fruits en saison sèche.

Cette étude a bien sûr ses limites mais est innovante à plusieurs points de vue. L'utilisation de la biomasse sèche structurale et l'étude de sa répartition et son évolution au cours du cycle phénologique est une nouveauté en ce qui concerne le manguier. L'étude des dynamiques des sucres à porter sur leurs quantités et non sur leurs concentrations, principalement abordées dans les différentes publications. Cette étude a aussi été réalisée à une échelle très fine de compartimentation, contrairement aux différentes publications qui concernent l'étude des sucres et des réserves dans le manguier et dans les arbres fruitiers en général.

Les buts initiaux de l'étude sont atteints. Elle a permis de mettre à jour une cartographie fine de la biomasse sèche structurale et des ressources carbonées. Elle a également permis de mettre en évidence des groupes de compartiments suivant les mêmes dynamiques de mobilisation et de reconstruction des réserves.

L'étude peut aussi se poursuivre en corrélant les dynamiques des sucres et la production avec d'autres données comme l'état d'irrigation, les conditions météorologiques, les opérations culturales comme les tailles ou l'application d'engrais... afin de connaître les influences respectives de ces facteurs sur l'état des réserves et l'ampleur de la production de mangues.

Chapitre VI : Liste bibliographique

Bidima I.M., 2006. Le greffage des arbres fruitiers : Agrumes, Manguiers, Avocats. Fiches techniques de la Voix du Paysan, 186.

Bompard J.M. and Schnell R.J., 1997. Taxonomy and Systematics. *In* R.E. Litz, The Mango. Botany, Production and Uses. CAB INTERNATIONAL, 69-146.

Chambre d'agriculture Réunion, 2002. La Mangue Dossier Technico-Economique.

Davenport and Nunez elisera, 1997. Reproductive Physiology. *In* R.E. Litz, The Mango. Botany, Production and Uses. CAB INTERNATIONAL.

Davenport T.L., 2007. Reproductive physiology of mango. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19 (4), 363-376.

Davenport T.L., Ying Z., Kulkarni V., White T.L., 2006. Evidence for a translocatable florigenic promoter in mango. *Scientia Horticulturae*, 110, 150-159.

Davie S.J and Stassen P.J.C, 1997. Mango Model: Starch Distribution in Different Tissues of "Sensation" Mango Trees of Varying Ages. *Acta Horticulturae*. 455: 143-150.

Goldschmidt EE., 2005. Regolazione dell'alternanza di produzione negli alberi da frutto. *Italus Hortus*, 12(1): 11-17

Guillaumin J-J, 2005. L'armillaire et le pourridié-agaric des végétaux ligneux. 1^{er} éd, Paris, INRA.

Hopkins W.G, 2003. *Physiologie Végétale*. 2 éd. Bruxelles : De Boek Université.

Kulkarni V.J, 2002. Mango Flowering-Theories and practices. 7th International Mango Symposium, Recife City, Brazil, September 2002.

Legros S, 2005. Répartition et dynamique des réserves carbonées dans les compartiments aériens du manguier entre le repos avant floraison et la fin de la récolte - Relations avec sa charge en fruits. Mémoire : ENITA de Clermont-Ferrand.

Loescher W.H, McCamant T. and Keller J.D., 1990. Carbohydrate Reserves, Translocation, and Storage in Woody Plant Roots. *HortScience*, 25:274-281.

Lopez G., Girona J., Marsal J., 2007. Response of winter root starch concentration to severe water stress and fruit load and its subsequent effects on early peach fruit development. *Tree Physiology*, 27:1619-1626.

Mathews H. and Litz R.E., 1992. Mango. *In* Biotechnology of Perennial Fruit Crop. F.A. Hammerschlag. CAB INTERNATIONAL, 433-448.

Monselise S.P. and Goldschmidt E.E., 1982. Alternate Bearing in Fruit Trees. Department of Horticulture, The Hebrew University of Jerusalem.

Mukherjee S.K., 1997. Introduction: Botany and Importance. *In* R.E. Litz, The Mango. Botany, Production and Uses. CAB INTERNATIONAL, 69-146.

Normand F, Jannoyer M, Barantin P, Damour G, Dechazal M, Mialet-Serra I, Clément A, Verdeil J-L, Escoute J, Sonderegger N, Legros S, Lagier S, Jourdan C, Davrieux F, 2006. Nature, Location and Seasonal Changes of Non Structural Carbohydrates in Mango. Final Meeting of ATP Reserves, 11/2002, Montpellier, November 8-9 2006

Olsen T., Roberson D., Muldoon S. Meyer R., 2008. The role of carbohydrate reserves in evergreen tree development, with particular reference to macadamia. *Scientia Horticulturae* 117: 73-77.

Pongsomboon W., Subhadrabandhu S., Stephenson R.A., 1997. Some aspects of the ecophysiology of flowering intensity of mango (*Mangifera indica* L.) cv. Nam Dok Mai in a semi-tropical monsoon Asian climate. *Scientia Horticulturae*, 70, 45-56.

Spann T.M, Beede R.H. and M.Dejong T., 2007. Seasonal carbohydrate storage and mobilization in bearing and non-bearing pistachio (*Pistacia vera*) trees. *Tree Physiology* 28: 207-213.

Stassen P.J.C and Janse van Vuuren B.P.H., 1997. Storage, redistribution and utilization of starch in young bearing "Sensation" mango trees. *Acta Horticulturae*. 455:151-159.

Sukhviul N, Whiley A.W., Smith M.K., Hetherington Suzan E., Vithanage V., 1999. Effect of temperature on inflorescence and floral development in four mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 82, 67-84.

Sukonthasing S., Wongrakpanich M. and Verheij E.W.M., 1991. Edible fruit and nuts. *Plant Ressources of South-East Asia*, 2, 211-216.

Suryanarayana V., 1978. Seasonal Changes in Sugars, Starch, Nitrogen and C:N Ratio in Relation to Flowering in Mango. *The Plant Biochemical Journal*. 5(2): 108-117.

Taiz & Zeiger, 2002. *Plant Physiology*. 4^{ed} éd. Sunderland: Sinauer Associates.

United Nations Conference on Trade & Development, 2003. *Organic Fruit and Vegetables from the Tropics. Market, Certification and Production Information for Producers and International Trading Companies*. 109-118.

Urban L., Lechaudel M., 2005. Effect of leaf-to-fruit ratio on leaf nitrogen content and net photosynthesis in girdled branches of *Mangifera indica* L.. *Trees - Structure and function*, vol.19:n°5 : p. 564-571.

Urban L., Jegouzo L., Damour G., Vandame M., François C., 2008. Interpreting the decrease in leaf photosynthesis during flowering in mango. *Tree physiology*, vol.28:n°7 : p. 1025-1036

Yeshitela T., Robbertse P.J., Stassen P.J.C., 2005. Effects of pruning on flowering, yield and fruit quality in mango (*Mangifera indica*). *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 45, 1325-1330.

Chapitre VII : Annexes

Annexe 1 : schéma des compartiments échantillonnés dans la partie aérienne du manguiier

Ucn = dernière unité de croissance, qui sera florifère ou restera végétative

Ucn-1 = avant-dernière unité de croissance.

Bois de niveau 3 = au-delà des ramifications principales du bois de niveau 2.

Bois de niveau 2 = ramifications principales du bois de niveau 1.

Bois de niveau 1 = ramifications principales des charpentières.

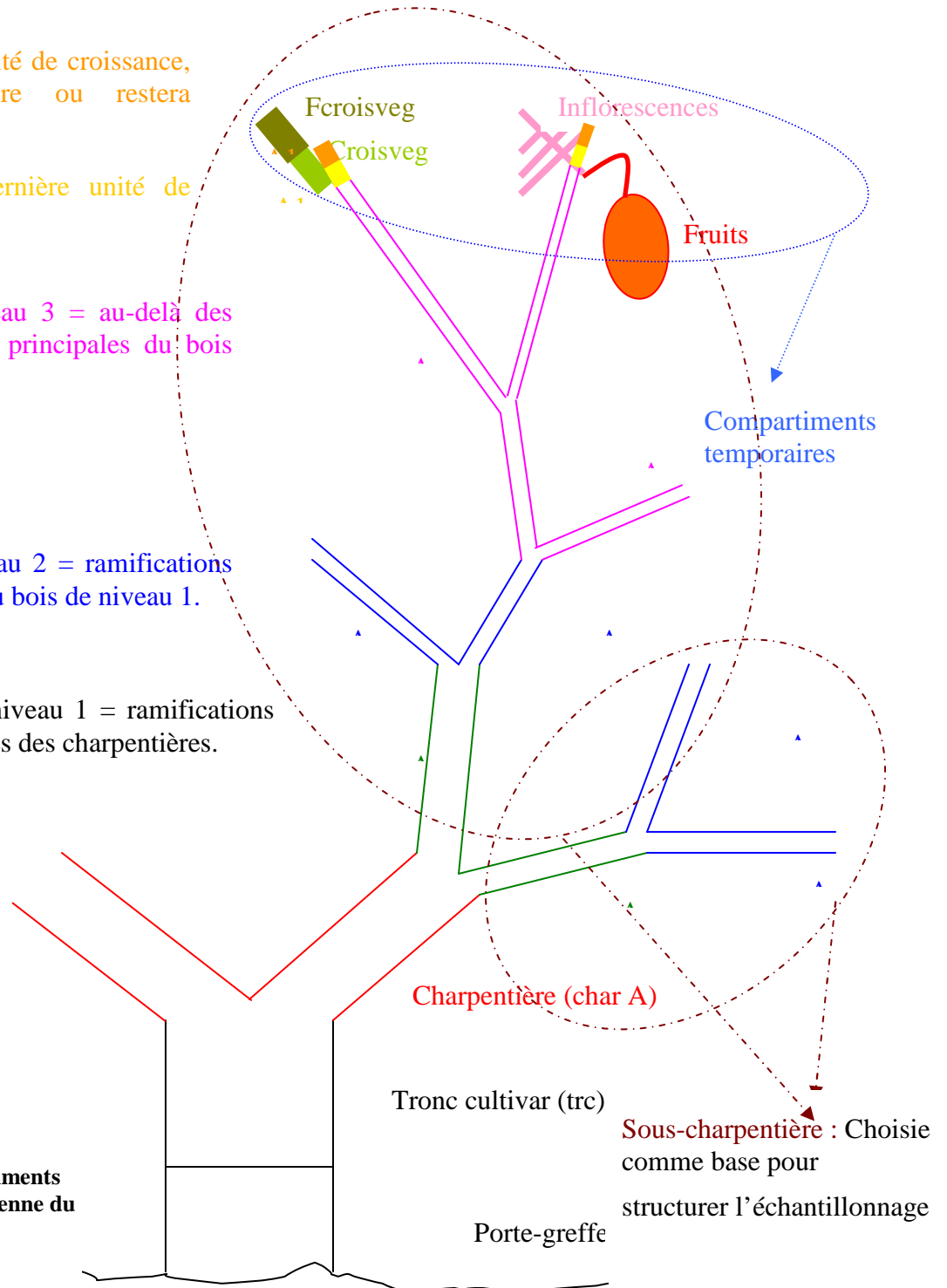
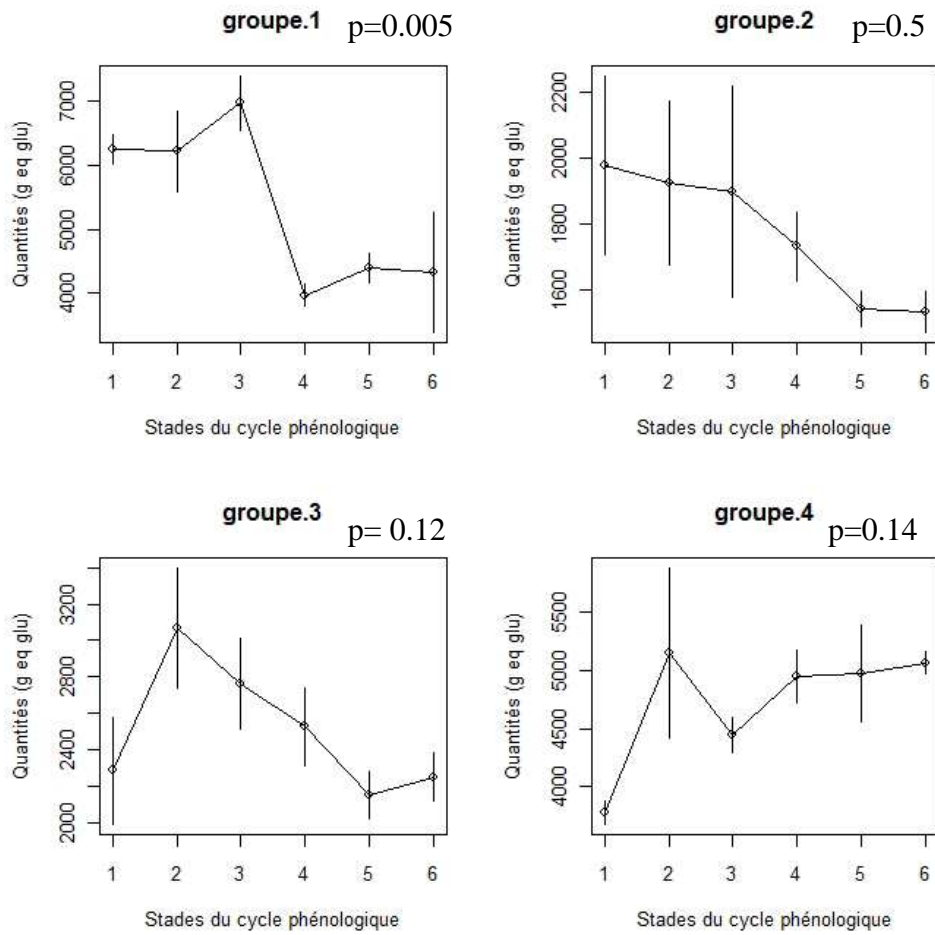
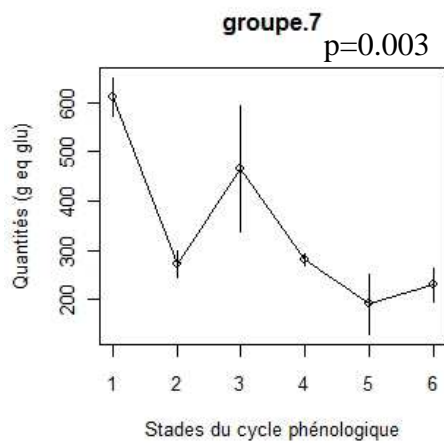
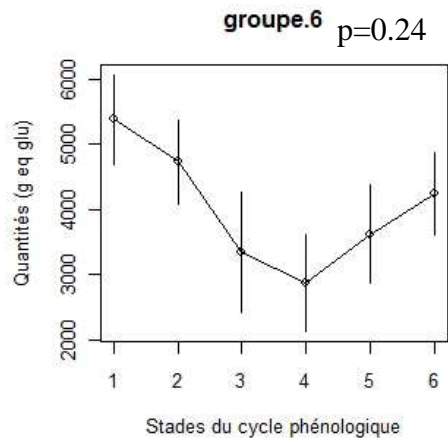
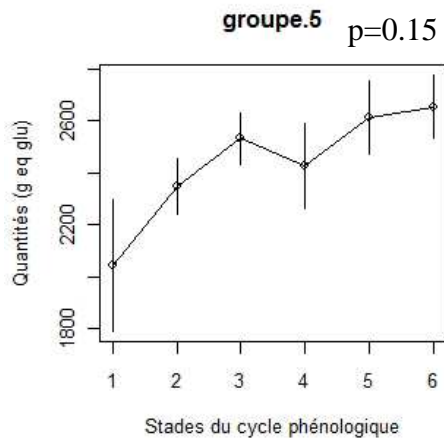


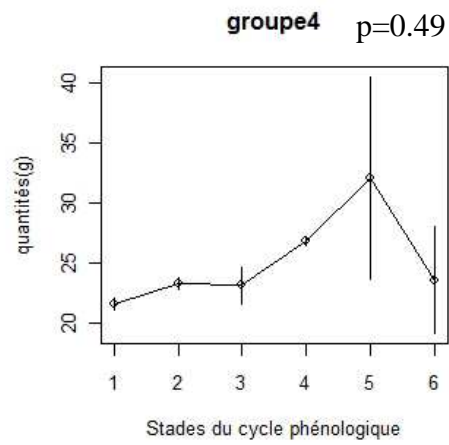
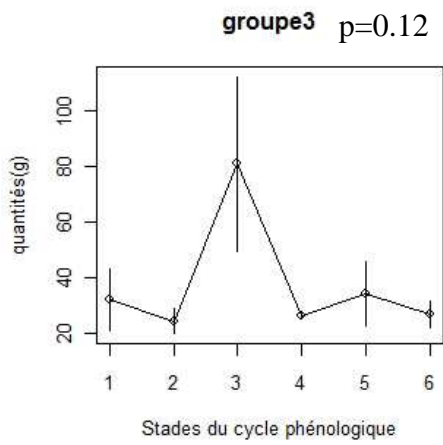
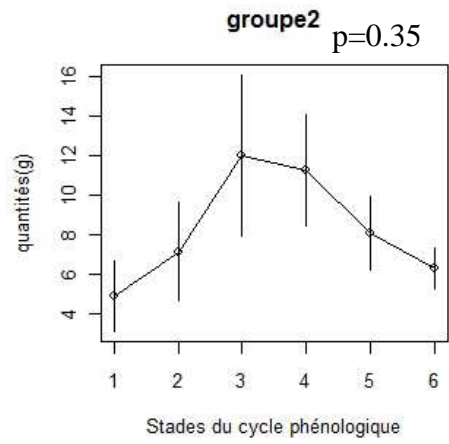
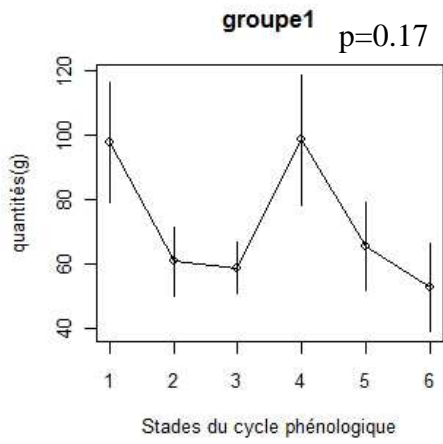
Figure 28: schéma des compartiments échantillonnés dans la partie aérienne du manguiier

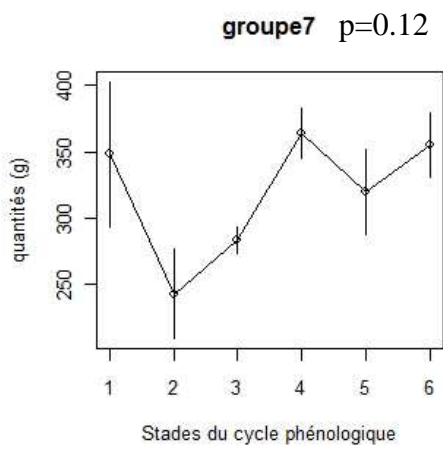
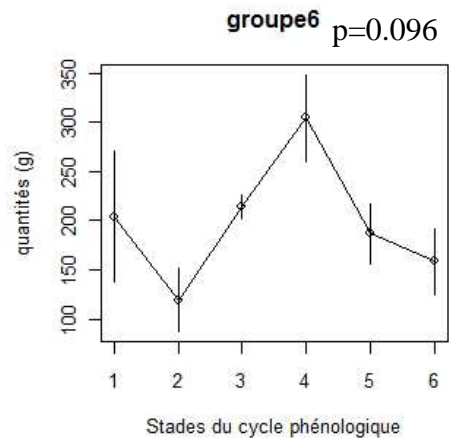
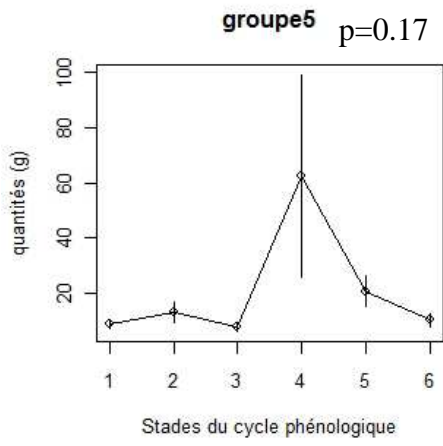
Annexe 2 : graphiques des dynamiques des groupes pour l'amidon dans le squelette commun



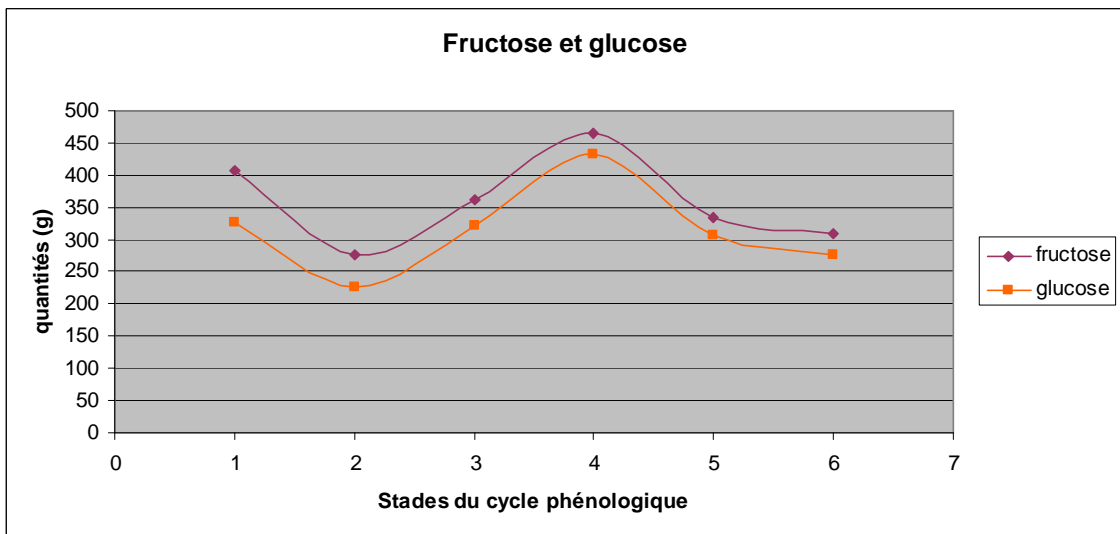


Annexe 3 : graphiques des dynamiques des groupes pour le fructose et le glucose dans le squelette commun

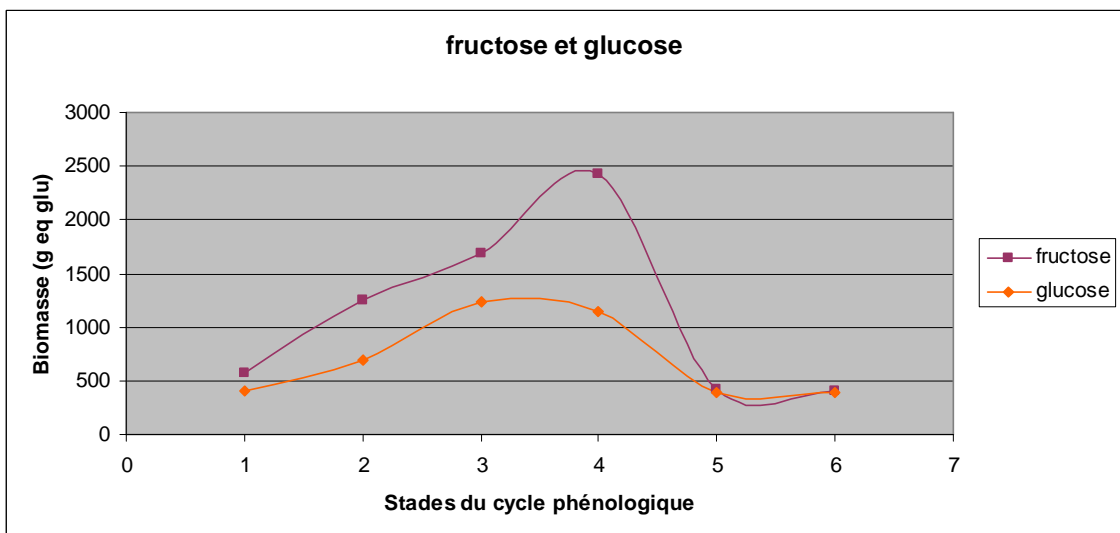




Annexe 4 : évolution des quantités de fructose et glucose dans le squelette permanent

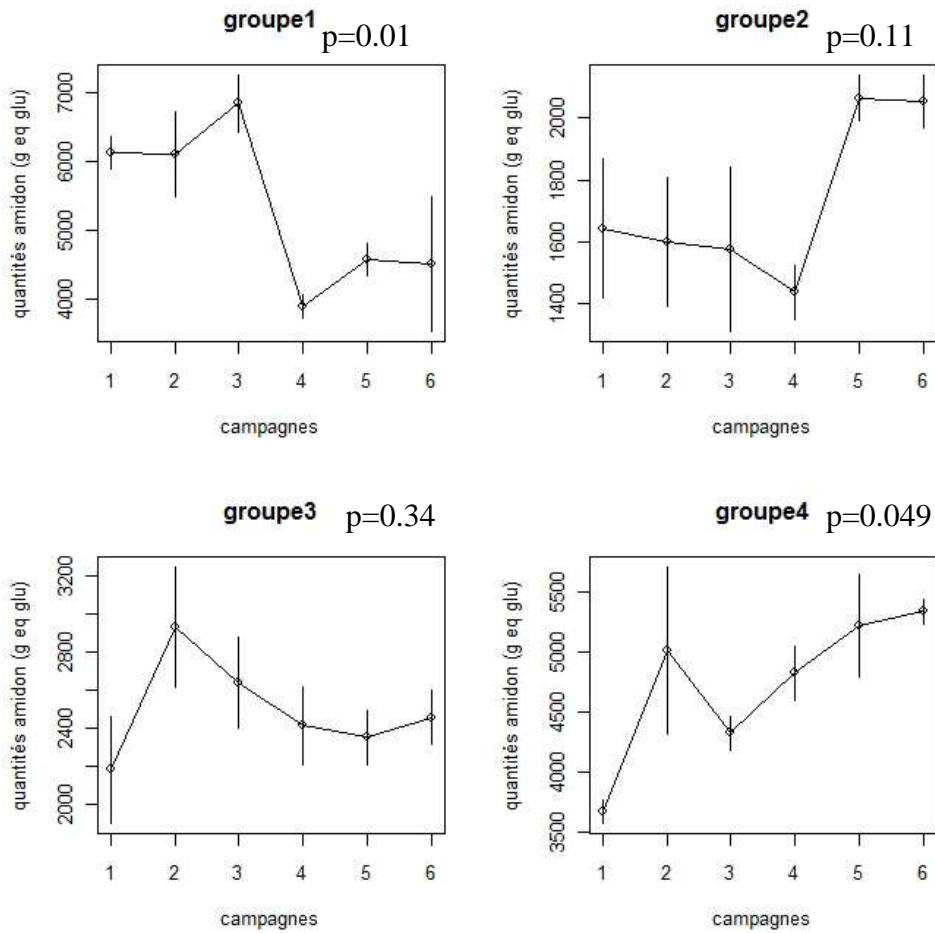


Annexe 5 : évolution des quantités de fructose et glucose dans le squelette permanent avec les compartiments temporaires

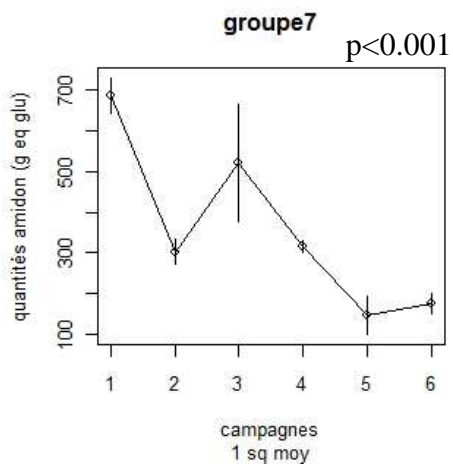
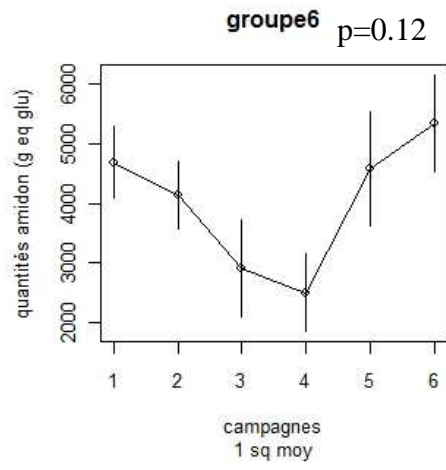
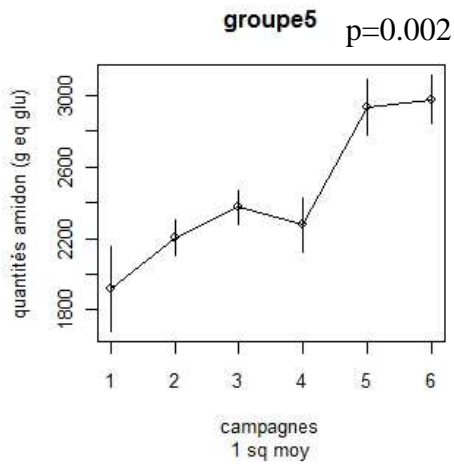


Annexe 6 : graphiques des dynamiques des groupes pour l'amidon dans les squelettes

4-2



Rapp



Annexe 7 : graphiques des dynamiques des groupes pour le fructose et le glucose dans le squelette 4-2

